CARLOS A. QUINTANA

Historia Natural de los GLIPTODONTES



VAZQUEZ MAZZINI EDITORES

AZARA
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

Historia Natural de los
GLIPTODONTES

CARLOS A. QUINTANA

Laboratorio de Arqueología - Universidad Nacional de Mar del Plata
Mar del Plata, Argentina

Fundación Verdepampa
Mar de Cobo, Argentina

Historia Natural de los **GLIPTODONTES**

VAZQUEZ MAZZINI EDITORES

AZARA
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

Ilustraciones de tapa: Daniel Boh
Diseño: Fernando Vázquez Mazzini
Diagramación: Lorena Blanco

Fundación de Historia Natural Félix de Azara
Centro de Ciencias Naturales, Ambientales y Antropológicas
Universidad Maimónides

Hidalgo 775 - 7° piso (1405BDB) Ciudad Autónoma de Buenos Aires - República Argentina
Teléfonos: 011-4905-1100 (int. 1228)
E-mail: secretaria@fundacionazara.org.ar
Página web: www.fundacionazara.org.ar

Las opiniones vertidas en el presente libro son exclusiva responsabilidad de su autor y no reflejan opiniones institucionales de los editores o auspiciantes.

Reservados los derechos para todos los países. Ninguna parte de esta publicación, incluido el diseño de la cubierta, puede ser reproducida, almacenada o transmitida de ninguna forma, ni por ningún medio, sea este electrónico, químico, mecánico, electro-óptico, grabación, fotocopia, CD Rom, Internet o cualquier otro, sin la previa autorización escrita por parte de la editorial.

Primera Edición: 2026. Se terminó de imprimir en el mes de febrero de 2026, en la Ciudad de Buenos Aires, Argentina.

VAZQUEZ MAZZINI EDITORES
info@vmeditores.com.ar
www.vmeditores.com.ar

Quintana, Carlos A.
Historia natural de los gliptodontes / Carlos A. Quintana. - 1a ed. - Ciudad Autónoma de Buenos Aires : Fundación de Historia Natural Félix de Azara, 2026.
Libro digital, PDF
Archivo Digital: descarga y online
ISBN 978-987-8989-96-9
1. Paleontología. 2. Animales Prehistóricos. I. Título.
CDD 567

A mis dos amores Diana Leonis y Caterina Leonis,
quienes me acompañaron en este largo camino con infinita paciencia



Hacia finales del Pleistoceno, en algún lugar de Sudamérica, un armadillo (*Chaetophractus villosus*) observa con curiosidad a uno de los últimos gliptodontes (*Panochthus tuberculatus*) sin saber que comparten una historia común. Miles de años después, el recuerdo de estos gigantes acorazados quedará sepultado en sedimentos de todo el continente, pero seguirá escrito en el lenguaje de los huesos y las moléculas para que lo lean biólogos y paleontólogos de todo el mundo.

Artista: Daniel Boh.

Índice

Agradecimientos 11

Abreviaturas de colecciones científicas 15

Fuentes de figuras 17

Introducción 19

1. Una breve historia del doble descubrimiento de los gliptodontes ... 23
Cuando convivimos con los gliptodontes 23
Los volvimos a descubrir diez mil años después 24
Las investigaciones modernas 41

2. Gliptodontes: los mamíferos diferentes 47
¿Qué es un gliptodonte? 47
¿Cómo es un gliptodonte? 49
El cráneo 52
La columna vertebral 83
Vértebras de la región cervical 84
Vértebras de la región torácica 91
Vértebras del sinsacro (regió lumbar y sacra) 92
Vértebras caudales 94
Miembro anterior y cuntura escapular 95
Miembro posterior y cintura pélvica 102
El desplazamiento de los gliptodontes 114
Las corazas 118
Osteodermos 119
La variabilidad de los osteodermos y su influencia sobre las clasificaciones .. 127

Coraza dorsal 131
Escudete cefálico 155
Escudete caudal 162
Escudo ventral y osteodermos de la piel 190

3. Filogenia y clasificación 195
Las clasificaciones naturales 195
La clasificación de los gliptodontes durante el siglo XIX 198
¿Los gliptodontes son un grupo monofilético? 202
¿Los gliptodontes son armadillos? 207
El *Doedicurus* molecular 209

4. Gliptodontes: diversidad y relaciones filogenéticas 215
Gliptodontes bajo la luz de la evolución 215
Los principales linajes evolutivos de los gliptodontes 219
Los Gliptodontes Ancestrales 221
Subfamilia Glyptatelinae Castellanos, 1932 221
Parapropalaehoplophorus 225
Subfamilia Hoplophorinae Nuñez-Blasco et al. 2024 225
El grupo basal del Clado Austral 226
Tribu Propalaehoplophorini Ameghino, 1891 226
Otros gliptodontes basales *incertae sedis* del Clado Austral 229
El grupo corona del Clado Austral 231
Kelenkura castroi 231
Tribu Plohophorini Nuñez-Blasco et al. 2024 233
Tribu Doedicurini Trouessart, 1897 234
Eosclerocalyptus 236
Tribu Neosclerocalyptini Nuñez-Blasco et al. 2024 236
Tribu Hoplophorini Nuñez-Blasco et al. 2024 238
Subfamilia Glyptodontinae Gray, 1869 242
Entonces... ¿la clasificación de los gliptodontes? 247
Cladismo y categorías taxonómicas linneanas 247

5. Evolución, tiempo y geografía 251
Los primeros gliptodontes 251
Los tubos caudales en la evolución de los Gliptodontes 255
El Mioceno medio y la transgresión Paranaense 258
La radiación de los gliptodontes durante el Mioceno tardío 259
La transición evolutiva del Plioceno 263
Pleistoceno: expansión y ocaso 269

6. Gliptodontes improbables 283
Juveniles y nonatos 284
¿Depredados o carroñados? 287
Los gliptodontes con artritis y parásitos 291
Juntos eternamente (1) 296
Juntos eternamente (2) 298
Lenguas fósiles 299
El camino del aire 301
Huellas del pasado 302
Gliptodontes y gliptodontas 304
El gliptodonte isotópico 305

7. Los últimos Gliptodontes 309
Gliptodontes y sociedades indígenas: convivencia e interacción 309
Los debates del siglo XIX 310
Los aportes de los siglos XX y XXI 314
La última extinción 327

Bibliografía 335

El autor 363

Agradecimientos

La redacción de este libro comprendió un extenso proceso durante el cual numerosas personas colaboraron enviándome información, fotografías, artículos o contestando interminables consultas.

Debido a que la incorporación de imágenes originales fue uno de los objetivos de esta obra, agradezco particularmente a los curadores de colecciones de museos de Argentina que, con una infinita paciencia, me facilitaron el acceso a gran cantidad de ejemplares para ser fotografiados. Su buena predisposición me dio la oportunidad de acceder a fósiles extraordinarios que forman parte de la historia de la paleontología argentina, como los estudiados originalmente por Hermann Burmeister, Florentino y Carlos Ameghino, Enriqueta Vinacci Thul, Alfredo Castellanos, Ángel Cabrera o Richard Lydekker entre otros. La preservación de estos ejemplares, algunos de ellos recolectados hace más de un siglo, pone de manifiesto la responsabilidad y el profesionalismo de los trabajadores de las instituciones científicas de Argentina por preservar el patrimonio paleontológico. Gracias a los cuidadores de esas colecciones pude incluir imágenes de numerosos holotipos y de todos los gliptodontes con evidencias de interacción con sociedades indígenas. Destaco la predisposición de investigadores y de responsables de museos y bibliotecas de Argentina, Uruguay, México, Colombia, Venezuela, Brasil, Perú, Estados Unidos, Suiza y Dinamarca que me ayudaron, de modo remoto, a obtener imágenes de fósiles o de bibliografía del Siglo XIX.

Merecen un reconocimiento especial quienes me han apoyado de un modo extremadamente generoso ayudándome a esclarecer tópicos específicos de la diversidad de los gliptodontes, brindando imágenes o datos inéditos, recibiéndome en su lugar de trabajo o realizando diversas gestiones para facilitar mi labor como fue el caso de Alfredo Zurita, Carlos Luna, Francisco Cuadrelli,

Alizia Núñez Blasco, Agustín Martinelli, Juan Carlos Fernícola, Laura Edith Cruz, Sergio Vizcaíno, María Susana Bargo, Martín Zamorano, Martín de los Reyes, José Luis Aguilar y Andrés Rinderknecht, entre otros.

Particularmente agradezco el compromiso de la Fundación Azara por confiar una vez más en una propuesta de la comunicación pública de la paleontología.

En consecuencia esta obra debe ser considerada como una construcción colectiva, que no se hubiera podido realzar sin los aportes de las siguientes personas e instituciones:

ARGENTINA

Laboratorio de Evolución de Vertebrados y Ambientes Cenozoicos (CECOAL -CONICET, Corrientes): Alfredo Zurita, Carlos Luna, Francisco Cuadrelli, Alizia Núñez-Blasco, Sofía Quiñones y Daniel Barasoain Goñi.

Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de la Plata: Sergio Vizcaíno (CONICET), María Susana Bargo (CIC PBA), Alfredo Carlini (CONICET), Martín de los Reyes, Martín Zamorano (CONICET) y Diego Verzi (CONICET).

Fundación Azara (Buenos Aires): Adrián Giacchino.

Fundación Verdepampa (Mar de Cobo): Fabiana Sicco, Hugo Gribman.

Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (Mendoza): Cristo Romano.

Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia" (CONICET, Buenos Aires): Agustín Martinelli, Juan Carlos Fernícola, Laura Edith Cruz y Fernando Novas.

Museo de Ciencias Naturales de Miramar "Punta Hermengo": Daniel Boh.

Museo de Ciencias Naturales de Lobería "Gesué Pedro Noseda: Beatriz Baglivo, Gora Noseda.

Museo de Ciencias Naturales de Santa Clara del Mar: Daniel Tassara.

Museo Municipal de Ciencias Naturales de Monte Hermoso «V. Di Martino»: Natalia Sánchez.

Museo Padre Molina, Río Gallegos, Santa Cruz: María Elena Palacios.

Museo Paleontológico de San Pedro: José Luis Aguilar.

Museo Regional Florentino Ameghino, Río Tercero: Javier Ochoa.

Museo Regional Legado del Salado, Asociación Paleo Junín: Marcela Torreblanca.

Museo Egidio Feruglio, Trelew: Eduardo Ruigómez.

Universidad Nacional de Salta (CONICET): Josefina Aris, José Corronca (Museo de Ciencias Naturales-FCN-UNSa).

Museo Universitario «Florentino y Carlos Ameghino», Universidad Nacional de Rosario: Silvia Elena Cornero.

Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca: Rodrigo Tomassini (CONICET), Teresa Manera de Bianco.

Universidad Autónoma de Entre Ríos, Laboratorio de Paleontología de Vertebrados (CONICET, Diamante): Raúl Vezzosi.

Instituto de Antropología de Córdoba (CONICET): Andrés Jakel, Walter Ferrari.

Instituto de Investigaciones Arqueológicas y Paleontológicas del Cuaternario Pampeano (CONICET-UNICEN, Olavarría): Gustavo Politis, Ricardo Bonini, María Clara Álvarez.

Instituto de Ecorregiones Andinas (CONICET Salta-Jujuy): Marcos Darío Ercoli.

Universidad Nacional de Córdoba, Museo de Paleontología: Adán Tauber.

Universidad de Buenos Aires (CONICET): Víctor Ramos.

Universidad Nacional de La Patagonia San Juan Bosco (CIEMEP, CONICET, Esquel): Laureano González Ruiz.

Universidad Nacional de Luján (CONICET): Karina Chichkoyan.

Universidad Nacional de Mar del Plata (CONICET): Matías German dell'Erba.

BRASIL

Universidade do Estado do Rio de Janeiro: Hermínio Ismael de Araújo Júnior.

COLOMBIA

Universidad de Caldas, Departamento de Ciencias Geológicas: Arley J. Gómez-Cruz.

MÉXICO

Universidad Nacional Autónoma de México (ciudad de México): Gonzalo Ramírez-Cruz, Lucero Morelos Rodríguez, Jesús Alvarado Ortega, Violeta A. Romero Mayén, Oscar Carranza Castañeda.

PERÚ

Instituto Geológico Minero y Metalúrgico (Lima): Luz Marina Tejada Medina.

Universidad Nacional Mayor de San Marcos (Lima): Rodolfo Salas Gismondi.

URUGUAY

Museo Nacional de Historia Natural (Montevideo): Andrés Rinderknecht.

Universidad de la República: Martín Ubilla, Pablo Toriño, Daniel Perea.

Biblioteca Nacional de Uruguay: M. G. Barreto

VENEZUELA

Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Laboratorio de Arqueología (Miranda): Arturo Jaimes.

ESTADOS UNIDOS

Case Western Reserve University School of Medicine, Cleveland: Darin Croft.

Museum of Northern Arizona (Flagstaff): David Gillette.

DINAMARCA

Statens Naturhistoriske Museum (Copenhague): Laura Jane Cotton y Kasper Lykke Hansen.

SUIZA

Paläontologisches Institut der Universität Zürich: Kévin Le Verger.

Abreviaturas de colecciones científicas

Los ejemplares fósiles ilustrados o citados en esta obra provienen de las siguientes colecciones científicas:

ARGENTINA

CC: Museo Universitario "Florentino y Carlos Ameghino", Facultad de Ciencias Exactas, Ingeniería y Agrimensura. Universidad Nacional de Rosario.
CNS V: Museo de Ciencias Naturales de Salta, Vertebrados. Universidad Nacional de Salta.
IANIGLA-PV: Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales, Mendoza.
MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia", Ciudad Autónoma de Buenos Aires.
MCA: Museo de Ciencias Naturales "Carlos Ameghino", Mercedes, Buenos Aires.
MCNL: Museo de Ciencias Naturales de Lobería "G. Noseda", Buenos Aires.
MCO: Museo de Ciencias, Municipalidad de Olavarría, Buenos Aires.
MD: Museo Municipal de Ciencias Naturales "Carlos Darwin", Pehuen Co, Buenos Aires.
MEF Pv: Museo Paleontológico "Egidio Feruglio", Trelew, Chubut.
MFA: Museo Florentino Ameghino, Río Tercero, Córdoba.
MHM: Museo Histórico Municipal "A. E. Múlgura", General Belgrano, Buenos Aires.
MLF: Museo de Ciencias Naturales "F. Ameghino", Las Flores, Buenos Aires.
MLP: Museo de Ciencias Naturales de La Plata, Buenos Aires.
MLS: Museo Regional Legado del Salado, Asociación Paleo Junín.
MMH-QUQ: Museo Municipal de Ciencias Naturales de Monte Hermoso «V. Di Martino», Buenos Aires.
MMP: Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata "L. Scaglia", Buenos Aires.

MPH-P 102: Museo de Ciencias Naturales de Miramar "Punta Hermengo", Buenos Aires.
MPLK: Museo Paleontológico "Lucas Kraglievich", Marcos Paz, Buenos Aires.
MPM: Museo Padre Molina, Río Gallegos, Santa Cruz.
MPS y GCF: Museo Paleontológico de San Pedro «Fray Manuel de Torres», provincia de Buenos Aires.
MSC: Museo Municipal de Ciencias Naturales "Pachamama", Santa Clara del Mar, Buenos Aires.
XEN: Colección "Cementos Avellaneda" Olavarría, Buenos Aires.

BOLIVIA
CP-GMY: Colección Paleontológica de la Gobernación de Yamparáez.
MNPA: Museo Nacional Paleontológico Arqueológico de Tarija.

BRASIL
MNH: Museu de História Natural e Jardin Botánico, Belo Horizonte, Brazil.
MCC: colección de paleontología de vertebrados "Onofre Lopes" del Museu Câmara Cascudo, Universidade Federal do Rio Grande do Norte.

CHILE
SGO PV: Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile.

COLOMBIA
CAL: Colección Paleontológica, Centro de Museos, Universidad de Caldas, Colombia.

URUGUAY
FC-DPV: Universidad de la República, Facultad de Ciencias, Departamento de Paleontología, Colección de Vertebrados, Montevideo.

DINAMARCA
ZMK: Statens Naturhistoriske Museum (Zoologisk Museum), Copenhaguen.

SUIZA
PIMUS A/V: Palaeontological Institute and Museum of the University of Zurich.

ESTADOS UNIDOS
AM: American Museum of Natural History, Nueva York.
FMNH: Field Museum of Natural History, Chicago.

Fuentes de figuras

Las imágenes y tablas son originales y registradas legalmente por el autor.

Las imágenes de otros autores, cedidas para su incorporación a esta obra, o re elaboradas están indicadas en el respectivo pie de figura.

Las reconstrucciones en vida fueron realizadas por el ilustrador y museólogo Daniel Boh, titular de la autoría.

Todas las fotografías de ejemplares fósiles de Argentina provienen de colecciones oficiales que cumplen con la Ley 25743.

La última figura del Capítulo 7 fue elaborada sobre la base de dos ilustraciones de John Tenniel de la edición original de "Alicia en el país de las maravillas".

No se permite el uso de las imágenes y tablas sin el permiso explícito del autor.

Introducción

Yo vivo de preguntar, saber no puede ser lujo.
S. Rodríguez 1994

La diversa y numerosa megafauna del Pleistoceno de América del Sur complementó a los ambientes de todo el continente de un modo particularmente único y que no se repetirá jamás en ningún otro territorio de nuestro planeta. Quienes habitamos en esta región se nos dificulta percibir que nuestros paisajes están empobrecidos por la influencia radical de la extinción de esos mamíferos tan singulares, que condicionaron la evolución y la ecología de toda la biota hasta tiempos relativamente recientes. Hace tan sólo once mil años hubiéramos podido convivir con manadas de elefantes, de megaterios, de scelidoterios, de milodontes o de gliptodontes acechados por osos o tigres dientes de sable. Junto a ellos desaparecieron para siempre paisajes y escenas únicas conformadas por asociaciones de grandes mamíferos que, en su mayoría, eran xenarthros herbívoros.

Uno de esos grupos extinguidos más fascinantes fueron los gliptodontes. Desde el Siglo XIX, los paleontólogos, acostumbrados a estudiar animales que podrían parecernos de fantasía como los megaterios, los groebéridos o los peltéfilos, han coincidido en que los gliptodontes son animales extraordinarios, enigmáticos, diferentes y extraños, y que en su diversidad se pueden encontrar especies aún más singulares. Esos paleontólogos hicieron estas afirmaciones porque los gliptodontes son, en efecto, mamíferos que poseen todas estas cualidades y más.

La estructura más evidente de estos animales, que los diferencian claramente del resto de la megafauna extinta, es su coraza. Esta se destaca no solo por su tamaño impresionante, sino también porque cubre a casi todo su cuerpo. Sin embargo, esta característica llamativa tiende a desviar la atención de otros aspectos de su anatomía que resultan más sorprendentes. Si los procesos evolutivos no hubieran dado lugar a las extraordinarias adaptaciones que modelaron a estas criaturas tan peculiares, ni el más audaz escritor de fantasía habría podido imaginarlas, aún en sus mejores momentos de desborde creativo. Pero de haber sido así, los gliptodontes estarían en la misma galería de criaturas como Cthulhu, el Jabberwocky o el Xenomorfo y ningún paleontólogo los tomaría como mamíferos biológicamente posibles.

El contraste de los gliptodontes con el resto de la diversidad mastozoológica no se ajusta sólo a su anatomía sino que también involucra a su historia natural. Sus adaptaciones, sus radiaciones y dispersiones en la vasta geografía americana, sus transformaciones y la diversidad de tamaños corporales resultan igualmente notables que su rara morfología. A su profunda antigüedad se le suma una adaptación dinámica a cambios radicales de los paleoambientes sudamericanos y su interacción con las primeras personas que habitaron en este continente.

Todo este conjunto de características, que posicionan a los gliptodontes como un taxón sugestivo e intrigante, debieron converger en una amplia difusión popular de su historia natural. En las pampas argentinas y en gran parte del territorio americano, a los gliptodontes les corresponde el rol que ocupan los dinosaurios en la comunicación pública de la paleontología de la Patagonia. Sin embargo, en el ámbito popular, sólo son conocidas unas pocas especies terminales de gliptodontes del Pleistoceno debido a la mayor frecuencia de hallazgos fortuitos que atraen la atención de los medios de comunicación. Esta situación muestra el desaprovechamiento de este recurso para promocionar la ciencia, al mismo tiempo que manifiesta la amplia brecha entre el conocimiento académico sobre los gliptodontes y el que se difunde a nivel general.

Este desbalance tiene varias causas compartidas con la comunicación de otras disciplinas científicas, como la escasez de profesionales formados para la comunicación pública de la ciencia y el pobre financiamiento para estas actividades. A su vez el Estado, en sus diversos niveles, acumula una deuda con la modernización y con el mayor apoyo de recursos humanos y económicos a los museos regionales de ciencias naturales. Estas instituciones, que deben ser protagónicas en la comunicación pública de la paleontología por su mayor cercanía con la sociedad, en general tienen saldos negativos de profesionales, de técnicos especializados y de presupuestos acordes a su tarea. En consecuencia se pone en

riesgo la conservación del patrimonio, por lo que el estudio de la paleontología regional suele depender de la actividad de instituciones centrales.

En el caso de la comunicación popular de la paleontología de los gliptodontes, también influye en esa brecha que nunca supimos tanto de estos animales como durante la tercera década del Siglo XXI. Las investigaciones sobre los gliptodontes han experimentado una aceleración particularmente notable en las últimas décadas, lo que dificulta adecuar la transferencia fuera de los ámbitos científicos.

En estas páginas se defiende la idea de que la divulgación científica debe ser un bien común que se puede lograr mediante la comunicación a un público amplio. Para ello, los gliptodontes son un buen caso, ya que su historia y biología abarcan tres continentes, uniendo identidades que trascienden fronteras, tiempo, idiomas y culturas. En consecuencia, el objetivo principal de este libro es difundir la historia natural de los gliptodontes entre un público no especializado, como técnicos, profesionales de museos, paleoartistas y estudiantes de ciencias biológicas. Por esta razón, se ha procurado evitar muchos términos técnicos que requieren una explicación muy extensa (como las unidades estratigráficas o la escala de tiempo geológica basada en las edades de los mamíferos terrestres) y se han eludido muchos temas que hubieran requerido un abordaje más extenso y profundo. También está dirigido a paleontólogos que se inician en el estudio de los gliptodontes, ya que tendrán acceso a una síntesis actualizada de la investigación sobre este grupo.

Los paleontólogos que se ocuparon de estudiar a los gliptodontes durante el Siglo XIX e inicios del Siglo XX trabajaban, salvo excepciones, de un modo segregado, casi solitario y competitivo lo que llevó a una práctica poco sana que no permitió un progreso más completo y profundo. El modelo actual de estudio de la paleontología superó el viejo tradicionalismo dependiente de protagonistas individuales, alcanzando una estrategia más favorable que se apoya sobre grupos de investigación de instituciones formales con vínculos académicos con otras instituciones nacionales o extranjeras.

Del mismo modo en que los protagonistas de la segunda mitad del Siglo XIX sentaron las bases para un avance sólido sobre el conocimiento los gliptodontes, los esfuerzos de los paleontólogos sudamericanos de la segunda mitad del Siglo XX establecieron las condiciones para su estudio de modo más consistente. Esto también estuvo favorecido por la mayor institucionalización de la paleontología argentina, iniciada a mediados del Siglo XX, la consolidación de las carreras de paleontología en las universidades y la estabilidad democrática sudamericana desde mediados de la década de 1980. Complementando a todo esto, resultó decisiva una próspera combinación de excelentes profesio-

nales que sumaron sus voluntades en el estudio de los gliptodontes. En consecuencia, durante los primeros años del Siglo XXI el citado aceleramiento vertiginoso sobre el conocimiento de los gliptodontes fue inexorable.

La actual generación de paleontólogos continúan con la tradición y compromiso de realizar una revisión profunda de la evolución, diversidad e historia biogeográfica de los gliptodontes, lo cual está proporcionando una visión más clara de su biología, evolución y del ecosistema en el que vivieron. Antes bien, necesitamos profundizar la divulgación de la paleontología en nuestro continente a través de programas impulsados y sostenidos por los estados de cada nación. Para ello es necesario que se contemple su incorporación en la educación pública pre universitaria, en los que se jerarquice al profesional de la divulgación científica y que se fortalezcan a los museos regionales como centros de protección patrimonial y de transferencia a la comunidad. En tiempos de pos verdad, movimientos anticientíficos y filosofías posmodernas la popularización de la ciencia es una tarea indispensable.

Carlos A. Quintana,
Montemar 2025

Capítulo 1

Una breve historia del doble descubrimiento de los gliptodontes

Cuando convivimos con los gliptodontes

> *… los extraordinarios animales llamados Gliptodontes, que estaban cubiertos por corazas óseas que alcanzaban a tener hasta dos pulgadas de espesor… durante la época en que prosperaba esa fauna singular, únicamente propia de las pampas argentinas, el hombre también poblaba estas comarcas, y más de una vez vio, contempló y admiró las macizas formas de los extraordinarios seres que lo rodeaban por todas partes.*
>
> F. Ameghino, 1880.

La humanidad debió transitar dos veces la experiencia de descubrir a los gliptodontes.

La historia entre los gliptodontes y nosotros es milenaria. Como dijo Florentino Ameghino, los primeros en advertir la existencia de estos extraños animales fueron las sociedades indígenas cuando convivieron con ellos en las praderas sudamericanas. Seguramente no dudaron en considerarlos como entidades diferentes al resto de la fauna que los rodeaba. Ellos interactuaron con los gliptodontes compartiendo los mismos ambientes durante más de siete mil años. Aunque se cuenta con fechados de esa convivencia con antigüedades de más de 20.000 años antes del presente en Venezuela y en Argentina, los registros más frecuentes se disponen entre unos 15.000 y 8000 años antes

del presente. Este lapso corresponde al registro indiscutido más antiguo de las primeras personas que habitaron en América del Sur y que se superpone a la supervivencia de las últimas poblaciones de gliptodontes.

Lamentablemente la primera y más extensa parte de esta historia entre personas y gliptodontes está perdida casi en su totalidad porque no contamos con el relato directo de sus protagonistas. No sabemos cómo los denominaban como conjunto, ni a cada una de las especies que conocieron. Los indígenas tampoco pudieron transmitirnos cómo fue el comportamiento de los gliptodontes, sus sonidos o si vivían solos o en manadas, cuál era su época de apareamiento, si tenían preferencia por algún alimento en particular o si dieron lugar a su incorporación cultural como mito, ritual o tabú.

Esa larga historia en la que los humanos tuvimos una relación directa con los gliptodontes es conocida en sus aspectos más generales gracias al trabajo de arqueólogos que estudian la convivencia de las sociedades indígenas y la fauna extinguida a partir de los vestigios que se preservaron en unos pocos sitios arqueológicos (ver el capítulo 7). Los arqueólogos han estudiado contextos donde quedó plasmado el consumo humano de, al menos, ocho gliptodontes y otros pocos sitios donde sus restos fósiles fueron trasladados por los indígenas con algún motivo estético o ritual. Este conocimiento se está construyendo cotidianamente y en cualquier momento puede haber nueva información.

Los volvimos a descubrir diez mil años después

La segunda vez que descubrimos a los gliptodontes, luego de unos miles de años que nos olvidamos de su existencia, ocurrió al desenterrar sus esqueletos fósiles cuando ya llevaban extinguidos mucho tiempo. El estudio zoológico de los gliptodontes les compete a los paleontólogos y gracias a ellos los redescubrimos. Sin embargo los primeros en tener contacto documentado con estos animales no fueron paleontólogos, al menos como los conocemos en la actualidad, sino viajeros, intelectuales y, finalmente, naturalistas, zoólogos y paleontólogos de los siglos XVIII y XIX.

La referencia escrita más antigua sobre los gliptodontes proviene de mediados del Siglo XVIII y pertenece a Thomas Falkner. Entre 1752 y 1756 este médico, sacerdote e informante británico encontró varios restos de mamíferos fósiles en el río Carcarañá, en la actual provincia de Santa Fe, Argentina (por entonces Virreinato del Perú). Entre ellos había huesos de lo que actualmente podemos considerar que se trataba de un gliptodonte:

> *Yo en persona descubrí la coraza de un animal que constaba de unos huesecillos hexagonales, cada uno de ellos del diámetro de una pulgada cuando menos; y la concha entera tenía más de tres yardas de una punta a la otra. En todo sentido, no siendo por su tamaño, parecía como si fuese la parte superior de la armadura de un armadillo; que en la actualidad no mide mucho más que un jeme de largo*.
>
> Falkner, 1774.

Es interesante que Falkner haya relacionado acertadamente a esa coraza con los armadillos, sobre todo porque oportunamente había confiado en un informe de Garcilaso de la Vega que consideraba a las osamentas fósiles de gran tamaño como si fueran de humanos gigantes…*que fueron destruidos por Dios por el delito de sodomía*. A esta interpretación se la puede considerar como la hipótesis más antigua de la causa de la extinción de la megafauna de América del Sur… aunque nadie se animó a ponerla a prueba. Por este descubrimiento en el río Carcarañá, Falkner suele ser señalado como el primero en hallar a un gliptodonte pero, como ya se expresó, se conocen sitios arqueológicos que demuestran que personas de las sociedades indígenas interactuaron con estos animales miles de años antes.

Algunas décadas después, en 1814, el polifacético uruguayo Dámaso Antonio Larrañaga encontró un fémur y parte del tubo caudal (la coraza de la cola) de un gliptodonte en el río del Sauce, Uruguay. Larrañaga incorporó estos restos en su obra "Diario de Historia Natural", constituyendo la primera descripción científica de lo que años más tarde conoceríamos como gliptodontes, pero que nombra como "*Dasypus* (*Megatherium*)". No es claro porqué dio a entender que *Dasypus*, *Megatherium* y esos fósiles eran lo mismo. Posiblemente Larrañaga los haya relacionado con los armadillos (*Dasypus*) debido a la coraza y con los megaterios porque eran huesos de gran tamaño y de los pocos fósiles conocidos en esa época, sea como fuere, con esto comenzó una gran confusión que duró 24 años. A pesar de ello, sus observaciones fueron muy acertadas para ese momento histórico, sobre todo considerando que no era un zoólogo especialista en fósiles y que no vinculó a esos huesos de gliptodonte con elefantes o sodomitas gigantes, de hecho los relacionó en el grupo correcto: los xenarthros. Larrañaga, además, era un excelente dibujante que ilustró con mucho detalle a algunos de los fósiles que encontró.

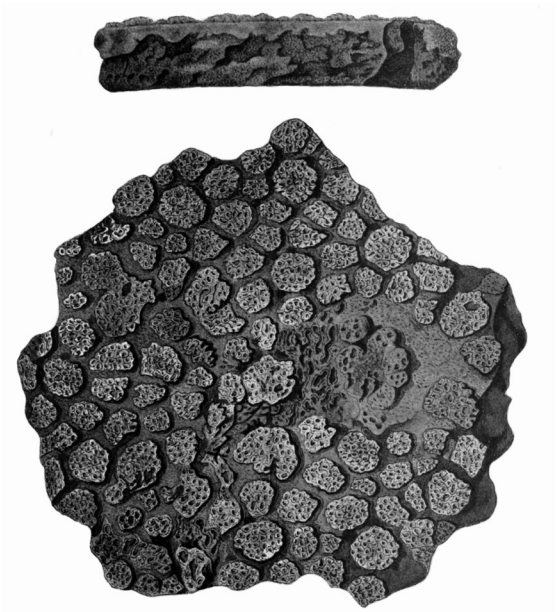


Figura 1-1. Ilustración de un fragmento de coraza de *Glyptodon* realizada por Dámaso Larrañaga durante las primeras décadas del Siglo XIX. Fuente: Larrañaga (1922-1930).

Este material fósil fue enviado a Francia para que los examine el naturalista Auguste St. Hilaire junto con una carta donde expresaba que podrían tratarse de huesos de megaterio. Luego, el famoso paleontólogo francés Georges Cuvier, influenciado por las observaciones de Larrañaga y debido a que todavía no se conocían otros megamamíferos fósiles en América del Sur, trató a esos restos como si fueran de megaterio en una obra de 1824. A partir de estos y otros descubrimientos ocurridos a principios del Siglo XIX varios naturalistas europeos estudiaron huesos de estos animales, pero todavía no tenían en claro de qué se trataban.

El hallazgo de un esqueleto de megaterio en las barrancas del río Luján (actual provincia de Buenos Aires, Argentina) durante 1785 (entonces Virreinato del Río de La Plata) causó un gran interés en la comunidad científica internacional debido a que estaba entero y que pudo ser estudiado en detalle por Cuvier. Sin embargo aún no estaban claras las relaciones de parentesco evolutivo entre los fósiles sudamericanos y apenas se conocía la anatomía y diversidad de estas especies. Entre fines del Siglo XVIII y principios del Siglo XIX América del Sur era un continente enigmático y sobre el cual había muchos mitos y leyendas. Además, la mayoría del territorio apenas estaba saliendo de la etapa

colonial y sus instituciones estaban en formación, por ello existía una gran dependencia de pensadores europeos en temas de ciencia a quienes se recurría para resolver preguntas sobre la naturaleza vernácula. En pleno período colonial los vasallos del rey enviaban principalmente valores a las capitales de los imperios, y también información, mapas, cajas con animales, plantas, rocas y fósiles como parte del botín de los territorios colonizados.

Durante el resto del Siglo XIX y parte del XX desde los principales centros de Europa se practicaba una paleontología imperialista a modo de una continuación de las prácticas coloniales. Así, en Inglaterra, Francia, Holanda o Alemania los naturalistas recibían en sus museos cajas con fósiles en pobres condiciones de preservación y con datos de procedencia que muchas veces eran imprecisos o erróneos. La integridad de los fósiles y la información de los ejemplares comprados a comerciantes de antigüedades eran particularmente cuestionables, ya que no dudaban en completar huesos del esqueleto de una especie con los de otra obtenida en una localidad diferente, con el fin de elevar el precio. Durante 1898 Florentino Ameghino denunciaba lo siguiente:

> *Por otra parte la recolección de huesos fósiles habiéndose vuelto una industria hasta cierto punto lucrativa, á lo menos para aquellos que la hacen bajo un punto de vista mercantil, los coleccionistas salvo rarísimas excepciones, han contribuido no poco á esta confusión, pues siendo muy raro encontrar esqueletos completos, para obtener un precio mas elevado han tratado siempre de completarlos con restos de otros individuos, que, desgraciadamente, no siempre eran de la misma especie*.

Muchos huesos de gliptodontes fueron considerados como pertenecientes a megaterios como consecuencia de ese comercio de fauna extinguida, al incipiente conocimiento de los fósiles sudamericanos, a que muchas de las muestras enviadas a Europa consistían en mezclas de esqueletos de varias especies y a la opinión temprana e influyente de Cuvier. De hecho, durante varias décadas se discutió si las corazas fósiles correspondían al esqueleto de los perezosos gigantes. Debido a estas causas, durante los primeros años del Siglo XIX ocurrieron muchos errores respecto de la verdadera naturaleza de los huesos que, años más tarde, se pudo demostrar que pertenecían a un grupo totalmente nuevo: los gliptodontes.

A principios de la década de 1820 el alemán Friedrich Sellow recolectó en Uruguay restos de la coraza, el tubo caudal y otros huesos de un gliptodonte (palabra que todavía no existía). El mineralogista alemán Christian Weiss es-

tudió esos ejemplares durante 1827 y nuevamente los identificó como megaterio, mientras que al tubo caudal lo interpretó como… ¡un tronco de palmera!

El inglés William Clift sostuvo la misma línea interpretativa gliptodonte = megaterio al estudiar restos hallados en el río Salado (provincia de Buenos Aires, Argentina) que le fueron enviados por el cónsul inglés Woodbine Parish desde Buenos Aires. Estas confusiones involucraron hasta al propio Darwin quien encontró huesos de megaterio y de otros megamamíferos fósiles en yacimientos de esa provincia durante la célebre expedición en el Beagle. Durante 1832 le escribió una carta a su hermana desde Montevideo donde decía:

> *He encontrado partes de la curiosa coraza ósea que se atribuye al megaterio; como los únicos ejemplares existentes en Europa están en Madrid (enviados en 1798 desde Buenos Aires), solamente esto basta para compensar algunos momentos de cansancio*.

Recién en 1833 el profesor alemán Joseph D'Alton retomó, de modo independiente, la idea de Falkner expresando que algunos de los huesos (y sobre todo la coraza) atribuidos al megaterio pueden estar relacionados con algún ancestro de los armadillos. Los clasificó como parte del género *Dasypus* (el de las mulitas) pero, a diferencia de Larrañaga y Cuvier, fue enfático en expresar que esos restos no pertenecen al megaterio al que considera más cercano a los perezosos actuales. Pero mantuvo una posición precavida sobre la naturaleza de esos huesos porque carecía de un esqueleto completo.

Hacia la década de 1830 las mejores muestras de fósiles sudamericanos estaban siendo recibidas en Inglaterra debido a la actividad de sus diplomáticos (como W. Parish), a través de una intrincada red de comerciantes de fósiles y por expediciones como las de C. Darwin. Hacia esos años, los fósiles sudamericanos apenas eran conocidos a través de unas pocas especies de elefantes extinguidos, el toxodonte y el megaterio, pero los paleontólogos en toda Europa se estaban percatando de que los esqueletos que habían llegado a sus museos estaban compuestos de más especies.

Florentino Ameghino describió esta situación a fines del Siglo XIX:

> *Woodbine Parish y Carlos Darwin enriquecían al mismo tiempo al Colegio de Cirujanos de Londres con numerosos restos de* Megatherium *y de Gliptodontes; tan pronto como llegaron esos restos a Inglaterra, tanto para Clift como para Owen fué evidente que se habían confundido dos animales distintos y que los fragmentos de coraza atribuidos al* Megatherium *eran en realidad de un animal*

muy distinto; se moldearon algunos huesos y un fragmento de coraza que, enviados al Museo de París, fueron reconocidos por Laurillard, Pentland y de Blainville como pertenecientes a un armadillo gigantesco. Ameghino, 1889.



INFORME

Presentádo á la Comision de Biblioteca y Museo por los miembros de ella, D. Bernardo Berro y D. Teodoro M. Vilardebó, sobre el reciente descubrimiento de un animal fosil en el Partido de la Piedra-Sola Departamento del Canelon.

Los infrascriptos, encargados de ir á reconocer y recojer las osamentas de un animal desconocido encontrado en el arroyo del *Pedernal* á diez y seis leguas de esta Capital, tienen la satisfaccion de dirigirse á los SS. de la Comision de Biblioteca y Museo para informarles del resultado de su mision.

Tomadas todas las disposiciones necesarias se pusieron en camino el 9 de Diciembre de 1837, acompañados de Mr. Arsenio Yaabello Canciller del Consulado General de Francia en esta República, en cuyo Sr. hallaron las mejores disposiciones para asociarse á esta excursion; y se hacen un deber en manifestar, que han tenido los motivos mas relevantes para congratularse de su obsequiosa deferencia, habiéndoles sido de mucho

clase de los *crustaceos* paga tambien su tributo al *Pedernal*, pues se ven en el algunos cangrejos.

La vegetacion es variada en las márgenes de este modesto arroyo; se observan en ellas algunas plantas medicinales, pero carecen de vegetales leñosos y criptogamos, exceptuando algunos hongos del género *Licoperdon*.

Estudiada suficientemente la localidad, los Comisionados se constituyeron en el deber de ocuparse del objeto principal de sus investigaciones. Pero, confiesan antes de todo ingenuamente, que esperimentaron desde luego un vivo sentimiento, al ver que habian sido prevenidos en la interesante tarea de determinar con exactitud las circunstancias principales de la situacion del animal.

En efecto algunos dias antes se habian hecho ya exploraciones que habian alterado completamente la conformacion exterior del animal. El Sr. Juez de Paz de Toledo, encargado por el Exmo. Sr. Ministro de Gobierno de la conservacion del esqueleto, no podria ser criticado sin justi-

tuvieron sometidas. Estas piezas cónicas estaban colocadas en un semicirculo cuyo diametro era de nueve pulgadas, simulando, segun las mismas espresiones de D. Roberto, *un nicho*, que fué el que precisamente llamó la atencion de las personas que la casualidad condujo hasta aquel lugar, porque esta parte del escudo por estar vuelta del lado de la barranca, era la unica accesible á la vista.

D. Roberto aseguró tambien, que despues de haber descubierto cuida-

EL UNIVERSAL

MONTEVIDEO.

SABADO 31 DE MARZO DE 1838

Figura 1-2. Inicio del informe de la primera descripción completa de un gliptodonte con procedencia geológica y geográfica conocida con precisión. Publicada en el periódico uruguayo El Universal de Montevideo del 31 de marzo de 1838. El encabezado expresa: *INFORME. Presentádo á la Comisión de Biblioteca y Museo por los miembros de ella, D. Bernardo Berro y D. Teodoro M. Vilardebó, sobre el reciente descubrimiento de un armadillo fosil en el Partido de la Piedra Sola Departamento del Canelon.*

El año 1838 resultó esclarecedor para varios investigadores respecto de la naturaleza de los ejemplares fósiles que, ahora sabemos, pertenecían a gliptodontes ya que confluyeron dos estudios donde los describen sin confundirlos con gigantes, con otros animales o con plantas. Mientras en Europa estaban desentrañando la mezcla de esqueletos que tenían en las cajas que compraban en el río de la Plata, en Uruguay ya tenían una idea más clara. Durante 1837 Teodoro Vilardebó (amigo de Dámaso Larrañaga) y Bernardo Berro (que años más tarde fue presidente de Uruguay) fueron comisionados para realizar una expedición al arroyo del Pedernal donde, entre el 9 y el 14 de diciembre, recuperaron una coraza y numerosos huesos de un gliptodonte (recordemos que todavía no existía el concepto de gliptodonte ni la propia palabra).

Al año siguiente publicaron un informe en varias entregas, entre los días 31 de Marzo y el 5 de Abril, en el diario El Universal de Montevideo en el que describieron el esqueleto que desenterraron. En ese informe los naturalistas uruguayos hicieron una extensa descripción de la geología del lugar, de los huesos que hallaron, de la posición en que se disponían e incorporaron medidas de todas las piezas. También agregaron observaciones técnicas sobre el trabajo de campo lo cual no era común para la época:

> *… los primeros golpes de azada pusieron al descubierto algunos huesos del esqueleto; pero no se tardó en conocer que las azadas, los picos y las palas serían instrumentos poco á proposito para una operacion tan delicada porque la armazón huesosa que ya se podía percibir era de tal manera frágil, y estaba tan obstruida de arcilla crasa y compacta, que era preciso para no quebrantarla hacer una cuidadosa y detenida disección del animal fosil. Cada uno se armó en consecuencia de un cuchillo, y con toda la paciencia y ansiedad de personas dominadas por una viva curiosidad y por el amor de la ciencia soportaron los ardores de un sol abrasador en los días 12 y 13 de Diciembre á fin de lograr poner á descubierto todo lo que se pudiese extraer del esqueleto.* T. Vilardebó y B. Berro, 31 de Marzo de 1838.

Los investigadores advirtieron que se trataba de un animal diferente al megaterio y lo relacionaron con los armadillos, de modo que lo nombraron como *Dasypus antiquus*.

> *Los informantes creen que el fosil de Pedernal podría denominarse con bastante propiedad Dasypus antiquus, por su analogía con los armadillos y la época remota en la que existió.* T. Vilardebó y B. Berro, 5 de Abril de 1838.

Este fue el primer nombre de especie que recibió formalmente un gliptodonte. Esta expedición también es históricamente significativa porque se trató del primer trabajo de campo paleontológico realizado profesionalmente en el río de La Plata (organizada formalmente desde la Comisión de Biblioteca y Museo) y el informe de sus estudios fue el primer artículo científico de paleontología publicado en Uruguay por investigadores locales.

T. Vilardebó y B. Berro pudieron resolver más rápido y claramente la cuestión de la naturaleza de estos animales debido a que recolectaron el esqueleto ellos mismos, no los mezclaron con otros huesos y conocían sin dudas su pro-

cedencia. Años más tarde estos fósiles fueron enviados a París, donde François Jules Pictet los clasificó como *Glyptodon clavipes*.

Este informe tuvo poca difusión entre los naturalistas alrededor del mundo, posiblemente porque fue publicado en un diario en idioma castellano (los idiomas de la ciencia en esa época eran el inglés y el francés) y porque un célebre paleontólogo inglés realizó un informe similar unos meses más tarde, en diciembre del mismo año.

Cuando Vilardebó y Berro publicaron su estudio sobre el *Dasypus antiquus*, en Europa ya había comenzado una "competencia" para publicar antes que otros la verdadera relación entre los esqueletos fósiles y las corazas, y para establecer si realmente los megaterios tenían una armadura ósea. Esta carrera estaba protagonizada principalmente por el danés Peter Lund, el alemán Joseph E. D´Alton y el británico Richard Owen (que estaba a cargo del Hunterian Museum del Colegio de Cirujanos de Londres, sucediendo a su suegro W. Clift).

Por esta época llegaron a Inglaterra restos de gliptodontes provenientes de Cañuelas, provincia de Buenos Aires, enviados por el comerciante de fósiles Nicolás Descalzi y alentado por el entonces cónsul inglés Charles Griffith. Al mismo tiempo otro mercader, Pedro de Angelis, envió a Europa una copia del artículo de Vilardebó y Berro publicado en el diario El Universal donde demostraban que las corazas no pertenecían a los megaterios sino que correspondían a otro tipo de animal.

En este contexto los británicos se apuraron para ganar la prioridad del descubrimiento de este nuevo tipo de fósil sudamericano (aunque en realidad la prioridad la tenían los uruguayos). Owen aprovechó la edición del libro de W. Parish "*Buenos Aires and the Provinces of the Rio de La Plata*" para incorporar un breve apartado ("*Note on the Glyptodon*") donde describió la morfología de un molar para proponer el género *Glyptodon*. El apremio por publicar esta nota es evidente ya que se incorporó mientras el libro estaba en la imprenta, por lo que ocupa las páginas 178 b, c, d, y e, mientras que el dibujo del gliptodonte (con numerosos errores) fue intercalado antes de la página inicial que contiene los datos del libro. Ese breve estudio de Owen se basó sobre ejemplares enviados por el propio Parish y un dibujo realizado por un comerciante de fósiles, y coincidió con D´Alton y los naturalistas uruguayos en que los gliptodontes eran animales diferentes de los megaterios y que estaban emparentados con los armadillos. En ese texto Owen usó por primera vez la palabra *Glyptodon*, que significa "diente tallado", para el nombre del género, pero no lo ubicó en un grupo propio sino que continuaba manteniéndolo dentro de los armadillos. Este fue el inicio de una serie de confusiones que llega hasta la

actualidad ya que otro aspecto de la desprolijidad de esta publicación es que Owen no le asignó ninguna especie al género.

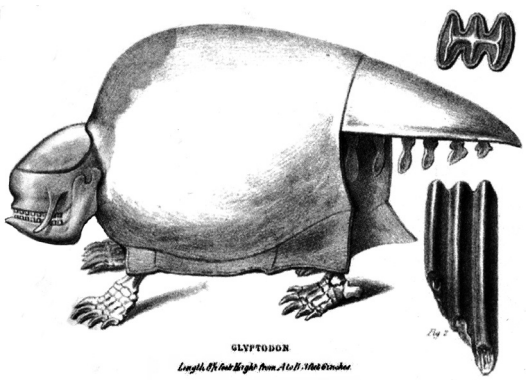


Figura 1-3. Reconstrucción del esqueleto de *Glyptodon* publicada por R. Owen (1838) intercalado en el libro de W. Parish. Este dibujo se confeccionó con un esquema enviado desde Buenos Aires realizado por un comerciante de fósiles, al que el suegro de Owen le agregó las patas llevadas a Inglaterra por Parish. Debido al apremio para lograr la prioridad de nombrar al gliptodonte, la ilustración aparece al principio del libro y 178 páginas antes del texto que describe al animal. Esta reconstrucción tiene numerosos errores: la forma de la coraza es totalmente imaginaria (ningún gliptodonte tuvo algo parecido a alerones inferiores); la coraza del tubo caudal no es dorsal sino periférica a las vértebras y tampoco articula dorsalmente con la coraza principal; ninguna de las corazas representadas tiene osteodermos ni ornamentaciones; la ilustración del cráneo minimiza la forma del arco cigomático y muestra una mandíbula muy delgada. La forma de las patas con falanges distales tan finas también es el producto de la imaginación.

La palabra *Glyptodon* si bien fue publicada formalmente por Owen, en realidad había sido usada por el diplomático W. Parish en cartas enviadas a ese paleontólogo junto a las cajas con los fósiles. Owen continuó describiendo materiales fósiles de este gliptodonte nombrando, hasta 1845, a cuatro especies dentro del género: *G. clavipes*, *G. reticulatus*, *G. ornatus* y *G. tuberculatus*.

Durante los años siguientes a la primera publicación de Vilardebó y Berro, particularmente durante 1839, abundaron los artículos científicos sobre los gliptodontes. Peter Lund halló restos de gliptodontes en una caverna de Brasil, reconociendo un nuevo género que denominó *Hoplophorus* y a la especie *Hoplophorus euphractus*. Esta es la primera especie de gliptodonte que fue nombrada aplicando formalmente las normas de nomenclatura. Los informes de Lund son sustancialmente de mejor calidad que los de sus colegas europeos,

debido a que trabajó en persona en el terreno. Mientras Owen, D´Alton, Weiss y otros esperaban cómodamente en sus gabinetes que les enviaran fósiles desde América, Lund realizaba expediciones y excavaciones para recolectar los materiales que luego estudiaba.

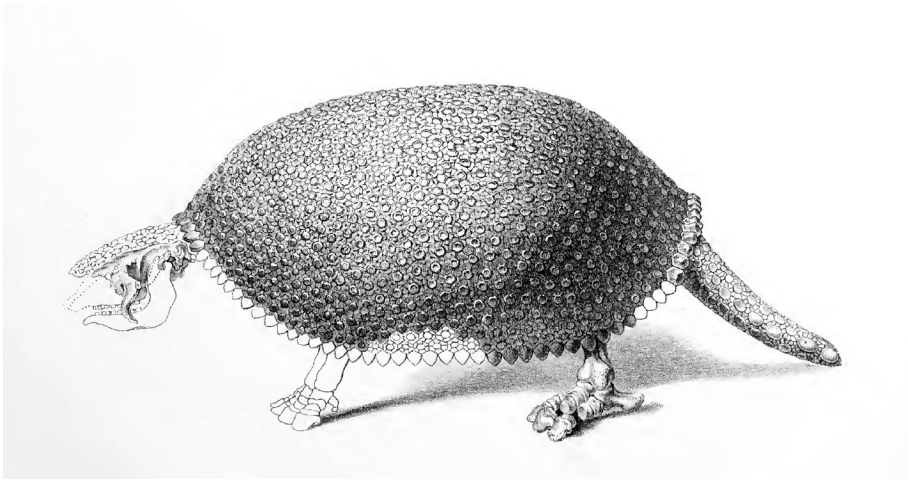


Figura 1-4. Reconstrucción del esqueleto de *Glyptodon clavipes* publicada por R. Owen (1839). Esta es la figura que F. Ameghino señala en 1889 como errónea debido a que la coraza y el tubo caudal pertenecen a géneros diferentes. Otros errores en esta imagen son la falta de anillos que articulan con el tubo caudal, la forma del cráneo con un hocico muy alargado y la mandíbula muy grácil, la forma de la coraza fue mal restaurada de modo que no coincide con la de *Glyptodon* y la forma de la pata delantera se parece a la de un elefante (compárelo con la figura del mismo autor del año anterior).

El mismo año, el propio Owen publicó un análisis más completo y prolijo sobre *Glyptodon* donde se explayó con más precisiones que en la nota del libro de Parish, siendo muy enfático desde el extenso título que no se trata de un megaterio: "Descripción de un diente y de parte del esqueleto del *Glyptodon*, un cuadrúpedo grande del Orden de los edentados, al cual pertenece la armadura ósea articulada ilustrada por Mr. Clift en su memoria sobre el *Megatherium*, traída a Inglaterra por Sir Woodbine Parish". En este estudio nombra a la especie *Glyptodon clavipes*, haciendo referencia a la forma de los pies. En realidad, la especie debió llamarse *Glyptodon antiquus* debido a que los uruguayos tenían la prioridad del nombre, pero Owen enmarañó mucho más las primeras interpretaciones sobre los gliptodontes. Si bien este paleontólogo inglés pudo individualizar el esqueleto de los gliptodontes de otros fósiles sudamericanos, cometió otras confusiones que fueron señaladas por Florentino Ameghino:

Desgraciadamente, el esqueleto que se conserva en el Museo de Cirujanos de Londres, ha sido mal reconstruido, pues Owen creyó que todos esos huesos provenían de un solo individuo, mientras que provienen no sólo de individuos distintos, sino también de especies diferentes. La coraza dorsal es de un verdadero Glyptodon*, mientras que el tubo cónicocilíndrico que constituye la cola, de un animal muy diferente, para el que se ha adoptado el nombre genérico de* Hoplophorus*. Por otra parte, esos restos tampoco fueron encontrados juntos, pues me consta por las informaciones que me han sido proporcionadas en el partido Cañuelas, donde los mencionados restos fueron descubiertos, en las barrancas del río de la Matanza, que el tubo caudal fué recogido a unos 5 kilómetros de distancia de la coraza… Nunca se ha vuelto a encontrar otro ejemplar igual al descripto por Owen, ni podrá encontrarse, puesto que, lo repito, se halla restaurado con restos de dos géneros distintos:* Glyptodon *y* Hoplophorus. Ameghino, 1889.



Figura 1-5. *Glyptodon reticulatus*. Ilustración de Daniel Boh.

Nuevamente las confusiones sobre la naturaleza de los gliptodontes provienen de los centros de poder europeos donde recibían materiales de todas partes del mundo de un modo no siempre ordenado ni recolectado con rigurosidad científica. Mientras, las aclaraciones se efectuaron desde América del Sur y, como en el caso de Vilardebó y Berro, se basaron sobre el estudio de materiales fósiles obtenidos de modo confiable y con procedencias geográficas y estratigráficas conocidas (y sin despojar el patrimonio de otros países).

Con todos estos avances disponibles, durante 1839 D'Alton volvió al tema que había tratado durante 1833 y propuso el nombre *Pachypus* a los gliptodontes que, como muchos otros nombres, terminaron siendo descartados porque se demostró que los restos estudiados pertenecían a especies ya nombradas.

Richard Owen y el problema de *Glyptodon clavipes*

Desde el Siglo XIX *Glyptodon clavipes* fue considerada la especie tipo de *Glyptodon*, es decir la primera especie sobre la que se justifica la creación de un género. Las reglas de nomenclatura exigen que la especie tipo debe estar respaldada por, al menos, un ejemplar (denominado Holotipo) el cual es el "portador del nombre", es decir, se usa como referencia para asignar nuevos ejemplares a esa especie.

Pero Owen caracterizó a este género a partir de un molar y sin asignarle especie, lo cual es algo muy irregular y desprolijo sobre todo cuando se presenta un género por primera vez. Además, la descripción de *Glyptodon clavipes* estuvo basada sobre el esqueleto de varios géneros diferentes, tal como lo señaló Ameghino. Finalmente el paleontólogo francés Robert Hoffstetter a mediados del Siglo XX advirtió que el molar que usó Owen en 1938 para presentar al género en realidad corresponde a alguna especie de *Panochthus*. A su vez, de todos los materiales que estudió Owen, sólo parte de una pata podía ser asignada a alguna especie indeterminada de *Glyptodon*. El paleontólogo argentino Francisco Cuadrelli de la Universidad Nacional del Noreste, junto a un equipo de investigadores de Universidad Nacional de Luján, de la Universidad de Morón y de la Universidad de la República de Uruguay, establecieron en 2019 que *Glyptodon clavipes* es una especie que no puede ser considerada válida en tanto que no se conocen ejemplares con caracteres que permitan su definición. En consecuencia es un nombre que no se puede aplicar a ningún ejemplar de *Glyptodon* y todos los gliptodontes asignados a *Glyptodon clavipes* desde 1839 deben ser revisados para establecer a qué especie pertenecen.

A partir de la década de 1840 se sucedieron numerosos estudios sobre los gliptodontes, con importantes aportes de Owen y Lund. Durante 1862 el zoólogo alemán Karl Hermann Konrad Burmeister fue contratado para dirigir el Museo Público de Buenos Aires (actualmente el Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia") desde donde realizó aportes muy esclare-

cedores sobre la diversidad y registro fósil de los gliptodontes. Según F. Ameghino la monografía sobre los gliptodontes de Burmeister es:

> (una) …*obra colosal que quedará como un monumento de la paleontología argentina. En ella dio la descripción e ilustración completa de un nuevo género, el* Panochthus*; fundó otro género no menos interesante, del cual describió partes considerables del esqueleto, el* Doedicurus*; describió el género* Hoplophorus *separándolo de los otros Gliptodontes; y dio la descripción casi completa de tres especies de* Glyptodon. Ameghino, 1889.

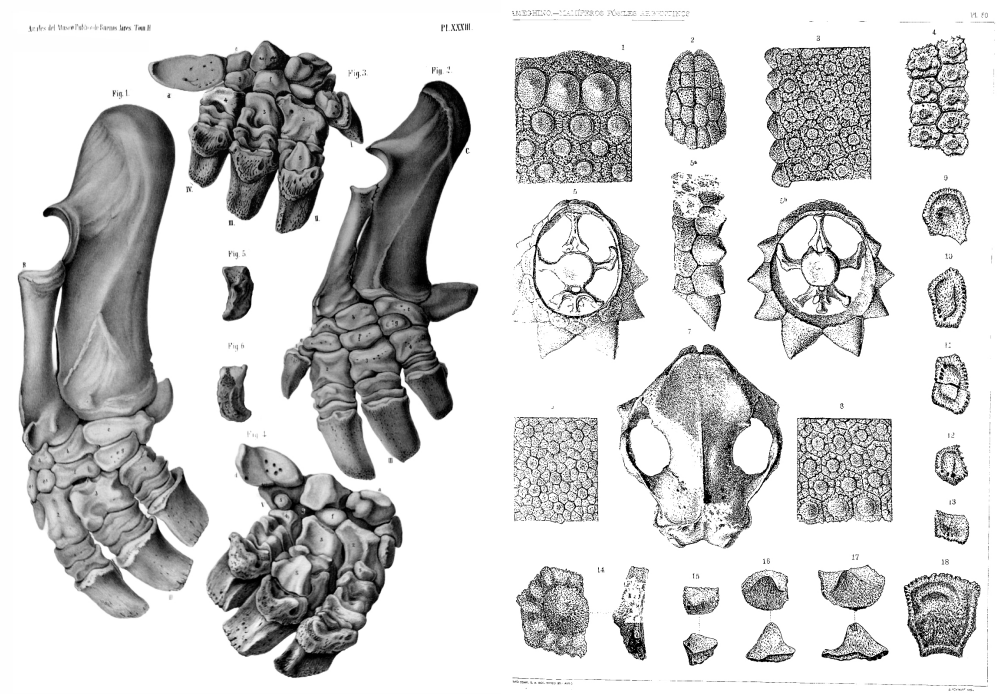


Figura 1-6. Figuras de la obra de H. Burmeister (1874) (izquierda) y de F. Ameghino (1889) (derecha) en las que ilustraron la anatomía de los gliptodontes de modo profesional y con detalles muy precisos.

Otro aspecto destacado de la obra de Burmeister es la gran calidad de las ilustraciones de sus textos.

El nombre que engloba a todo el grupo y que la diferencia de los armadillos, la familia Glyptodontidae, informalmente gliptodóntidos o gliptodontes, fue

propuesto por John Edward Gray en 1869. Su definición fue escueta "*Coraza dorsal entera, no articulada, fijada rígidamente a la parte superior de la pelvis de gran tamaño*" e incluyó a los géneros *Glyptodon* propuesto por Owen, *Panochthus* por Burmeister y *Hoplophorus* por Lund. Además, apenas expresa dudas acerca de una coraza ventral cuya existencia fue planteada por Burmeister, y dijo que la cabeza podría ser retráctil.

Unos años antes, en 1864, el británico Thomas Huxley había propuesto que todos los gliptodontes debían ser considerados una familia propia que, siguiendo a la primera nominación correcta realizada por Lund, debería denominarse Hoplophoridae (por lo que a los gliptodontes, en general, deberíamos llamarlos hoploforontes). Por algún motivo esa propuesta no fue seguida por la mayoría de los investigadores y, aunque corresponde ese nombre por prioridad, las reglas de nomenclatura taxonómica permiten excepciones en este tipo de casos. De hecho, muchos autores actualmente tampoco reconocen la escueta caracterización de John Gray de 1869, y refieren como autor de la familia Glyptodontidae a la propuesta, más prolija e informativa, de Burmeister de 1879.

Los estudios de Florentino Ameghino, contemporáneo de Burmeister, fueron trascendentes para conocer en mayor profundidad a este grupo de edentados. Hacia 1889 Ameghino fue el primero en plantear una clasificación de los gliptodontes basada sobre relaciones de parentesco evolutivo de los géneros conocidos hasta entonces, distribuyéndolos en tres familias (Glyptodontidae, Doedicuridae y Hoplophoridae) que pertenecían a un grupo evolutivo propio que denominó Glyptodontia.

Burmeister y Ameghino eran dos personas muy diferentes en diversos sentidos. El alemán era un zoólogo de prestigio cuando llegó a Buenos Aires, poseía una educación formal europea y era creacionista, mientras que Ameghino era casi autodidacta, de clase trabajadora y evolucionista. Ambos fueron de carácter fuerte, convicciones claras y no mantuvieron una buena relación. Los gliptodontes también fueron foco de sus discordias. Una de sus discusiones más célebres se refiere a la existencia de una coraza ventral en la anatomía de los gliptodontes. Burmeister aseveraba que todos los gliptodontes poseían una coraza o plastrón ventral (además de la coraza de la cabeza, de la que cubre al cuerpo y de la que reviste a la cola), siendo muy aventurado al hacer esta afirmación porque nunca halló un esqueleto de gliptodonte con la coraza ventral. Esta idea se basaba sobre fragmentos de coraza, sin las intrincadas ornamentaciones de otros gliptodontes, que encontró asociados a un esqueleto. Ameghino negó categóricamente que los gliptodontes tuvieran una protección en su vientre, cuestionando severamente a Burmeister:

> *El autor enunció también… la peregrina idea de que los Gliptodontes estaban protegidos por un escudo ventral o plastrón a manera del de las tortugas, independiente de la coraza dorsal; y hasta creyó haber encontrado los vestigios de dicho plastrón consistentes en placas lisas en sus dos caras y con grandes agujeros que las perforaban por completo y que no conoció pertenecían al mismo animal de cola en forma de clava que había denominado* Panochthus clavicaudatus*, ocurriéndosele (no sé por qué razón) que debían provenir de un plastrón ventral que supuso debían tener todos los Gliptodontes.* Ameghino, 1889. (Nota aclaratoria: *Panochthus clavicaudatus* luego fue renombrado como *Doedicurus clavicaudatus*).

Finalmente ambos tuvieron razón y estaban equivocados al mismo tiempo. La coraza que Burmeister atribuyó como ventral de todos los gliptodontes correspondía a un fragmento de la coraza dorsal de *Doedicurus clavicaudatus* (que tiene osteodermos lisos y perforados), como decía Ameghino. Pero, en la década de 2000, se demostró que al menos dos especies de gliptodontes tienen una coraza ventral, como afirmaba Burmeister.

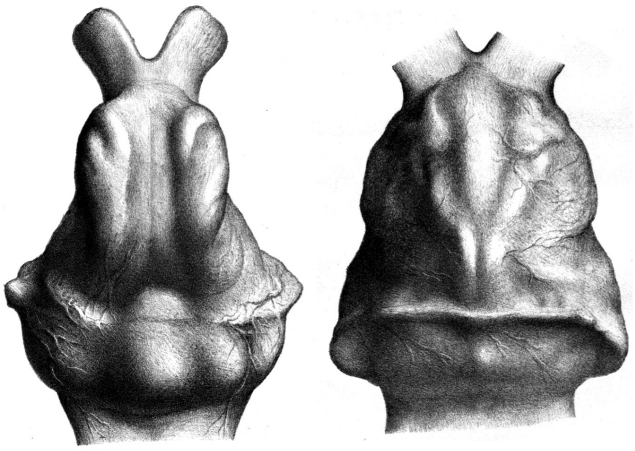


Figura 1-7. Ilustración de los cerebros de *Glyptodon* sp. y de *Doedicurus* sp. de la obra de F. Gervais de 1869.

En esas décadas los estudios sobre los gliptodontes ya aumentaron y se diversificaron significativamente, de hecho durante 1869 el paleontólogo francés François Louis Paul Gervais, siendo director de la sección de anatomía com-

parada del Muséum National d'Histoire Naturelle, realizó el primer informe sobre la anatomía comparada del cerebro de estos animales extinguidos.

A mediados de la década de 1870 los ingenieros de minas mexicanos Juan Cuatáparo y Santiago Ramírez fueron protagonistas del primer descubrimiento de un gliptodonte en América del Norte. Estudiaron la coraza y restos del esqueleto de un ejemplar hallado en Tequixquiac, México, durante la realización de obras hidráulicas. En el número 30 de la célebre revista El Minero Mexicano, Juan Cuatáparo dio una primera información acerca de este hallazgo en un artículo sobre la geología del Valle de México:

> *Uno de los últimos y más hermosos fósiles que se han hallado en estas excavaciones, es un armadillo (género clyptodon) de muy grandes dimensiones. A seis metros de profundidad próximamente se hallaba sepultado sin deterioro alguno*. J. Cuatáparo, 1874.

En ese artículo se describen las condiciones originales del hallazgo y se relata que el director de la obra dio instrucciones para que los obreros a cargo de la excavación sean cuidadosos en el caso de hallar otros huesos: *Se concedió además á los trabajadores una gratificación por cada fósil que presentaran al director, siendo tanto mayor cuanto más esmero hubieran tenido en conservarlo*. Gracias a esas precauciones actualmente este fósil se encuentra resguardado en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología (UNAM) bajo el número IGM: 4006.

Al año siguiente (1875), Cuatáparo y Ramírez realizaron un artículo más extenso y específico acerca de ese gliptodonte, que publicaron en el Boletín de la Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística. En ese informe pusieron en contexto estratigráfico los restos estudiados y efectuaron una descripción detallada de cada una de las partes anatómicas obtenidas. Además, explicaron que regresaron al lugar del hallazgo para tratar de obtener más partes del esqueleto, lo que resultó en la recuperación del cráneo. Las interpretaciones de su estudio fueron muy acertadas, llegando a establecer una especie nueva de gliptodonte: *Glyptodon mexicano*.

Unos años más tarde Edward Cope (1888) analizó osteodermos de gliptodontes provenientes de México y de Estados Unidos, mientras que en 1903 Henry Osborn describió un esqueleto completo con el que creó el nuevo género *Glyptotherium* en el que incluyó a la mayoría de los gliptodontes de América del Norte, entre ellos el *Glyptodon mexicano*, que pasó a denominarse *Glyptotherium mexicanus*.



TOM. II. MÉXICO, NOVIEMBRE 5 DE 1874. NÚM. 30.

EL MINERO MEXICANO

PERIÓDICO DEDICADO Á PROMOVER LOS ADELANTOS DE LA INDUSTRIA EN GENERAL Y MUY PARTICULARMENTE LOS DE LA MINERIA Y CLASES MINERAS.

LAS NECESIDADES DE LOS MINEROS.

IV.

RELACIONADOS entre sí por los lazos de union más estrechos, todos los ramos que constituyen la administracion pública, y generalizándose estas relaciones á todas las clases sociales que en su incesante movimiento sostienen la marcha del país y conservan el equilibrio de su organizacion, toda cambio á que se sujete cualquiera de éstas, tendrá que afectar á todas las demás, pues la conductibilidad dinámica, por expresarnos así, de esta maravillosa cadena, hace imposible que la accion que altera las bases principales de su modo de sér, se localice en uno ó en unos de sus numerosísimos eslabones.

Por este cuando al examinar las necesidades de los mineros, nos vimos impulsados á extender nuestro exámen á sus más importantes consecuencias, nos hemos encontrado frente á frente con una necesidad general, con una necesidad absoluta, con una necesidad social, que tiene, es verdad, su orígen en la Minería, pero que en su desarrollo comprende todas las industrias, abarca todos los giros, afecta á toda la sociedad.

Las necesidades de ésta pueden valuarse tomando por unidad las necesidades del individuo, y éstas pueden comprenderse, considerando que la vida de aquel no es otra cosa que una tendencia incesante, vigorosa, creciente, sucesivamente desarrollada y satisfecha, de rodearse de ciertas condiciones, ya materiales, ya morales, que vienen á ser como la atmósfera de su vitalidad ó como el medio de su existencia.

Para realizar el concurso de todas estas condiciones, tiene que desprenderse de las que le sobran, y por medio de ellas, adquirir las que le faltan; y el inmutable comercio que resulta de este cambio mútuo, constituye la base principal, si no la única, sobre que se levanta y sostiene la infatigable humanidad.

Para este cambio maravilloso, sostenido entre tan numerosos objetos, difíciles muchos de apreciar y aun de definir; para este comercio multiforme, caracterizado por un movimiento tan rápido; para este concurso extraordinario, obtenido por tantas ideas y por tantos intereses que se chocan ó se funden, que se excluyen ó se favorecen, se necesita una fuerza que lo sostenga, un regulador que lo dirija, una unidad que lo mida, un precio que lo valorice, una alma, en fin, que lo anime; y este conjunto de elementos y de circunstancias, se encuentra vinculado en la moneda, cuyo papel es tan interesante en la vida de la humanidad.

Si haciendo un esfuerzo de imaginacion, nos suponemos una sociedad desprovista de este elemento, nos parece su estabilidad tan difícil como la de dos hombres de muy lejanos países, que hablando diferentes idiomas, se pusieran en contacto para arreglar una cuestion: las palabras con que el uno tratara de comunicar al otro sus ideas, serian para éste sonidos vagos, confusos é inútiles. Pero así como tan insostenible posicion desaparecería por la presencia de un tercero, que conociendo ambos idiomas, expresara en uno los conceptos que había oido en el otro, así aquel caso social desaparece con la presencia de la moneda, que un economista que ya hemos citado, llama con toda propiedad "*El intérprete del cambio.*"

De esta ligerísima hipótesis y de sus numerosas consecuencias, se desprende la necesidad urgentísima de la moneda, en la organizacion individual y colectiva de las sociedades y en la marcha particular y general de los pueblos; y por un natural corolario se deduce que esa organizacion y esta marcha serán tanto más perfectas, cuanto más abundante sea la moneda que constituye la circulacion.

Así pues, debiendo todos los individuos y todas las sociedades trabajar sin descanso por sus adelantos, por su bienestar y su perfeccionamiento, puede decirse que la primera de sus necesidades, la necesidad por excelencia, es la adquisicion de moneda.

Los países industriales alcanzan esta adquisicion por el cambio de sus manufacturas; los países productores de la materia prima, por la acuñacion.

Para nosotros, que no somos industriales, que nada tenemos que dar en cambio de dinero, pues siendo tributarios de las demás naciones, tenemos que mandarles nuestra moneda para pagarles las mercancías que nos remiten; que estas frecuentes remisiones disminuyen el numerario, ocasionándonos las crísis á que dá orígen la falta de circulacion; que para restablecerla cuando se interrumpe necesitamos fabricar la moneda, los medios de lograr esto, constituye una verdadera, grande é imperiosa necesidad.

Es, pues, indispensable la existencia de establecimientos en que todos esos medios se reunan, ó lo que es lo mismo, la existencia de las casas de moneda.

354 SOCIEDAD MEXICANA

DESCRIPCION

DE UN MAMÍFERO FÓSIL DE ESPECIE DESCONOCIDA

PERTENECIENTE AL GENERO "GLYPTODON"

ENCONTRADO

ENTRE LAS CAPAS POST-TERCIARIAS DE TEQUISQUIAC,

EN EL DISTRITO DE ZUMPANGO.

(Véase la figura 1ª de la lámina adjunta.)*

Estudio presentado á la Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística por sus socios honorarios los Ingenieros de Minas que suscriben, miembros de la Comision Geológica del Estado de México.

Las relaciones que ligan entre sí los diversos ramos de la historia natural, y que establecen las maravillosas analogías que ponen fuera de duda la armonía que los preside en la formacion de su admirable conjunto, permiten alcanzar, en el estudio de cualquiera de ellos, resultados precisos y satisfactorios, cuya utilidad es notoria y cuya influencia es decisiva en el desarrollo de la inteligencia y en el adelanto de las cuestiones cuya solucion es del principal, y aun pudiéramos decir, del único resorte de aquellos.

Los caractéres estratigráficos que tanto facilitan la clasificacion de los terrenos; los elementos zoológicos que tan poderosamente deciden sobre la edad relativa de las capas á que pertenecen; las armonías orgánicas que ponen entre las manos del paleontólogo los eslabones de la gran cadena que une entre sí las diferentes partes del organismo de un animal que ya no existe; las inmutables leyes de la anatomía comparada que permiten reconstruir un animal perdido, por la simple inspeccion de algunos de sus huesos encontrados; y en una palabra, todos los hechos admitidos por la ciencia y puestos fuera de duda por la observacion, inducen al espíritu observador á conse-

* Estas figuras están construidas en vista de las medidas que pudimos tomar, pues no nos fué posible conseguir la autorizacion necesaria para que nuestro dibujante hiciera la copia del natural, lo que habria dado mas exactitud á nuestros dibujos.

Figura 1-8. Primera página de la Revista El Minero Mexicano de 1874 (izquierda) en la que Juan Cuatáparo informa por primera vez del hallazgo de un gliptodonte en América del Norte; y la primera página del artículo de 1875 de Cuatáparo y Santiago Ramírez (derecha) del boletín de la Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística.

Como veremos más adelante, *Glyptodon* y *Glyptotherium* son dos géneros estrechamente relacionados y que recién durante 2018 se pudieron establecer confiablemente sus diferencias, por lo que la asignación a *Glyptodon* realizada por Cuatáparo y Ramírez fue correcta para su época. Actualmente está demostrada la existencia de sólo dos especies de *Glyptotherium*, aunque no está claro porqué la especie descrita por primera vez por los ingenieros mexicanos fue incluida bajo el nombre de otra (*G. cylindricum*) descripta 37 años después (1912) por el estadounidense Barnum Brown, a pesar que el ejemplar tipo de *Glyptodon mexicanus* todavía existe y está resguardado en la citada colección de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Después de que la humanidad perdiera la memoria de la experiencia directa con los animales que ahora llamamos gliptodontes, tardamos mucho tiempo en volver a darnos cuenta de su existencia. Los sucesos del Siglo XIX de cómo transitamos nuevamente este descubrimiento son mucho más intrincados, tie-

nen más protagonistas y están llenos de confusiones y enmiendas recurrentes, pero lo presentado en este apartado sintetiza los hechos más sobresalientes. Al final de esa centuria los estudios de Burmeister y de Ameghino sobre los gliptodontes fueron muy esclarecedores y ordenaron gran parte de la confusión sobre este grupo extinguido.



Figura 1-9. *Glyptodon mexicano* (Holotipo IGM 4006). Ejemplar estudiado por Juan Cuatáparo y Santiago Ramírez en Tequixquiac, México durante 1874 y 1875. Actualmente se encuentra resguardado en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. A, Vista de la abertura posterior. B, Vista lateral derecha. Escala= 50 cm. Foto: Juan Miguel Contreras.

Las investigaciones modernas

Durante el Siglo XX las investigaciones de los gliptodontes crecieron en cantidad y calidad, de modo que contamos con un conocimiento mucho más diverso y confiable de este extraño grupo de edentados extinguidos. Si bien durante este período los gliptodontes siempre fueron foco de interés por parte de los paleontólogos, no hubo una continuidad en su estudio sistemático.

A principios del siglo (1903) se dieron a conocer los resultados de las expediciones de John Bell Hatcher a la Patagonia (1896-1899) organizadas por la Princeton University, en los que William Scott profundizó sobre el conocimiento de los gliptodontes más antiguos. Su aporte fue muy importante en tanto que logró describir e ilustrar ejemplares casi completos.

Luego del auge ameghiniano, el paleontólogo argentino Alfredo Castellanos se dedicó, entre las décadas de 1930 a 1960, al estudio de la diversidad y

de las relaciones de parentesco de los gliptodontes generando, incluso, una nueva nomenclatura para algunas partes de la coraza. Desde el Instituto de Fisiografía y Geología de la Facultad de Ingeniería de la Universidad Nacional del Litoral (actualmente Universidad Nacional de Rosario, Argentina) realizó aportes sustanciales al conocimiento de los gliptodontes, los cuales sirvieron de base para la propuesta de clasificación del paleontólogo francés Robert Hoffstetter de 1958, la cual tuvo una fuerte influencia hasta inicios del Siglo XXI.

Entre 1927 y 1930, el paleontólogo español (nacionalizado argentino) Ángel Cabrera realizó varias expediciones al noroeste argentino organizadas desde el Museo de La Plata, cambiando el enfoque tradicional de los estudios sobre gliptodontes concentrados en las regiones pampeana y patagónica. Recién durante 1944 logró publicar un extenso informe en el que estudió una gran diversidad de gliptodontes del Plioceno de Catamarca.

Paralelamente, la paleontóloga argentina Enriqueta Vinacci Thul realizó una tesis doctoral (1939) en la Universidad Nacional de La Plata en la que estudió el esqueleto apendicular de los gliptodontes. En 1945 publicó una descripción detallada del cráneo de un ejemplar juvenil de *Glyptodon reticulatus* en la que logró identificar los límites de cada hueso, lo cual se dificulta en ejemplares adultos porque las suturas se fusionan invisibilizando sus bordes. La mayoría de las interpretaciones sobre la posición de las suturas en los cráneos de gliptodontes pleistocénicos se basan sobre esa contribución de Vinacci Thul.

Posteriormente a las investigaciones de Castellanos, Cabrera y Vinacci Thul, el estudio de los gliptodontes pasó por un nuevo período de estancamiento durante gran parte de la segunda mitad del Siglo XX, debido a varios factores. Por un lado, la sucesión de dictaduras militares en América del Sur que, entre 1930 a 1989, se caracterizaron por su desprecio por la educación y la ciencia, que aplicaron políticas de debilitamiento de las instituciones científicas y educativas. A su vez, miles de científicos fueron perseguidos, encarcelados, desaparecidos o debieron migrar a otros países. Este contexto impactó fuertemente en el desarrollo científico del continente, del cual la paleontología no fue una excepción.

A partir de la estabilidad democrática de Argentina, Chile, Brasil y Uruguay (entre 1983 y 1989), los grupos de investigación pudieron iniciar proyectos de continuidad en los estudios paleontológicos. Sin embargo, los gliptodontes no estuvieron entre los temas de mayor interés, por lo que tampoco se realizaron estudios sistemáticos profundos.

La formación de equipos de investigación con trabajo ininterrumpido durante décadas en las principales universidades y museos argentinos desembocó en la formación de una mayor cantidad de paleontólogos. A partir de esa

condición académica, el mejor equipamiento y en un contexto de mejor financiamiento de la ciencia se generaron nuevas y más diversas líneas de trabajo. En consecuencia, ya a inicios del Siglo XXI, resultó inexorable que los paleontólogos se ocuparan nuevamente de estudiar en detalle a los gliptodontes y que plantearan nuevas preguntas sobre este extraño grupo de edentados.

Los primeros estudios modernos del nuevo siglo que permitieron profundizar el conocimiento sobre los gliptodontes confluyeron desde dos instituciones argentinas: el Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" y la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata, ambas con estrechas vinculaciones con el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

Dos investigaciones que sentaron las bases para un cambio de paradigma en el estudio de este grupo coincidieron en su publicación en el año 2008. Ese año el paleontólogo Juan Carlos Fernícola, desde el Museo Argentino de Ciencias Naturales, publicó (en la revista científica Ameghiniana) los resultados de su tesis doctoral en la que desarrolló un análisis crítico de la clasificación de los gliptodontes y planteó un esquema de relaciones de parentesco generado a partir de conceptos modernos. Mientras, un grupo de investigadores argentinos y venezolanos liderado por el paleontólogo Alfredo Carlini, desde el Museo de La Plata, Argentina, propuso que el linaje de *Glyptodon* conforma un grupo independiente del resto de los gliptodontes modernos y que su centro de origen estuvo en el norte de América del Sur.

La confluencia de estos aportes en 2008, el *annus mirabilis* de la paleontología reciente de gliptodontes, resultó fundacional para la implementación de múltiples estudios metódicos y cada vez más diversos sobre los gliptodontes, los cuales se extienden hasta la actualidad.

Desde el Museo Argentino de Ciencias Naturales, J. C. Fernícola continuó sus investigaciones junto a la paleontóloga Laura Cruz, y realizó fructíferas colaboraciones con Sergio Vizcaíno, Néstor Toledo y María Susana Bargo del Museo de La Plata y con el paleontólogo brasilero Kleberson de Oliveira Porpino, de la Universidade do Estado do Rio Grande do Norte, entre otros, sobre aspectos de la filogenia, morfología funcional y adaptaciones eco morfológicas.

En el Museo de La Plata se abrieron diversas líneas de trabajo como resultado de una sucesión de acontecimientos favorables de la paleontología argentina. La gestión de Rosendo Pascual, al frente de la División de Paleontología de Vertebrados de ese museo, alentó un desarrollo significativo de la paleontología de mamíferos en Argentina formando nuevos equipos de investigación. Entre los más destacados se encuentra el estudio de los cingulados liderado por Gustavo Scillato-Yané quién influyó en la continuidad de estas investi-

gaciones por parte de Alfredo Carlini, Sergio Vizcaíno y María Susana Bargo entre otros. De este modo se generaron proyectos de investigación que se plasmaron en los estudios de doctorado sobre gliptodontes de Alfredo Zurita y luego de Martín Zamorano y Laureano González-Ruiz.

Simultáneamente, en distintas instituciones argentinas se llevaron a cabo aportes muy valiosos sobre los gliptodontes, aunque no estuvieron enmarcadas en proyectos específicos que contemplaran su estudio más prolongado y profundo. De modo complementario se realizaron numerosos hallazgos de gliptodontes con registros estratigráficos confiables en todas las regiones de Argentina lo que permitió plantear hipótesis filogenéticas, taxonómicas y paleo biogeográficas más consistentes.

Durante este período resultan significativos los estudios, llevados a cabo por los paleontólogos uruguayos Daniel Perea, Martín Ubilla, Pablo Toriño y Andrés Rinderknecht sobre ejemplares provenientes de yacimientos de la República Oriental del Uruguay, los cuales brindan un panorama más completo de la diversidad y evolución de los gliptodontes. Mientras, también se realizaron avances importantes sobre este grupo a partir de los estudios del brasilero Carlos de Paula Couto, de los norteamericanos David Gillette y Clayton Ray y de los colombianos Carlos Villarroel, Jaime de Porta y José Royo y Gómez.

A fines de la década de 2000 la experiencia capitalizada en el Museo de La Plata se trasladó parcialmente hacia la provincia de Corrientes (Argentina). Así, los estudios sistemáticos sobre los gliptodontes se concentran principalmente en el Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL CONICET). Desde esa institución el Dr. Alfredo Zurita dirige el Laboratorio de Evolución de Vertebrados y Ambientes Cenozoicos en el que, a partir de la integración de numerosos paleontólogos, se da continuidad a las investigaciones sobre diversas líneas de trabajo sobre los gliptodontes y otros mamíferos extinguidos.

Otro aspecto sobresaliente de este período del estudio de los gliptodontes, y que lo termina de configurar como el más productivo de la historia, es la colaboración interinstitucional e internacional. La integración entre diversos equipos de investigación argentinos se complementa con la colaboración con paleontólogos de Uruguay, Brasil, Bolivia, Perú, Colombia, Venezuela y Estados Unidos.

En consecuencia hacia finales del Siglo XX en el sur de América del Sur ocurrieron procesos académicos, sociales e institucionales que sentaron las bases para que, como a finales del Siglo XIX, la centralidad de los estudios sobre gliptodontes fuera liderada por paleontólogos locales. Este contexto fue aprovechado hábilmente para diversificar y profundizar las preguntas que los paleontólogos se realizan sobre este grupo de edentados, al mismo tiem-

po que fortalecieron y multiplicaron las instituciones donde los estudian. De este modo, durante las décadas transcurridas del Siglo XXI se multiplicó la cantidad de paleontólogos que estudian gliptodontes, lo que permitió conocer mejor acerca de su diversidad y relaciones evolutivas, se hicieron investigaciones sobre su distribución geográfica y temporal, su mecánica de masticación, sus modos de locomoción, las enfermedades que padecieron, sus vínculos con las sociedades indígenas, los cambios anatómicos durante el crecimiento y se analizó su ADN, entre otros temas todavía en curso.

Bibliografía consultada para elaborar este capítulo

Ameghino (1880; 1881; 1889); Brown (1912); Burmeister (1864a b; 1866a b; 1872; 1874; 1879); Cabrera (1939; 1944); Carlini et al. (2022; 2008a); Castellanos (1925a b; 1926; 1927; 1928; 1931; 1932; 1940; 1941a b; 1942; 1944; 1946a b; 1947; 1948; 1949; 1951a b c; 1953a b; 1959); Clift (1835); Cope (1885; 1888; 1889); Cuadrelli et al. (2019); Cuatáparo (1874); Cuatáparo y Ramírez (1875); D'Alton (1835); Darwin (1832); Del Papa et al. (2024); Falkner (1974); Fernícola (2008); Gárgano (2015); Gervais (1869); Gray (1869); Hoffstetter (1955; 1958); Huxley (1864); Larrañaga (2015); Lund (1839; 1840 a b; 1842); Osborn (1903); Owen (1838; 1845); Pasquali y Tonni (2008); Pérez y Prates (2024); Podgorny (2001 2011a b); Prates et al. (2013); Quintana (2023); Reig (1985); Scott (1903-1904; 1928); Viladerbó y Berro (1838); Vinacci Thul (1939; 1945).

Capítulo 2

Gliptodontes: los mamíferos diferentes

Los Glyptodontia constituyen un orden de mamíferos acorazados de tamaño gigantesco, hoy completamente extinguido, pero que, conjuntamente con los gravigrados, dá al conjunto de la fauna extinguida de Sud-América, un aspecto peculiar, que la distingue de las de todas las otras regiones de la tierra. F. Ameghino, 1889.

¿Qué es un gliptodonte?

Tras la extinción de los dinosaurios, hace aproximadamente 65 millones de años, comenzó la Era Cenozoica, mal llamada la «Era de los mamíferos». Durante gran parte de este período América del Sur permaneció aislada del resto del mundo, convirtiéndose en una vasta isla donde los organismos experimentaron procesos evolutivos singulares. Una de las consecuencias más notables de este aislamiento fue el desarrollo de linajes nativos con características únicas. Entre ellos, los mamíferos Xenarthros destacan como uno de los grupos más fascinantes de la fauna sudamericana, que actualmente incluye a los armadillos, a los perezosos arborícolas y a los osos hormigueros. A pesar de su diversidad y de sus adaptaciones a la vida subterránea, terrestre y arbórea, solo son una sombra de lo que fueron en tiempos pasados.

Entre todos los Xenarthros, los gliptodontes forman un grupo de herbívoros acorazados sorprendente que habitaron desde el extremo sur de América del Sur hasta el sur de América del Norte. Forman parte del orden Cingulata, caracterizado por tener una coraza que protege su cuerpo. Sus parientes más cercanos en la actualidad son los pichiciegos, miembros de la familia

Chlamyphoridae, aunque su linaje más próximo se encuentra en un grupo extinto de armadillos de gran tamaño, los Pampatheriidae. Las praderas áridas de la Patagonia se consideran el centro de origen de los gliptodontes, hace unos 35 millones de años (Eoceno tardío). Este grupo se extinguió hace aproximadamente 8.000 años (Pleistoceno tardío - Holoceno temprano) por lo que tuvieron contacto con las primeras personas que habitaron el continente.

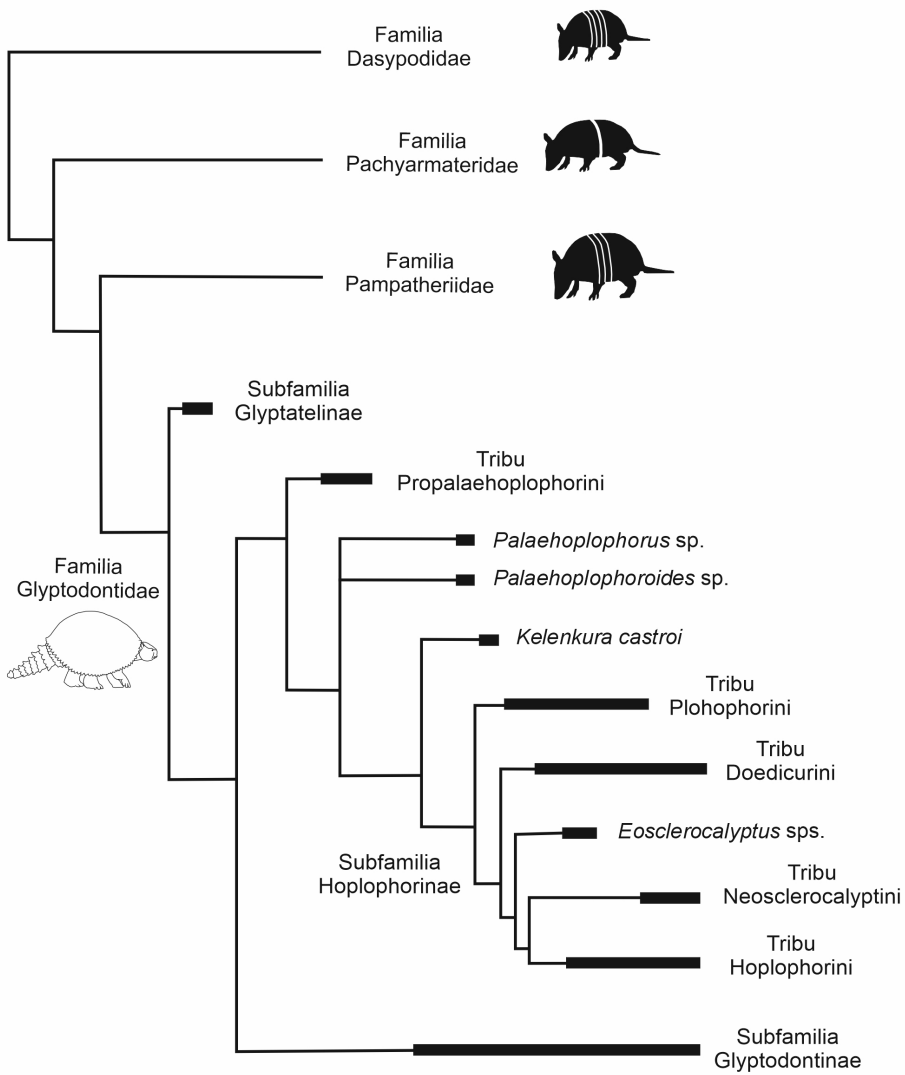


Figura 2-1. Relaciones filogenéticas de los Xenatrhos Cingulata. La filogenia de gliptodontes está basada en Núñez-Blasco et al. (2024).

Los gliptodontes exhiben una notable diversidad de especies y de linajes diferentes, que evolucionaron a lo largo de su historia en un amplio rango de tamaños, que varían desde unas decenas de kilogramos hasta más de una tonelada. Se adaptaron a climas fríos y áridos, y habitaron ambientes contrastantes, desde sabanas a nivel del mar hasta regiones situadas a más de 4000 metros de altitud. El estudio integral más reciente de sus relaciones filogenéticas internas muestra que los gliptodontes tienen un ancestro en común y están conformados por tres grandes linajes que evolucionaron independientemente, las subfamilias Glyptatelinae, Glyptodontinae y Hoplophorinae, de las cuales la última es la que contiene mayor cantidad de especies y la que ha desarrollado las adaptaciones más notables.

Los cambios profundos en los ambientes y en el paisaje del continente, causados por la formación de la Cordillera de Los Andes, por las inmensas transgresiones marinas que duraron millones de años o por la formación de puentes intercontinentales, condicionaron la distribución de los gliptodontes. Así, evolución y geografía están estrechamente relacionadas en la historia natural de este grupo de herbívoros acorazados, desplegando distintos centros de radiación a través de todo el continente. En consecuencia, los gliptodontes representan una unidad evolutiva con características singulares que ha llevado a los paleontólogos a investigar sus múltiples enigmas durante más de dos siglos. Cada estudio genera nuevas preguntas que buscan aclarar su biología y su lugar en la historia de la vida en la Tierra.

¿Cómo es un gliptodonte?

La estructura general del esqueleto de los mamíferos modernos proviene de sus ancestros más antiguos. A partir de un patrón básico, se desarrollaron diversas variantes que reflejan la evolución y adaptación funcional de cada linaje a diferentes ambientes y modos de vida. Esta diversidad adaptativa ha dado lugar a una gran variedad de mamíferos, desde ballenas y murciélagos hasta caballos, primates y topos, cada uno con características únicas que responden a sus respectivos hábitats y modos de vida. Aunque sus esqueletos exhiben formas notablemente diversas, una observación detallada revela la presencia de estructuras homólogas debido a que comparten un ancestro en común.

En términos generales el esqueleto de un mamífero se compone de un cráneo, el miembro anterior que surge de la cintura escapular y tiene tres huesos largos y un apéndice con cinco dedos, la cintura pélvica que articula con el miembro posterior también con tres huesos largos y cinco dedos, la columna vertebral con 7 vértebras cervicales, más de 10 torácicas (cada una con un

par de costillas que convergen en el esternón), 6 a 7 vértebras lumbares, las vértebras fusionadas del sacro y la cola de extensión variable según la especie. Los dientes se presentan en una gran variedad de formas, pero es frecuente que cada uno esté compuesto por dentina, cemento y esmalte, y pueden estar diferenciados para cortar, hendir y triturar.

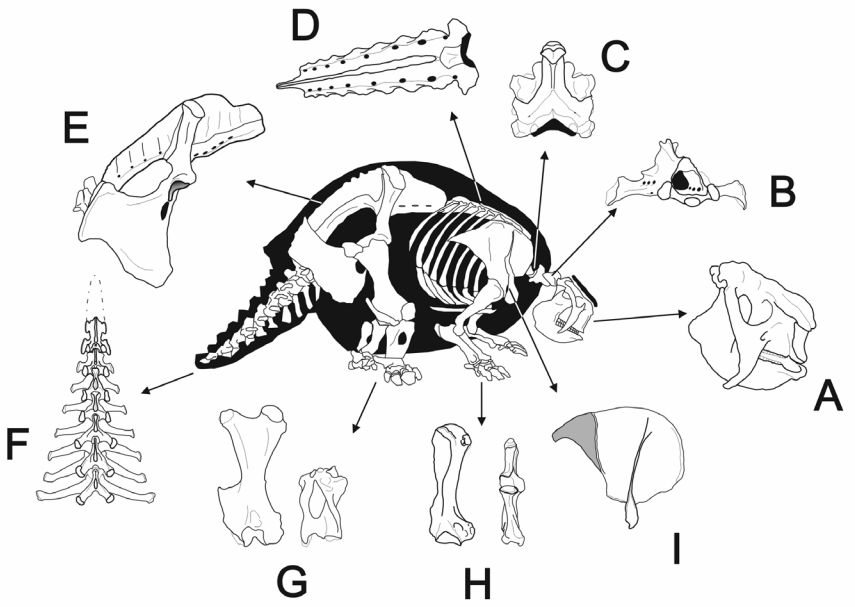


Figura 2-2. Algunas adaptaciones anatómicas del esqueleto interno.
A, Cráneo alto, corto y con el arco cigomático expandido hacia abajo. B, Vértebras del cuello fusionadas en un Hueso Mesocervical. C, Vértebras del cuello y del tórax fusionadas en un Hueso Postcervical. D, Vértebras del tórax fusionadas en un Tubo Dorsal. E, Cintura pélvica y sacro fusionados en un Sinsacro, con un foramen sacro isquiático. F, Vértebras de la cola, las primeras articuladas con movimiento y el resto fusionadas (todas protegidas por una coraza). G, Fémur aplanado y con el tercer trocánter en posición distal; tibia y fíbula muy cortas y fusionadas entre sí. H, Húmero grácil; ulna y radio solapados y sin rotación entre ellos. I, Escápula amplia y con una espina escapular secundaria que delimita a una fosa post escapular (en gris).

Existen mamíferos con adaptaciones extraordinarias y con esqueletos tan modificados que pueden ser confundidos con peces o pájaros, como los delfines y los murciélagos. Entre los mamíferos extravagantes se destacan los gliptodontes, cuyas adaptaciones anatómicas los diferencian de sus parientes actuales y extinguidos.

Para apreciar las particularidades de los gliptodontes se puede tomar el esqueleto de un gato como ejemplo de un patrón generalizado de un mamífero moderno (ver tabla). Lo que resalta de la anatomía de los gliptodontes es, principalmente, la coraza que cubre la cabeza, el cuerpo y que rodea la cola. Sin embargo, debajo de la coraza se disponen las estructuras más peculiares y que comprenden a todo el esqueleto: el cráneo, la mandíbula, las cinturas escapular y pélvica, toda la columna vertebral y los miembros. La combinación de todas estas particularidades del esqueleto convierte a los gliptodontes en uno de los grupos de mamíferos con adaptaciones más extrañas e interesantes.

	Gato	**Gliptodonte**
Cráneo	Sin coraza El arco cigomático es paralelo al cráneo.	Con coraza El arco cigomático es paralelo al cráneo y se extiende hacia abajo hasta los lados de la mandíbula.
Dientes	Diferenciados en incisivos, caninos, premolares y molares. Con cemento, dentina y esmalte. Raíz cerrada. Crecimiento limitado.	Todos iguales. Sin esmalte. Raíz abierta. Crecimiento permanente.
Vértebras del cuello	Siete individuales.	Siete con varias fusiones.
Vértebras del tórax	Individuales.	Fusionadas en dos conjuntos.
Vértebras lumbares	Individuales.	Fusionadas en un conjunto.
Sacro	Cinco vértebras fusionadas. Articula con el ilion.	Forma un sinsacro al fusionarse las últimas vértebras lumbares con las sacras. A su vez se suelda al ilion y al isquion.
Cola	Sin coraza, individuales y articuladas.	Con coraza, algunas vértebras fusionadas entre sí y a la coraza.
Cuerpo	Sin coraza.	Con coraza.
Cintura y miembro anterior	Omóplato, húmero, ulna y radio, mano.	Ídem, pero el omóplato tiene dos espinas.
Cintura y miembro posterior	Pelvis, fémur, tibia, fíbula, pie.	Ídem, pero la pelvis está fusionada al sacro en dos puntos. Con un foramen accesorio (isquiático).

Tabla 1. Comparación del esqueleto de un mamífero actual con el de un gliptodonte.

El cráneo

La morfología del cráneo de los gliptodontes en general,
y el aparato masticatorio en particular, es probablemente
más extraño incluso que el caparazón.
S. Vizcaíno, G. Cassini, J. Fernícola y S. Bargo, 2011.

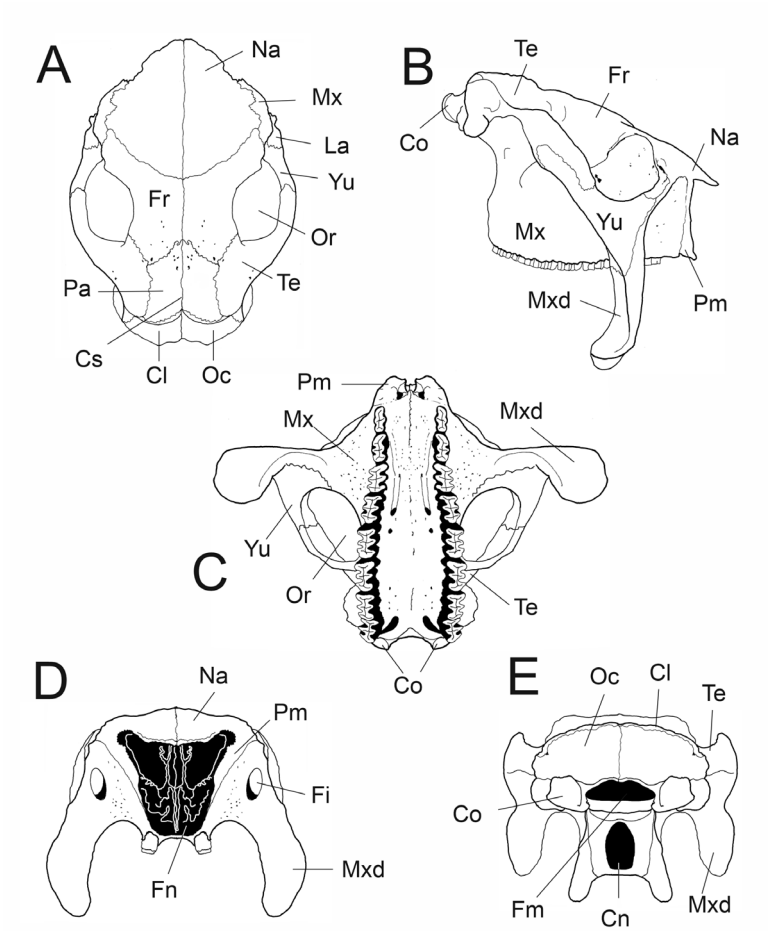


Figura 2-3. Esquema del cráneo de los gliptodontes. Basado sobre el ejemplar juvenil de *Glyptodon reticulatus* MACN PV 10153, con las suturas visibles.
A, Dorsal. B, Lateral. C, Ventral. D, Anterior. E, Posterior.
Cl, Cresta sagital. Cn: Coana. Co, Cóndilo occipital. Cs: Cresta sagital. Fi, Foramen infraorbitario. Fm: Foramen magnun. Fn, Fosas nasales. Fr: Frontal. La, Lagrimal. Mx: Maxilar. Mxd, Proceso descendiente del maxilar. Na: Nasal. Oc, Occipital. Or: Fosa órbito-temporal. Pa, Parietal. Pm: Premaxilar. Te, Temporal. Yu, Yugal.



Figura 2-4. Cráneo de *Glyptodon reticulatus* (MACN PV 10153) estudiado por la paleontóloga argentina Enriqueta Vinacci Thul. Pleistoceno tardío, Río Luján, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm.

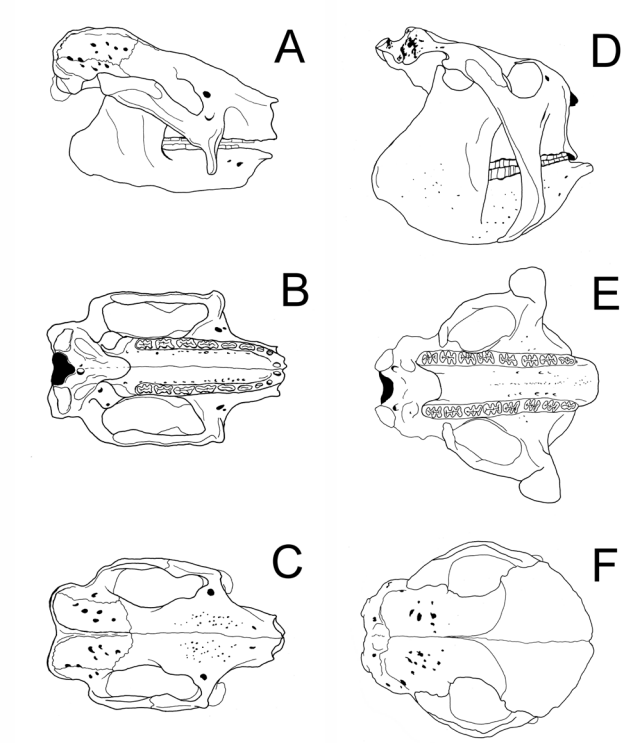


Figura 2-5. Los gliptodontes basales (A, B, C), en comparación con los derivados (D, E, F), tenían cráneos más largos y bajos, con el hocico más alargado, arcos cigomáticos más gráciles y poco expandidos hacia afuera, mandíbulas menos robustas y con la rama ascendente más recta y la serie dentaria menos prolongada hacia atrás.
A, B, C: *Propalaehoplophorus australis* (Mioceno inferior). D, E, F: *Glyptodon* sp. (Pleistoceno tardío). No a escala.

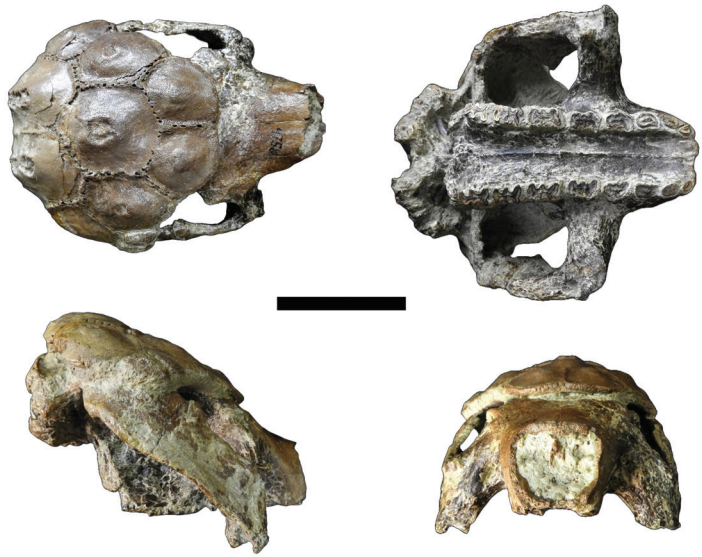


Figura 2-6. Cráneo de *Eucinepeltus petesatus* (holotipo, MACN A 4758). Mioceno inferior, provincia de Santa Cruz, Argentina. Escala= 10 cm



Figura 2-7. Cráneo de *Propalaehoplophorus australis.* (MLP 16-15). Mioceno inferior, provincia de Santa Cruz, Argentina. Escala= 10 cm.

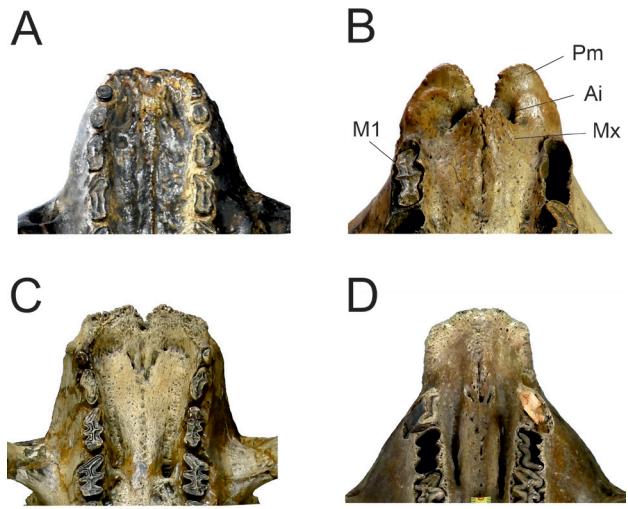


Figura 2-8. Vista ventral del sector anterior del cráneo mostrando las distintas relaciones y formas entre los huesos premaxilares y maxilares, la posición del primer molariforme y el desarrollo de los agujeros incisivos.
A, *Propalaehoplophorus australis* (MLP 16-15). B, *Glyptodon reticulatus* (MACN PV 10153). C, *Doedicurus clavicaudatus* (MACN 2762). D, *Panochthus tuberculatus* (MLP 16-38). No a escala.



Figura 2-9. Cráneo de *Plohophorus avellaneda* (Holotipo XEN 72). Plioceno tardío, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm. Foto: Alfredo Zurita.

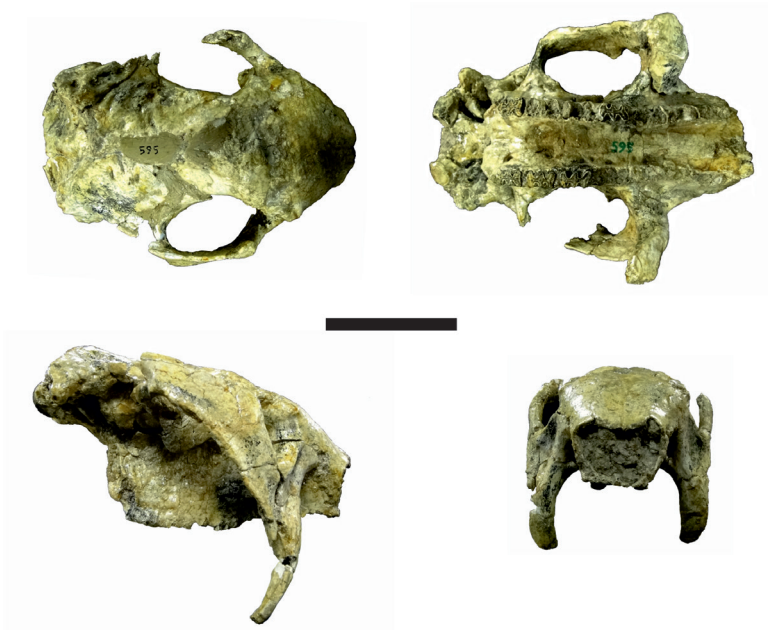


Figura 2-10. Cráneo de *Pseudoplohophorus absolutus* (Holotipo, FC-DPV 475/595). Mioceno tardío, Departamento de San José, Uruguay. Escala= 10 cm. Foto: Francisco Cuadrelli.



Figura 2-11. Cráneo de *Eosclerocalyptus tapinocephalus* (Holotipo, MLP 37-III-7-7). Mioceno tardío, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm.

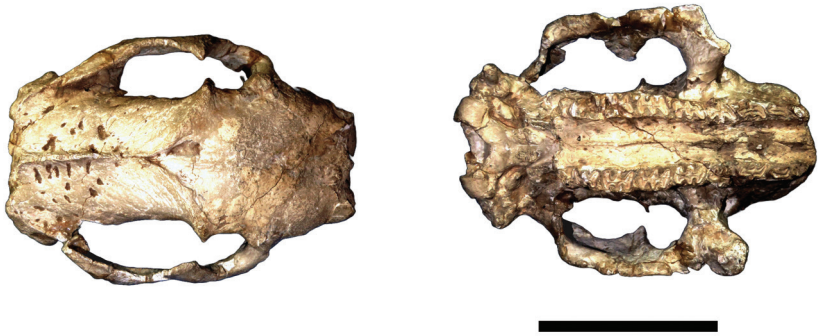


Figura 2-12. Cráneo de *Cranithlastus xibiensis* (Holotipo CNS-V 10-014). Mioceno tardío, provincia de Jujuy, Argentina. Escala= 10 cm. Foto: Marcos D. Ercoli.

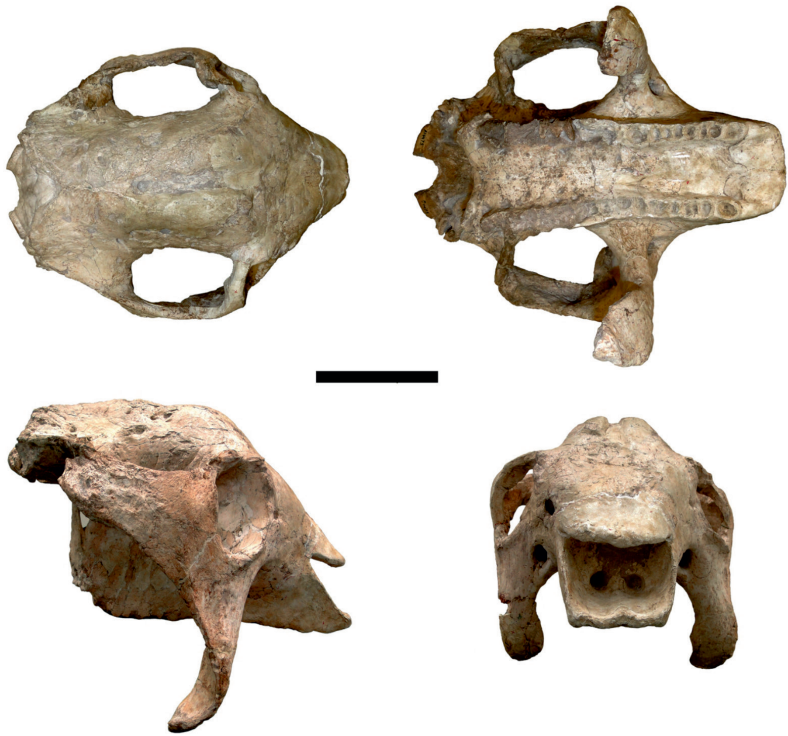


Figura 2-13. Cráneo de *Eleutherocercus solidus* (FMNH P14475). Mioceno tardío, provincia de Catamarca, Argentina. Escala= 10 cm. Foto: Alfredo Zurita.



Figura 2-14. Cráneo de *Doedicurus clavicaudatus* (MACN PV 2762). Pleistoceno tardío, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm. Foto: Alfredo Zurita.



Figura 2-15. Cráneo de *Panochthus tuberculatus* (MLP 16-38). Pleistoceno tardío, Argentina. Parcialmente restaurado digitalmente. Escala= 10 cm.

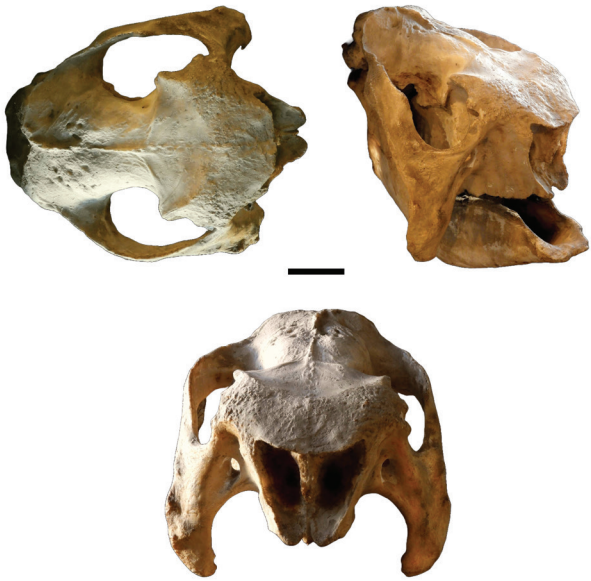


Figura 2-16. Cráneo de *Glyptodon munizi* (MMP 3985). Pleistoceno medio, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm.



Figura 2-17. Cráneo de *Glyptodon reticulatus* (MACN PV 2908). Pleistoceno tardío, Argentina. Parcialmente restaurado digitalmente. Escala= 10 cm.

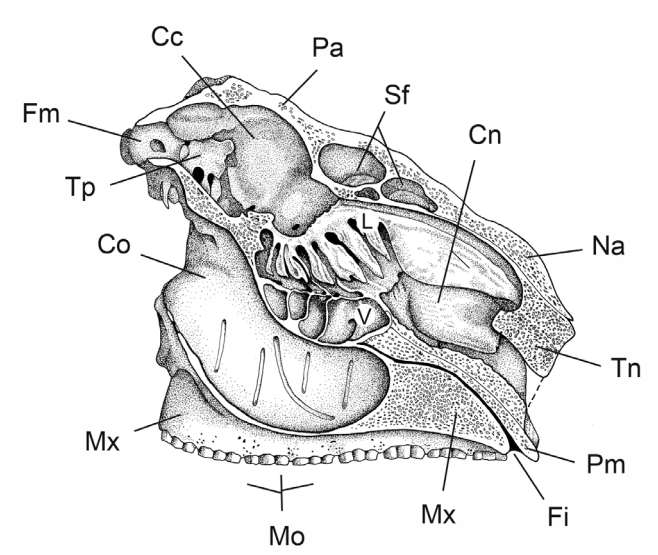


Figura 2-18. Corte longitudinal del cráneo de *Glyptodon* sp. Se aprecia cómo el gran desarrollo vertical y horizontal de los maxilares desplazó el neurocráneo hacia arriba. Cc, Cavidad del cerebro. Cn, Cornetes nasales superior e inferior. Co, Coana. Fi, Foramen y canal incisivo. Fm, Foramen magnum. L, Lámina cribosa del hueso etmoides. Mo, Molariformes. Mx, Maxilar. Na, Nasal. Pa, Parietal. Pm, Premaxilar. Sf, Senos frontales. Tn, Tabique nasal. Tp, Porción petrosa del hueso temporal. V, Vómer. Basado en Burmeister (1874).

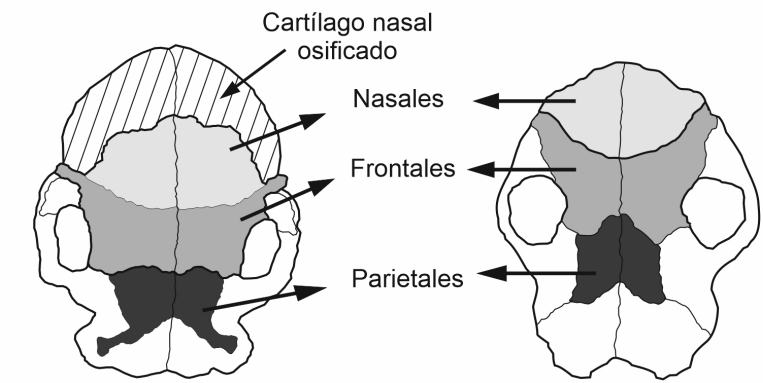


Figura 2-19. Esquema de la vista dorsal de los cráneos de *Neosclerocalyptus ornatus* (izquierda) y de *Glyptodon reticulatus* (derecha). Nótese como en *N. ornatus* los cartílagos nasales se prolongan hacia afuera generando una gran protuberancia y desplazan hacia atrás a los huesos nasales, a los frontales y a los parietales. Basado en Fernícola et al. 2012.



Figura 2-20. Cráneo de *Neosclerocalyptus pseudornatus* (MACN 8773). Pleistoceno medio, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm.

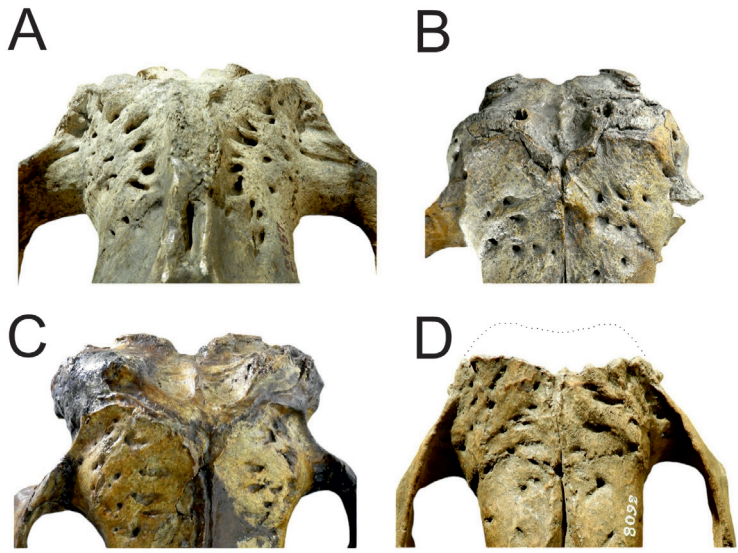


Figura 2-21. Forámenes nutricios de la zona dorso posterior del cráneo de gliptodontes. A, *Doedicurus clavicaudatus* (MACN 2757). B, *Glyptodon reticulatus* (MACN 2908). C, *Neosclerocalyptus ornatus* (MLP 16-28). D, *Plohophorus* sp. (MACN 8092). No a escala.

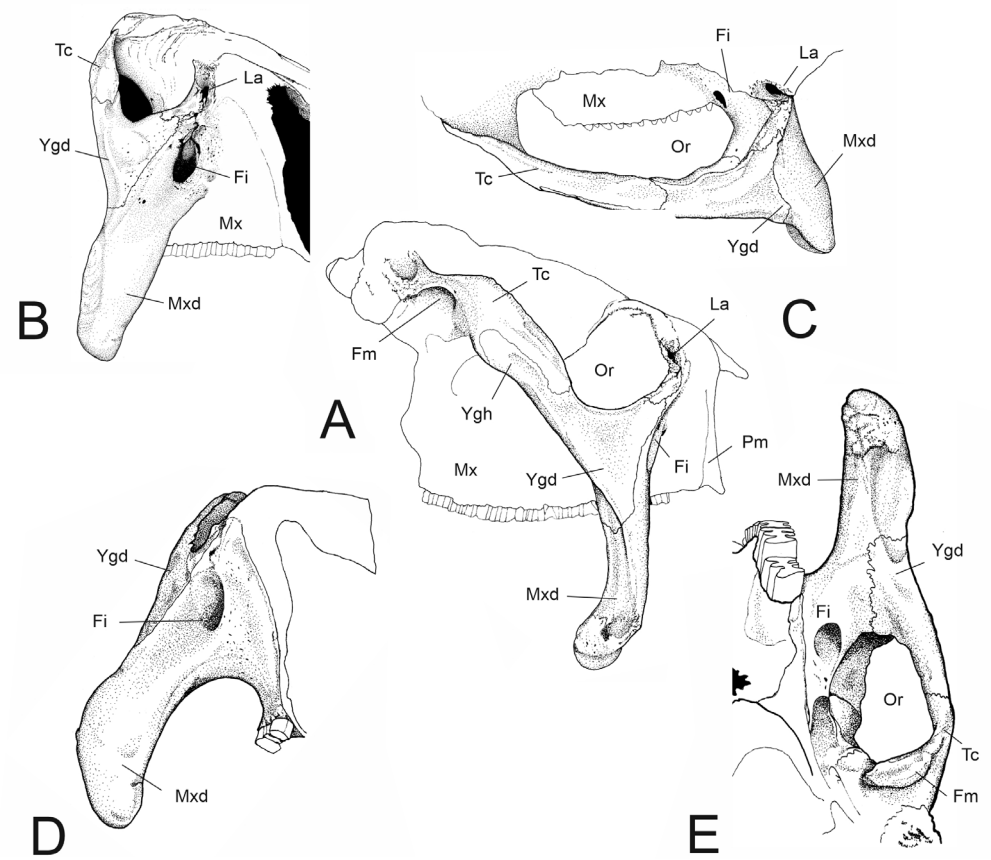


Figura 2-22. Arco cigomático de los gliptodontes. Basado sobre el ejemplar juvenil de *Glyptodon reticulatus* MACN PV 10153, con las suturas visibles. A, lateral. B, antero lateral. C, dorsal. D, anterior. E, ínfero posterior. Mx: maxilar. Mxd: proceso descendiente del maxilar. Ygd: proceso descendiente del yugal. Ygh: proceso horizontal del yugal. Or: fosa órbito-temporal. Fi: foramen infraorbitario. La: lagrimal. Pm: premaxilar. Tc: proceso cigomático del temporal. Fm: faceta de articulación con la mandíbula.

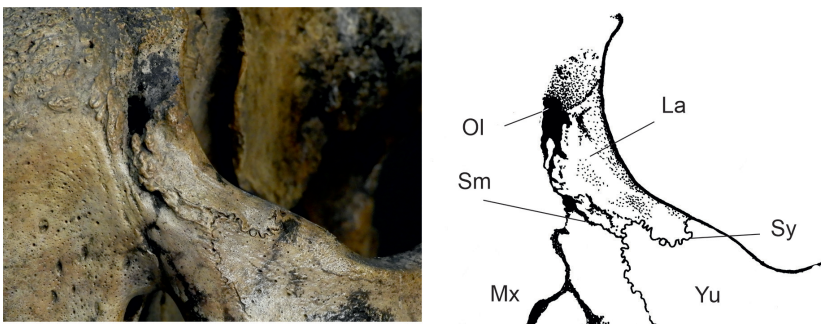


Figura 2-23. Detalle del hueso lagrimal. Basado sobre el ejemplar juvenil de *Glyptodon reticulatus* MACN PV 10153. Oi, Orificio lacrimal. La, Lagrimal. Sm, Sutura con el maxilar. Sy, Sutura con el yugal. Mx, Maxilar. Yu, Yugal.

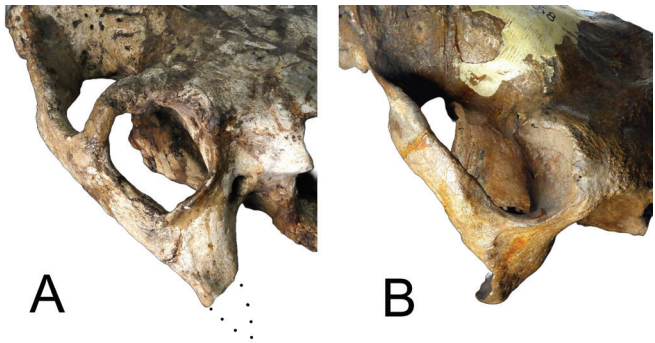


Figura 2-24. Órbitas ocular y temporal. A, Órbita cerrada por la unión ósea del proceso post orbitario del hueso frontal y el proceso frontal del cigomático (*Doedicurus clavicaudatus* MACN 2757). B, Órbita sin esa unión ósea (*Glyptodon munizi* MACN 8706). No a escala.

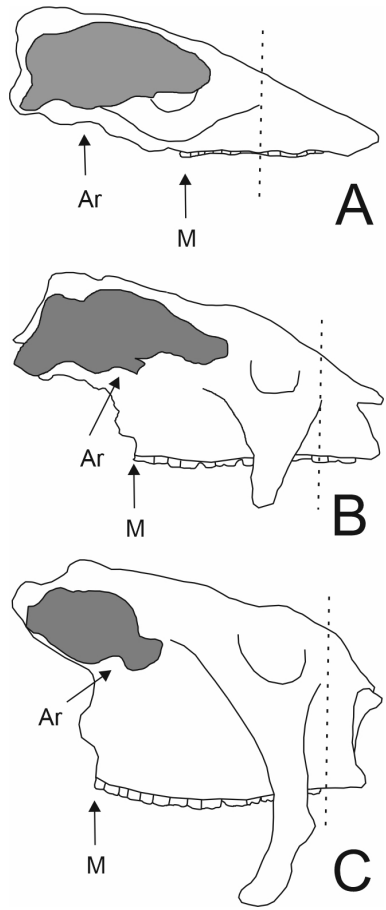


Figura 2-25. La telescopización es el resultado de una tendencia evolutiva del cráneo de los gliptodontes que se puede sintetizar en la ampliación hacia atrás y hacia arriba de los maxilares, el acortamiento del rostro, la expansión hacia abajo del arco cigomático y la reducción de la bóveda cerebral.
A, Armadillo. B, *Propalaehoplophorus australis*. C, *Glyptodon* sp. Ar: ubicación de la articulación cráneo mandibular. M: ubicación del último molariforme. En gris el cerebro. Línea de puntos: indica el límite de la extensión del rostro. No a escala. A: basado en Tambusso (2013). B y C: basados en Troyelli *et al*. (2023).

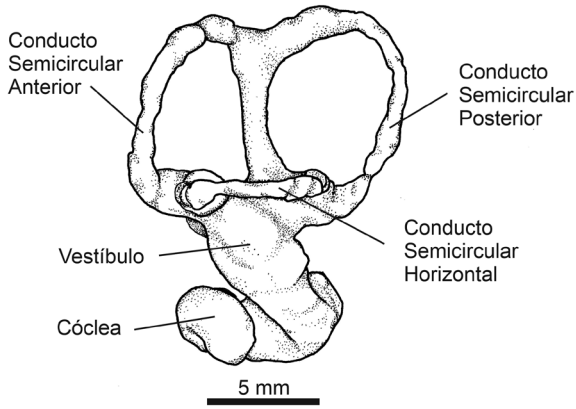


Figura 2-26. Oído interno de *Doedicurus clavicaudatus*. Las estructuras del oído interno son muy complejas para estudiar debido a su pequeño tamaño y porque se disponen dentro de la pirámide petrosa del hueso temporal de un modo muy intrincado. Esta parte del oído, también denominada acertadamente como laberinto, se compone de tres áreas: la cóclea, el vestíbulo y los tres canales semicirculares. La cóclea contiene al conducto que funciona como la parte auditiva del oído interno. El vestíbulo es la sección central del laberinto que conecta, por un lado, con el oído medio a través de los tres huesecillos (yunque, estribo y martillo) y por el otro con los canales semicirculares. Estos canales tienen forma de arcos orientados en los tres planos del espacio y contienen ductos que son responsables de la percepción del equilibrio, de modo que permiten detectar la rotación de la cabeza. Fuente: Tambusso et al., 2021.

La forma del cráneo de los gliptodontes es muy diversa como resultado del desarrollo evolutivo de numerosos linajes durante 35 millones de años. Sin embargo, a lo largo de esta historia se pueden reconocer algunas tendencias que desembocaron en los cráneos más modificados de las especies tardías que vivieron durante tiempos del Plioceno y del Pleistoceno. Los cráneos de los gliptodontes, considerando el tamaño del cuerpo, no son muy grandes incluso en las especies de mayor tamaño. Tienen una forma bien diferenciada respecto del resto de los mamíferos, tanto en su aspecto general como en muchos detalles de su anatomía. Uno de los problemas en el estudio de los cráneos de los gliptodontes es que la fusión de las suturas impide reconocer los límites entre sus huesos. H. Burmeister expresaba esta situación en su "Monografía de los Gliptodontes en el Museo Público de Buenos Aires" de 1874:

> *Respecto á la composición del cráneo, es decir de los diferentes huesos que lo constituyen, no se han conservado bien los límites de cada uno, por la desaparición de las suturas entre estos huesos en*

> *los cráneos examinados por mí; no he visto ningún vestigio de suturas en la porción anterior de los cráneos, sino solamente algunas en la porción posterior, entre los huesos parietales, temporales y el occipital, que parecen estar persistentes, á lo menos la situadas entre occipital y los huesos temporales.*

Un avance en este sentido lo aportó la paleontóloga argentina Enriqueta Vinacci Thul quién, en 1945, publicó un estudio en el que describió los huesos del cráneo de *Glyptodon reticulatus*. Como señala en su publicación se trataba de un cráneo que permitía conocer los límites entre los huesos:

> *En el presente trabajo se describe un ejemplar… que es particularmente interesante por cuanto se trata de un individuo joven, cuyas suturas son en su mayoría bien visibles*. E. Vinacci Thul, 1945.

Los gliptodontes evolutivamente basales presentan cierta semejanza con los cráneos de los armadillos o de los Pampathéridos. Se trata de especies pequeñas cuyos cráneos ya adquirieron las principales características del grupo: en cada quijada tienen ocho molares casi todos trilobulados, los huesos maxilares son altos y se extienden hacia atrás, el hocico es corto y tienen un arco zigomático robusto y con una gran proyección hacia abajo. La mandíbula es prominente y ayuda a darle un aspecto muy robusto a la cabeza. Estas características se diferencian claramente del cráneo largo, bajo y con el hocico alargado de los armadillos.

Las especies de linajes basales de gliptodontes del Mioceno temprano, como *Eucinepeltus petesatus* o *Propalaehoplophorus australis*, se caracterizan por su hocico relativamente corto y por los premaxilares hacia delante. Sin embargo, y a diferencia de los gliptodontes más tardíos, todavía presentan el rostro algo más alargado y los nasales bien diferenciados. Este patrón, también se mantiene en algunas especies derivadas como *Plohophorus figuratus*, *Eosclerocalyptus tapinocephalus* o *Andinoglyptodon mollohuancai*, pero con una clara tendencia al acortamiento del rostro. Hacia el Plioceno tardío y el Pleistoceno, el cráneo de los gliptodontes adquirió el clásico aspecto truncado. Esta morfología, caracterizada por un hocico muy corto, es consecuencia de la poca extensión hacia delante de los nasales y de los maxilares y de la máxima reducción de los premaxilares. Así, los orificios nasales se disponen muy cerca del nivel del primer molar. Además, en la mayoría de las especies del Pleistoceno, los frontales se expanden lateralmente llegando a ser más anchos que largos (como en *Glyptodon reticulatus*) lo que influye en el ancho del cráneo y acentúa el aspecto corto del rostro.

La evolución no tiene una dirección prefijada

La terminología evolutiva usada cotidianamente puede acarrear algunas confusiones.

El proceso biológico que llamamos evolución no tiene intenciones ni direcciones. Por ello, hablar de que algo es "primitivo", "menos o más evolucionado", nos puede dar la impresión equivocada de que hay algo que está incompleto, que "todavía" no alcanzó a determinada "escala o nivel evolutivo".

Pero como no hay una meta ni un destino, tampoco hay niveles o escalones.

En consecuencia, no hay especies que se hayan "quedado" sin evolucionar, como los "fósiles vivientes": esas especies también evolucionan.

El estudio de cómo fue cambiando la anatomía a través del tiempo geológico permite definir relaciones de ancestralidad entre las especies y construir un "árbol" con las relaciones de parentesco filogenético. Aquellas especies más cercanas a la base del árbol las llamaremos ancestrales, basales o plesiomórficas (no "primitivas"). Mientras que los grupos o especies que descienden de ellas, en las ramas terminales de nuestro árbol, las llamaremos derivadas o sinapomórficas (no "más evolucionadas").

No se trata de una mera permuta de términos, sino deslindar conceptos para no incorporar un prejuicio de simpleza en las formas más antiguas, ni la idea de que hubiera direccionalidad o un destino prefijado.

Por ello a los gliptodontes con caracteres ancestrales o plesiomórficos los llamaremos como basales y, a los que se desprenden de esa línea filética, como derivados.

Los huesos premaxilares, cuando se pueden diferenciar en individuos juveniles, consisten en una fina lámina de hueso que rodea a los orificios nasales. Se pueden observar más claramente en la vista ventral del cráneo, particularmente en algunas especies en las que se forma una lámina ligeramente alargada hacia delante, como en *Panochthus tuberculatus* o *Plohophorus figuratus*. En esta porción ventral los premaxilares, junto a la parte más anterior de los maxilares, tienen un par de forámenes incisivos alargados que están más o menos desarrollados dependiendo de la especie y que conectan la boca con la cavidad nasal dando paso al nervio y a la arteria nasopalatina.

En algunas de las especies más derivadas, como en *Panochthus tuberculatus*, los nasales y los premaxilares son algo alargados hacia delante. En este

gliptodonte el cráneo tiene la apariencia de terminar más en punta que otros, como *Glyptodon reticulatus*, debido a que los nasales se dirigen oblicuamente hacia abajo, pero manteniendo el característico hocico corto.

Las fosas nasales de los gliptodontes son muy amplias, altas y están delimitadas lateralmente por un hueso premaxilar muy pequeño y, dorsalmente, por los nasales. En vista frontal el contorno del rostro adquiere formas diversas en función del desarrollo de la abertura nasal, la cual es proporcionalmente menor en las especies más antiguas. En las especies derivadas terminales alcanzan formas complejas ya sea rectangulares (*Doedicurus clavicaudatus*), triangulares (*Glyptodon munizi*) o bilobuladas (*Panochthus tuberculatus*). Las fosas nasales se conectan con la faringe a través de las cavidades nasales internas, las coanas. Estas están situadas en la parte posterior del paladar, separadas por el paladar duro, a modo de una abertura muy desarrollada que se dispone por debajo de neurocráneo.

El cráneo de las especies de *Neosclerocalyptus*, uno de los géneros más recientes, presenta en su parte anterior una curiosa variante debido a la osificación de los cartílagos nasales (la parte blanda de la nariz) que les genera un aspecto de "hocico inflado". Esta osificación evolucionó en tiempos relativamente recientes y es extraordinaria porque aumentó considerablemente su tamaño en poco tiempo. Este proceso es único entre los mamíferos y generó un aspecto notablemente abultado a su hocico. La modificación del rostro de *Neosclerocalyptus* también involucra a otras partes internas relacionadas con receptores químicos, con el paso del aire y con el desarrollo de huesos más esponjosos. *N. castellanosi* es una especie basal y antigua de *Neosclerocalyptus* del Plioceno final, que tiene los cartílagos nasales osificados sólo parcialmente y no tan "inflados". Mientras que en las especies que vivieron más recientemente (como *N. ornatus*) esos cartílagos evolucionaron a expresiones totalmente osificadas y expandidas.

El techo del cráneo de los gliptodontes está formado principalmente por los nasales, los frontales, parcialmente por los temporales y por los parietales que constituyen una superficie casi plana, excepto en algunas especies como *Panochthus tuberculatus* o las de *Eleutherocercus* que tienen un cráneo fuertemente convexo. Los parietales son relativamente pequeños con una concavidad demarcada por una cresta, no muy desarrollada, en la que se insertan los músculos nucales. La parte más dorsal se caracteriza por la presencia de forámenes por los que pasaban arterias, posiblemente relacionadas con la nutrición del casquete cefálico. Esos forámenes también se presentan en los huesos escamosos (temporal), que forman la parte lateral de la caja craneana y que están soldados a los parietales. En algunos linajes, como los Doedicurini, los forámenes son numerosos y de gran tamaño.

La cresta sagital, que en los gliptodontes comprende principalmente a los huesos parietales, no es prominente aunque está más extendida longitudinalmente en las especies basales. Esa cresta se continúa sutilmente en los huesos frontales, que ocupan gran parte del techo del cráneo y delimitan las paredes de la fosa temporal. A lo largo de la extensa historia filogenética de los gliptodontes, la modificación progresiva de la forma del cráneo afectó a la parte dorsal comprimiendo su región posterior y disminuyendo el desarrollo de la cresta sagital en las especies post miocenas. El extremo de esa reducción se advierte en las formas más tardías de *Neosclerocalyptus*.

La parte posterior del cráneo está formada principalmente por los huesos occipitales que delimitan al foramen magnum. Su borde anterior está definido por la cresta lambdoidea (o nucal), y se continúa en un plano más o menos vertical según la especie. En el caso de *Panochthus tuberculatus* y de *Doedicurus clavicaudatus* los huesos occipitales tienen un ángulo más elevado y se pueden observar en posición dorsal. Pero en especies basales como *Eucinepeltus petesatus* y *Propalaehoplophorus australis* o derivadas como *Neosclerocalyptus ornatus* los huesos occipitales se disponen más verticales.

En vista lateral, los cráneos de los gliptodontes se destacan por su gran altura, y también por el notable desarrollo del arco cigomático. A diferencia de muchos mamíferos, el arco cigomático de los gliptodontes es muy robusto, se compone de los huesos maxilar, yugal y escamoso (temporal) formando un gran proceso óseo vertical anterior que se dirige hacia abajo dándole un aspecto de Y a todo el conjunto.

> *El hueso zigomático, que une el hueso temporal con el hueso frontal y maxilar superior, es de nuestro animal el más fuerte y más grueso hueso del cráneo, con la única excepción de la mandíbula inferior.*
> Burmeister, 1874.

El arco cigomático resulta todavía más resaltante debido a que se expande hacia afuera y se extiende por debajo del límite de dientes invadiendo el espacio de la mandíbula, en algunas especies llega a sobrepasar su borde inferior. En esta parte del arco cigomático se insertan los músculos involucrados en los movimientos de la masticación.

El proceso descendente del arco cigomático está formado por una expansión hacia afuera y hacia abajo del hueso maxilar que se inicia por delante de la órbita ocular. Este proceso del maxilar se extiende hacia abajo adquiriendo la forma de una barra robusta cuya superficie presenta crestas y protuberancias rugosas que definen áreas de inserción de músculos faciales. El desarrollo de

estas superficies es progresivamente más evidente con la edad ontogenética del ejemplar. Este proceso descendente ocupa casi toda la superficie anterior de esta proyección del arco cigomático y presenta un foramen infraorbitario de forma elíptica en el límite con la pared alveolar del maxilar. Ese foramen atraviesa todo el maxilar formando un canal que se abre en la cavidad interna de la órbita.

La parte más dorsal y anterior del arco cigomático, que bordea la órbita ocular, está compuesta por el hueso yugal. El borde orbitario se extiende a través del hueso lagrimal, el cual articula con el maxilar y el yugal. El yugal también se proyecta hacia abajo a través de una rama descendente, acompañando lateralmente y por detrás al maxilar, con el cual forma una sutura vertical anterior, aproximadamente hacia la mitad de la longitud de ese proceso descendente.

El borde horizontal del arco cigomático está formado por la rama horizontal del hueso yugal y por la apófisis cigomática del hueso temporal. Esa apófisis forma el borde de la cavidad temporal, articulando desde arriba con la rama horizontal del yugal. Ambas estructuras forman un puente continuo que se dispone paralelo al cráneo, con un recorrido que forma una pendiente hacia arriba desde los huesos maxilares hacia el hueso temporal.

La parte posterior de la órbita ocular está definida por el proceso post orbitario del hueso frontal y por el proceso frontal del cigomático. Estas dos estructuras pueden estar unidas a modo de un puente óseo en las especies más derivadas, como *Panochthus tuberculatus* o *Doedicurus clavicaudatus*. En estos casos, ese puente óseo se puede presentar a modo de una fina lámina como en *Neosclerocalyptus ornatus*, o como una estructura muy robusta de superficie rugosa que forma arcos muy prominentes como en *Doedicurus clavicaudatus*. Pero en las especies basales o en algunas de las más tardías, como *Glyptodon munizi*, esos procesos no articulan sino a través de tejidos conectivos blandos, de modo que la fosa orbitaria y la temporal forman una cavidad continua en los restos fosilizados. Los gliptodontes de este último caso carecen del proceso frontal, que suele ser en forma de espina, o lo tienen muy poco prominente.

La parte no cigomática de los huesos maxilares de los gliptodontes está muy expandida en sentido vertical en función de la gran profundidad de los alvéolos que contienen a los dientes. Esta morfología tan desarrollada es la que contribuye a la particular altura de la cabeza de estos edentados. Estos huesos también contribuyen a formar el paladar y ocupan casi toda la superficie inferior del cráneo, extendiéndose por debajo del neurocráneo.

La proyección hacia atrás de esos huesos conforma un proceso evolutivo de los gliptodontes denominado telescopización. Como consecuencia de estas

modificaciones, las estructuras relacionadas con la masticación evolucionaron extendiéndose hacia la parte trasera del cráneo, llegando hasta el nivel de la articulación cráneo-mandibular, lo cual es excepcional en los mamíferos. De hecho, las especies más derivadas de gliptodontes son los únicos mamíferos cuyo último molar se dispone por detrás del límite de la articulación de la mandíbula. En cambio, en la mayoría de los mamíferos existe un amplio espacio entre la articulación de la mandíbula y el último molar.

Esta ampliación y migración de la parte masticatoria también ocasionó un reacomodamiento de la musculatura cervical, generando una nueva disposición, de modo que las fuerzas que ejercen esos músculos resultaron adaptativas para sostener la cabeza. El crecimiento de toda esa zona fue un condicionante para que la parte del cráneo relacionada con la caja cerebral quede proporcionalmente reducida: la región occipital, los cóndilos que articulan con la columna vertebral y el foramen magnum (por donde sale la médula espinal). Esa parte posterior de la base del cráneo, que en los armadillos se disponen casi en un mismo plano con los maxilares, en los gliptodontes queda ubicada en un escalón mucho más alto. Para que esos cambios sean evolutivamente viables debieron reacomodarse los músculos, las formas de los huesos y los lugares de inserción de los tendones de modo que las fuerzas aplicadas sean eficientes. Al mismo tiempo, se redujo al máximo la musculatura del cuello para que quepa debajo de la coraza y siga siendo funcional.

En consecuencia, el cráneo de los gliptodontes evolucionó generando huesos con formas y proporciones raras, entre las que se destacan el gran desarrollo vertical de los maxilares, el aparato masticador extendido hacia atrás, la mandíbula robusta, el arco cigomático extendido hacia abajo y la caja cerebral reducida y elevada. El resultado fue adaptativo, como lo demuestran más de 30 millones de años de historia. Pero el aparato masticador de los gliptodontes, a pesar de su gran extensión aparente, no es de los más eficientes ya que en realidad tiene un área de molienda pequeña en relación con el tamaño corporal.

Los paleontólogos uruguayos Sebastián Tambusso y Richard Fariña de la Universidad de la República, Uruguay, estudiaron la forma de la superficie del cerebro de algunos gliptodontes. Debido a que el contorno del cerebro queda "impreso" en los huesos que lo recubren esta investigación se pudo realizar a través de tomografías computadas que copiaron ese hueco del cráneo. Con esa tecnología obtuvieron moldes digitales de los cerebros de *Pseudoplohophorus absolutus*, *Glyptodon* sp., *Doedicurus clavicaudatus* y *Panochthus tuberculatus*. La morfología externa de esos cerebros era bastante similar debido a que tienen el cerebelo y los bulbos olfatorios grandes y un solo surco neocortical, pero el tamaño general del cerebro es pequeño en relación con el tamaño cor-

poral. Esto era esperable ya que los armadillos actuales tienen cerebros proporcionalmente más pequeños que el resto de los mamíferos.

Ese volumen del cerebro de los gliptodontes podría estar relacionado con su baja tasa metabólica, a una defensa pasiva contra los depredadores, a la presencia de la coraza y a que un cráneo liviano es más adaptativo. Los mamíferos que poseen coraza tienen algunas restricciones en su biología y ecología relacionadas a la locomoción y termorregulación. En lo que se refiere al comportamiento, las corazas de los gliptodontes habrían influido en el desarrollo de estrategias más pasivas, tanto locomotoras como las asociadas al desarrollo cognitivo, de escape o defensa contra los depredadores, lo cual requiere un menor procesamiento neuronal. En dinosaurios blindados, como los anquilosaurios, también se registraron cerebros proporcionalmente más pequeños.

Otro factor a tener en cuenta para interpretar el menor tamaño del cerebro de los gliptodontes es la alometría (crecimiento diferencial) entre partes del cuerpo. La coraza y las fusiones vertebrales condicionan espacialmente al desarrollo de la musculatura del cuello, de modo que un cerebro más pequeño que aliviane el peso de la cabeza puede considerarse como una ventaja adaptativa. A su vez, la telescopización que ocasionó la extensión del aparato masticatorio por debajo de la caja craneal y el crecimiento vertical desmesurado de la mandíbula, también influyó en la anatomía del cráneo y complicó la superficie y los ángulos de las inserciones musculares del cuello en un contexto de escasez de espacio debido a la coraza. De este modo, nuevamente, un cerebro más pequeño parece una ventaja adaptativa. Este complejo proceso de transformaciones evolutivas puede seguirse a través del registro fósil ya que los gliptodontes más basales, como *Pseudoplohophorus absolutus*, tuvieron un cerebro proporcionalmente más grande y un menor desarrollo del aparato masticatorio.

Respecto de la notable peculiaridad del cráneo de estos animales, y en concordancia con esta línea de análisis, F. Ameghino expresó, durante 1889, estas ideas en términos más sencillos: *El cráneo de los gliptodontes muestra un ejemplo notable del enorme desarrollo puramente vegetativo en detrimento del desarrollo cerebral*.

Otro estudio, también liderado por el paleontólogo uruguayo Sebastián Tambusso, involucró el análisis del oído interno de los gliptodontes *Pseudoplohophorus absolutus*, *Glyptodon* sp., *Doedicurus clavicaudatus* y *Panochthus tuberculatus* usando tomografía computada y reconstrucción digital. El oído interno de los gliptodontes estudiados resultó ser muy similar al de los armadillos actuales y presentaron poca variabilidad entre sí, encontrando algunas diferencias principales en el tamaño, forma y orientación de los canales semicirculares. La morfología de los canales semicirculares contiene mucha infor-

mación acerca del comportamiento locomotor y de la postura de la cabeza. En función de esta variable se pudo conocer que los gliptodontes fueron animales medianamente lentos, particularmente los más modernos, aproximadamente como los armadillos actuales. La orientación del canal semicircular lateral permitió establecer que los gliptodontes habrían mantenido su cabeza con la nariz orientada bien hacia abajo (similar a la posición de la cabeza de los bisontes). Esta postura resultaría evolutivamente adaptativa en tanto que, gracias a la protección de la coraza, no requerían invertir tiempo ni energía para mantener una profunda atención del entorno para detectar depredadores mientras se alimentaban. Además, en tanto que fueron animales de pastoreo, una cabeza orientada sin esfuerzo con la boca al ras del suelo también se plantea como un rasgo ventajoso. De este modo, los gliptodontes habrían pasado gran parte de su tiempo alimentándose de hierbas o arbustos bajos con la cabeza orientada naturalmente hacia abajo, exponiendo hacia el exterior la parte dorsal que estaba protegida por la coraza cefálica.

Los huesos del oído también fueron de interés para su estudio desde mediados del Siglo XX cuando se describieron los estribos de *Glyptodon*, *Panochthus* y *Neosclerocalyptus*. Más recientemente un equipo conformado por los investigadores argentinos G. Martini, F. Degrange y L. González Ruiz analizó la morfología del estribo de un ejemplar de *Propalaehoplophorus* del Mioceno temprano de la Patagonia, Argentina, a través de tomografía micro computarizada.

Especie	Longitud máxima en centímetros	Fuente de los datos
Andinoglyptodon mollohuancai	19,58	Salas-Gismondi et al. 2023
Doedicurus clavicaudatus	39	propia
Eleutherocercus solidus	28,5	Núñez Blasco et al. 2021
Eleutherocercus antiquus	23,74	Núñez Blasco et al. 2021
Cranithlastus xibiensis	19	Arias et al. 1978
Boreostemma acostae	19,5	Zurita et al. 2013a
Glyptodon reticulatus	entre 23,8 y 29,5	Cuadrelli et al. 2019
Glyptodon munizi	entre 28 y 33,3	Zurita et al. 2009; Cuadrelli et al. 2019
Glyptodon jatunkhirkhi	28,23	Cuadrelli et al. 2020
Glyptodon elongatus	entre 28,5 y 30,5	Cuadrelli et al. 2019
Glyptodon sp.	27,9 y 30,4	Huxley 1864
Glyptotherium cylindricum	25*	Carlini et al. 2008

Glyptotherium cylindricum	26*	Ramírez 2014
Glyptotherium texanum	24,8	Gillette y Ray 1981
Glyptotherium texanum	27,9	Zurita et al. 2018
Panochthus tuberculatus	entre 39 y 44	Zamorano et al. 2014
Panochthus frenzelianus	33	Zamorano et al. 2014
Panochthus intermedius	42	Zamorano et al. 2014
Panochthus hipsilis	39	Zurita et al. 2017a
Plohophorus figuratus	24	Zurita et al. 2017b
Neosclerocalyptus castellanosi	25,5	Zurita et al. 2013a
Neosclerocalyptus pseudornatus	entre 29 y 30,5	Zurita et al. 2011a, 2013b
Neosclerocalyptus ornatus	entre 29,7 y 32	Zurita et al. 2013b
Neosclerocalyptus gouldi	31	Zurita et al. 2011ab
Neosclerocalyptus paskoensis	entre 28,9 y 32,5	Zurita et al. 2011a
Eosclerocalyptus proximus	22	Zurita y Aramayo 2007
Eosclerocalyptus tapinocephalus	21,1	Zurita y Aramayo 2007
Hoplophorus euphractus	33,6 #	Porpino et al. 2010
Eosclerocalyptus planus	entre 20,8 y 20,9	Perea 2005
Hoplophractus proximus	21,7	Perea 2005
Hoplophractus tapinocephalus	20,8	Perea 2005
Pseudoplohophorus absolutus	22,8	Perea 2005
Pseudoplohophorus benvenutii	22,6	Perea 2005
Plohophorus figuratus	entre 22 y 29	Perea 2005, Quiñones et al. 2023
Plohophorus avellaneda	32,7	Quiñones et al. 2023
Stromaphorus ameghini	24,2	Perea 2005
Stromaphorus compressidens	26	Perea 2005
Eucinepeltus petesatus	25*	Vizcaíno et al. 2012a
Eucinepeltus complicatus	17,6	Brown 1903
Eucinepeltus complicatus	17,5	Scott 1903
Propalaehoplophorus australis	16	Scott 1903
Propalaehoplophorus minor	14,6	Scott 1903
Metopotoxus anceps	14	Scott 1903

Tabla 2. Medidas de la longitud anteroposterior del cráneo de algunos gliptodontes. **#: incompleto. *=** medida aproximada calculada a partir de la imagen publicada.

Las mandíbulas de los gliptodontes se componen de dos ramas que confluyen centralmente en una sínfisis larga y fusionada. Los rasgos más característicos son su robustez, el gran desarrollo de la rama ascendente, la extensión de las filas de molariformes y que todo el conjunto se expande poco hacia afuera de modo que el cuerpo mandibular y la rama ascendente se disponen casi en un mismo plano.

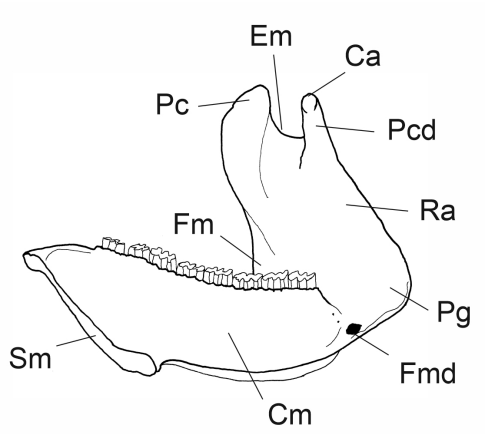


Figura 2-27. Esquema de la rama mandibular de los gliptodontes (vista interna). Basado sobre el ejemplar juvenil de *Glyptodon reticulatus* MACN PV 10153.
Ca, Cóndilo articular. Cm, Cuerpo mandibular. Em, Escotadura mandibular. Fm, Fosa masetérica. Fmd, Foramen mandibular. Pc, Proceso coronoide. Pcd, Proceso condiloide. Pg, Proceso angular. Ra, Rama ascendente. Sm, Sínfisis mandibular.



Figura 2-28. Rama mandibular izquierda de *Parapropalaehoplophorus septentrionalis* (Holotipo SGO PV 4165). Mioceno inferior, Chucal, Chile. Escala= 5 cm. Foto: Darin Croft.



Figura 2-29. Mandíbula de *Propalaehoplophorus australis*. (MLP 16-15). Mioceno temprano, provincia de Santa Cruz, Argentina. Escala= 10 cm.



Figura 2-30. Rama mandibular derecha de *Cochlops muricatus* (MACN A 2121). Mioceno inferior, Argentina. Escala= 10 cm.



Figura 2-31. Cráneo y mandíbula de *Boreostemma acostae* (CAL-896). Mioceno medio, Departamento de Huila, Colombia. Foto: Arley J. Gómez-Cruz. Escala= 10 cm.



Figura 2-32. Rama mandibular de *Eleutherocercus solidus* (FMNH 14437). Mioceno tardío, provincia de Catamarca, Argentina. Escala= 10 cm. Foto: Alfredo Zurita.

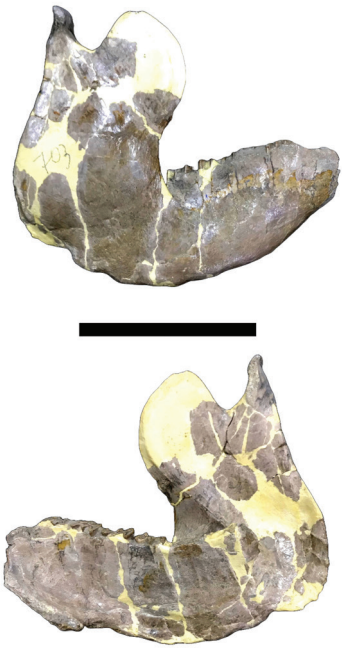


Figura 2-33. Rama mandibular derecha de *Eosclerocalyptus proximus* (CC 703). Mioceno tardío - Plioceno temprano, provincia de Catamarca, Argentina. Escala= 10 cm. Foto: Silvia Elena Cornero.



Figura 2-34. Mandíbula de *Neosclerocalyptus ornatus* (neotipo MLP 16-28). Pleistoceno medio, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm.



Figura 2-35. Rama mandibular izquierda de *Panochthus tuberculatus* (MLP 16-38). Pleistoceno tardío, Argentina. Escala= 10 cm.



Figura 2-36. Mandíbula de *Doedicurus clavicaudatus* (MACN 12572). Pleistoceno, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm.



Figura 2-37. Rama mandibular derecha de *Glyptodon reticulatus* (MACN PV 10153). Pleistoceno tardío, Río Luján, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm.

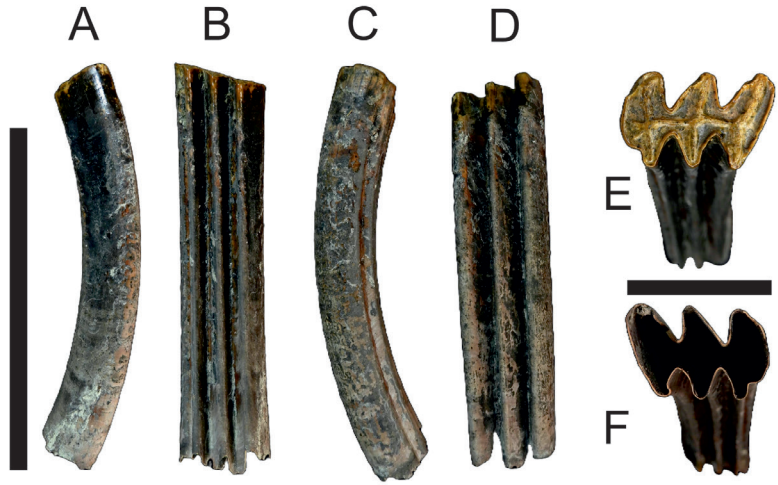


Figura 2-38. Molariforme superior 3 izquierdo de *Glyptodon reticulatus*. Pleistoceno, provincia de Buenos Aires, Argentina. A, Vista anterior. B, Vista externa. C, Vista posterior. D, Vista interna. E, Vista de la superficie masticatoria. F, Vista de la abertura radicular. Escala (A-D)= 10 cm. Escala (E, F)= 2 cm.

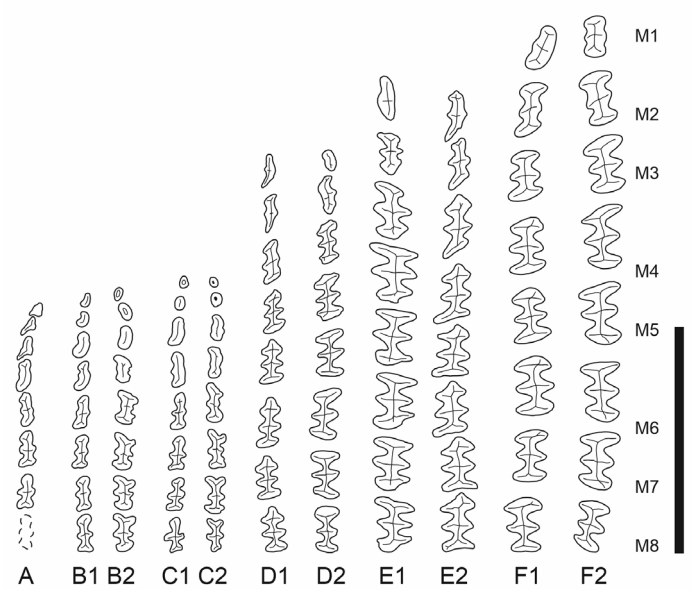


Figura 2-39. Contorno de la superficie oclusal de las series dentarias de los gliptodontes. 1, Series inferiores izquierdas. 2, Series superiores izquierdas.
A, *Parapropalaehoplophorus septentrionalis*. B, *Eucinepeltus petesatus*. C, *Propalaehoplophorus australis*. D, *Neosclerocalyptus* sp. E, *Glyptotherium texanum*. F, *Panochthus tuberculatus*. Escala= 10 cm. A, Croft (2007). B, Scott (1903). C, MLP 16-15. D1, Burmeister (1874). E, Gillette y Ray (1981). F, Burmeister (1874).

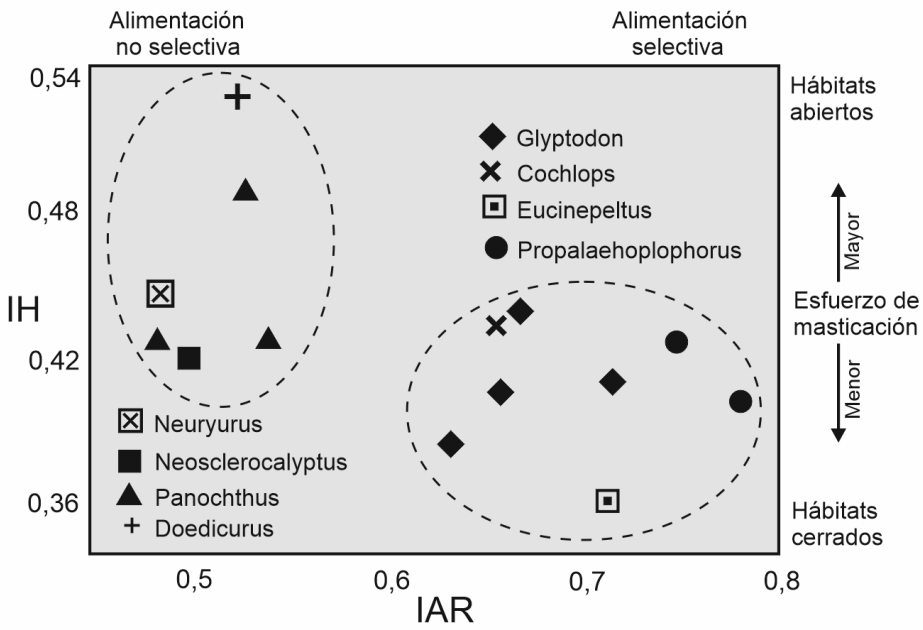


Figura 2-40. Variables eco morfológicas en gliptodontes. Basado sobre estudios de animales actuales de hábitos conocidos, se determinaron variables cuantitativas del cráneo asociadas a los hábitos de alimentación y al ambiente.
Su exploración en gliptodontes mostró dos patrones: las especies basales estaban adaptadas a ambientes más cerrados y eran más selectivas con los vegetales que consumían, mientras que las especies derivadas vivían en ambientes de pastizales o sabanas y se alimentaban al bulto. *Glyptodon* fue una excepción ya que estas variables lo relacionan con sus ancestros más lejanos.
IAR: índice de ancho de rostro (relaciona el ancho del paladar y el ancho del hocico.
IH: índice de hipsodoncia (relaciona la altura de la mandíbula con la longitud de la serie dentaria). Basado sobre: Vizcaíno, Cassini, Fernícola y Bargo (2011).

El cóndilo que articula con el cráneo se ubica muy por arriba de las filas de dientes, al tope de la rama ascendente, la cual está desplazada algo hacia adelante. La inclinación es más evidente por el ángulo bien demarcado en su borde póstero inferior. Esta disposición ocasiona que los dos o tres molariformes posteriores queden ocultos por el nacimiento del borde anterior de la rama ascendente. El área que une a ambas ramas mandibulares, la sínfisis, cuenta con una superficie larga que termina en un borde romo, sin dientes, cuya forma estaría relacionada con el apoyo y longitud de la lengua.

En el caso de los gliptodontes basales como *Parapropalaehoplophorus septentrionalis* (Mioceno inferior) la mandíbula tiene el borde posterior del proceso ascendente menos extendido y los procesos condilar y coronoides menos inclinadas anteriormente que en otros linajes.

Todos los gliptodontes tienen 32 dientes distribuidos de a 8 en cada mandíbula y en cada maxilar. La parte anterior de las mandíbulas, de los maxilares y premaxilares carecen de dientes, por lo que no tienen dientes incisivos ni caninos. Los dientes deciduos, los premolares, no pueden ser identificados ni diferenciados de los permanentes, los molares, de modo que a todo el conjunto se los denomina molariformes y se numeran del 1 al 8 comenzando por el más anterior. En algunas especies, a partir del tercer molariforme las series dentarias tienen un ligero vértice desde el cual las filas se orientan hacia afuera. Otras, presentan las filas casi rectas. Cada molariforme tiene una superficie de masticación plana y reforzada por crestas longitudinales y transversales de osteodentina, carecen de esmalte (la parte dura y brillante de los dientes) y presentan una capa interna de osteodentina, una capa media de ortodentina y una capa externa de ortodentina híper mineralizada.

La parte del diente que se inserta en el alvéolo tiene su base abierta (a diferencia de los humanos) lo que permite un crecimiento permanente que compensa la falta de dureza. Los molariformes sobresalen poco hacia afuera, por lo que parecen cortos, pero adquieren una gran longitud vertical hacia adentro de los alvéolos, que acompaña a la expansión de los maxilares, la masividad de las mandíbulas y la gran altura del cráneo de los gliptodontes. Estas características, que están compartidas por todas las líneas filéticas de estos animales, fueron interpretadas como una condición ancestral.

> *Este desarrollo, sin embargo, dio lugar a problemas relacionados con la absorción por la mandíbula de las tensiones producidas por la masticación, y por lo tanto, podría verse como una rareza evolutiva*. S. Vizcaíno, R. Fariña, M. S. Bargo y G. De Iuliis, 2004.

La forma característica de la superficie de masticación de los dientes de los gliptodontes es trilobulada, pero los dos o tres primeros molares pueden adquirir una forma circular, elíptica, semilunar o incipientemente trilobulada. Estas primeras piezas tienen formas muy variables, incluso entre especies de un mismo género como ocurre en *Eosclerocalyptus*, *Glyptodon* y *Panochthus*. El resto de los dientes son muy parecidos entre sí (homodoncia). En los individuos neonatos se pudo observar que los molariformes son cónicos en su parte superior pero el contorno trilobulado del adulto se dispone inmediatamente por debajo y se adquiere a partir del desgaste ocasionado por la masticación.

En el caso de los Propalaehoplophorini los molariformes 1 a 3 son circulares o reniformes a ligeramente lobulados, sólo a partir del 4 o 5 adquieren tres lóbulos medianamente definidos. En general, todos los gliptodontes presentan una leve reducción del tercer lóbulo del último molar, posiblemente como consecuencia de restricciones de espacio impuestas por el maxilar.

La dentición de *Parapropalaehoplophorus septentrionalis* difiere de la de todos los gliptodontes porque los molariformes 1 a 5 son más simples (sólo se conoce la serie inferior). Los tres primeros son triangulares, el cuarto es más largo y reniforme, mientras que el quinto tiende a una forma casi trilobulada por la mayor penetración de fléxidos en la cara labial. Los últimos tres molariformes adquieren la típica forma trilobulada.

Los estudios morfo funcionales indican que el aparato masticatorio de los gliptodontes caracterizado por una mandíbula robusta, grandes inserciones musculares en el arco cigomático, numerosos dientes hipsodontes de corona plana y las crestas de osteodentina es consistente con una adaptación a la dieta herbívora basada principalmente sobre el consumo de gramíneas. Además, esta inferencia es consecuente con que la masticación de estos animales ocurre en dirección vertical y con algún aporte menor de movimientos laterales. Esta mecánica masticatoria es diferente a la de otros herbívoros como los roedores que mueven la mandíbula de modo horizontal, o las vacas que tienen un movimiento lateral más pronunciado.

Debido a que los gliptodontes no tienen dientes incisivos en la parte anterior de la boca (ni en la mandíbula, ni en el premaxilar), no está claro cómo introducían el alimento a la boca. Posiblemente existían estructuras córneas cortantes, pero no hay evidencias de ello. Los labios pudieron intervenir en la obtención de las gramíneas mientras que la lengua habría tenido un rol importante en el procesamiento de los vegetales complementando la acción de los dientes. Seguramente el rostro truncado es una conformación adaptativa para acceder más fácilmente a las hierbas del suelo en función de la escasa movilidad del cuello. Cualquiera que haya sido el modo para ingresar las gramíneas

a la boca y molerlas se trató de un tipo de procesamiento incompleto de los alimentos, lo cual es congruente con tasa metabólica baja de los gliptodontes, típica de los xenarthros, que les permitía sobrevivir con ingestas menores de alimento en comparación con otros herbívoros de tamaño similar.

Los paleontólogos argentinos Sergio Vizcaíno, Guillermo Cassini, Juan Fernícola y Susana Bargo, del Museo Argentino de Ciencias Naturales B. Rivadavia, del Museo de La Plata y del CONICET, lograron interpretar que los gliptodontes no comieron siempre lo mismo ni del mismo modo. Este comportamiento fue analizado a partir de indicadores morfo funcionales que pudieron cuantificar a través de índices. Entre otros, calcularon la hipsodoncia, la masa corporal, el ancho de la boca y la superficie de masticación y los compararon con resultados de especies actuales de hábitos conocidos. Estos índices funcionan como un método más refinado para, por ejemplo, inferir de qué se alimentan las aves a partir de la forma de sus picos. Los resultados de este estudio permitieron determinar que los gliptodontes miocénicos, como los Propalaehoplophorini, tenían un tipo de alimentación selectiva que requería de menos esfuerzo para masticar y estaban adaptados a hábitats más cerrados. Mientras que los gliptodontes derivados se alimentaban al bulto, es decir, sin seleccionar entre las hierbas y preferían ambientes más abiertos. Una excepción a esta tendencia evolutiva se encuentra en las especies de *Glyptodon* que poseen un hocico estrecho y que vivieron durante el Pleistoceno. Aunque *Glyptodon* es un taxón derivado y tardío, su morfología indica que tenía una alimentación basada sobre plantas específicas o partes específicas de algunas plantas, lo cual se trata de un caso de regresión evolutiva del comportamiento (o de la persistencia de caracteres atávicos) y del desarrollo de una fisiología más especializada.

La columna vertebral

La columna vertebral es en la conformación de los gliptodontes, la parte más notable de todo el esqueleto… F. Ameghino, 1889.

La columna vertebral de los gliptodontes tiene adaptaciones únicas entre todos los vertebrados. Como rasgo más notable, las vértebras presentan numerosas fusiones entre ellas que forman huesos compuestos en forma de tubos que reducen sustancialmente la movilidad de todo el cuerpo. Además, distintas partes de la columna vertebral tienen uniones rígidas con la coraza y con la cintura pélvica. De este modo, en lugar de que cada vértebra tenga movilidad con las contiguas resultando en múltiples articulaciones a lo largo de toda la columna

vertebral, sólo hay cuatro secciones móviles: en el cuello, en el inicio de la región dorsal, en la unión dorso-lumbar y en la cola. Pero, además, esas articulaciones, particularmente las poscervicales, tienen márgenes muy estrechos de movilidad.

Vértebras de la región cervical

Una de las características más estables del esqueleto axial de los mamíferos es el número de vértebras del cuello (las cervicales). Especies tan diferentes como el ratón, las ballenas, los primates y la jirafa tienen siete de estas vértebras. En todos los mamíferos las dos primeras vértebras cervicales tienen formas diferenciadas y nombre propio. La primera, que articula con el cráneo, se llama Atlas (primera cervical: C1) y, a diferencia del resto de las vértebras, es apenas un aro con dos extensiones laterales a modo de aletas. La segunda vértebra, el Axis (C2), es más parecida al resto de las cervicales, pero más robusta y con una proyección hacia delante (la apófisis odontoides) que articula con el Atlas. Las otras vértebras del cuello se nombran según su posición: tercera (C3), cuarta (C4), etc. cuyas formas van cambiando paulatinamente hasta que la séptima (C7) resulta la más parecida a la primera vértebra torácica.

Hasta hace poco tiempo se creía que algunos edentados del grupo de los Pilosa Tardígrada, los perezosos, tenían más vértebras cervicales. Por ejemplo, las especies del perezoso de tres dedos, *Bradypus tridactylus,* tienen entre ocho y diez vértebras en el cuello. Pero sólo siete son cervicales, ya que se demostró que le "roban" al tórax entre una y tres vértebras (que además pierden sus respectivas costillas) lo que les permite una mayor movilidad a su cabeza.

Los gliptodontes también tienen siete vértebras cervicales, pero dispuestas de un modo único porque sólo cuentan con tres articulaciones móviles entre ellas, en lugar de las seis articulaciones que corresponden a las siete vértebras de la mayoría de los mamíferos. Esto es consecuencia de que algunas vértebras están unidas a través de fusiones óseas.

El Atlas (C1) de los gliptodontes es una vértebra libre que articula con el cráneo y el Axis (C2), hasta aquí todo normal. La primera modificación ocurre con la fusión del Axis y las siguientes tres o cuatro vértebras cervicales (según la especie) formando un tubo corto: el Hueso Mesocervical (también llamado Tubo Cervical). La sexta vértebra cervical (C6) está libre. La última vértebra cervical, la séptima, está fusionada con las dos primeras vértebras torácicas, nuevamente formando un tubo: el Hueso Postcervical (también llamado Hueso Trivertebral).

Esta última parte del cuello se parece a los perezosos de tres dedos por la integración de vértebras torácicas con las cervicales. Pero se diferencia en que el resultado tiene menor movilidad en los gliptodontes y que las vértebras

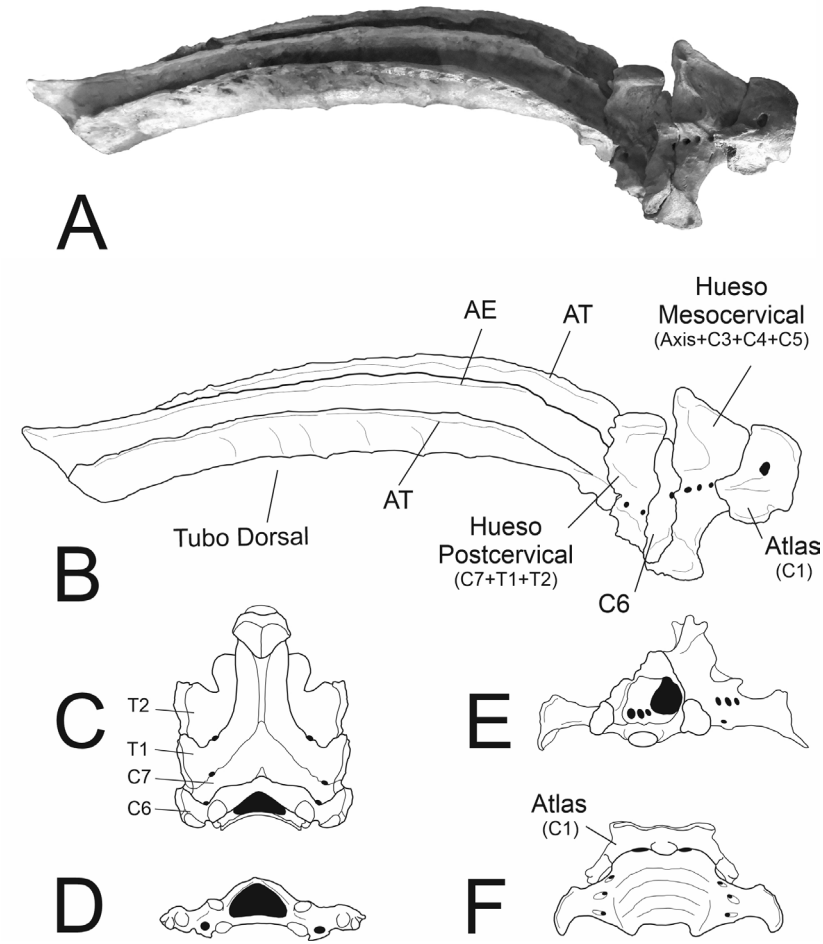


Figura 2-41. Vértebras del cuello y del tórax de *Glyptodon reticulatus*.
A-B, en posición anatómica. C, Hueso Postcervical, vista dorso anterior. D, Vértebra C-6. E-F, Hueso Mesocervical: vista antero lateral (E); vista ventral con el Atlas (F). AE: apófisis espinosas unidas a modo de una lámina. AT: apófisis transversas unidas.

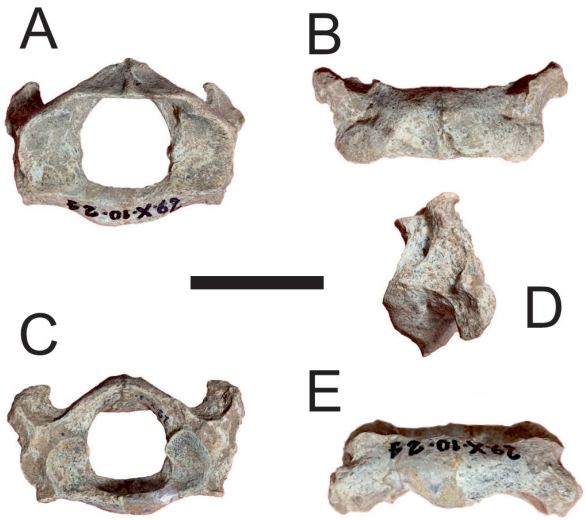


Figura 2-42. Atlas (Vértebra C1) de *Eosclerocalyptus proximus* (MLP 29-X-10-24). Mioceno tardío. Puerta de Corral Quemado, Catamarca, Argentina. A, Vista anterior. B, Vista dorsal. C, Vista posterior. D, Vista lateral. E, Vista ventral. Escala= 5 cm. Foto: Martín de Los Reyes.

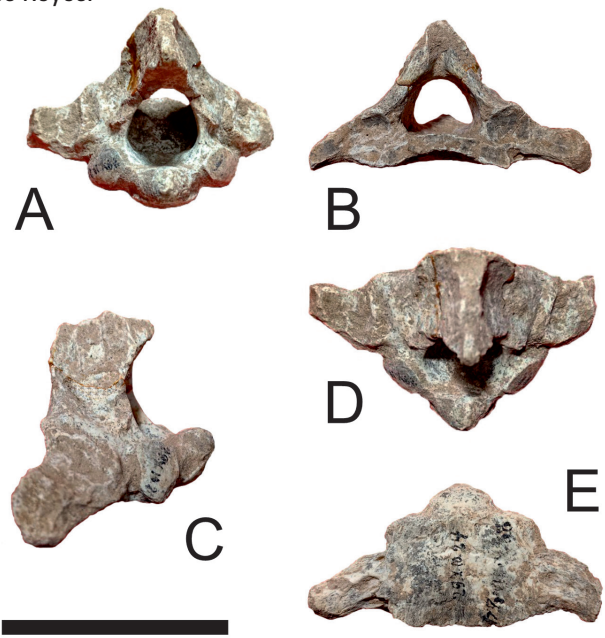


Figura 2-43. Hueso Mesocervical (Axis-C3-C4-C5) de *Eosclerocalyptus proximus* (MLP 29-X-10-24). Mioceno tardío. Puerta de Corral Quemado, Catamarca, Argentina. A, Vista anterior. B, Vista posterior. C, Vista lateral. D, Vista dorsal. E, Vista ventral. Escala= 5 cm. Foto: Martín de Los Reyes.

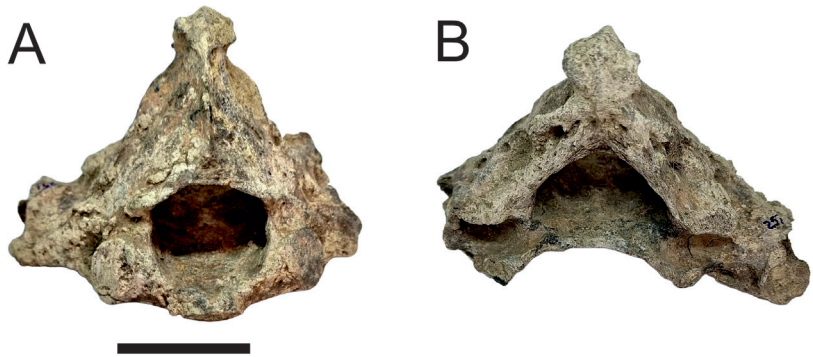


Figura 2-44. Hueso Mesocervical (Axis-C3-C4-C5) de *Glyptodon reticulatus* (MLS 251), Pleistoceno Tardío, Arenales, provincia de Buenos Aires, Argentina. A, Vista anterior. B, Vista posterior. Escala= 5 cm. Foto: Marcela Torreblanca.



Figura 2-45. Hueso Postcervical (C7-T1-T2) de *Glyptodon reticulatus* (MLS 251). Pleistoceno Tardío, Arenales, provincia de Buenos Aires, Argentina. Vista anterior. Escala= 5 cm. Foto: Marcela Torreblanca.

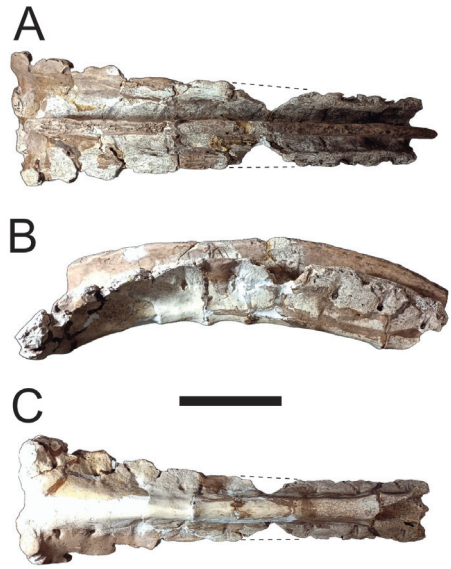


Figura 2-46. Tubo dorsal Glyodontidae indeterminado (MLP 32). A, Vista dorsal. B, Vista lateral. C, Vista ventral. Escala= 10 cm. Foto: Martín de Los Reyes.

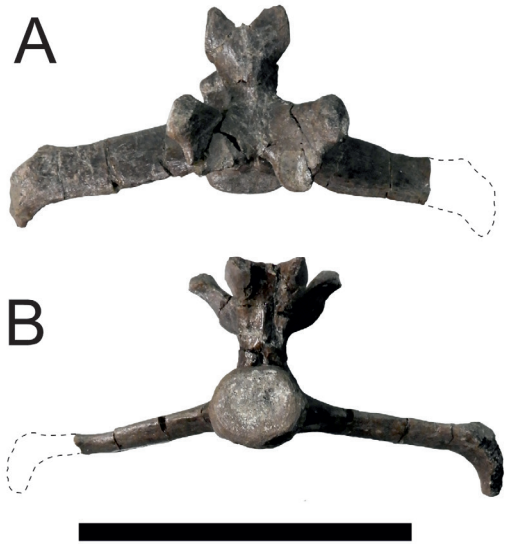


Figura 2-47. Vértebra caudal anterior de *Propalaehoplophorus australis* (MLP 91-II-25-6). Mioceno inferior, provincia de Santa Cruz, Argentina. A, Vista dorsal. B, Vista anterior. Escala= 10 cm.

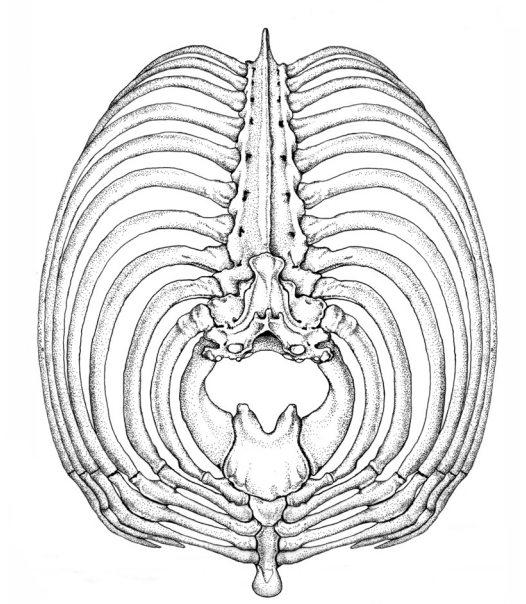


Figura 2-48. Tórax de *Panochthus tuberculatus*. Se aprecia la relación entre las costillas con articulaciones móviles y el anquilosamiento del tubo Postcervical y del tubo Dorsal. En primer plano se destaca el tubo Postcervical con la costilla 1 fusionada a la vértebra T1 y articulada al esternón. Basado en Burmeister 1874.

torácicas no pierden las costillas. De hecho, la primera vértebra torácica tiene la costilla fusionada, sin movilidad. En los gliptodontes, a diferencia de los perezosos, parece que es el tórax el que "roba" vértebras al cuello.

La mayoría de los gliptodontes, al menos los más modernos, tienen este patrón de fusión de las vértebras del cuello: Atlas libre, Hueso Mesocervical, una vértebra libre y Hueso Postcervical. Pero su composición no es estable porque hay algunas variaciones en la cantidad de elementos que componen al Hueso Mesocervical y al Hueso Postcervical. Esas variantes están relacionadas con la sexta vértebra cervical que se puede disponer libre o fusionada al Hueso Mesocervical o al Postcervical.

En muchos casos la determinación de la cantidad de vértebras que componen los tubos del cuello es compleja. Esto se debe a que las fusiones son muy compactas, de modo que impiden apreciar las uniones o suturas entre cada vértebra y, también, porque son ejemplares fósiles que frecuentemente están incompletos o en mal estado de conservación. Los agujeros intervertebrales se suelen usar como orientadores para reconocer el límite entre dos vértebras fusionadas.

La región cervical de las especies de *Glyptotherium* de América del Norte y América Central presentaría una conformación diferente a los gliptodontes sudamericanos, incluidas las especies de *Glyptodon* que forman parte del mismo linaje. Según los paleontólogos norteamericanos D. Gillette y C. Ray de la Southern Methodist University, Dallas, y del National Museum of Natural History, Washington, el patrón de fusiones del cuello de *Glyptotherium* comprende dos distribuciones distintas, aunque expresan que el registro fósil de esta parte de este gliptodonte no es muy completo.

En *Glyptotherium texanum* el Atlas (C1) es libre, el hueso Mesocervical involucra desde el Axis (C2) hasta la C7, mientras que las dos primeras vértebras torácicas (T1 y T2) estarían libres o ligeramente fusionadas en un corto Hueso Postcervical. En *G. cylindricum* el Atlas (C1) es libre, el Hueso Mesocervical abarca desde el Axis (C2) hasta la C6, y el Hueso Postcervical está formado por las T2, T3 y T4. Las vértebras T1 y C7 no se conocen por lo que se supone que pudieron estar articuladas libremente.

Otros xenarthros también tienen fusiones del cuello, aunque no tan extendidas como las de los gliptodontes. Los parientes más cercanos de los gliptodontes son los pampatheridos entre los que, por ejemplo, *Holmesina cryptae*, tiene un atlas (C1) libre, el Hueso Mesocervical (C2+C3+C4+C5), la sexta y séptima vértebras cervicales son libres y un Hueso Postcervical formado por las tres primeras vértebras torácicas. Este patrón es similar a *G. cylindricum*. Por su parte, algunos armadillos cuentan con un Hueso Mesocervical o las vértebras cervicales con articulaciones muy poco móviles.

	GATO	GLIPTODONTE	ARMADILLO	PAMPATHERIO
REGIÓN CERVICAL	7 Vértebras: Atlas (1C), Axis (2C), 3C, 4C, 5C, 6C, 7C.	7 Vértebras + 2: Atlas (1C), hueso Mesocervical (Axis + 3C + 4C + 5C), 6C.	7 Vértebras: Atlas (1C), Axis (2C), 3C, 4C, 5C, 6C, 7C. Puede haber un hueso Mesocervical formado de 2 a 3 vértebras fusionadas.	7 Vértebras: Atlas (1C), hueso Mesocervical (Axis + 3C + 4C + 5C), 6C, 7C.
		Hueso Poscervical (7C + 1T + 2T.)		
REGIÓN TORACICA	13 vértebras no fusionadas.	Tubo Dorsal	9 a 13 vértebras no fusionadas (sin Tubo Dorsal).	Hueso Poscervical (1T + 2T + 3T), 7 vértebras no fusionadas (sin Tubo Dorsal).
REGIÓN LUMBAR	7 vértebras no fusionadas.	Sinsacro: entre 8 y 9 vértebras fusionadas del tubo lumbar (entre 5 a 9 vértebras fusionadas) y el sacro. Fusionado a los iliones, isquiones y la coraza.	4 a 5 vértebras no fusionadas (sin Tubo Lumbar)	1 vértebra (sin Tubo Lumbar)
SACRO	3 vértebras fusionadas. Articula con los iliones.		Sinsacro (entre 8 y 9 vértebras fusionadas de la zona lumbar, sacra y caudal). Fusionado a los iliones, isquiones y la coraza.	Sinsacro (11 vértebras fusionadas del sacro y las primeras caudales) Fusionado a los iliones, isquiones y la coraza.
COLA	Número variable de vértebras no fusionadas.	Número variable. Dos vértebras libres, un tramo de vértebras articuladas con coraza, un tramo de vértebras anquilosadas con coraza (tubo caudal o tubérculo terminal).	Número variable (hasta 27) de vértebras articuladas con coraza (sin tubo caudal).	Número variable (hasta 22) de vértebras articuladas con coraza (sin tubo caudal).

Tabla 3. Composición de las regiones de la columna vertebral de los gliptodontes, comparada con la de un gato y con otros xenarthros cingulados. El signo + indica fusión entre vértebras. C: vértebra cervical. T: vértebra torácica.

Vértebras de la región torácica

Como se expresó más arriba las primeras dos vértebras torácicas (también llamadas dorsales) están fusionadas a la última (C7) o a las dos últimas cervicales (C6 y C7) formando el Hueso Postcervical. Debido a que, funcionalmente, el cuello tiene su última articulación móvil en la sexta vértebra cervical, se puede considerar que la región torácica comienza en el Hueso Postcervical. Aunque ese hueso anquilosado también puede ser interpretado como una zona mixta de transición a la región dorsal propiamente dicha o que compone una región de la columna vertebral exclusiva de los gliptodontes, que algunos paleontólogos denominan como "región cérvico-torácica". La costilla fusionada a la primera vértebra torácica (T1) es una característica compartida entre la mayoría de los gliptodontes modernos.

El Hueso Postcervical articula con una estructura todavía más sorprendente que las vértebras fusionadas del cuello: el Tubo Dorsal. Este tubo, que sólo se forma en los gliptodontes, está compuesto por el resto de las vértebras torácicas fusionadas (entre nueve y doce), desde la tercera (T3) hasta la última. Este particular anquilosamiento de las vértebras del tórax funciona como una viga que le da rigidez al torso. Un aspecto singular es que, a pesar de que las vértebras están fusionadas entre sí, las costillas tienen movimiento (excepto las que están fusionadas a la primera vértebra dorsal que se dispone en el Hueso Postcervical) lo cual permite la respiración del gliptodonte.

Ameghino, en su obra de 1889, describió muy claramente cómo es el Tubo Dorsal de los gliptodontes:

> *… esta pieza representa todas las demás vértebras dorsales soldadas, y el agujero que la atraviesa en todo su largo es el canal medular. …La parte superior de este hueso se divide en tres crestas longitudinales regularmente elevadas y bien separadas, que corresponden, la del medio á las apófisis espinosas de todas las vértebras soldadas, y las laterales á las apófisis transversas. Una doble fila de agujeros intervertebrales á cada costado atestigua todavía la separación primitiva de las vértebras, permitiendo determinar su número, que también es fácil de reconocer por las ondulaciones del borde superior de la cresta media longitudinal cuyas protuberancias convexas corresponden á otras tantas apófisis espinosas. Las crestas laterales muestran una série de escavaciones articulares cóncavas destinadas á recibir las facetas articulares de las costillas.*

Entre el resto de los mamíferos solamente los pampatheridos tienen un Hueso Postcervical y ninguno cuenta con un Tubo Dorsal. En la tortuga, otro conocido animal con coraza, también existen fusiones vertebrales, pero son de otro tipo. En estos reptiles las vértebras dorsales y las costillas se fusionan formando parte del caparazón.

Vértebras del sinsacro (región lumbar y sacra)

Las vértebras lumbares en la mayoría de los mamíferos se articulan entre sí libremente y unen a la región torácica con el sacro. Este último se compone de un número variable de vértebras fusionadas que, a su vez, se conecta con la región caudal y articula con los iliones de la cintura pélvica, lo que permite dar sostén a los miembros traseros. En los gliptodontes, nuevamente, hay una disposición peculiar caracterizada por las fusiones vertebrales, por fusiones extraordinarias con la pelvis y por articulaciones adicionales con la coraza. Las vértebras lumbares y las sacras se sueldan integrando una región compleja que se denomina sinsacro, como ocurre en todos los xenarthros. El sinsacro es una estructura variable en cantidad de vértebras pero que se puede caracterizar por regiones:

- Vértebras pre ilíacas, corresponden a las vértebras de la región lumbar que se disponen por delante de las vértebras que están fusionadas al ilion;
- Vértebras ilíacas, las fusionadas al ilion;
- Vértebras post ilíacas, son las ubicadas posteriormente a las iliacas y formadas por vértebras fusionadas del sacro que no articulan con los iliones (vértebras pseudosacras) y las primeras vértebras caudales.

La región lumbar del sinsacro se compone de las vértebras pre ilíacas fusionadas que forman una estructura uniforme: el Tubo Lumbar (también único de los gliptodontes). Debido a esas fusiones, no se pueden observar las articulaciones intervertebrales adicionales características de los xenarthros: las articulaciones xenarthras. Pero se asume que existen, al menos durante la etapa embrionaria, porque es un carácter heredado a todos los edentados.

El Tubo Lumbar se fusiona con el sacro generando el Tubo Sacrolumbar. La parte lumbar comprende entre 5 y 9 vértebras anquilosadas, mientras que el sacro puede tener entre 8 y 9 vértebras. La parte posterior del Tubo Dorsal se une al Tubo Sacrolumbar de un modo semi fijo que permite un leve movimiento de bisagra.

La primera sección del Tubo Lumbar, la que articula con el Tubo Dorsal, es baja pero inmediatamente los procesos neurales se alargan hacia arriba hasta alcanzar la altura de las vértebras del sacro. Así, forman una lámina cuya superficie dorsal se engrosa, particularmente en la parte más posterior, definiendo un plano rugoso. Esta estructura se continúa con otra similar de las primeras vértebras del sacro y con la contribución de una estructura equivalente de los iliones, conforman una superficie con forma de cruz donde se apoya la coraza.

> *Esta márgen es en su porción externa muy ancha y extendida en un plano inclinado hacia atrás de 4 pulg. de ancho, sobre el cual se forman los muchos nudos que unen la pelvis con la coraza… intimamente unida con la cresta alta del hueso sacro y del tubo lumbar, formando con ellas una cruz regular áspera con muchas tuberosidades, que se unen todas con iguales y correspondientes á la superficie interna de la coraza. En esta parte del esqueleto, que hemos llamado la cruz sacral… se apoya principalmente la coraza del animal, tocandose los dos huesos opuestos (la pelvis y la coraza), con las tuberosidades fijas, y unidos entre sí por substancia elástica blanda*... H. Burmeister 1874.

Las primeras vértebras que corresponden al sacro (vértebras ilíacas) están fusionadas al ilion. Según las especies esta fusión comprende de 3 a 4 vértebras. Esa relación entre las primeras vértebras sacras y el ilion también existe en el resto de los mamíferos, pero se trata de una articulación no anquilosada, aunque rígida. En esta parte del sinsacro las vértebras se aplanan en sentido lateral y se proyectan hacia arriba formando la lámina ósea que, en su parte anterior, genera la superficie de articulación con la coraza contribuyendo a formar la cruz. Esta adaptación ocurre únicamente entre los gliptodontes, ya que el sinsacro de los armadillos es, como en el resto de los mamíferos, aplanado en sentido vertical y no articula con la coraza

Las siguientes tres o cuatro vértebras de la parte sacra (vértebras postilíacas) no articulan con la pelvis, pero la última, o dos últimas, desarrollan otro aspecto singular del sinsacro de los gliptodontes: las apófisis o procesos transversos se expanden lateralmente hasta fusionarse con el isquion. De este modo, el sacro está soldado a la cintura pélvica por delante con el ilion y por detrás con el isquion. Esta última unión tiene como resultado la formación de un orificio que sólo se encuentra entre los edentados: el Foramen Sacro Isquiático.

Vértebras caudales

La cantidad de vertebras caudales varía entre las especies de gliptodontes. Las vértebras situadas inmediatamente después del sinsacro forman el segmento más móvil de la columna vertebral de estos animales, ya que no están fusionadas y se articulan libremente entre sí.

Florentino Ameghino describió la parte anterior de la cola de los gliptodontes del siguiente modo:

> *Las primeras vértebras de la cola que siguen al sacro son siempre libres y de gran tamaño, con un arco neural completo, grandes apófisis transversales de un largo considerable, y en la parte inferior un arco hemal igualmente completo y muy fuerte, pero formado á veces solamente por huesos en V de gran tamaño*. F. Ameghino, 1889.

La articulación de la primera vértebra caudal con las sacras ocurre a través del contacto del disco intervertebral y con la articulación xenarthra bien desarrollada. Esta primera vértebra caudal es la más parecida a las del sinsacro, presenta procesos transversales largos que pueden fusionarse al isquion y a los de la última vértebra sacra. En algunos ejemplares juveniles esa fusión todavía es incompleta y posiblemente estaba mediada por cartílago. Como lo expresó Burmeister en 1864 …*esta primera vértebra caudal es mas antes destinada al apoyo de la pelvis, que al movimiento de la cola*…, por ello algunos paleontólogos la denominan vértebra pseudo-sacra.

El diámetro del cuerpo vertebral y la longitud de los procesos transversales disminuyen paulatinamente hacia el extremo de la cola. Entre cada vértebra se dispone ventralmente un arco hemal de gran tamaño que también se va acortando hacia la parte posterior. La función de esta estructura, además de sostener músculos, es proteger a la arteria caudal media que pasa por su interior.

A partir de la segunda vértebra caudal se desarrollan los anillos de la coraza de la cola que rodean a cada vértebra. El número de anillos móviles varía según las especies de gliptodontes. En esta parte de la cola las vértebras tienen espinas neurales altas y procesos transversales y arcos hemales largos que se extienden hasta hacer contacto con el anillo.

Luego de esta sección con movimiento y articulaciones, las vértebras se fusionan entre ellas y con las paredes internas de la coraza caudal formando un tubo anquilosado continuo (excepto en los gliptodontinos y en algunos grupos ancestrales que carecen de tubo caudal).

Miembro anterior y cintura escapular

Las patas delanteras de los gliptodontes son robustas, pero no tanto como las posteriores. Tienen un aspecto de columna que recuerda a la anatomía de los elefantes, incluso en el desarrollo y postura de las manos.

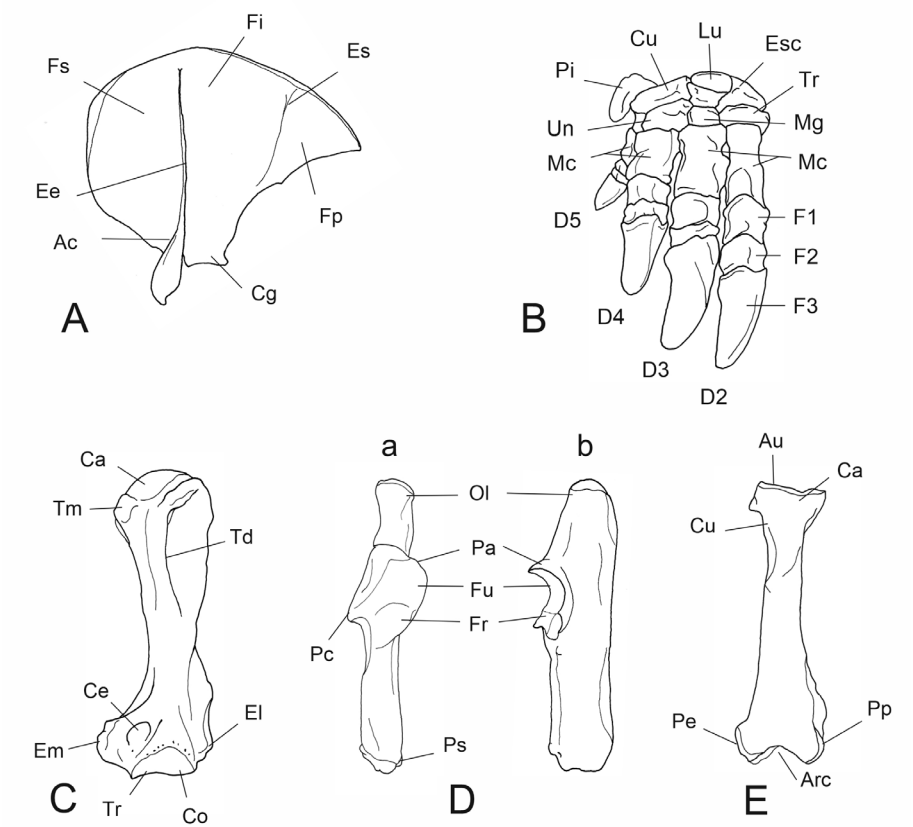


Figura 2-49. Esquema de la anatomía del miembro anterior.
A. Escápula, vista lateral. Fs, Fosa supra espinosa. Fi, Fosa infra espinosa. Es, Espina escapular secundaria. Fp, Fosa post escapular. Cg, Cavidad glenoidea. Ac, Acromion. Ee, Espina escapular. B. Esqueleto de la mano tetradáctila, vista dorsal. Mg, Magno. Tr, Trapezoide. Esc, Escafoides. Lu, Lunar. Cu, Cuneiforme. Pi, Pisciforme. Un, Unciforme. D2-D5, Dedos 2 a 5 (meñique). MC, Metacarpianos 2 a 5. F1-F3, Falanges 1 a 3. C. Húmero, vista anterior. Ca, Cabeza. Td, Tuberosidad deltoidea. El, Epicóndilo lateral. Co, Cóndilo. Tr, Tróclea. Em, Epicóndilo medio. Ce, Canal entepicondiloideo. Tm, Tubérculo mayor. D. Ulna. a, Vista Anterior. b, Vista Interna (medial). Ol, Olecranon. Pa, Proceso anconeal. Fu, Faceta ulnar. Fr, Faceta radial. Ps, Proceso estiloides. Pc, Proceso coronoides. E. Radio, vista anterior. Ar, Área de articulación con la ulna. Cs, Cabeza. Pp, Proceso posterodistal. Arc, Área de articulación con el carpo. Pe, Proceso estiloides. Cu, Cuello.



Figura 2-50. Escápula de *Propalaehoplophorus australis* (MLP 16-15). Mioceno, provincia de Santa Cruz, Argentina. Escala= 10 cm.



Figura 2-51. Escápula de *Glyptodon munizi* (juvenil). Pleistoceno medio, San Pedro, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm.

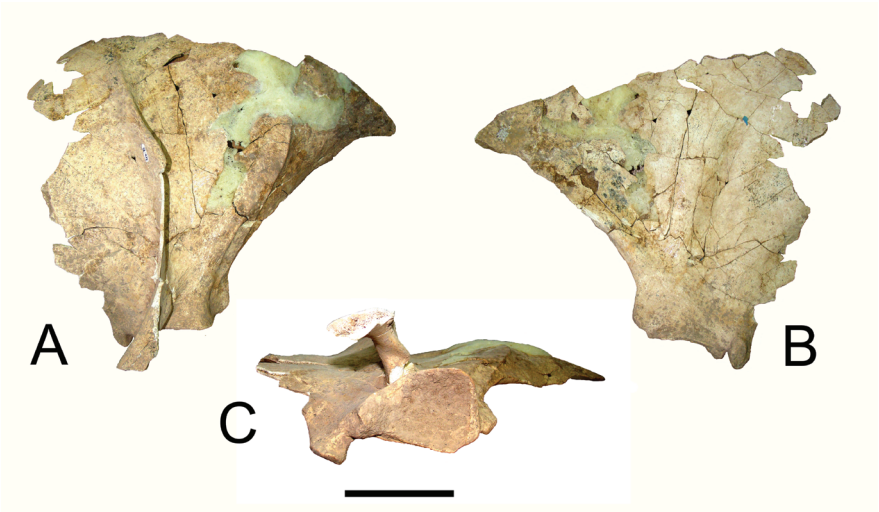


Figura 2-52. Escápula de *Plohophorus avellaneda* (Holotipo Xen-72), límite Plioceno -Pleistoceno de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm. Foto: Alfredo Zurita.

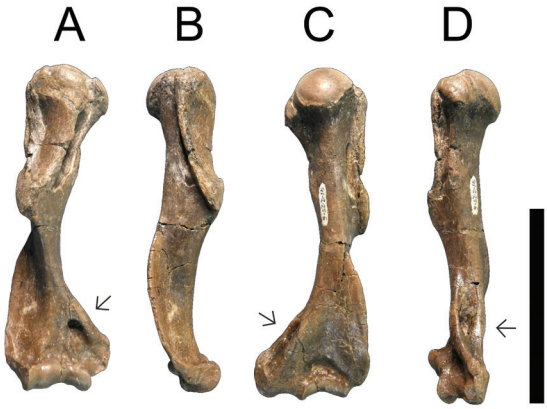


Figura 2-53. Húmero de *Propalaehoplophorus australis* (MLP 91-II-25-6). Mioceno inferior, Santa Cruz, Argentina. A, Vista anterior. B, Vista interna. C, Vista posterior. D, Vista externa. Las flechas indican el canal entepicondiloideo presente en los húmeros del clado austral. Escala=10 cm.



Figura 2-54. Húmero de *Pseudoplohophorus absolutus* (Paratipo, FC-DPV 1084). Mioceno tardío, Departamento de San José, Uruguay. A, Vista anterior. B, Vista posterior. Escala= 5 cm. Foto: Francisco Cuadrelli.

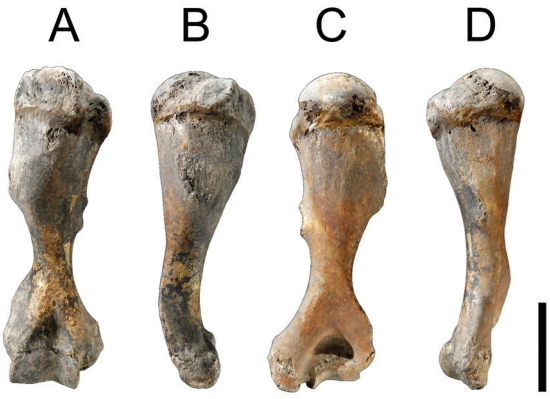


Figura 2-55. Húmero de *Glyptodon reticulatus* (MACN 10153). Pleistoceno tardío,provincia de Buenos Aires, Argentina. A, Vista anterior. B, Vista interna. C, Vista posterior. D, Vista externa. Escala= 10 cm.



Figura 2-56. Húmero de *Glyptodon munizi* (GCF 10). Pleistoceno medio, San Pedro, Provincia de Buenos Aires, Argentina. A, Vista anterior. B, Vista posterior. Escala= 10 cm. Foto: Francisco Cuadrelli.



Figura 2-57. Brazo de *Doedicurus clavicaudatus* (GCF 218). Pleistoceno medio, San Pedro, Provincia de Buenos Aires, Argentina.



Figura 2-58. Ulna de *Propalaehoplophorus australis* (MLP 91-II-25-6). Mioceno inferior, provincia de Santa Cruz, Argentina. A, Vista externa. B, Vista interna. Escala= 10 cm.



Figura 2-59. Radio y ulna de *Neosclerocalyptus* sp. (PIMUZ A/V 438). Pleistoceno, provincia de Buenos Aires, Argentina. A, Ulna vista medial. B, Ulna vista lateral, C, Radio vista anterior. D, Radio vista posterior. Escala= 10 cm. Foto: Kévin Le Verger.

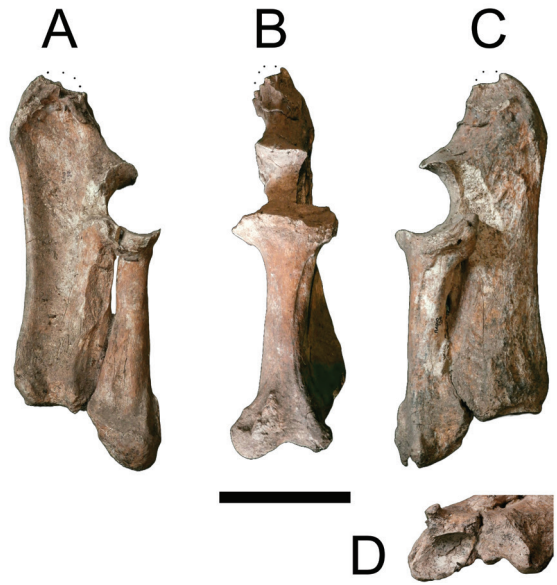


Figura 2-60. Radio y ulna articuladas de *Glyptodon munizi* (GCF 10). Pleistoceno medio, San Pedro, provincia de Buenos Aires, Argentina. A, Vista medial. B, Vista frontal. C, Vista lateral. D, Vista de la articulación con el carpo. Escala= 10 cm.

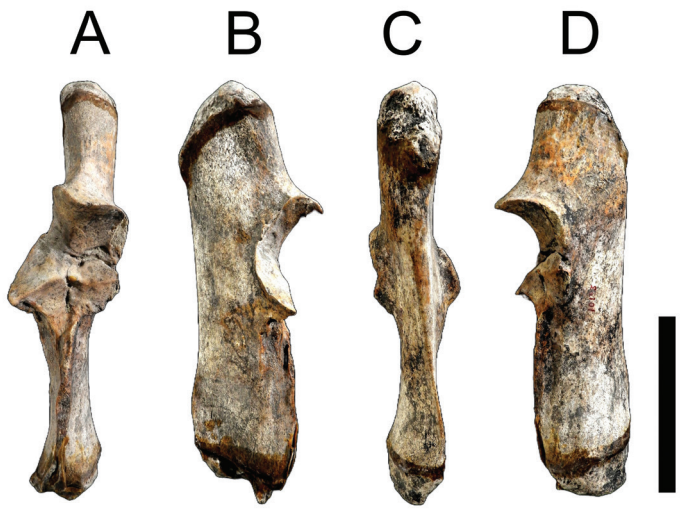


Figura 2-61. Ulna de *Glyptodon reticulatus* (MACN 10153). Pleistoceno tardío, provincia de Buenos Aires, Argentina. A, Vista anterior. B, Vista externa. C, Vista posterior. D, Vista interna. Escala= 10 cm.



Figura 2-62. Esqueleto de la mano de *Glyptodon munizi* (PIMUZ A/V 471). Pleistoceno medio, Arroyo del Medio, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm. Foto: Kévin Le Verger.

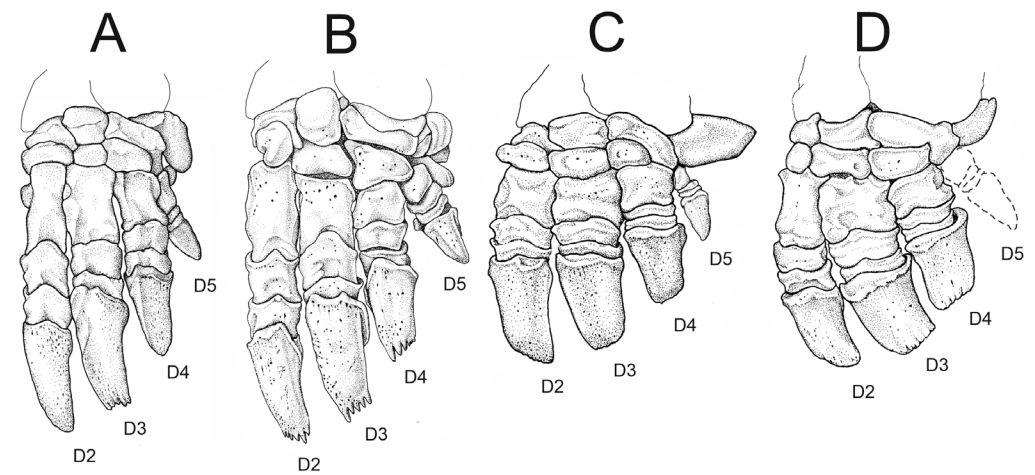


Figura 2-63. Esqueletos de la mano. A, *Neosclerocalyptus* sp. B, *Panochthus tuberculatus*. C, *Glyptodon* sp. D, *Doedicurus clavicaudatus*. Basados en Burmeister (1874). La ausencia del dígito 1 y la posición del dígito 5 están basados en Vinacci Thul (1942). No a escala.

La escápula es un hueso plano como en el resto de los vertebrados, pero que se caracteriza por su gran tamaño y porque el borde posterior forma un arco semicircular amplio. La espina escapular delimita dos superficies extensas, la fosa supraespinosa y la más amplia fosa infraespinosa donde se insertan músculos voluminosos. Las escápulas de los gliptodontes tienen, como todos los xenarthros, una espina escapular secundaria, de menor desarrollo que la principal, que delimita un área denominada fosa post escapular. Este alargamiento se dispone sobre la fosa infraespinosa definiendo a un área triangular para la inserción del músculo Teres Mayor, lo que permite aumentar la fuerza de retracción del miembro. En los armadillos esta estructura está aún más desarrollada lo cual optimiza la eficiencia mecánica durante la excavación. Por debajo de la espina escapular se dispone la fosa glenoidea que recibe a la cabeza del húmero para formar la articulación del hombro.

La espina principal de la escápula se proyecta hacia afuera formando el acromion, que se une al esternón a través de un ligamento no osificado (los gliptodontes carecen de clavícula). El esternón es un hueso múltiple con una primera estructura (manubrio) amplia y plana donde se fusionan las dos primeras costillas (que en el otro extremo están fusionadas a la primera vértebra torácica que integra el Hueso Postcervical). En la parte posterior del manubrio se articulan los cartílagos costales de las dos costillas siguientes, que en estos animales se encontraban completamente osificados. A este primer hueso del esternón le seguirán otros seis o siete de mucho menor tamaño hasta formar el apéndice xifoideo.

> *El manubrio es un hueso cuadrangular muy grande pero muy delgado, y los demás huesos del esternón, son piezas delgadas y pequeñas. Las clavículas no existen* ó *son rudimentarias. Las costillas son anchas, planas y delgadas, las anteriores con huesos externo-costales, escepto las del primer par. Su número varía de 12 á 13 pares.* F. Ameghino, 1889.

El húmero de los gliptodontes es un hueso relativamente grácil, en comparación con los húmeros de los armadillos. El músculo deltoides, que se origina en el acromion de la escápula, se inserta en la tuberosidad deltoidea (o V deltoidea), la cual no llega a formar una lámina ósea (espina) dirigida hacia afuera como en los armadillos. La epífisis proximal tiene una cabeza no muy expandida. La epífisis distal está menos extendida hacia afuera que en los armadillos, presenta dos estructuras (la tróclea y el cóndilo) que reciben respectivamente a la ulna y al radio para formar la articulación del codo. En los gliptodontes, excepto en los gliptodontinos (el grupo de *Glyptodon*), la epífisis distal del húmero tiene un arco lateral externo que delimita al foramen o canal entepicondilar por donde pasan el nervio mediano y la arteria braquial.

La ulna y el radio son los huesos que forman el antebrazo, el cual es más corto que la longitud del húmero. La ulna tiene una forma achatada en sentido antero posterior y se caracteriza por la formación del olecranon (el hueso del codo) muy saliente hacia atrás, aunque no tanto como en los armadillos. El radio presenta sus dos epífisis ensanchadas lo que le permite formar articulaciones firmes. La diáfisis de este hueso se dispone muy ceñida a la ulna, a diferencia de los armadillos, pero ambos huesos no se fusionan como en los caballos ni su posición es tan estrecha como en los cánidos. Esta disposición del radio le ocasiona una fuerte reducción de su capacidad para rotar sobre sí mismo y de cruzarse a la ulna. Esta limitación, además, está reforzada por la estrecha relación de los huesos (húmero, radio y ulna) que encajan en la articulación del codo. Como resultado, los gliptodontes

no pueden lograr que la mano pase de la posición de pronación (la palma hacia abajo) a la de supinación (la palma hacia arriba) por lo que su funcionalidad está muy restringida, por ejemplo, para excavar o para agarrar objetos.

Las epífisis distales de la ulna y, particularmente, del radio articulan con los huesos de la primera fila del carpo. Esta zona de la mano de los gliptodontes, que carece de reducciones o fusiones importantes, se compone de dos filas de cuatro huesos: en la superior se disponen el escafoides, el semilunar, el piramidal (cuneiforme) y el pisiforme; y en la fila inferior el trapecio, el trapezoide, el hueso grande (magno) y el ganchoso (unciforme). En algunas especies el trapecio y el trapezoide pueden estar fusionados. Esta última fila articula con los huesos metacarpianos los cuales son cortos pero robustos y su desarrollo condiciona al de los dedos. La mano de las especies de *Neosclerocalyptus* se caracteriza por tener los metacarpianos proporcionalmente más largos que en otros taxones.

En la mayoría de las especies con las manos completas conocidas (*Doedicurus clavicaudatus, Panochthus tuberculatus, Glyptodon reticulatus, Neosclerocalyptus ornatus*, entre otras) el primer dígito (el pulgar) no está desarrollado, mientras que el quinto (el meñique) está muy reducido en forma de un apéndice no funcional dispuesto lateralmente. Esta sería una condición ancestral, ya que *Propalaehoplophorus* sp. mantiene la misma condición. Hermann Burmeister había planteado, en los textos e ilustraciones de su obra, la existencia de un primer dígito en la mano de los gliptodontes del Pleistoceno, pero este error fue resuelto por los estudios de la paleontóloga Enriqueta Vinacci Thul. En consecuencia, en todos los casos conocidos los dedos más robustos de la mano los gliptodontes son el segundo, el tercero y el cuarto. Las dos primeras falanges de cada dedo son muy cortas y fuertes, mientras que la tercera (la que recibe a las uñas) son más largas y de forma triangular. Las huellas de las manos de los gliptodontes sólo tienen la impresión de esos tres dedos centrales. Esas huellas muestran que los gliptodontes caminaban apoyando la palma sobre almohadillas voluminosas, lo cual también evoca a las patas de los elefantes.

Miembro posterior y cintura pélvica

La cintura pélvica de los gliptodontes es una de las estructuras anatómicas con adaptaciones evolutivas más sorprendentes entre todos los mamíferos. Además de los anquilosamientos de las vértebras lumbares con el sacro a modo de un tubo continuo, los huesos pélvicos también se fusionan formando una estructura rígida, comparable a las pelvis de los armadillos. Los gliptodontes, además, se caracterizan por la expansión laminar de todos los huesos pélvicos generando amplias áreas óseas para las inserciones musculares.

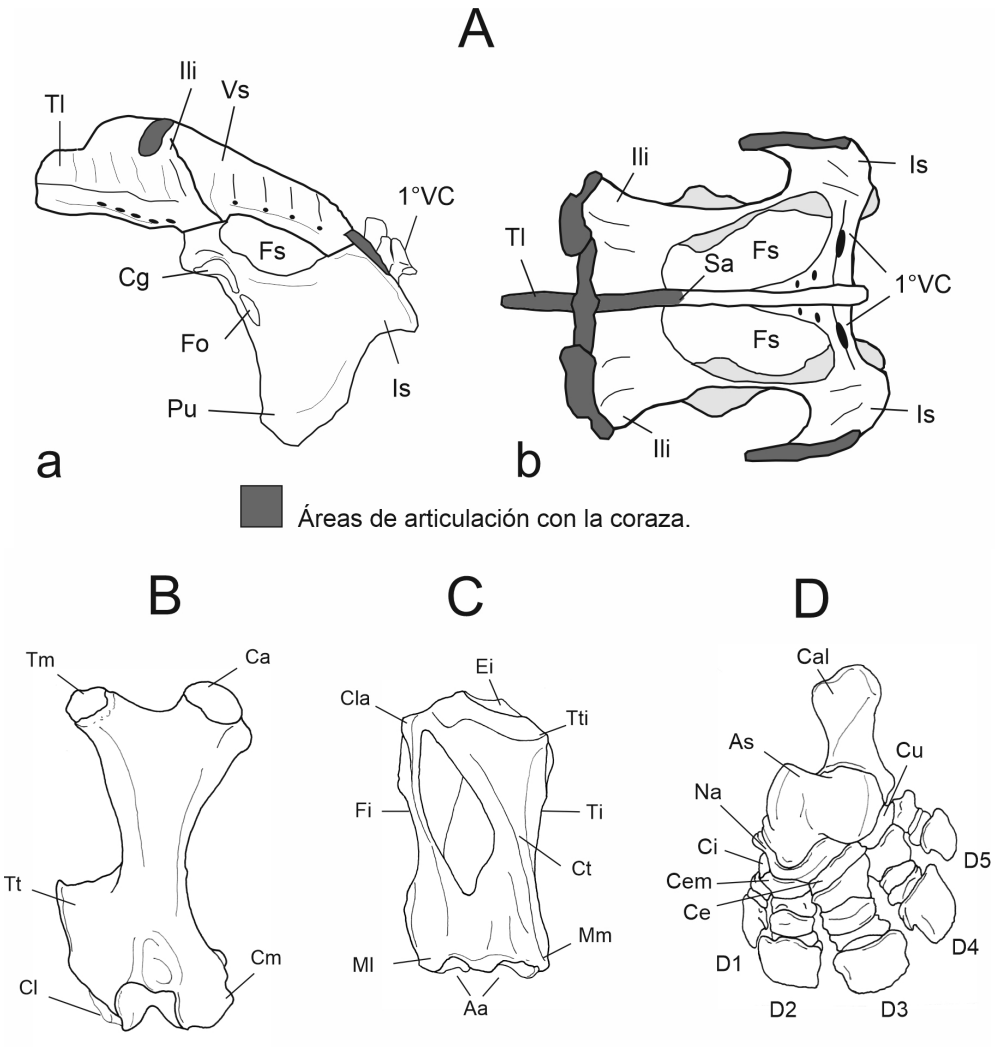


Figura 2-64. Esquema de la anatomía del miembro posterior.
A. Cintura Pélvica. a, Vista lateral izquierda. b, Vista dorsal. Tl, Tubo lumbar. Ili, Ilion. Vs, Vértebras del sacro. 1°VC, Primera vértebra caudal. Is, Isquion. Pu, Pubis. Fo, Foramen obturador. Cg, Cavidad glenoidea. Fs, Foramen sacro isquiático.
B. Fémur, vista anterior. Tm, Trocánter mayor. Ca, Cabeza. Cm, Cóndilo medial. Cl, Cóndilo lateral. Tt, Tercer trocánter.
C. Tibio-Fíbula, vista anterior. Cla, Cóndilo lateral. Ei, Eminencia intercondilar. Tti, Tuberosidad tibial. Ti, Tibia. Ct, Cresta tibial. Mm, Maléolo medio. Aa, Superficie de articulación con el astrágalo. Ml, Maléolo lateral. Fi, Fíbula.
D. Esqueleto del pie pentadáctilo, vista dorsal. As, Astrágalo. Cl, Calcáneo. Cu, Cuboides. Ce, Cuneiforme externo. Cme, Cuneiforme medial. Ci, Cuneiforme interno. Na, Navicular D1-D5, Dedos 1 (pulgar) a 5 (meñique).

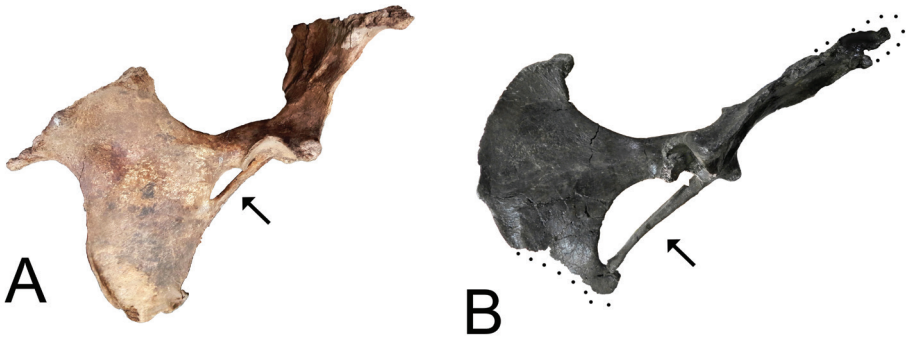


Figura 2-65. Las pelvis de los gliptodontes más tardíos (A) son más robustas, con el Ilion más vertical y con el Foramen Obturador más reducido que las especies basales (B). A, *Panochthus* sp. (MFA) Pleistoceno, provincia de Córdoba, Argentina. Foto: J. Ochoa. B, *Propalaehoplophorus australis* (MLP 91-II-25-6). Mioceno, provincia de Santa Cruz, Argentina. Las flechas indican el desarrollo del Pubis y del Foramen Obturador. No a escala.

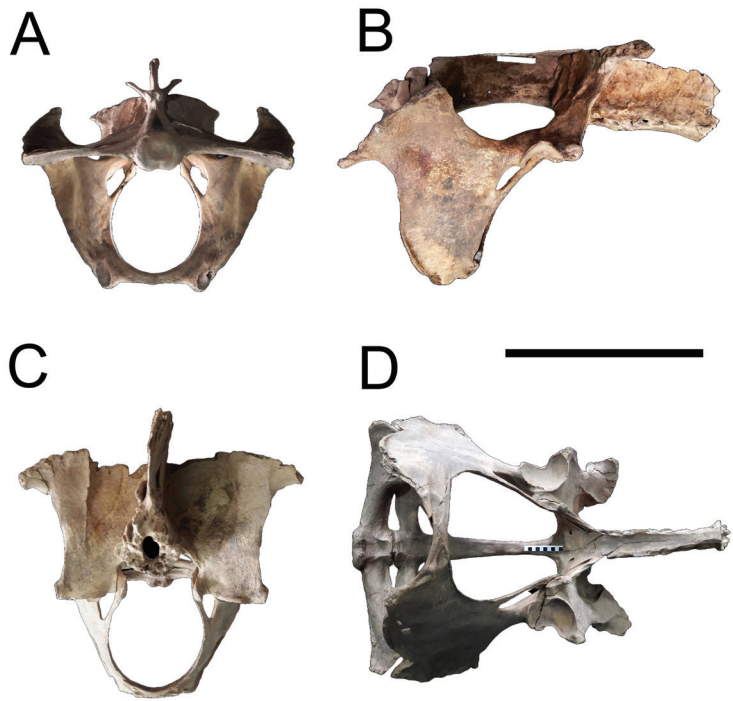


Figura 2-66. Pelvis de *Panochthus* sp. Pleistoceno, provincia de Córdoba, Argentina. A, Vista posterior. B, Vista lateral. C, Vista anterior. D, Vista ventral. Escala= 50 cm. Foto: J. Ochoa.

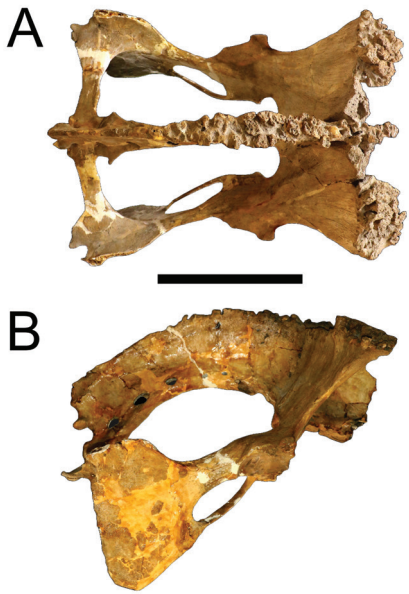


Figura 2-67. Pelvis de *Glyptodon munizi* (PIMUZ AV 466). Pleistoceno medio, provincia de Buenos Aires, Argentina. A, Vista dorsal. B, Vista lateral. Escala= 50 cm. Foto: Kévin Le Verger.



Figura 2-68. Fémur de *Parapropalaehoplophorus septentrionalis* (Holotipo SGO PV 4165), vista anterior. Mioceno inferior, Chucal, Chile. Escala= 10 cm. Foto: Darin Croft.

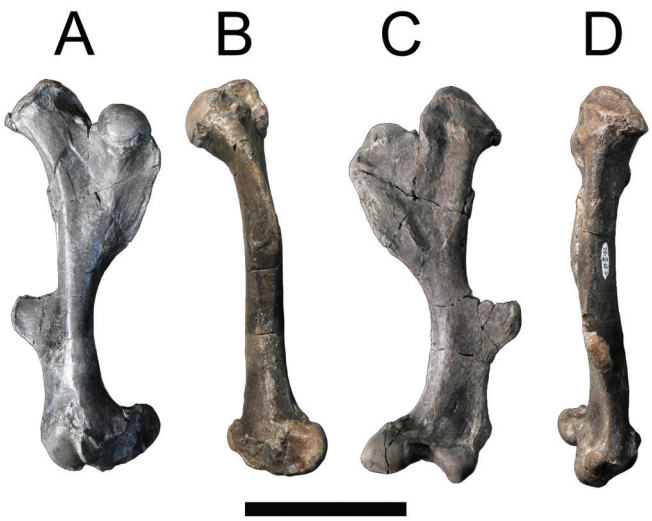


Figura 2-69. Fémur de *Propalaehoplophorus australis* (MLP 91-II-25-6). Mioceno inferior, provincia de Santa Cruz, Argentina. A, Vista anterior. B, Vista interna. C, Vista posterior. D, Vista externa. Escala= 10 cm.

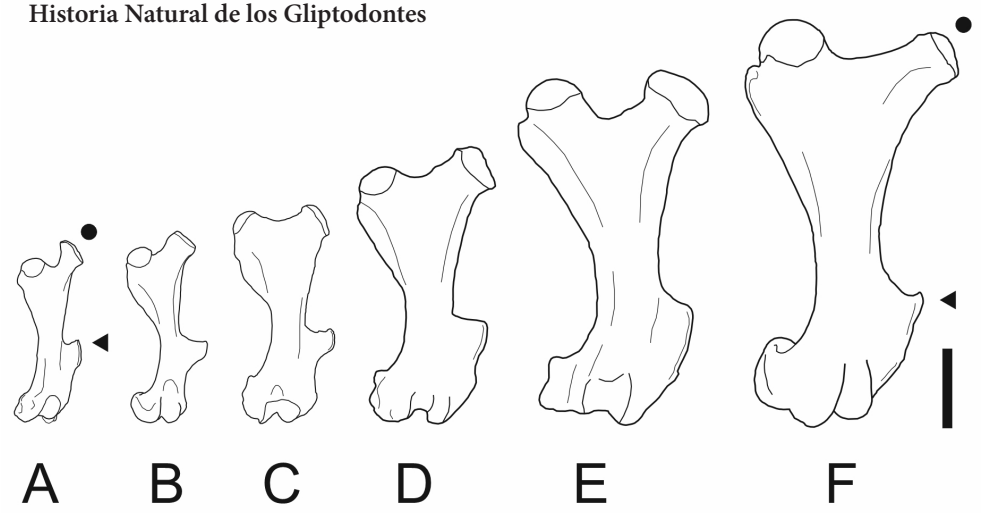


Figura 2-70. Fémures de Gliptodontes: Tercer trocánter (triángulo) y trocánter mayor (círculo). Las especies basales (A, B, C) tienen el Tercer Trocánter hacia la línea media del fémur con una menor superficie de inserción muscular y el Trocánter Mayor más cercano a la cabeza del fémur. En las especies modernas (D, E, F) el Tercer Trocánter se dispone más bajo y es más amplio, y el Trocánter Mayor se extiende hacia afuera. A, *Parapropalaehoplophorus septentrionalis* (Holotipo SGO PV 4165). B, *Propalaehoplophorus australis* (MLP 91-II-25-6). C, *Kelenkura castroi* (PV UNS 260). D, *Neosclerocalyptus paskoensis* (MACN 18107). E, *Glyptotherium texanum* ((AMNH 21808). F, *Glyptodon reticulatus* (MACN 1780). Escala= 10 cm. D: basado en Zurita (2007). E: basado en Gillette y Ray (1981).



Figura 2-71. Fémur de *Kelenkura castroi* (Holotipo, PV UNS 260). Mioceno tardío, Chasicó, provincia de Buenos Aires, Argentina. A, Vista anterior. B, Vista interna. C, Vista posterior. Escala= 10 cm. Foto: Rodrigo Tomassini.

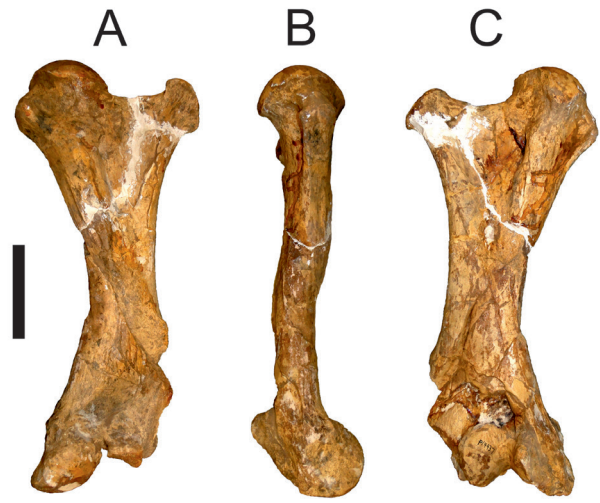


Figura 2-72. Fémur de *Eleutherocercus solidus* (FMNH P 14437). A, Vista anterior. B, Vista interna. C, Vista posterior. Mioceno tardío, Corral Quemado, provincia de Catamarca, Argentina. Escala= 10 cm. Foto: Alfredo Zurita.



Figura 2-73. Fémur de *Glyptodon reticulatus* (MACN 1780). Pleistoceno tardío, Tarija, Bolivia. A, Vista anterior. B, Vista interna. C, Vista posterior. D, Vista externa. E, Vista superior. F, Vista inferior. Escala= 10 cm.

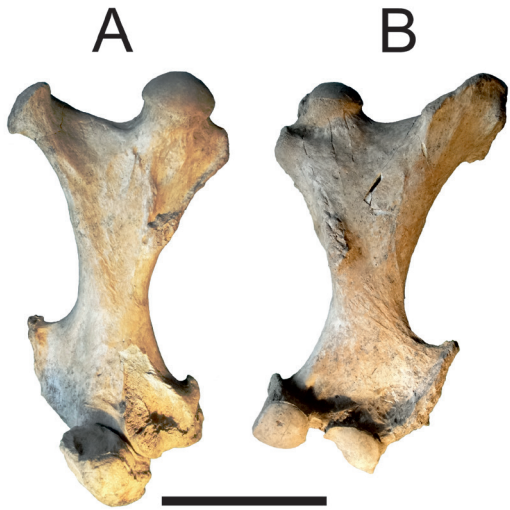


Figura 2-74. Fémur de *Glyptodon munizi* (GCF 10), Pleistoceno medio, San Pedro, provincia de Buenos Aires, Argentina. A, Vista anterior, con la rótula articulada. B, Vista posterior. Escala= 20 cm. Foto: Francisco Cuadrelli.

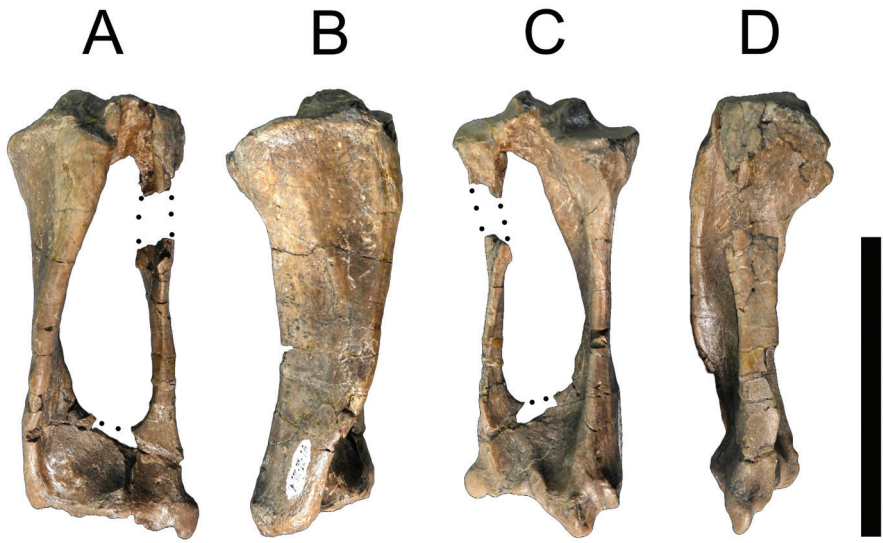


Figura 2-75. Tibio-fíbula de *Propalaehoplophorus australis* (MLP 91-II-25-6). Mioceno inferior, provincia de Santa Cruz, Argentina. A, Vista anterior. B, Vista interna (Tibia). C, Vista posterior. D, Vista externa (Fíbula). Escala= 10 cm.

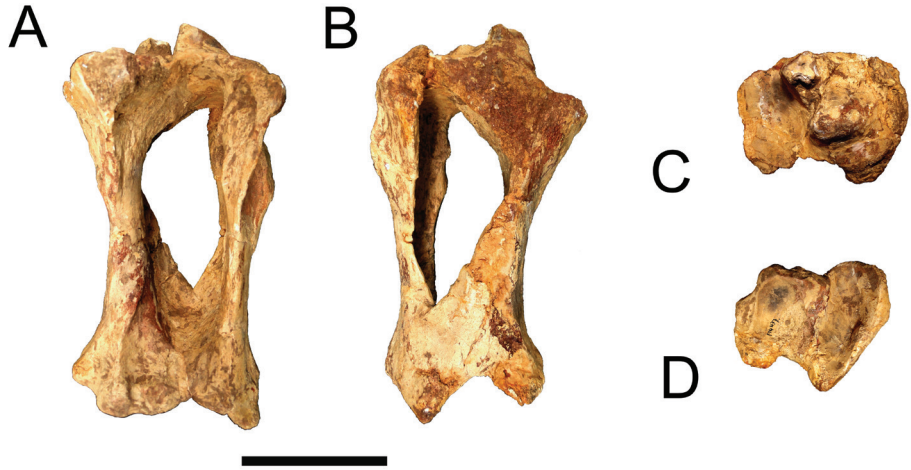


Figura 2-76. Tibio-fíbula de *Eleutherocercus solidus* (FMNH P 14437). Mioceno tardío - Plioceno temprano, provincia de Catamarca, Argentina. A, Vista anterior B, Vista posterior. C, Vista superior. D, Vista inferior. Escala= 10 cm. Foto: Alfredo Zurita.



Figura 2-77. Tibio-fíbula de *Glyptodon reticulatus* juvenil (MACN 10153). Pleistoceno tardío, Río Luján, provincia de Buenos Aires, Argentina. A, Vista anterior. B, Vista externa (Fíbula). C, Vista posterior. D, Vista interna (Tibia). E, Vista superior. F, Vista inferior. Escalas= 10 cm.



Figura 2-78. Tibio-fíbula de *Glyptodon reticulatus* adulto (MNPA 424). Pleistoceno, Tarija, Bolivia. A, Vista anterior. B, Vista externa (Fíbula). C, Vista posterior. D, Vista interna (Tibia). E, Vista superior. F, Vista inferior. Escala= 10 cm. Foto: Francisco Cuadrelli.



Figura 2-79. Esqueleto del pie. *Glyptodon munizi* (PIMUZ A/V 471). Pleistoceno medio, Arroyo del Medio, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm. Foto: Kévin Le Verger.

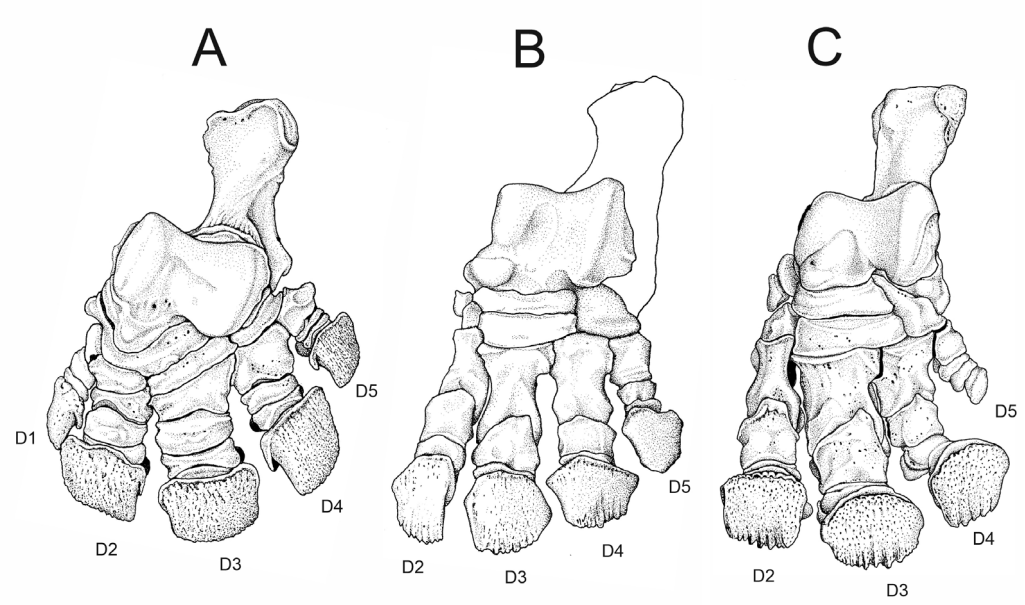


Figura 2-80. Esqueletos del pie. A, *Glyptodon reticulatus*. B, *Neosclerocalyptus* sp. C, *Panochthus tuberculatus*. Basados en Burmeister (1874). No a escala.

Todos los mamíferos presentan tres grandes aberturas entre los huesos pélvicos: el foramen obturador de posición lateral y delimitado por el pubis, el isquion y la parte más posterior del ilion, la abertura anterior delimitada por el sacro, los pubis y los iliones, y la abertura posterior demarcada por el sacro, los pubis y los isquiones. Los gliptodontes, además, poseen una abertura dorsal que se denomina Foramen Sacro Isquiático que se forma por la fusión de los procesos laterales de las vértebras con los isquiones.

En los gliptodontes más tardíos, los iliones se ubican en una posición casi vertical con una leve inclinación hacia adelante, mientras que en la mayoría de los mamíferos son más horizontales. Estos huesos desarrollan una prolongación hacia arriba que se fusiona a las proyecciones del sinsacro. Como consecuencia se genera una gran área de sostén de la coraza, orientada de modo transversal al eje del cuerpo. Esta área de contacto es rugosa, tanto en los huesos de la pelvis como en la coraza, lo que sugiere que debió existir una estructura fibrosa o cartilaginosa que mediaba en la unión de ambas partes.

Esta particular morfología de los iliones ocasiona un cambio sustancial respecto de otros mamíferos, incluidos los armadillos, cuyos iliones tienen forma de una barra de sección triangular proyectada hacia delante. La amplia expansión laminar de los iliones y la superficie de articulación con la cora-

za son adaptaciones que dan como resultado un aspecto característico de la pelvis de los gliptodontes, lo cual se pude apreciar más claramente en la vista anterior.

Los isquiones se extienden hacia abajo para fusionarse con el pubis, hacia arriba hasta contactar con la coraza y hacia delante para contribuir a la formación del acetábulo que articula con el fémur. Lateralmente y posteriormente los isquiones forman la placa isquiática con un gran desarrollo laminar que genera una superficie muy amplia que reduce sustancialmente la sección del foramen obturador, el cual es particularmente pequeño en los gliptodontes. A diferencia de los iliones, la articulación de los isquiones con la coraza se dispone a cada lado y en posición longitudinal. Como se expresó más arriba también se fusionan a la prolongación lateral de las últimas vértebras del sinsacro.

La orientación de los iliones, los isquiones y sus puntos de contacto con la coraza permiten distribuir el peso de modo eficiente y parejo. Además es una adaptación a la locomoción graviportal, de tipo "elefante", cuyos miembros se disponen a modo de columnas. Antiguamente se pensaba que la morfología particular que adquieren los huesos de la pelvis y del sinsacro para vincularse con la coraza eran adaptaciones para soportar el enorme peso de esta estructura. Sin embargo, el cálculo del peso en vida de las corazas de los gliptodontes más grandes brindó magnitudes que no superan los 200 kg, lo cual representa sólo entre el 10 y el 12 % de la masa corporal.

El tercer hueso de la pelvis, el pubis, es el menos prominente, se dispone a modo de una barra ósea ínfero anterior que conecta la región del acetábulo con el ensanchamiento inferior del isquion. Ventralmente también adquiere un aspecto de barra ósea que se fusiona con el pubis del otro lado formando la sínfisis púbica, de modo que delimita las aberturas anterior y posterior de la pelvis. Sólo el sector latero posterior se expande laminarmente para fusionarse con el isquion.

Los gliptodontes basales tienen una pelvis con los iliones menos verticales y de aspecto más grácil. Esta característica se debe a que las superficies de articulación con la coraza son más estrechas y que los isquiones no están tan expandidos hacia abajo formando láminas amplias. A su vez, los pubis están más desarrollados y el foramen obturador es proporcionalmente más grande.

La región pélvica de los armadillos y pampaterios es parecida a la de los gliptodontes. En esos animales las vértebras lumbares no están fusionadas, articulan entre sí como en el resto de los mamíferos. El sacro se expande y se fusiona con las primeras vértebras caudales formando el sinsacro. Las pelvis de estos cingulados también tienen un foramen sacro isquiático, pero el foramen obturador es mucho más amplio que en los gliptodontes.

El miembro posterior de los gliptodontes es más largo y robusto que el miembro anterior. Ambas patas también se disponen a modo de columnas, con adaptaciones que tienden a una posición poco flexionada.

El fémur es más largo que el húmero, se trata de un hueso robusto y con las epífisis proximal y distal muy fuertes. El contorno de la parte superior de la diáfisis es ovalado (achatado en sentido antero posterior) mientras que el de la parte distal es semicircular. La epífisis proximal es más ancha que la distal y se caracteriza por tener la cabeza (la parte que articula con el acetábulo de la pelvis) con un cuello muy corto. El trocánter mayor se une a la cabeza a través de un borde que apenas forma una depresión poco profunda. Ese trocánter, además, se prolonga hacia afuera generando el aspecto triangular característico de la parte proximal del fémur de los gliptodontes. El trocánter menor está menos desarrollado que en los armadillos. En los gliptodontes más antiguos la cabeza del fémur y el trocánter mayor están más cercanos y esa última estructura se dispone a una mayor altura.

Una propiedad característica de los gliptodontes es la posición del tercer trocánter. Los armadillos, como en muchos otros mamíferos, poseen un tercer trocánter a modo de una lámina de hueso expandida hacia afuera sobre la parte lateral externa de la diáfisis y ubicada hacia la mitad del hueso. Esta conformación es parecida a la de los fémures de los pampatheridos. En los gliptodontes más basales como en las especies de *Propalaehoplophorus* y en *Parapropalaehoplophorus septentrionalis*, los fémures son más gráciles y el tercer trocánter se dispone ligeramente por debajo de la mitad del fémur. La locomoción de los gliptodontes fue cambiando durante la evolución del grupo de modo que los músculos se reacomodaron en nuevas posiciones. Estas adaptaciones también involucraron a la morfología del fémur que, entre otros cambios, llevó a que en los gliptodontes tardíos como *Panochthus tuberculatus* o *Doedicurus clavicaudatus* el tercer trocánter se ubique muy cerca de la epífisis distal. En especies transicionales del Mioceno tardío o del Plioceno, como *Kelenkura castroi* y *Eosclerocalyptus proximus*, el tercer trocánter se ubica en una posición no tan baja. Esta estructura también es una lámina amplia orientada hacia afuera, lo que genera la conformación asimétrica de esta parte distal del hueso.

La epífisis distal del fémur es menos ancha que la proximal, en la cual el tamaño mayor del cóndilo medial, respecto del externo, genera una articulación levemente oblicua.

Como en los armadillos y pampatéridos, la tibia y la fíbula de los gliptodontes forman un conjunto anquilosado y de aproximadamente la mitad de la longitud del fémur. Ambos huesos se fusionan en sus epífisis, pero sus diáfisis están bien separadas lo que genera un gran foramen o canal interno. El conjunto es muy robusto y con superficies de articulación amplias, lo que resulta eficiente para la

distribución del peso. La tibia de las especies más recientes presenta una cresta tibial que describe una espiral que genera un aspecto torsionado del hueso. En estas especies tanto la tibia como la fíbula se expanden antero posteriormente, adquiriendo en vista lateral un aspecto laminar. La epífisis distal de la tibio-fíbula forma una estructura a modo de una cápsula amplia y firme que recibe al astrágalo para formar la articulación del tobillo. Las tibio-fíbulas de los gliptodontes del Mioceno temprano y medio se caracterizan por ser proporcionalmente más largas y gráciles que en las especies del Plioceno y Pleistoceno, y con la cresta tibial con menos torsión y la fíbula menos expandida.

La forma general del pie de los gliptodontes es la de un apéndice semicircular, robusto, con poca movilidad y que apoya toda la planta durante la marcha. El tarso de estos mamíferos acorazados está formado por siete huesos dispuestos en tres filas: en la primera articulan el astrágalo y el calcáneo, la segunda se compone del navicular y el cuboides, y en la tercera o distal se ubican los tres cuneiformes. El astrágalo y el calcáneo son voluminosos, principalmente el primero, mientras que los huesos de la segunda y tercera fila son robustos pero muy cortos. Estos últimos se disponen de modo abigarrado y con proyecciones proximales que generan una unidad con muy poco movimiento pero que le confiere fortaleza y una buena distribución de fuerzas.

Los cinco huesos metatarsianos son fuertes y muy cortos, de modo que se confunden con las falanges. Los pies, a diferencia de las manos, tienen más variabilidad inter específica en el número de dedos. Las especies de *Glyptodon* y de *Glyptotherium* son las únicas conocidas con cinco dedos, de los cuales el primero (pulgar) y el quinto (meñique) son muy pequeños. En otros géneros como *Doedicurus, Panochthus* y *Neosclerocalyptus* los pies perdieron el primer dedo. El tercero es el más robusto y se dispone en el eje medio del pie. Las dos primeras falanges son cortas pero fuertes, y la tercera está más desarrollada. La tercera falange de los dedos I y V tienen forma triangular, parecidas a las terceras falanges de la mano. Las terceras falanges de los dedos centrales del pie son cortas y sub cuadradas formando un conjunto de contorno semilunar.

El desplazamiento de los gliptodontes

Las reconstrucciones de los gliptodontes en vida muestran a estos animales en posiciones estáticas. En general se trata de ilustraciones compuestas por una gran coraza con cuatro patas que la sostienen a modo de columnas, lo que les da una apariencia sedentaria y casi rígida. Estas representaciones son el resultado de la disposición graviportal del cuerpo de los gliptodontes. Los vertebrados despliegan diferentes tipos de adaptaciones a la locomoción: excava-

dores, nadadores, trepadores, saltadores y cursoriales. Éstos últimos comprenden a una gran diversidad de animales que se desplazan por la superficie y que pueden incluirse en un gradiente de modos de locomoción. En un extremo se disponen los cursoriales en sentido estricto: animales muy ágiles, con buena flexión de sus miembros, de desplazamiento rápido (como los ciervos y los felinos). Por otro lado, se sitúan los graviportales: animales más pesados, voluminosos, de desplazamiento lento y cuyos miembros tienen forma de columna (como los elefantes y los dinosaurios saurópodos). Los gliptodontes se sitúan en este último grupo, de hecho, los paleontólogos norteamericanos David Gillette y Clayton Ray expresaron en un artículo de 1981 que *Los gliptodontes superan las proporciones de los proboscídeos clásicamente ilustradas como graviportales y representan uno de los grupos «más graviportales» que hayan existido.*

Por este motivo, y debido a su anatomía anquilosada, efectivamente los gliptodontes perdieron mucha movilidad. Sin embargo, los análisis biomecánicos y morfo funcionales brindaron resultados muy reveladores respecto del modo de su desplazamiento. El estudio detallado de la locomoción de los gliptodontes despertó el interés de muchos investigadores desde el Siglo XX como Richard Fariña, Sergio Vizcaíno, Nick Milne y Robert Alexander, entre otros. El análisis de la dinámica de desplazamiento de los gliptodontes apunta a conocer cómo se movían, qué limitaciones les acarreaba su esqueleto con múltiples fusiones, cómo caminaban y si podían adquirir posiciones que permanecerían ocultas sin un análisis minucioso.

Como expresó el paleontólogo uruguayo Richard Fariña (2001): *En aquellas ocasiones en que la persona que investiga en Paleontología se encuentra con las limitaciones de la reconstrucción basada en el principio del actualismo, debe aguzar el ingenio y apelar a la ayuda de otras disciplinas.* Para ello el esqueleto de los gliptodontes fue indagado a partir de metodologías de las disciplinas denominadas biomecánica y morfología funcional. Estos análisis son particularmente complejos en los gliptodontes porque carecen de referentes actuales con los cuales se puedan comparar o usar como modelo para disipar dudas. Por ello, los investigadores deben resolver situaciones básicas para comenzar sus estudios como el cálculo de la masa corporal (¿cuánto pesa un gliptodonte?), su centro de gravedad (¿cómo se distribuye la masa corporal?), ¿cuánto peso soportan los miembros?, ¿cuánta fuerza pueden ejercer sus patas?, entre otras variables.

Un dato revelador obtenido por distintos investigadores es que la mayor parte del peso de los gliptodontes se dispone hacia la mitad posterior del cuerpo. Como consecuencia de ello el centro de gravedad está desplazado hacia atrás, de modo que las patas traseras debieron hacerse cargo de más peso que las delanteras.

En concordancia con esto, los cálculos de la resistencia de los miembros indican que justamente las patas traseras estaban adaptadas para ejercer más fuerza y soportar más peso que las delanteras. En el caso de *Glyptodon reticulatus* las patas traseras soportaban el 60% del peso del cuerpo. Los datos más precisos, además, muestran que los miembros traseros tenían una capacidad mayor que la necesaria para sostener el peso corporal que le corresponde durante la marcha. Esta característica resultó llamativa y permitió, en la década de 1990, comenzar las indagaciones sobre en cuáles circunstancias un animal de este tipo debería soportar más peso en sus patas traseras. Una posibilidad puesta a prueba fue que los gliptodontes puedan pararse sobre los miembros traseros, es decir que adquieran una postura bípeda. Pero ¿para qué se pararían en dos patas?

Los gliptodontes pudieron dejar la postura cuadrúpeda en varias circunstancias: durante la cópula, para generar inercia al asestar un golpe con la cola (ya sea como defensa o en luchas intraespecíficas), durante la obtención de algún alimento diferente a las gramíneas, para obtener una mejor visibilidad del entorno o para realizar una carrera corta. El nacimiento de las crías y el amamantamiento también podrían verse favorecidas por una postura ligeramente bípeda. Estas funciones son conjeturales, aunque concordantes con la posibilidad del bipedalismo en la vida de estos mamíferos acorazados.

Independientemente de las condiciones físicas de resistencia de los huesos de los miembros posteriores, ¿los gliptodontes poseían otras adaptaciones que permitieran la postura bípeda? Efectivamente hay varias características en su esqueleto que son acordes con elevarse sobre las patas traseras. Pero no se debe generar la idea que se paraban en dos patas como si fueran suricatas, los gliptodontes adoptarían el bipedalismo por poco tiempo, seguramente de modo infrecuente y con el cuerpo formando un ángulo agudo con el suelo.

Las otras adaptaciones que confirman el bipedalismo de los gliptodontes se encuentran en la columna vertebral, en la pelvis y en la posición de los miembros traseros. Si se observa el esqueleto de la pelvis y de las patas traseras de los gliptodontes se puede advertir que el ilion y las patas forman una unidad a modo de una columna con un ángulo muy abierto entre ellos, lo cual colabora con la posición vertical. Esta posición es característica de los animales graviportales. Además, la cavidad de la pelvis donde articula el fémur, el acetábulo, no rodea totalmente cabeza de ese hueso, sino que adquiere una forma que favorece la posición más vertical de las patas. Como se mencionó anteriormente, el ilion se dispone casi vertical soportando hacia arriba a la coraza y hacia abajo al fémur. Esta relación espacial entre los huesos es diferente a los mamíferos cursoriales en los que el acetábulo rodea toda la cabeza del fémur, el ilion se dispone más horizontal y forma un ángulo más cerrado con las patas.

El fémur de los gliptodontes tiene el tercer trocánter muy desarrollado y en una posición particularmente baja. Ese trocánter recibe la inserción del músculo glúteo máximo, lo que indica que era muy largo, como en muchos mamíferos con desarrollo de bipedismo ya que ese músculo actúa en la extensión de las patas.

La articulación de la rodilla de los gliptodontes presenta algunos indicadores funcionales relacionados con la posición extendida de las patas: los cóndilos muy expandidos distalmente, lo que genera una rodilla profunda, y la rótula corta y ancha que favorece un brazo de palanca eficiente del músculo cuádriceps permitiendo un ángulo muy abierto entre el fémur y la parte inferior de las patas.

La forma de la columna vertebral también facilita que los gliptodontes adquieran la posición bípeda. Por un lado, la parte posterior con muchas fusiones con la pelvis genera una rigidez que facilita la dispersión de las fuerzas cuando la parte posterior soporta peso extra. La forma de la pelvis, el inusual alargamiento hacia afuera del ilion y el achatamiento lateral del sinsacro (a diferencia de los armadillos cuyo achatamiento es dorso-ventral) dan lugar a que los músculos adquieran una disposición funcional a una posición bípeda.

El tubo caudal podría cumplir una función estabilizadora durante la locomoción en dos patas y disminuiría la tensión en otras partes del cuerpo. Nuevamente es importante mencionar que una caminata bípeda en los gliptodontes sería infrecuente y muy breve, eventualmente intermitente en caso de necesitar cubrir una distancia amplia.

Las patas anteriores de los gliptodontes presentan algunas características que podrían ayudar durante la postura bípeda. La ulna (uno de los dos huesos del antebrazo) presenta un proceso (el olecranon, el que forma la punta del codo) muy extendido hacia afuera. Esta disposición favorece al músculo tríceps para que pueda ejercer mucha fuerza, la cual es necesaria para sostener al cuerpo y, eventualmente, para impulsarlo hacia arriba cuando se para sobre las patas traseras.

Debido a su parentesco con los armadillos durante mucho tiempo se creyó que los gliptodontes tenían hábitos excavadores. Sin embargo el anquilosamiento del esqueleto y la coraza no se presentan como propicias para esa actividad. Mientras que una serie de adaptaciones morfológicas bien conocidas en los miembros y en el cráneo de los mamíferos excavadores están ausentes en los gliptodontes. El húmero de estos animales presenta una apófisis espinosa poco desarrollada lo cual es compatible con la morfología de la escápula y con el músculo espino deltoides. Esa espina y ese músculo son más voluminosos en los armadillos ya que el húmero, además de soportar al cuerpo y actuar durante la locomoción, también ejerce mucha fuerza durante la excavación. La articulación del antebrazo de los gliptodontes tampoco presenta adaptaciones

para excavar. Por un lado, y como se mencionó más arriba, los dos huesos de esta parte de la extremidad anterior, la ulna y el radio, tienen poca posibilidad de rotación entre sí. Esta característica limita seriamente la funcionalidad de las patas delanteras para realizar acciones especializadas. La citada morfología del olécranon extendido hacia afuera de los gliptodontes es común en organismos excavadores, sin embargo, la falta de correspondencia con otras estructuras del brazo también permite descartar su intervención en la remoción de tierra. La forma de las manos tampoco muestra adaptaciones típicas de la excavación, su forma semicircular, con falanges ungueales cortas y anchas se corresponden con una funcionalidad más relacionada con la marcha.

Los miembros anteriores pudieron tener una función importante en caso de que estos animales hubieran usado la cola para dar golpes. La secuencia comprendería la flexión la cola hacia un costado, adoptar una postura bípeda con la ayuda del empuje de las patas delanteras, luego se vuelve a adoptar la posición cuadrúpeda afirmando el cuerpo con las patas delanteras mientras la cola se impulsa hacia el otro costado a modo de golpe de látigo.

En síntesis, los gliptodontes se desplazaban y pasaban la mayor parte del tiempo con una postura cuadrúpeda, soportando más de la mitad del peso del cuerpo con sus patas traseras. De hecho, cuando levantaban una pata trasera durante la marcha la otra estaba adaptada para soportar todo ese peso. La movilidad del tronco era dependiente de las articulaciones libres de la columna vertebral: dos articulaciones del cuello, la unión del cuello con el Hueso Postcervical y la articulación del sinsacro con las vértebras de la cola. En ocasiones se habrían podido parar sobre sus patas traseras durante un tiempo breve y con poco despegue del suelo. En esa posición, eventualmente pudieron dar unos pocos pasos, facilitar el amamantamiento y copular. También el bipedalismo pudo ser una parte de la maniobra para ganar impulso para asestar un golpe con el tubo caudal.

Las corazas

La armadura dérmica… es la característica más destacada de los gliptodontes. D. Gillette y C. Ray, 1981.

La coraza rígida de los gliptodontes es la estructura más evidente de su extraña anatomía debido a su gran tamaño, a que cubre a todo el cuerpo y porque diferencia a estos animales de cualquier otro del planeta. Cuando los gliptodontes pastaban en las praderas frías del Pleistoceno el contraste de su silueta era inconfundible para nosotros, aún a larga distancia.

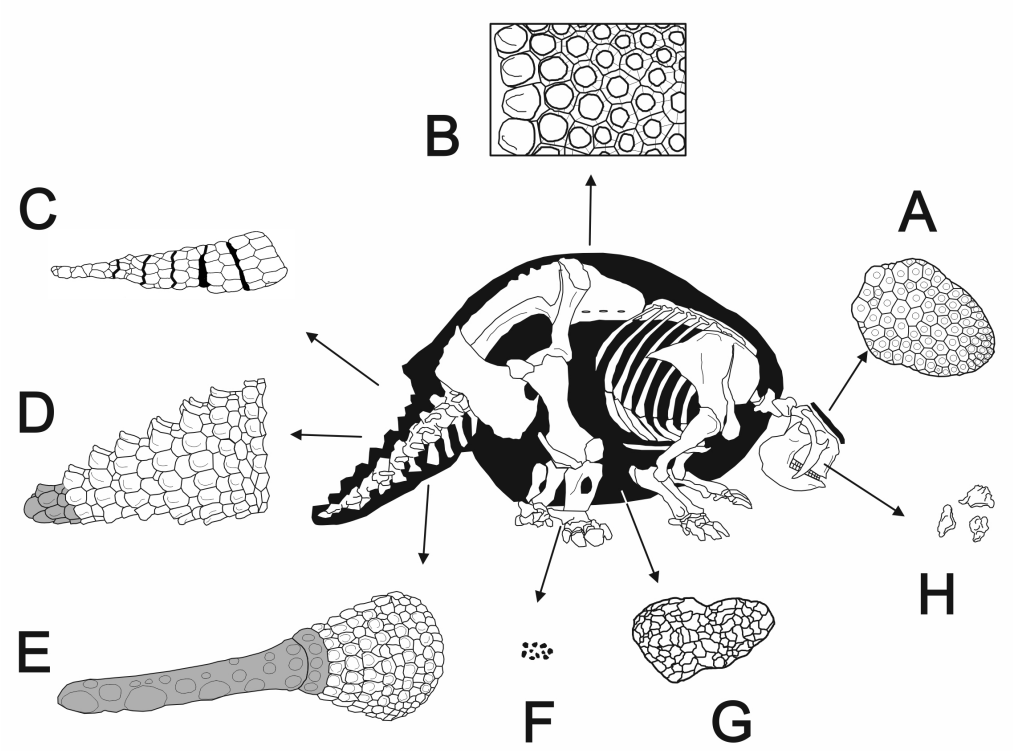


Figura 2-81. El esqueleto externo de los gliptodontes se caracteriza por tener corazas formadas por miles de osteodermos (placas óseas) articulados de modo rígido que cubren su cabeza, cuerpo y cola. A, Casquete cefálico. B, Coraza dorsal. C, Estuche caudal con anillos. D, Estuche caudal con anillos y tubérculo terminal. E, Estuche caudal con anillos y tubo caudal. F, Osículos dérmicos del miembro posterior. G, Placas ventrales. H, Osteodermos de forma irregular de la piel del rostro.

Esta estructura de protección tan peculiar comprende tres unidades: el escudete cefálico (por encima de la cabeza), la coraza dorsal (que cubre al cuerpo) y el estuche caudal (recubriendo a la cola). En algunas especies, además, se ha demostrado la existencia de un escudo ventral y osículos de forma irregular en la piel de algunas partes del cuerpo.

Osteodermos

Las corazas de los gliptodontes están formadas por cientos de unidades o placas de hueso, denominadas osteodermos, que articulan entre sí de modo rígido (como las suturas de los huesos del cráneo). Los osteodermos no forman

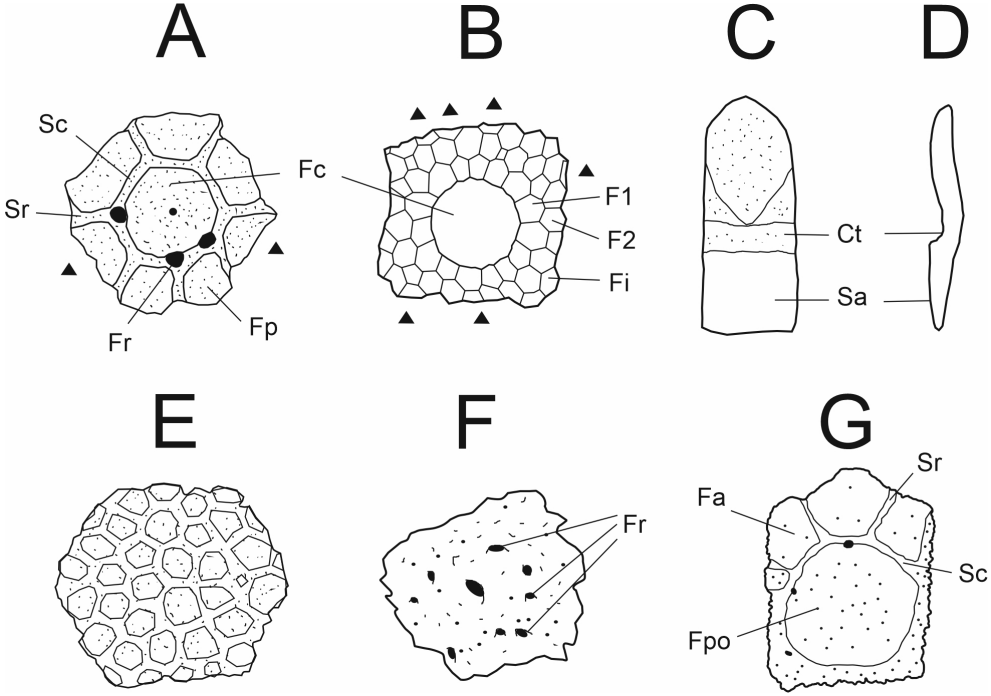


Figura 2-82. Osteodermos con patrón en roseta (A-B), que derivan del patrón en roseta (C-F) y con patrón gliptatelino (G). A, Con una sola fila de figuras periféricas (*Glyptodon* sp.). B, Con mas de una fila de figuras periféricas (*Stromaphorus* sp.). C, Con articulación móvil, vista dorsal. D, Idem, vista lateral. E, Patrón reticular (*Panochthus tuberculatus*). F, Sin surcos ni figuras (Doedicurini). G, Sin figuras periféricas laterales ni posteriores (*Glyptatelus* sp.) Ct, Canal transverso. F1, Primera fila de figuras periféricas. F2, Segunda fila de figuras periféricas. Fi, Fila incompleta de figuras periféricas. Fa, Figura anterior. Fc, Figura Central. Fp, Figura periférica. Fpo, Figura posterior. Fr, Foramen. Sa, Superficie de articulación o tecla. Sc, Surco central. Sr, Surco radial. Los triángulos indican a las figuras periféricas cuyos contornos se completan con otra figura del osteodermo vecino.

parte del esqueleto óseo interno, sino que son una estructura derivada de la piel que, en vida del animal, se encontraban revestidos por escamas córneas y pelo. Tienen diferentes formas, algunos osteodermos son lisos, otros rugosos o desarrollan patrones (ornamentaciones) superficiales.

La ornamentación básica de los osteodermos consiste en una Figura Central delimitada por un Surco Central, rodeada de al menos una fila de Figuras Periféricas. Estas figuras suelen ser más pequeñas y sus límites están definidos por Surcos Radiales. En algunos casos las filas más externas de Figuras Peri-

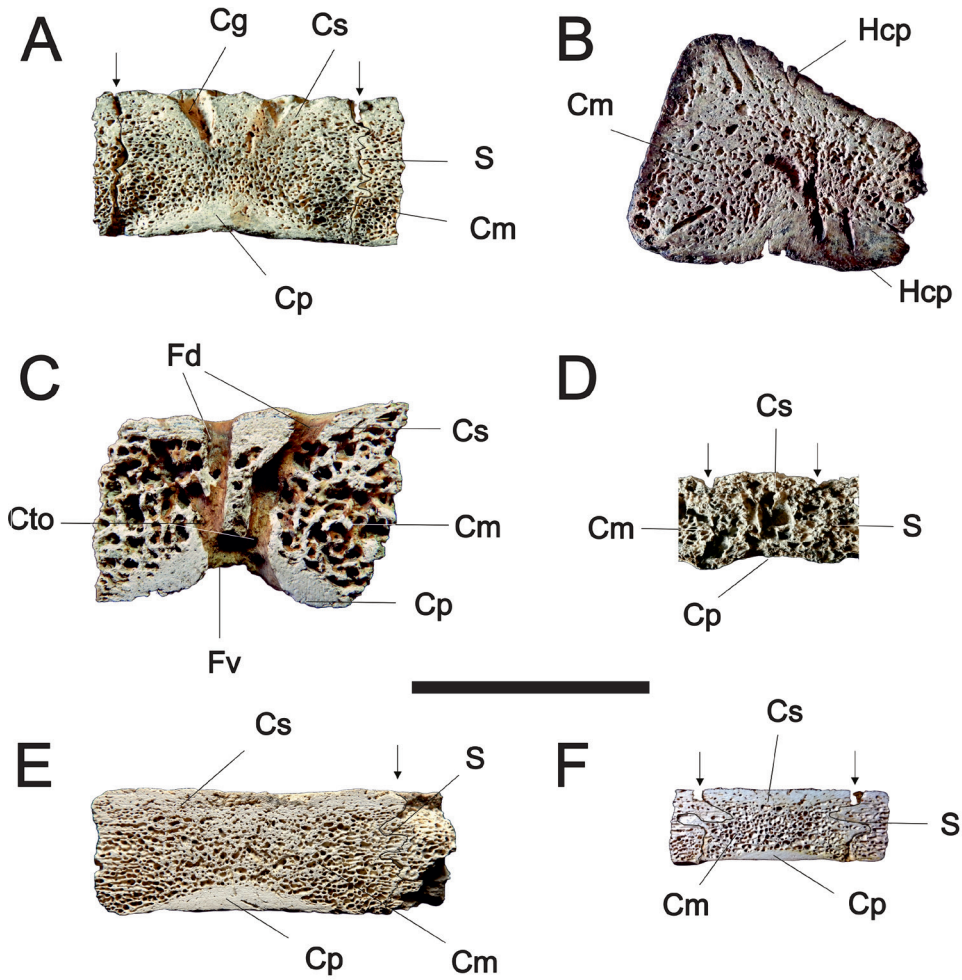


Figura 2-83. Estructura interna de los osteodermos de los gliptodontes. A, *Glyptodon reticulatus*. B, *Glyptodon* sp. (del borde de los anillos caudales). C, *Doedicurus clavicaudatus*. D, *Plohophorus* sp. E, *Panochthus tuberculatus*. F, *Neosclerocalyptus paskoensis*.

Escala= 5 cm. Cm, capa media de tejido esponjoso. Cs, capa superior de tejido compacto. Cp, capa profunda de tejido compacto. Hcp, hueso compacto periférico. Cg, cavidad glandular. Cto, canal trans osteodérmico. Fd, foramen dorsal. Fv, foramen ventral. S, sutura entre osteodermos. Las flechas indican el límite entre osteodermos contiguos.

Las suturas están delineadas para su mejor observación. Ejemplares del Museo de Ciencias Naturales de Lobería y del Museo de Ciencias Naturales de Santa Clara del Mar.

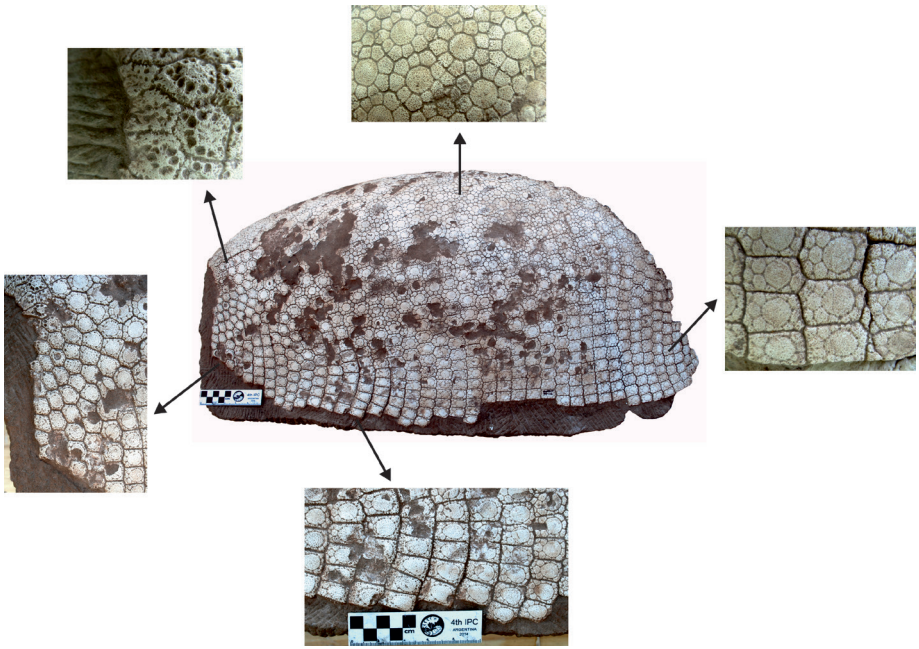


Figura 2-84. Coraza de un ejemplar asignado a *Eosclerocalyptus* (IANIGLA-PV 252, Mioceno tardío, Mendoza, Argentina) mostrando la diversidad de formas que pueden adquirir los osteodermos en distintas áreas de la coraza. Escalas= 10 cm. Foto: Cristo Romano.

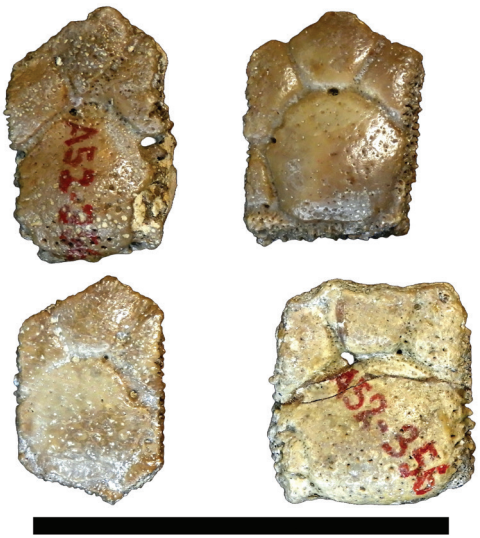


Figura 2-85. Osteodermos sin patrón en roseta. *Glyptatelus tatusinus* (Holotipo, MACN A 12361 ex 52-356). Oligoceno tardío, Argentina. Escala= 5 cm.

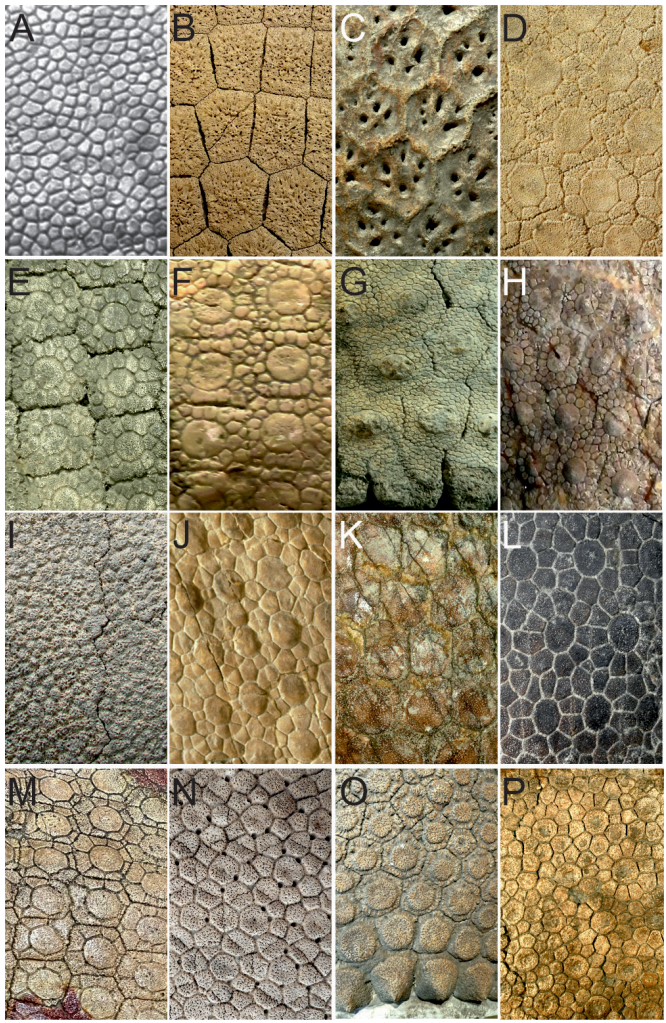


Figura 2-86. Diversidad de los osteodermos de la coraza dorsal.
A, *Panochthus tuberculatus* (Neotipo, MLP 16-29), Foto: Martín Zamorano. B, *Panochthus* sp. (juvenil, MCNL 6.6). C, *Doedicurus clavicaudatus* (MCNL 6-42). D, *Neosclerocalyptus paskoensis* (MCNL 6.4). E, *Nopachtus coagmentatus* (Holotipo MLP 16-122). F, *Cranithlastus xibiensis* (Holotipo CNS-V 10-014), Foto: José Corronca. G, *Propanochthus bullifer* (Holotipo MACN-Pv 1761). H, *Stromaphorus ameghini* (MLP 29-X-8-32). I, *Plohophorus avellaneda* (Holotipo XEN 72), Foto: Alfredo Zurita. J, *Eucinepeltus petesatus* (MEF Pv 1383), Foto: Eduardo Ruigómez. K, *Parapropalaehoplophorus septentrionalis* (Holotipo SGO PV 4165), Foto: Darin Croft. L, *Cochlops muricatus*. (MACN A 2109). M, *Boreostemma acostae* (CAL-896), Foto: Arley J. Gómez-Cruz. N, *Glyptodon reticulatus* (MCNL 6-39). O, *Glyptodon reticulatus* (MCNL). P, *Glyptotherium cylindricum* (Holotipo de *Glyptodon mexicano* IGM 4006), Foto: Juan Miguel Contreras.

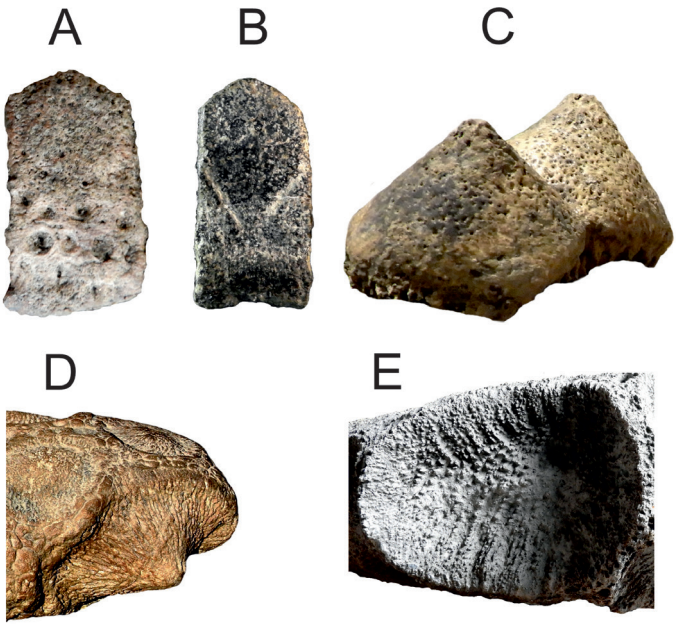


Figura 2-87. Osteodermos modificados del estuche caudal. A-B, Con articulación móvil. C, Con forma de espina. D, Detalle de figura terminal. E, Detalle de figura lateral. A, *Neosclerocalyptus* sp. (MPH-P 27). B, *Cochlops* sp. (MACN 2113). C, *Glyptodon reticulatus* (MPH-P 102). D, *Panochthus greslebini* (MMH-QUQ 09-03-01). E, *Doedicurus clavicaudatus* (MSC s/n). No a escala.

féricas están incompletas, quedan algunas unidades aisladas (Figuras Accesorias) o algunas de estas figuras están compartidas por osteodermos adyacentes.

La forma hexagonal de los osteodermos es la más exitosa evolutivamente, está presente en todas las especies de gliptodontes y es la que mayor área cubre en las corazas. Los físicos argentinos Matías dell´Erba y Lautaro Vasallo junto a Francisco Domínguez de la Universidad Nacional de Mar del Plata habrían encontrado el motivo por el cual esta forma es la más adaptativa. La superficie de las corazas adquiere un patrón teselado, es decir está conformada por figuras sin dejar espacios vacíos entre ellas (como las baldosas de un piso). Los hexágonos resultan muy eficientes para dividir una superficie formando teselas de igual área porque minimizan el perímetro total, lo cual se demuestra matemáticamente a través del Teorema de Hales (también llamado conjetura del panal de abeja). En el caso de los osteodermos, el perímetro define superficies de articulación de tal modo que, en toda la superficie de la coraza, la forma hexagonal genera menos áreas de contacto. Esto es particularmente visible en el vértice de cada osteodermo donde convergen sólo tres lados, mientras que entre osteodermos cuadrados convergen cuatro y en uno triangular lo hacen seis. Los osteodermos que no son

hexagonales son menos frecuentes y suelen ocupar sectores marginales de la coraza como los bordes o las "esquinas", es decir en las áreas donde se encuentran el borde lateral con la abertura anterior o posterior. En estas partes los osteodermos pueden adquirir formas pentagonales, cuadradas o rectangulares.

Los osteodermos tienen tamaños y espesores diferentes en cada especie. Los estudios histológicos permitieron conocer más detalladamente el interior de estas estructuras mostrando que están formadas por tres capas de hueso: una superficial y otra profunda de hueso compacto, y una intermedia de hueso esponjoso. El análisis microscópico de tejidos óseos es complejo porque requiere de una larga preparación técnica de los ejemplares a estudiar los cuales, además, son destruidos total o parcialmente. Los osteodermos a analizar deben tener buena calidad de preservación y ser atribuidos confiablemente a alguna especie conocida. En primer lugar, se limpia al osteodermo de los sedimentos que lo cubrían, es descalcificado con ácido clorhídrico para mejorar la exposición de las fibras de colágeno y son teñidos con hematoxilina y eosina. Ese material es incluido en una matriz de resina para ser cortado en el plano que se desea estudiar (horizontal, transversal, etc.). Luego pasa por una extensa y delicada tarea para adelgazar el bloque que contiene al osteodermo, usando discos diamantados, hasta lograr una medida que permita pasar la luz (5 micrones). Finalmente, la lámina obtenida es fijada a un portaobjetos de vidrio para ser observada en microscopios ópticos.

Con estas técnicas se lograron observar las zonas de hueso compacto y de hueso esponjoso, los osteones, el tamaño, la profundidad y las ramificaciones de los forámenes, entre otras características. También se pueden identificar las fibras óseas y determinar su tamaño y orientación. Así, se pudo establecer que existen diferencias en la morfología microscópica entre las especies de gliptodontes.

Algunos resultados de estas investigaciones muestran, por ejemplo, que *Doedicurus clavicaudatus* es la única especie que tiene las capas superficial y profunda gruesas y forámenes que atraviesan a modo de un canal a todo el osteodermo con poros internos voluminosos. Por su parte, *Glyptodon reticulatus* se caracteriza por el gran desarrollo de hueso esponjoso más denso que en la especie anterior, con niveles superficiales y profundos de hueso compacto grueso y numerosos canales vasculares. La capa media despliega una orientación más vertical de las fibras óseas en la parte media del osteodermo y más horizontales hacia la periferia. Los osteodermos de forma cónica del borde de la coraza presentan una capa de hueso compacto periférico, la cual disminuye entre los contactos de piezas vecinas para formar suturas muy laxas. Esa capa es algo más gruesa que en los otros osteodermos y la capa media de hueso esponjoso es más densa, lo que genera una pieza más robusta. Los osteodermos de los bordes posteriores de los

anillos caudales de *Glyptodon reticulatus* adquieren una forma en punta y con uniones muy débiles por lo que la capa de hueso compacto está más desarrollada.

Los osteodermos de las especies de *Panochthus tuberculatus* tienen una microestructura relativamente compacta, con un crecimiento moderado de hueso esponjoso en la capa media y también con una distribución de las fibras óseas más horizontal en la periferia.

Neosclerocalyptus paskoensis presenta las capas de hueso compacto relativamente gruesas y, como en *G. reticulatus*, la profunda es más gruesa en la parte medial, el tejido esponjoso de la capa media presenta poros más voluminosos que en los dos géneros anteriores.

Las especies de *Plohophorus* muestran un gran desarrollo de la capa medial esponjosa, pero con una muy baja densidad ósea que aliviana la coraza. El hueso compacto superior y profundo está poco desarrollado siendo difícil de diferenciar sus límites internos.

Los cortes transversales de los osteodermos también permiten apreciar formas más o menos trabadas de las suturas entre piezas vecinas. Así se pueden determinar articulaciones muy intrincadas entre los osteodermos de *N. paskoensis* y de *P. tuberculatus* lo cual confiere mayor firmeza a la coraza, mientras que la forma de las suturas de *G. reticulatus* son algo menos sinuosas. En el caso de *Plohophorus* no son apreciables las suturas en cortes transversales, debido a un mayor grado de fusión entre los osteodermos.

Cada osteodermo es muy resistente debido a que las fibras internas de hueso se ordenan en una forma geométrica que ayuda a la dispersión de las líneas de fuerza frente a agresiones mecánicas. El tejido esponjoso presenta canales donde se disponían nervios y vasos sanguíneos que se comunicaban con el exterior. Este recorrido de los vasos sanguíneos permitía que la coraza contribuya a la regulación de la temperatura ya sea calentando o enfriando la sangre. Otros forámenes presentes en los osteodermos cumplieron la función de ser canal y sostén de folículos de pelos. En casi todos los armadillos estos forámenes se disponen sobre el borde posterior de las placas, pero en los gliptodontes están en toda la superficie.

Las cavidades más grandes de los osteodermos, que se distribuyen principalmente en la parte posterior de las corazas de algunas especies de gliptodontes, son muy similares a las cavidades de las glándulas del área pelviana de los armadillos actuales. Estas perforaciones tendrían glándulas sebáceas, secretoras y folículos pilosos y estaban cubiertas por las escamas epidérmicas cuando el animal estaba vivo. Algunas especies como *Glyptotherium texanum* y *Glyptodon reticulatus* presentan osteodermos con fosas circulares anchas y profundas que pudieron contener folículos pilosos y glándulas apocrinas asociadas. Este mismo conjunto pudo insertarse en los canales transosteodérmicos de *Doedicurus clavicaudatus*. En al-

gunas especies se hallaron forámenes pequeños que conectaban con una cavidad mayor, en el interior del osteodermo, que albergaban haces neurovasculares.

Entre los gliptodontes basales la superficie externa de los osteodermos se caracteriza por tener una figura central proporcionalmente grande y desplazada hacia atrás, de modo que no queda espacio para las figuras periféricas en el borde posterior. Se trata de osteodermos pequeños pero muy gruesos y con capas delgadas de hueso compacto externo e interno. Esta morfología se presenta en los Glyptatelinos como *Clypeotherium magnum*, *C. mobilis, Glyptatelus fractus* y la especie *Parapropalaehoplophorus septentrionalis*. Las corazas con este tipo de osteodermos son ancestrales al resto de los gliptodontes que adquirieron un patrón diferente (en roseta). Esos gliptodontes iniciales, cuyo registro fósil data entre 35 y 25 millones de años, están representados por ejemplares muy fragmentarios, en general osteodermos aislados y, en algunos casos, fracturados, por lo que se desconoce cómo era la mayor parte del esqueleto poscraneano y de la coraza completa.

Los osteodermos en roseta que derivan de ese patrón glyptatelino aparecen por primera vez durante el Oligoceno tardío (aproximadamente hace 25 millones de años) en los gliptodontes Propalaehoplophorini. Se caracterizan por presentar una figura central rodeada de una o más filas de figuras periféricas demarcadas por surcos. Este patrón puede ser muy diverso, pero mantiene sus rasgos más generales en distintos linajes de gliptodontes hasta su extinción definitiva. La variabilidad involucra a la profundidad y a la forma de los surcos, la convexidad o rugosidad de la superficie, la cantidad de filas de figuras periféricas, el tamaño y la forma de la figura central, la modificación de algunos osteodermos de partes específicas de la coraza (zonas marginales de los bordes, áreas anteriores o posteriores, zona dorsal) que en general consiste en la elevación de la figura central formando una convexidad o un cono prominente. En los casos más extremos de modificación (como los osteodermos cónicos del borde de la coraza) el patrón en roseta se mantiene en otras partes de la coraza o en esos mismos osteodermos alterados.

La variabilidad de los osteodermos y su influencia sobre las clasificaciones

> *…la variación ontogenética de la morfología de los osteodermos, la variabilidad dentro de las poblaciones y los posibles procesos tafonómicos que podrían haber afectado a esta estructura aún no se han evaluado correctamente y, en algunos casos, se subestimaron… Esta situación ciertamente sobreestima la taxonomía de los gliptodontes Cenozoicos tardíos y origina un complejo problema de nomenclatura.*
>
> A. Zurita y colaboradores, 2011.

Debido a que cada coraza se compone desde varios cientos hasta un par de miles de osteodermos, esta estructura tiene más posibilidades de preservarse que el resto de esqueleto. Por ese motivo los osteodermos son muy abundantes en los yacimientos paleontológicos y los caracteres de su superficie externa (como su forma, los surcos, los forámenes y la cantidad de figuras) fueron usados recurrentemente para reconocer y diferenciar a los taxones de gliptodontes. Antes bien, los osteodermos presentan algunos problemas al ser usados como una fuente de datos para las determinaciones de especies que, cuando no fueron tenidos en cuenta, generaron algunas confusiones. El principal problema fue la definición de muchos taxones (géneros o especies) sin considerar la variabilidad natural de los osteodermos en una misma coraza, lo cual resulta en una mayor diversidad de gliptodontes que la que realmente existió.

Los osteodermos tienen formas y ornamentaciones diferentes, esta diversidad ocurre entre especies (interespecífica), entre individuos de una misma especie (intraespecífica), entre sectores de una misma coraza (individual) y durante el crecimiento de un mismo gliptodonte.

En algunas especies los osteodermos son hexagonales, pentagonales o cuadrados, además en todos los gliptodontes la forma varía según su posición en la coraza ya sea que se dispongan en el escudete cefálico, en el estuche caudal o en diversas áreas de la coraza dorsal. Estas variaciones son propias y características de cada especie… *pero constantemente el borde periférico está formado por una fila de placas, de forma distinta de las que constituyen el centro de la coraza.* F. Ameghino, 1889. Por ejemplo, en el borde de la coraza de *Glyptodon munizi* los osteodermos son cónicos, las filas cercanas al borde tienen la figura central muy grande, en el dorso son típicamente hexagonales y planos pero en una parte desarrollan grandes forámenes y en otra no los tienen, y en algunos sectores cercanos al borde son cuadrados.

Además de los cambios de la forma en las distintas partes de la coraza, su variabilidad también ocurre durante la ontogenia (el crecimiento) del gliptodonte. En especies con ejemplares preservados de distintas edades se pudo verificar que en los juveniles la fusión entre los osteodermos no era completa, de modo que quedaba cierto espacio libre, posiblemente ocupado por fibras o cartílago, lo cual le confería cierta flexibilidad a la coraza. Por este motivo se han recuperado muy pocas corazas enteras articuladas de gliptodontes juveniles. Además, durante la ontogenia también cambia la forma de la ornamentación de los osteodermos. En los estados más juveniles, posiblemente en nonatos o recién nacidos, los osteodermos carecen de figuras centrales o periféricas, la superficie externa es muy rugosa y la superficie de sutura es lisa. En edades un poco más avanzadas los canales son poco profundos por lo que la figura central no está bien definida y las figuras periféricas están ausentes o apenas delimitadas por incipientes surcos radiales. La

superficie interna suele ser más cóncava que en el adulto como ocurre en *Stromaphorus ameghini* y en algunas especies de *Neosclerocalyptus* y de *Eosclerocalyptus*. Más tarde, la figura central adquiere un tamaño proporcionalmente más grande y se van formando las figuras periféricas a medida que se definen los surcos radiales. La superficie de sutura adquiere, de a poco, el aspecto rugoso de los adultos a medida que se va trabando con los osteodermos contiguos. Florentino Ameghino describió a los osteodermos de gliptodontes juveniles del siguiente modo:

> *En los individuos jóvenes, todas las placas están separadas, completamente sueltas, formándose las suturas con la edad, pero en ciertos géneros este estado era persistente durante toda la vida, conservando así toda la coraza una especie de flexibilidad, de que carece la de los actuales armadillos en sus regiones fijas*. F. Ameghino, 1889.

Esta variación en la morfología de los osteodermos de los gliptodontes juveniles no siempre fue tenida en cuenta, lo que ocasionó algunas confusiones durante la diagnosis de ciertos taxones. Por ejemplo, en un estudio publicado durante 2011 por el paleontólogo Alfredo Zurita y un grupo de colaboradores, de la Universidad Nacional del Nordeste y CECOAL-CONICET, pudieron advertir que los géneros *Pseudothoracophorus* y *Chlamydotherium* y las especies *Boreostracon corondanus* y *Glyptodon falkneri*, en realidad fueron creados a partir de especímenes juveniles del género *Glyptodon*, por lo que perdieron su validez taxonómica original. Una situación similar ocurriría con el género *Neothoracophorus* que se registra en el Pleistoceno de Bolivia.

Algunos gliptodontes que fueron reconocidos como especies nuevas a partir de restos fragmentarios, por ejemplo, sólo unos pocos osteodermos o sólo el tubo caudal resultaron pertenecer a otros taxones cuando se analizaron materiales más completos. En el mismo estudio encabezado por Zurita se demostró que la especie *Glyptodon perforatus* fue definida originalmente por F. Ameghino basándose sobre fragmentos de una coraza con perforaciones numerosas y grandes, y porque la figura central y las periféricas de los osteodermos son de tamaño similar, entre otros caracteres. Sin embargo, estudios más extensos permitieron reconocer que esas características no son propias de alguna especie en particular, sino que son frecuentes en la parte posterior de las corazas de *Glyptodon reticulatus*. Una situación semejante, informada por los mismos investigadores, ocurrió con el género *Heteroglyptodon* por haber sido definido a partir de unos pocos osteodermos y algunos huesos que, finalmente, no presentan diferencias significativas con el género *Glyptodon*.

En otra investigación de A. Zurita y su equipo (2016) se pudo actualizar el conocimiento de algunos taxones de gliptodontes. En este caso el problema no se

trató de haber confundido ejemplares adultos con juveniles o una parte variable de la coraza como si fuera característica de otra especie, sino del efecto de los procesos tafonómicos. Se trata de una fuente de distorsión que generó confusiones durante más de un siglo en la definición de géneros o especies de gliptodontes a partir de fragmentos de corazas dorsales o caudales que sufrieron el impacto de factores naturales. Las alteraciones tafonómicas y bioestratinómicas comprenden a las modificaciones naturales que ocurren en un cadáver durante el proceso de enterramiento. Esas alteraciones pueden ser de diversas fuentes y son las causantes de la destrucción, alteración, dispersión de las partes y desaparición de los cadáveres. Involucra al deterioro por mordedura de depredadores, el efecto de insectos necrófagos, la acción de los factores climáticos, la corrosión por ácidos de las raíces de las plantas, la fractura por agentes físicos, la degradación por componentes químicos del suelo, entre muchos otros.

Las corazas de los gliptodontes fueron afectadas durante millones o miles de años de distintos modos durante su enterramiento, según las características del sedimento que las contenía. Los componentes químicos y microbiológicos del suelo o los factores climáticos durante el tiempo que la coraza estuvo expuesta en la superficie pudieron alterar las ornamentaciones, generando falsos diseños. La alteración que más confusión generó es la erosión o desgaste de la superficie de osteodermos con ornamentación en roseta. Esta situación ocurrió en muchos ejemplares, algunos de los cuales fueron tomados como normales y que definirían caracteres propios y distintivos de algunos géneros y especies.

Por ejemplo, los géneros *Urotherium*, *Trachycalyptus* y *Lomaphorus* fueron caracterizados por tener una figura en roseta muy difusa, con canales poco profundos o inexistentes, de superficie rugosa, con múltiples perforaciones pequeñas y la unión poco firme entre los osteodermos. Pero en el citado estudio, se comprobó que los ejemplares analizados comprenden corazas con osteodermos erosionados de ejemplares juveniles de *Eosclerocalyptus* y de *Neosclerocalyptus*. Un dato revelador que permitió reforzar la idea de los patrones resultantes de osteodermos erosionados fue el estudio de corazas completas, por ejemplo de *Eosclerocalyptus*, con una parte erosionada mostrando un patrón como el de los falsos géneros *Urotherium*, *Trachycalyptus* o *Lomaphorus* y otra parte de la coraza con los osteodermos intactos y la ornamentación normal.

Una situación similar fue advertida por la paleontóloga argentina Laura E. Cruz, del Museo Argentino de Ciencias Naturales y CONICET, y un grupo de colaboradores con ejemplares de *Paraglyptodon*. Diversas especies de este género del Plioceno fueron definidas sobre elementos alterados o con fragmentos de coraza con unos pocos osteodermos erosionados del sector lateral de la coraza de un ejemplar juvenil.

Coraza dorsal

La forma de la coraza dorsal, la de mayor tamaño de las tres armaduras de los gliptodontes, fue el principal rasgo del cuerpo que las primeras poblaciones humanas de América del Sur aprovecharon para reconocer a cada especie. Esta coraza se disponía a modo de una manta ósea que cubría y protegía a todo el cuerpo, dejando expuestas la cabeza y la cola (que también tenían su armadura). Una abertura anterior dejaba el espacio libre para la cabeza y otra posterior, más amplia, para la cola. Por debajo quedaban sin protección el vientre y las patas, debido a que la coraza terminaba en un borde inferior libre.

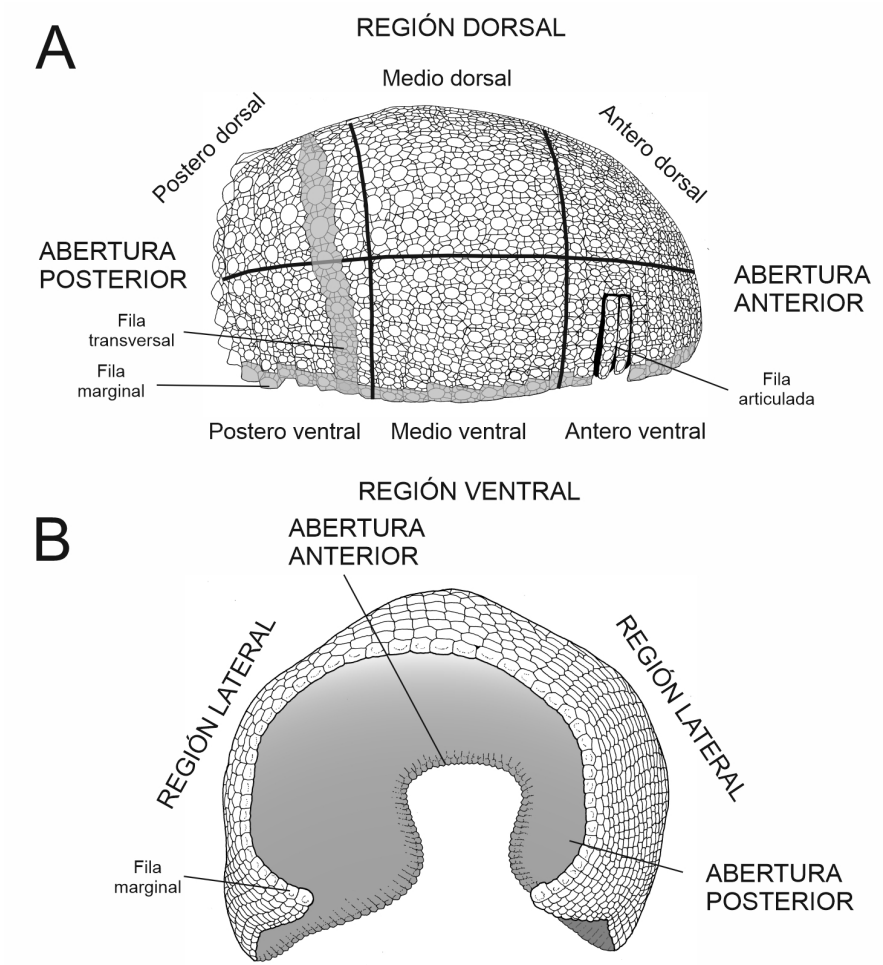


Figura 2-88. La complejidad de la anatomía de la coraza dorsal motiva la definición de regiones que se diferencian por su posición y por las características de los osteodermos. A. Vista lateral. B. Vista Posterior. Nomenclatura basada sobre Porpino et al. 2014.



Figura 2-89. *Parapropalaehoplophorus septentrionalis* (Holotipo SGO PV 4165). Mioceno inferior, Chucal, Chile. Fragmento de coraza. Escala= 10 cm. Foto: Darin Croft.



Figura 2-90. *Eucinepeltus petesatus* (MEF Pv 1383). Mioceno inferior, provincia de Santa Cruz, Argentina. Parte de la coraza. Escala= 10 cm. Foto: Eduardo Ruigómez.

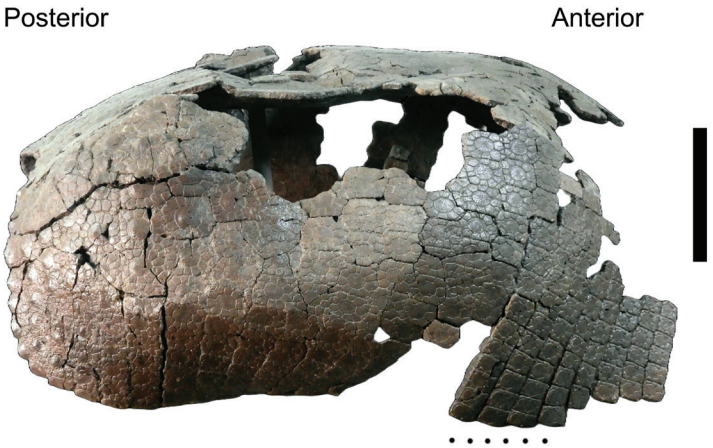


Figura 2-91. *Propalaehoplophorus* sp. (MLP 91-II-25-6). Vista lateral de la coraza. Detalle de los osteodermos con articulación móvil señalados con los puntos. Mioceno inferior, provincia de Santa Cruz, Argentina. Escala= 10 cm.



Figura 2-92. *Propalaehoplophorus* sp. (MLP 91-II-25-6). Vista frontal de la coraza. Mioceno inferior, provincia de Santa Cruz, Argentina.



Figura 2-93. *Propalaehoplophorus minus* (AMNH 9197). Coraza dorsal. Mioceno inferior, provincia de Santa Cruz, Argentina. Escala= 10 cm. Foto: Laureano González Ruiz.

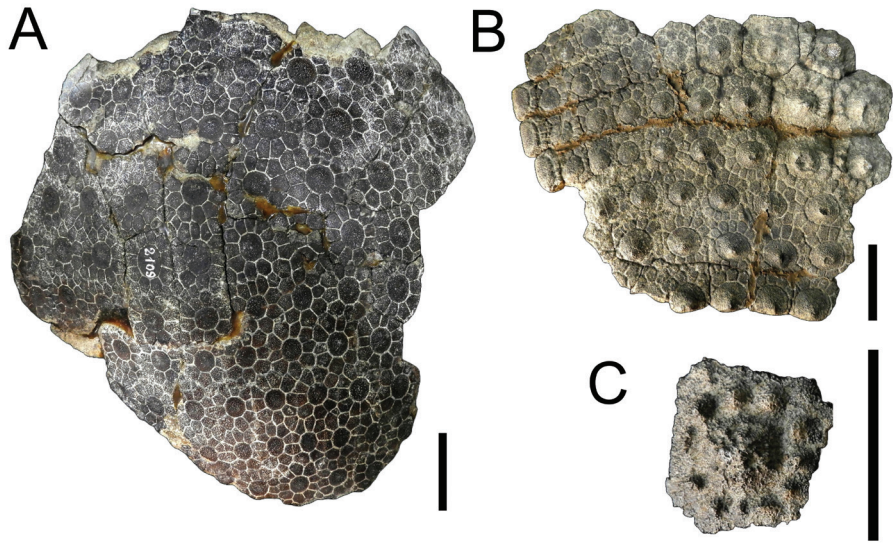


Figura 2-94. *Cochlops muricatus*. A. Fragmento de coraza de la región dorsal (MACN A 2109). B. Fragmento de coraza latero posterior con osteodermos con la figura central del borde cónica, convexa y modificada (MACN A 2121). C. Detalle de un osteodermo con figuras periféricas y central cónicas (MACN A 7660). Escalas= 5 cm.

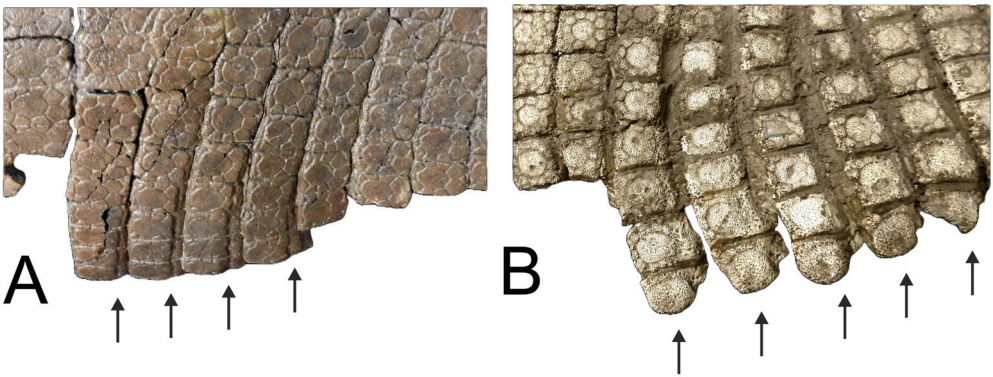


Figura 2-95. Sector latero antero inferior de la coraza con osteodermos móviles. A. *Propalaehoplophorus* sp. (MLP 91-II-25-6): osteodermos con una extensión ósea de articulación. B. *Nopachtus coagmentatus* (Holotipo MLP 16-122): osteodermos de unión laxa.

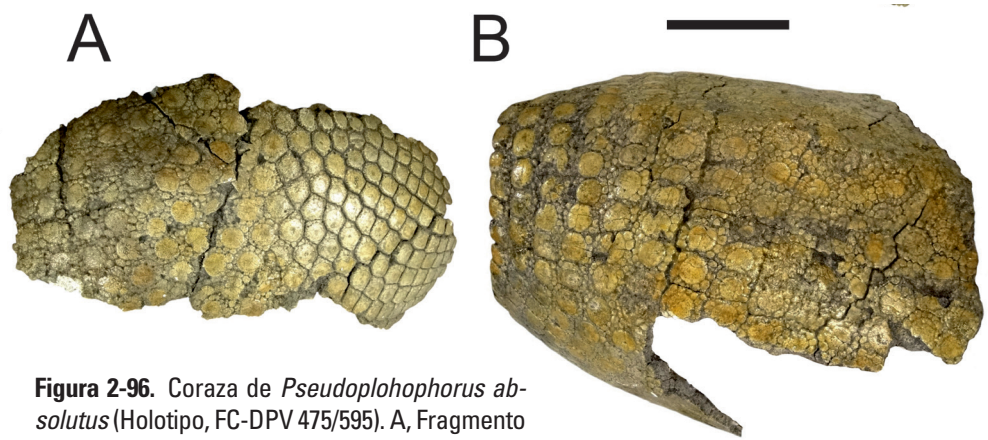


Figura 2-96. Coraza de *Pseudoplohophorus absolutus* (Holotipo, FC-DPV 475/595). A, Fragmento dorsal. B, Fragmento dorso lateral. Mioceno tardío, Departamento de San José, Uruguay. Escala= 10 cm. Foto: Francisco Cuadrelli.



Figura 2-97. *Plohophorus figuratus* (MACN PV 16592). Coraza parcial, vista lateral. Plioceno tardío, Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 50 cm.

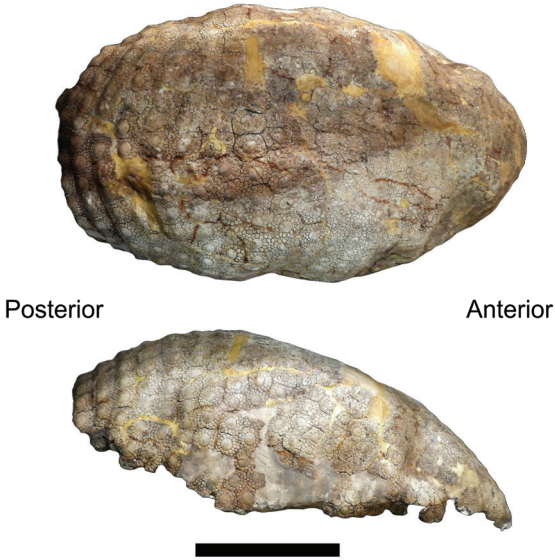


Figura 2-98. *Stromaphorus ameghini* (MLP 29-X-8-32). Coraza, vistas dorsal y lateral. Mioceno tardío, provincia de Catamarca, Argentina. Escala= 50 cm.



Figura 2-99. *Cranithlastus xibiensis* (Holotipo CNS-V 10-014). Coraza, vistas dorsal y lateral. Mioceno tardío, provincia de Jujuy, Argentina. Escala= 50 cm. Foto: José Corronca.

Figura 2-100. *Neosclerocalyptus ornatus* (MMP 4300). Pleistoceno medio, provincia de Buenos Aires, Argentina. Coraza vista lateral. Nótese la extensión lateral inferior a modo de faldones. Escala= 50 cm.



El apoyo principal de la coraza dorsal se ubica en la parte posterior del gliptodonte, articulando directamente con la cintura pélvica a través de contactos transversales con los iliones, con las proyecciones dorsales de las espinas neurales del sinsacro y con las prolongaciones verticales y longitudinales de los isquiones.

Durante el Mioceno inferior vivieron gliptodontes ancestrales de tamaño muy pequeño a mediano pequeño, como *Cochlops, Propalaehoplophorus* y *Eucinepeltus*, que se caracterizan por tener osteodermos con patrón en roseta. Todos esos géneros tienen los osteodermos muy parecidos lo cual parece ser una condición adaptativa: son hexagonales, la figura central es grande, puede ser plana, ligeramente cóncava o algo convexa y en los bordes de la coraza adquieren una forma globosa y presentan una sola fila de figuras periféricas. En general tienen una superficie amplia, son delgados, se disponen en filas transversales paralelas y la articulación entre ellos es laxa, de modo que la coraza tenía algo de flexibilidad. Esta condición resultó contraproducente para la preservación de corazas enteras. En una carta escrita por Carlos Ameghino desde la Patagonia, a fines del Siglo XIX, le decía a su hermano Florentino:

> *Las que me tienen medio loco son las corazas incompletas de* Propalaeohoplophorus*. He juntado los pedazos de seis trozos de corazas, y no soy capaz, con ellas, de formarme una idea de su forma general. En cada región hay una variabilidad asombrosa en la forma de las placas… Son los fósiles más endemoniados que haya tenido entre las manos y no será posible saber sobre ellos nada bueno hasta que tenga una coraza completa…*

Afortunadamente esta situación cambió ya que unos años más tarde el paleontólogo norteamericano William Scott (1903), de la Princeton University, expresaba que *Este es, por lejos, el gliptodonte más abundante de Santa Cruz y es, por esta razón el más completamente conocido...* Actualmente se conocen corazas enteras y gran parte del esqueleto interno de estos gliptodontes.

La forma de la coraza de *Propalaeohoplophorus minus* es ligeramente globosa, más baja hacia la parte anterior, con la abertura caudal más amplia y con una fila de osteodermos del borde modificados en forma de cono. En las especies de este género se pueden reconocer varios tipos de osteodermos. En la parte media de la coraza (latero-dorsal) son hexagonales con una figura central grande, ovalada y plana rodeada de unas nueve a doce figuras periféricas, con muy pocas figuras accesorias. A medida que las filas se acercan a la parte posterior, las figuras periféricas adquieren una convexidad progresivamente más marcada hasta formar una protuberancia redondeada. Las del borde posterior pierden las figuras pe-

riféricas posteriores quedando definido un margen de figuras centrales cónicas. Por su parte, los osteodermos latero anteriores tienen una forma más cuadrada, son más pequeños, planos y las figuras periféricas posteriores están muy reducidas. Esta zona de la coraza tiene uniones más laxas entre osteodermos, por lo que fue más flexible, y parte de algunas filas laterales presentan superficies de articulación móviles como en las bandas de las corazas de los armadillos.

La coraza de *Cochlops muricatus* era muy parecida a la del gliptodonte anterior, se diferencia debido a que los osteodermos de un sector de la parte posterior de la coraza adquieren una forma cónica con punta y con las figuras periféricas también cónicas. Los osteodermos de estas áreas son muy variables, de modo que sólo algunos adquieren la morfología más modificada. La parte anterior también se compone de osteodermos de menor tamaño, con tendencia hacia una forma más cuadrada, mientras que los restantes (salvo los muy modificados ya señalados) pueden tener la figura central algo desplazada, de modo que las figuras periféricas son asimétricas, y con una segunda fila posterior incompleta. Los bordes de la coraza presentan osteodermos con la figura central muy desarrollada y de forma cónica, y con los osteodermos adyacentes con forámenes pilosos grandes.

La coraza dorsal de *Eucinepeltus petesatus* tiene osteodermos con la superficie poco rugosa y la sección transversal de los surcos en forma de V. En este género se advierte claramente, como en los dos anteriores, que los surcos internos de las figuras periféricas son los que definen a la figura central. En la zona póstero dorsal y póstero lateral de la coraza las figuras periféricas son ligeramente convexas, pero sin formar protuberancias elevadas o conos. Sólo presentan una fila de figuras periféricas. Según F. Ameghino, la coraza se componía de 28 hileras de osteodermos.

La coraza dorsal de *Paraeucinepeltus raposeirasi*, del Mioceno de la provincia de Chubut, Argentina, se conoce a partir de fragmentos que permitieron determinar la variabilidad de las distintas partes que la componen. En la parte más anterior y en la dorsal de la coraza los osteodermos son rugosos y tienen, como en los Glyptatelinae, una figura central grande y desplazada hacia atrás, sin figuras periféricas posteriores y las laterales muy reducidas. Estas estructuras desarrollan forámenes en las intersecciones de los surcos, cuya sección es en forma de V. Algunos de los osteodermos antero laterales tienen su parte anterior con un adelgazamiento para imbricarse debajo del osteodermo que lo antecede, como en los armadillos. Los osteodermos de las filas más anteriores sólo presentan la figura central. Los osteodermos de otros sectores de la coraza tienen el patrón en roseta, de modo que en esta especie coexisten ambos tipos de ornamentación. En los bordes de la coraza los osteodermos son muy rugosos y las figuras periféricas

ricas anteriores y laterales son muy grandes. Mientras que en la parte posterior los osteodermos son planos y con figuras periféricas accesorias.

Parapropalaehoplophorus septentrionalis es un pequeño gliptodonte del Mioceno temprano de Chile y del Mioceno medio de Perú del cual se conocen pocos restos de la coraza. Los osteodermos de la región dorsal son hexagonales o pentagonales, con una figura central grande y redonda desplazada hacia atrás, de modo que las figuras periféricas laterales están muy reducidas y las posteriores ausentes. Los surcos son poco profundos. Los osteodermos de estos gliptodontes tienen escasos forámenes pilíferos de poco diámetro dispuestos en la intersección de los surcos radiales con el surco central, y algunos más en los ángulos de las figuras periféricas. De modo que la cubierta de pelo en la zona de la coraza dorsal debió ser escasa.

Como se señala más arriba, algunos grupos basales como *Parapropalaehoplophorus septentrionalis, Palaehoplophorus meridionalis*, *Propalaeohoplophorus minus, Paraeucinepeltus raposeirasi*, *Cochlops muricatus* y *Eucinepeltus petesatus* tienen corazas con osteodermos móviles como los de las filas centrales de los armadillos. Los osteodermos móviles son un carácter plesiomórfico que también se encuentra en los gliptatelinos, como *Clypeotherium mobilis*. Esta condición también se mantuvo en las especies del género *Pseudoplohophorus* del Mioceno más tardío. En general se trata de osteodermos rectangulares o cuadrados, se caracterizan por tener el extremo anterior liso y biselado (tecla) para imbricar en la parte inferior del osteodermo siguiente. En los ejemplares mejor preservados, los paleontólogos pudieron reconocer que estos osteodermos móviles forman una sola fila cerca del borde de la región antero ventral de la coraza. Luego sigue una fila semi móvil que articula de modo rígido con la primera fila de osteodermos fijos. Aunque en otros ejemplares pueden conformar hasta cuatro filas transversales articuladas de corta longitud. Estos osteodermos móviles se disponen de modo equivalente al de un cierre de ropa abierto a la mitad de su extensión. Así se diferencian de las bandas móviles de los armadillos que cruzan toda la coraza transversalmente de lado a lado. Además, se detectó mucha variabilidad en el desarrollo de estas filas de osteodermos móviles, incluso a nivel de los laterales de un mismo individuo. En ningún caso esas bandas incompletas brindaban una movilidad similar a la de la coraza de los armadillos, se trata de un carácter atávico heredado de un ancestro en común que está apenas expresado en pocas especies y que terminó perdiéndose en los taxones derivados.

Kelenkura castroi es un gliptodonte mediano del Mioceno tardío de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Su coraza tiene un contorno lateral de forma intermedia entre las especies de forma más convexa (ej. *Glyptodon*) y más plana (ej. *Neosclerocalyptus*). Así, se parecen a los gliptodontes más basales

como *Eosclerocalyptus* o *Plohophorus*. *K. castroi* presenta osteodermos de superficie externa lisa y con surcos poco profundos, con patrón en roseta, pero con formas que varían entre las distintas partes de su coraza. Los osteodermos de la zona anterior tienen una figura central redondeada, plana o algo cóncava, rodeada de una fila de 8 a 9 figuras periféricas más pequeñas. La figura central de esta área es más grande que en el resto de la coraza. Los osteodermos lindantes a la abertura anterior desarrollan forámenes grandes como en *Neosclerocalyptus*. También como en este género, los osteodermos de las zonas laterales inferiores de *Kelenkura castroi* adquieren formas cuadradas o pentagonales que pierden la ornamentación.

En la zona dorso central, esta especie presenta osteodermos pentagonales y más grandes que los de la zona anterior. La figura central, más pequeña, está rodeada de una fila de 10 a 11 figuras periféricas. Hacia la zona lateral se modifican progresivamente a formas hexagonales con figuras periféricas más grandes por delante a la figura central.

Los osteodermos de la zona posterior de la coraza de *Kelenkura castroi* son similares a los de la zona adyacente, pero algunos presentan hasta 5 figuras periféricas adicionales distribuidas de modo aislado y sin formar una fila completa. Las filas cercanas a la abertura posterior tienen la figura central de forma elíptica con 3 a 4 figuras periféricas sólo en la parte anterior como ocurre en *Eosclerocalyptus proximus* y en las especies de *Neosclerocalyptus*.

En los gliptodontes derivados más tardíos, las formas de las corazas y de los osteodermos adquieren mayor diferenciación entre los diversos taxones. En algunos grupos de estos linajes, además, se registra la pérdida de la ornamentación en roseta, ya sea por la multiplicación de figuras periféricas o por la ausencia de surcos, resultando en superficies lisas con perforaciones o muy rugosas. También se puede reconocer un carácter ancestral que se mantiene en algunas especies. En taxones como *Panochthus tuberculatus*, *Nopachtus coagmentatus* y *Cranithlastus xibiensis* la coraza presenta algunas filas transversales de osteodermos, con tendencia a ser cuadrados o rectangulares, cuya unión es muy laxa. Esta articulación posiblemente estuvo mediada por algún tipo de tejido conectivo lo que otorgaba cierta flexibilidad a la coraza, sin llegar a la movilidad de los armadillos, pero algo mayor que en otros gliptodontes. Esos osteodermos se disponen en la región antero ventral de la coraza, el mismo sector de las filas incompletas de osteodermos móviles de los gliptodontes basales. Algunos paleontólogos creyeron ver en la coraza de *Panochthus tuberculatus* algunas filas incompletas de osteodermos articulados como ocurre en algunas especies del Mioceno. Esta confusión se debió a que algunas hileras, principalmente de la parte anterior de la coraza, se disponen más separadas en la zona lateral. Esta separación se va cerrando hacia la parte

dorsal hasta formar suturas rígidas. Ese sector suele estar mal preservado en los restos fósiles por su tendencia a desprenderse. En otros grupos como *Glyptodon*, *Eleutherocercus* o *Neosclerocalyptus* las corazas eran totalmente rígidas.

Pseudoplohophorus, del Mioceno y Plioceno de Uruguay, presenta muchas similitudes con *Eosclerocalyptus* y *Neosclerocalyptus*, los osteodermos de esta coraza tienen una figura central circular o elíptica grande rodeada de una fila de figuras periféricas pequeñas (entre 11 y 16). Los surcos están claramente delimitados, pero son poco profundos y presentan forámenes en sus intersecciones. En las áreas anterior, posterior y lateral puede haber una segunda fila incompleta de figuras periféricas. La forma de los osteodermos también es variable, son subrectangulares, más finos y más pequeños en la parte posterior y medio lateral de la coraza y con las suturas más abiertas. Mientras que en la parte posterior y dorsal son más gruesos, mejor fusionados entre sí y tienden a ser pentagonales o hexagonales, con la figura central más convexa y con figuras periféricas más pequeñas. Los osteodermos del borde de la abertura posterior de la coraza son cuadrados, pentagonales o hexagonales, con la figura central desplazada hacia atrás, de modo que ocupa el espacio de las figuras periféricas. En la región antero ventral los osteodermos presentan articulaciones móviles similares a las descritas para otros géneros del Mioceno. La parte anterior de estos osteodermos tiene una superficie modificada que se imbrica debajo del osteodermo siguiente.

Plohophorus es un género poco conocido de gliptodontes que se extinguieron antes del Pleistoceno cuyas especies mejor caracterizadas son *P. figuratus* y P. *avellaneda*. *Plohophorus figuratus* fue un animal de tamaño medio, más robusto y con la coraza de forma globosa y más gruesa que *Neosclerocalyptus ornatus*. Sus osteodermos varían de forma según la zona, son cuadrados o rectangulares en la zona latero anterior y pasan a un mayor tamaño hacia la región dorsal y lateral. Allí adquieren formas pentagonales o hexagonales. La unión entre cada unidad es laxa, de modo que se aprecia el ordenamiento en filas transversales a la coraza y paralelas entre sí. Cada osteodermo tiene una figura central grande rodeada de una fila de 8 a 10 figuras periféricas. Una segunda fila más externa rodea a la primera sólo en los ángulos o raramente a todo su contorno. Tanto la figura central como las periféricas son algo globosas y de contornos redondeados lo que genera una superficie de aspecto muy irregular. *Todas estas figuras están separadas unas de otras y de la figura central, por surcos angostos y bastante profundos… en cuyo fondo se encuentran numerosas perforaciones, desparramadas sobre toda la superficie dé las placas.* F. Ameghino 1898.

Plohophorus avellaneda del Plioceno tardío - Pleistoceno temprano de la provincia de Buenos Aires, Argentina, fue un gliptodonte de tamaño similar al anterior, del cual no se conoce la coraza completa. Presenta osteodermos

de la región dorsal de forma hexagonal y cuadrada, con las figuras central y periféricas de tamaño similar, lo que genera un patrón reticular similar a las especies de *Panochthus*, y lo diferencia de *P. figuratus* en el que la figura central es bien evidente. Los osteodermos son de aspecto rugoso debido a numerosos forámenes en toda su superficie.

Stromaphorus es un género de pequeños gliptodontes del Plioceno cuya coraza era convexa y de forma regular. Tienen osteodermos hexagonales con un patrón en roseta y con una figura central muy grande, más desarrollada en *S. trouessarti* que en *S. ameghini*. En *S. trouessarti* la figura central está rodeada por dos filas de figuras periféricas, la segunda fila no rodea completamente a la figura central. En *S. ameghini* esa segunda fila es completa en la mayoría de los osteodermos (llegando a tener hasta 23 figuritas). En la parte posterior de la coraza pueden tener una tercera fila de figuras periféricas, siempre incompleta. La primera fila se compone de hasta 23 figuras periféricas en *S. trouessarti* y *S. ameghini.* La figura central es plana en los osteodermos de la mitad anterior de la coraza, pero desarrollan progresivamente una forma convexa hacia atrás. En el tercio más posterior de la coraza esta convexidad afecta a todo el osteodermo, de modo que esa zona adquiere ondulaciones en sentido transversal lo que le confiere un aspecto muy peculiar a toda esta estructura.

En una revisión del género *Panochthus* (Plioceno tardío- Pleistoceno), realizada por el paleontólogo Martín Zamorano de la División Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata y CONICET junto a Gustavo Scillato-Yané y Alfredo Zurita, se pudo esclarecer su diversidad específica y la variabilidad entre las distintas especies. *Panochthus tuberculatus* junto a *P. intermedius y P. hipsilis* tenían una coraza dorsal comprimida lateralmente y con una elevación a modo de una gran joroba. Esta asimetría de la coraza dorsal es notable, ya que genera un espacio de unos 12 centímetros por encima de la espalda. La paleontóloga Andrea Elissamburu planteó que, como los gliptodontes no podían arquear la espalda (debido a las fusiones vertebrales y a la propia coraza rígida), ese espacio no debió estar ocupado por musculatura. Posiblemente fue un gran depósito de grasa, para reserva de energía, análogo al de los camellos. Esa bolsa de grasa pudo cumplir el rol de una protección accesoria a los golpes de cola de sus congéneres, disipando las fuerzas como un casco acolchado o un *air-bag*.

Las corazas de todas las especies de *Panochthus* son voluminosas pero no todas tienen esa elevación a modo de joroba. *P. tuberculatus* y *P. intermedius* presentan la elevación en posición más central, la de *P. hipsilis* se dispone en el tercio anterior, mientras que la coraza de una especie indeterminada del Pleistoceno de Mojotorillo, Bolivia, carecía de esa prominencia, de modo que el contorno lateral es más plano.



Figura 2-101. *Neosclerocalyptus ornatus* (MMP 4300). Pleistoceno medio, provincia de Buenos Aires, Argentina. Coraza vista anterior.



Figura 2-102. *Eleutherocercus antiquus* (Holotipo de *Doedicurus copei* MLP 16-25). Plioceno tardío, provincia de Buenos Aires, Argentina. Coraza, vista lateral. Escala= 50 cm.



Figura 2-103. *Eleutherocercus antiquus* (Holotipo de *Doedicurus copei* MLP 16-25). Coraza, vista posterior. En primer plano se destaca la protuberancia osteodermos modificados. Plioceno tardío, provincia de Buenos Aires, Argentina.



Figura 2-104. *Doedicurus clavicaudatus* (MLP 16-23). Coraza, vista lateral. Pleistoceno tardío, Luján, provincia de Buenos Aires, Argentina. Recolectada por Florentino Ameghino. Escala= 1 m.



Figura 2-105. *Nopachtus coagmentatus* (Holotipo MLP 16-122). Plioceno, provincia de Córdoba, Argentina. Coraza, vista lateral. Los puntos indican la zona de osteodermos móviles. Escala= 20 cm.

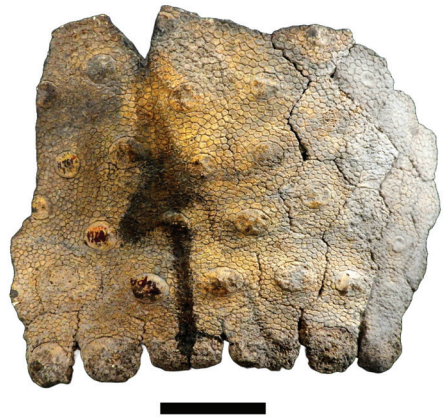


Figura 2-106. *Propanochthus bullifer* (Holotipo MACN-Pv 1761). Fragmento la región postero-dorsal de la coraza. Plioceno, provincia de Córdoba, Argentina. Escala= 10 cm.



Figura 2-107. *Panochthus frenzelianus* (AMNH). Pleistoceno tardío, provincia de Buenos Aires, Argentina. Foto: Ryan Somma (CC BY-SA 2.0).



Figura 2-108. *Panochthus* sp. (MCNL 6.6), ejemplar juvenil (= *Neuryurus*). Coraza vista lateral. Pleistoceno tardío, Lobería, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 50 cm.



Figura 2-109. *Boreostemma acostae* (CAL-896). Mioceno medio La Venta, Colombia. Escala= 10 cm. Foto: Arley J. Gómez-Cruz.

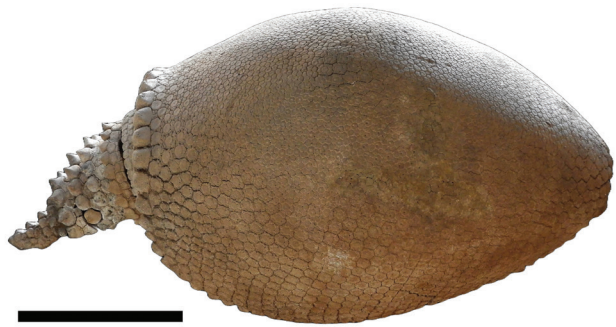


Figura 2-110. *Glyptodon munizi* (MMP 3985). Coraza, vista lateral. Pleistoceno medio, Mar del Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 50 cm.



Figura 2-111. *Glyptodon munizi* (MMP 3985). Coraza, vista anterior. Pleistoceno medio, Mar del Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 50 cm.

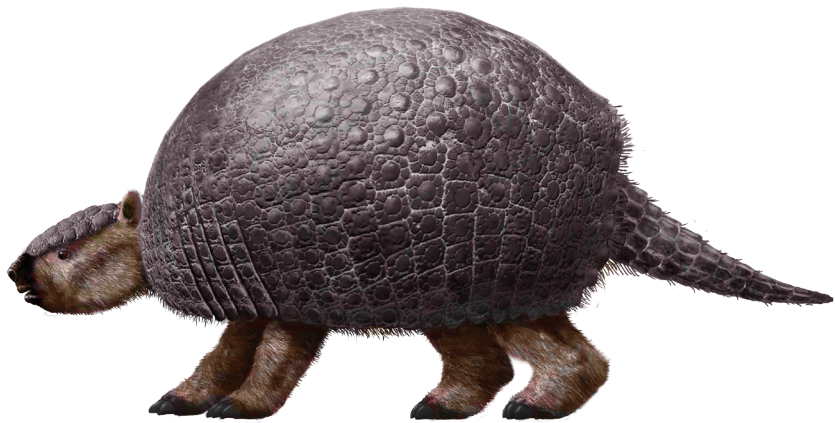


Figura 2-112. *Propalaehoplophorus minus*. Ilustración de Daniel Boh.

Los osteodermos de las especies de *Panochthus* son gruesos, planos, de forma poligonal y con surcos poco profundos que forman patrones reticulados (sin figura central). La figura central, cuando está presente, está rodeada de figuras periféricas pequeñas en cantidad variable de filas según la especie. La figura central nunca adquiere una forma convexa prominente, a modo de tubérculo, como en las especies de *Propanochthus*, *Nopachtus* o *Stromaphorus*.

> *Una particularidad del género* Panochthus*, que lo distingue tanto del* Glyptodon *como del* Hoplophorus *y del* Nopachtus*, consiste en que todos los tubérculos* ó *figuras que adornan cada placa, son completas, sin que haya una sola que esté colocada sobre el borde de las placas completándose por dos mitades colocadas en dos placas contiguas como en los géneros arriba mencionados*. F. Ameghino 1889.

Todas las especies de *Panochthus* presentan un patrón reticulado de osteodermos en la zona dorso central de la coraza. Los de *Panochthus tuberculatus* son hexagonales en la zona dorsal y rectangulares hacia los costados, ordenados en filas reconocibles a simple vista y mantienen la misma ornamentación reticular en casi toda la coraza. Sólo los osteodermos más cercanos a los bordes laterales de la coraza tienen una figura central diferenciable.

En el caso de *P. intermedius*, y de una especie indeterminada del Pleistoceno de Bolivia, la ornamentación en roseta ocurre en la zona antero dorsal y póstero dorsal. En cambio, en *P. subintermedius* este patrón está únicamente en el sector posterior.

Los osteodermos de las filas más externas de los bordes de las corazas de *Panochthus tuberculatus* y *P. frenzelianus* tienen la figura central mucho más grande que en otras áreas. En el borde de la abertura posterior de *P. intermedius* los osteodermos se modificaron aumentando su tamaño y desarrollando una forma globosa mucho mayor que en los bordes laterales, similar a los de *Glyptodon jatunkhirkhi*.

Durante 2018 el equipo de trabajo del paleontólogo Alfredo Zurita logró establecer que las corazas dorsales de los ejemplares juveniles de *Panochthus* fueron atribuidas, durante más de un siglo, al género *Neuryurus*, como si se tratara de un taxón diferente. La confusión fue razonable debido a que los osteodermos y la forma de la coraza entre el adulto y el juvenil son muy diferentes. Los osteodermos de los ejemplares jóvenes tienen la superficie externa sin surcos ni figuras, y están cubiertos totalmente por rugosidades y perforaciones que le brindan cierta similitud con el hueso poco osificado. La forma de la coraza es similar a las de *Glyptodon*, pero más pequeña y sin la "joroba" de *Panochthus tuberculatus*, los osteodermos están unidos con poca firmeza lo que permitía una limitada flexibilidad a todo el conjunto.

La coraza de los *Panochthus* juveniles presenta mucha variabilidad, la cual fue establecida principalmente a partir de un ejemplar del Pleistoceno tardío resguardado en el Museo de Ciencias Naturales de Lobería "G. Noseda", provincia de Buenos Aires, Argentina. Los osteodermos de la parte anterior de la coraza son más pequeños, de forma irregular y convexos. Más hacia atrás son más grandes y simétricos, tomando una forma hexagonal y van adquiriendo una serie de tubérculos centrales rodeados de perforaciones. En la zona media dorsal son cuadrados o pentagonales, pasando hacia atrás a pentagonales o hexagonales al mismo tiempo que aumentan de tamaño. En sectores medios, puede haber osteodermos de siete lados. En la parte posterior tampoco hay osteodermos cuadrados, disminuyen de tamaño y van perdiendo la rugosidad, son más planos y presentan perforaciones radiales con forámenes más grandes alrededor de la parte central. Hacia el borde posterior los osteodermos son más irregulares, algunos son cuadrados y tienen una protuberancia central, es decir adquieren un aspecto similar a los de disposición más anterior.

De *Propanochthus bullifer*, del Plioceno de la provincia de Córdoba, Argentina, se conocen pocos restos de la parte posterior de la coraza, pero que resultan suficientes para caracterizar a la especie. A mediados del siglo pasado fueron confundidos con *Nopachtus coagmentatus*. Los osteodermos de *P. bullifer* son grandes con una gran figura central rodeada de hasta cinco filas de figuras periféricas hexagonales o pentagonales pequeñas. La figura central es plana, pero hacia atrás se va transformando en convexa, llegando a formas muy abultadas en las filas cercanas a la abertura caudal, como en *Nopachtus cabrerai*. Los osteodermos del borde posterior tienen la figura central desplazada hacia atrás (formando el borde) con hasta siete filas de figuras pequeñas por delante.

Nopachtus coagmentatus y *N. cabrerai* son gliptodontes algo más grandes y con una coraza más redondeada que *Stromaphorus*, y cuya zona lateral anterior se prolonga hacia delante, a modo de protección de la cabeza, similar a la de *Neosclerocalyptus*. La parte anterior de la coraza es más baja, la parte dorsal es globosa y la posterior algo achatada, de modo que el aspecto general se asemeja a la silueta de un huevo. Los osteodermos de *Nopachtus* también son hexagonales, con una figura central algo convexa (pero menos que en *Stromaphorus*) y está rodeada de dos filas de figuras periféricas. La primera fila tiene entre 9 y 12 figuritas y la segunda, no siempre completa, tiene hasta 21. Los osteodermos de la parte posterior de la coraza tienen las figuras centrales mucho más elevadas, lo cual está más acentuado en *N. cabrerai* puesto que adquieren el aspecto de globos o ampollas prominentes. En *Nopachtus coagmentatus* las figuras centrales son planas. La región antero ventral de esta especie presenta una zona inferior de osteodermos cuadrados y con una articulación muy flexible que, en algunas de sus filas, desa-

rrollan una articulación móvil compuesta por una prolongación anterior biselada que articula por debajo del siguiente osteodermo como en los Propalaehoplophorini. Los pocos bordes completos que se conocen se componen de osteodermos con la figura central de mayor tamaño, algo globosa y con las figuras periféricas sólo en la parte dorsal muy reducidas o formando un borde a modo de un cordón.

La coraza dorsal de *Cranithlastus xibiensis*, un gliptodonte de mediano tamaño del mioceno de Jujuy, Argentina, es parecida a la de *Nopachtus coagmentatus*, su contorno es ligeramente achatado dorsalmente, con el borde interior casi recto y la abertura posterior algo mayor que la anterior. Los osteodermos están alineados en unas 38 filas transversales paralelas. Son muy parecidos en toda la coraza, aunque su forma varía de hexagonales, principalmente en la mitad dorsal anterior, a pentagonales y cuadrados. Tienen la superficie externa lisa y chata, con una figura central circular grande rodeada de una primera hilera completa de entre 13 y 17 figuras periféricas y de una segunda hilera incompleta. Esta segunda fila pierde las figuras ubicadas en posición dorsal y ventral. Los osteodermos de los bordes apenas están diferenciados por su forma más rectangular y la figura central ovalada. En la región antero ventral de la coraza, los osteodermos se caracterizan por adquirir una forma más cuadrada y por desarrollar unas cinco o seis filas transversales con uniones más débiles. Esas filas se anquilosan más fuertemente hacia la zona dorsal, adquiriendo progresivamente la forma hexagonal como en el resto de la coraza.

Posiblemente los gliptodontes con una silueta más peculiar, y fácilmente reconocible, sean *Eosclerocalyptus* y *Neosclerocalyptus* ambos de tamaño pequeño a mediano. Por ejemplo, la coraza dorsal de *Neosclerocalyptus ornatus*, del Pleistoceno, es de forma casi cilíndrica, alargada y con el dorso plano en lugar del típicamente abovedado de *Glyptodon*, *Panochthus* o *Doedicurus*. La abertura caudal, sin protecciones accesorias, se extiende hacia abajo rodeando cercanamente a los primeros anillos de la cola. Por su parte, la abertura cefálica es más amplia y se dispone hacia adentro, debido a que el sector antero lateral de la coraza se proyecta hacia adelante, a modo de faldones o alas que protegen a los laterales del cuello. *Eosclerocalyptus lineatus*, del Plioceno, tenía una coraza más ancha y algo más corta que la de *N. ornatus*, del cual también se diferenciaba claramente porque el perfil dorsal era más convexo. Su abertura o escotadura caudal era elevada y los bordes antero laterales no se prolongaba hacia adelante como en *N. ornatus*.

Los osteodermos de estos gliptodontes son delgados, con un patrón en roseta y con surcos finos y poco profundos. Los de *Eosclerocalyptus lineatus* son muy variables en los distintos sectores de la coraza, presentan una figura central grande y rodeada por una hilera de 10-12 figuras periféricas pentagonales, con los surcos bien marcados. Hacia los laterales los osteodermos se alargan y

las figuras periféricas del borde anterior adquieren mayor tamaño que las del borde posterior. Alrededor de la abertura cefálica, como en *Neosclerocalyptus*, los osteodermos son pentagonales o hexagonales, más pequeños y con menos figuras periféricas (hasta 9). Hacia adelante y hacia los lados las corazas de esta especie tienen osteodermos más pequeños con una figura central bien demarcada y las periféricas desaparecen en la parte más anterior, desarrollan forámenes grandes alrededor de la figura central.

Los osteodermos de *Neosclerocalyptus pseudornatus* y *N. ornatus* también son delgados, lisos, pentagonales o hexagonales con una figura central grande algo cóncava y rodeada de una fila de 7 a 10 figuras periféricas en la parte anterior de la coraza y hasta 14 en la posterior. Como en los osteodermos de *Eosclerocalyptus* los surcos son poco profundos. Hacia los costados de la coraza, en la zona de las proyecciones laterales, los osteodermos de estas especies adquieren una forma más rectangular, con una figura central grande y las periféricas más pequeñas que en la zona dorsal. Los osteodermos cercanos a la abertura caudal, de algunos especímenes, tienen filas accesorias de figuras periféricas.

Hoplophorus euphractus es un gliptodonte del Pleistoceno de Brasil de tamaño mediano, más grande que las especies de *Neosclerocalyptus* y más pequeño que *Glyptodon reticulatus*. Los osteodermos de la coraza dorsal de *H. euphractus* se disponen en filas transversales de un modo más claro en la parte lateral que en la dorsal. Se parecen a los de *Neosclerocalyptus*, son delgados y de forma hexagonal o pentagonal, en la parte dorsal tienden a ser más redondeados y en los laterales son más rectangulares. Tienen una gran figura central cóncava o plana rodeada de una fila de figuras periféricas (entre 9 y 12) demarcadas por surcos poco profundos. Algunos osteodermos pueden tener dos filas de figuras periféricas. La superficie externa es más rugosa y perforada que la de *Neosclerocalyptus*. Los osteodermos más cercanos al borde adquieren una forma cuadrada con la figura central más grande.

En algunos linajes del Mioceno tardío, Plioceno, Pleistoceno y Holoceno evolucionaron corazas con osteodermos que carecen del patrón en roseta, pero sin relación con los ancestrales glyptatelinos. De hecho, estos linajes, como *Doedicurus*, *Eleutherocercus* y *Plaxhaplous*, son formas derivadas de ancestros con patrón en roseta.

Las corazas de los Doedicurini *Eleutherocercus antiquus* y *E. solidus* presentan morfologías de claras afinidades con *Doedicurus clavicaudatus*.

Los osteodermos de *Eleutherocercus solidus*, del Mioceno de la provincia de Catamarca, Argentina, son hexagonales y con la superficie externa más rugosa que en *D. clavicaudatus*. Presentan perforaciones más pequeñas y numerosas que las de esa especie, y se distribuyen de modo irregular en toda la superficie.

La mayoría de esas perforaciones no atraviesan totalmente el espesor del osteodermo. En algunas partes de la coraza de *E. solidus* la fusión entre los osteodermos es tan fuerte que no se puede ver el límite entre ellos, lo cual también está dificultado por la ausencia de ornamentación y la distribución aleatoria de las perforaciones. En la zona marginal de la coraza los osteodermos adquieren más volumen y formas irregulares de aspecto fibroso.

Los osteodermos de *Eleutherocercus antiquus*, del Plioceno de la región Pampeana, tiene menos forámenes pequeños que *E. solidus* y una tendencia a concentrar forámenes más grandes hacia el centro, lo que lo asemeja a *D. clavicaudatus*. Como en la especie anterior no todas las perforaciones atraviesan totalmente al osteodermo. En la coraza de *E. antiquus* se aprecia que en la región antero lateral los osteodermos adquieren una forma rectangular, pero son hexagonales en la región dorsal y pélvica. En la parte posterior de la coraza se presenta una región de osteodermos modificados formando un pequeño domo que estaría vinculado con un sistema glandular, como ocurre en *Plaxhaplous* sp. En ese domo los osteodermos están muy fusionados y aumentan la cantidad y el tamaño de los forámenes, desarrollando una conformación fibrosa diferente al resto de la coraza. Así, la coraza adquiere un aspecto muy peculiar debido a que es globosa hasta el segundo tercio posterior y luego se levanta formando esa protuberancia. En ese tercio posterior, además, las filas de osteodermos adquieren progresivamente una forma más convexa generando bandas transversales onduladas, similares a las de *Stromaphorus*.

La coraza dorsal del doedicurino *Plaxhaplous* sp. es más baja que la de *D. clavicaudatus* y sin la protuberancia o "joroba" dorsal, su forma tiene un aspecto más alargado y menos globoso que la mayoría de los gliptodontes. Un ejemplar de *Plaxhaplous* que habitó durante el Pleistoceno inferior, en el actual territorio de Uruguay, presenta una elevación en la región pélvica de la coraza en cuyo interior posiblemente se haya alojado una glándula como las de algunos armadillos actuales. Los osteodermos de estos grandes gliptodontes se disponen en filas transversales, son grandes, tienen la superficie externa lisa, con numerosas perforaciones (más que en *D. clavicaudatus*) de tamaños variables y distribuidos irregularmente, de las cuales pocas atraviesan totalmente hasta la parte interna. En la parte posterior de la coraza los osteodermos son cuadrados o pentagonales, las perforaciones se distribuyen de modo irregular y varían desde siete hasta treinta unidades. En la parte más dorsal y lateral los osteodermos son más rectangulares, tienen una muy pequeña protuberancia y los forámenes también son numerosos. En la parte medio-dorsal son más cuadrados, muy rugosos, con perforaciones y con una protuberancia de hasta unos 6 milímetros que va disminuyendo su tamaño hacia la parte anterior del cuerpo.

Según como lo describió Ameghino (1889):

> *Las placas son fuertemente soldadas entre sí por suturas fijas muy fuertes, y dispuestas en fajas transversales. La línea de sutura de cada faja transversal con la que le sigue hácia atrás forma en la superficie externa una ancha y profunda depresión transversal, de fondo cóncavo, que corresponde á una prominencia de la superficie interna. Estas depresiones* ó *canales transversales debían dar á la coraza un aspecto raro, sumamente distinto del que presentan los demás gliptodontes…*

Doedicurus clavicaudatus, el gran gliptodonte del Pleistoceno, contaba con una coraza dorsal con una gran protuberancia parecida a la de *Panochthus tuberculatus*, pero más grande. Según Ameghino (1889) la coraza de *D. clavicaudatus*:

> *… es corta, sumamente gruesa en el medio, casi esférica como la del* Glyptodon*, y sumamente alta, con una elevación* ó *joroba que asciende bruscamente hacia atrás encima de la rejion sacro-lumbar, como en el* Panochthus *pero de una manera todavía mucho mas pronunciada, lo que dá á la coraza una forma completamente especial.*

La protuberancia de la coraza de *Doedicurus clavicaudatus* plantea los mismos interrogantes anatómico funcionales que en el caso de *Panochthus tuberculatus*, en tanto que el espacio libre entre las vértebras y la coraza sería de unos 25 centímetros. Esta característica tan peculiar, junto a la morfología del tubo caudal y su enorme tamaño, le daba a esta especie un aspecto inconfundible entre los gliptodontes pampeanos.

Los osteodermos de *D. clavicaudatus* son pentagonales y hexagonales, pero tienen una forma bien distintiva en tanto que carecen de surcos, en consecuencia, no hay figuras demarcadas por lo que no se forma la ornamentación. Las superficies externas e internas de sus osteodermos son lisas. La parte exterior presenta perforaciones de diverso tamaño que se concentran hacia el centro y su cantidad es variable (entre 3 y 5) según la región de la coraza. Estos forámenes se prolongan en canales que atraviesan el osteodermo en todo su espesor y algunos se unen antes de llegar a la superficie interna, por ello son más numerosos en la parte externa. El espesor y tamaño de estas estructuras también varía según el área de la coraza, son más pequeñas y delgadas hacia los bordes y aumentan de tamaño y grosor hacia el dorso. Los osteodermos están mejor soldados entre sí en la región pélvica, donde adquieren su mayor tamaño con espesores de hasta 7 centímetros.

Ameghino (1889) interpretó que:

> *La coraza del género* Doedicurus*, no formaba la superficie externa del animal como en los demás géneros, sino que estaba implantada en el espesor del cutis, y encima de este, se extendía una segunda coraza externa, de naturaleza córnea, que formaba al exterior una superficie áspera por una multitud de pequeños tubérculos… los grandes agujeros que perforan la coraza ósea estaban destinados á dar pasage á los vasos sanguíneos destinados á nutrir este tejido externo y á renovar continuamente la cubierta córnea que lo envolvía formada por los tubérculos mencionados.*

Los gliptodontinos (del linaje de *Glyptodon*) han evolucionado hacia corazas cuyos osteodermos son progresivamente más rugosos en la parte externa, con las superficies de las suturas más complejas y con una tendencia a ser más gruesos.

La coraza del gliptodontino *Boreostemma acostae*, del Mioceno de Colombia, es regularmente convexa y con 29 filas de osteodermos. Los de la parte dorsal son más grandes, hexagonales y tienen una fila de hasta 11 figuras periféricas que rodean a una figura central muy desarrollada. Este gliptodonte presenta un patrón ancestral en los osteodermos ubicados en la parte más anterior, en la más posterior y en los flancos de la coraza. En esas regiones la figura central se desplaza hacia atrás de modo que desaparecen las figuras periféricas posteriores. Hacia los bordes el tamaño de esas figuras laterales disminuye progresivamente hasta que desaparecen en la parte más cercana al borde. En la parte lateral anterior se disponen osteodermos pentagonales y más pequeños, con la figura central rodeada de tres o cuatro figuras periféricas. En el margen de los bordes laterales las figuras centrales son de gran tamaño, pero sin formar estructuras cónicas. Los osteodermos de este género difieren de los restantes integrantes de la subfamilia, debido a que son menos rugosos, con surcos poco profundos en forma de V y porque mantienen un patrón en roseta que se asemeja a los osteodermos de algunos Propalaehoplophorini.

Andinoglyptodon mollohuancai es un gliptodontino del Plioceno temprano-medio del altiplano Andino peruano de talla mediana similar a la de *Boreostemma acostae*, dado a conocer por el paleontólogo peruano Rodolfo Salas- Gismondi y un equipo de trabajo de Perú (Universidad Peruana Cayetano Heredia, Museo de Historia Natural de Lima, Ministerio de Cultura), España (Universidad de Salamanca), Estados Unidos (American Museum of Natural History, University of Florida, California Institute of Technology) y Argentina (Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales de la Universidad

Nacional de Cuyo y CONICET). La coraza es algo más grande que la de *Boreostemma acostae* y más grácil que las de *Glyptodon* y *Glyptotherium*. Los osteodermos son más delgados y pequeños que esos dos géneros pero de morfología muy parecida. La superficie externa de los osteodermos es puntiforme, con figura central grande y rodeada de una fila de 6 a 10 figuras periféricas. Los surcos tienen forma de U en sección transversal. Los forámenes de los folículos pilosos se disponen en casi todas las intersecciones de los surcos radiales y central.

La forma de los osteodermos de *A. mollohuancai* varía desde cuadrangular en las regiones anterior y lateral, hasta hexagonal en las áreas dorsal y posterior. Los surcos son más profundos en los osteodermos póstero dorsales, los cuales están fusionados, que en los anteriores y laterales con suturas más laxas. Las figuras periféricas de los osteodermos póstero dorsales se comparten entre los osteodermos vecinos y sus figuras centrales tienen una concavidad. Los osteodermos de los bordes lateral y posterior tienen una superficie que varía de plana a ligeramente convexa con una figura central agrandada. Esta condición es diferente a la presencia de las protuberancias cónicas de las corazas de *Glyptodon* y *Glyptotherium*.

Glyptodon reticulatus, del Pleistoceno tardío del cono sur de América, presenta una coraza abovedada de modo regular, resultando en una forma simétrica …*menos alargada y mucho mas globulosa hácia el centro, afectando una forma mucho mas esférica* (F. Ameghino, 1889). La abertura posterior es del doble de tamaño que la abertura anterior. La de *Glyptodon munizi* (Pleistoceno medio) se caracteriza por ser más alargada, más baja y tener una gran abertura posterior que forma un borde que se levanta levemente a modo de una escotadura. En este aspecto es algo similar a la coraza de *Glyptotherium cylindricum* (Plioceno-Pleistoceno), pero se diferencian claramente porque *G. munizi* tiene la abertura anterior muy reducida y rodeada por varias filas de osteodermos modificados y de mayor tamaño. Además, la abertura posterior de *G. cylindricum* es mucho más amplia que la de cualquier especie de *Glyptodon*.

Los osteodermos de la coraza de las especies de *Glyptodon* se caracterizan por ser hexagonales, muy gruesos (de más de 5 centímetros) y tienen la típica forma en roseta, con una figura central y surcos profundos de sección en forma de U que delimitan a una fila de figuras periféricas (en general 5 ó 6, aunque pueden llegar hasta 11). Pero esta ornamentación es variable. En la parte dorsal de la coraza de *G. reticulatus* el tamaño de la figura central es similar al de las figuras periféricas, de modo que se dificulta reconocer el límite entre osteodermos individuales. A esto último contribuye que algunas figuras periféricas conforman una figura completa con las del osteodermo adyacente, conformando un patrón "reticular", como el de las especies de *Panochthus*. A través de las filas, la figura central aumenta progresivamente de tamaño en la

zona lateral hasta que, hacia el borde, adquiere una forma cónica y desaparecen las figuras periféricas. Los osteodermos pueden tener una forma pentagonal o cuadrada en la zona donde confluyen los bordes laterales y las aberturas.

G. munizi tiene los osteodermos muy rugosos como *G. reticulatus*, pero más pequeños, con la figura central muy cóncava o con una perforación grande. Los forámenes de los osteodermos de *G. reticulatus* pueden estar en la intersección de los surcos centrales y radiales. Los que tienen estas perforaciones son más frecuentes y más grandes en la región póstero dorsal, mientras que casi no se presentan en la región anterolateral.

Una adaptación extraordinaria se puede observar en los bordes de la coraza de los gliptodontes del Pleistoceno *Glyptodon munizi* y *Glyptodon reticulatus*. Como se señaló, los osteodermos de las dos o tres primeras filas del borde forman una protuberancia cónica, las cuales son más grandes sobre el borde de la abertura anterior de la coraza. La articulación entre ellos y los del resto de la coraza es débil por lo que habitualmente se pierden durante los procesos de enterramiento del animal. Estas figuras centrales cónicas estarían recubiertas por algún tejido córneo, de modo que se proyectaban más hacia afuera con una punta larga y aguda. Es posible que la presión de los nuevos depredadores del Pleistoceno, como cánidos, félidos y úrsidos, haya influido en procesos evolutivos que favorecieron la selección de este fenotipo de gliptodontes. La consecuencia fue la herencia más frecuente de estos peculiares osteodermos que actúan a modo de una estructura de protección de las zonas más expuestas (el cuello y el vientre).

La coraza dorsal de *Glyptodon jatunkhirkhi*, del Pleistoceno de Bolivia, presenta una variabilidad notable y con muchas similitudes con las especies de *Glyptotherium*. Su tamaño es más corto y alto que la de *G. munizi*, pero tan larga como la coraza de *G. reticulatus*. Tiene un contorno similar al de las especies de *Glyptotherium*, con su parte anterior convexa y algo truncada y con la posterior más cóncava. La abertura anterior está delimitada por osteodermos de superficie chata con figuras periféricas pequeñas o ausentes, diferenciándose de las filas marginales de osteodermos cónicos de *G. munizi* y *G. reticulatus*. Las filas del borde lateral de la coraza de *G. jatunkhirkhi* tienen una conformación similar a los de la abertura anterior. Los osteodermos de la parte más dorsal tienen un patrón típico en roseta, con una figura central plana o ligeramente cóncava rodeada de una sola fila de 7 a 10 figuras periféricas más pequeñas. Puede presentar figuras accesorias en distintas partes de la coraza. Los osteodermos de la parte lateral y ventral de la coraza tienden a una forma cuadrada con una figura central alta y sin figuras periféricas. Mientras que en la región póstero lateral se desarrollan hasta 8 de esas figuras. La abertura caudal de esta especie es sub triangular y muy amplia, más que en *G. munizi* y *G. reticulatus* parecida a la de

Glyptotherium cylindricum, y con osteodermos marginales redondeados, pero sin formar conos como en las otras especies de *Glyptodon*.

Los osteodermos de las especies de *Glyptotherium*, distribuidas desde el sur de América del Norte hasta la parte meridional de América del Sur, son muy parecidos a los de *Glyptodon*, pero presentan algunas diferencias. Los surcos centrales y radiales de *Glyptotherium* son menos profundos (hasta 2,4 mm) que las especies de *Glyptodon* (hasta 6 mm) y el patrón en roseta siempre se compone de una figura central grande y una fila de figuras periféricas pequeñas. En cambio en las especies de *Glyptodon*, como se expresa más arriba, este carácter es muy variable según el área de la coraza considerada.

Escudete cefálico

La cabeza está igualmente protejida por un escudo óseo que cubría su parte superior desde el vértice hasta cerca de la nariz, formado por placas de formas distintas según los géneros...
F. Ameghino, 1889.

El escudete cefálico que recubre la parte superior de la cabeza de los gliptodontes es una estructura ósea del mismo origen dérmico que la coraza dorsal. Esta protección copia la forma de la zona superior del cráneo y no invade a la parte lateral, de modo que en la mayoría de las especies se trata de una coraza casi plana. Sólo en algunos gliptodontes el escudete cefálico es convexo, como el de *Panochthus tuberculatus,* el de *Eucinepeltus petesatus* o el de las especies de *Neosclerocalyptus* debido a la forma abovedada del cráneo de esas especies.

Los osteodermos de esta protección de la cabeza son muy variables entre cada gliptodonte, en general, son parecidos a los de la coraza dorsal. Este escudo no era totalmente eficiente como protección contra los depredadores, sobre todo en las especies más antiguas que tenían un cráneo alargado y en los individuos juveniles que poseían osteodermos menos osificados. Por ejemplo, un ejemplar de *Glyptotherium texanum* tiene dos orificios en la parte superior del cráneo producidos por los dientes de algún carnívoro de gran tamaño que atravesó el escudete cefálico hasta llegar al cerebro y seguramente le causó la muerte.

Según Scott (1903) uno de los rasgos más resaltantes de las especies de *Propalaehoplophorus*, del Mioceno inferior de Argentina, es su coraza del cráneo. Los osteodermos del escudete cefálico de estos gliptodontes basales, que no habrían sido más que 29, están bien individualizados debido a las fusiones débiles entre ellos. En la parte posterior, se agrupan en tres bandas transversales, en la parte anterior hay nueve o diez osteodermos más pequeños dispuestos en

filas longitudinales. Mientras que a la altura de cada ojo hay una fila de cuatro pequeños osteodermos. Su forma es similar a los osteodermos de la coraza dorsal, tienen una figura central grande y algo convexa, rodeada de varias figuras periféricas más pequeñas. Los surcos centrales y radiales son poco profundos y tienen forámenes pilíferos más grandes que los de la coraza dorsal.

Durante el Mioceno las especies de *Propalaehoplophorus* convivieron con las de *Cochlops* en la provincia de Santa Cruz, Argentina. La coraza del cráneo de *Cochlops muricatus* es parecida a la del anterior, pero con osteodermos más pequeños. Éstos se ordenan en dos filas transversas de cuatro unidades en la parte posterior, cuyos dos osteodermos centrales son de mayor tamaño. A estas filas les sigue una banda transversal de cinco osteodermos, de los cuales los dos del margen son muy chicos. La parte anterior del escudete es muy pequeña, con unos nueve osteodermos, uno central alargado y asimétrico y rodeado de otros de menor tamaño. Como en *Propalaehoplophorus australis* hay una fila de cuatro osteodermos muy pequeños rodeando a cada órbita ocular, los surcos son poco profundos pero la superficie es más rugosa. A diferencia de los gliptodontes derivados, que tienen un rostro truncado debido al poco desarrollo de los nasales, el escudete cefálico de *Propalaehoplophorus* y de *Cochlops* no cubre totalmente la cabeza, quedando desprotegida la parte anterior del hocico.

Eucinepeltus es un género de gliptodonte que también convivió con los dos anteriores, pero se diferencia por su mayor tamaño y por las características propias de su escudete cefálico. Éste es grueso, convexo, con los osteodermos fuertemente fusionados y con el desarrollo de un borde en relieve grueso bien evidente y con numerosas perforaciones pilíferas. La protección del cráneo de *Eucinepeltus* se compone de pocos osteodermos, entre once y quince según las especies. La superficie externa es lisa, granular o rugosa y sin surcos, por lo que carece de ornamentación. Pero tienen una pequeña protuberancia en el centro que, en algunos casos, puede alcanzar a formar un pequeño cono. Los osteodermos son grandes en comparación con escudetes cefálicos de otras especies. El escudete de *E. petesatus* tiene una forma oval con once osteodermos dispuestos del siguiente modo: una fila transversa anterior de dos osteodermos pequeños, una segunda fila de tres osteodermos medianos (el del medio de mayor tamaño), una tercera fila de cuatro con los dos centrales más grandes y una última fila de dos osteodermos muy pequeños. Estos últimos están fusionados a los dos centrales de la fila anterior sin las suturas prominentes del resto del escudete cefálico. Esta característica le hizo pensar a Ameghino que en realidad se trataba de una extensión de los osteodermos centrales de la tercera fila. Mientras que el escudete de *E. complicatus* tiene un aspecto más alargado y triangular, también con once osteodermos dispuestos en cuatro filas del mismo modo que la especie anterior.



Figura 2-113. Escudo cefálico de *Eucinepeltus petesatus* (holotipo, MACN A 4758). Mioceno temprano, provincia de Santa Cruz, Argentina. Escala= 10 cm.

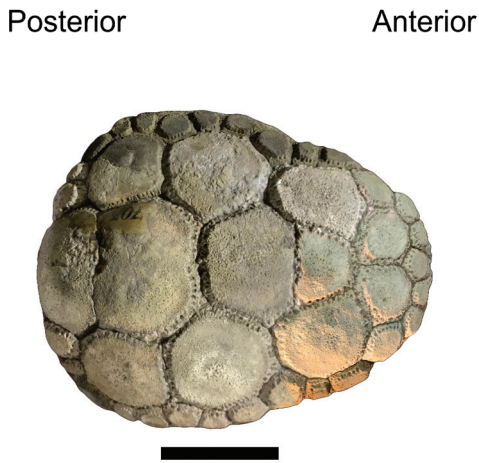


Figura 2-114. Escudo cefálico de *Eosclerocalyptus proximus* (CC 703). Mioceno tardío - Plioceno temprano, provincia de Catamarca, Argentina. Escala= 5 cm. Foto: Silvia Elena Cornero.



Figura 2-115. Escudo cefálico y cráneo de *Stromaphorus ameghini*, Plioceno, provincia de Santiago del Estero, Argentina. Escala= 10 cm. Foto: Carlos Luna.

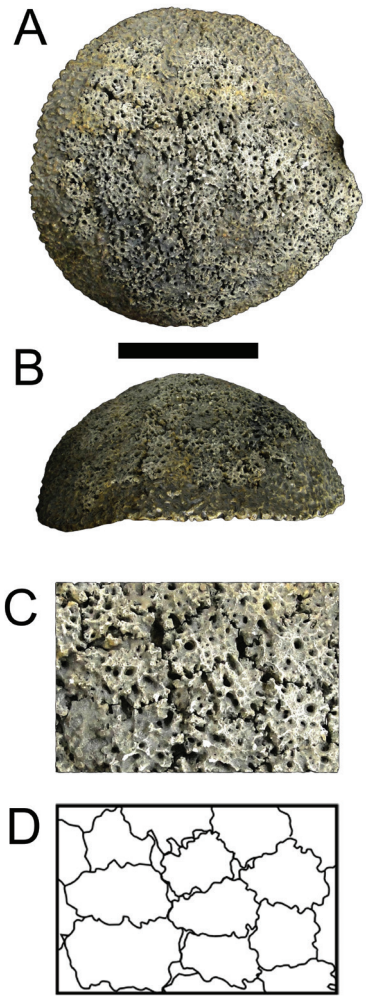


Figura 2-116. Escudo cefálico de *Doedicurus clavicaudatus* (MACN PV 2762). Pleistoceno, Argentina. A, Vista dorsal. B, Vista lateral. C - D, Detalle de los osteodermos y esquema de las suturas. Escala= 10 cm. Foto: Alfredo Zurita.

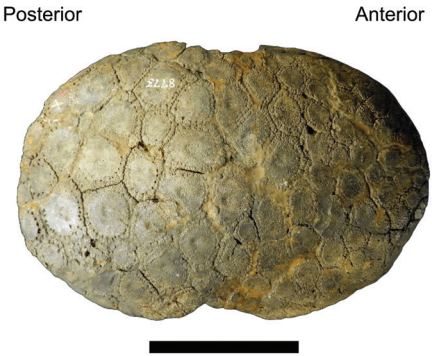


Figura 2-117. Escudo cefálico de *Neosclerocalyptus pseudornatus* (MACN 8773). Pleistoceno inferior, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm.



Figura 2-118. Cráneo de *Neosclerocalyptus gouldi* (Holotipo, MCA 2010), Pleistoceno medio, provincia de Buenos Aires, Argentina. Se aprecia cómo el escudo cefálico envuelve al techo del cráneo. Escala= 10 cm. Foto: Agustín Martinelli.

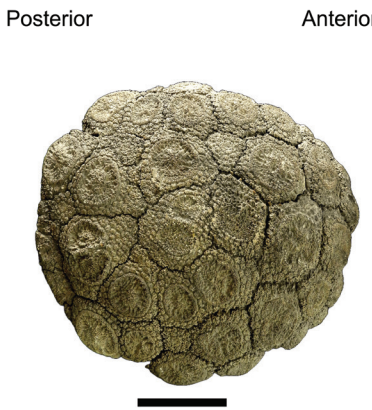


Figura 2-119. Escudo cefálico de *Panochthus tuberculatus* (MLP 16-38). Pleistoceno tardío, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm.

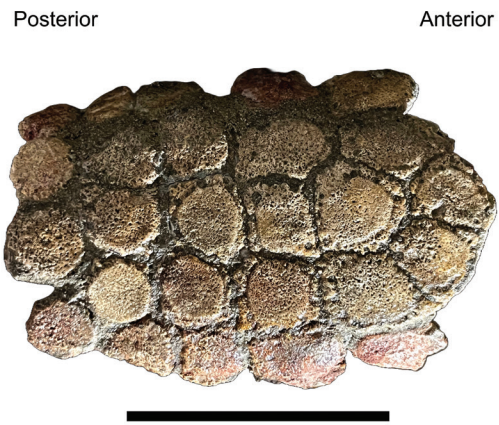


Figura 2-120. Escudo cefálico de *Boreostemma acostae* (CAL-896). Mioceno medio, Departamento de Huila, Colombia. Escala= 5 cm. Foto: Arley J. Gómez-Cruz.



Figura 2-121. Escudo cefálico incompleto de *Glyptodon munizi* (GCF 10). Pleistoceno medio, San Pedro, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm.

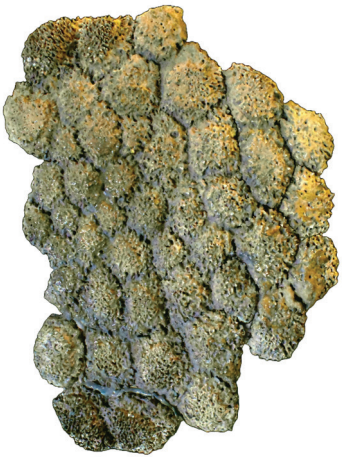


Figura 2-122. Escudo cefálico incompleto de *Glyptodon reticulatus* (MCA 2015). Pleistoceno tardío, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm. Foto: Agustín Martinelli.

El escudete cefálico de *Paraeucinepeltus raposeirasi*, del Mioceno de la provincia de Chubut, Argentina, se conoce sólo por osteodermos aislados de tamaños diferentes. Los más grandes son pentagonales con una protuberancia cónica central y sin surcos, otros poseen una fila de forámenes y ninguno tiene el patrón en roseta.

El escudete cefálico de *Eosclerocalyptus proximus* (Mioceno tardío-Plioceno temprano de Argentina) tiene una forma semi triangular, siendo más angosto en la parte posterior. Se compone de unos cuarenta osteodermos dispuestos de modo simétrico, los más grandes se ubican hacia la parte central y hacia atrás, de hecho todo el contorno está demarcado por los más pequeños. Su forma varía de pentagonales a heptagonales, mientras que los del borde son semicirculares. A diferencia de la especie cercana evolutivamente *E. tapinocephalus*, cuyos osteodermos son lisos, los de *E. proximus* desarrollan hasta cuatro tubérculos, tienen la superficie rugosa, son convexos, sin figuras periféricas y tienen un pequeño cono en el centro. Entre cada osteodermo se desarrollan dos bordes con forámenes pilíferos.

El escudo cefálico de la especie del Plioceno *Stromaphorus ameghini* presenta una forma semicircular, la figura central de cada osteodermo es muy grande, de modo que las figuras periféricas se reducen considerablemente o desaparecen. El espacio entre estas figuras se define como un canal, con forámenes que indican las suturas inter osteodermales. Esta armadura cubre únicamente la parte superior y posterior del cráneo, que queda desprotegida en su cara anterior, caracterizada por tener un rostro alargado.

El escudete cefálico de *Pseudoplohophorus*, del Mioceno y Plioceno de Uruguay, es muy parecido al de *Eosclerocalyptus proximus*, tiene forma romboidal y se compone de unos 26 osteodermos delgados que aumentan de tamaño hacia atrás y hacia el centro de la pieza. La ornamentación es diferente a los de la de coraza dorsal, tienen una gran figura con un tubérculo bajo en la parte central, sin figuras periféricas y toda la superficie con numerosas perforaciones finas, rodeando a esta figura se presenta un surco periférico rugoso con forámenes. El osteodermo más grande se dispone en el centro de la fila posterior y sería el resultado de la fusión de cuatro unidades (presenta cuatro tubérculos), tiene dos pares de osteodermos a los costados formando una fila. A esta le sigue una fila de cinco, otra de tres y, finalmente, un osteodermo apical. Estas filas están rodeadas de osteodermos marginales muy pequeños.

Las especies de *Panochthus* tienen un escudete cefálico casi circular y abovedado, sus osteodermos tienen una figura central grande rodeada de hasta siete hileras de figuras periféricas, según la especie. El de *Panochthus tuberculatus* desarrolla el borde posterior más recto que el anterior, con unos 20 osteodermos de tamaño similar que presentan hasta cinco filas de figuras que

rodean a la figura central. El escudete de *Panochthus frenzelianus* tiene un contorno similar al anterior, sus osteodermos también son de tamaño similar, y presentan hasta dos filas de figuras periféricas. En el caso de *Panochthus intermedius* el escudete cefálico es más convexo, con osteodermos grandes formando una o dos hileras de figuras que rodean a la gran figura central.

Las corazas cefálicas de los juveniles de *Panochthus* (atribuidos a *Neuryurus*) son poco conocidos, se parecen a los del adulto. Tienen osteodermos grandes, con una figura central elevada que genera una forma convexa a la superficie externa. Esta figura central es rugosa y está rodeada de una zona también rugosa con tubérculos poco definidos.

Las especies de *Neosclerocalyptus*, los pequeños gliptodontes del Pleistoceno, tienen un escudete cefálico más ancho en los tercios anterior y posterior con una constricción media, de modo que el contorno adquiere la forma ligeramente parecida a una guitarra. A diferencia de otros gliptodontes no es plano, sino convexo longitudinalmente y tiene numerosos osteodermos (alrededor de 80) con una ornamentación en roseta similar a los osteodermos de la coraza dorsal: una figura central grande con una fila de figuras periféricas pequeñas. El tamaño de los osteodermos decrece hacia atrás y hacia los costados, los más grandes tienen una ligera concavidad central. A diferencia de otros gliptodontes, este escudete cefálico se extiende hacia delante y hacia abajo a modo de dos faldones laterales que convergen en el centro del rostro con un contorno semicircular. Estas extensiones recubren totalmente el hocico tan peculiar de *Neosclerocalyptus* caracterizado por el desarrollo extraordinario de la región nasal.

Doedicurus clavicaudatus tiene un escudete cefálico *formado por pequeñas placas, en su mayor parte sueltas sin estar unidas por suturas, de superficie irregular, y con numerosas perforaciones vasculares*. F. Ameghino 1889. Su forma es casi circular y tiene una convexidad que lo asemeja a un casco. Los osteodermos son numerosos, con perforaciones de distinto tamaño, rugosos y con formas muy variables. Las suturas son muy evidentes, posiblemente estaban unidos por algún tejido conectivo blando.

En algunos gliptodontes no se conoce el escudete cefálico, mientras que en otros su registro fósil es fragmentario, como el caso de *Paraeucinepeltus raposeirasi*.

En el gliptodontino *Boreostemma acostae*, del Mioceno medio de Colombia, el escudete cefálico se compone de 26 osteodermos de tamaños similares y de aspecto diferente de los de *Glyptodon*. Tienen una figura central muy grande y convexa, rodeado de unas rudimentarias figuras periféricas y hasta nueve forámenes bien desarrollados.

El escudete cefálico de *Glyptodon munizi*, del Pleistoceno medio de Argentina y Bolivia, es plano y está compuesto por unos 60 osteodermos anchos y

poligonales, de superficie rugosa y sin ornamentaciones. La unión entre los osteodermos es muy firme aunque el límite entre ellos es muy claro. Los del borde posterior tienen forma de cono, como los del borde de la coraza dorsal, pero la articulación con el resto de los osteodermos es débil. Mientras que el de *Glyptodon reticulatus* (del Pleistoceno tardío) tiene numerosos osteodermos poligonales e irregulares, de tamaños variables y fusionados entre sí con suturas bien visibles. La superficie dorsal es rugosa y algo convexa. Tienen una figura central elevada rodeada por un área sin figuras periféricas ni forámenes.

Estuche caudal

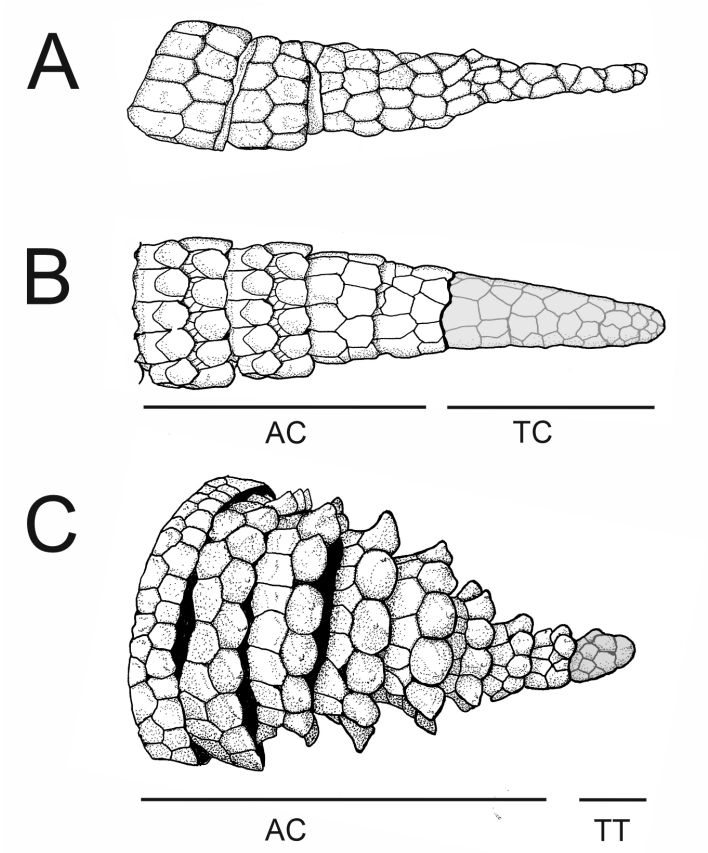


Figura 2-123. Los gliptodontes tienen tres tipos de estuches caudales. A, formado sólo con anillos que disminuyen su diámetro hacia atrás como en los armadillos (*Propalaehoplophorus* sps.). B, con anillos y un tubo caudal (Hoplophorinae, excepto *Propalaehoplophorus* sps.). C, con anillos y un tubérculo terminal (Glyptodontinae). AC: anillos caudales. TC: tubo caudal. TT: tubérculo terminal.

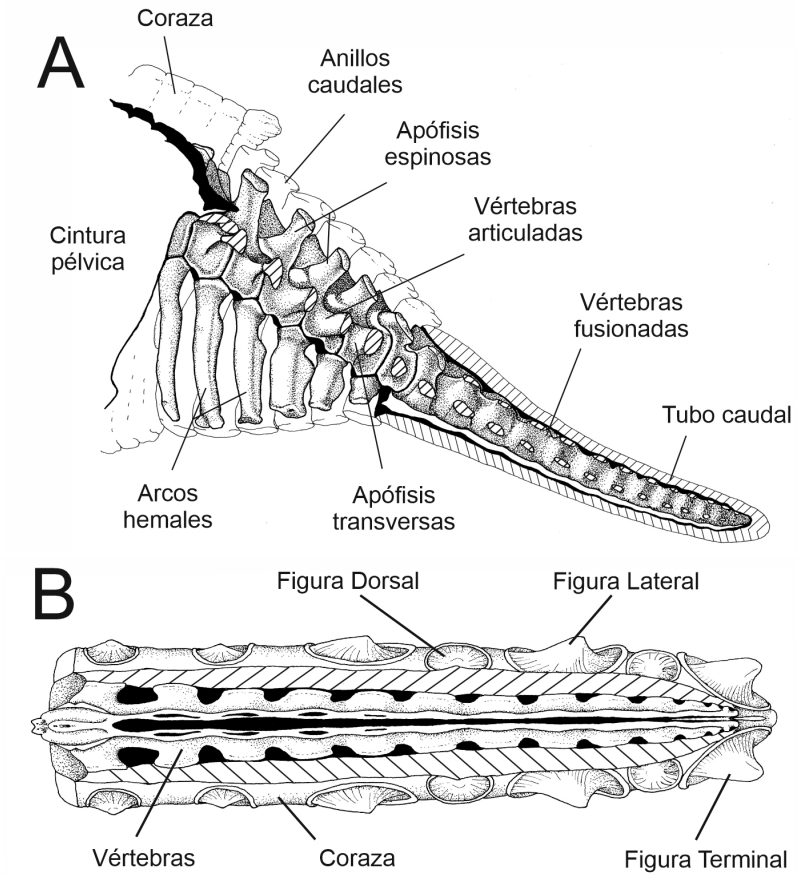


Figura 2-124. A, Estructura interna de un estuche caudal. Se aprecia el gran desarrollo de los arcos hemales, la disminución progresiva de las vértebras articuladas de la zona de los anillos caudales y el anquilosamiento vertebral dentro del tubo caudal. B, Corte esquemático de un tubo caudal de *Panochthus* sp. Se destaca la relación entre las vértebras y la coraza caudal. Basados en Burmeister 1874.



Figura 2-125. Estuche caudal de *Cochlops muricatus* (MACN A 2113). Mioceno inferior, provincia de Santa Cruz, Argentina. A, Vista dorsal. B, Vista ventral. Colectado por Carlos Ameghino 1889-1890. Escala= 10 cm.



Figura 2-126. Tubo caudal de *Palaehoplophorus meridionalis* (Holotipo MACN A 11737). Mioceno medio-tardío, provincia de Santa Cruz, Argentina. A, Vista dorsal. B, Vista lateral. Escala= 10 cm.



Figura 2-127. Tubo caudal de *Plohophorus figuratus* (MACN 7126). A, Vista dorsal. B, Vista lateral. C, Vista inferior. Escala= 10 cm.



Figura 2-128. Tubo caudal de *Pseudoplohophorus absolutus* (Holotipo, FC-DPV 595), Mioceno Superior, Arazatí, Uruguay. A, Vista lateral. B, Vista dorsal. Escala= 10 cm. Foto: A. Zurita.



Figura 2-129. Tubo caudal de *Neosclerocalyptus* sp. (MACN 8677). A, Vista dorsal. B, Vista lateral. C, Vista inferior. Escala= 10 cm.

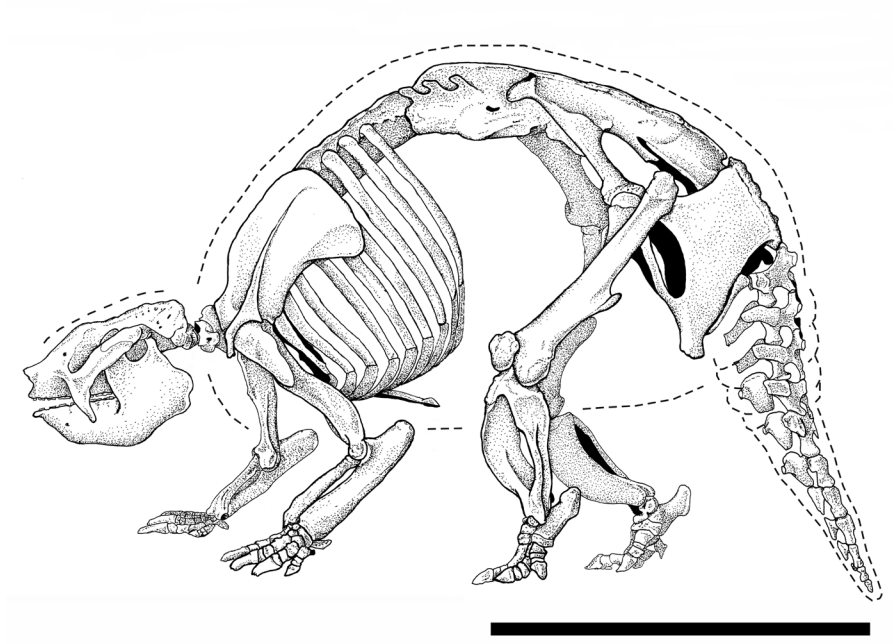


Figura 2-130. Esqueleto de *Propalaehoplophorus australis*. Basado en Scott, 1903, Lámina 22. Escala: 30 cm.



Figura 2-131. Los cuatro últimos anillos caudales de *Neosclerocalyptus* sp. (MPH-P 27). Nótese que cada anillo está conformado por dos hileras de osteodermos con áreas de articulación móviles. Pleistoceno, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm.

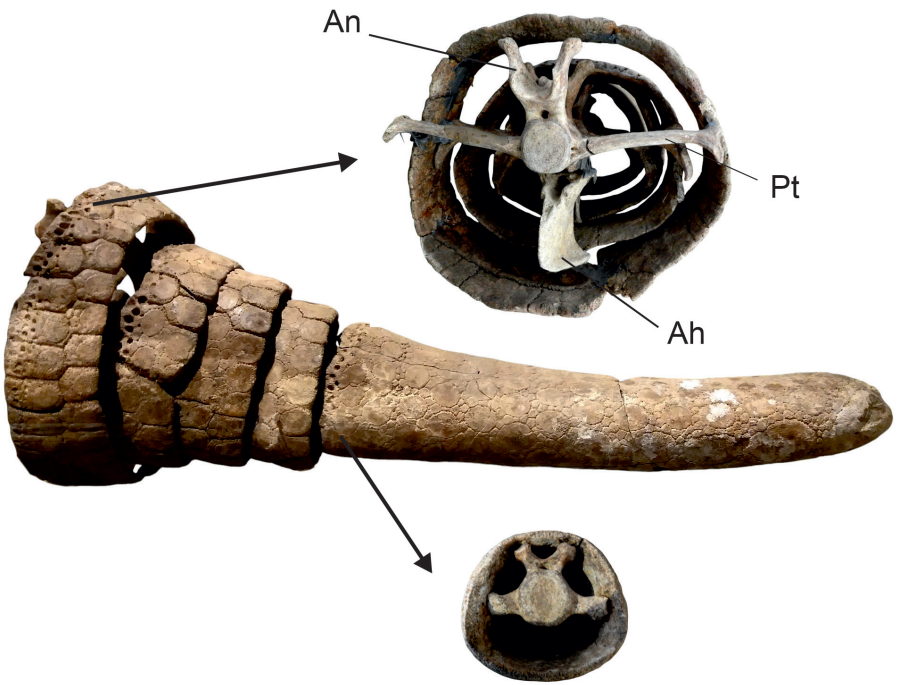


Figura 2-132. El estuche caudal de los gliptodontes del clado austral se compone de anillos y de un tubo caudal. Cada anillo rodea a una vértebra con el Arco Neural (An), el Arco Hemal (Ah) y los Procesos Transversales (Pt) bien desarrollados. Esas estructuras vertebrales se reducen considerablemente en el tubo caudal. *Neosclerocalyptus* sp. (MPH-P 27).

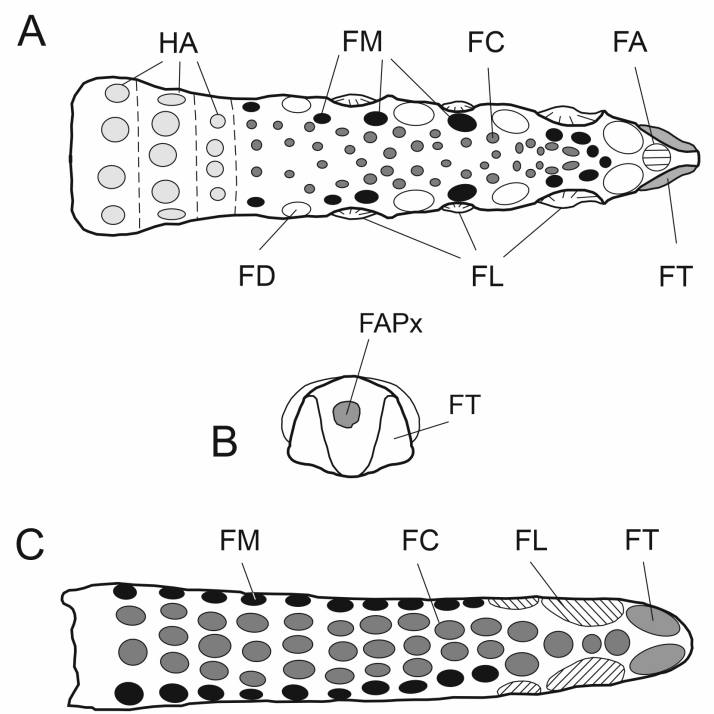


Figura 2-133. Nomenclatura de las figuras de un tubo caudal basado en Castellanos (1941). A, *Panochthus* sp., vista dorsal. B, *Panochthus* sp., vista del extremo posterior. C, *Eosclerocalyptus* sp., vista dorsal. Las figuras centrales pueden estar rodeadas por figuras periféricas.
FA, figura apical. FT, figura terminal. FL, figura lateral. FC, figura central. FM, figura marginal. FD, figura dorsal (ventralmente puede haber una figura ventral, alineada con la dorsal). HA, hilera anular. FAPx, figura apexiana.

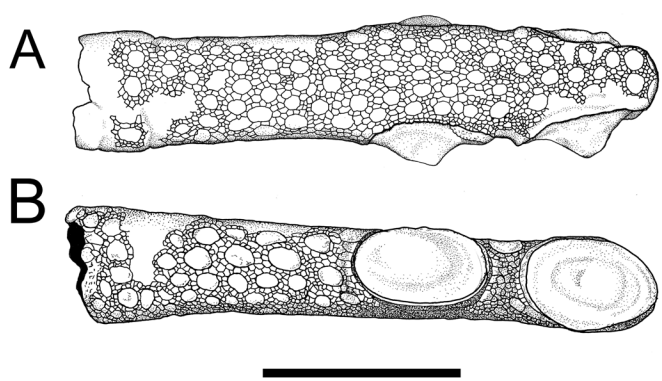


Figura 2-134. Tubo caudal de *Hoplophorus euphractus* (MHN 1005). Pleistoceno tardío, Brasil. A, Vista dorsal. B, Vista lateral. Escala= 20 cm. Basado en Porpino et al. 2010.

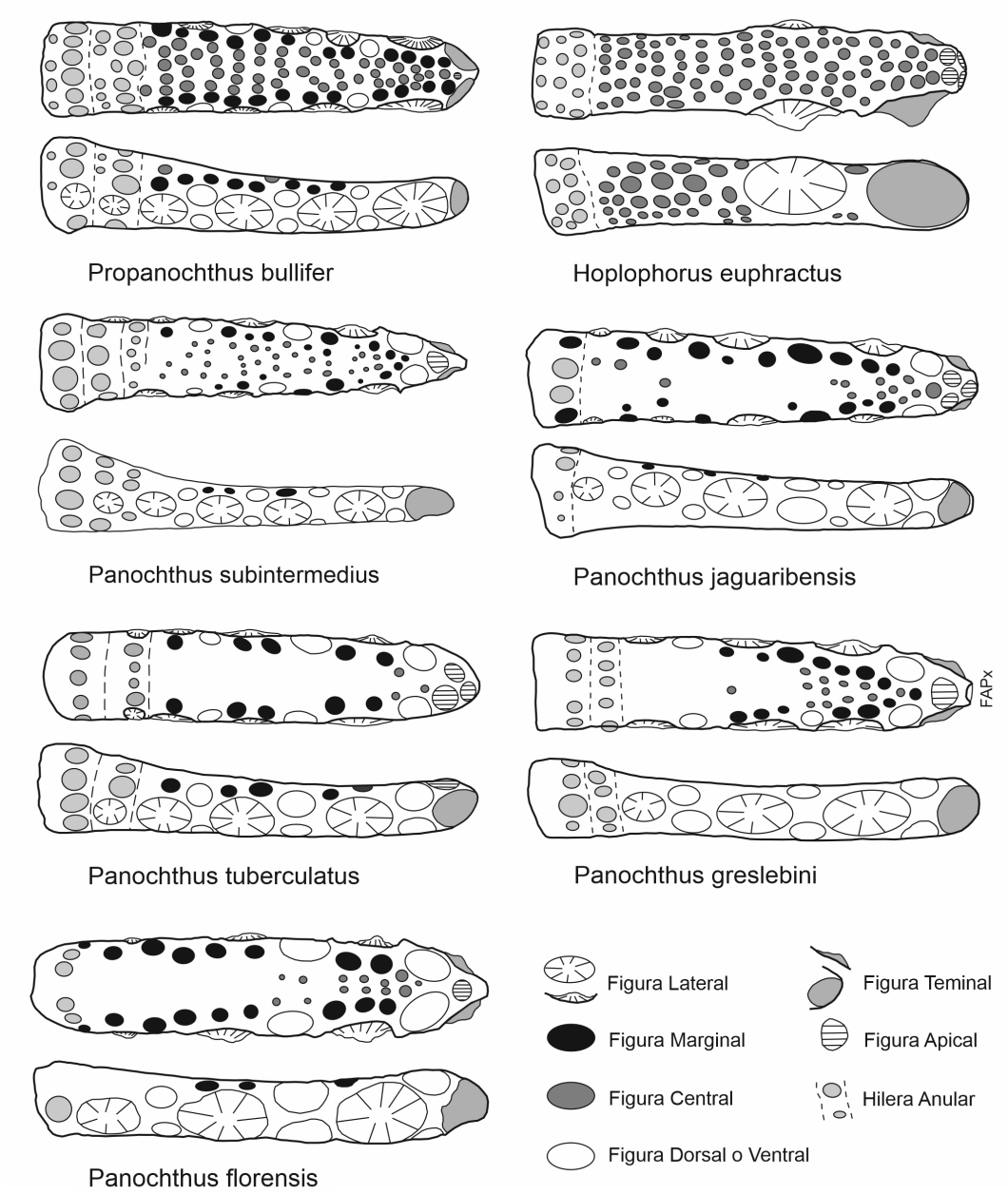


Figura 2-135. Distribución esquemática de las figuras de los tubos caudales de *Panochthus*, *Propanochthus* y *Hoplophorus*. Vistas dorsal y lateral. FAPx: Figura Apexiana. *Propanochthus bullifer*, *Panochthus tuberculatus* y *Panochthus greslebini*: Castellanos (1941). *Panochthus jaguaribensis*: Porpino et al. (2014). *Panochthus florensis*: Brambilla et al. (2020). *Hoplophorus euphractus*: Porpino et al. (2010). *Panochthus subintermedius*: vista lateral Castellanos (1941), vista dorsal foto ejemplar MACN-Pv 5130.

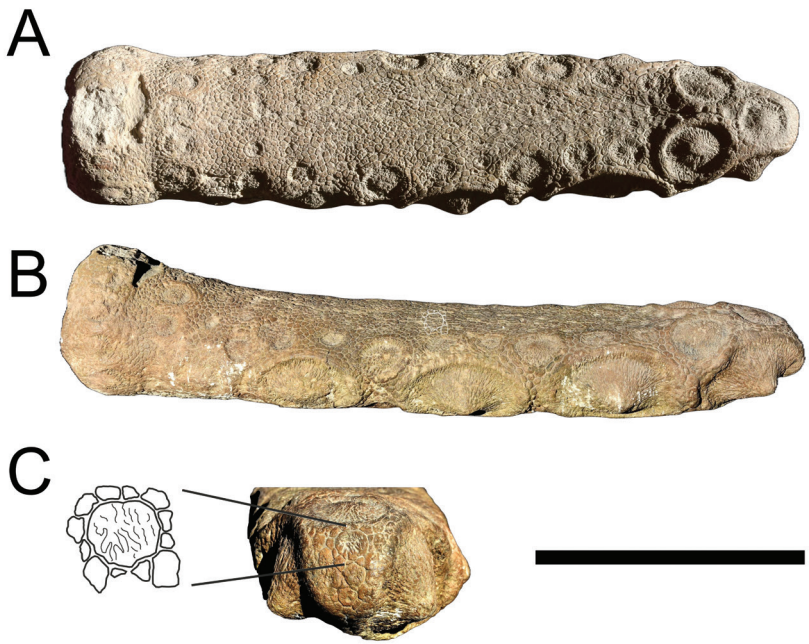


Figura 2-136. Tubo caudal de *Panochthus greslebini* (MMH-QUQ 09-03-01). Pleistoceno tardío, provincia de Buenos Aires, Argentina. A, Vista dorsal. B, Vista lateral. C, Extremo posterior (no a escala) con detalle de la figura apexiana. Escala= 25 cm. Foto: Natalia Sánchez.



Figura 2-137. Tubo caudal de *Panochthus subintermedius* (holotipo MACN Pv 5130). Pleistoceno temprano-medio, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. A, Vista dorsal. B, Vista lateral. Escala= 50 cm. Foto: Martín Zamorano.

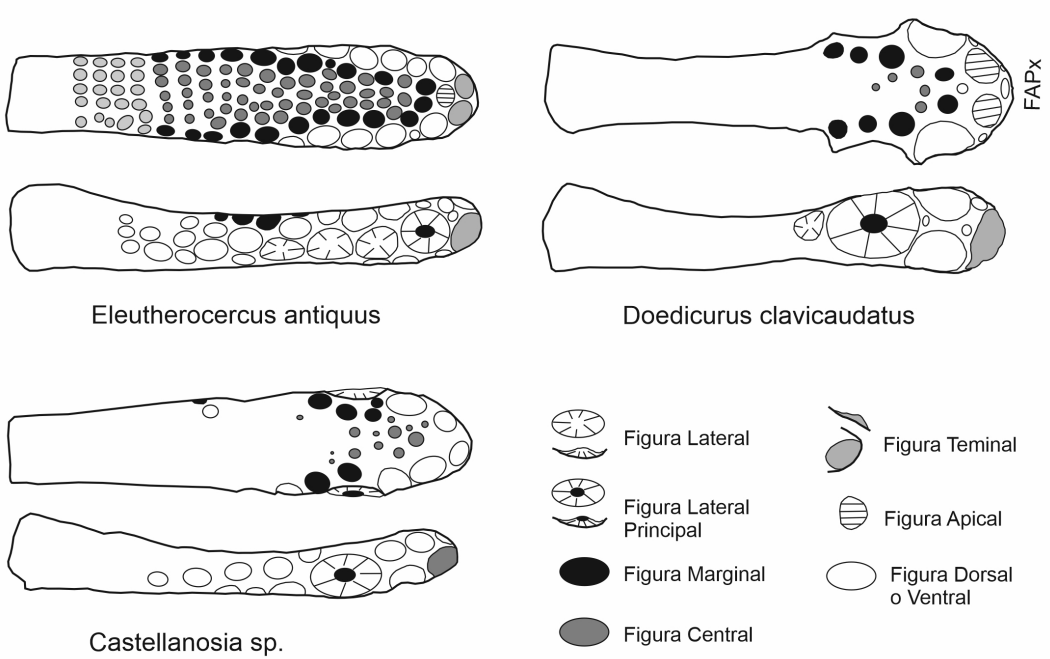


Figura 2-138. Distribución esquemática de las figuras de los tubos caudales de gliptodontes Doedicurini. Vistas dorsal y lateral. La clasificación de las figuras es una analogía de la nomenclatura propuesta para *Panochthus*. FAPx: Figura Apexiana.

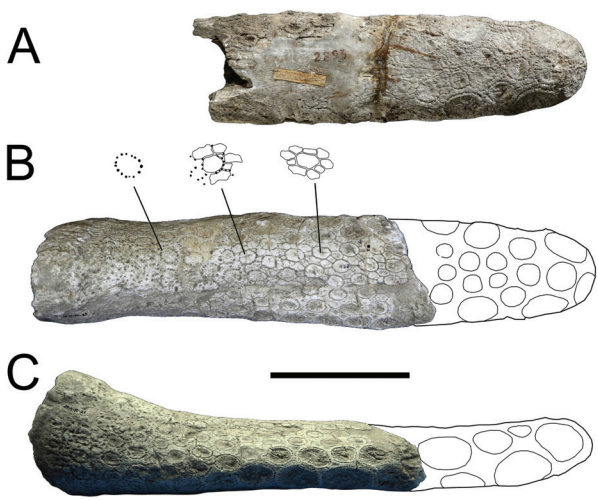


Figura 2-139. Tubo caudal de *Eleutherocercus solidus*. A, Vista dorsal posterior (MACN 2893, holotipo de *E. tucumanus)*. Mioceno tardío, Tiopunco, provincia de Tucumán, Argentina. B, Vista dorsal anterior (MLP 29-X-10-21) Mioceno tardío, Puerta de Corral Quemado, provincia de Catamarca, Argentina. C, Vista lateral (idem). Escala= 20 cm.



Figura 2-140. Tubo caudal de *Eleutherocercus antiquus* (Holotipo de *Doedicurus copei* MLP 16-25). Plioceno medio, provincia de Buenos Aires, Argentina. A, Vista dorsal. B, Vista lateral. Escala= 50 cm.



Figura 2-141. Tubo caudal de *Doedicurus clavicaudatus* (MSC s/n). Pleistoceno tardío, provincia de Buenos Aires, Argentina. A, Vista dorsal. B, Vista lateral. Escala= 50 cm.

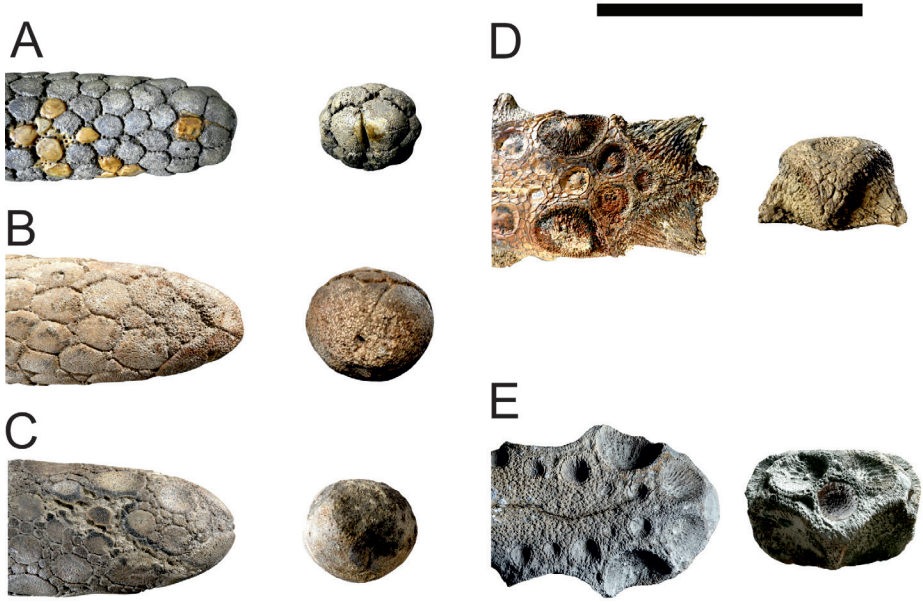


Figura 2-142. Diversidad de los tubos caudales de Hoplophorinae. Extremo en vistas dorsal y posterior. A, *Palaehoplophorus meridionalis* (MACN A 11737). B, *Plohophorus figuratus* (MACN 7126). C, *Neosclerocalyptus* sp. (MACN 8677). D, *Panochthus* sp. (MACN 5014). E, *Doedicurus clavicaudatus* (MSC s/n). No a escala.

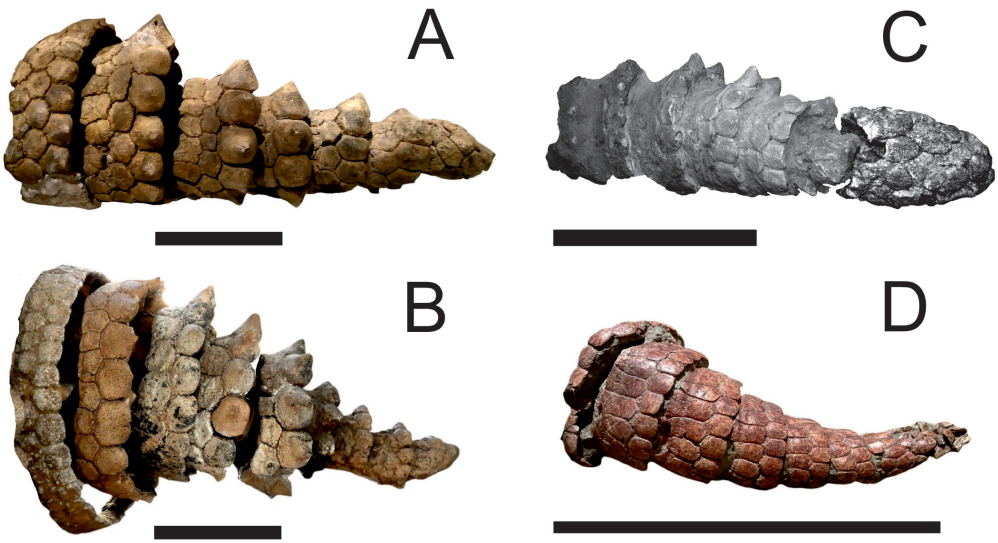


Figura 2-143. Estuches caudales de Glyptodontinae. A, *Glyptodon reticulatus* (MPH-P 102), Pleistoceno tardío, Miramar, provincia de Buenos Aires, Argentina. B, *G. munizi* (MMP 3985), Pleistoceno medio, Mar del Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina. C, *G. jatunkhirkhi* (holotipo CP-GMY 01), Pleistoceno tardío, Yamparáez, Departamento de Chuquisaca, Bolivia. D, *Boreostemma acostae* (CAL-896), Mioceno medio, Departamento de Huila, Colombia. C: foto de Francisco Cuadrelli. D: foto de Arley J. Gómez-Cruz. Escalas: 20 cm.

La tercera coraza de protección de los gliptodontes, también formada por osteodermos, se dispone rodeando la cola. El estuche caudal es una estructura anatómicamente más compleja que las otras protecciones óseas debido a que envuelve a las vértebras y porque tiene articulaciones móviles. Además, es un apéndice que sufrió muchos cambios evolutivos dentro del grupo generando una gran diversidad de formas y tamaños.

Todos los gliptodontes tienen el estuche caudal con un primer tramo compuesto por una cantidad variable, según la especie, de anillos caudales móviles que articulan entre sí. Cada uno de esos anillos rodean a una vértebra que no está fusionada con las anteriores o posteriores como ocurre en casi todo el resto de la columna vertebral. En consecuencia esta parte permitía bastante movilidad a todo el conjunto. Esta sección de la cola es un rasgo ancestral de este grupo de xenarthros, compartido con los armadillos, los pachyarmathéridos y los pampathéridos. A esta parte le continúa el tubo caudal o el tubérculo terminal.

Los estuches caudales son partes muy resistentes de la anatomía de los gliptodontes, por ello tienen una muy buena preservación en el registro fósil, particularmente la parte fusionada distal. De hecho, muchos gliptodontes sólo se

conocen por esta parte, o fueron descritos inicialmente por sus colas y luego se hallaron otras porciones del esqueleto asociadas. Burmeister y Ameghino, durante el Siglo XIX, le dieron mucha importancia a la diversidad de los estuches caudales en las descripciones de los gliptodontes y, de hecho, las usaron para generar subgrupos de estos animales.

Se pueden reconocer tres formas de estuches caudales:

1. Solo compuestos por anillos caudales que disminuyen su diámetro progresivamente hacia atrás hasta formar un apéndice en punta. Es el caso que se registra en los gliptodontes más antiguos y menos conocidos, como en la mayoría de los Propalaehoplophorini.
2. Con anillos caudales y un tubérculo terminal. Esta variante sólo se desarrolla en los Gliptodontinos (*Glyptodon*, *Glyptotherium*, *Andinoglyptodon* y *Boreostemma*). El tubérculo terminal consiste en dos o tres anillos apicales, formados por la reducción y fusión progresiva de esos anillos.
3. Con anillos caudales y un tubo caudal. El tubo caudal es una estructura rígida con forma de vaina que contiene al resto de las vértebras, las cuales carecen de movilidad y están fusionadas entre sí y con el tubo. Su origen está vinculado a la fusión y alargamiento de anillos caudales, resultando en una estructura diferente de los tubérculos terminales. En general, pueden adquirir dos formas:
    - 3a. El tubo caudal es aproximadamente cilíndrico o ligeramente achatado en sentido dorso ventral y disminuye su diámetro hacia el extremo posterior (*Pseudoplohophorus* sps., *Kelenkura castroi*, *Neosclerocalyptus* sps., *Panochthus* sps., etc.).
        - a1. Con los osteodermos similares en forma y tamaño: *Cochlops muricatus*, *Palaehoplophorus meridionalis*.
        - a2. Con osteodermos diferenciados, con figuras de tamaño diferente y superficie lisa: *Kelenkura castroi*, *Neosclerocalyptus* sps., *Plohophorus* sps., entre otros.
        - a3. Con osteodermos diferenciados, con figuras de tamaño diferente y cóncavos con una protuberancia central: *Panochthus* sps., *Hoplophorus euphractus*, entre otros.
    - 3b. El tubo caudal es muy achatado en sentido dorso ventral, con osteodermos diferenciados, con figuras de tamaño diferente y cóncavos.
        - b1. El tubo mantiene su diámetro más o menos constante: *Eleutherocercus* sps., *Castellanosia* sp.
        - b2. El tubo se ensancha abruptamente en su tercio posterior: *Doedicurus clavicaudatus*.

El estuche caudal de *Propalaehoplophorus australis*, del Mioceno inferior de la provincia de Santa Cruz, Argentina, está formado por cinco o seis anillos articulados que van disminuyendo su diámetro paulatinamente hacia atrás. Cada anillo se compone de dos filas de osteodermos que presentan una ornamentación similar a los de la coraza dorsal, pero las figuras periféricas están desplazadas hacia adelante. Esta estructura de protección termina abruptamente sin formar un tubo y en el extremo presenta un osteodermo pequeño e irregular.

Cochlops muricatus, de la misma procedencia que la especie anterior, tiene un estuche caudal pequeño de forma cónica, ligeramente achatado dorso ventralmente. Se trata del gliptodonte más antiguo conocido con un incipiente tubo caudal. La parte móvil es de cinco anillos de dos filas de osteodermos cada uno seguida de un tubo pequeño que sería el resultado de la fusión de cuatro anillos. Los osteodermos de la fila anterior de los anillos tienen la típica forma de tecla: son alargados, pentagonales, con la mitad anterior imbricada bajo el anillo precedente, y la parte visible con una gran figura central que ocupa casi toda la superficie con un surco bien delimitado. Los osteodermos de la segunda fila son más cortos y similares a la parte posterior de los osteodermos de la primera fila. La superficie de estas piezas es lisa pero con una leve escotadura longitudinal que se pierde en los anillos más posteriores. Presentan una fila incompleta de figuras periféricas sólo en la parte anterior. Los osteodermos del tubo caudal son similares a los de la segunda fila de los anillos pero sin figuras periféricas. La forma de los mismos es muy irregular, particularmente hacia la parte posterior. El tubo muestra evidencias de las suturas de los anillos que lo forman.

El estuche caudal del gliptodonte *Palaehoplophorus meridionalis*, del Mioceno medio tardío de la provincia de Santa Cruz, se compone de anillos cuyos osteodermos tienen una figura central subcircular desplazada hacia el borde posterior, hacia adelante tienen unas cinco figuras periféricas con forámenes en las intersecciones de los surcos. Los osteodermos de la fila anterior del anillo son pentagonales y de aspecto alargado debido a la proyección de una gran superficie de articulación con el anillo siguiente. Los osteodermos de la fila posterior son pentagonales sin el alargamiento de los anteriores. También tienen una gran figura central desplazada hacia atrás que ocupa casi toda la superficie y está rodeada de forámenes de distinto tamaño. Pueden tener alguna figura periférica aislada en la región de la sutura. El tubo caudal de *P. meridionalis* es casi cilíndrico pero algo deprimido y curvado hacia arriba en la región posterior. Los osteodermos de la parte anterior están ordenados en anillos y desordenados hacia atrás. Son diferentes a los de la coraza dorsal, están sepa-

rados por surcos profundos con numerosos forámenes, la superficie externa es rugosa y carece de ornamentación.

Los anillos caudales de *Paraeucinepeltus raposeirasi*, del Mioceno de la provincia de Chubut, Argentina, están formados por dos filas de osteodermos. Los más anteriores tienen una figura central desplazada hacia atrás, en general con cuatro figuras periféricas anteriores, las laterales reducidas y las posteriores ausentes. Como en la coraza dorsal, se desarrollan forámenes en las intersecciones de los surcos, también tiene numerosos forámenes en la parte anterior del osteodermo. Esa primera fila presenta la parte anterior adelgazada para articular por debajo del osteodermo del anillo que lo antecede permitiendo el movimiento. La parte posterior es más gruesa porque articula de modo rígido con la fila siguiente. Los osteodermos de esta segunda fila son más pequeños y se disponen desplazados respecto de la primera, de modo que quedan "trabados" como las hileras de ladrillos de una pared. Estos osteodermos tienen una figura central muy grande, con unas pocas figuras periféricas anteriores y con forámenes en las intersecciones de los surcos. Del tubo caudal de esta especie se conocen unos pocos osteodermos que se hallaron desarticulados. Tienen la superficie lisa, sin forámenes y con los bordes cóncavos. Todo indica que este tubo habría sido muy corto, aunque más grande que otros gliptodontes basales.

El estuche caudal de *Kelenkura castroi* es de particular interés debido a que desarrolla un tubo caudal de aspecto "moderno" que sería ancestral al resto de los gliptodontes post miocénicos (excepto los gliptodontinos). Se desconoce la cantidad de anillos caudales que tenía esta especie, pero cada uno se componía de dos filas de osteodermos. Los de la fila proximal son casi rectangulares, con su parte anterior lisa con forámenes y modificada para la articulación. La parte posterior está ornamentada con una figura central grande semicircular rodeada de 2 ó 3 figuras periféricas sólo anteriores. Los osteodermos de la segunda fila son pentagonales, y parecidos a la parte posterior de los osteodermos de la primera fila.

El tubo caudal de *K. castroi* es casi cilíndrico, algo aplanado dorso ventralmente, y con el extremo posterior ligeramente levantado y terminando en una punta roma. La porción anterior permite visualizar la posición de los anillos caudales fusionados observándose bandas deprimidas que marcan la zona de fusión ósea. En esta zona los osteodermos tienen figuras centrales muy grandes rodeados por pocas figuras periféricas que forman filas incompletas. La figura central aumenta progresivamente de tamaño hacia atrás hasta entrar en contacto con la figura contigua. En consecuencia, las figuras periféricas desaparecen o disminuyen su tamaño y cantidad.

Los osteodermos de la parte dorsal del tubo caudal de *K. castroi* tienen la figura central más alargada en sentido anteroposterior, con su superficie algo

convexa y con figuras periféricas escasas o ausentes. Hacia atrás, los osteodermos dorsales tienen la figura central más redonda y son planos o ligeramente cóncavos. Los osteodermos de la zona ventral del tubo caudal son similares a los de la zona dorsal.

En la parte lateral los osteodermos de esta especie son parecidos a los ya descritos, pero con figuras periféricas más grandes. En la mitad posterior se aprecia un aumento considerable de los osteodermos, que forman de 3 a 5 Figuras Laterales grandes alargadas en sentido longitudinal, sin figuras periféricas. Finalmente, en el extremo convergen desde cada lado dos Figuras Terminales.

> *In this sense, the ornamentation of* K. castroi *can be considered unique, as it shows a morphological stage intermediate between the Palaehoplophorini (in which no ornamentation pattern can be observed) and later-diverging taxa (i.e.,* Eosclerocalyptus*,* Pl. figuratus, Neosclerocalyptus*, and* Ps. absolutus*), which always have a complete row of peripheral figures separating central figures.* Barasoain y colaboradores, 2022.

El tubo caudal de *K. castroi* es de aspecto general muy parecido a los de las especies de *Neosclerocalyptus*, *Eosclerocalyptus*, *Plohophorus* y *Pseudoplohophorus* debido a que los osteodermos son similares a los de la coraza dorsal y porque desarrollan Figuras Laterales y Figuras Terminales ovaladas y de superficie lisa.

El estuche caudal de *Eosclerocalyptus proximus*, un pequeño gliptodonte del Mioceno tardío de la provincia de Catamarca, Argentina, tiene un aspecto general parecido al de la especie anterior y a *Neosclerocalyptus*. Tuvo al menos cuatro anillos caudales, cada uno formado por dos filas de osteodermos. Los de la fila anterior son rectangulares con su parte posterior con una figura central alargada y de superficie plana. Las figuras periféricas sólo se disponen lateral y anteriormente. Mientras, en su parte anterior se forma la zona de articulación de forma rectangular y plana, con un surco medial y numerosas perforaciones. La fila posterior presenta osteodermos mayormente pentagonales con una figura central grande circular o elíptica, rodeada solo por delante por 3 ó 4 figuras periféricas

El tubo caudal de esta especie es de forma cilíndrico cónica algo deprimida dorsoventralmente pero su sección anterior es casi circular y con una ligera curvatura hacia arriba en su extremo posterior. Los osteodermos de la parte dorsal son lisos y planos, tienen una figura central rodeada de una fila de figuras periféricas pentagonales o hexagonales. En la parte ventral, las figuras cen-

trales son de mayor tamaño y con menos figuras periféricas que se disponen de a una sola fila entre dos figuras centrales de osteodermos adyacentes.

En vista lateral este tubo caudal tiene una Figura Terminal que define el contorno acuminado del extremo posterior y cinco grandes Figuras Laterales alargadas en sentido antero-posterior que disminuyen de tamaño hacia adelante, como ocurre en *Neosclerocalyptus*. Entre estas figuras se dispone una fila de figuras periféricas, en algún ejemplar estas figuras no se desarrollan entre la figura 4 y 5.

El estuche caudal de *Plohophorus barrancalobensis*, del Plioceno tardío de la provincia de Buenos Aires, Argentina, sólo es conocido por un fragmento anterior del tubo caudal, es de forma cónica cilíndrica. Sus osteodermos tienen una figura central grande rodeada de figuras periféricas pequeñas. Las figuras centrales son más grandes en la parte ventral y con menos figuras periféricas que en la región dorsal. Las figuras periféricas tienen formas variables, adquieren un contorno triangular cuando se disponen entre tres figuras centrales y rectangulares cuando se encuentran entre dos de esas figuras.

El tubo caudal de *Plohophorus figuratus* es de forma cónica, con un suave aguzamiento hacia la parte posterior, la cual se curva ligeramente hacia arriba. Los osteodermos se componen de una figura central grande rodeada de una sola fila de entre 6 y 10 figuras periféricas más pequeñas las cuales pueden disminuir sustancialmente en número y tamaño en la parte ventral. Estas figuras están compartidas entre dos o tres figuras centrales de osteodermos contiguos.

La distribución de los osteodermos en la parte dorsal forma un patrón muy homogéneo. La principal diferencia se aprecia entre el extremo anterior y el posterior. Hacia atrás, las figuras centrales se acercan entre sí, disminuyendo el tamaño de las figuras periféricas. Las figuras centrales de los osteodermos del ápice del borde posterior adquieren un tamaño hasta dos veces mayor que el resto. Tanto las figuras centrales como las periféricas son ligeramente convexas y delimitadas por surcos estrechos pero profundos. Las centrales son de forma hexagonal, mientras que las periféricas adquieren contornos formados hasta de seis lados rectos de ángulos bien definidos.

La diferencia de distancias entre las figuras centrales ocasiona, además de la disminución del tamaño y cantidad de las figuras periféricas, que se puedan reconocer sólo entre cinco y seis filas transversales con osteodermos ordenados, que se ubican en el primer tercio del tubo caudal.

Los osteodermos de la parte ventral son muy parecidos a los anteriores. Se diferencian principalmente porque sus figuras son menos convexas y las centrales algo más grandes, lo cual reduce el tamaño de las figuras periféricas. De este modo se aprecian entre 6 de estas figuras en la parte anterior y ninguna en el extremo posterior donde las figuras centrales se tocan entre sí.

Lateralmente se aprecia el citado cambio progresivo, aunque sutil, de los osteodermos dorsales hacia los ventrales. En el ápice convergen dos figuras terminales grandes de contorno ovalado, con la superficie rugosa, orientadas hacia arriba que se ubican hacia la línea media. A estas, les siguen hacia adelante, tres osteodermos con figuras centrales de superficie lisa. Estos osteodermos disminuyen de tamaño progresivamente hasta alcanzar las dimensiones del resto.

Plohophorus avellaneda del Plioceno tardío - Pleistoceno temprano de la región Pampeana, Argentina, tiene un tubo caudal grande también de forma cónica cilíndrica que disminuye su diámetro hacia el extremo posterior. Sus osteodermos de la superficie dorsal tienen figuras centrales y periféricas convexas y surcos centrales y radiales más profundos que los de *P. figuratus*. La segunda y tercera filas transversales de osteodermos, de la parte anterior del tubo, tienen una fila accesoria de figuras periféricas.

En el extremo proximal del tubo caudal de esta especie, las figuras centrales de los osteodermos de las superficies ventral y lateral son circulares e incrementan su diámetro y tienden a una forma ovalada hacia el extremo posterior, lo cual es diferente al resto de las especies de *Plohophorus*. Las figuras periféricas disminuyen su cantidad en los osteodermos más posteriores del tubo caudal, cuyas figuras centrales adquieren un diámetro de hasta tres veces más largo que en los osteodermos de la porción anterior.

Las especies de *Pseudoplohophorus*, del Mioceno y Plioceno de Uruguay, presentan un estuche caudal de forma cónica cilíndrica y ligeramente aplanado en sentido dorso ventral. Los anillos caudales decrecen en diámetro hacia atrás, pero se desconoce la cantidad precisa en cada especie. Cada anillo presenta dos filas de osteodermos fusionados con un patrón en roseta similar al de la coraza dorsal. Los de la fila anterior tienen una típica superficie de articulación con los de la fila posterior del anillo contiguo. El tubo caudal es similar en forma y tamaño al de *Eosclerocalyptus*, pero variable entre las diferentes especies. *P. absolutus* y *P. orientalis* tienen figuras periféricas pequeñas y forámenes conspicuos, mientras que en *P. benvenutii* y *P. rebuffoi* las figuras periféricas son grandes, poligonales y con forámenes pequeños. Estos tubos caudales presentan una parte anterior en la que se aprecian dos anillos fusionados y uno posterior menos uniforme. Lateralmente presentan dos (*Pseudoplohophorus* sp.), tres (*P. benvenutii*) o cuatro (*P. absolutus*) osteodermos modificados como grandes Figuras Laterales, rodeados dorsalmente de Figuras Marginales algo menores. Estas convergen posteriormente en una figura posterior impar, rodeada por dos grandes Figuras Apicales que delimitan el extremo del tubo.

Las especies de *Neosclerocalyptus* tienen estuches caudales de tamaños y formas muy parecidas. El tubo caudal de *Neosclerocalyptus pseudornatus* es

cilíndrico-cónico y algo achatado dorsoventralmente, de modo que el extremo proximal es de contorno casi circular y su extremo distal es deprimido. Su diámetro disminuye hacia atrás y se arquea hacia arriba.

Dorsalmente los osteodermos tienen figuras centrales circulares, lisas, planas o ligeramente cóncavas. Son algo más grandes hacia los flancos, de modo que algunos adquieren el aspecto de las Figuras Dorsales y Ventrales de las especies de *Panochthus*. Cada figura central está rodeada por una hilera de figuras periféricas (en algunos ejemplares puede haber dos hileras) de forma pentagonal o hexagonal. Los osteodermos sólo se disponen alineados en 5 a 7 hileras transversales en la parte anterior.

En vista lateral presenta entre 4 y 6 Figuras Laterales ovaladas en sentido longitudinal que aumentan de tamaño hacia atrás. El ápice está formado por una Figura Terminal que converge con la del otro lado. Este conjunto de figuras está separado por una, o a veces dos, hileras de figuras periféricas.

Neosclerocalyptus ornatus tiene cinco anillos caudales constituido por dos hileras de osteodermos. Los de la fila posterior son pentagonales y alargados longitudinalmente, con las figuras centrales sub circulares y una fila de figuras periféricas que desaparecen en el borde posterior. Los osteodermos de la fila anterior son más alargados, similares a los anteriores y con el adelgazamiento que genera la superficie de articulación con el anillo siguiente.

El tubo caudal es similar a las demás especies, pero en algunos ejemplares las figuras periféricas adquieren el aspecto de pequeños tubérculos y en la zona ventral son poco abundantes.

Neosclerocalyptus paskoensis presenta anillos caudales similares a los de *N. ornatus*. En algunos ejemplares los dos primeros anillos no están completos por presentar osteodermos de forma muy irregular sólo formados por la figura central. El tubo caudal no se diferencia de las otras especies.

Nomenclatura de Tubos Caudales Modernos

Los estuches caudales evolutivamente basales del Mioceno se caracterizan por presentar, en general, figuras sub iguales que se repiten en todo el tubo caudal. Mientras que los linajes más tardíos resaltan por la diversidad de estructuras, algunas de ellas muy complejas. Durante la primera mitad del Siglo XX el paleontólogo argentino Alfredo Castellanos debió generar una nomenclatura para identificar cada parte de estos apéndices óseos, para contar con un marco de referencia para sistematizar las

descripciones. Los paleontólogos que lo siguieron adoptaron esa nomenclatura y el acompañamiento de dibujos esquemáticos junto a la foto del tubo caudal para facilitar la identificación de la distribución y forma de la intrincada ornamentación de estas piezas.
Este tipo de tubos caudales desarrollaron figuras que se interpretan como osteodermos que modificaron sustancialmente su tamaño y su forma. En general se aprecia un aumento de la figura central con disminución o desaparición de las figuras periféricas, particularmente en las zonas dorsal y ventral. Estas figuras se caracterizan por dos patrones básicos:

a. grande y de superficie lisa
b. con una depresión profunda, el borde claramente delimitado, la superficie rugosa y, en algunos casos, un cono central de desarrollo variable.

Algunos géneros como *Neosclerocalyptus* y *Pseudoplohophorus* desarrollaron, en los flancos, Figuras Laterales de forma ovalada y de superficie lisa que aumentan su tamaño progresivamente desde el extremo anterior, o desde la mitad, hacia el extremo posterior. Las especies de estos gliptodontes también presentan, dorsal y ventralmente, Figuras Marginales sobre los bordes y Figuras Centrales. Mientras, las que definen el contorno del extremo posterior se denominan Figuras Terminales.
En otros casos, como *Hoplophorus*, *Propanochthus* y *Panochthus*, los tubos caudales también presentan Figuras Dorsales, en posición latero dorsal, y Figuras Ventrales, en posición latero ventral, las cuales pueden presentarse de a pares, a modo de espejo. En estos gliptodontes las Figuras Laterales tienen una alteración extrema, se trata de figuras más grandes, con una depresión profunda, un cono central y la superficie muy rugosa. Se trata de las figuras que habrían servido de anclaje a las protecciones córneas. Entre las Figuras Terminales se presenta, excepcionalmente, una pequeña Figura Apexiana en el extremo y una o más Figuras Apicales en posición dorsal.
Los tubos caudales de los Doedicurini desarrollaron una conformación particular en la distribución y morfología de los osteodermos, siendo *Doedicurus clavicaudatus* el caso más profundo de modificación del tubo caudal. Esta especie sólo presenta figuras en el extremo posterior, se pueden reconocer Figuras Laterales, Dorsales y Ventrales (de a pares), Terminales (de a pares), Apexiana, Apical, Marginales y Centrales.

El clado conformado por *Hoplophorus*, *Panochthus* y *Propanochthus* tienen estuches caudales sustancialmente diferentes a los anteriores debido a la mayor diferenciación de tipos de figuras, el desarrollo de espinas córneas y la disminución de la clásica ornamentación en roseta.

El estuche caudal de *Hoplophorus euphractus*, del Pleistoceno de Brasil, no está tan conocido como el de otros gliptodontes debido a que existe sólo un ejemplar conservado. Tiene al menos unos ocho anillos móviles que rodean a ocho vértebras. Cada anillo se compone de cuatro filas de osteodermos, la primera tiene osteodermos pentagonales, los de la segunda y tercera fila son hexagonales con un patrón en roseta, mientras que la fila posterior se compone de osteodermos más grandes con la figura central alargada y las figuras periféricas más pequeñas que rodean a la principal solo en posición lateral y anterior.

El tubo caudal de *H. euphractus* es de forma cilíndrica cónica, con su diámetro anterior circular que decrece hacia atrás. La parte anterior está formada por un anillo fusionado de tres filas de osteodermos. Los de la parte dorsal del tubo son sub circulares, con una figura central grande y circular rodeada de once o doce figuras periféricas compartidas entre los osteodermos adyacentes. Los de la parte ventral y lateral tienen la figura central elíptica. Esos osteodermos no se pueden diferenciar en figuras centrales o marginales. En la mitad posterior este tubo caudal presenta una gran Figura Lateral similar a las de *Panochthus*, es ovalada, con una gran protuberancia cónica central que alcanza a ocupar el borde de las superficies dorsal y ventral. Otra figura similar a la anterior se dispone hacia atrás separada por un osteodermo. Estas son equivalentes a la Figura Terminal de *Panochthus*, pero no son tan convergentes en el ápice del tubo, sino que dejan un espacio libre a modo de una protuberancia posterior compuesta por dos pares de grandes osteodermos ordenados en dos filas a modo de Figuras Apicales.

El tubo caudal de *Propanochthus bullifer*, del Plioceno de la provincia de Córdoba, Argentina, es más pequeño y grácil que el de las especies de *Panochthus*. Su forma es semicircular en la parte anterior y achatada hacia atrás, con la parte dorsal cóncava en la parte posterior. Este extremo es inusualmente romo, de modo que en 1942 el paleontólogo Alfredo Castellanos interpretó que estaba alterado por la erosión. La parte dorsal presenta osteodermos con figuras centrales planas y lisas rodeadas por una sola fila (raramente son dos filas) de figuras periféricas similares a los osteodermos de la coraza dorsal. La parte ventral se diferencia de la dorsal porque las figuras centrales de los osteodermos son de mayor tamaño. Este tubo caudal se compone, en la parte anterior, de dos anillos fusionados con la unión claramente visible. Lateralmente

se desarrollan cuatro Figuras Laterales elípticas rugosas del triple del tamaño a las análogas de *Panochthus* pero menos profundas y rugosas. Estas figuras aumentan progresivamente de tamaño hacia atrás y entre ellas se disponen tres pares de Figuras Dorsales y Ventrales. El ápice tiene dos Figuras Terminales sub circulares rugosas.

Las especies de *Panochthus* tienen un tubo caudal aplanado dorso ventralmente y con diferentes ornamentaciones en la parte dorsal, ventral y lateral. En la parte anterior se pueden identificar osteodermos ordenados en hileras que representan anillos fusionados. En la superficie dorsal se aprecian osteodermos similares a los de la coraza dorsal sobre los que se superpone, hacia cada borde, una hilera longitudinal de Figuras Marginales grandes y, hacia el centro, hileras o grupos de figuras centrales más pequeñas. El tubo caudal de todas las especies de *Panochthus* tiene una marcada reducción de la figura central de los osteodermos hacia la parte delantera, de modo que la superficie de la mitad anterior adquiere un diseño reticular.

Lateralmente presentan un número variable de Figuras Laterales con el borde bien marcado y con una depresión del que parten ejes radiales hacia una protuberancia central cónica. En la parte posterior estas figuras están más desarrolladas y hacia adelante van disminuyendo el tamaño y la profundidad. Entre ellas se ubican los pares de Figuras Dorsales y Ventrales. En el extremo posterior de este conjunto, también ocupando la parte lateral, convergen dos grandes Figuras Terminales, mientras que en vista dorsal puede haber entre una y tres Figuras Apicales. En estas figuras se supone que articulaban, de modo rígido, estructuras córneas en forma de cono que funcionarían como defensa. Esas púas nunca fueron halladas en el registro fósil, por lo que las numerosas reconstrucciones gráficas y escultóricas, son aproximaciones imaginadas por los artistas. La superficie ventral suele ser similar a la dorsal, pero con las figuras menos desarrolladas.

Panochthus tuberculatus, el gran gliptodonte del Pleistoceno, tiene un estuche caudal formado por seis anillos, cada uno compuesto por dos filas de osteodermos con ornamentaciones similares a los de la coraza dorsal. Los osteodermos de la segunda fila son parecidos a los de los antiguos Glyptatelinae, tienen una figura central dispuesta hacia atrás precedida por una o dos filas de figuras periféricas. Lamentablemente es la única especie de *Panochthus* que se han podido recuperar los anillos caudales completos. De *Panochthus intermedius* sólo se conocen tres anillos incompletos, similares a los de la especie anterior.

Las Figuras Marginales pueden estar más concentradas en la mitad posterior, como en *P. greslebini* o distribuidas a lo largo de todo el tubo como en el

resto de las especies. Las figuras centrales también varían en su densidad, siendo escasas y acotadas al extremo posterior (*P. jaguaribensis*, *P. greslebini, P. florensis*) o en casi toda su extensión (*P. subintermedius, P. frenzelianus*), mientras que en *P. tuberculatus* despliega la máxima reducción de este tipo de figuras.

La cantidad de Figuras Laterales más frecuente es de tres (*P. florensis, P. tuberculatus, P. frenzelianus, P. jaguaribensis* y *P. greslebini*). *P. subintermedius* se caracteriza por tener cinco Figuras Laterales del lado derecho y cuatro del izquierdo. Sólo *P. greslebini* tiene una Figura Apexiana, mientras que las Figuras Apicales se presentan entre una (*P. florensis*, *P. greslebini* y *P. subintermedius*), dos (*P. tuberculatus*, algunos ejemplares) y tres (*P. frenzelianus, P. jaguaribensis* y *P. tuberculatus*, algunos ejemplares). En el caso de *P. jaguaribensis* una Figura Ventral de gran tamaño puede confundirse con una segunda figura lateral.

La porción anterior del tubo caudal, que articula con los anillos, puede estar formado de entre uno y tres anillos con los límites de fusión a la vista. Esta disposición muestra que la formación del tubo caudal debió ocurrir de atrás hacia delante y formando hileras anulares. En estas hileras los osteodermos están ordenados en fila.

Los estuches caudales de los gliptodontes Doedicurini presentan morfologías diferentes al del resto de los géneros de estos animales. Se caracterizan por un aplanamiento dorso ventral pronunciado, por un ensanchamiento en su extremo posterior, por un patrón diverso en la distribución de las figuras y por la pérdida de ornamentación en la mayor parte del tubo caudal de *Doedicurus clavicaudatus*.

Eleutherocercus solidus es una especie ancestral de *D. clavicaudatus* que habitó durante el Mioceno tardío de Catamarca y Tucumán, Argentina. Su tubo caudal tiene un diámetro transversal bastante homogéneo, siendo algo más expandido verticalmente en su parte anterior y con la porción posterior roma. También se diferencia de *D. clavicaudatus* porque presenta osteodermos con ornamentación en roseta en los dos últimos tercios, su extremo posterior no está tan ensanchado y porque las figuras rugosas de la parte distal se ubican de modo y cantidad diferentes. La parte anterior del tubo caudal es más cilíndrica y con cuatro filas de osteodermos alineados, a diferencia del resto de la pieza donde no forman filas. Los osteodermos de la parte dorsal del tubo caudal de *E. solidus* tienen una figura central ligeramente cóncava. Los más anteriores están definidos por los forámenes que rodean a los surcos centrales y radiales. Estos forámenes disminuyen en cantidad paulatinamente hacia atrás, mientras los surcos se van definiendo más claramente hasta delinear el típico patrón en roseta sin estos forámenes. Las figuras centrales de este sector están rodeadas de 7 a 8 figuras periféricas, las cuales pueden fusionarse en una figura amplia. El tamaño de los osteodermos aumenta

marcadamente hacia los bordes, dando como resultado una distribución que permite reconocer osteodermos centrales y marginales que convergen en la punta.

En la parte latero anterior del tubo caudal de *E. solidus* hay osteodermos en roseta que comparten una sola fila de figuras periféricas entre figuras centrales contiguas. Las figuras centrales aumentan de tamaño hacia atrás hasta que desaparecen las figuras periféricas y se forman figuras grandes separadas por perforaciones y con una superficie muy rugosa. Esas figuras son equivalentes a las que portarían espinas córneas en *Panochthus* y *Doedicurus*, pero son más grráciles. Hacia la parte posterior se desarrollan dos grandes Figuras Laterales, una Figura Dorsal y otra Figura Ventral.

La morfología del tubo caudal de *Eleutherocercus antiquus* es diferente a la especie anterior. En vista lateral comparten, como todos los Doedicurini, el ensanchamiento vertical del tercio anterior y el diámetro parejo hasta la parte posterior. En vista dorsal se aprecia que, a partir de la mitad de su extensión, comienza un suave ensanchamiento hacia atrás que termina en una punta muy roma. En esa norma, todos los osteodermos tienen de una figura central grande y cóncava con el surco principal con forámenes conspicuos. A su alrededor se alinean unas 10 figuras periféricas compartidas entre osteodermos contiguos. El primer tercio del tubo presenta osteodermos algo más pequeños y formando filas ordenadas, más hacia atrás se aprecian dos conjuntos de osteodermos, centrales y marginales. Éstos últimos tienen la figura central más grande y la concavidad más profunda y rugosa, y rodean a las Figuras Dorsales que se originan hacia el segundo tercio del tubo. Éstas son de mayor tamaño que las marginales y se disponen en un ligero alineamiento en espiral de adelante hacia atrás y de abajo hacia arriba aumentando progresivamente su tamaño. Lateralmente se desarrollan cuatro Figuras Laterales más grandes que las anteriores. La más posterior es la de mayor tamaño (Figura Lateral Principal), se dispone casi en el extremo del tubo desplazando al par de Figuras Dorsal/Ventral. En el extremo convergen de cada lado las Figuras Terminales. Todas estas figuras carecen de figuras periféricas, pero mantienen los forámenes grandes en el surco principal.

Castellanosia es un género de Doedicurini muy poco conocido y endémico de Uruguay. Lucas Kraglievich y Alfredo Castellanos describieron dos especies a partir de fragmentos del tubo caudal: *Castellanosia establei* y *C. excavata*. Debido a que son piezas pobremente preservadas, a que se desconocen otras partes del esqueleto y a que ambos ejemplares carecen de procedencia estratigráfica, existen dudas acerca de su identidad. Más recientemente los paleontólogos A. Rinderknecht del Museo Nacional de Historia Natural de Uruguay y E. Bostelmann de la Universidad Austral de Chile, dieron a conocer un tubo caudal completo del Pleistoceno tardío que se podría referir a *Castellanosia* sp.

Este tubo es similar al de *Eleutherocercus* por estar aplanado dorsoventralmente, por su parte anterior más cilíndrica y por su ligero ensanchamiento lateral distal. En la superficie dorsal también presenta osteodermos con una figura central grande, cóncava y rodeada de figuras periféricas.

Lateralmente se desarrollan figuras de tamaño similar, más grandes que las dorsales hasta que, en el inicio del último cuarto de su longitud, se dispone una Figura Lateral de gran tamaño. Esta Figura Lateral Principal se ubica algo más adelante que la homóloga de *Eleutherocercus antiquus*, de modo que el par de figuras Dorsal/Ventral tienen mayor espacio y desarrollo. El resto del extremo de tubo caudal comprende a dos Figuras Dorsales y Ventrales dispuestas de a pares, de menor superficie que la Figura Lateral, seguidas por una Figura Terminal que converge con la del otro flanco. Todas estas figuras laterales están rodeadas por forámenes conspicuos y su superficie presenta rugosidades radiales que convergen en un centro muy irregular.

Doedicurus clavicaudatus es otro de los gliptodontes gigantes del Pleistoceno que, entre otras características únicas, desarrolló un estuche caudal que muestra una modificación extrema de la morfología ancestral. La primera parte se compone de seis anillos articulados formados por dos filas de osteodermos. Como en la coraza dorsal carecen de ornamentación, son lisos, rectangulares, con los bordes irregulares y con perforaciones.

El tubo caudal de esa especie es diferente a los demás gliptodontes, según F. Ameghino se caracteriza del siguiente modo:

> *… tamaño enorme, sumamente aplastado en sentido vertical; la parte anterior de este tubo se enancha como la boca de un embudo, para adaptarse al último anillo separado, disminuyendo luego rápidamente de diámetro hácia atrás tomando una forma casi cilindrica, para volverse á enanchar á veces de una manera extraordinaria en su parte posterior en forma de clava* ó *de una cabeza de mano de mortero fuertemente deprimida*. Ameghino, 1889.

La parte ensanchada dorsoventralmente anterior, más cercana a los anillos caudales, ocupa dos tercios de la longitud del tubo caudal, es lisa, pero con numerosas perforaciones pequeñas. Esta zona se compone de osteodermos muy delgados con las suturas visibles, a diferencia del resto del tubo caudal que carece de esas suturas. Esta porción se va afinando hacia atrás hasta llegar al externo posterior donde se ensancha bruscamente en sentido lateral hasta más del doble que la parte media. En consecuencia, se genera un contorno muy diferente a los tubos caudales de *Eleutherocercus* y *Castellanosia*, cuyos ensanchamientos apicales son suaves.

Dorsalmente se aprecia que el extremo posterior ensanchado se dispone en el último tercio de la longitud del tubo, el cual tiene una distribución de figuras parecido a *Castellanosia* pero dispuestas de modo comprimido. Lateralmente el conjunto inicia con una Figura Lateral pequeña seguida de otra muy grande (Figura Lateral Principal) cuyo borde es visible en posición dorsal y ventral. Hacia atrás le sigue una Figura Dorsal emparejada con una Figura Ventral de tamaño similar. Por detrás de estas dos últimas se desarrollan dos Figuras Terminales dispuestas de a pares, una dorsal de menor tamaño y otra ventral más grande. La vista desde el extremo posterior muestra la convergencia de las cuatro Figuras Terminales rodeando a una figura circular cóncava equivalente a la Figura Apexiana de *Panochthus greslebini*.

Todas estas figuras son elípticas, cóncavas, muy profundas y rugosas. El borde de esas figuras está algo levantado y su superficie interna es muy irregular. Hacia adentro las figuras tienen… *numerosas rugosidades que parten como rádios de este centro á la periferia* Ameghino (1889). En estas depresiones articulaban estructuras córneas.

Este conjunto está rodeado dorsalmente de Figuras Marginales más pequeñas, circulares y también de una concavidad profunda. De cada lado, tres de estas figuras rodean a la Figura Lateral de gran tamaño. Otras dos Figuras Marginales rodean a la Figura Lateral dorsal y, la más anterior, también con la Figura Terminal. Estas figuras pueden converger con una Figura Apical muy pequeña dispuesta en el extremo del eje central.

La secuencia desde el Mioceno tardío hasta el Pleistoceno tardío muestra una tendencia de modificación de los estuches caudales de Doedicurini que se puede seguir entre *Eleutherocercus* sps., *Castellanosia* sp. y *Doedicurus clavicaudatus*. La misma consiste en la pérdida progresiva de la ornamentación, la diferenciación de Figuras Laterales, el mayor desarrollo de la Figura Lateral Principal y del par más posterior de figuras Dorsal/Ventral y en el ensanchamiento lateral apical. Otros Doedicurini como *Prodaedicurus devincenzii* y una especie indeterminada del Plioceno tardío de Olavarría, despliegan morfologías intermedias de esos caracteres.

Los gliptodontes gliptodontinos conforman un linaje cuyos estuches caudales carecen de tubo caudal, pero su cola termina en un tubérculo óseo, lo cual también difiere de los armadillos y algunos Propalaehoplophorini cuyo blindaje caudal se afina hacia el extremo.

> *Los anillos anteriores mas grandes, son de contorno fuertemente elípticos, con su mayor diámetro en dirección transversal, pero se vuelven mas redondos hácia atrás, hasta que los últimos son casi perfectamente circulares.* F. Ameghino, 1889.

Las colas blindadas de los gliptodontinos tienen un aspecto bien diferenciado debido a ese perfil que describió Ameghino y porque va disminuyendo el diámetro de los anillos hacia atrás hasta formar el tubérculo terminal. Esta estructura está formada sólo por dos o tres anillos caudales reducidos fusionados de tal modo que se dificulta determinar los límites entre cada uno.

El estuche caudal del gliptodontino *Boreostemma acostae*, del Mioceno de Colombia, está formado por ocho anillos articulados y un tubérculo terminal corto. Cada anillo se compone de dos filas de osteodermos sin surcos ni figuras (excepto la primera fila del primer anillo). Los osteodermos de la primera fila tienen cuatro o cinco lados y son alargados, mientras que los de la fila posterior son pentagonales, del mismo diámetro, y con una protuberancia en forma de espina en su borde posterior. La forma del estuche caudal de esta especie difiere de otros gliptodontes del Mioceno como *Palaehoplophorus, Cochlops* o *Eucinepeltus*, presentando la morfología ancestral de los gliptodontinos.

Andinoglyptodon mollohuancai es un gliptodontino del Plioceno temprano-medio del altiplano Andino peruano del cual sólo se conocen algunos anillos caudales. Cada anillo tiene dos filas de osteodermos de forma alargada, rectangular o hexagonal, son lisos (sin protuberancias cónicas) y con una figura central que ocupa toda la superficie externa.

Las especies de *Glyptodon* tienen entre ocho y nueve anillos móviles formados por dos o tres filas de osteodermos, de los cuales los de la fila posterior presentan una prominencia cónica más desarrollada que las de *Boreostemma acostae*. Esas protuberancias son proporcionalmente más grandes en *G. munizi* y son menos evidentes en *G. jatunkhirkhi*. El tubérculo terminal es muy corto por estar formado sólo por dos anillos caudales fusionados, que mantienen las estructuras cónicas.

El estuche caudal de las especies de *Glyptotherium* es muy similar al de *Glyptodon* pero de mayor longitud y más parecido al de *Boreostemma acostae*. *Glyptotherium texanum* también presenta ocho o nueve anillos móviles de dos o tres filas de osteodermos, pero los antecede un primer anillo que no rodea completamente a la vértebra. La última fila de cada anillo desarrolla protecciones cónicas menos prominentes que en el caso anterior. El tubérculo terminal es más largo que el de las especies de *Glyptodon*, y está formado por tres anillos anquilosados sin estructuras cónicas.

Como se desarrolla en los capítulos siguientes los gliptodontes gliptodontinos tienen una historia evolutiva y paleo biogeográfica diferente al resto de los gliptodontes. Un emergente de esta divergencia genética se puede verificar en la estructura de los estuches caudales cuyos tubérculos terminales se presentan como un rasgo ancestral del grupo.

Las colas de los gliptodontes parecen un apéndice decorativo, a primera vista "no sirve para nada". Sin embargo, resulta poco probable que una estructura anatómica tan compleja y que persistió en las diversas ramas de los gliptodontes por decenas de millones de años no tenga un rol adaptativo. En este contexto es importante aclarar una confusión frecuente, la evolución no funciona como una entidad inteligente que modela *a priori* las partes anatómicas "para" cumplir con alguna función específica. La variabilidad de las poblaciones de una especie conforma una oferta de opciones que son tamizadas por la selección natural, las versiones que resultan adaptativas son las que tienen más probabilidad para transmitirse a través de las generaciones. Un rasgo será evolutivamente exitoso según su capacidad para fijarse en la base de datos genética de la población. Así, una cierta característica (un apéndice, una coloración, la excreción de una hormona, la resistencia al frío, etc.) es consecuencia de la evolución. De modo que la pregunta no debería ser ¿para qué sirve esa característica?, sino ¿cuál es su función adaptativa?

Entonces, ¿cuál es el rol adaptativo de las colas de los gliptodontes? Debido a que se trata de un grupo extinguido y sin equivalentes ecológicos actuales, en realidad nunca lo sabremos con precisión. Pero algunos paleontólogos que se han puesto a pensar en este asunto, hicieron algunos cálculos, los compararon con los armadillos y llegaron a algunas ideas interesantes.

Además de la función mecánica durante algunas circunstancias particulares de la locomoción comentadas más arriba, es posible que las colas hayan tenido un rol vinculado a la reproducción. La defensa del territorio, la competencia con otros individuos, la atracción de la pareja reproductiva o el conflicto intragrupal pudieron tener relación con la función de esos apéndices. La evidencia surge de algunos fósiles de gliptodontes del Pleistoceno con la coraza fracturada y curada en vida. Por ejemplo en ejemplares de *Doedicurus clavicaudatus* y de *Glyptodon reticulatus* se describieron fracturas de varios centímetros que se han vuelto a osificar en vida, lo cual pudo ser interpretado porque los osteodermos quedaron alterados respecto a su forma original. Debido a que es poco probable que otras especies tuvieran la capacidad para causar semejante daño en esas fuertes estructuras de protección, las investigaciones fueron orientadas hacia los mismos gliptodontes.

A través de un estudio realizado por Robert Mc Neill Alexander, de la Universidad de Leeds, Sergio Vizcaíno y Richard Fariña, se puso a prueba la capacidad de las colas de *Doedicurus clavicaudatus* para producir golpes. Sobre la base de la forma, el tamaño, la musculatura y las masas de las colas estimaron la fuerza muscular necesaria para moverlas de lado a lado. Sus cálculos les permitieron proponer que cada balanceo de la cola podía imprimir una fuerza

de hasta 3000 Joules, con una velocidad de unos 12 metros por segundo. Para ponerlo en contexto, se trata de la energía necesaria para levantar un objeto de unos 3000 kg.

Como complemento también calcularon la fuerza necesaria para fracturar las corazas, lo que resultó en un rango entre 1400 y 6000 Joules. En consecuencia, resulta posible que ejemplares de *Doedicurus clavicaudatus* hayan usado la cola a modo de defensa en conflictos intra específicos y que fueran los causantes de las fracturas descritas en algunas corazas. Ese uso de la cola también habría sido un comportamiento muy eficiente de defensa en ocasiones de peligro frente a algunos depredadores.

El paleontólogo argentino Martín Zamorano, junto al uruguayo Richard Fariña, analizaron la funcionalidad de los estuches caudales de las especies de *Panochthus*, particularmente la habilidad para dar golpes. Reconocieron dos tipos de colas caracterizadas principalmente por la forma el tubo caudal: cónico cilíndricas y aplanadas. Las cónicas cilíndricas como la de la especie *P. subintermedius* (Pleistoceno temprano a medio) tienen una adaptación funcional generalista, podían dar golpes en todas direcciones pero con menor eficacia. Este tipo de colas golpeaban con menos precisión porque tienen el mismo rendimiento mecánico en todas las direcciones, precisamente porque sus diámetros son prácticamente iguales.

Las colas aplanadas habrían sido más adaptativas, ya que se registraron en *P. tuberculatus, P. greslebini* y *P. florensis*, todas del Pleistoceno medio a tardío. Estas colas tenían movimientos más restringidos en sentido horizontal pero ganaban en precisión. Además, este tipo de tubo caudal se caracteriza por presentar ornamentaciones más complejas, indicado por el mayor desarrollo de las Figuras Laterales, las que portarían las espinas córneas. La cola cónico cilíndrica de *P. subintermedius* también presenta Figuras Laterales grandes, pero son menos profundas que las figuras de las colas aplanadas, por ello esos autores consideran que estructura córnea que se desarrollaban en esas figuras eran más gráciles.

Otra línea de evidencia confirma estos resultados. Los estudios de Ernesto Blanco, Washington Jones y Andrés Rinderknecht de la Universidad de la República de Uruguay y del Museo Nacional de Historia Natural y Antropología, analizaron el centro de percusión de los estuches caudales de los gliptodontes. El centro de percusión es el punto de un objeto donde un impacto perpendicular absorbe la cantidad máxima de impulso hacia adelante, es decir es el punto óptimo donde se logra mayor transferencia de fuerza tras el impacto. Este estudio determinó que el centro de percusión de las colas de gliptodontes como *Panochthus* y *Doedicurus* se ubica justamente en las áreas donde se desarrollan las Figuras Laterales que darían soporte a las espinas córneas.

Escudo ventral y osteodermos de la piel

Como se expresa en el primer capítulo, durante el Siglo XIX se desarrolló un debate entre Hermann Burmeister y Florentino Ameghino acerca de la existencia de un escudo ventral en los gliptodontes. A partir de las evidencias disponibles en la época resultó que Ameghino pudo demostrar que el escudo ventral que describió Burmeister en realidad se trataba de un trozo de la coraza dorsal de otra especie. El paleontólogo inglés Richard Lydekker también dudó de la existencia de la coraza ventral expresando en 1894 que *La existencia afirmada de un caparazón ventral es debida á que el escudo de la cabeza ha sido considerado erróneamente como perteneciente á aquella parte del cuerpo*. Ya en el Siglo XX, el paleontólogo Alfredo Castellanos coincidió con Ameghino acerca del origen del escudo ventral descrito por Burmeister. Sin embargo, casi un siglo y medio después se pudo reconocer que Burmeister no se equivocó tanto, debido a que se halló un escudo ventral en, al menos, dos especies: *Glyptodon reticulatus* del Pleistoceno tardío y *Glyptodon munizi* del Pleistoceno medio.

El primer caso fue registrado en un yacimiento del Pleistoceno superior de la provincia de Córdoba durante el año 2000. Los paleontólogos argentinos Adan Tauber y José Di Ronco, del Museo de Paleontología de la Universidad Nacional de Córdoba, estudiaron restos de dos ejemplares de *Glyptodon reticulatus*, con una antigüedad menor a 40.000 años antes del presente, en los que hallaron placas de osteodermos en posición ventral.

El Escudo Ventral (tal el nombre propuesto por Tauber y Di Ronco) consiste en varias placas de forma irregular constituidas por osteodermos que solamente tienen tejido compacto. Los osteodermos de estas placas no tienen el patrón en roseta, su cara externa es algo rugosa, con pocos surcos de distribución muy variable y están atravesados por pequeñas perforaciones, la cara interna es plana y lisa. Cada placa tiene osteodermos que se fusionan de modo rígido entre sí, pero entre cada placa debió existir algún tipo de articulación o, al menos, un tejido conectivo flexible. Lo interesante de este caso es que las placas estaban dentro de un esqueleto casi completo de un gliptodonte, ubicadas en posición ventral sobre la región púbica dispuestas de modo semejante a cuando el animal estaba vivo.

A partir de hallazgos de restos de *Glyptodon munizi*, realizados por integrantes del Museo Paleontológico "Fray Manuel de Torres" (San Pedro, provincia de Buenos Aires), los paleontólogos del Museo de La Plata Esteban Soibelzon, Alfredo Zurita y Alfredo Carlini identificaron otro escudo ventral. También se ubicaba principalmente en la zona púbica, y es muy similar al anterior, con osteodermos de tejido compacto, de forma irregular, los más grandes son sub cir-



Figura 2-144. Osteodermos de las placas ventrales de *Glyptodon munizi* (GCF 10). Pleistoceno medio, San Pedro, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm.

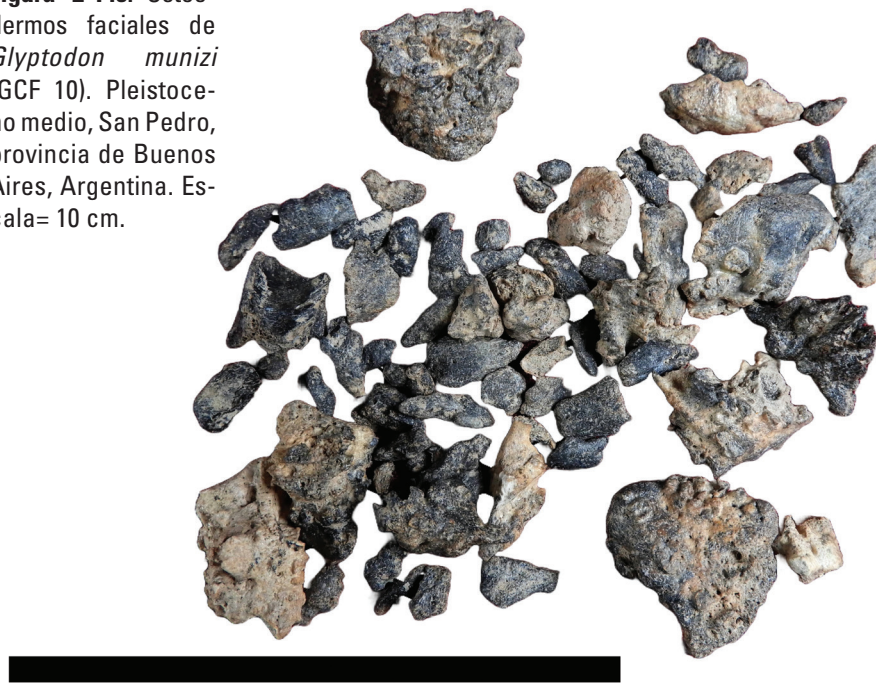


Figura 2-145. Osteodermos faciales de *Glyptodon munizi* (GCF 10). Pleistoceno medio, San Pedro, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm.

culares con bordes lisos, con tres o cuatro perforaciones centrales, la superficie externa es algo rugosa y convexa, mientras que la interna es lisa. Los osteodermos ventrales más pequeños tienen formas diversas, sin un patrón geométrico regular, desde sub circulares, rectangulares, triangulares y con los bordes irregulares. También presentan perforaciones centrales y una superficie interna y otra externa poco diferenciadas. Los bordes lisos permiten suponer que la articulación entre algunos osteodermos contiguos era mediada por algún tejido, posiblemente cartílago, que permitía una gran flexibilidad entre ellos.

Es posible que otras especies de gliptodontes también tuvieran esta coraza ventral, pero la poca fusión entre los osteodermos y su menor área, en relación con la coraza dorsal, habría favorecido la pérdida de esta evidencia, o que hayan sido confundidos con los osteodermos intradérmicos de los perezosos.

Resulta imposible de resolver si Burmeister, el primero que describió este escudo ventral, realmente analizó a esta estructura o, como lo señalaron Ameghino, Lydekker y Castellanos, se confundió con fragmentos de corazas dorsales de otras especies. Sin embargo resulta muy curioso que, aunque Burmeister se haya confundido de pieza anatómica, finalmente estaba en lo cierto: algunos gliptodontes tienen un escudo ventral.

Además de las tres corazas que tienen todos los gliptodontes y la ventral de algunos, diversos investigadores como G. Burmeister y F. Ameghino hicieron referencia a osteodermos que habrían estado incorporados en el interior de la piel como ocurre en los perezosos fósiles. Sin embargo, ninguno de ellos presentó el caso con mucha precisión por lo que este tema quedó indefinido durante mucho tiempo. Por ejemplo Burmeister expresó en 1874 que *Glyptodon* tenía… *placas huesosas de diferente figura, implantadas en el cútis del animal, en lugares en donde no se ven corazas completas, sino solamente verrugas huesosas unidas entre si por substancia conjuntiva*.

Debieron pasar más de cien años para demostrar que algunos gliptodontes tenían osteodermos dentro de la piel en, al menos, la cabeza y los miembros posteriores.

En sedimentos del Pleistoceno superior de Uruguay se preservaron algunos restos de un gliptodonte (posiblemente *Glyptodon reticulatus*) estudiados por el paleontólogo Andrés Rinderknecht y publicados en el año 2000. Este gliptodonte tenía osteodermos en el miembro posterior distribuidos en la parte más proximal del fémur, en la parte frontal de la tibia y en los pies. Estos osteodermos no articulaban entre ellos, sino que estaban agrupados, su forma es irregular, en general son pequeños (no más de 2,5 centímetros) pero los que se disponen en el pie son los de menor tamaño (desde 0,5 hasta 1,6 centímetros). El miembro analizado fue encontrado entero y semi articulado, varias de sus

partes estaban unidas por el sedimento, por lo que habría sufrido pocas alteraciones desde la muerte del animal. Esta situación y la minuciosa técnica de excavación aplicada permitieron recuperar los osteodermos en una posición muy similar a la que tuvieron en vida del gliptodonte.

El gliptodonte hallado en Córdoba que conservó el escudo ventral también tenía osteodermos de forma irregular que no articulaban entre sí y que estaban ubicados en la zona posterior del cráneo.

Unos años más tarde (2006) y en el mismo esqueleto de *Glyptodon munizi* hallado en San Pedro, se descubrieron osteodermos faciales. Como en los casos anteriores se trata de piezas de forma irregular, que no articulan, sin ornamentos y con bordes lisos pero con hendiduras o puntas. El tamaño varía entre 3,6 y 5 centímetros de largo y se disponían a los lados de la cara.

El paleontólogo José Augusto Haro, del Museo de Paleontología de la Universidad Nacional de Córdoba, Argentina, y su equipo estudiaron osteodermos de la piel de *Glyptodon reticulatus* a través de cortes delgados para conocer la estructura microscópica. A diferencia de los osteodermos de la coraza, los tejidos de los osteodermos de la piel son muy variables en su morfología interna, lo cual es consecuente con la diversidad de sus formas: globulares, aplanadas, etc. Algunos no tienen la parte central con hueso esponjoso como en los osteodermos de la coraza, otros presentan cavidades con hueso esponjoso muy fino. También tienen haces de fibras de colágeno perpendiculares a la superficie del osteodermo, y su tejido interno es muy parecido a los osteodermos de la piel de los perezosos extinguidos.

Bibliografía consultada para elaborar este capítulo

Agnolin (2024); Alexander et al. (1999); Ameghino (1879; 1880; 1881; 1884; 1889; 1897; 1902; 1904; 1908); Aramayo et al. (2015); Araújo y Porpino (2018); Arias et al. (1978); Asakura et al. (2017); Barasoain et al. (2022); Blanco et al. (2009); Brambilla et al. (2020); Burmeister (1864a b; 1866a b; 1872; 1874; 1879); Castellanos (1925a b; 1926; 1927; 1928; 1931; 1932; 1940; 1941a b; 1942; 1944; 1946a b; 1947; 1948; 1949; 1951a b c; 1953a b; 1959); Carlini et al. (2008a); Chávez-Aponte et al. (2008); Chimento et al. (2010); Christen et al. (2023); Ciancio (2016); Ciancio et al. (2025); Cope (1885; 1888); Croft et al. (2007); Cruz et al. (2011; 2013; 2016); Cuadrelli (2020); Cuadrelli et al (2019; 2020; 2023a b); Da Costa et al. (2012); Delsuc et al. (2016); Domínguez et al. (2025); Elissamburu y Vizcaíno (2003); Fariña (1988; 1995; 2001); Fariña y Vizcaíno (2001); Fernícola (2006; 2008); Fernícola et al. (2012; 2014); Fernícola y Porpino (2012); Galliari y Carlini (2019); Gervais (1869); Gillette y Ray

(1981); Gillette et al. (2016); González Ruiz (2010); González Ruiz et al. (2011; 2020; 2017); Haro et al. (2020); Hautier et al. (2010); Hill (2006); Hoffstetter (1958); Irrazabal et al. (2018); Kalthoff (2011); Kraglievich (1932); Luna et al. (2018); Luna y Krapovickas (2011); Lund (1839); Lydekker (1894); Martini et al. (2022); Mitchell (et al. 2016); Moura et al. (2019); Núñez-Blasco et al. (2021, 2022; 2024a b); Perea (2005); Politis y Gutiérrez (1998); Porpino y Bergqvist (2002); Porpino et al. (2014; 2010); Quiñones et al. (2020; 2023); Reig (1981a); Rinderknecht (1999; 2000a b); Rinderknecht y Bostelmann (2005); Salas-Gismondi et al. (2023); Scillato-Yané (1977); Scott (1903); Simpson (1980); Soibelzon et al. (2006); Tambusso et al. (2021); Tambusso y Fariña (2015); Tauber y Di Ronco (2000); Toriño y Perea (2018); Troyelli et al. (2023); Vickaryous y Hall (2006); Vinacci Thul (1939; 1943; 1945); Vizcaíno et al. (2004a b; 2008; 2011a b); Zamorano (2012; 2013; 2019; 2020); Zamorano y Brandoni (2013); Zamorano y Scillato-Yané (2011); Zamorano y Fariña (2021); Zamorano et al. (2012, 2013, 2014a b; 2015a b; 2018a b; 2020; 2021); Zurita (2002; 2007a b); Zurita y Aramayo (2007); Zurita y Tomassini (2006); Zurita et al. (2006; 2007a b; 2008; 2009c b; 2010; 2011b c; 2012; 2013a; 2014; 2016a b c; 2017a; 2018).

Capítulo 3

Filogenia y clasificación

… "parentesco filogenético" se refiere a las relaciones genealógicas entre organismos o grupos de organismos. Pero, hay que destacarlo, las relaciones genealógicas son una cosa muy diferente de la "semejanza". W. Hennig, 1968.

Las clasificaciones naturales

Toda clasificación natural, debe ser genealógica
F. Ameghino, 1884.

Para definir cómo es algo solemos enumerar características como el tamaño, el color, la textura y otros rasgos distintivos que nos permiten describirlo y diferenciarlo de lo demás. Con los animales nos conducimos así. De modo que diríamos que un gliptodonte es el mamífero que tiene una coraza sobre el dorso, la cola y la cabeza, que su rostro era truncado y que tenían 32 dientes casi iguales.

Este es el modo de identificar a un gliptodonte, pero para definir a un organismo, para caracterizarlo como algo único dentro de la naturaleza, los biólogos establecen sus relaciones de parentesco en términos evolutivos. El objetivo es determinar el vínculo entre ancestralidad y descendencia de modo que se pueda ubicar a cada organismo estudiado dentro del grupo evolutivo del cual proviene. Este procedimiento nos permite comprender por qué las ballenas están más relacionadas con los caballos (con los cuales no se parecen casi en nada) que con los peces (los cuales parecen ser más similares).

El motivo por el cual los biólogos evolutivos se preocupan por establecer las relaciones filogenéticas (ancestro-descendiente) y definir grupos monofiléti-

cos es, entre otros, el de proponer clasificaciones que sean lo más parecido posible al modo en que se ordenan las especies en la naturaleza. Desde mediados del Siglo XIX sabemos que la diversidad de los organismos está condicionada por procesos evolutivos, en consecuencia las clasificaciones deben estar basadas sobre relaciones de ancestralidad. Para ello, resulta crítico detectar a los caracteres que sean emergentes de esos procesos para proponer clasificaciones.

Es importante diferenciar los rasgos morfológicos que usamos para identificar a un organismo, de aquellos caracteres con valor evolutivo que permiten definirlo como una entidad natural en términos genealógicos. De esto resulta que una cierta especie no es un gliptodonte porque tiene coraza rígida, sino que tiene coraza rígida porque es un gliptodonte: su coraza rígida es una consecuencia de la ancestralidad, es un carácter heredado.

En este contexto, una propiedad que deben reflejar las clasificaciones de un grupo de organismos es la monofilia, es decir que todos los organismos clasificados en un grupo tengan el mismo ancestro en común. Si en un mismo grupo se incluyen especies que no comparten un ancestro, entonces no es un grupo monofilético, porque se han mezclado especies de distintas historias evolutivas resultando en una clasificación polifilética (de orígenes diferentes). Un aspecto importante de las clasificaciones de grupos de organismos es identificar cuál es el más cercanamente emparentado (el grupo hermano), pero que no forma parte de ese grupo.

Conviene establecer con precisión algunos términos que para no confundirlos:

- Sistemática: es la ciencia de la diversidad, es la parte de la Biología cuyo objetivo es crear sistemas de clasificación. Actualmente prepondera la Sistemática Filogenética cuyas clasificaciones deben estar basadas sobre información genealógica.
- Taxonomía: es la parte de la Sistemática que estudia los principios de la clasificación, definiendo las reglas y normas para clasificar.
- Clasificación: es una consecuencia de la sistemática debido a que comprende a un sistema de agrupamientos de organismos.
- Determinación: es la acción que se realiza cuando se describen los caracteres de un organismo hasta entonces desconocido.
- Identificación: es el reconocimiento de los caracteres en un ejemplar para conocer a qué organismo conocido corresponde.
- Nomenclatura: es un sistema de reglas para nombrar a los organismos.

Los gliptodontes se clasifican como mamíferos placentarios, miembros de un grupo evolutivo denominado Xenarthra que, junto a otro grupo evolutivo, los Afrotherios (elefantes, manatíes y el cerdo hormiguero), forman un linaje con un ancestro en común, los ATLANTOGENATA. El otro gran linaje de los placentarios son los BOREOEUTHERIA (primates, roedores, ciervos, caballos, murciélagos, carnívoros, etc.).

Los Xenarthra, también conocidos como Edentados, son el grupo evolutivamente basal de los placentarios, compuesto por dos líneas divergentes: los Pilosa y los Cingulata. Al clado de los Pilosa pertenecen los Xenarthra sin coraza como los osos hormigueros, los perezosos y los megaterios. Los Xenarthra con coraza, los Cingulata, están compuestos por los armadillos y los gliptodontes.

Los Xenarthra presentan caracteres propios que permiten definirlos como una unidad evolutiva con un ancestro en común. Su rasgo más significativo son las articulaciones accesorias en las últimas vértebras dorsales y las lumbares. Esas articulaciones no existen en el resto de los mamíferos y, de hecho, les da el nombre al grupo: Xenarthra (*xenos* = extraño y *arthros* = articulación). Este tipo de caracteres tienen valor evolutivo, porque se presentan sólo en los organismos que comparten un ancestro en común, se denominan caracteres sinapomórficos o sinapomorfías. Otras sinapomorfías de los Xenarthra son la conformación de la cintura pélvica con fusiones del isquion, el sacro y vértebras lumbares formando una unidad ósea denominada sinsacro, la osificación de los cartílagos de las costillas que articulan con el esternón, la formación de un orificio entre el sacro y el isquion, la dentición simple con reducción o ausencia de esmalte y la baja tasa metabólica.

Todas esas particularidades, y otras, son las que nos permiten caracterizar a los Xenarthra como un grupo natural o grupo monofilético, es decir como un conjunto de organismos que evolucionaron a partir de un ancestro en común. De modo que todas las especies que incorporemos dentro de los Xenarthra son las que tendrán esas sinapomorfías debido a que las heredaron de ese ancestro. A su vez, ningún otro organismo tiene esas características únicas juntas porque no comparte esa ancestralidad.

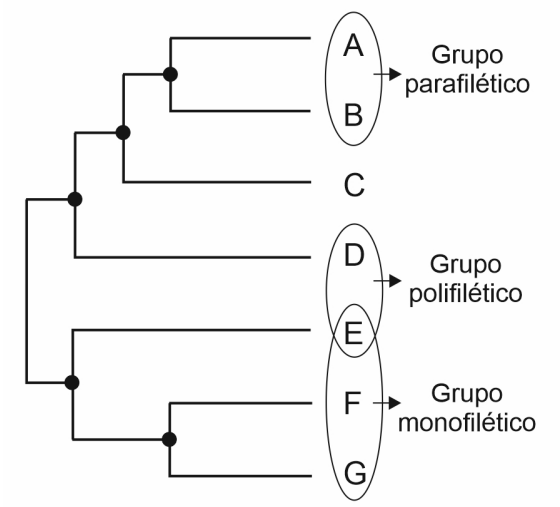


Figura 3-1. Clasificación Monofilética, Polifilética y Parafilética.
Grupo monofilético: A-B-C-D-E-F-G tienen un ancestro en común. También los sub grupos A-B-C-D y E-F-G.
Grupo parafilético: A-B; tienen un ancestro en común, pero excluye a C y a D (no se deben clasificar por separado).
Grupo polifilético: D, E: no comparten, sólo entre ellos, un ancestro en común.
Las clasificaciones parafiléticas y polifiléticas no muestran las relaciones de ancestralidad tal como ocurrieron en la naturaleza, son clasificaciones artificiales. Los puntos negros indican los hipotéticos ancestros en común.

Dentro de los Xenarthra, los Cingulata también forman un grupo monofilético con caracteres que los distinguen claramente de los Pilosa. El fundamento de un ancestro común para los Cingulata consiste en la existencia de caracteres como una coraza formada por osteodermos (placas óseas articuladas), la segunda vértebra del cuello fusionada a una o más vértebras cervicales, la tibia y la fíbula fusionadas en la parte proximal y distal, la tróclea del húmero con una cresta lateral, el trocánter mayor del fémur extendido hacia la cabeza de ese hueso, entre otros.

La clasificación de los gliptodontes durante el Siglo XIX

> *Es creencia general de que los actuales armadillos son los descendientes degenerados de los antiguos gliptodontes, pero es una creencia equivocada.* F. Ameghino, 1906.

Como se señaló en el primer capítulo, los primeros paleontólogos que estudiaron a los gliptodontes durante inicios del Siglo XIX no los reconocieron de inmediato como entidades totalmente diferentes a otros grupos. De con-

fundirlos con megaterios o con plantas pasaron a tratarlos como armadillos gigantes y, unos años más tarde, como ancestros de los armadillos.

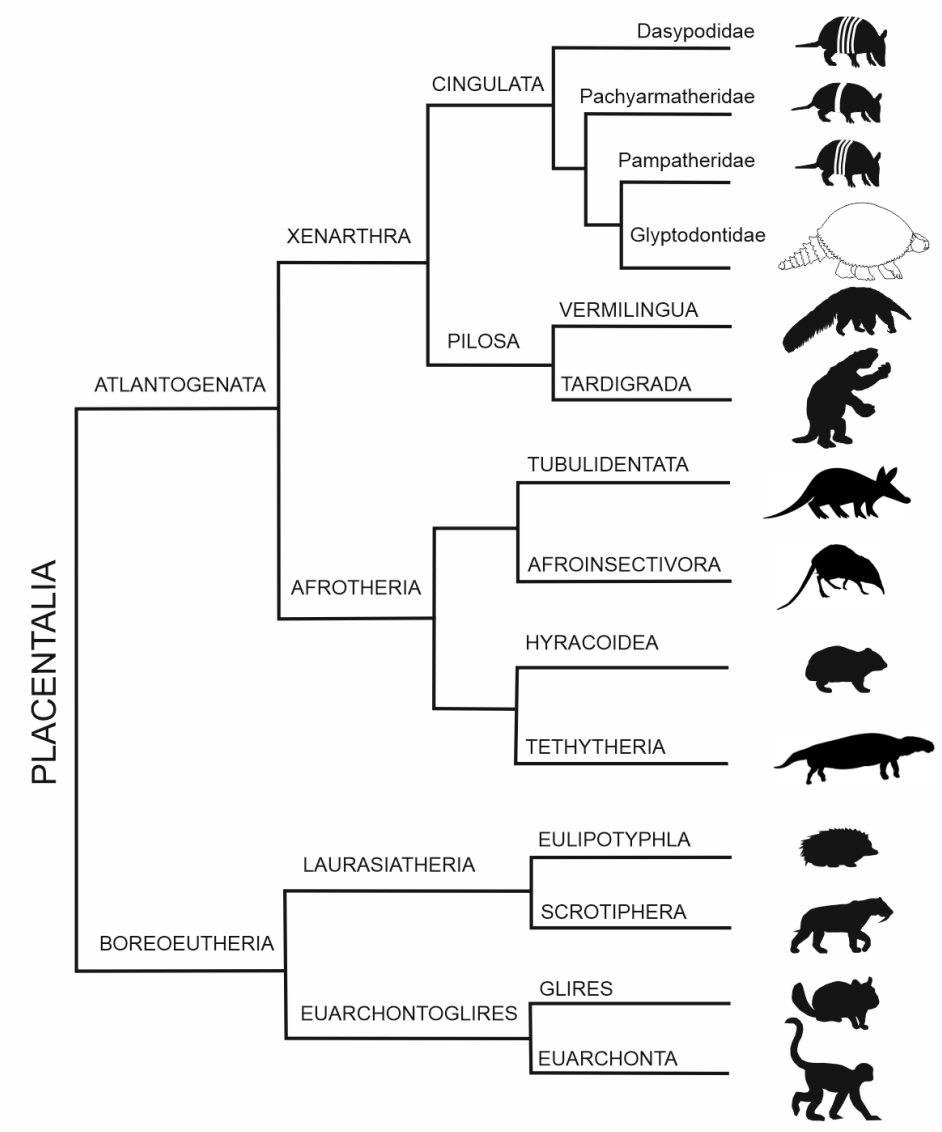


Figura 3-2. Clasificación simplificada de los mamíferos placentarios.

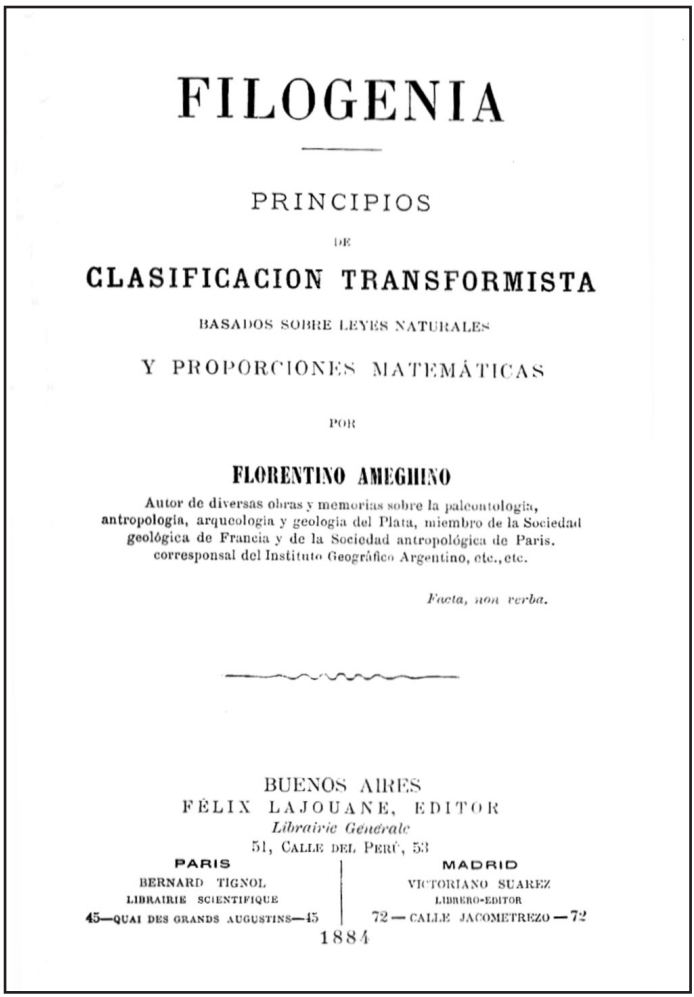
Las primeras clasificaciones de los gliptodontes como un grupo taxonómico propio (Familia Glyptodontidae) y separado de otros Xenarthra comenza-

ron después de la primera mitad del Siglo XIX a partir de las propuestas de T. Huxley en 1864, de E. Gray en 1869 y la de H. Burmeister de 1874 y 1879.

Todas estas clasificaciones, y otras, si bien habían avanzado acerca de la naturaleza distintiva de los gliptodontes se basaban sobre semejanzas y diferencias de caracteres que permitían su identificación, pero carecían de fundamento evolutivo. Hasta ese momento la clasificación más rigurosa de este grupo había sido la de Burmeister de 1874, retomada en 1879, en la que proponía una clasificación basada sobre la cantidad de dedos de los miembros anteriores y posteriores y en la morfología de las corazas. Este autor mantuvo a los gliptodontes como miembros de la familia Glyptodontidae, los nombró como Biloricata (dos corazas, en referencia a la coraza ventral y dorsal) para separarlos de los Loricata (armadillos, con una coraza) y propuso dos grupos sin darle jerarquía taxonómica, uno formado por *Glyptodon*, y el otro por *Doedicurus*, *Hoplophorus* y *Panochthus*.

El estudio de los gliptodontes efectuado por Burmeister fue extraordinario debido a que reconoció nuevos géneros y realizó descripciones muy detalladas de los esqueletos y de las corazas. Pero su clasificación, en realidad, funcionaba muy bien como una clave para identificar los géneros de los gliptodontes del Pleistoceno (los conocidos hasta entonces) pero explicaba poco acerca de sus relaciones de parentesco.

En 1884 y en 1889 Florentino Ameghino generó un cambio sustancial en la comprensión de los gliptodontes porque enfocó sus estudios desde una perspectiva evolutiva. En primer lugar definió que los armadillos son ancestrales a los gliptodontes, invirtiendo la interpretación vigente hasta ese momento. Para esa época, Ameghino ya había publicado su libro "Filogenia: principios de clasificación transformista basados sobre leyes naturales y proporciones matemáticas" en el que desarrolló un método para realizar clasificaciones basadas sobre la evolución de los organismos. En su teoría planteaba como proceso general que las estructuras anatómicas simples son ancestrales de las más complejas, en consecuencia los gliptodontes eran organismos que provenían de los armadillos porque presentaban más huesos fusionados (que derivan de huesos no fusionados), tenían corazas rígidas (cuyos ancestros eran las corazas con filas móviles) y dientes trilobulados (derivados de los dientes simples de contorno elíptico de los armadillos). Siguiendo estos principios aplicó dos criterios evolutivos, a modo de secuencias de transformaciones anatómicas, para interpretar la diversidad de los gliptodontes los cuales influyeron en las clasificaciones de este grupo por más de un siglo.



FILOGENIA

PRINCIPIOS

DE

CLASIFICACION TRANSFORMISTA

BASADOS SOBRE LEYES NATURALES

Y PROPORCIONES MATEMÁTICAS

POR

FLORENTINO AMEGHINO

Autor de diversas obras y memorias sobre la paleontología, antropología, arqueología y geología del Plata, miembro de la Sociedad geológica de Francia y de la Sociedad antropológica de Paris, corresponsal del Instituto Geográfico Argentino, etc., etc.

Facta, non verba.

BUENOS AIRES
FÉLIX LAJOUANE, EDITOR
Librairie Générale
51, Calle del Perú, 53

PARIS
BERNARD TIGNOL
LIBRAIRIE SCIENTIFIQUE
45—QUAI DES GRANDS AUGUSTINS—45

MADRID
VICTORIANO SUAREZ
LIBRERO-EDITOR
72 — CALLE JACOMETREZO — 72

1884

Figura 3-3. Este libro de F. Ameghino fue fundacional para la biología evolutiva moderna de América del Sur.

Por un lado consideró que la coraza de la cola (el estuche caudal) había evolucionado en dos linajes por separado: estuches caudales formadas por una parte larga de anillos caudales y un tubo caudal corto; y estuches caudales formadas por una parte corta de anillos caudales y un tubo caudal largo. Esto le permitió plantear una primera división en dos grandes grupos de gliptodontes que habían seguido historias filogenéticas diferentes: los del grupo de *Glyptodon* por un lado y el resto por el otro.

El segundo criterio que aplicó Ameghino fue el de la morfología de los osteodermos de las corazas dorsales, con el fin de reconocer líneas de transformaciones evolutivas dentro de aquellos dos grupos principales. Sobre esta base propuso el Orden Glyptodontia, formado por tres familias: Glyptodontidae, Hoplophoridae y Doedicuridae. Más tarde, en 1891, agregó la familia Propalaehoplophoridae. En su clasificación contó con mucha más información de la que tuvo acceso Burmeister, principalmente de gliptodontes basales.

Esta metodología fue revolucionaria para la época debido a que el objetivo de su estudio no era obtener una lista de taxones que se puedan diferenciar por sus rasgos, sino establecer cómo habían evolucionado esos organismos. Así, la clasificación era la consecuencia del estudio analítico y se establecía por las ramificaciones que resultaban de las relaciones de parentesco filogenético. Ameghino fue el primero en América del Sur en proponer clasificaciones en éstos términos y, además, plasmándolas a través de diagramas con forma de árbol ramificado (árboles filogenéticos). El esquema tenía un tronco donde se ubicaban los ancestros de los gliptodontes, del cual salían las dos ramas principales y, de ellas, las demás ramificaciones. De este modo sintetizó en un solo gráfico mucha información: la clasificación, la diversidad, las relaciones ancestro-descendiente y los caracteres que usó para construir esos conceptos.

La idea de aplicar conceptos evolutivos, basados sobre transformaciones sucesivas, fue de fuerte influencia en la mayoría de los paleontólogos que se ocuparon de clasificar a los gliptodontes durante el Siglo XX.

¿Los gliptodontes son un grupo monofilético?

> *Con Ameghino aprendimos que la ciencia sólo merece ese nombre cuando supera el limitarse a la ordenación y al análisis de los hechos, para proyectarse en la interpretación generalizadora y en la síntesis conceptual de la teoría.* O. Reig, 1961.

En la historia de la clasificación de los gliptodontes se han debatido frecuentemente tres cuestiones: si todos conforman un grupo monofilético, si las subgrupos de gliptodontes también son grupos monofiléticos y si los gliptodontes son armadillos.

La clasificación de Ameghino mostraba que todas las especies de gliptodontes se habían originado de un ancestro en común del cual divergían las dos ramas principales cuyos taxones más basales eran especies de *Cochlops* y

de *Propalaehoplophorus*. Este esquema influyó en las clasificaciones durante el Siglo XX, sobre el cual se realizaron cambios y adiciones debido al aumento de la información paleontológica y de las nuevas investigaciones.

Hasta la década de 1960 numerosos paleontólogos plantearon clasificaciones filogenéticas de los gliptodontes, como los norteamericanos W. B. Scott en 1903 y G. G. Simpson en 1945. Entre ellos se destacaron los estudios del argentino Alfredo Castellanos y del francés Robert Hoffstetter.

Alfredo Castellanos planteó, entre 1931 y 1959, que los gliptodontes posteriores al Mioceno medio pasaron por un proceso de radiación adaptativa caracterizado por diversificaciones independientes a partir de los Propalaehoplophorini y propuso clasificaciones que daban cuenta de estas relaciones. De este modo, reconoció la existencia de líneas filéticas que conformaban unidades evolutivas propias. Este investigador incorporó muchos criterios nuevos como el de agrupar géneros de una misma familia en subfamilias y en tribus, plasmando la complejidad de la diversidad de este grupo de Xenarthra. En su última interpretación, Castellanos reunió a todos los gliptodontes en una sola familia Glyptodontidae compuesta por cuatro líneas filogenéticas, las subfamilias Propalaehoplophorinae, Glyptodontinae, Doedicurinae y Hoplophorinae. Sus estudios fueron significativos en tanto que durante casi tres décadas se dedicó al análisis minucioso de estos animales y discutió diversos criterios para interpretar los caracteres que le permitieron establecer las relaciones de ancestralidad.

Robert Hoffstetter en 1958 realizó una síntesis de la clasificación de los gliptodontes basándose, como Ameghino, en la morfología de la coraza y del tubo caudal. También los reunió en una sola familia, Glyptodontidae, pero con cinco subfamilias: las que definió Castellanos más Glyptatelinae. También planteó siete tribus dentro de los Hoplophorinae. Este investigador alertó acerca de que muchas de las especies de gliptodontes fueron dadas a conocer sobre restos muy fragmentarios, lo cual podría generar relaciones de ancestralidad poco confiables por lo que consideró que este esquema clasificatorio era tentativo.

En una conferencia de ese mismo año Castellanos también expresaba que el árbol filogenético que proponía estaba construido sólo… *en base a caracteres de evolución de la ornamentación del caparazón, anillos y tubos caudales*. Por lo que entendió que para obtener relaciones filogenéticas más confiables también se debería analizar el esqueleto interno: *Todos estos árboles se combinarán para obtener uno definitivo resultante de la conjunción de la evolución de órganos óseos y dentales*. Si bien él mismo incorporó algunos caracteres del esqueleto interno, no fue una práctica realizada con la intensidad que implementarían otros paleontólogos en los años posteriores.

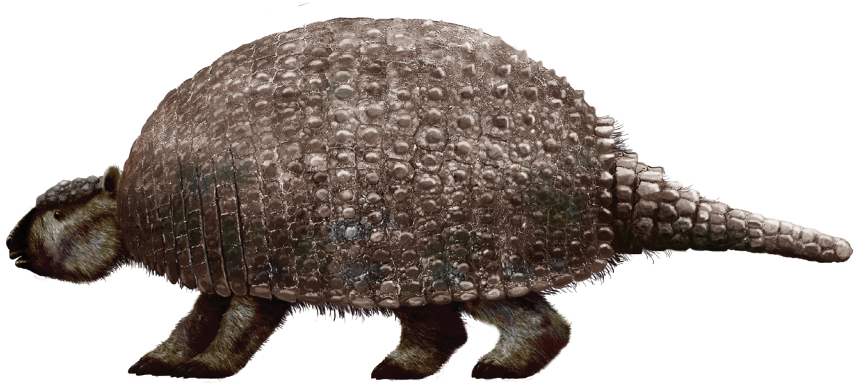


Figura 3-4. *Cochlops muricatus*. Ilustración de Daniel Boh.

Hacia fines del Siglo XX los paleontólogos ya dimensionaron que se había avanzado mucho sobre las interpretaciones de las relaciones filogenéticas de los gliptodontes, pero también que eran confusas y altamente especulativas, lo que desembocaba en que su clasificación estaba enmarañada. Como lo había advertido Castellanos, el uso de los caracteres de la coraza y de los tubos caudales para la diagnosis de los taxones había conducido a un sobredimensionamiento de especies y de géneros. Esto fue el resultado de más de 150 años de estudios basados sobre los restos que más se preservan de los gliptodontes: los osteodermos de su exoesqueleto. Las miles de unidades óseas que conforman sus corazas son una ventaja y una desventaja a la vez, porque aumenta sustancialmente la probabilidad de preservar restos fósiles, pero tienen gran variabilidad y muchas veces son muy fragmentarias. Esto último llevó a la designación de numerosos taxones con evidencia insuficiente, lo cual no era algo nuevo puesto que F. Ameghino había expresado en 1889 que:

> *Las especies nominales son considerables, y los sinónimos no siempre se pueden establecer con precisión. ... En el estado actual de la ciencia, no es preciso cesar de repetirlo, las diferencias específicas solo pueden ser apreciadas sobre aquellas partes del esqueleto, en las que sea menos probable que se hayan confundido restos de varios individuos en uno, y además que sean las que se recojen con mayor frecuencia; en este caso se encuentran los restos de coraza.*

En ésta línea Castellanos había señalado en 1959 que …*Es muy posible que los nuevos descubrimientos obliguen una modificación de los árboles genealó-*

gicos, nada se pierde con ello porque la ciencia en su afán de la búsqueda de la verdad, es constante renovación hasta enfrentarse con ella.

Los estudios de Castellanos, Hoffstetter y Simpson, entre otros, presentaban algunas diferencias de interpretación, pero coincidían en un aspecto fundamental: todos los gliptodontes eran un grupo natural con un ancestro en común, es decir, las clasificaciones reflejaban las relaciones de parentesco. Sin embargo estas clasificaciones tenían algunos aspectos a resolver, ya que eran muy inestable, algunos grupos no estaban caracterizados de modo robusto, planteaban agrupaciones con varios ancestros, proponían clasificaciones de géneros con ancestros diferentes o inferían orígenes múltiples para algunas estructuras anatómicas como el tubo caudal.

Durante la segunda mitad del Siglo XX la paleontología en Argentina tuvo un crecimiento destacado a partir de una mayor institucionalización en la enseñanza y la investigación, la creación de la Asociación Paleontológica Argentina (1955) y de las reuniones científicas que se organizaron con regularidad. Además, la tradición ameghiniana de analizar la diversidad de las especies fósiles desde un enfoque evolutivo influyó definitivamente en las siguientes generaciones de paleontólogos. Durante 1968 llegó a Argentina, por iniciativa del biólogo evolutivo Osvaldo Reig, la traducción del libro "Elementos de una Sistemática Filogenética" del alemán Willi Hennig. Desde entonces se edita a bajo costo en la editorial de la Universidad de Buenos Aires (EUDEBA). Esta obra de gran influencia en la biología evolutiva, que propone reconstruir las genealogías de los organismos y elaborar clasificaciones que las reflejan, es fundacional de lo que se denomina sistemática filogenética o cladismo. De modo similar a Ameghino, Hennig planteó que la filogenia debe ser reconstruida a partir de sinapomorfías (caracteres derivados provenientes de otros, plesiomorfías, que podemos considerar ancestrales). En consecuencia sólo se debe incorporar en un mismo grupo o clado, a los organismos que comparten un ancestro en común (monofilia), y ello debe estar reflejado en la clasificación que se proponga de ese grupo.

Hacia fines de la década de 1980, la biología evolutiva en América del Sur se nutrió de una teoría más sólida y de métodos de análisis más rigurosos y menos subjetivos, algunos de los cuales fueron traducidos a idiomas informáticos que agilizaron y estandarizaron las investigaciones. El investigador uruguayo Richard Fariña, de la Facultad de Ciencias de la Universidad de la República de Uruguay, fue de los primeros en aplicar estas nuevas metodologías en el estudio de las relaciones filogenéticas de los gliptodontes. En una breve publicación de 1993 mostró el resultado de su trabajo, en el que nuevamente se obtenía una clasificación de los gliptodontes como grupo monofilético.

Hacia fines del Siglo XX ya se había establecido que la familia Glyptodontidae podía ser considerada un grupo natural, de modo que su monofilia estaría justificada por los siguientes caracteres propios (sinapomorfías):

1. el cráneo es corto y muy alto;
2. el cuerpo mandibular es robusto y la rama ascendente está marcadamente inclinada hacia delante;
3. los molariformes están formados por tres prismas alineados;
4. la serie dentaria puede extenderse muy hacia atrás en el cráneo;
5. la coraza dorsal es continua y rígida (aunque algunas especies basales pueden tener una banda lateral parcialmente articulada);
6. la proyección dorsal del isquion y del ilion se fusionan a la coraza;
7. toda la columna vertebral tiene sectores de vértebras soldadas entre sí;
8. la coraza dorsal se apoya sobre un espacio con tejido adiposo que la separa de las vértebras.

También se reconoció a los Pampatheridos como el grupo hermano de los gliptodontes, de modo que los Xenarthros cingulados están conformados por los Dasypódidos (armadillos), los Pachyarmathéridos (descubiertos en el Siglo XXI), los Pampatheridos y los Gliptodontes.

En este contexto, antes de terminar el milenio, las interpretaciones de diversos autores se pueden sintetizar en la siguiente clasificación influenciada en los trabajos de Castellanos y Hoffstetter:

Superorden XENARTHRA Cope, 1889
- Orden CINGULATA Illiger, 1811
  - Suborden GLYPTODONTIA Ameghino, 1889
    - Superfamilia GLYPTODONTOIDEA Gray, 1869
      - Familia Glyptodontidae Gray, 1869
        - Subfamilia Glyptatelinae Castellanos, 1932
        - Subfamilia Propalaehoplophorinae Ameghino, 1891
        - Subfamilia Glyptodontinae Gray, 1869
        - Subfamilia Doedicurinae Ameghino, 1889
        - Subfamilia Hoplophorinae Huxley, 1864

Tribu Lomaphorini Hoffstetter, 1958
Tribu Plohophorini Castellanos, 1932
Tribu Panochthini Hoffstetter, 1958
Tribu Neuryurini Hoffstetter, 1958
Tribu Palaehoplophorini Hoffstetter, 1958
Tribu Neothocoraphorini Castellanos, 1951
Tribu Hoplophorini Huxley, 1864

Este cuadro clasificatorio, y sus variantes, fue muy usado aunque los paleontólogos eran conscientes de que muchos de sus componentes (principalmente los Hoplophorinae) eran grupos parafiléticos, y advirtieron que el uso de caracteres sin "peso" evolutivo estarían oscureciendo las verdaderas relaciones entre linajes. En consecuencia, hacia el inicio del nuevo siglo quedaba mucho por resolver de este enigmático clado de mamíferos.

¿Los gliptodontes son armadillos?

> *Debemos por esto mismo considerar á los extinguidos gliptodontes como seres que habían alcancanzado un grado de evolución mas avanzado que los existentes armadillos. Estos últimos, por sus placas dérmicas incompletamente unidas y todos sus otros caracteres osteológicos representan un tipo primitivo que tiene que haber precedido en su aparicion á los primeros*. Ameghino, 1889.

La primera filogenia de los cingulados propuesta por Ameghino, los muestra como un grupo natural, con un ancestro en común y con un armadillo en posición basal a todos los gliptodontes. Además, desde los primeros hallazgos del Siglo XVIII se los relaciona con los armadillos. Todo esto lleva a que, en la actualidad, los paleontólogos se pregunten si los gliptodontes realmente son armadillos. La respuesta debe tener un fundamento filogenético.

Como armadillos se designa informalmente a un grupo muy diverso de cingulados, actuales y extintos, con una coraza dorsal articulada que comprende principalmente a los dasipódidos, pero que también podría señalar a los pampatéridos y a los paquiarmatéridos. Tradicionalmente la clasificación de estos grandes grupos de cingulados se ordena en sendas familias relacionadas filogenéticamente entre ellas y constituyendo un gran grupo monofilético, como lo planteó Ameghino.

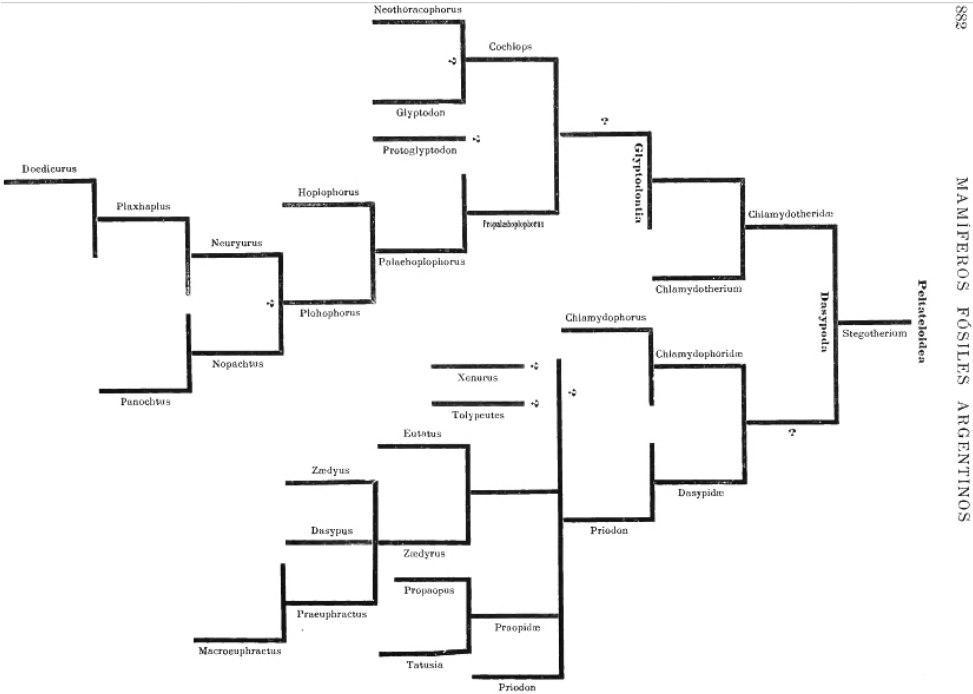


Figura 3-5. Primer árbol de relaciones filogenéticas de los Xenarthra Cingulata, realizado por F. Ameghino en 1889. Nótese que clasifica a los gliptodontes diferenciados de los armadillos, en sendos grupos monofiléticos, pero con un ancestro en común. Para este paleontólogo, los gliptodontes tuvieron dos ramas evolutivas principales definidas por los caracteres del estuche caudal: una con tubo caudal corto y la otra con el tubo caudal largo. Dentro del segundo grupo Ameghino reconoció tres líneas filogenéticas según la morfología de los osteodermos: la que mantenía el patrón en roseta con varias filas accesorias de figuras secundarias, la que perdió la ornamentación, y la que sufrió una reversión al patrón en roseta primitivo.

Considerando que se cuenta con información anatómica ponderada evolutivamente que permite establecer a los armadillos como un grupo ancestral de todos los cingulados, lo cual además se corresponde con su mayor antigüedad, entonces todo el grupo (incluido los gliptodontes) también son armadillos. Esto fue advertido por F. Ameghino en 1908:

> *…algunos armadillos empezaron á aumentar gradualmente en tamaño, y durante la época terciaria las escamas de la coraza fuéronse soldando paulatinamente unas á otras hasta formar una coraza sólida de una resistencia inmensa; conjuntamente con este cambio, las muelas se volvían más complicadas, el cráneo se transformaba*

en una masa cúbica, soldábanse unas a otras las vértebras del tronco, formándose un largo tubo dorsolumbar inflexible como la coraza… y el armadillo apareció transformado en gliptodonte.

El criterio de gliptodontes como parte de la diversidad de los armadillos surge del propio concepto de grupo monofilético, ya que todos los integrantes que derivan evolutivamente de un grupo forman parte de ese grupo. Así, por ejemplo, las aves son dinosaurios porque derivan de dinosaurios y los gliptodontes son armadillos porque derivan de armadillos. Además, dos investigaciones independientes presentaron resultados experimentales de esta relación.

El *Doedicurus* molecular

Durante el año 2016 se dieron a conocer dos estudios sobre los gliptodontes que sorprenden en varios aspectos. En primer lugar porque se trata del análisis del ADN para establecer sus relaciones de parentesco evolutivo respecto de los armadillos y de los perezosos. Por otro lado, porque es la primera vez que se realizó un estudio de este tipo y protagonizado por dos grupos de investigación que coincidieron en el objetivo del estudio, en la especie de gliptodonte que usaron y con que los fósiles analizados provienen de la misma cuenca hídrica.

Debido a la complejidad del estudio, los equipos de trabajo estuvieron compuestos por numerosas instituciones e investigadores de varios países. Uno de los grupos estuvo integrado por los argentinos Agustín Scanferla, Esteban Soibelzon, Javier Ochoa y Ricardo Bonini (del CONICET, Instituto de Bio y Geociencias del Noroeste Argentino, Museo de La Plata y Museo Arqueológico e Histórico Regional "F. Ameghino") y por los australianos Kieren Mitchell y Alan Cooper (University of Adelaide). El otro grupo comprendió a los argentinos Sergio Vizcaíno y Juan Carlos Fernícola (CONICET, Museo de La Plata y Museo Argentino de Ciencias Naturales) junto a investigadores del American Museum of Natural History, USA; de la Université de Montpellier, Francia; de la Massey University, Nueva Zelanda; de la McMaster University, Canadá; del Muséum National d'Histoire naturelle, Francia; de la University of California, USA y de la University of Michigan, USA.

Ambos equipos trabajaron sobre muestras de ADN extraído de corazas del gliptodonte *Doedicurus clavicaudatus* provenientes de yacimientos que se encuentran en la cuenca del Río Salado, provincia de Buenos Aires, Argentina. Los materiales de ambos grupos fueron fechados, mediante el método de Carbono 14, alrededor de 12.000 años antes del presente. Uno de los ejemplares de

D. clavicaudatus fue recolectado por Carlos Ameghino durante el Siglo XIX, mientras que el otro fue recuperado en tiempos más recientes.

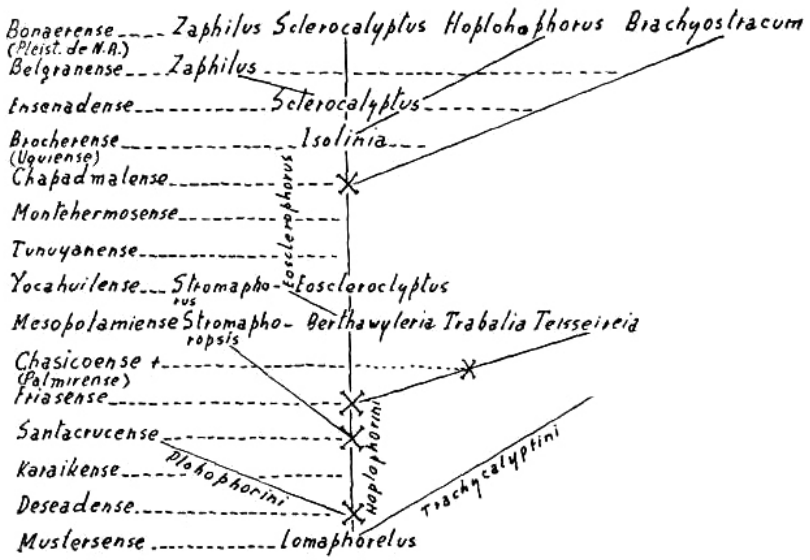


Fig. 8. — ARBOL GENEALOGICO DE LOS GENEROS DE LA SUBFAMILIA SCLEROCALYPTINAE, TRIBU HOPLOPHORINI

Figura 3-6. Relaciones filogenéticas de gliptodontes propuestas por Alfredo Castellanos en 1959. Este es uno de los árboles genealógicos desarrollados por este autor en el que combinó los vínculos de ancestralidad entre taxones con su registro cronológico.

Las técnicas para estudiar ADN son muy complejas, y para estudiar el ADN antiguo son todavía más intrincadas. En primer lugar, el fósil debió preservar esa molécula, luego se debe detectar, extraer y amplificar. Cada uno de esos pasos es complicado y requiere de equipamiento y técnicas específicas. La amplificación consiste en una metodología denominada Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) que permite realizar numerosas copias de la molécula de ADN obtenida. De este modo se facilita el estudio posterior. Para los análisis de los ejemplares de *D. clavicaudatus* se utilizó el ADN de la mitocondria (un orgánulo intracelular), debido a que es mejor para este tipo de estudios y porque se degrada más lentamente que el ADN del núcleo celular. De este modo, se logró secuenciar el genoma mitocondrial completo sobre el que se

aplicaron procedimientos de tecnología informática. Estas operaciones, desde la extracción de las moléculas a partir de restos de la coraza, hasta su comparación con el genoma de otras especies se complica todavía más en muestras de ADN antiguo debido a la contaminación, degradación y alteraciones químicas ocasionadas por el paso del tiempo y por los factores que influyen durante la putrefacción del cadáver y su enterramiento natural.

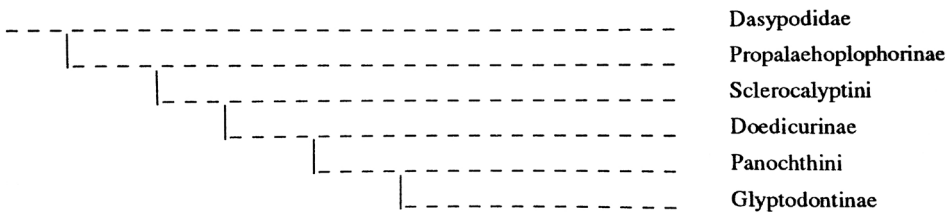


Figura 3-7. Primera propuesta de las relaciones filogenéticas de los gliptodontes realizada con técnicas informáticas (programa Phylogenetic Analysis Using PAUP), Fariña (1993).

Los dos estudios, realizados casi simultáneamente, también coincidieron en sus resultados, lo que fortalece la confiabilidad de los métodos aplicados y de las conclusiones a las que llegaron. Estos análisis filogenéticos permitieron conocer la historia evolutiva de las especies estudiadas a través de datos provenientes de moléculas de ADN, cuyas conclusiones resultaron diferentes de estudios previos realizados sobre caracteres de los huesos y las corazas.

La principal novedad obtenida con este estudio sobre las relaciones evolutivas, es que los gliptodontes estarían vinculados más estrechamente con los armadillos de lo que se había establecido con otros métodos. En realidad, con un grupo de armadillos con los cuales formarían una subfamilia, en lugar de conformar una familia plena separada de todos los armadillos. Los armadillos que estarían más estrechamente vinculados a los gliptodontes son los actuales pichiciegos (como *Chlamyphorus truncatus*), los cuales forman un grupo muy raro y derivado. Pichiciegos y gliptodontes son muy diferentes ya que unos son muy pequeños, de coraza articulada y de hábitos subterráneos y los otros son muy grandes, de coraza rígida y de vida epigea. A pesar de su aspecto las moléculas cuentan otra historia.

Con estos resultados macromoleculares, y la propia teoría de la sistemática filogenética, se puede afirmar que los gliptodontes son armadillos estrechamente vinculados con los pichiciegos, lo que de algún modo se corresponde con lo que expresó F. Ameghino en 1889:

> *Pero, si bien el* Chlamydotherium *representa una etapa de evolución menos avanzada que los gliptodontes, sucede otro tanto con los armadillos existentes, cuyo tipo fundamental según las leyes de la evolución debe haber precedido á los gliptodontes y al mismo* Chlamydotherium...

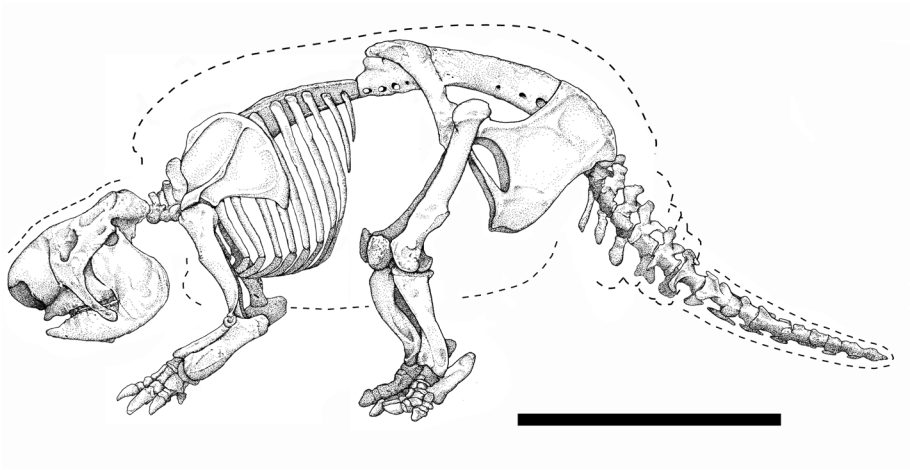


Figura 3-8. Esqueleto de *Neosclerocalyptus ornatus*. Basado parcialmente en Lydekker, 1894, Lámina 13. Escala: 50 cm.

La dilucidación de sus relaciones de parentesco más precisas entre los grandes grupos de cingulados requiere de estudios más profundos. Todavía se trata de resultados preliminares, aunque significativos, que serán el punto de partida para incorporar a otros taxones de gliptodontes, de pampaterios y paquiarmaterios (cuando sea posible aislar sus ADN) para evaluar cómo se comporta el cladograma con estos grupos extintos. En este sentido la expectativa es conocer cómo se establecerán las relaciones entre los diversos gliptodontes a través de este método y cómo afectarían a los demás grupos de cingulados.

Los resultados de estos estudios basados sobre el ADN son muy motivadores para volver a estudiar a estos grupos y plantearse nuevas preguntas. Como ocurrió con otros grupos extinguidos y actuales sobre los que se comenzaron a aplicar métodos de análisis de ADN para determinar las relaciones filogenéticas, paleontólogos y biólogos moleculares deben debatir y seguir realizando experimentos hasta llegar a una idea que permita comprender mejor la evolución de este grupo.

Como dijo uno de los autores de estos estudios:

> *En la historia del entendimiento de la evolución biológica, las técnicas moleculares nos permiten revisar hipótesis previas basadas en disciplinas más antiguas como la anatomía y la fisiología. A veces le dan soporte, otras las refutan y frecuentemente permiten proponer hipótesis nuevas. Lo que más estimula es la posibilidad de ver las cosas desde otra perspectiva*. Sergio Vizcaíno, 2016.

En este libro se toma el fundamento ancestro descendiente que muestra la relación gliptodonte = armadillo el cual, además, fue reforzado por los citados estudios macromoleculares. Antes bien, se utilizará el enfoque de la clasificación tradicional basada sobre caracteres morfológicos que considera a los gliptodontes como Glyptodontidae, es decir de un rango taxonómico de Familia equivalente a Dasypodidae, Pampatheriidae y Pachyarmatheriidae. Este criterio, resulta más explicativo de las relaciones internas entre los diversos linajes de gliptodontes hasta que otras especies de este grupo puedan ser puestas a prueba en filogenias basadas sobre ADN.

¡Ah! Y no, no se puede revivir a un gliptodonte a partir de estas muestras de ADN.

Bibliografía consultada para elaborar este capítulo

Ameghino (1884; 1889; 1904; 1908); Asher et al. (2009); Burmeister (1874; 1879); Castellanos (1925a b; 1926; 1927; 1928; 1931; 1932; 1940; 1941a b; 1942; 1944; 1946a b; 1947; 1948; 1949; 1951a b c; 1953a b; 1959); Croft et al. (2007); Darwin (1859); Delsuc et al. (2016); Engelmann (1985); Fariña (1993); Fariña y Vizcaíno (2001); Fernícola (2008); Gaudin y McDonald (2008); Gray (1869); Hennig (1966; 1968); Hoffstetter (1958); Hormiga y Giribe (2004); Huxley (1864); McKenna y Bell (1997); Mitchell et al. (2016); Patterson y Pascual (1968); Porpino et al. (2010); Redford y Eisenberg (1992); Reig (1961; 1981b); Scillato-Yané (1986); Scott (1903); Simpson (1945); Tonni (2005); Wetzel (1985); Wiley (1981); Vizcaíno (2016); Vizcaíno et al. (2012a).

Capítulo 4

Gliptodontes: diversidad y relaciones filogenéticas

Con su caparazón dorsal esencialmente inmóvil, diferentes números de dientes trilobulados, patas traseras elefantinas y un aparato masticatorio telescópicamente debajo del cráneo… los gliptodontes representan uno de los grupos de mamíferos más extraños que alguna vez haya evolucionado.

S. Vizcaíno, R. Blanco, J. Bender y N. Milne 2011.

Gliptodontes bajo la luz de la evolución

Desde el Siglo XIX numerosos investigadores debatieron la cuestión del problema del uso casi exclusivo de la coraza de los gliptodontes para conocer su diversidad, sus relaciones de parentesco y su influencia en las clasificaciones. Durante todo ese tiempo se fueron incorporando, paulatinamente, caracteres del esqueleto interno, pero los paleontólogos se encontraban con el problema de contar con pocas especies cuyos esqueletos estuvieran completos o, al menos, con el cráneo disponible para su estudio. En la medida que esta situación se fue resolviendo a través de mejores colecciones científicas, se establecieron condiciones favorables para plantear una clasificación de los gliptodontes con una base más sólida y sustentada evolutivamente.

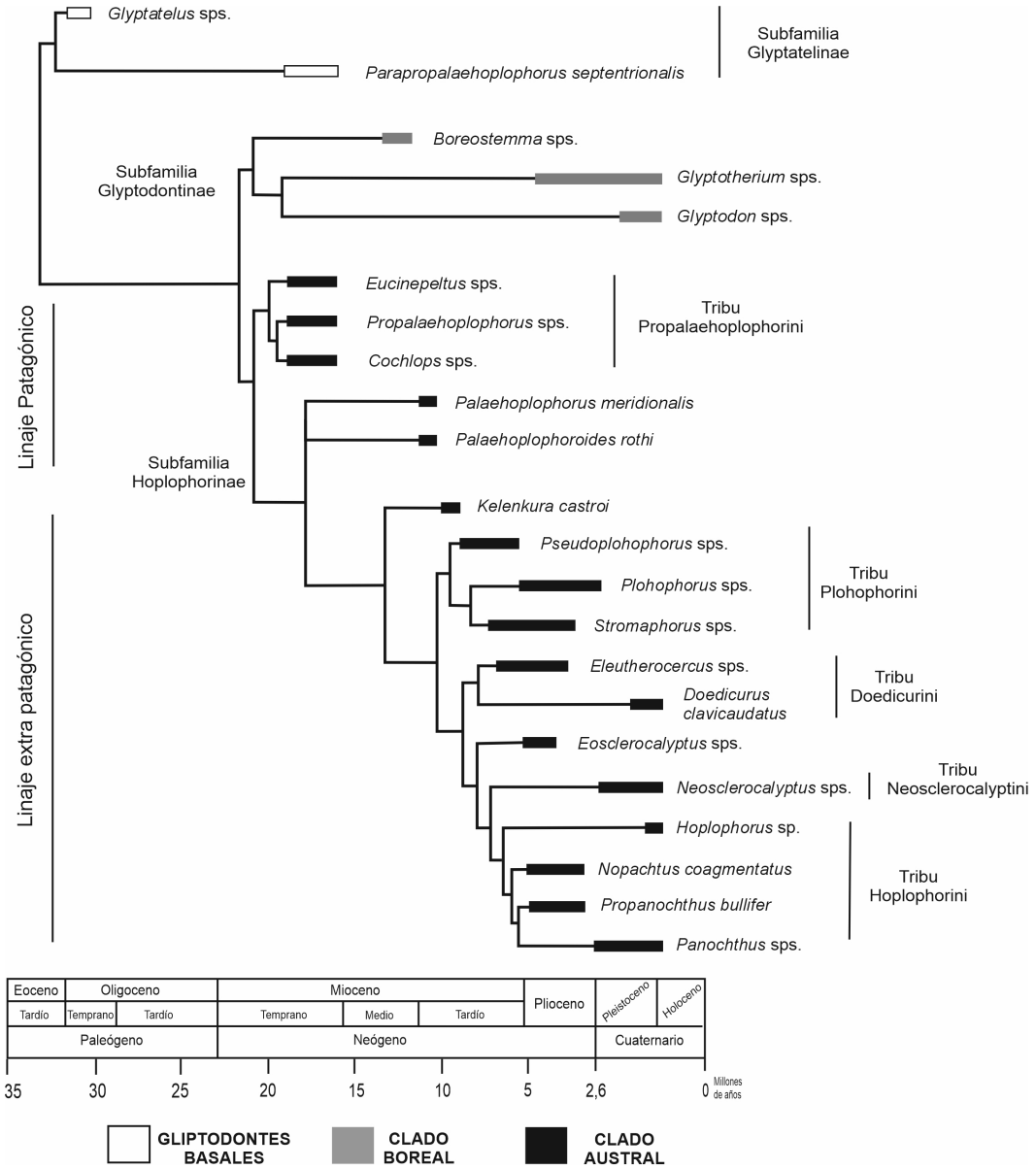


Figura 4-1. Relaciones filogenéticas y distribución temporal de los principales grupos de gliptodontes. Basado en Núñez-Blasco et al. (2024). La extensión del Holoceno está exagerada en la escala para que sea visible.

Iniciado el Siglo XXI la sistemática filogenética ya estaba afianzada en el estudio de los gliptodontes en una sucesión de hipótesis mucho más esclarecedoras y explicativas. Esta disciplina permitió despejar subjetividades y propuestas con fundamentos débiles a través de una metodología rigurosa.

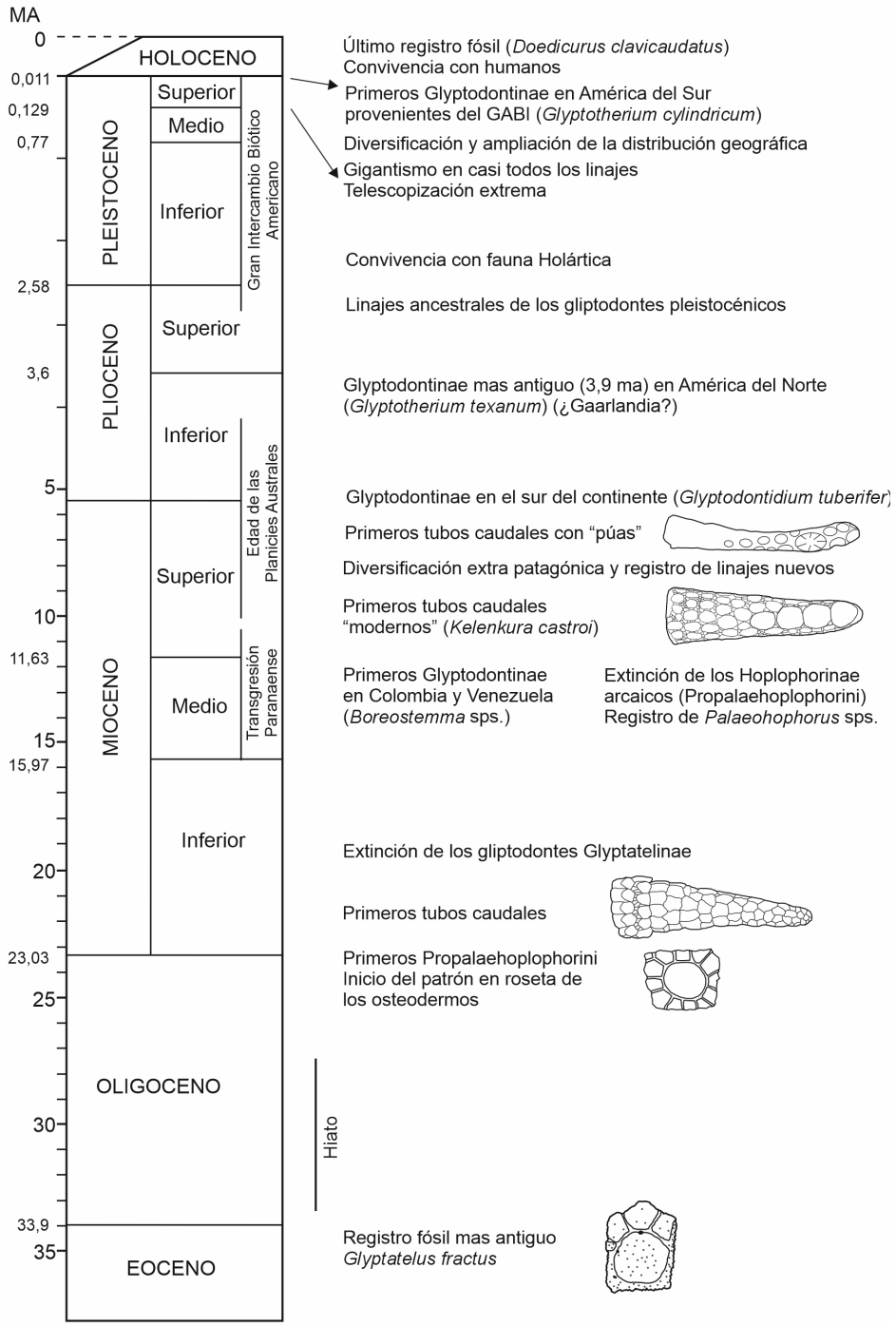


Figura 4-2. Cronología de los principales hitos de la evolución de los gliptodontes.

El paleontólogo argentino Juan Carlos Fernícola, en 2008, puso en evidencia el valor del esqueleto interno para clasificar a los gliptodontes a través del primer análisis filogenético basado sólo en caracteres del cráneo y de la mandíbula. Junto al paleontólogo brasilero Kleberson de Oliveira Porpino, de la Universidade do Estado do Rio Grande do Norte, realizaron contribuciones en las que plantearon algunos aspectos explicativos que fueron retomados por otros investigadores (el problema de los grupos polifiléticos), presentaron a algunos agrupamientos monofiléticos no considerados hasta entonces y propusieron a los gliptodontes Propalaehoplophorinos como el grupo ancestral de la mayoría de estos animales. Sus investigaciones permitieron modernizar conceptualmente el problema de las relaciones filogenéticas de los gliptodontes dando un salto cualitativo respecto de los enfoques y los debates del Siglo XX.

Durante los primeros años del nuevo siglo quedaban pocas dudas acerca de la monofilia de los gliptodontes, pero había muchos interrogantes si los agrupamientos en subfamilias y tribus (grupos de géneros de rango inferior a subfamilia) realmente representaban grupos naturales.

El estudio de las relaciones filogenéticas dentro de los gliptodontes busca conocer la historia evolutiva de cada linaje. Las preguntas centrales son ¿Cuáles gliptodontes están más cercanamente emparentados entre sí? ¿La diversificación de los gliptodontes responde a una sola línea evolutiva o existen agrupaciones naturales de especies como resultado de procesos filogenéticos independientes? ¿La clasificación de los gliptodontes es acorde a sus relaciones genealógicas?

Los agrupamientos principales de gliptodontes reconocidos desde el Siglo XIX y plasmado en las clasificaciones del Siglo XX sugieren que efectivamente existieron linajes diferentes con historias evolutivas propias, como lo interpretó A. Castellanos. El nuevo desafío consistió en poner a prueba esas ideas y contrastarlas con conceptos y metodologías modernas para conformar un cuerpo explicativo más robusto.

Con el fin de responder a esas preguntas, diversos paleontólogos exploraron las relaciones sistemáticas de los gliptodontes enfocándose en estudios más detallados de la evolución y paleobiogeografía de cada grupo. Para encarar un análisis genealógico más minucioso debieron poner a prueba la validez de todos los taxones bajo estudio, revisando críticamente a los ejemplares de gliptodontes de las colecciones científicas. En consecuencia, comenzó una depuración de gran cantidad de taxones (géneros y especies) que habían sido nombrados con pocos fundamentos, se anularon otros que eran el resultado de la variabilidad causada por la edad de los individuos o por efecto de factores ambientales (erosión, meteorización, etc.), se corrigieron errores de nomenclatura formal causados durante la nominación de nuevos taxones y se resolvieron problemas de multiplicación de taxones en los casos en que se usaron nombres distintos para la misma especie.

Como resultado de este proceso, todavía en desarrollo, se está obteniendo una base de datos más confiable para encarar cualquier tipo de estudio. Los avances en este sentido se están aplicando en casi todos los grupos de gliptodontes, al mismo tiempo que se progresa en la comprensión de los taxones más antiguos y de los Xenarthra más estrechamente relacionados. Estas investigaciones permiten contar con un marco conceptual más esclarecedor de la diversidad, de la evolución y, en consecuencia, de la clasificación de los gliptodontes.

Los principales linajes evolutivos de los gliptodontes

> *…la sistemática filogenética está abriendo nuevas perspectivas y permitiendo la proposición de hipótesis mucho más ricas, audaces y detalladas* M. Zamorano 2013.

Las relaciones filogenéticas de los gliptodontes están lejos de conocerse en detalle, a pesar de los grandes avances de las últimas décadas. Antes bien, los paleontólogos han logrado un esquema general confiable, aunque todavía en construcción, en el que a la monofilia de los gliptodontes se le asigna un rango de familia (Glyptodontidae). Como todo trabajo científico en proceso esta clasificación, basada sobre caracteres morfológicos, es una hipótesis que recibirá nuevos aportes que la mejoren. De hecho, este esquema de relaciones filogenéticas convive con una propuesta diferente generada a través del análisis de ADN antiguo en el que los gliptodontes son parte de la familia Chlamyphoridae, subfamilia Glyptodontinae, siendo el grupo hermano de los pichiciegos, los quirquincho bola y los tatús.

El enfoque morfológico, entonces, propone relaciones filogenéticas establecidas mediante caracteres del esqueleto y las corazas, clasificando a los gliptodontes en la familia Glyptodontidae Gray, 1869. A su vez, reconoce tres líneas filéticas que corresponden a las subfamilias: Glyptatelinae Castellanos 1932, Hoplophorinae Núñez-Blasco et al. 2024 y Glyptodontinae Gray 1869.

La subfamilia Glyptatelinae propuesta por Castellanos en 1932 conforma a los Gliptodontes Ancestrales que se desarrollaron durante el Paleógeno (Eoceno y Oligoceno) tienen registros fósiles muy fragmentarios y poco abundantes que impiden conocer con mayor precisión la historia temprana de este grupo. Se caracterizan porque sus osteodermos no tienen ornamentación en roseta, y sus relaciones filogenéticas serían basales al resto de los gliptodontes. El taxón más completo conocido sería *Parapropalaehoplophorus septentrionalis*, aunque no está del todo claro que pertenezca a este grupo o al siguiente y, aunque tiene rasgos ancestrales, presenta un registro post Oligoceno.

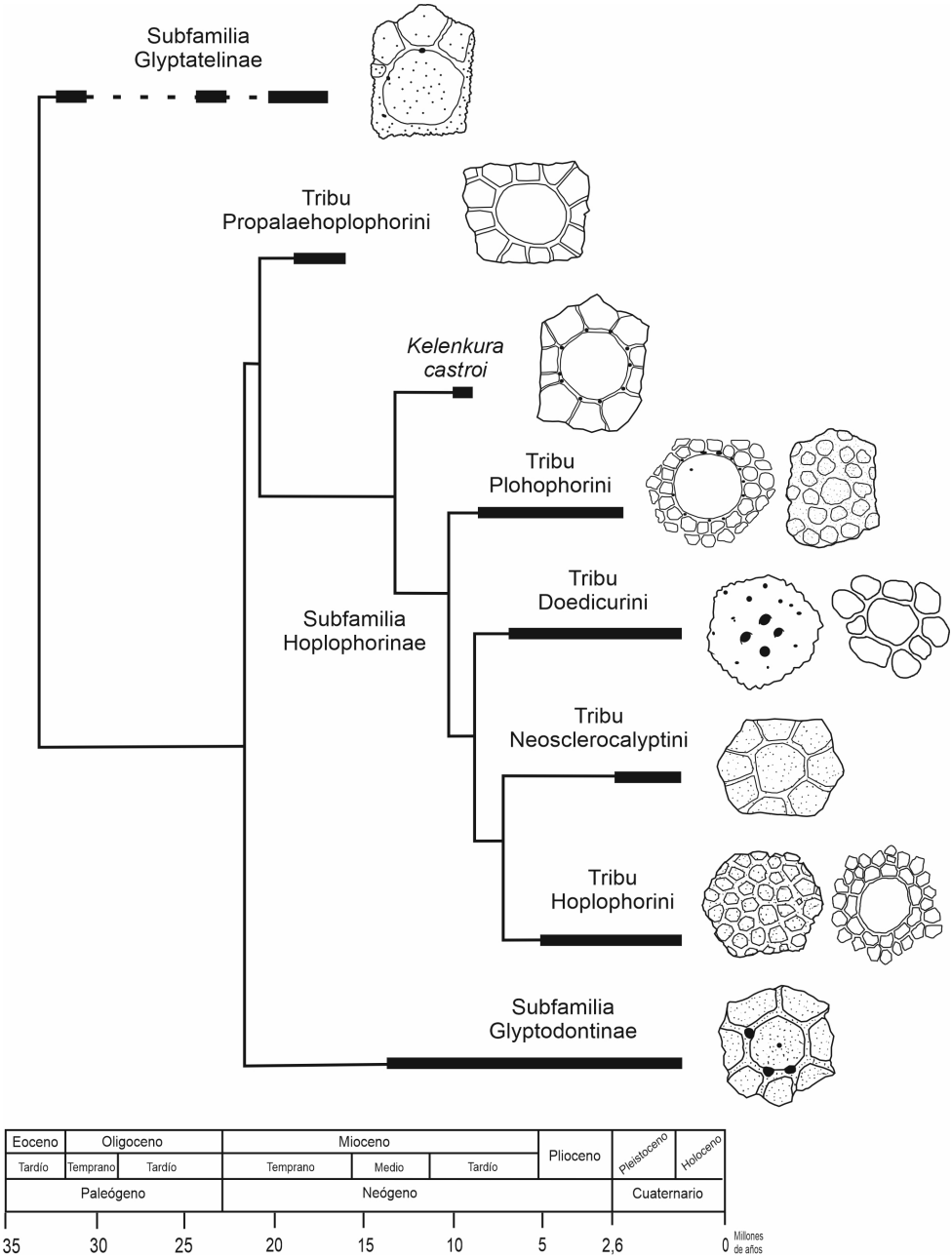


Figura 4-3. Distribución de la ornamentación de los osteodermos en los principales linajes de los gliptodontes. Se aprecia que el patrón glyptatelino como el ancestral a todos los gliptodontes y que el patrón en roseta se distribuye en todos los taxones posteriores desde su aparición en los Propalaehoplophorini. También que los taxones posmiocénicos cuyos osteodermos carecen de ornamentación o de figura central, como los Doedicurini y algunos Hoplophorini, derivaron de ancestros con patrón en roseta.

La subfamilia Hoplophorinae fue planteada originalmente por Huxley en 1864, pero sufrió muchas modificaciones conceptuales. El paleontólogo español D. Barasoain del Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET, de Argentina) denominó informalmente a este grupo como el Clado Austral. Se trata de un linaje que comprende a la mayoría de los gliptodontes registrados desde el Mioceno temprano. Más recientemente Alizia Núñez-Blasco y un amplio equipo de paleontólogos de ese centro de investigación redefinieron a esta subfamilia con caracteres ponderados filogenéticamente en la que agruparon a algunos géneros en clados monofiléticos de rango Tribu. Los Hoplophorinos presentan un grupo basal compuesto por la Tribu Propalaehoplophorini (*Propalaehoplophorus*, *Cochlops, Eucinepeltus* y *Metopotoxus*) y a algunos géneros cercanos de afinidades inciertas (*Paraeucinepeltus y Eonaucum*). Sus relaciones filogenéticas internas todavía no están completamente establecidas pero se caracterizarían por presentar como especie ancestrales a las de *Eucinepeltus* y *Propalaehoplophorus,* mientras que las de *Cochlops* serían un taxón derivado. Un grupo de afinidades poco claras, y también basal, es el de *Palaehoplophorus* y sus géneros cercanos.

El otro grupo de esta subfamilia es el derivado o corona, establecido a partir del registro fósil más numeroso del Mioceno tardío. *Kelenkura castroi* es una especie de ese clado que se posiciona como ancestral al linaje que deriva en los gliptodontes "modernos" del Plioceno y Pleistoceno como *Eleutherocercus*, *Plohophorus*, *Neosclerocalyptus* y *Nopachtus* entre otros.

La subfamilia Glyptodontinae, informalmente el Clado Boreal, comprende al único grupo de gliptodontes que se desarrolló en el norte de América del Sur desde el Mioceno temprano hasta el Pleistoceno tardío final. Está formado por los géneros *Boreostemma, Glyptodon*, *Glyptodontidium, Glyptotherium, Andinoglyptodon* y otros de dudosa validez.

Los Gliptodontes Ancestrales

Subfamilia Glyptatelinae Castellanos, 1932

Los glyptatelinos son los gliptodontes más antiguos y también los menos conocidos, representados sólo por osteodermos aislados de la coraza dorsal. Su registro fósil, restringido a la Patagonia, comienza durante el Eoceno tardío (hace unos 36 - 38 millones de años) y llega hasta el Oligoceno tardío. Esta antigüedad de los primeros gliptodontes, basadas sobre el registro fósil, concuerda con métodos moleculares que estimaron la divergencia de los gliptodontes respecto de los armadillos toplypeutinos (quirquinchos y tatúes) en 35 millones de años.

Un poco de Nomenclatura Biológica

Los nombres de las categorías taxonómicas como superfamilia, familia, subfamilia y tribu terminan en ciertos sufijos específicos (oidea, idae, inae, ini) por convención y para indicar niveles jerárquicos dentro de la clasificación taxonómica de los seres vivos.

- Superfamilia (oidea): La terminación "oidea" indica una categoría superior a la Familia. En taxonomía, una superfamilia agrupa a varias familias que comparten características morfológicas o genéticas más generales que las que definen a las familias individuales.
- Familia (idae): La terminación "idae" se utiliza para designar a una Familia dentro de un Orden (el nivel taxonómico inmediatamente inferior a la Superfamilia). Cada Familia agrupa a géneros que comparten un conjunto más específico de características morfológicas o genéticas. Por ejemplo, la Familia Canidae incluye a los perros, zorros y al aguará guazú.
- Subfamilia (inae): La terminación "inae" se utiliza para designar subdivisiones dentro de una Familia. Las subfamilias agrupan a géneros aún más cercanamente relacionados entre sí que los que están en diferentes subfamilias de la misma Familia. Por ejemplo, la Subfamilia Caninae dentro de la Familia Canidae incluye a los perros (*Canis*) y sus parientes cercanos.
- Tribu (ini): La terminación "ini" se usa para designar una categoría aún más específica que la Subfamilia para agrupar a géneros estrechamente relacionados. Por ejemplo, la tribu Canini incluye a los géneros de cánidos dentro de la subfamilia Caninae.

El origen de los gliptodontes glyptatelinos y, en consecuencia de todos los gliptodontes, coincide con una radiación adaptativa de los Xenarthra Cingulata durante un cambio paleoambiental que condujo a condiciones más frías y secas que generó grandes áreas abiertas y retracción de bosques. Este ambiente fue sistemáticamente favorable para el desarrollo de los gliptodontes durante toda su historia. Como afirman el paleontólogo argentino Martin Ciancio de la Universidad Nacional de La Plata y CONICET; François Pujos y Esperanza Cerdeño ambos del Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales, Universidad Nacional de Cuyo, CONICET: "*El Oligoceno es un período clave en la evolución de los mamíferos del Paleógeno en América del Sur, marcado por importantes eventos climáticos y tectónicos que influyeron en el desarrollo y diversificación de las faunas, incluyendo eventos de extinción y procesos cladogenéticos*".

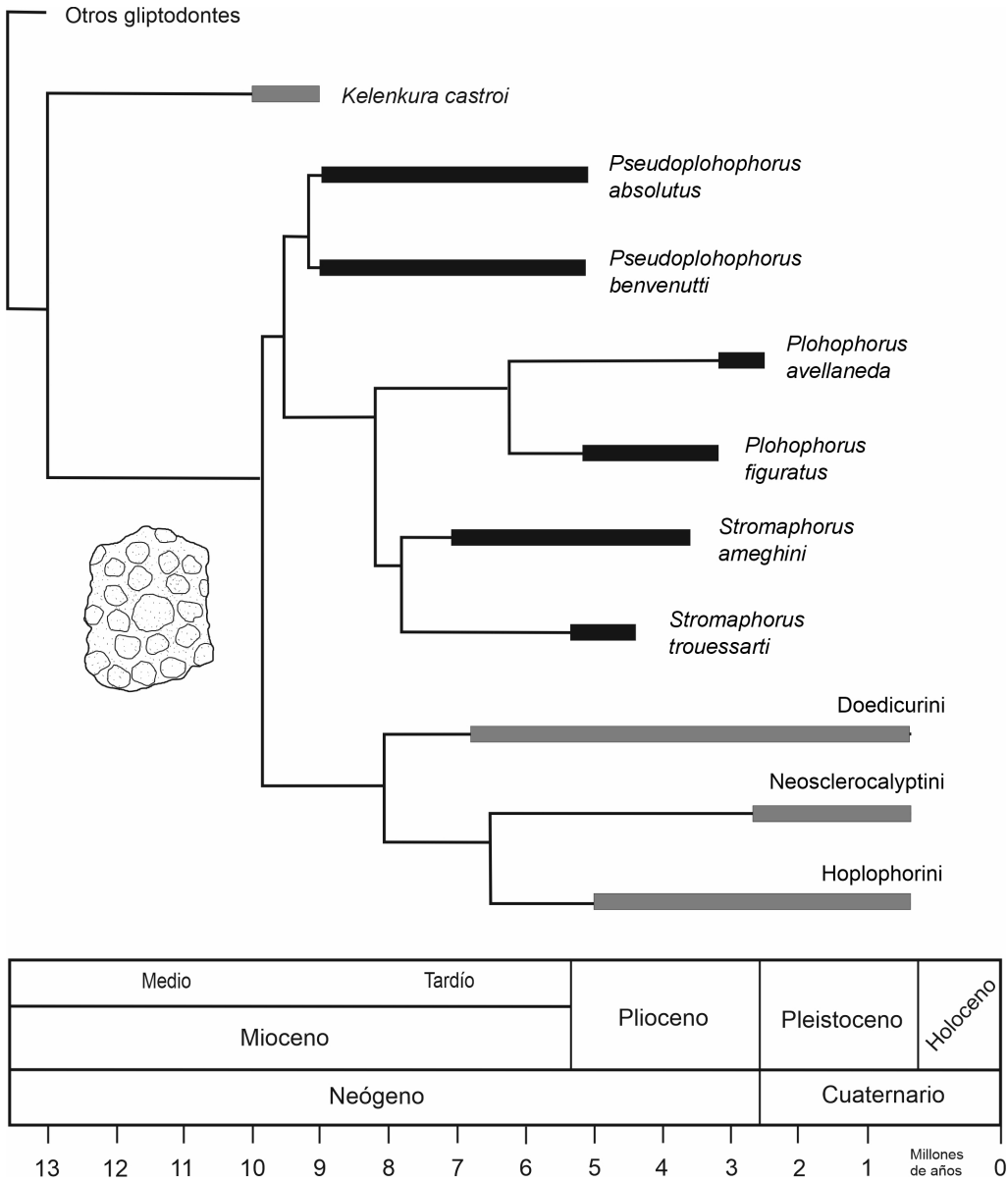


Figura 4-4. Relaciones filogenéticas y distribución temporal de gliptodontes Plohophorini. Basado en Núñez-Blasco et al. (2024).

Debido al escaso registro fósil, el diagnóstico de este grupo es problemático y se basa únicamente sobre la morfología de los osteodermos de la coraza dorsal. Según los criterios sintetizados en el estudio de 2025 de Martin Ciancio y sus colaboradores, los gliptodontes glyptatelinos se caracterizan por un patrón distintivo de ornamentación en su superficie externa: osteodermos grandes, gruesos a muy gruesos (más que en los armadillos); osteodermos con una gran figura central, desplazada hacia el borde posterior de cada osteodermo; esta figura central está rodeada en la parte anterior por algunas figuras periféricas más pequeñas, siendo las anteriores de mayor tamaño; presencia de osteodermos móviles que definen cierta movilidad del caparazón dorsal. Este tipo de ornamentación de los osteodermos de los gliptodontes glyptatelinos es considerada ancestral al patrón en roseta del resto de los gliptodontes.

Los armadillos y los paquiarmathéridos comparten la ornamentación de los glyptatelinos en algunos sectores de su coraza dorsal. Esta situación lleva a algunas dudas acerca de la referencia de los glyptatelinos como parte del linaje de los gliptodontes, en tanto que estarían definidos a partir de caracteres plesiomórficos. Sin embargo el mayor grosor de los osteodermos y la disposición de las capas de tejido óseo compacto serían caracteres derivados compartidos (sinapomorfías) con el resto de los gliptodontes. La falta del registro fósil del esqueleto interno, de corazas completas articuladas o de su cola impide una evaluación profunda de las relaciones filogenéticas de los glyptatelinos. Por este motivo, muchos géneros asignados a este grupo fueron paulatinamente reconsiderados y asociados a otros linajes dentro o fuera de los gliptodontes.

Luego de la dilucidación de los paquiarmathéridos como una familia diferente de los gliptodontes, los glyptatelinos quedaron reducidos sólo a dos géneros: *Glyptatelus* dado a conocer por Florentino Ameghino en 1897 y *Clypeotherium* descubierto por Gustavo Scillato-Yané en 1977.

Glyptatelus tiene registro fósil entre finales del Eoceno y principios del Oligoceno; habría sido un animal pequeño, del tamaño de un armadillo, y comprende tres especies pequeñas: *G. tatusinus*, *G. fractus* y *G. malaspinensis* (ésta última probablemente sea un Propalaehoplophorinae). Mientras que *Clypeotherium* se registra solo durante finales del Oligoceno, siendo un animal de mayor tamaño. Solo se conocen dos especies: *C. magnum* y *C. mobilis.*

Desde que A. Castellanos la propuso en 1932, los glyptatelinos se han considerado una subfamilia. El esclarecimiento de las relaciones filogenéticas de los gliptodontes glyptatelinos con respecto al resto de Cingulata y a los gliptodontes en particular, a partir del estudio de esqueletos más completos, es sin duda la tarea más desafiante de la paleontología de los Xenarthra extintos.

Parapropalaehoplophorus

Parapropalaehoplophorus septentrionalis es una especie mucho más tardía (Mioceno temprano de Chile y Mioceno medio de Perú) dado a conocer por el paleontólogo estadounidense Darin Croft y su equipo durante 2007. A pesar de su antigüedad, presenta el patrón ancestral (glyptatelino) en la ornamentación de los osteodermos de la coraza. Este carácter y otros de la mandíbula y del miembro posterior permiten reconocer a *P. septentrionalis* como un integrante basal de la radiación temprana de los gliptodontes. Esta propuesta fue refrendada en 2024 por un estudio liderado por la paleontóloga española Alizia Núñez-Blasco, del Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET) de Argentina, cuyos resultados plantean que esta especie se configura como el grupo hermano del resto de los gliptodontes.

Subfamilia Hoplophorinae Núñez-Blasco et al. 2024

> *… Hoplophorinae probablemente es la subfamilia de gliptodontes con mayor complejidad taxonómica y heterogeneidad morfológica. Esto se debe al notable número de taxones incluidos dentro de sus siete tribus reconocidas… y a la pobre caracterización morfológica de la mayoría de las especies de Hoplophorinae.* Zurita et al. 2009.

Los gliptodontes relacionados con *Hoplophorus euphractus* fueron reconocidos como una entidad diferente del resto de los gliptodontes desde muy temprano. Esta especie fue nombrada por el danés Peter Lund en 1839 y designada, junto a otras especies, como una familia plena por F. Ameghino en su clasificación de fines del Siglo XIX. Posteriormente numerosos taxones fueron incluidos en este grupo que, atribuyéndole el rango de subfamilia, llevó a dividirlo en siete tribus: Lomaphorini, Plohophorini, Panochthini, Neuryurini, Palaehoplophorini, Neothocoraphorini y Hoplophorini.

La subfamilia Hoplophorinae se convirtió en un taxón donde se ubicaron géneros y especies cuyas relaciones, en realidad, no estaban del todo claras. En consecuencia, las propuestas de clasificación de este grupo fueron muy inestables a medida que iban creciendo las dudas acerca de su validez como grupo monofilético. Varios autores señalaron que Hoplophorinae no sería un grupo natural, sino que estaba conformado por taxones de origen polifilético, de modo que se trataba de un agrupamiento artificial en el que se mezclaban especies que habían evolu-

cionado en linajes separados. Un enfoque más riguroso sobre la clasificación de los integrantes de este grupo debía ser encarado desde el análisis más moderno de sus relaciones de ancestralidad. Durante 1993 el paleontólogo uruguayo R. Fariña obtuvo resultados que cuestionaban la monofilia de los gliptodontes "hoplophorinos" lo cual fue confirmado, ya en el Siglo XXI por los primeros estudios filogenéticos robustos, realizados por J.C. Fernícola. Posteriormente se encararon diversas investigaciones basadas sobre criterios filogenéticos, todavía en curso, que mantuvieron esos primeros resultados y comenzaron a brindar más claridad a las relaciones entre muchas de las especies de "hoplophorinos".

Los resultados obtenidos por el equipo de paleontólogos dirigido por A. Zurita del Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET) muestran la monofilia de un gran clado de gliptodontes de abolengo patagónico que puede ser asignado al rango de subfamilia. Para este grupo natural corresponde aplicar el nombre Hoplophorinae propuesto por Huxley en 1864. Sin embargo sus contenidos conceptuales y referentes taxonómicos son muy diferentes al planteado por Huxley y por las clasificaciones posteriores. En primer lugar, un análisis publicado por Núñez-Blasco y sus colaboradores durante 2024 resuelve la cuestión de los grupos polifiléticos, incorpora taxones tradicionalmente excluidos de Hoplophorinae, como los doedicurinos, y toda la clasificación se basa sobre monofilias. Dentro de esta subfamilia se pueden reconocer sub agrupaciones monofiléticas, asignadas a rango Tribu (géneros estrechamente vinculados filogenéticamente), entre las que se pueden establecer un grupo ancestral (basal) y un grupo derivado (corona).

El grupo basal del Clado Austral

Tribu Propalaehoplophorini Ameghino, 1891

Las especies basales de este grupo están representadas por ejemplares, en general, fragmentarios que mantienen morfologías heredadas de grupos ancestrales. Estas características atávicas se pueden reconocer en los osteodermos móviles o semi móviles de la coraza dorsal, ausencia de tubos caudales o tubos caudales basales (con osteodermos sin ornamentación ni diferenciación), cráneos alargados y bajos, y persistencia de algunos osteodermos de tipo glyptatelino, entre otros caracteres.

Los gliptodontes Propalaehoplophorini fueron considerados como una familia dentro de los gliptodontes por F. Ameghino durante 1891, luego A. Castellanos la refirió a una subfamilia en 1931. Su registro fósil comprende desde el Oligoceno tardío hasta el Mioceno medio.

Estos gliptodontes son un grupo basal del clado austral pero relacionado con la diversificación de casi todo el resto de los gliptodontes. Los más antiguos del Oligoceno provienen de la Patagonia y de la provincia de Entre Ríos de Argentina (separados unos 1700 km) por lo que tuvieron una gran distribución latitudinal. A partir de estos gliptodontes se desarrolló por primera vez el patrón de ornamentación en roseta en la superficie externa de los osteodermos. Este patrón, con una figura grande central rodeada por, al menos, una fila de figuras periféricas tiene una morfología claramente derivada de los glyptatelinos. Este modelo se mantiene casi sin cambios hasta los gliptodontes más modernos.

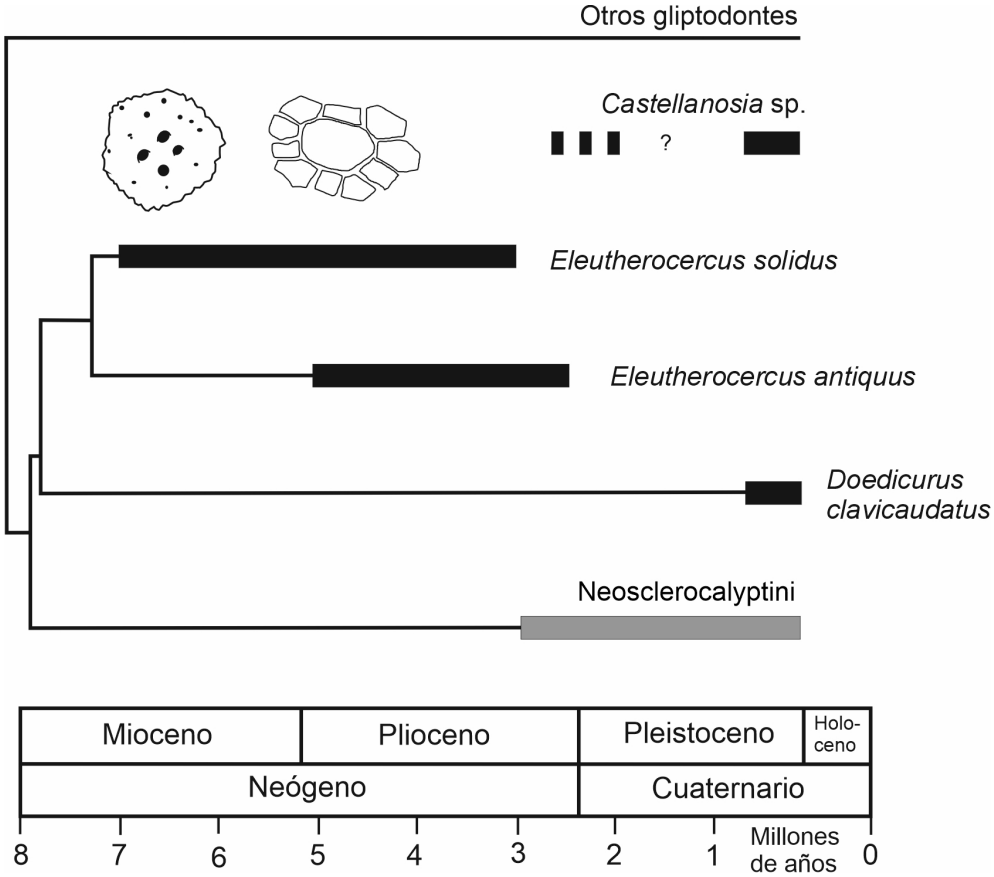


Figura 4-5. Relaciones filogenéticas y distribución temporal de las especies de gliptodontes de la tribu Doedicurini. Basado en Nuñez-Blasco et al. (2022).

A diferencia de los glyptatelinos, los gliptodontes Propalaehoplophorini tienen un registro fósil con ejemplares mejor preservados como corazas enteras articuladas, huesos del esqueleto poscraneano y cráneos y mandíbulas bastante completos. Esta situación permite incorporar a sus especies en análisis comparativos más amplios que con los glyptatelinos.

Todos los gliptodontes incluidos en el grupo de los Propalaehoplophorini parecen tener una cierta uniformidad morfológica en caracteres derivados de los glyptatelinos, lo que sugiere que comparten un ancestro en común. El paleontólogo argentino A. Carlini, junto a un equipo de investigadores argentinos y venezolanos, caracterizó en 2008 a los gliptodontes Propalaehoplophorini por los siguientes rasgos: cráneo bajo y alargado similar al de los armadillos; coraza dorsal con bandas móviles laterales que no llegan a la parte dorsal; osteodermos con ornamentación en roseta; los surcos que rodean a la figura central y a las periféricas tiene la sección de forma de V; estuche caudal presenta cuatro a seis anillos articulados y, en *Cochlops*, un tubo caudal corto; poseen cinco dedos en cada miembro y los tres primeros molariformes son subcirculares, es decir, no forman los tres lóbulos característicos del resto de los gliptodontes.

La presencia de caracteres ancestrales en los Propalaehoplophorini es particularmente interesante porque indica que los gliptodontes adquieren la coraza rígida en su totalidad en etapas evolutivas posteriores. La coraza parcialmente articulada, también es un indicio de que se trata de un rasgo heredado de los gliptodontes glyptatelinos, por lo que sería una condición ancestral de Glyptodontidae. La presencia de esos caracteres plesiomórficos es de particular interés porque son estructuras atávicas que conforman una especie de "viaje en el tiempo" de caracteres que se mantienen en la anatomía de organismos derivados.

La alta variabilidad de diversos aspectos de la morfología de los osteodermos de este grupo llevó a que, históricamente, se hayan nominado muchas especies que paulatinamente se fueron depurando al conocer ejemplares más completos.

Los restos fósiles de gliptodontes Propalaehoplophorini del Oligoceno tardío son mayormente fragmentarios. A partir del Mioceno temprano los paleontólogos lograron obtener ejemplares de mejor calidad de preservación y registraron, al menos, cuatro géneros *Propalaehoplophorus*, *Cochlops, Eucinepeltus* y *Metopotoxus*, todos descubiertos originalmente por F. Ameghino entre 1887 y 1895. Precisamente durante el Mioceno temprano, este grupo pasó por un evento de gran diversificación en la Patagonia vinculado con la retracción de bosques y ampliación de las áreas abiertas, como praderas y sabanas.

Durante 2008, la monofilia de los Propalaehoplophorini fue establecida de modo preliminar por Juan Carlos Fernícola entre los géneros *Metopotoxus*,

Cochlops, *Propalaehoplophorus* y *Eucinepeltus* y corroborada en los dos últimos a partir de otros estudios con colegas brasileños en 2010. Por su parte los norteamericanos Darin Croft, John Flynn y André Wyss propusieron en 2007 la monofilia entre *Cochlops* y *Propalaehoplophorus*. Sin embargo en estudios filogenéticos más recientes, de los años 2020, los paleontólogos argentinos Francisco Cuadrelli, Sofía Quiñones de la Universidad Nacional del Nordeste y CECOAL-CONICET y un numeroso equipo presentaron algunas dudas acerca de un único ancestro para estos cinco géneros. Desde las mismas instituciones argentinas, los paleontólogos Daniel Barasoain, A. Zurita y un extenso grupo de distintas universidades argentinas plantearon que *Propalaehoplophorus australis* y *Eucinepeltus petesatus* conformarían las especies más basales de este grupo. Particularmente resaltan a *Cochlops* por el desarrollo del tubo caudal como un carácter derivado y novedoso en la evolución de los gliptodontes, lo cual no está compartido por el resto de los Propalaehoplophorini.

Del mismo modo que en los glyptatelinos, el estudio de las relaciones filogenéticas entre las especies de gliptodontes Propalaehoplophorini todavía es un tema abierto, ya que su clasificación es muy inestable, y de mucho interés para resolver debido a su posición ancestral respecto de la mayoría de los gliptodontes.

Otros gliptodontes basales *insertae sedis* del Clado Austral

Los gliptodontes ancestrales son de gran valor para determinar el "peso" evolutivo de los caracteres cuando se estudian las genealogías de otros gliptodontes. Pero presentan dos problemas. Por un lado se trata, en general, de especies con pocos ejemplares o compuestos por materiales fragmentarios. También, su condición de taxones basales dificulta el establecimiento de las relaciones filogenéticas entre ellos. Estas situaciones llevaron, históricamente, a que sus filogenias sean tentativas y altamente inestables. También ocasionaron que fueran confundidos con armadillos, con tardígrados o con taxones que finalmente resultaron pertenecer a un clado diferente a los gliptodontes cuando se obtuvieron esqueletos más completos, como en el caso de los pachyarmathéridos.

Cuando se descubre una especie sobre la cual no se pueden establecer con certeza sus relaciones con otros organismos similares se la clasifica como *insertae sedis*, lo que es equivalente a decir "es un gliptodonte pero no sabemos a qué grupo pertenece".

En esta categoría se encuentra *Paraeucinepeltus raposeirasi,* un gliptodonte descrito por el paleontólogo argentino Laureano González-Ruiz, de la Universidad Nacional de la Patagonia y CONICET, junto a G. Scillato-Yané, M.

Zamorano, A. Zurita y M. Tegedor. Se trata de una especie patagónica que proviene del Mioceno medio de la provincia de Chubut de la cual se han recuperado sólo osteodermos. Los mismos presentan un patrón en roseta junto a otros con la configuración similar a la de los glyptatelinos y algunos que preservan estructuras de articulaciones móviles. Esta combinación de caracteres también se encuentra en *Parapropalaehoplophorus septentrionalis* y en la coraza de los Propalaehoplophorini. Otros caracteres de los osteodermos son similares a los de algunas especies de gliptodontes más tardíos del Pleistoceno.

Eonaucum colloncuranum proviene de estratos del Mioceno medio de la provincia de Neuquén, Argentina y fue descrito por los paleontólogos del Museo de La Plata G. Scillato-Yané y A. Carlini durante 1998. Los restos de este pequeño gliptodonte comprenden numerosas placas de la coraza dorsal y dos fragmentos del hueso maxilar, con molariformes similares a los Propalaehoplophorini. Sus osteodermos tienen un patrón en roseta con la figura central ligeramente hacia atrás de modo que las figuras periféricas posteriores son algo más pequeñas que las anteriores.



Figura 4-6. *Kelenkura castroi.* Ilustración de Daniel Boh.

Los gliptodontes vinculados con *Palaehoplophorus*, que vivieron durante el Mioceno medio y tardío, conforman un grupo conocido a partir de restos muy fragmentarios, por lo que su diversidad y afinidades son mayormente inciertas que representan el último linaje de gliptodontes patagónicos con una distribución geográfica restringida y evolutivamente conservadora. Tradicionalmente fueron considerados una tribu propia: Palaehoplophorini. Se conocen cinco géneros (*Palaehoplophorus, Protoglyptodon, Aspidocalyptus, Chlamyphractus* y *Palaehoplophoroides*) de los cuales la mayoría deben ser revisados para confirmar su validez taxonómica. La especie mejor estudiada es *Palaehoplophorus meridionalis* la cual, según estudios realizados por Laureano González Ruiz y colabora-

dores, presenta algunos caracteres basales del grupo, como osteodermos móviles de la coraza dorsal y un tubo caudal con osteodermos poco diferenciados y sin ornamentación. Pero también muestra algunos caracteres derivados, como osteodermos de la coraza dorsal con surcos profundos y una figura central grande rodeada de figuras periféricas. En investigaciones recientes llevadas a cabo por de Daniel Barasoain, A. Zurita y sus colaboradores, se plantea que las relaciones filogenéticas de estos géneros representan un linaje derivado y tardío de los gliptodontes basales del Clado Austral los que, además, tuvieron una distribución restringida a la Patagonia. También destacan la monofilia entre las especies *Palaehoplophorus meridionalis* y *Palaehoplophoroides rothi*.

El grupo corona del Clado Austral

A partir del registro fósil más completo y diverso del Mioceno tardío las relaciones filogenéticas de los gliptodontes están más estudiadas y mejor establecidas. De este modo, se puede reconocer al grupo monofilético más derivado del Clado Austral que incluye a los gliptodontes modernos: *Kelenkura castroi*, los Plohophorini (*Pseudoplohophorus, Stromaphoropsis, Plohophorus* y *Stromaphorus*), los Doedicurini (*Eleutherocercus*, *Castellanosia* y *Doedicurus*), *Eosclerocalyptus*, los Neosclerocalyptini (*Neosclerocalyptus*), los Hoplophorini (*Hoplophorus, Panochthus*, *Propanochthus y Nopachtus)* entre otros. El desarrollo de este grupo extra patagónico, y su notable diversidad, coincide nuevamente con un cambio ambiental relacionado con la extensión de planicies de vegetación xerofítica en América del Sur.

Kelenkura castroi

La especie *Kelenkura castroi* fue estudiada por un extenso equipo liderado por los paleontólogos Daniel Barasoain y Alfredo Zurita junto a Darin Croft, Claudia Montalvo, Víctor Contreras, Ángel Miño-Boilini y Rodrigo L. Tomassini. Esta confluencia de investigadores e instituciones de Argentina y de Estados Unidos fue favorable para poder establecer a *K. castroi* como el grupo hermano del resto de los gliptodontes de este linaje. La anatomía de esta especie representa un estadio evolutivo de transición entre el grupo basal del Clado Austral (del Mioceno inferior y medio) y los grupos modernos (Mioceno tardío a Holoceno).

Kelenkura castroi mantiene algunos caracteres atávicos como el cráneo elongado, osteodermos con una figura central sub redondeada y con una sola fila de figuras periféricas y un fémur muy grácil con el tercer trocánter muy expandido lateralmente. Sus características derivadas, respecto de los Propalaehoplophorini y sus taxones aliados, ya establecen las propiedades de los gliptodontes

modernos: un tubo caudal totalmente fusionado, osteodermos ornamentados con patrón en roseta similar a los osteodermos de la coraza dorsal y con figuras laterales que aumentan su tamaño hacia el extremo anterior.

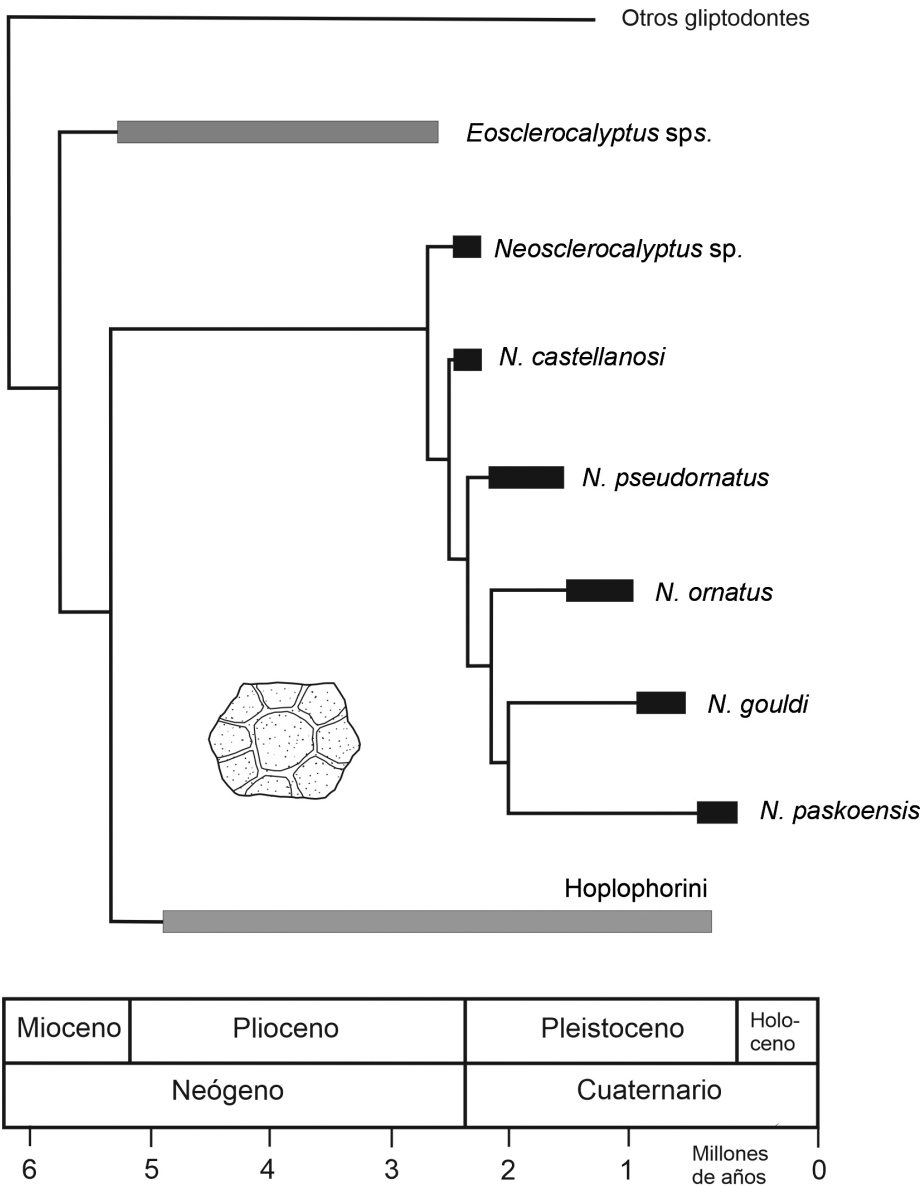


Figura 4-7. Relaciones filogenéticas y distribución temporal de gliptodontes Neosclerocalyptini. Basado en Zurita et al. (2011, 2013), Quiñones et al. (2020).

Tribu Plohophorini Núñez-Blasco et al. 2024

En su esquema de clasificación de los gliptodontes de 1932, Alfredo Castellanos propuso la subfamilia Plohophorinae basándose en las similitudes de los osteodermos de la coraza. Esta subfamilia incluyó varios géneros distribuidos en Argentina y uno en Uruguay. La posterior clasificación de Hoffstetter incorporó a estos géneros en la tribu Plohophorini de la subfamilia Hoplophorinae. Como ocurrió con otros gliptodontes "hoplophorinos", la unidad evolutiva de los "plohophorinos" fue puesta en duda, y con los primeros análisis filogenéticos rigurosos también se cuestionó su monofilia expresando que se trata de un grupo parafilético.

La mayoría de las especies de gliptodontes "plohophorinos" con registro fósil en Argentina fueron establecidas a partir de ejemplares fragmentarios o tubos caudales aislados, por lo que se requiere una evaluación en detalle de su diversidad. Las especies de Uruguay fueron revisadas por los paleontólogos uruguayos Pablo Toriño y Daniel Perea, de la Facultad de Ciencias de la Universidad de la República. Reconocieron tentativamente la diversidad de los géneros *Pseudoplohophorus* con tres especies (*P. benvenutii*, *P. rebuffoi* y *P. absolutus*) y *Stromaphoropsis* con una especie (*S. scavinoi*), aunque señalan que es un grupo con alta variabilidad que requiere una revisión más profunda de su diversidad específica.

A partir de las contribuciones de los paleontólogos M. Zamorano y Scillato-Yané se pudo establecer que los gliptodontes "plohophorinos" de Argentina que están mejor definidos son *Plohophorus*, *Stromaphorus* y *Phlyctaenopyga*, planteando que también se requieren mayores estudios para establecer su diversidad específica de modo más confiable. Las especies de *Plohophorus* evolucionaron entre el Mioceno tardío y el Plioceno tardío/Pleistoceno temprano. Fueron descriptas seis especies (*P. figuratus, P. avellaneda, P. cuneiformis, P. paranensis, P. coronatus* y *P. barrancalobensis*) de las cuales las dos primeras son las mejor caracterizadas.

Estudios publicados en 2024 por A. Zurita, A. Núñez-Blasco y su equipo sobre las relaciones filogenéticas de varios grupos de gliptodontes muestran que los "plohophorinos" realmente conforman un grupo monofilético, cuyo registro fósil comprende desde el Mioceno tardío al Plioceno tardío (entre 7,14 y 3,66 millones de años). Pero, además, establecieron que estaba sobre estimada la diversidad del grupo en tanto que *Stromaphorus* y *Phlyctaenopyga* se trata de un solo género, quedando válido el primero por prioridad de fecha de publicación. Las relaciones resueltas para estos géneros presentan a las especies *Pseudoplohophorus absolutus* + *P. benbenutii* como el grupo her-

mano de *Plohophorus figuratus* + *P. avellaneda* y de *Stromaphorus ameghini* + *S. trouessarti*. Estos resultados son particularmente interesantes en tanto que complementan los estudios de los paleontólogos uruguayos P. Toriño y D. Perea en el que proponen que los Plohophorini de ese país, *Pseudoplohophorus* y *Stromaphoropsis,* están más estrechamente relacionados entre ellos que con los Plohophorini de Argentina. De este modo, se establece una línea filética oriental y otra occidental para este grupo.

Además, la dilucidación monofilética de los Plohophorini permite ubicarlos como el grupo hermano del resto de los integrantes de la subfamilia Hoplophorinae (Doedicurini, *Eosclerocalyptus*, Neosclerocalyptini y Hoplophorini).

Tribu Doedicurini Trouessart, 1897

> *Los representantes de este grupo se distinguen por un conjunto de caracteres tan particulares y tan distintos de los que presentan los demás gliptodontes, que permiten distinguirlos inmediatamente con la mayor facilidad.* F. Ameghino 1889.

Los gliptodontes Doedicurini fueron de los primeros en haber sido descritos durante el Siglo XIX por H. Burmeister como entidades diferentes de *Glyptodon*. A pesar de ello, son de los menos conocidos respecto de su historia natural y su diversidad. Este grupo está caracterizado principalmente por su peculiar coraza cuyos osteodermos carecen de ornamentación, están perforados por forámenes de gran tamaño y por poseer un tubo caudal particularmente grande y diferente al resto de los gliptodontes. Habitaron principalmente en el territorio de Argentina entre el Mioceno tardío y el Holoceno temprano, aunque hay unos pocos registros durante el Plioceno de Bolivia y el Pleistoceno tardío de Uruguay y del sur de Brasil.

Los paleontólogos han reconocido unos nueve géneros de gliptodontes Doedicurini (*Castellanosia*, *Comaphorus*, *Eleutherocercus*, *Palaeodaedicurus*, *Plaxhaplous*, *Prodaedicurus*, *Xiphuroides*, *Daedicuroides* y *Doedicurus*) que conformaban alrededor de veinte especies, sin embargo la mayoría de estos taxones fueron propuestos a partir de fragmentos aislados de corazas, de tubos caudales o de osteodermos. Esta situación permite asumir que la diversidad de esta subfamilia debe ser menos numerosa, lo cual se podrá resolver a partir de su revisión con criterios modernos.

Con este contexto impreciso de su diversidad, las relaciones filogenéticas de estos gliptodontes apenas están siendo conocidas. Los estudios encabezados por el equipo que lidera A. Zurita muestran que este grupo forma parte de

la radiación de los gliptodontes australes ocurrida en áreas extra patagónicas. De hecho, se trata de un linaje tardío y muy particular de esa diversificación cuyos integrantes más antiguos se registraron en la región central y noroeste de Argentina. Los Doedicurini presentan una morfología muy divergente respecto del resto de los linajes del Clado Austral, lo cual sugiere que los caracteres del cráneo y de sus corazas evolucionaron de modo muy rápido desde el Mioceno. Las especies mejor caracterizadas son *Eleutherocercus solidus*, *E. antiquus* y *Doedicurus clavicaudatus*, mientras que en el Pleistoceno de Uruguay se conocen restos que permitirían sostener la validez del género *Castellanosia*.

Las investigaciones llevadas a cabo por Alizia Núñez-Blasco y sus colaboradores establecieron que el clado conformado por *Eleutherocercus* y *Doedicurus* se sustenta de modo robusto como un grupo monofilético a través de caracteres craneanos y de las corazas. Esos caracteres involucran a la forma del primer molariforme, a expansiones particulares del paladar y a los osteodermos sin ornamentación, pero con forámenes grandes en la superficie externa que traspasan hasta la superficie interna.

Esos estudios también pudieron plantear la monofilia, de *Eleutherocercus solidus* y *Eleutherocercus antiquus* (comparten un ancestro en común) y, en consecuencia, a *Doedicurus clavicaudatus* como su grupo hermano. Algunos de los caracteres propios que comparten las especies de *Eleutherocercus* son el cráneo con el área naso frontal plana con una inclinación hacia abajo que forma un ángulo muy abierto respecto de los parietales, cuyo vértice está desplazado hacia atrás, un abultamiento de la coraza en la región lumbar, los osteodermos más delgados respecto de *Doedicurus clavicaudatus*, y el tubo caudal con osteodermos con ornamentación en roseta. Otros géneros de doedicurinos, como *Castellanosia*, todavía no fueron evaluados filogenéticamente. La especie más derivada de este grupo es *Doedicurus clavicaudatus* del Pleistoceno, siendo de las más grandes que haya existido alcanzando una masa de 2 toneladas.

Los Doedicurini, en relación con el resto de los gliptodontes, se comportan como el grupo hermano de *Eosclerocalyptus* + Neosclerocalyptini + Hoplophorini. En el contexto de la filogenia de la subfamilia resulta significativo que la ausencia de surcos que definen figuras en la superficie de los osteodermos es un carácter derivado de los osteodermos con patrón en roseta. De hecho, como se describió en el capítulo 2, los Doedicurini mantienen osteodermos con surcos y figuras en el tubo caudal.

Durante la primera década del Siglo XXI se realizaron estudios de relaciones evolutivas basados sobre el ADN antiguo y moderno de numerosos Xenarthros, en los cuales se logró incorporar exitosamente ADN de dos ejemplares de *Doedicurus clavicaudatus*.

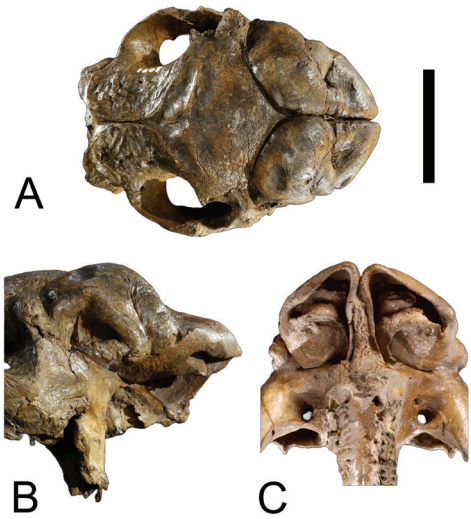


Figura 4-8. Cráneo de *Neosclerocalyptus ornatus* (MACN 8091). Pleistoceno, provincia de Buenos Aires, Argentina. A, Vista dorsal (escala= 10 cm.). B, Vista latero anterior. C, Vista antero inferior. Nótese cómo la expansión hacia atrás de la región nasal modifica profundamente la fisonomía del cráneo.

Eosclerocalyptus

El género *Eosclerocalyptus* es un taxón que, como la mayoría de los gliptodontes atribuidos tradicionalmente a los "hoplophorinos", tuvieron una alta inestabilidad de su taxonomía, pasando alternativamente a ser considerado como el género *Hoplophorus*, *Sclerocalyptus* o *Neosclerocalyptus*. Se trata de gliptodontes de aspecto parecido a las especies de *Neosclerocalyptus* pero algo más pequeños y con la coraza más convexa. A partir de sucesivas revisiones de su diversidad por parte del paleontólogo argentino A. Zurita y su equipo, se pudo determinar que comprende tres especies *Eosclerocalyptus lineatus, E. proximus* y *E. tapinocephalus*. Los registros más antiguos de *E. tapinocephalus* y *E. proximus* provienen del Mioceno tardío de la provincia de Buenos Aires y de provincias del Noroeste argentino respectivamente. Durante el Plioceno temprano se registra a *E. proximus* (noroeste argentino) y a *E. lineatus*, el cual llega hasta el Plioceno tardío de la provincia de Buenos Aires.

Desde el siglo pasado *Eosclerocalyptus* era considerado como vinculado estrechamente a las especies de *Neosclerocalyptus*. Los resultados de sus relaciones genealógicas, junto a gliptodontes que conforman grupos monofiléticos, lo muestran precisamente como un taxón grupo hermano de Neosclerocalyptini + Hoplophorini.

Tribu Neosclerocalyptini Núñez-Blasco et al. 2024

Este agrupamiento de gliptodontes hoplophorinos está conformado sólo por las especies de *Neosclerocalyptus* que definen un clado monofilético endémico del sur de América del Sur que se desarrolló entre el Plioceno tardío y el inicio del Holoceno. Se dispone como grupo hermano del clado conformado por Hoplophorini (*Hoplophorus* + *Panochthus* + *Propanochthus* + *Nopachtus*), con los cuales conforman un grupo monofilético.

Neosclerocalyptus comprende a cinco especies: *N. castellanosi, N. pseudornatus, N. ornatus, N. gouldi* y *N. paskoensis* distribuidas en Argentina, Bolivia y Paraguay con un rango latitudinal amplio, entre Lobería (provincia de Buenos Aires) en Argentina y Santa Cruz de la Sierra en Bolivia. Todas estas especies tenían una masa corporal de alrededor de 350 kg, por lo que se caracterizan por ser los gliptodontes más pequeños del Pleistoceno.

Como integrante del antiguo concepto "hoplophorinos", *Neosclerocalyptus* es uno de los taxones de gliptodontes que ha sufrido muchos cambios de nombre y de posiciones en su clasificación. Ello como consecuencia de su numeroso registro fósil que, en muchas ocasiones, fue interpretado a partir de ejemplares muy fragmentarios de la coraza y, también, por el conocimiento tardío de la variabilidad de los osteodermos. La mayor estabilidad de su taxonomía y de su clasificación es producto de una amplia revisión crítica de los ejemplares de este grupo y de su análisis filogenético que, en conjunto, están dando un panorama más confiable de su diversidad y evolución. Este trabajo está siendo realizado por A. Zurita y su grupo de colaboradores que, desde el inicio del nuevo siglo, generaron varios estudios genealógicos que permitieron conocer la monofilia de este conjunto de especies y su relación con otros grupos cercanos.

En algunos aspectos de su anatomía *Neosclerocalyptus* conserva caracteres heredados de sus ancestros del Mioceno: la ornamentación de los osteodermos tiene un patrón en roseta conservador (similar a los Propalaehoplophorini), son delgados, con surcos poco profundos y la superficie dorsal de las figuras es lisa; los dos primeros molariformes son simples; el húmero es similar al de *Propalaehoplophorus*, con foramen entepicondiliano; el fémur tiene el trocánter mayor ubicado más proximalmente que la cabeza femoral; y los anillos de la coraza caudal presentan el mismo patrón de ornamentación que los Propalaehoplophorini.

El carácter derivado más significativo que define a este clado es la osificación de los cartílagos nasales, pero la monofilia también se sustenta por una escotadura en forma de V que separa el área nasal del resto del cráneo, el contorno semicircular del área distal del cráneo en vista dorsal, la coraza con su parte dorsal plana y la parte antero lateral de la coraza con una expansión hacia delante a modo de faldones que protegen a la cabeza. Estos caracteres ponen de manifiesto que la complicación taxonómica del grupo tenía su origen en el predominio del uso de la coraza para definir a las especies. Cuando las corazas fueron evaluadas a la luz de la sistemática filogenética, resultaron ser una parte muy conservadora de la anatomía de estos gliptodontes y, por lo tanto, poco explicativa de la diversidad.

Neosclerocalyptus es un clado típicamente del Pleistoceno, aunque tiene dos registros fósiles antiguos durante el Plioceno más tardío cuyos ejemplares

presentan los rasgos más basales. Se trata de *N. castellanosi* de Miramar y de una especie indeterminada de Olavarría, ambas localidades de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Éste registro, *Neosclerocalyptus* sp., es el más basal del grupo y a partir del cual comienza una serie de eventos de diferenciación específica muy intenso durante el Pleistoceno que comprende a una sucesión cronológica de las siguientes especies: *Neosclerocalyptus castellanosi, N. pseudornatus, N. ornatus, N. gouldi* y *N. paskoensis*.

Estos resultados llevan a reconocer a la evolución de *Neosclerocalyptus* como un caso muy particular dentro de los gliptodontes. Los análisis muestran que las relaciones ancestro descendiente entre esas especies no generó sub agrupamientos. Este proceso filogenético es coincidente con su distribución temporal en el registro fósil, en el cual no habría superposición estratigráfica, lo que sugiere que ninguna población de estas especies habría ocupado una misma área geográfica al mismo tiempo.

Por otro lado, como se mencionó en el capítulo 2, a lo largo del Pleistoceno este linaje desarrolló un cambio gradual en la morfología del rostro que consistió en una osificación progresiva de los cartílagos nasales. La menor expresión de este proceso se verificó en la especie basal del Plioceno tardío *N. castellanosi*. Durante el Pleistoceno temprano-medio, las poblaciones de *N. pseudornatus* ya definen una tendencia clara hacia el incremento de neumatización del rostro y el desarrollo de senos fronto nasales, posiblemente relacionados con adaptaciones a condiciones ambientales áridas, mientras que en la especie terminal del Pleistoceno tardío, *N. paskoensis*, la osificación nasal es extrema.

La consideración de estos procesos en conjunto permite suponer que *Neosclerocalyptus* es un clado que evolucionó por anagénesis en lugar de cladogénesis. La anagénesis es un proceso en el que no ocurre el desprendimiento de nuevas poblaciones con distinciones en su genoma (ramificaciones), sino que se manifiestan cambios morfológicos durante una larga historia manteniendo una unidad genética. En consecuencia, si esta hipótesis se confirma, las cinco especies de este género deberían agruparse sólo en una, caracterizada por una gran amplitud temporal y su variabilidad fenotípica. Otros aspectos que sostienen la evolución anagenética de *Neosclerocalyptus* es la gran estabilidad en la morfología de la coraza y de la ornamentación de los osteodermos y que, a diferencia de otros gliptodontes del Pleistoceno, su pequeña masa corporal se mantuvo casi sin cambios desde su historia temprana.

Tribu Hoplophorini Núñez-Blasco et al. 2024

Como ocurre con el nombre de la subfamilia Hoplophorinae, los referentes conceptuales e integrantes taxonómicos de la nueva propuesta de 2024 de la

tribu Hoplophorini es sustancialmente diferente a los planteados por los autores de los Siglos XIX y XX. En el citado análisis filogenético realizado por J. C. Fernícola en 2008 (usando sólo caracteres craneanos) uno de los resultados más robustos de la genealogía de los gliptodontes fue la asociación entre los géneros *Neosclerocalyptus* y *Panochthus*. Esto comenzaba a confirmar que las clasificaciones de "hoplophorinos" del Siglo XX tenían problemas ya que ambos grupos habían sido clasificados por separado. Más tarde, nuevos estudios de Fernícola junto a los brasileños Kleberson de Oliveira Porpino, de la Universidade do Estado do Rio Grande do Norte, y Lilian Pagliarelli Bergqvist, de la Universidade Federal do Río de Janeiro, obtuvieron una genealogía de gliptodontes en la que se definía un linaje compuesto por *Panochthus* y *Hoplophorus*.

Sobre esta base, los paleontólogos argentinos Martín Zamorano junto a G. Scillato-Yané y A. Zurita efectuaron estudios detallados de la diversidad de los géneros y especies referidos clásicamente a la tribu Panochthini. Este grupo fue establecido por primera vez como subfamilia por A. Castellanos en 1927, quién la consideraba compuesta por unas 14 especies de los géneros *Panochthus*, *Nopachtus* y *Propanochthus*. Los análisis de ese equipo, comenzados durante la segunda década del Siglo XXI, en principio se orientaron a revisar la validez de los taxones que formaban a estos tres géneros. Tal empresa resultó en una tarea ardua debido a que se trata de fósiles con muchas especies y cientos de ejemplares distribuidos en colecciones de varios países.

Como resultado de estos estudios y los realizados por el paleontólogo Luciano Brambilla, junto a Paula López y Horacio Parent, de la Universidad Nacional de Rosario, se lograron establecer de modo consistente ocho especies de *Panochthus*: *P. tuberculatus, P. frenzelianus, P. intermedius, P. subintermedius, P. greslebini, P. jaguaribensis*, *P. hipsilis* y *P. florensis*. Mientras que de *Nopachtus* y *Propanochthus* sólo reconocieron tres especies*: N. coagmentatus*, *N. cabrerai*, y *Pr. bullifer*. A partir de esta determinación más confiable de su diversidad se llevaron a cabo varios estudios filogenéticos que permitieron plantear relaciones genealógicas mejor sustentadas para lograr una clasificación robusta.

El análisis filogenético realizado entre 2013 y 2017 por los paleontólogos M. Zamorano, Diego Brandoni, del Laboratorio de Paleontología de Vertebrados (CONICET, Diamante, Argentina), G. Scillato-Yané y A. Zurita indica que las especies de *Panochthus*, *Hoplophorus* y *Propanochthus* conforman un grupo monofilético. Ese clado está definido por un carácter derivado: las figuras laterales del tubo caudal están modificadas a modo de espinas. Hacia 2023 las investigaciones de F. Cuadrelli (CECOAL - CONICET de Corrientes, Argentina) junto a un equipo de colaboradores confirmó la monofilia de *Panochthus* al incluir una nueva especie del Pleistoceno de Bolivia (*P. hipsilis*).

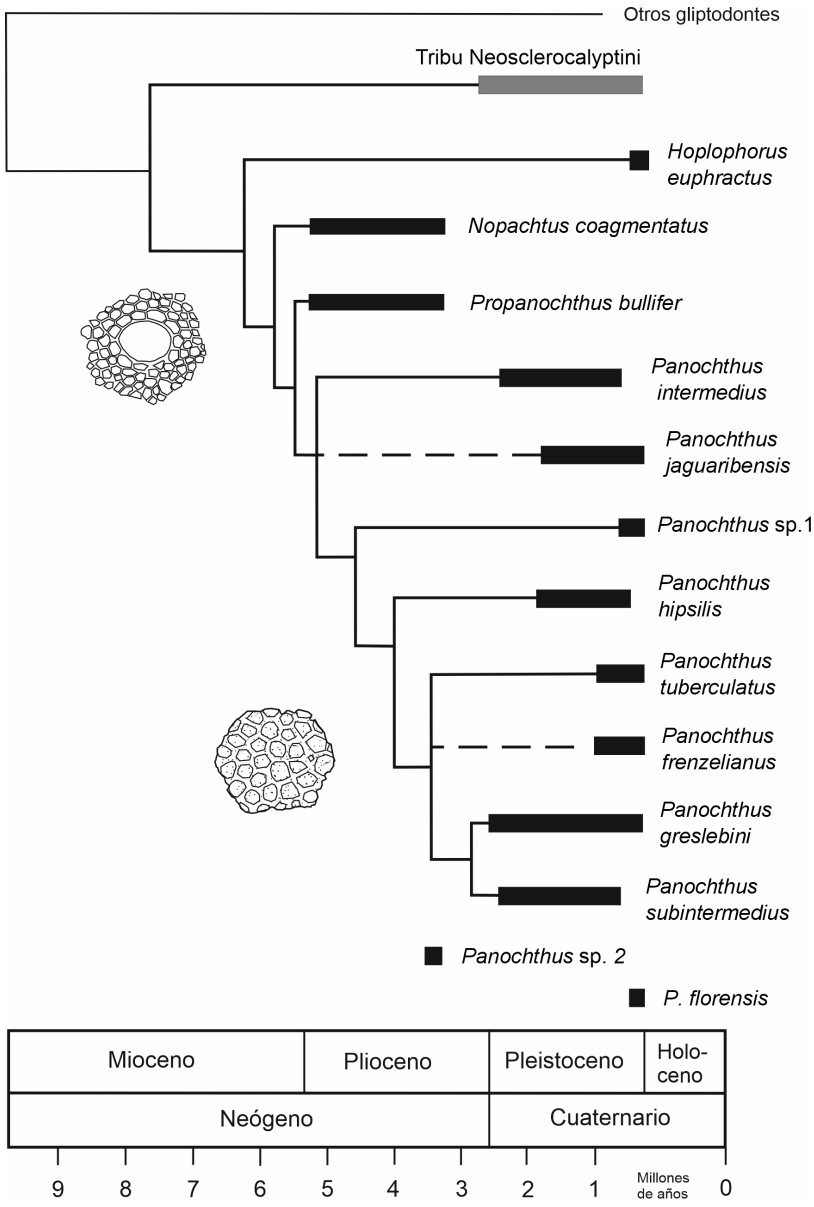


Figura 4-9. Relaciones filogenéticas y distribución temporal de gliptodontes Hoplophorini. Basado en Zamorano et al. (2014), Cuadrelli et al. (2023) y Núñez-Blasco et al. (2024). El biocrón de *P. jaguaribensis* y *P. greslebini* se conoce sólo como Pleistoceno en sentido amplio. *Panochthus* sp. 1 es una especie indeterminada de Bolivia (Cuadrelli et al., 2023). *Panochthus* sp. 2 es una especie indeterminada del Plioceno tardío de Argentina (Zamorano et al., 2014).

Propanochthus y *Nopachtus* son los taxones más antiguos del grupo cuyo biocrón se distribuye entre el Mioceno tardío y el Plioceno temprano del centro de Argentina. *Hoplophorus* cuenta con una sola especie *H. euphractus* del Pleistoceno tardío de Brasil. Mientras que *Panochthus* es un género con una especie indeterminada durante el Plioceno tardío de la provincia de Buenos Aires (Argentina), pero que se desarrolló y protagonizó una cladogénesis intensa durante todo el Pleistoceno que desembocó en otras siete especies distribuidas en gran parte del sur de América del Sur.

Nopachtus coagmentatus se comporta como el grupo hermano *Propanochthus bullifer* más todas las especies de *Panochthus*. Éste último género se caracteriza por la presencia de osteodermos con un patrón reticular completo (sin figura central) en la parte dorsal de la coraza dorsal y por las figuras centrales rugosas en los osteodermos de la parte dorsal del tubo caudal. Entre las siete especies pleistocénicas la más basal es *Panochthus intermedius*, mientras que *P. greslebini* y *P. subintermedius* son las más derivadas. De *P. florensis* no se conocen sus afinidades filogenéticas con otras especies.

La posición de *Propanochthus bullifer* en el cladograma resulta interesante en tanto que había sido considerada una especie de *Panochthus* por compartir un patrón reticular en la parte dorsal de la coraza dorsal, similitudes en los osteodermos de la abertura caudal y en los anillos del tubo caudal. Es de destacar que en análisis previos esta especie se agrupaba por fuera del clado *Panochthus-Hoplophorus* y que se conoce sólo un fragmento de coraza, osteodermos sueltos y el tubo caudal, por lo que es posible que tanto su identidad como su ubicación genealógica pueda cambiar en la medida que se obtengan nuevos ejemplares.

Posteriormente, las investigaciones del equipo de paleontólogos del Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET) de Argentina incorporaron nuevos caracteres y metodologías que confirmaron la existencia de un grupo monofilético al que le correspondía el nombre de Tribu Hoplophorini. Este grupo, con una ancestro en común, sostiene la genealogía *Hoplophorus - Nopachtus - Propanochthus - Panochthus*. Además, plantea un resultado significativo: las especies de *Nopachtus* se disponen como grupo hermano de *Propanochthus - Panochthus*, manteniendo a *Hoplophorus euphractus* como una especie basal de todo el clado.

Este agrupamiento monofilético permite interpretar de modo más claro algunas estructuras del esqueleto de estas especies. Por un lado, el desarrollo de tubos caudales achatados dorso ventralmente, sin ensanchamiento distal y con espinas laterales es un carácter homólogo, es decir que evolucionó dentro del grupo a partir de un ancestro en común. Propuestas anteriores proponían una

clasificación de las especies de *Nopachtus* en un linaje diferente de *Propanochthus - Panochthus - Hoplophorus*, lo que llevaba a considerar a esa morfología tan particular de tubos caudales como convergencias u homoplasias.

Estos estudios también lograron dilucidar un tema significativo discutido desde el Siglo XIX: el incremento de la cantidad de filas de figuras periféricas a la figura central de los osteodermos. Una vez establecida la filogenia de estos taxones se pudo verificar que el aumento de estas filas no fue un proceso de evolución progresiva dentro de un linaje, sino que ocurrió más de una vez (homoplasia) en linajes diferentes como Plohophorini y Hoplophorini.



Figura 4-10. *Stromaphorus ameghini*. Ilustración de Daniel Boh.

Subfamilia Glyptodontinae Gray, 1869

La subfamila Glyptodontinae (informalmente los gliptodontinos, el grupo de *Glyptodon*) son el grupo más antiguamente conocido en tanto que comprende al género *Glyptodon*, el primero nominado durante el Siglo XIX, y que le da su nombre a los taxones de orden superior como el de Familia. También fueron los primeros ejemplares en ser hallados tanto en Argentina como en Uruguay y motivo de muchas confusiones como errores de nominación, saltos de prioridades taxonómicas y pérdida de ejemplares holotipos.

Burmeister y Ameghino notaron tempranamente que las especies de *Glyptodon* eran un grupo peculiar dentro de los gliptodontes, por lo cual los clasificaron por separado sobre la base de la conformación del estuche caudal, pero no alcanzaron a profundizar en la gran singularidad de este grupo.

Esta subfamilia es la única que se originó en el norte de América del Sur, comprende a los géneros *Boreostemma, Andinoglyptodon, Glyptodontidium,*

Glyptodon y *Glyptotherium*. Otros géneros atribuidos o relacionados estrechamente con este grupo como *Paraglyptodon*, *Pseudothoracophorus*, *Neothoracophorus*, *Chlamydotherium*, *Heteroglyptodon* y *Boreostracon* fueron puestos en duda por no presentar caracteres que los diferencien de *Glyptodon* o de *Glyptotherium*.

Las especies más antiguas y ancestrales de los gliptodontes gliptodontinos son *Boreostemma venezolensis* del Mioceno de Venezuela y *B. acostae* y *B. gigantea* del Mioceno medio de Colombia. *B. pliocena* es una cuarta especie, algo más tardía, del Plioceno de Venezuela. Las especies de *Boreostemma* fueron referidas durante mucho tiempo a otro género basal de la Patagonia (*Asterostemma*), pero en 2008 el paleontólogo Alfredo Carlini del Museo de La Plata, y un equipo de trabajo conformado por argentinos y venezolanos, pudieron dilucidar que se trata de un género nuevo. Debido a que estos taxones se distribuyen exclusivamente en el norte del continente, estos autores interpretaron una historia evolutiva y paleobiogeográfica para los gliptodontinos que se diferencia del resto de los gliptodontes. Este descubrimiento significó un cambio sustancial en el modo en que comprendemos a la evolución de estos animales, lo cual influyó en todas las investigaciones posteriores sobre la diversidad y filogenia de todos los gliptodontes.

Los gliptodontes gliptodontinos tardíos también pasaron por algunas confusiones taxonómicas, principalmente *Glyptodon* del cual se nombraron numerosas especies. A partir del nuevo siglo se realizaron varias revisiones taxonómicas por muchos investigadores de Argentina, Bolivia, Estados Unidos y Uruguay, como Alfredo Carlini, Francisco Cuadrelli, David Gillette, Carlos Luna, Omar Medina, Ángel Miño-Boilini, Cristian Oliva, Daniel Perea, Gustavo Scillato-Yané, Esteban Soibelzon, Pablo Toriño y Alfredo Zurita, entre otros. Uno de los principales resultados de estos estudios fue una aproximación más confiable de la diversidad del grupo, en la que se pueden reconocer al menos tres especies: *Glyptodon munizi* del Pleistoceno temprano y medio de la región Pampeana de Argentina, *Glyptodon reticulatus* del Pleistoceno tardío de Argentina, Bolivia y Uruguay y *Glyptodon jatunkhirkhi* del Pleistoceno de Bolivia. Otros registros de *Glyptodon* en Brasil y el norte de América del Sur carecen de asignación específica debido a que se trata de ejemplares muy fragmentados.

Andinoglyptodon mollohuancai es un gliptodonte gliptodontino del Plioceno temprano (casi 5 millones de años) de Yauri, Departamento de Cusco, Perú. Esta especie fue descrita durante el año 2023 por el paleontólogo peruano Rodolfo Salas-Gismondi de la Universidad Peruana Cayetano Heredia, junto a sus colegas Diana Ochoa, Jorge Gamarra, François Pujos, David A. Foster y Julia V. Tejada de universidades de Perú, Estados Unidos, España y Argentina. *A. mollohuancai* está representado por restos muy completos del cráneo y de

la coraza lo que permitió una caracterización muy clara para este gliptodontino no tan antiguo de los andes meridionales. Si bien todavía no se han realizado análisis filogenéticos comparativos, se destacan su tamaño pequeño y un cráneo con rostro alargado como el de *Boreostemma acostae*, lo cual es un rasgo ancestral de los gliptodontinos. Por su parte, la coraza presenta osteodermos muy parecidos a los de *Glyptodon* y *Glyptotherium*, configurándose el carácter más conservador en algunas partes de la coraza respecto del esqueleto interno. Sin embargo, *A. mollohuancai* carece de la profunda modificación de los osteodermos marginales que se verifican en *Glyptotherium* y que en *Glyptodon munizi* alcanzan su máxima expresión en los bordes y en el estuche caudal. En este aspecto la coraza también es afín a las de *Boreostemma*.

Los primeros esqueletos de gliptodontinos de América del Norte fueron hallados a fines del Siglo XIX (1874) en el Valle de México por los ingenieros Juan Cuatáparo y Santiago Ramírez (ver capítulo 1) pero asignados al género *Glyptodon*. Durante 1903 el norteamericano Henry F. Osborn propuso que los gliptodontes de ese continente pertenecían a un género nuevo: *Glyptotherium*. Este género de gliptodontes, que es el único cuyas poblaciones habitaron en América del Norte también pasó por una etapa de re evaluación de su taxonomía que, hasta fines del Siglo XX, comprendía a unas 5 especies nominadas. Diferentes estudios, encabezados por los paleontólogos David Gillette, A. Zurita, A Carlini, F. Cuadrelli y los mexicanos Oscar Carranza-Castañeda, Gonzalo Ramírez-Cruz y Marisol Montellano-Ballesteros se enfocaron en una revisión profunda de los ejemplares conocidos y pudieron concluir que la diversidad este género estaba sobredimensionada a causa de una gran variabilidad intraespecífica y etaria. En consecuencia concluyeron que sólo se pueden reconocer dos especies de *Glyptotherium*: *Gl. texanum* (del Plioceno y Pleistoceno temprano del sur de América del Norte y de América Central) y *Gl. cylindricum* (del Pleistoceno tardío del sur de América del Norte, América Central y el norte y centro de América del Sur).

Con este nuevo panorama de la diversidad de especies de gliptodontes gliptodontinos, establecida de modo más confiable que en el pasado, de las cuales se cuenta con corazas y endoesqueletos muy completos, se abrió la posibilidad de analizar sus relaciones filogenéticas internas y de poner a prueba su monofilia a través de numerosos caracteres. Un equipo liderado por el paleontólogo Alfredo Zurita, junto a colaboradores de la Universidad Nacional de la Patagonia, de la Universidad de Caldas de Colombia y del Servicio Geológico Colombiano, estudiaron en 2013 un esqueleto de *B. acostae* a partir de lo cual se realizaron varios análisis filogenéticos. Estos estudios lograron establecer la monofilia de los gliptodontes gliptodontinos, coincidiendo con Ameghino que evolucionaron separados del resto de los gliptodontes conocidos.

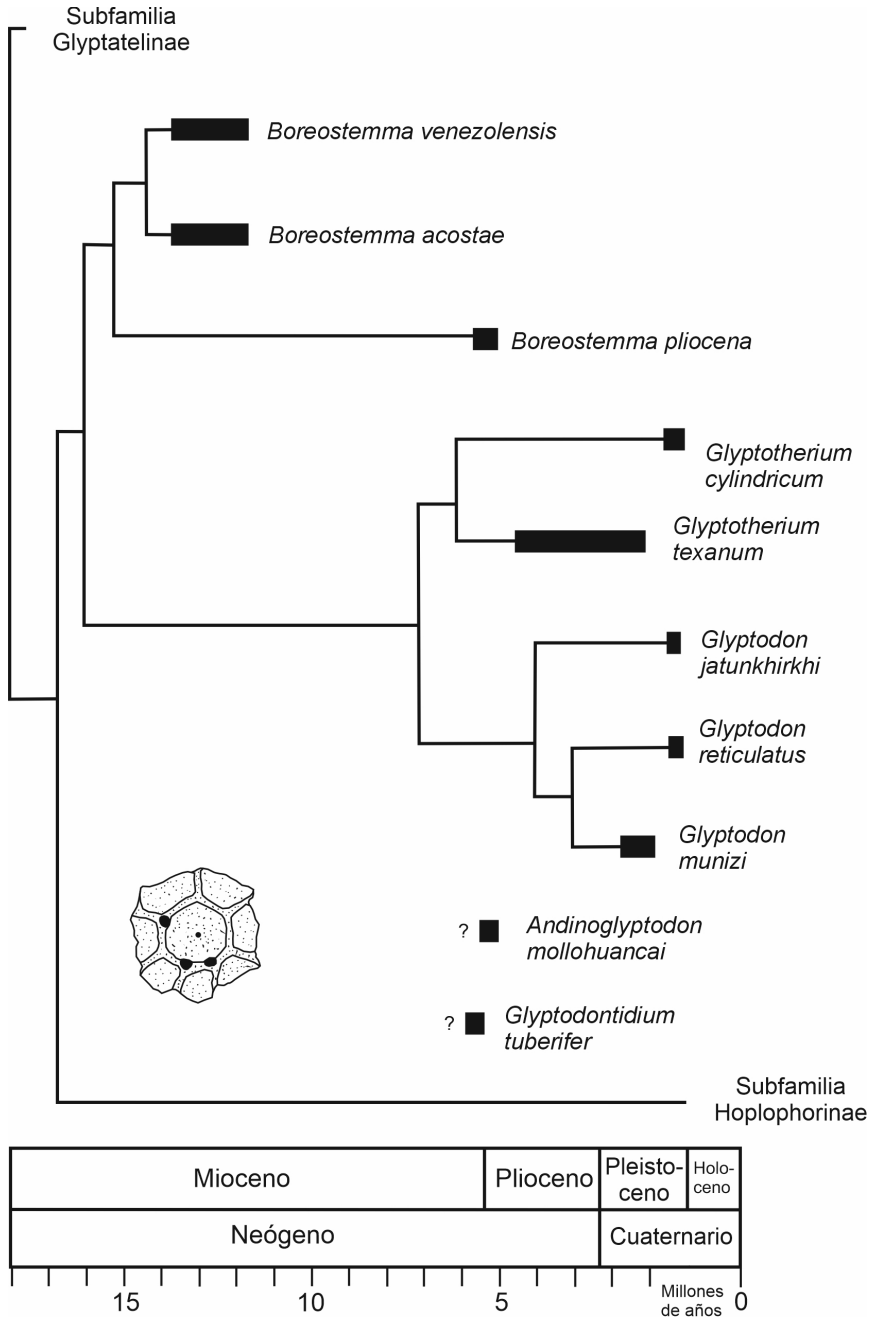


Figura 4-11. Relaciones filogenéticas y distribución temporal de la subfamila Glyptodontinae. Basado en Cuadrelli et al. (2020). La posición de *B. pliocena* es tentativa.

Boreostemma acostae es la especie mejor conocida y posiblemente la más basal del grupo y se caracteriza por mantener estructuras ancestrales y derivadas al mismo tiempo. La morfología de los osteodermos de la parte lateral es muy parecida a los gliptodontes patagónicos basales, aunque la coraza carece de la banda móvil lateral incompleta típica de aquellos. La forma general del cráneo difiere de los patrones altos y truncados de los gliptodontes del Pleistoceno debido a su rostro alargado. El estuche caudal, sin embargo, tiene la conformación característica de los gliptodontes gliptodontinos: carece de tubo caudal pero tiene un pequeño tubérculo apical.

Las especies de *Boreostemma* representan las primeras etapas de la evolución de los gliptodontinos durante el Mioceno temprano-medio (unos 17 millones de años) mostrando ciertas tendencias progresivas hacia la trilobulación de los primeros molariformes, aumento de tamaño corporal, aumento del grosor y de la rugosidad de la superficie externa de los osteodermos, el mayor ancho y la profundidad de los surcos y la cada vez más denticulada articulación entre osteodermos, entre otros caracteres. Todos estos rasgos se establecen más claramente en las especies de *Glyptodon* y *Glyptotherium*. En consecuencia, las especies de *Boreostemma* se disponen en un grupo monofilético ancestral (grupo hermano) a partir del cual se desprende otro grupo formado por el conjunto de las especies de *Andinoglyptodon*, de *Glyptodon* y de *Glyptotherium*.

Las dos especies de *Glyptotherium* pasaron por procesos evolutivos conservadores ya que su registro fósil no muestra cambios significativos durante todo el curso de su existencia en América del Norte. La evaluación de los restos de *Glyptotherium* más antiguos (Plioceno) revelan que se distinguen de los más recientes (Pleistoceno tardío) por pequeñas diferencias en la anatomía de la coraza. De confirmarse esta propuesta, se trataría de otro linaje anagenético de gliptodontes compuesto por una sola especie a lo largo de todo su biocrón, lo cual también sería consistente con que las dos especies descriptas no se solapan en el tiempo sino que son sucesivas.

Durante 2020 se dieron a conocer las investigaciones del paleontólogo argentino Francisco Cuadrelli del Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET), acompañado por un numeroso equipo, confirmando los resultados previos de la filogenia de los gliptodontes gliptodontinos. Además, pudieron establecer la monofilia de *Glyptodon*, reconociendo a *G. jatunkhirkhi* como la especie basal respecto del grupo *G. munizi* – *G. reticulatus*, lo que caracteriza a *Glyptodon* como un linaje de estirpe andina. A diferencia de sus congéneres pampeanos *G. jatunkhirkhi* es una especie más pequeña que habitó en las tierras altas de Bolivia (hasta 4000 msnm). La separación de los linajes

de *G. jatunkhirkhi* y *G. munizi* + *G. reticulatus* habría ocurrido durante el Plioceno tardío o en tiempos previos. La dilucidación de esta radiación depende de la evaluación filogenética de *Glyptodontidium tuberifer* (Mioceno tardío- Plioceno temprano) y de *Andinoglyptodon mollohuancai* (Plioceno temprano).

En este mismo contexto, ese equipo de trabajo puso a prueba las relaciones de *Boreostemma* y *Glyptodon* respecto de las especies de *Glyptotherium*. *Glyptotherium cylindricum* y *Gl. texanum* conforman un grupo monofilético que se dispone como el grupo hermano de *Glyptodon*. En consecuencia, se obtuvo el panorama completo de la evolución de los gliptodontes gliptodontinos, planteando que a partir de un stock ancestral de *Boreostemma*, se divide un clado durante el Mioceno medio a partir del cual se desprenden al menos tres linajes: el de *Andinoglyptodon mollohuancai,* el de *Glyptodon* y el de *Glyptotherium*.

Entonces… ¿la clasificación de los gliptodontes?

Cladismo y categorías taxonómicas linneanas

Sobre la base de los resultados de los análisis filogenéticos disponibles, y que están en plena construcción, surgen contradicciones con la clasificación tradicional de los gliptodontes presentada en el capítulo anterior. El progresivo avance de la sistemática filogenética (cladismo) para establecer relaciones de parentesco trajo aparejado un nuevo léxico y también dificultades en la definición de las categorías taxonómicas linneanas de rango superior a género.

Los análisis cladísticos dan como resultado a grupos y subgrupos de taxones monofiléticos (clados) los cuales no se corresponden, necesariamente, con las categorías de Linneo. En consecuencia las relaciones entre taxones pueden generar agrupamientos monofiléticos "intermedios" que reciben nombres informales como, por ejemplo, Nodo A y Nodo B. En este contexto, los nombres de las categorías de los clados importa menos que el establecimiento de las relaciones de parentesco lo cual, además, evita que el investigador fuerce sus resultados para que encajen en las categorías linneanas. Así, por ejemplo, el clado conformado por *Hoplophorus* + *Panochthus* + *Propanochthus* + *Nopachtus* puede ser denominado Tribu Hoplophorini, o podría no recibir ningún nombre. Lo que interesa en la clasificación cladística son los caracteres que permiten proponer monofilias y no tanto los nombres de los clados.

En el caso de los gliptodontes las clasificaciones que resultan de la sistemática filogenética interpelan principalmente a las categorías de tribu y de algunos géneros, sobre todo considerando que algunas de ellas se conocen como polifiléticas desde el siglo pasado. Sin embargo, los paleontólogos han decidido

mantener algunas de las categorías tradicionales (como Subfamilia o Tribu) y de los nombres de las mismas (como Hoplophorinae o Plohophorini), pero definidos de modo más preciso sobre caracteres evolutivos. Este atavismo en la nomenclatura aplicado en una metodología moderna resulta, en esta instancia de transición del estudio de los gliptodontes, una estrategia que facilita la comprensión de las relaciones ancestrales entre especies, en un contexto en el que esos nombres están muy arraigados en la terminología paleontológica. En consecuencia, esta solución mantiene la mayoría de los mismos nombres de taxones de rango superior a género, pero definidos con otro tipo de caracteres y compuestos por algunos taxones diferentes.

En tanto que la clasificación debe ser consecuente con las relaciones ancestro-descendientes, se aprecia que en el cladograma que incluye a todos los grupos de gliptodontes difícilmente se puedan adecuar las categorías linneanas sin forzar la nomenclatura. A pesar de ello, el panorama clasificatorio es alentador y sustancialmente más explicativo que las propuestas del Siglo XX. El caso de *Palaehoplophorus meridionalis* y *Palaehoplophoroides rothi* ejemplifica esta situación. Ambas especies forman un grupo monofilético, aunque con relaciones imprecisas con otros Hoplophorinae. Por lo tanto, su clasificación en un rango superior (tribu Palaehoplophorini), como se ha hecho tradicionalmente, es incierta. Independientemente de si estas especies se atribuyen a su propia tribu o no, sus relaciones filogenéticas permanecen inalteradas (según el conocimiento actual).

Estos resultados, todavía parciales, reflejan muchas de las preguntas que los paleontólogos están respondiendo sobre la naturaleza de los gliptodontes.

En un esquema tradicional, como el del capítulo 3, la clasificación de los gliptodontes hasta rango Tribu (basada sobre caracteres morfológicos) desprendida del cladograma general, sería la siguiente:

Superorden XENARTHRA Cope, 1889
- Orden CINGULATA Illiger, 1811
  - Suborden GLYPTODONTIA Ameghino, 1889
    - Superfamilia GLYPTODONTOIDEA Gray, 1869
      - Familia Glyptodontidae Gray, 1869
        - Subfamilia Glyptatelinae Castellanos, 1932
        - Subfamilia Glyptodontinae Gray, 1869
        - Subfamilia Hoplophorinae Núñez-Blasco et al. 2024
          - Tribu Propalaehoplophorini Ameghino, 1891

Tribu Plohophorini Núñez-Blasco et al. 2024
Tribu Doedicurini Trouessart, 1897
Tribu Neosclerocalyptini Núñez-Blasco et al. 2024
Tribu Hoplophorini Núñez-Blasco et al. 2024

A través del trabajo paleontológico se redujo, en parte, la incertidumbre sobre la historia evolutiva de este grupo de cingulados. La aplicación de la metodología de la sistemática filogenética permitió resolver la monofilia de grupos naturales (clados) que incluye a la mayoría de los gliptodontes. En consecuencia se pueden reconocer tres grandes clados de gliptodontes y, dentro de ellos, agrupaciones de distinto grado de resolución de grupos monofiléticos.

Lo más valioso de los resultados de la sistemática filogenética de los gliptodontes es que las relaciones de ancestralidad propuestas tienen mayor probabilidad de mantenerse con menos cambios que los nombres de las categorías.

Bibliografía consultada para elaborar este capítulo

Ameghino (1879; 1880; 1881; 1884; 1889; 1897; 1902; 1904; 1908); Barasoain et al. (2020; 2022; 2025); Burmeister (1864a b; 1866a b; 1872; 1874; 1879); Bellosi et al. (2021); Brambilla et al. (2020); Cabrera (1944); Carlini et al. (1997; 2008a); Carlini y Zurita (2010); Carranza Castañeda y Miller (2004); Castellanos (1925a b; 1926; 1927; 1928; 1931; 1932; 1940; 1941a b; 1942; 1944; 1946a b; 1947; 1948; 1949; 1951a b c; 1953a b; 1959); Ciancio et al. (2025); Croft et al. (2007); Cruz et al. (2011; 2013; 2016); Cuadrelli (2020); Cuadrelli et al. (2018; 2023a); Cuatáparo (1874); Cuatáparo y Ramírez (1875); Delsuc et al. (2016); Fariña (1993; 1995); Fariña et al. (1998); Fernícola (2006; 2008a); Fernícola y Vizcaíno (2008); Fernícola y Porpino (2012); Fernícola et al. (2012; 2014; 2018); Gaudin y Croft (2015); Gillette y Ray (1981); Gillette et al. (2016); González Ruiz (2010); González-Ruiz et al. (2011; 2017); Gray (1869); Hoffstetter (1958); Huxley (1864); Iglesias et al. (2011); Irrazabal et al. (2019); Luna et al. (2018); Lund (1839); McKenna y Bell (1997); Mitchell et al. (2016); Núñez-Blasco et al. (2021, 2023, 2024a b); Oliva et al. (2010); Ortiz-Jaureguizar y Cladera (2006); Osborn (1903); Owen (1838; 1845); Perea (2005); Porpino et al. (2009; 2010; 2014); Quiñones et al. (2020; 2023); Ramirez-Cruz y Montellano-Ballesteros (2014); Rinderknecht (1999; 2000a); Rinderknecht y Bostelmann (2005); Salas-Gismondi et al. (2023); Scillato-Yané (1977); Scillato-Yané y Carlini (1998); Scott (1903); Simpson (1945; 1948); Soibelzon et al. (2006; 2012); Toriño y Perea (2018); Viladerbó y Berro (1838); Vizcaíno et al.

(2011a b); Zamorano (2012; 2013); Zamorano y Brandoni (2013); Zamorano y Scillato-Yané (2011; 2013); Zamorano y Fariña (2022); Zamorano et al. (2011, 2012, 2014a b; 2015a b; 2016; 2017; 2018a b); Zurita (2002; 2007a b); Zurita y Aramayo (2007); Zurita y Tomassini (2006); Zurita et al. (2005, 2007a b; 2008; 2009c; 2010; 2011a b c; 2013a b; 2014; 2016a c; 2017a b; 2018).

Capítulo 5

Evolución, tiempo y geografía

Los gliptodontes probablemente fueron los xenarthros más extraños y fascinantes que jamás hayan existido.
A. Núñez-Blasco, A. Zurita, R. Bonini, A. Miño-Boilini, S. Quiñones, P. Toriño, M. Zamorano y S. Georgieff, 2024.

Los primeros gliptodontes

La gran longevidad de los gliptodontes es un fuerte indicio para reconocer su éxito evolutivo ya que, como se señaló en otros capítulos, se originaron durante el Eoceno tardío (unos 35 millones de años) y se extinguieron hace unos 8 mil años. Durante ese lapso lograron adaptarse y diversificarse en un continente que pasó por cambios ambientales profundos. Además, sus poblaciones ocuparon una extensa amplitud geográfica, actualmente sabemos que sus registros fósiles abarcan desde los 51° S en la provincia de Santa Cruz (Argentina), hasta los 36° N en el estado de Oklahoma (Estados Unidos). Esto muestra que desde su centro de origen pudieron desarrollarse en diversos ambientes de dos hemisferios y habitar desde el nivel del mar hasta los 4000 metros en las tierras altas de Bolivia.

Los gliptodontes ancestrales (Glyptatelinae) aparecen en el registro fósil coincidiendo con la generación de un ambiente frío, seco y árido, la disminución del nivel del mar y el desarrollo de áreas abiertas durante el Eoceno tardío y el Oligoceno temprano en la Patagonia argentina. Este cambio fue resultado de un fenómeno global de deterioro climático que condujo a una renovación biótica masiva. La presencia de nuevas y extensas áreas abiertas de pastizales xerofíticos fue adaptativa para la radiación de los gliptodontes, ya que actuaron como corredores de dispersión para sus poblaciones. Este período de osci-

laciones climáticas influyó en las comunidades de mamíferos, reconfigurando su paleobiodiversidad. Como consecuencia del desarrollo de grandes áreas abiertas de pastizales, se favoreció el desarrollo de comunidades de mamíferos herbívoros pastores con dientes hipsodontes, entre ellos los gliptodontes.

Los fósiles de estos gliptodontes más antiguos del Eoceno tardío son escasos y fragmentarios, comprenden a unos pocos osteodermos aislados de la coraza dorsal del glyptatelino *Glyptatelus fractus*. Esta poca evidencia impide profundizar sobre las relaciones filogenéticas de este enigmático grupo con el resto de la familia. Además, en los yacimientos paleontológicos de los siguientes 7 u 8 millones de años no se han detectado restos fósiles de gliptodontes lo que complica, todavía más, desvelar su evolución temprana. Recién en tiempos del Oligoceno tardío (aproximadamente hace unos 25 millones de años) los gliptodontes habrían pasado por una etapa de diversificación tal como lo atestiguan evidencias de otros glyptatelinos, como *Clypeotherium magnum* y *C. mobilis*. Además, aparece en el registro fósil un nuevo linaje de gliptodontes, los Propalaehoplophorini, como primera evidencia del Clado Austral (Hoplophorinae). En consecuencia, durante este período ya se habían desarrollado dos líneas evolutivas principales, reconocibles a través de la ornamentación de los osteodermos: los gliptodontes cuyas corazas tenían el patrón ancestral de los glyptatelinos (una figura grande desplazada hacia atrás y rodeada por delante de otras más pequeñas), y los gliptodontes con corazas con osteodermos con patrón en roseta (una figura central totalmente rodeada de otras más pequeñas). Este panorama evolutivo antiguo y ancestral tuvo su escenario geográfico en la Patagonia, lo que refuerza la idea que el centro de origen de este grupo de xenarthros se disponía en el sur de América del Sur.

La ornamentación de tipo glyptatelino se mantuvo en algunas partes de las corazas de los gliptodontes Propalaehoplophorini, y del gliptodonte basal de afinidades inciertas *Parapropalaehoplophorus septentrionalis*, junto al patrón en roseta y a otros caracteres basales como las bandas laterales incompletas con articulación de la coraza dorsal. Los glyptatelinos se extinguieron durante el Oligoceno, mientras que su modelo ancestral de ornamentación desapareció totalmente durante el Mioceno medio. Sin embargo, el patrón en roseta prevaleció en el resto de los linajes hasta la extinción total de la familia hace menos de diez mil años. Esta ornamentación sufrió modificaciones evolutivas desde los basales Propalaehoplophorini, ya sea con pocas alteraciones (*Neosclerocalyptus*), modificaciones en la forma y profundidad de los surcos (gliptodontinos), multiplicación de las filas de figuras periféricas (*Panochthus*), entre otros cambios que también involucraron el grado de rugosidad de la superficie externa de los osteodermos y la desaparición de los surcos y figuras (Doedicurini).

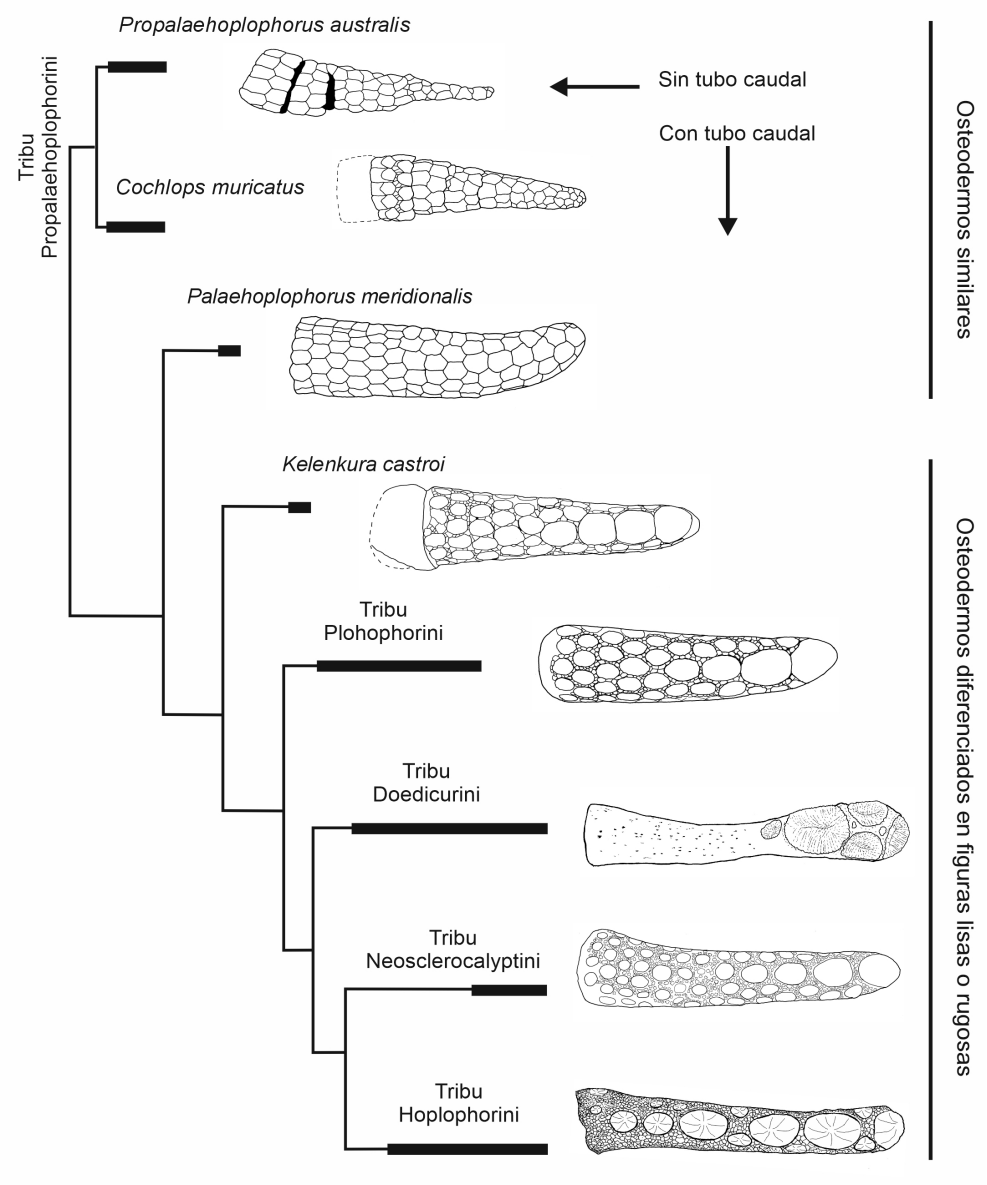


Figura 5-1. Diversidad de los estuches caudales de gliptodontes Hoplophorinae. Los taxones basales del linaje patagónico se caracterizan por la diversidad en la morfología de sus estuches caudales, conformados por estructuras similares a los armadillos y el desarrollo del tubo caudal en el género *Cochlops*. A partir del Mioceno tardío se conforman tubos caudales modernos, de morfologías relativamente simples hasta las más derivadas de los Doedicurini y Hoplophorini.

Las poblaciones de gliptodontes Propalaehoplophorini pasaron, durante el Oligoceno, por un período de dispersión geográfica y de diversificación, llegando desde la Patagonia hasta la provincia de Entre Ríos (Argentina) y sobrevivieron hasta el Mioceno medio. Lamentablemente, como ocurre con los glyptatelinos, los materiales paleontológicos comprendidos entre fines del Oligoceno e inicios del Mioceno son muy fragmentarios, de modo que es poco lo que se conoce de su historia evolutiva durante estos primeros 16 millones de años. Casi todos los restos fósiles de gliptodontes del Oligoceno fueron identificados como de la tribu Propalaehoplophorini, pero sin poder determinar a qué género o especie pertenecen, debido a que sólo se recuperaron fragmentos de coraza u osteodermos aislados con patrón en roseta.

La diversificación de los gliptodontes es más evidente hacia fines del Mioceno temprano e inicios del Mioceno medio (entre 19 y 16 millones de años) con el registro de varios taxones como *Propalaehoplophorus*, *Cochlops*, *Eucinepeltus*, *Metopotoxus* y, en el norte de Chile, *Parapropalaehoplophorus septentrionalis*. En estratos de este período, además, los paleontólogos han logrado rescatar esqueletos bastante completos, corazas dorsales y cráneos, lo que les permitió realizar estudios anatómicos y evolutivos más profundos. Se trata en general de animales pequeños, de menos de 100 kg, con osteodermos con patrón en roseta y, en el caso del género *Cochlops* con el registro más antiguo de un tubo caudal.

En estos primeros gliptodontes ya se pueden apreciar las principales líneas evolutivas del grupo, tanto en la ornamentación de las corazas como en el esqueleto interno. En este sentido se destacan las modificaciones del cráneo. Los biólogos Fabio Machado, Gabriel Marroig y Alex Hubbe de la Universidade de São Paulo, Brazil, Universidade Federal da Bahia, Brazil y de Virginia Tech, Estados Unidos, plantearon que la evolución de los gliptodontes tiene una base ecomorfológica en la cual la selección direccional fue el proceso principal, y que se puede estudiar a través de la sustantiva modificación del cráneo. Coincidiendo con los estudios morfo funcionales iniciados en la década de 2000 por Sergio Vizcaíno y Richard Fariña esos autores expresan que:

> *El cráneo del gliptodonte estuvo sometido a un proceso particular de telescopización en el cual el rostro se expande ventralmente y la fila de dientes se extiende posteriormente, lo que da como resultado una estructura con propiedades biomecánicas sin precedentes entre los mamíferos.* F. Machado, G. Marroig y A. Hubbe, 2022.

Los gliptodontes invadieron una nueva zona de adaptación impulsada por un cambio drástico en la ecología relacionado con la generación de nuevos

biomas de pastizales. Las fuertes demandas funcionales requeridas en este nuevo nicho pudieron condicionar una selección direccional que resultó adaptativa a través de un cambio morfológico radical y de la innovación funcional que desarrollaron de estos animales.

En tanto que la telescopización se puede verificar como un proceso continuo desde los ancestrales Propalaehoplophorini, en los cuales esos cambios son incipientes, entonces… *es probable que la acumulación de cambios morfológicos en este linaje haya sido gradual. Si ese es el caso, entonces los gliptodontes pueden ser el caso más antiguo y prolongado de tal patrón de cambio continuo*. F. Machado, G. Marroig y A. Hubbe 2022.

Alternativamente los autores plantean que, si la evolución del grupo estuvo marcada por largos períodos de estasis, debieron actuar eventos de selección direccional muy intensos.

Los tubos caudales en la evolución de los Gliptodontes

> *Lo curioso del caso es que, si bien el tubo habría aparecido tardíamente en la historia evolutiva de los gliptodontes del sur, su desarrollo posterior es bastante rápido*. A. Zurita, 2021.

El desarrollo del tubo caudal es un hito importante en la evolución de los gliptodontes porque se trata de una parte anatómica muy evidente que permite identificar, como ocurre con la ornamentación de los osteodermos, cambios sustanciales dentro del grupo.

Los estuches caudales de los gliptodontes basales eran casi idénticos al de los armadillos, estaban compuestos por anillos caudales que disminuían su tamaño hacia atrás hasta formar una cola delgada. Ese tipo de cola, que carecía de tubo caudal, se presenta en la mayoría de los gliptodontes Propalaehoplophorini y se estima que también lo tenían los glyptatelinos. *Cochlops muricatus* es el gliptodonte más antiguo registrado con la formación de un tubo caudal. Como ya se describió en el capítulo 2, era una estructura de morfología simple, se trataba de un apéndice corto que sólo ocupaba un tercio del estuche caudal, con osteodermos sin ornamentación ni figuras periféricas. Un (otro) aspecto interesante de la evolución de los gliptodontes es que estas nuevas estructuras óseas, registradas en estratos del Mioceno temprano - Medio, correspondían a poblaciones de *Cochlops muricatus* que coexistieron con otras especies sin tubo caudal como *Propalaehoplophorus australis*.

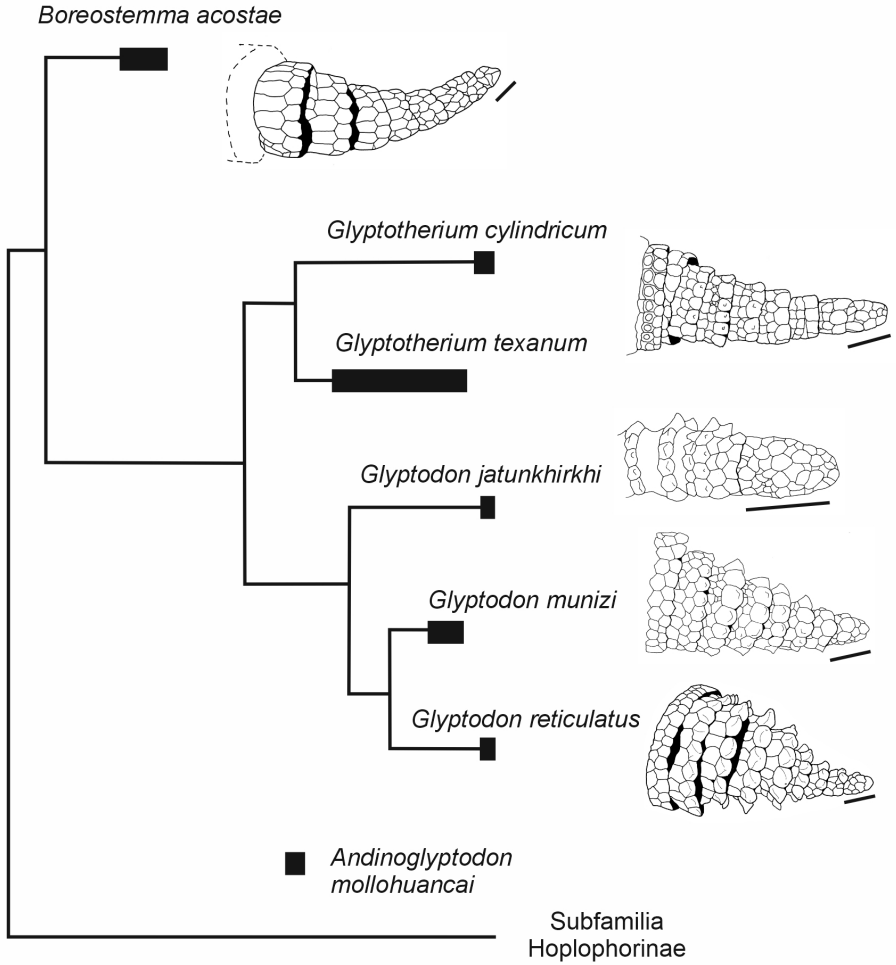


Figura 5-2. Diversidad de los estuches caudales de gliptodontes Glyptodontinae. Este grupo mantuvo un patrón conservador en sus estuches caudales caracterizados por un pequeño tubérculo terminal (señalado con una línea en la figura). Las variaciones morfológicas involucran principalmente a la presencia o al desarrollo diferencial de los osteodermos con forma de espina de los anillos caudales.

Hacia el Mioceno medio - tardío todas las especies de gliptodontes Hoplophorinos tienen colas con tubo caudal, por lo que esta estructura habría sido un carácter adaptativo de rápida selección en su genoma. En *Palaehoplophorus meridionalis* se aprecia un tubo caudal más desarrollado, pero de aspecto ancestral debido a que sus osteodermos carecían de ornamentación, figuras periféricas o diferencias de tamaño.

Durante el Mioceno tardío el gliptodonte *Kelenkura castroi* presenta el tubo caudal más antiguo de aspecto moderno, sus osteodermos están rodeados de figuras periféricas particularmente en la porción proximal y se aprecia un aumento progresivo de tamaños de las figuras centrales hacia la parte posterior, con desarrollo de figuras laterales grandes y lisas. Como lo plantearon los paleontólogos D. Barasoain, A. Zurita, D. Croft, C. Montalvo, V. Contreras, A. Miño-Boilini y R. Tomassini en un estudio de 2022, este tipo de tubo caudal, con una clara diferenciación de sus osteodermos, habría sido ancestral a la gran diversidad de tubos caudales que evolucionaron en otros gliptodontes australes desde el Mioceno tardío hasta el Pleistoceno.

Este proceso resultó en una diversificación de dos grandes tipos de tubos caudales que evolucionaron en áreas extra patagónicas. Por un lado un patrón más conservador con diferenciación de osteodermos por tamaño y región, similares al de *Kelenkura castroi* pero con figuras periféricas en toda o casi toda su extensión, como en *Eosclerocalyptus*, *Plohophorus, Neosclerocalyptus* o *Pseudoplohophorus*. Debido a esta diversidad de morfologías, el estudio de estos tubos caudales requiere de una nomenclatura propia para cada tipo de osteodermo y de figura, como lo advirtió A. Castellanos a mediados del Siglo XX. Por otro lado, al menos dos clados presentan cambios profundos en la morfología de sus tubos caudales que consistieron en el desarrollo de osteodermos de gran tamaño modificados para servir de anclaje a nuevas estructuras anatómicas: conos o espinas córneas. Estos tubos caudales evolucionaron independientemente en los linajes de *Eleutherocercus* + *Castellanosia* + *Doedicurus* (Doedicurini) y de *Hoplophorus* + *Nopachtus* + *Propanochthus* + *Panochthus* (Hoplophorini). Antes bien, en los Doedicurini las figuras que habrían contenido a las espinas son cóncavas, pero en los Hoplophorini son cóncavas con un cono central.

Mientras que los estuches caudales de los gliptodontes Hoplophorinos presentan una gran diversidad, los Gliptodontinos desarrollaron un estuche caudal sin tubo caudal pero con ápice apenas desarrollado, el tubérculo apical. Esta estructura, a diferencia de los tubos caudales, fueron evolutivamente conservadores ya que se mantuvo con pocas modificaciones desde el Mioceno hasta el Holoceno en las especies de *Boreostemma*, *Glyptotherium*, *Glyptodon* y *Andinoglyptodon*.

Las distintas historias evolutivas de ambos clados muestran que la selección de caracteres sobre la morfología de los tubos caudales fue más intensa en los grupos australes. Por su parte, en las poblaciones de gliptodontinos la presión evolutiva habría estado orientada sobre los anillos caudales, donde se aprecian fuertes modificaciones de los osteodermos marginales.

Otro emergente de esta divergencia genética entre ambos grupos se puede observar en el origen de las nuevas estructuras óseas. Los tubérculos terminales de los gliptodontinos son la consecuencia de la reducción progresiva de los anillos caudales, acortando el estuche caudal. Mientras que los tubos caudales comprenden el desarrollo de una nueva estructura ósea, aumentando el tamaño del estuche caudal. Esta divergencia es consecuente con las propuestas de un aislamiento geográfico temprano de los gliptodontinos en tiempos previos al desarrollo de ambientes más abiertos.

El Mioceno medio y la transgresión Paranaense

Durante el Mioceno medio (aproximadamente entre 16 a 11 millones de años) los gliptodontes pasaron por procesos evolutivos que son claves para comprender la diversificación posterior de todo el grupo. Además del desarrollo de nuevos taxones se registraron por primera vez las especies afines a *Palaehoplophorus*. Estos, tienen nuevos caracteres, como la presencia constante del tubo caudal y constituyen el último linaje de gliptodontes patagónicos con una distribución restringida al sur del continente. Este período representa un momento con gran información debido a que los yacimientos paleontológicos ofrecen una mejor calidad de fósiles, aunque se verifica una declinación en la diversidad. Durante el Mioceno medio se conocen gliptodontes Propalaehoplophorini (*Propalaehoplophorus informis*), *Palaehoplophoroides rothi, Palaehoplophorus meridionalis* y otros de afinidades inciertas (*Paraeucinepeltus raposeirasi* y *Eonaucum colloncuranum*).

La diversidad de los gliptodontes en el norte de América del Sur durante el Mioceno medio es significativamente diferente, en tanto que sólo se registra el Clado Boreal. Como se mencionó en el capítulo anterior, durante 2008 se demostró que los gliptodontes miocénicos de Colombia y Venezuela corresponden a un linaje totalmente diferente, los Glyptodontinae. De este modo se estableció que existían dos linajes de gliptodontes separados geográficamente durante momentos críticos de la evolución del grupo: Glyptodontinae en el extremo norte de América del Sur y Hoplophorinae en el extremo sur.

La evolución de estos grupos en dos áreas separadas pudo estar condicionada con un fenómeno natural relacionado con el aumento del nivel del mar que tuvo una fuerte influencia en todo el continente. Durante el inicio del Mioceno medio y hasta el Mioceno tardío, América del Sur fue afectada por fenómenos tectónicos andinos en conjunto con alteraciones del nivel del mar, lo que causó el ingreso del océano Atlántico a través de las zonas más bajas del continente. Durante unos 8 millones de años se sucedieron tres procesos de

transgresiones marinas que, en su momento de mayor impacto, dieron como resultado una fuerte transformación de los paisajes y de los ecosistemas por la presencia de un extenso océano continental somero desde la Patagonia argentina hasta la cuenca del río Orinoco. Este cuerpo de agua se denomina Mar Entrerriense, Mar de Bravard o Mar Paranaense y es el motivo por el cual, por ejemplo, existen estratos con fósiles de moluscos y peces marinos en regiones sudamericanas que en la actualidad son típicamente continentales. Los distintos brazos del Mar Paranaense formaron una barrera biogeográfica que separó a las franjas este y oeste del continente, condicionando los espacios de desarrollo de la fauna terrestre y orientando las rutas de dispersión.

En este escenario, es posible que alguna población de gliptodontes basales sin tubo caudal, tal vez Propalaehoplophorini o algún taxón afín a *Parapropalaehoplophorus septentrionalis*, haya logrado dispersarse hacia el norte en algún momento del Mioceno temprano o temprano-medio, usando una ruta occidental cuyos límites habrían estado condicionados por la cordillera y el Mar Paranaense. Esta población ancestral evolucionó independientemente del resto de los gliptodontes australes bajo condiciones de aislamiento genético equivalentes a los fenómenos de insularidad. Como resultado habría dado origen a los gliptodontes gliptodontinos ancestrales en algún lugar del extremo norte de América del Sur, cuyos representantes más antiguos conocidos (entre 12 y 6 millones de años) del Mioceno medio - Tardío son las especies *Boreostemma acostae* y *B. gigantea* de Colombia, *B. venezolensis* de Venezuela y una especie no identificada de Perú.

De este modo, el conocimiento que tenemos de los gliptodontes nos permite inferir que el Mioceno medio fue un periodo de extrema importancia que condiciona a la diversificación posterior de todo el grupo.

La radiación de los gliptodontes durante el Mioceno tardío

Durante el Mioceno tardío la orogenia andina volvió a modelar al paisaje y a los climas del continente a partir de una fase diastrófica de fuerte influencia sobre los ecosistemas. La principal consecuencia fue una sustancial modificación del relieve que influyó en la retracción del Mar Paranaense hacia el Atlántico con la consecuente recuperación de los ambientes terrestres en todo el continente. Las áreas cubiertas previamente por ese mar fueron ocupadas por planicies extensas de vegetación xerófila generando un nuevo escenario geográfico ambiental sudamericano que fue denominado la "Edad de las Planicies Australes" por los paleontólogos argentinos Rosendo Pascual y Pedro Bondesio del Museo de La Plata.



Figura 5-3. Distribución del registro fósil de los gliptodontes durante el Mioceno medio. Nótese la coincidencia entre la tierra emergida y la distribución del registro fósil en relación con la Transgresión Paranaense. El aumento del nivel del océano atlántico dividió al continente en una parte oriental y otra occidental. Esa geografía condicionó la vida de las poblaciones de la fauna terrestre, y habría dirigido la dispersión temprana de los gliptodontes hacia el norte.

Esta gran planicie definió un paisaje predominante desde el Mioceno tardío hasta el Plioceno tardío, es decir entre unos 10 a 3 millones de años antes del presente. Este nuevo ambiente de áreas abiertas y de condiciones áridas y frías fue propicio para el desarrollo de las poblaciones de gliptodontes. El registro fósil en general muestra un fuerte recambio en la presencia de especies adaptadas a ambientes de bosque o con árboles hacia otras adaptadas a áreas abiertas.

Los gliptodontes del Mioceno tardío están representados por los principales linajes que fueron el germen de la radiación de tiempos posteriores. Como rasgo resaltante se extinguieron los Propalaehoplophorini marcando el fin de los gliptodontes arcaicos.

Los procesos de desarrollo evolutivo de los gliptodontes Hoplophorinae pasaron del escenario patagónico protagonizado por sus especies ancestrales, hacia la cladogénesis del grupo corona en latitudes del centro de Argentina (provincia de Buenos Aires) hacia el Mioceno medio-Tardío. Durante el Mioceno tardío se registran por primera vez a las especies ancestrales de los gliptodontes modernos del Clado Austral: *Kelenkura castroi*, *Pseudoplohophorus absolutus*, *Stromaphorus ameghini* y *Eleutherocercus solidus* entre otros. En este contexto también se advierte una tendencia evolutiva hacia el aumento de la masa corporal en distintos grupos de gliptodontes. Entre ellos, *Kelenkura castroi* representa un taxón derivado de los gliptodontes arcaicos que será la base de la primera radiación de los Hoplophorinae en geografías extra patagónicas. Entre el mosaico de caracteres derivados y basales de esta especie se destaca el tubo caudal de morfología moderna con figuras laterales grandes y de superficie lisa.

Las principales áreas de diversificación de este grupo desde el Mioceno Tardío hasta la primera parte del Plioceno, se disponen en regiones centrales y septentrionales muy distantes entre sí. Como se desprende del registro fósil, las regiones Noroeste, Pampeana y en menor grado Noreste de Argentina compartieron los mismos géneros de todas las tribus del grupo corona: *Eleutherocercus*, *Stromaphorus*, *Nopachtus* y *Eosclerocalyptus*. Antes bien, las revisiones taxonómicas permitieron establecer confiablemente que cada región presenta especies diferentes.

La separación geográfica de unos 2000 kilómetros entre las regiones Noroeste y Pampeana y el establecimiento de climas y ambientes diferentes durante el Mioceno tardío – Plioceno habrían resultado factores clave en la diversidad específica de los gliptodontes Hoplophorinae. Las Sierras Pampeanas, del Noroeste de Argentina, se despliegan como una cadena montañosa importante que alcanza una altura máxima de unos 6000 metros, orientándose de norte a sur en las provincias de Tucumán, La Rioja, San Juan, Córdoba,

Catamarca, Santiago del Estero y San Luis. Su elevación está relacionada con la actividad tectónica ocurrida durante el Mioceno tardío. Esta nueva topografía funcionó desde entonces como un regulador del clima y un hito ambiental que orientó la distribución de animales y plantas. Como consecuencia, se generó una barrera física que impidió el flujo de genes entre áreas distantes y una barrera ambiental que configuró ecosistemas diferentes. Los aislamientos reproductivos resultantes de esas barreras influyeron en procesos de especiación independientes que ocasionaron endemismos regionales a uno y otro lado de esas sierras.

En la región Noroeste se estableció un clima más templado con una marcada variación estacional que condicionó ambientes con dominancia de plantas con vía fotosintética C4. De este modo se establecieron paisajes de bosques xerófitos que alternaban con sabanas, estepas arbustivas halófilas (resistentes a suelos salinos) y con comunidades ligadas a cursos de agua. Este ambiente Mio-Plioceno fue denominado Provincia Neotropical en función de sus características paleobotánicas.

A unos mil kilómetros de distancia (en la región del Noreste argentino) en el extremo oriental de la Provincia Neotropical se desarrollaron ambientes subtropicales más cerrados y boscosos. Esta condición ecológica diferente permite explicar el escaso y fragmentario registro fósil de gliptodontes, y la presencia de dos especies endémicas: *Eleutherocercus paranensis* y *Plohophorus paranensis*.

Por su parte, en la región Pampeana, el paleo ambiente provincia del Proto-Espinal/Estepa, se caracterizó por paisajes más bajos con arbustos o árboles xerofíticos pequeños y vegetación herbácea mayoritariamente halófila en ambientes abiertos.

Un tercer centro de diversificación se podría plantear hacia el extremo centro oriental del Cono Sur de América. Durante el Mio-Plioceno de Uruguay también se pueden reconocer endemismos de Plohophorini basales (*Pseudoplohophorus* ssp. y *Stromaphoropsis scavinoi*) y a varias especies de Doedicurini que requieren una revisión sistemática para caracterizar mejor su estatus taxonómico.

	Provincia Paleo-Fitogeográfica			
	Neotropical NOA	**Neotropical NEA**	**Neotropical Uruguay**	**P.E./Estepa RP**
Stromaphorus ameghini	■			
Eleutherocercus solidus	■			
Eosclerocalyptus proximus	■			
Nopachtus coagmentatus	■			
Eleutherocercus paranensis		■		
Plohophorus paranensis		■		
Pseudoplohophorus ssp.			■	
Stromaphoropsis scavinoi			■	
Stromaphorus trouessarti				■
Eleutherocercus antiquus				■
Eosclerocalyptus lineatus				■
Nopachtus cabrerai				■
Plohophorus figuratus				■

Tabla 1. Distribución disyunta de las especies de Hoplophorinae del Mioceno tardío - Plioceno. NOA: región Noroeste Argentino. RP: Región Pampeana Argentina. NEA: Región Noreste Argentino.

Durante este mismo período se registró el gliptodonte gliptodontino más antiguo (entre 4 y 6 millones de años antes del presente) del sur del continente: *Glyptodontidium tuberifer*. Por primera vez las especies del Clado Austral y del Clado Boreal compartieron un mismo hábitat. Esa especie, cuyos ancestros se disponen en el norte de América del Sur, representa a una población que sería ancestral a los gliptodontinos del género *Glyptodon* que evolucionaron durante el Pleistoceno en el sur del continente. Su presencia en el noroeste argentino posiblemente sea el resultado de la dispersión austral de alguna población ancestral de gliptodontinos del Mioceno, favorecida por el desarrollo de las llanuras áridas. Precisamente las poblaciones de *Glyptodontidium tuberifer* se desarrollaron durante el máximo avance de la Edad de las Planicies Australes que habrían unido Venezuela y Colombia con la Pampa y la Patagonia a través de una vía de sabanas áridas paralela a la cordillera de Los Andes.

La transición evolutiva del Plioceno

Después de una aparente disminución de las poblaciones de gliptodontes hacia los 9 millones de años antes del presente, durante tiempos todavía más

tardíos del Mioceno y del Plioceno ocurrió el mayor desarrollo de la Edad de las Planicies Australes, favoreciendo la dispersión y radiación adaptativa de todo tipo de mamíferos.

La región Pampeana, en tiempos del Plioceno (entre 5,3 y 3,3 millones de años), se destaca por una fauna particular de gliptodontes del Clado Austral (Hoplophorinae) caracterizada por una primera etapa compuesta por varios linajes de raigambre miocénica: *Stromaphorus trouessarti*, *Plohophorus figuratus*, *Eleutherocercus antiquus*, *Eosclerocalyptus lineatus* y *Nopachtus cabrerai*. Los gliptodontes son muy escasos en los yacimientos paleontológicos entre 4 y 3,3 millones de años, revelando la disminución de su diversidad. Hacia el tope de ese lapso se registró al ejemplar más antiguo de *Panochthus*, un género típicamente del Pleistoceno, lo que está anunciando una reestructuración de la fauna de gliptodontes hacia tiempos más modernos.

El equipo liderado por el geólogo Marcelo Zárate de la Universidad Nacional de La Pampa y CONICET identificó evidencias de que un meteorito de grandes dimensiones impactó en la región costera de Chapadmalal (provincia de Buenos Aires, Argentina) hacia los 3,3 millones de años. Las consecuencias de este evento influyeron en una disminución acentuada de la diversidad de la fauna, coincidente con un profundo cambio en el ambiente. Este incidente catastrófico tuvo una influencia de extensión regional causando la extinción de varios grupos de mamíferos y aves del Plioceno pampeano, lo que trajo aparejado un empobrecimiento de la biota. Al mismo tiempo, se detectó una transformación crítica del paisaje a partir del desarrollo de abundantes cuerpos de agua continentales.

Durante 1908 Florentino Ameghino realizó tres expediciones para estudiar la geología y la paleontología de los acantilados atlánticos de la región de Chapadmalal. Ese mismo año publicó un informe en el que dio a conocer un estrato con una asociación fosilífera desconocida hasta entonces, a la que llamó Chapalmalense y que actualmente sabemos que corresponde al Plioceno tardío (entre 4 y 3,3 millones de años). En el mismo estudio realizó una observación asombrosa por su carácter predictivo, incluso en términos de la ciencia actual. Ameghino notó que los fósiles del nivel Chapalmalense eran más antiguos que los ampliamente conocidos del nivel Ensenadense (Pleistoceno inferior a medio) del norte de la provincia de Buenos Aires. Pero agregó que "*… hay también un gran hiato geológico entre ambos horizontes que provisoriamente designaré con el nombre de postchapalmalense*". Esta afirmación, que puede parecer aventurada, sostenía que en la región Pampeana debía existir un nivel paleontológico que representaba un momento cronológico intermedio entre los niveles del Plioceno Chapalmalense y los del Pleistoceno Ensenaden-

se y cuya fauna debía tener un desarrollo evolutivo transicional. Todo esto lo planteó sin encontrar ese estrato ni sus fósiles y, de hecho, falleció en 1911 sin haberlo conocido.



Figura 5-4. Distribución del registro fósil de los gliptodontes Plohophorini. Basado en Zamorano et al. (2011, 2017), Toriño et al. (2028), Quiñones et al. (2023), Romano (2023); Núñez Blasco et al. (2024).

Los estudios geológicos y paleontológicos encarados sobre estratos pampeanos durante el Siglo XX dieron como resultado la identificación de un nivel paleontológico que concuerda con la predicción del postchapalmalense de Ameghino. Efectivamente, se trata de un momento de la historia de la región Pampeana ubicado entre el Plioceno tardío (4 a 3,3 millones de años) (Piso Chapalmalense) y el Pleistoceno temprano a medio (2 - 1,8 a 0,4 millones de años) (Piso Ensenadense) con un contenido faunístico cronológica y evolutivamente transicional que fue denominado Piso Marplatense. Los estratos que representan este lapso se encuentran en los mismos acantilados que estudió Ameghino y tienen una antigüedad estimada entre 3,3 y 2 millones de años correspondiendo a la transición entre la parte más tardía del Plioceno final y los inicios del Pleistoceno.

Las asociaciones de gliptodontes pampeanos del Plioceno tardío (Piso Chapadmalalense) y los del Pleistoceno temprano a medio (Piso Ensenadense) son sustancialmente diferentes. Por ello los dos millones de años intermedios del Piso Marplatense representan un intervalo crítico para esclarecer la historia natural más reciente de este grupo. Estos procesos evolutivos, además, estuvieron influidos, en tiempos inmediatamente previos al Piso Marplatense, por la alteración profunda de la fauna fósil y del ambiente de esta región como consecuencia del citado impacto del meteorito.

Lamentablemente todavía se conocen pocos ejemplares de gliptodontes de antigüedades que comprenden desde fines del Plioceno a inicios del Pleistoceno. Estas especies son un mosaico de gliptodontes de linajes del Mioceno tardío-Plioceno como *Nopachtus coagmentatus*, *Eosclerocalyptus lineatus*, *Plohophorus barrancalobensis* y *Eleutherocercus antiquus* junto a otros más relacionados con los taxones del Pleistoceno como *Neosclerocalyptus castellanosi* y *Panochthus* sp. Los hallazgos y contribuciones del paleontólogo argentino Martín de los Reyes, del Museo de La Plata, en estratos del Piso Marplatense en Olavarría (provincia de Buenos Aires) muestran que este período efectivamente parece ser evolutivamente transicional hacia las formas del Pleistoceno, marcando un momento de renovación de la fauna de gliptodontes del Plioceno. Estas especies, además, presentan la tendencia al aumento de la masa corporal que se estableció más claramente durante el Pleistoceno.

Durante los tiempos finales del Plioceno del norte de América del Sur los gliptodontes gliptodontinos también pasaron por cambios significativos. En estratos del Plioceno de Venezuela sólo se registra la especie terminal *Boreostemma pliocena*, sin embargo, este grupo ancestral de gliptodontinos protagonizó el mayor proceso de dispersión geográfica de los gliptodontes. La evidencia fósil les permitió a los paleontólogos reconstruir que, durante el Mioceno tardío o

el Plioceno, una población aislada de gliptodontinos basales, tal vez una población de alguna especie de *Boreostemma*, pudo salir de América del Sur y protagonizó un cambio genético relativamente rápido que dio origen al único género de gliptodontes de América Central y de América del Norte: *Glyptotherium*.

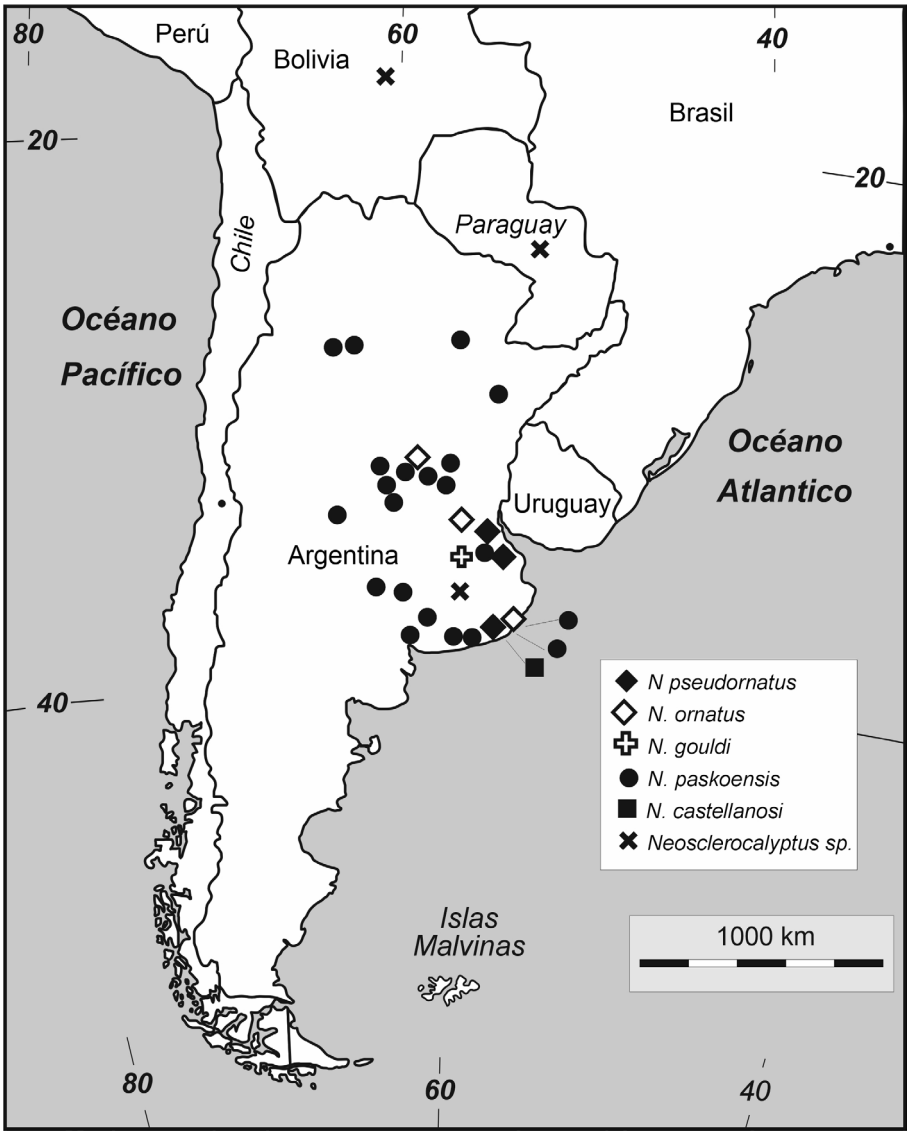


Figura 5-5. Distribución del registro fósil de las especies de *Neosclerocalyptus* durante el Plioceno tardío (X) y el Pleistoceno. Basado en Zurita (2007), Zurita et al. (2005, 2011, 2013), de los Reyes et al. (2013), Quiñones et al. (2020).



Figura 5-6. Distribución del registro fósil de los gliptodontes Hoplophorini (excepto *Panochthus*). Basado en Porpino (2010), Zamorano (2013), Zamorano et al. (2014 a b), Zurita et al. (2017).

Las poblaciones más antiguas de este linaje son de la especie *Glyptotherium texanum* que provienen de estratos del Plioceno. El paleontólogo mexicano Oscar Carranza Castañeda, de la Universidad Nacional Autónoma de México, realizó aportes significativos sobre los gliptodontes del género *Glyptotherium*.

Durante 1998 logró efectuar fechados sobre cenizas volcánicas, a través de isótopos de Argón atrapados en cristales de sanidina (un mineral común en rocas volcánicas) de la localidad de Guanajuato, México central. Estas cenizas arrojaron una edad de 3,9 millones de años lo que permitió datar a los restos de *Glyptotherium texanum*, asociados al nivel de cenizas, como los más antiguos de América del Norte.

Esta fecha indica que *Glyptotherium* colonizó el centro de México un millón de años antes de la formación del puente terrestre de Panamá que unió a América del Norte con América del Sur hace 2,8 ma. De modo que una población de gliptodontinos logró llegar a América del Norte antes de las migraciones del Gran Intercambio Biótico Americano. No se conoce cómo fue ese traslado, pero posiblemente estuvo vinculado a un puente terrestre dispuesto entre las islas del Caribe denominado Gaarlandia.

Las poblaciones de *Glyptotherium texanum* se dispersaron desde México hacia el norte ingresando a Estados Unidos (desde Arizona hasta Florida) y también lo hicieron en dirección sur llegando posiblemente hasta América Central.

Otros gliptodontinos antiguos (Plioceno) del cono Sur de América, como *Paraglyptodon uquiensis* y *P. chapalmalensis*, presentan su identidad o su procedencia dudosas lo cual dificulta su interpretación en relación a sus ancestros del norte. Sin embargo, *Andinoglyptodon mollohuancai* registrado en Perú se configura como el gliptodontino mejor caracterizado del Plioceno temprano, el cual sería un claro representante de la dispersión norte-sur más extrema de este grupo para tiempos pliocenos.

Pleistoceno: expansión y ocaso

Este lapso final de la evolución de los gliptodontes se caracteriza por una marcada disminución en su diversidad, el aumento en su tamaño corporal, la dispersión geográfica y la extinción. Luego del momento de transición de fines del Plioceno, comenzaron a desarrollarse las especies típicas del Pleistoceno en diferentes estratos y en numerosas localidades de América del Sur, América Central y América del Norte. Los ejemplares más antiguos provienen de estratos de alrededor de 1,8 millones de años en la provincia de Buenos Aires, Argentina.

Durante el Pleistoceno sobrevivieron sólo algunos linajes de gliptodontes distribuidos en seis géneros, los Gliptodontinos *Glyptodon* y *Glyptotherium*, los Hoplophorini (*Hoplophorus* y *Panochthus*), los Neosclerocalyptini (*Neosclerocalyptus*) y el Doedicurini *Doedicurus*. De este grupo sólo los géneros *Doedicurus* y *Hoplophorus* se componen de una sola especie.

Hoplophorus euphractus es una de las primeras especies estudiadas de gliptodontes durante el Siglo XIX. Se trata de un taxón poco conocido del Pleistoceno tardío y endémico del sur intertropical de Brasil posiblemente adaptado a ambientes más húmedos que el resto de los gliptodontes. El aumento descomunal de la talla de los gliptodontes está bien representada en *Doedicurus clavicaudatus*, una especie con distribución principalmente pampeana conocida por muchos ejemplares.

La diversidad mono específica de estos dos taxones contrasta con las cinco especies de *Neosclerocalyptus*, cuyas especies ancestrales provienen del límite Plioceno-Pleistoceno. Sus representantes del Pleistoceno inferior y medio habitaron en la región Pampeana, mientras que durante el Pleistoceno tardío su dispersión geográfica fue mayor. Sus restos fueron identificados también en el Centro-Oeste, Noroeste y Noreste de Argentina, en Paraguay y en Santa Cruz de la Sierra en Bolivia. La distribución de las especies de este gliptodonte está vinculada estrechamente a los ciclos paleoclimáticos áridos y fríos, a los cuales estaban bien adaptadas. Los eventos de depósitos de sedimentos finos trasladados por el viento desde la Patagonia y del oeste del continente también favorecieron el desarrollo de los hábitats de *Neosclerocalyptus*, lo cual quedó reflejado en los yacimientos donde sus restos son más frecuentes. De hecho, casi no se conoce su presencia en afloramientos geológicos depositados bajo condiciones ambientales cálidas y húmedas. En este sentido, su distribución geográfica durante el Pleistoceno es contrastante con la de, por ejemplo, *Panochthus* debido a que *Neosclerocalyptus* no alcanzó a habitar en regiones costeras por encima de los 20° de latitud cuando predominaban ambientes húmedos y más cerrados que las planicies áridas.

Durante el Pleistoceno más tardío las poblaciones de *Neosclerocalyptus paskoensis* lograron, a diferencia de sus congéneres, la mayor amplitud geográfica de este clado ocupando nuevas áreas hacia el oeste y hacia el norte. Esto fue favorecido por el incremento de depósitos sedimentarios eólicos y la retracción de bosques, particularmente durante el último pulso glacial ocurrido entre 28.000 y 11.500 años antes del presente. De hecho, la desaparición de esta especie pudo estar relacionada con el cambio ambiental hacia condiciones más húmedas del Holoceno que marcó la extinción de casi todos los grandes mamíferos y de todos los megamamíferos.

Panochthus también es un género muy diverso compuesto por ocho especies pleistocénicas, más dos especies indeterminadas, una de tiempos del Plioceno tardío de Argentina y otra del Pleistoceno de Bolivia. Este género tuvo el desarrollo geográfico más amplio de todos los Hoplophorinae, ocupando áreas de Argentina, Uruguay, Brasil, Paraguay, Bolivia y Perú. Su registro más

austral corresponde a un ejemplar de *P. tuberculatus* de la localidad de Fitz Roy, en la provincia de Santa Cruz (Argentina). Mientras, su distribución más septentrional está representada por las especies *P. greslebini* y *P. jaguaribensis* en el Estado de Ceará, Noreste de Brasil. La máxima amplitud geográfica de *Panochthus* ocurrió durante el Pleistoceno más tardío con el desarrollo de seis especies, de las cuales *P. tuberculatus* es la que ocupó un territorio más amplio, mientras que *P. jaguaribensis* y *P. hipsilis* habrían sido dos taxones endémicos de Brasil y Bolivia respectivamente.

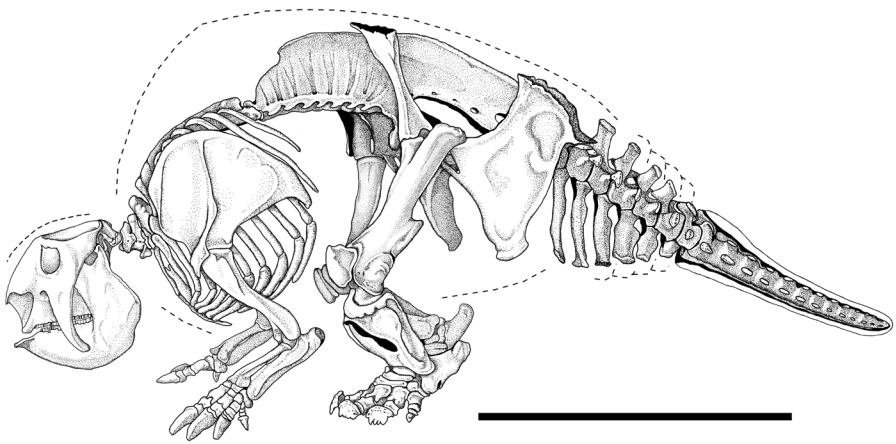


Figura 5-7. Esqueleto de *Panochthus tuberculatus*. Basado en Burmeister 1874, Lámina 1. Escala: 1 metro.

La mayor diversidad de *Panochthus* fue registrada en el área bonaerense de la región Pampeana de Argentina, la cual habría sido su centro de origen desde donde se pueden determinar dos vías de dispersión. Una de estas vías es la occidental, usada por las poblaciones de este género a través de áreas peri andinas para acceder al Noroeste argentino (*P. tuberculatus*), llegando a Bolivia (*P. tuberculatus, P. intermedius*, la especie endémica *P. hipsilis* y otra indeterminada de la localidad de Mojotorillo) y al sur de Perú con especies indeterminadas. Esta ruta permitió el desarrollo de las poblaciones de *Panochthus* que habitaron a mayor altura sobre el nivel del mar: *P. hipsilis* en Potosí, Bolivia, 4400 msnm; *P. intermedius* en Cochabamba, Bolivia, 4260 msnm; *Panochthus* sp. en Mojotorillo, Bolivia, 3205 msnm; *Panochthus* sp. en Desaguadero, Perú, 4380 msnm; *Panochthus* sp. en el Valle de Traslasierra, Argentina, 4920 msnm. Estos ambientes de altura se habrían formado durante un corto lapso del Pleistoceno, durante el cual el Sistema Minchin de Paleolagos favoreció el aumento

de la productividad primaria. Esta mayor disponibilidad de vegetación propició la llegada de poblaciones de megafauna pleistocénica.

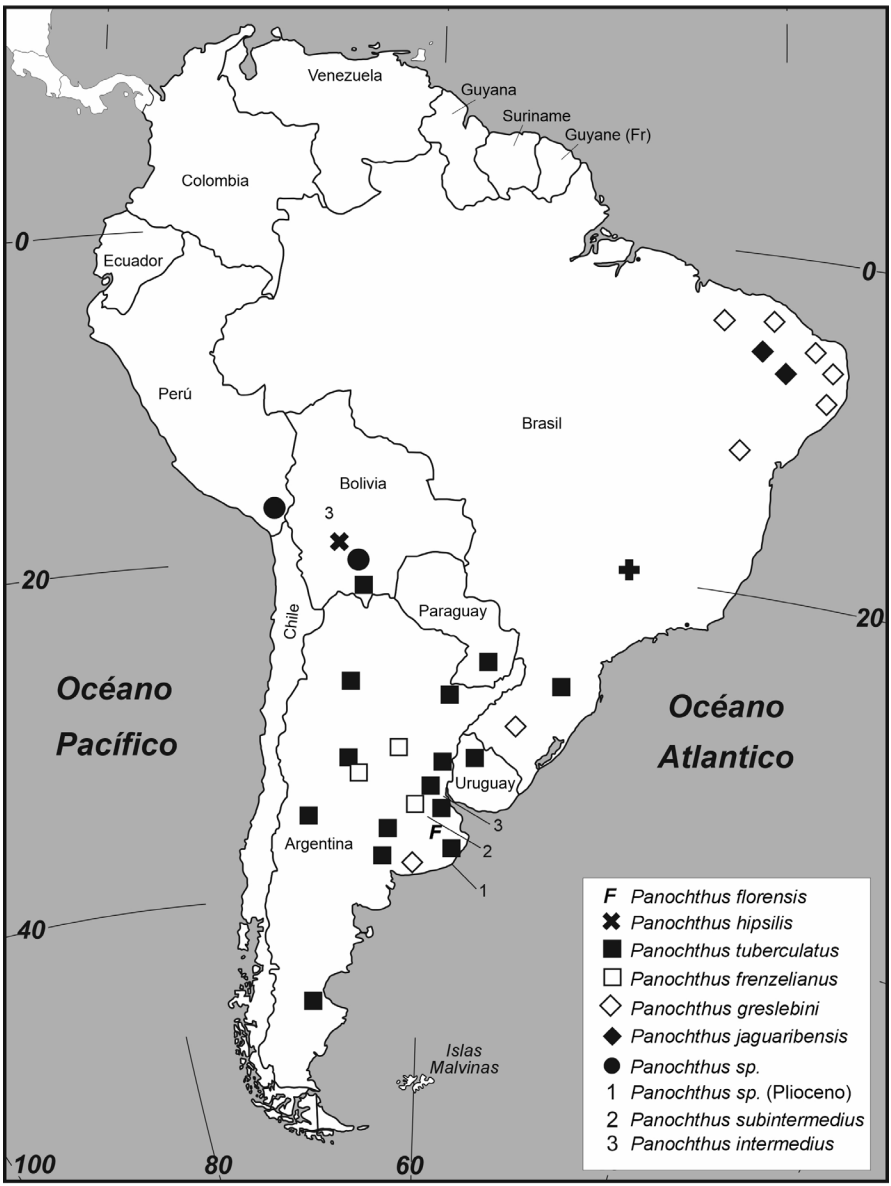


Figura 5-8. Distribución del registro fósil de las especies de *Panochthus*. *Panochthus greslebini* y *Panochthus jaguaribensis* de Brasil y *Panochthus* sp. de Perú tienen un registro Pleistoceno en sentido amplio. Basado en Zamorano (2013), Zamorano et al. (2014 a b), Zamorano y Jara Almonte (2018), Zurita et al. (2017) y Brambilla et al. (2020).

El aumento de los ambientes abiertos y áridos condicionados por los máximos fríos glaciales, funcionó como un corredor biogeográfico ubicado en la parte oriental de América del Sur, la "ruta Atlántica", que fue usado por muchas especies de mamíferos que migraron en dirección norte-sur y sur-norte. A través de esta vía quedaron vestigios de poblaciones *P. tuberculatus* en Uruguay, en el Sur de Brasil, en el Nordeste argentino y en Paraguay. También hay registros de *P. greslebini* en el Sur de Brasil y de *P. greslebini* y *P. jaguaribensis* en el Nordeste de Brasil.

De este modo se aprecia la flexibilidad adaptativa de los distintos linajes de *Panochthus* que ocuparon tierras bajas, áridas o semiáridas, de pastizales o arbustos de las pampas de Argentina, tierras altas del Centro Oeste sudamericano de Perú y Bolivia y las zonas húmedas intertropicales del oriente de Brasil.

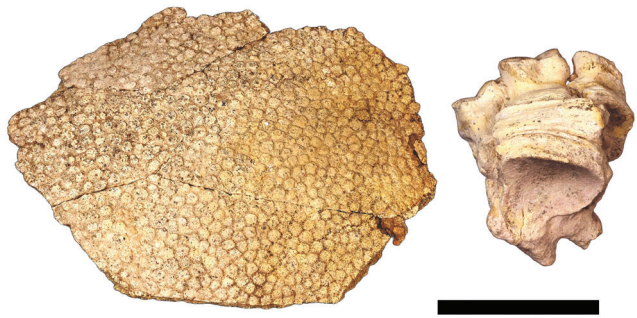


Figura 5-9. Fragmentos del ejemplar de *Panochthus* sp. más austral (MPMs/n). Localidad de Fritz Roy, Provincia de Santa Cruz, Argentina. Escala= 10 cm. Foto: Maria E. Palacios.

La presencia de gliptodontes en la región central de América del Sur durante el Pleistoceno tardío es pobre, está representada principalmente por *Glyptodon* seguida por unos pocos registros de *Panochthus* y *Neosclerocalyptus*. Mientras que la diversidad de gliptodontes en el corredor oriental más cercano al océano Atlántico muestra un patrón diferente caracterizado por una mayor amplitud latitudinal y taxonómica, con la presencia de *Glyptodon*, *Panochthus*, *Hoplophorus* y *Glyptotherium*.

Panochthus, junto con *Glyptodon* y *Glyptotherium,* son los gliptodontes de mayor amplitud territorial de toda la familia. La gran cantidad de especies de *Panochthus* durante el Pleistoceno más tardío contrasta con la diversidad de otros gliptodontes del mismo lapso los cuales contaban con una especie (*Glyptotherium*, *Doedicurus* y *Neosclerocalyptus*) o dos especies (*Glyptodon*).



Figura 5-10. *Eleutherocercus antiquus*. Ilustración de Daniel Boh.

La historia natural de los Doedicurini resulta singular. Este grupo tuvo una mayor diversidad y amplitud geográfica durante el Mioceno tardío y el Plioceno: al menos dos especies de *Eleutherocercus* distribuidas entre La Paz, Bolivia y la provincia de Buenos Aires, Argentina. En Uruguay también se registraron algunos taxones de doedicurinos durante ese lapso. *Eleutherocercus solidus* fue hallada en estratos del Mioceno tardío al Plioceno (de 6 a 3 millones de años) de las provincias de Catamarca y Tucumán (Noroeste argentino), mientras que las poblaciones de *E. antiquus* habitaron durante el Plioceno (de 5,33 a 2,53 millones de años) de la provincia de Buenos Aires. La frecuencia y distribución de estas especies las configuran como de las más típicas del Mioceno y Plioceno en sus regiones. Mientras que a partir de los cambios ambientales establecidos desde el Pleistoceno inferior, caracterizado por ciclos fríos y áridos, la diversidad de Doedicurini se reduce a *Doedicurus clavicaudatus* y sus poblaciones se retraen entre la provincia de Buenos Aires, Uruguay y el sur de Brasil (algo parecido a lo que ocurre con *Neosclerocalyptus*). A pesar de estos cambios dentro de los Doedicurini, que también involucran aumento significativo de la masa corporal, *Doedicurus clavicaudatus* se mantiene evolutivamente conservador respecto de las adaptaciones a la masticación. La morfología dentaria y mandibular entre *Eleutherocercus* y *Doedicurus* es casi idéntica y con un alto índice de hipsodoncia, lo que indica que ambos grupos compartieron una misma mecánica masticatoria. Esta característica puede estar relacionada con el modo poco selectivo de obtener alimentos en grandes volúmenes, los cuales serían poco nutritivos y con alta densidad de partículas abrasivas (fitolitos). Los estudios de A. Zurita y su equipo también plantean que el registro fósil, comparativamente menos numeroso respecto a otros gliptodontes del Pleistoceno, sea un emergente de baja densidad de las poblaciones de *Doedicurus clavicaudatus*.



Figura 5-11. Distribución del registro fósil de Doedicurini. Basado en Castellanos (1927; 1940); Rinderknecht y Bostelmann (2005); Zurita et al. (2014) Romano (2023); Núñez Blasco et al. (2021, 2022; 2024).

La mayoría de estos linajes ya consolidaron la tendencia hacia el aumento de la masa corporal iniciada durante el Mioceno. Tanto las especies de estirpe austral, como *Panochthus*, *Hoplophorus* y *Doedicurus,* y las de estirpe bo-

real, como *Glyptodon* y *Glyptotherium,* desarrollaron los mayores tamaños de toda la historia de este grupo de xenarthros. Las causas del aumento de la talla de los gliptodontes es un fenómeno todavía no resuelto totalmente, posiblemente fueron procesos adaptativos frente al arribo de depredadores exóticos durante el Gran Intercambio Biótico Americano, lo cual les habría permitido ocupar un nicho ecológico diferente al de los grandes herbívoros holárticos como ciervos, elefantes y camélidos. Este "gigantismo" de los gliptodontes del Pleistoceno coincide con el registro de la mayor amplitud geográfica desde su origen y la disminución de la diversidad, en el marco de una cierta homogeneidad ambiental caracterizada por los ciclos áridos y fríos de los períodos glaciales. Las especies de *Neosclerocalyptus*, sin embargo, mantuvieron más o menos constante su talla pequeña, no mayor a 600 kilogramos, lo que representa un tipo diferente de adaptación de los gliptodontes de esta época.

La dispersión geográfica de los gliptodontes gliptodontinos posiblemente sea la más interesante de la familia puesto que comprende procesos iniciados durante el Mioceno, está relacionada con tres continentes, con el Gran Intercambio Biótico Americano y con la convivencia con los primeros indígenas americanos.

Sobre la base de las antigüedades y de la distribución paleogeográfica de los gliptodontinos basales, se pueden reconstruir dos linajes diferentes desde el Mioceno tardío.

El primero, relatado más arriba, comprendió la movilidad en dirección norte desde el norte de América del Sur de alguna especie ancestral que, a través de una rápida cladogénesis, dio origen durante el Plioceno a *Glyptotherium texanum*, el gliptodontino más antiguo de América del Norte.

El segundo linaje, desde el mismo centro de origen, involucró un proceso de dispersión hacia el sur de poblaciones descendientes de *Boreostemma* que llegaron mucho más al sur del continente a través de la vía oriental peri andina, favorecidas por el avance de los ambientes de planicies durante el Mioceno tardío. Como consecuencia se registra *Andinoglyptodon mollohuancai* en Perú y *Glyptodontidium tuberifer* en el Noroeste argentino. Posiblemente el linaje de *G. tuberifer* esté relacionado con un proceso evolutivo en las tierras altas de Bolivia durante el Pleistoceno que influyó en el origen de *Glyptodon jatunkhirkhi*.

Las especies de *Glyptodon* también experimentaron una dispersión geográfica amplia. Durante el Pleistoceno sus poblaciones ocuparon ambientes de Argentina, Uruguay, Brasil, Paraguay, Bolivia, Venezuela y Colombia. El periplo de *Glyptodon* hacia el norte ocurrió, como lo hizo *Panochthus*, a través de las vías oriental y occidental.

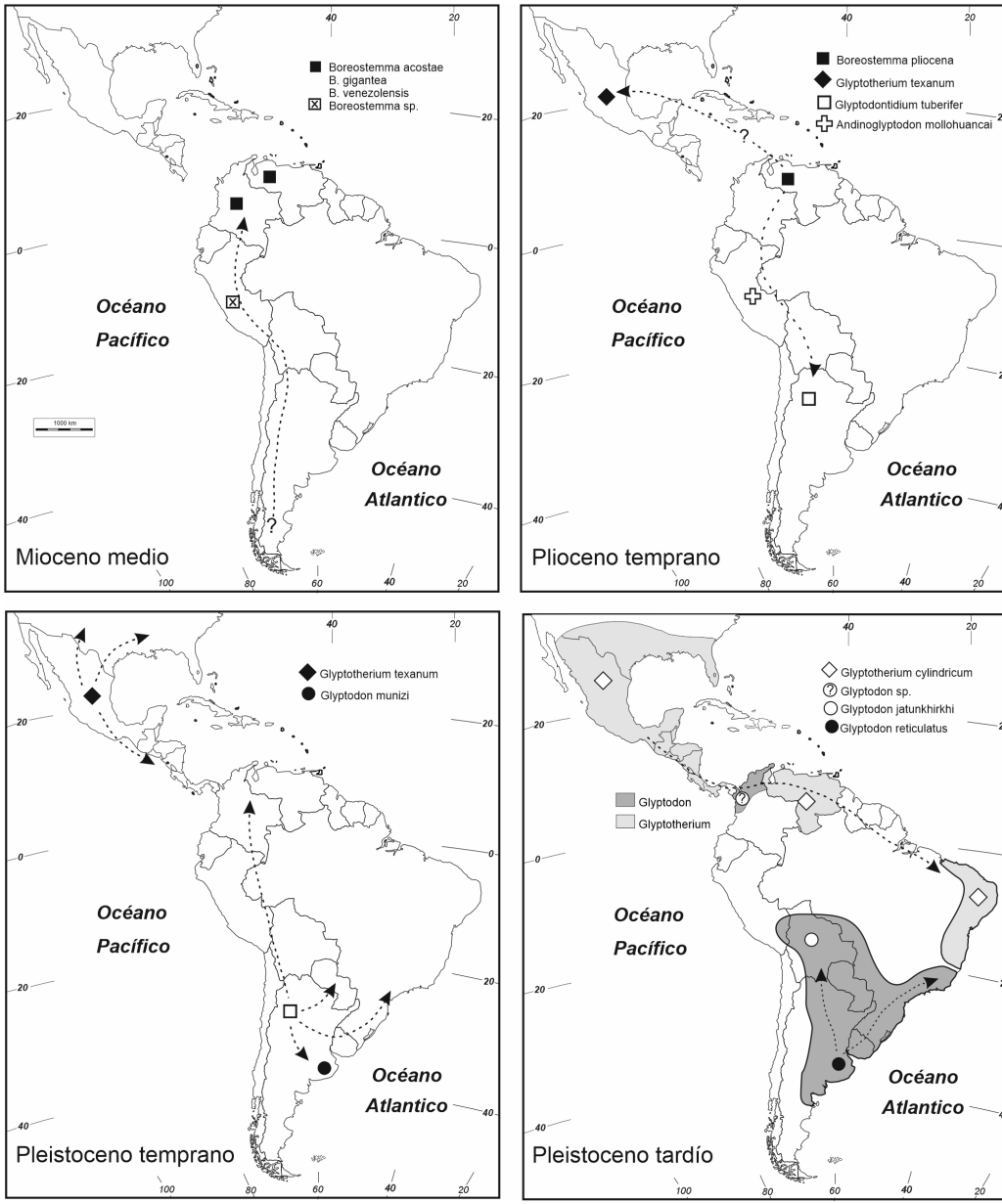


Figura 5-12. Registro fósil y dispersión de la subfamila Glyptodontinae.
- Mioceno medio: desarrollo de los gliptodontinos basales a partir de alguna población ancestral proveniente de Patagonia, durante el Oligoceno tardío o el Mioceno temprano, a través de una ruta peri andina orientada por el mar Paranaense.
- Mioceno medio/tardío - Plioceno temprano: dispersión desde el norte de América del Sur. Hacia el norte por una vía desconocida (posiblemente Gaarlandia) y anterior a la formación del istmo de Panamá. Hacia el sur favorecidos por la formación de las planicies australes.
- Pleistoceno temprano: dispersión hipotética durante el Plioceno tardío/ Pleistoceno temprano.
- Pleistoceno tardío: dispersión hacia el sur de *Glyptotherium cylindricum* a través del istmo de Panamá y por la ruta atlántica, dispersión hacia el norte de *Glyptodon reticulatus*.
Basado en Carlini et al. (2008), Zurita et al. (2013), Salas Gismondi et al. (2023).

La ruta Atlántica permitió que las poblaciones de *Glyptodon* atraviesen el continente en dirección norte, quedando sus evidencias en estratos de Uruguay y Brasil, hasta los 20° de latitud Sur. Por su parte, la ruta occidental está relacionada con la línea de la cordillera y dirigió a las poblaciones de *Glyptodon* hasta Colombia y Venezuela, pasando por alturas de hasta 4000 metros sobre el nivel del mar.

La dispersión de *Glyptodon* hacia el sur se vio favorecida por las áreas abiertas pampeanas, alcanzado el sur de la provincia de Buenos Aires (38° S).

Esta deriva territorial estuvo acompañada por una disminución de la diversidad de la subfamilia, el aumento desmesurado de tamaño y el desarrollo de ornamentaciones nuevas en la coraza relacionadas con la protección. Además, las especies de *Glyptodon* tuvieron una amplia adaptación a la alimentación, lo que favoreció la ocupación de ambientes a nivel del mar o en altiplanos precordilleranos.

Las especies de *Glyptotherium* de América del Norte se distribuyen entre 3,9 y 1 millón de años (*Gl. texanum*) y, durante el Pleistoceno, entre 300.000 y 10.000 años (*Gl. cylindricum*). El registro fósil muestra un vacío de alrededor de 700.000 años, denominado *glyptodont gap*, seguramente generado por problemas de muestreo. Durante ese lapso las poblaciones de *Glyptotherium* se habrían retraído a otras localidades, aún no halladas, como consecuencias de cambios ambientales que establecieron un clima seco y frío durante el Pleistoceno temprano.

Casi un millón de años más tarde, finalizado el *glyptodont gap*, *Glyptotherium cylindricum* también ocupó territorios de América Central. Esta especie posiblemente es la que se registra a partir de ejemplares muy fragmentarios durante el Pleistoceno de los territorios actuales de Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica y Panamá los cuales fueron estudiados por paleontólogos como Spencer G. Lucas (New Mexico Museum of Natural History and Science), Lorena Paiz (Universidad del Valle de Guatemala), Jim I. Mead (East Tennessee State University), Ana Lucía Valerio y su equipo (Museo Nacional de Costa Rica), Eduardo A. Pérez (Ministerio de Ambiente y Energía de Costa Rica), Juan Carlos Cisneros (University of the Witwatersrand), David Webb y Stephen Perrigo (University of Florida), entre otros.

A diferencia de *Gl. texanum* algunas poblaciones de *Gl. cylindricum* se dirigieron todavía más hacia el sur pasando por el Istmo de Panamá, para habitar la tierra de sus ancestros: América del Sur. De este modo los gliptodontes gliptodontinos protagonizaron una doble migración entre las américas, la primera posiblemente por el puente caribeño de Gaarlandia hacia el norte, y la segunda

aprovechando el Istmo de Panamá hacia el Sur durante el Pleistoceno tardío como parte tardía del Gran Intercambio Biótico Americano.

Una vez establecidas sus poblaciones en América del Sur *Glyptotherium cylindricum* se dispersó a través del corredor biogeográfico oriental, casi al mismo tiempo que *Glyptodon* pero en dirección opuesta y desde el otro extremo del continente. Las poblaciones de *Gl. cylindricum* que usaron esta ruta atlántica fueron muy móviles, sus restos fósiles se registran hasta los 20° de latitud sur en Brasil (unos 350 km al norte de Río de Janeiro). Esta es una latitud y geografía cercana a la que llegó *Glyptodon* desde el Sur, aunque no hay evidencias sólidas sobre si estas especies convivieron e interactuaron.

Debido a que *Glyptotherium cylindricum* llegó a América del Sur como parte del Gran Intercambio Biótico Americano sus restos no son más antiguos que los hallados en América Central o América del Norte, se fosilizaron en estratos del Pleistoceno tardío de Venezuela y de la franja oriental de Brasil. Este gliptodonte no habría colonizado el oeste del continente debido a barreras montañosas que conforman hábitats no favorables. De hecho en localidades de Colombia, cercanas a los yacimientos paleontológicos con *Gl. cylindricum* de Venezuela, no fueron hallados ejemplares de esta especie sino de *Glyptodon*.

Como consecuencia de esta gran movilidad territorial, los gliptodontinos son el grupo de gliptodontes con mayor amplitud geográfica habiendo ocupado desde la pampa bonaerense (38° S) hasta las planicies de Oklahoma (36° N). Coincidentemente los 20° de latitud en América del Sur marcan un hito en la diversidad de gliptodontes durante el Pleistoceno tardío. Hacia el sur están presentes unas 9 especies de los géneros *Neosclerocalyptus, Doedicurus, Glyptodon* y *Panochthus*. Mientras que hacia el norte sólo se registran a *Glyptotherium cylindricum*, *Hoplophorus euphractus*, *Panochthus jaguaribensis, P. frenzelianus* y a una especie indeterminada de *Glyptodon*.

Durante el Holoceno (los últimos 11.500 años) la diversidad de especies de gliptodontes disminuyó dramáticamente y la densidad de sus poblaciones también fue menor. El motivo de este cambio abrupto, que pasó de unas 13 especies durante el Pleistoceno tardío a sólo *Doedicurus clavicaudatus*, puede estar vinculado con el nuevo clima que comenzó en el Holoceno (ver el Capítulo 7). Este cambio sustancial de escenario no fue adaptativo para la fauna de gliptodontes, la cual comenzó a mermar hasta su extinción total hacia los 8000 años antes del presente.

El gran intercambio biótico americano

La fauna actual de mamíferos de América del Sur está compuesta por dos grandes grupos que se caracterizan por el origen geográfico de sus ancestros.Por un lado aquellas especies que tienen sus orígenes es este continente: los xenarthros (perezosos y armadillos), los marsupiales (comadrejas), los roedores del grupo del cuis, los ungulados sudamericanos y los monos.El otro grupo lo componen los mamíferos silvestres cuyos ancestros provienen de América del Norte: los carnívoros (felinos, cánidos, osos, hurones y coatíes), los ungulados (ciervos, guanacos, tapires y pecaríes), los ratones de campo y las ardillas.

Durante unos 60 millones de años los mamíferos de América del Sur se desarrollaron independientemente de la biota del resto del mundo porque este continente estaba totalmente rodeado por el océano a modo de una isla gigante. Hace unos 2,8 millones de años diversos movimientos tectónicos y cambios del nivel del mar generaron el puente continental que actualmente se denomina Istmo de Panamá. Esta unión terrestre permitió la migración de mamíferos en ambas direcciones, ocasionando la mezcla de faunas que hasta entonces habían vivido aisladas. Este proceso, que culminó con la actual composición de los vertebrados de las tres américas, se denomina Gran Intercambio Biótico Americano (GABI) y se lo considera una revolución faunística. Este nombre no es exagerado puesto que comprende un momento crítico en la evolución y diversidad de los mamíferos modernos.

El GABI no fue un fenómeno instantáneo sino que ocurrió en etapas:

1. Plioceno superior: se detecta el arribo de guanacos, hurones, zorros y caballos.
2. Pleistoceno inferior a medio: osos, félidos, grandes cánidos y el resto de los ungulados llegan masivamente, aunque en etapas.
3. Pleistoceno medio: nuevos felinos, ciervos y tapires modernos
4. Pleistoceno final y Holoceno: llegan los coatíes, el caballo moderno, el perro, las liebres y los humanos.

Los paleontólogos han detectado inmigrantes previos al GABI que llegaron a América del Sur durante el Mioceno tardío y el Plioceno medio, es decir antes de la formación del Istmo de Panamá, como los ratones de campo, los prociónidos y los pecaríes. Mientras que en América del Norte

también se registran inmigrantes pre GABI como algunos perezosos y el gliptodonte *Glyptotherium texanum*. Esos migrantes tempranos habrían aprovechado otro puente intercontinental, denominado Gaarlandia, que se desarrolló durante el Mioceno uniendo a las actuales islas del Caribe. En consecuencia los gliptodontes migraron hacia América del Norte a través de Gaarlandia, y más tarde hacia América del Sur a través del Istmo de Panamá.

Bibliografía consultada para elaborar este capítulo

Aceñolaza (2000); Agnolin et al. (2019); Ameghino (1879; 1880; 1881; 1884; 1889; 1897; 1902; 1904; 1908); Barasoain et al. (2022; 2025); Barreda et al. (2007); Bellosi et al. (2021); Burmeister (1864a b; 1866a b; 1872; 1874; 1879); Cabrera (1944); Carlini et al. (1997; 2004; 2005; 2008a); Carlini y Scillato-Yane (1999); Carlini y Zurita (2010); Carranza y Miller (2004); Castellanos (1925a b; 1926; 1927; 1928; 1931; 1932; 1940; 1941a b; 1942; 1944; 1946a b; 1947; 1948; 1949; 1951a b c; 1953a b; 1959); Ciancio et al. (2025); Cione et al. (2009; 2015); Cione y Tonni (1995); Croft et al. (2007); Cruz et al. (2016); Cuadrelli et al. (2019; 2020; 2023a b); Domingo et al. (2020); Fariña et al. (1988); Fernícola (2008); Fernícola y Vizcaíno (2019); Fernícola y Porpino (2012); Fernícola et al. (2012); Ferreira et al. (2015); Gaudin y Croft (2015); Gillette y Ray (1981); Gillette et al. (2016); González Ruiz (2010); González-Ruiz et al. (2011; 2016; 2017); Hinojosa (2005); Hoffstetter (1958); Hoorn et al. (2022); Iglesias et al. (2011); Kraglievich (1932); Lucas (2014); Lund (1839); Machado et al. (2022); Mulch et al. (2010); Núñez-Blasco et al. (2021; 2023a b; 2024a b); O'Dea et al. (2016); Oliveira et al. (2009; 2010); Pascual et al. (1984); Pascual y Odreman Rivas (1973); Pascual y Bondesio (1982); Pascual y Ortiz Jaureguizar (1990); Pascual et al. (1984); Pérez (2013); Porpino et al. (2010; 2014); Quiñones et al. (2020; 2023); Rabassa y Coronato (2009); Rinderknecht (1999); Rinderknecht y Bostelmann (2005); Salas-Gismondi et al. (2023); Schultz et al. (1998); Scillato-Yané (1977); Scott (1903); Simpson (1948); Soibelzon et al. (2008; 2012); Soibelzon y Tonni (2009); Tauber y Palacios (2007); Tineo et al. (2024); Valerio y Laurito (2011); Verzi y Quintana (2005); Vizcaíno et al. (2011a; 2012a b); Webb y Perrigo (1984); Zamorano (2012); Zamorano y Oliva (2020); Zamorano et al. (2014a; 2015a;); Zurita (2007a b); Zurita et al. (2005; 2009c; 2010; 2011a b c d; 2012; 2013a b; 2014; 2016a b c; 2017a; 2018).

Capítulo 6

Los Gliptodontes improbables

Para Ameghino y su inspirado discípulo Kraglievich, el fósil era, como lo había sido para Darwin, Owen, Cope, Osborn, Gaudry y muchos otros, un objeto de conocimiento trascendente.
O. Reig 1981b

El registro fósil de los gliptodontes es muy numeroso, particularmente de los géneros más modernos del Pleistoceno. Una de las causas de esta gran cantidad de restos fósiles rescatados y resguardados en universidades y museos se debe a que la coraza posee hasta dos mil osteodermos. Por esta razón, cada gliptodonte incrementa enormemente la probabilidad de que sus restos sean encontrados e identificados, incluso si se trata de fragmentos muy pequeños, en comparación con un animal que no tiene coraza. Pero, además, en determinados momentos del pasado, realmente hubo muchos gliptodontes. Durante gran parte del Pleistoceno, particularmente en los períodos más fríos, la diversidad de especies de este grupo fue alta y las condiciones ambientales favorecieron el aumento de la densidad de sus poblaciones. Complementariamente, muchos yacimientos paleontológicos de Argentina, Bolivia, Brasil y Uruguay presentan condiciones muy buenas para la preservación de restos óseos. Por ejemplo, la estabilidad de sus estratos favoreció la integridad de los esqueletos y la composición química de sus sedimentos propició que los huesos no se disolvieran.

La formación de un buen registro fósil también fue beneficiada por procesos naturales previos al proceso de fosilización. Algunos esqueletos se enterraron rápidamente, como aquellos animales que murieron en una laguna o en un arroyo de caudal lento, o los que fueron tapados por sedimentos transportados por el viento. En estas condiciones apenas fueron alterados por organismos carroñeros

o los factores climáticos, como el sol o el hielo, que hubieran quebrado y disgregado los huesos y dispersando sus partes.

Estas condiciones favorables para la fosilización contribuyeron para que se preservaran ejemplares extraordinarios como, por ejemplo, gliptodontes muy jóvenes, otros con patologías, algunos con evidencias de haber sido carroñados, esqueletos enteros o casi enteros articulados, a veces en la misma posición en que murieron. Además, se han registrado hallazgos en circunstancias poco convencionales que no tuvieron a paleontólogos como protagonistas, por ejemplo durante la construcción de la red de subterráneos, la excavación de un pozo ciego o en la ocasión de la bajante de un arroyo.

Todos estos casos pudieron darse a conocer gracias al trabajo de los paleontólogos, geólogos y técnicos que se desempeñan en universidades y museos. La contribución de estos equipos trasciende el estudio científico, porque también hacen aportes notables a la conservación, restauración y documentación de los restos fósiles que son rescatados de los yacimientos y que se preservan en las colecciones científicas de sus instituciones que los aprovechan para la comunicación pública de la ciencia.

Juveniles y nonatos

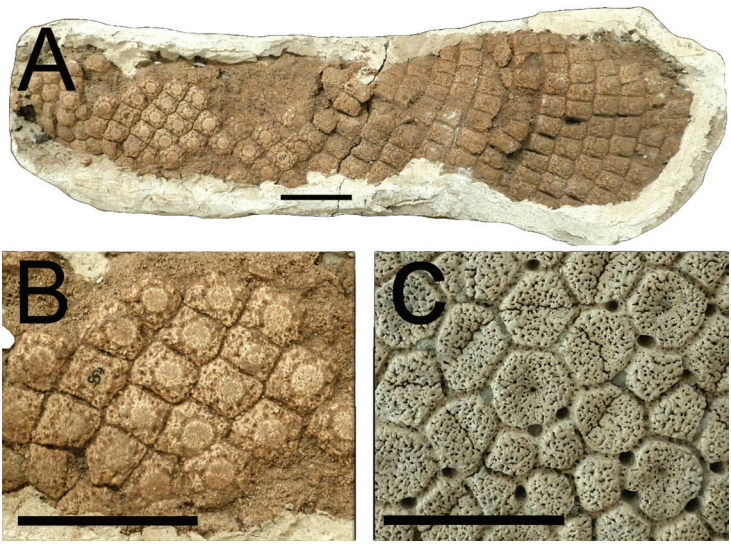


Figura 6-1. *Glyptodon reticulatus* juvenil. A. Fragmento de coraza en el que se aprecia cómo las suturas (sindesmosis) entre osteodermos están poco fusionadas. B. Detalle de los osteodermos, sin surcos radiales ni figuras periféricas. C. Osteodermos de un ejemplar adulto con la ornamentación desarrollada completamente. Escalas= 5 cm. Colección de paleontología del Museo de Ciencias Naturales de Lobería, Argentina.

El hallazgo de ejemplares muy juveniles o recién nacidos de especies extinguidas de megafauna es muy poco frecuente. En la mayoría de las especies de mamíferos, incluida la nuestra, los juveniles no son una copia del adulto en pequeño, en consecuencia el estudio de este tipo de ejemplares resulta muy interesante porque se pueden analizar los cambios de las proporciones durante el crecimiento de las distintas partes del cuerpo. Ello también favorece las inferencias acerca de los modos de locomoción y de masticación de los juveniles, o la secuencia de erupción y reemplazo de los dientes, entre otros aspectos. La aparición, desaparición y desarrollo diferencial de algunos caracteres resultan de interés para comprender algunos aspectos de la evolución. Esas variaciones de la forma del cuerpo durante el crecimiento ocasionalmente han generado confusiones, de modo que un ejemplar juvenil y otro adulto han sido clasificados como especies diferentes. Por ello resulta crítico estudiar las formas "infantiles" de una especie para determinar la diversidad del pasado.

Los ejemplares muy juveniles de megafauna extinguida documentados en América del Sur consisten principalmente en fósiles de Edentados. Entre otros, se conocen casos de los perezosos *Scelidotherium* sp. del Pleistoceno de la provincia de Buenos Aires, de *Nothrotherium maquinense* y de *Eremotherium laurillardi* del Pleistoceno de Brasil y de un *Mylodon* sp. no nacido en la "Cueva del Mylodon" del extremo sur de Chile.

También se han registrado algunos casos de gliptodontes juveniles. Carlos Luna, del Museo Provincial de Ciencias Naturales de Córdoba, y Jerónimo Krapovickas, de la Universidad Nacional de Córdoba y del CONICET, analizaron restos de un *Glyptodon* provenientes de sedimentos del Pleistoceno de la provincia de Córdoba. Se trata de osteodermos de la coraza dorsal y algunas partes del esqueleto interno: un fémur, un ilion, un isquion, una tibia, una fíbula y una vértebra. Estos huesos, como es típico en ejemplares muy jóvenes, presentan poca osificación por lo que la superficie ósea es muy porosa y rugosa. Además, las epífisis (los extremos articulares) no se preservaron, en tanto que estaban compuestas principalmente por cartílago. Por su parte, los osteodermos son algo diferentes a los de la etapa adulta ya que son muy porosos y las figuras centrales y periféricas no están totalmente desarrolladas. Además, las perforaciones por donde pasan los vasos y pelos son más grandes, de lo cual se podría inferir que los gliptodontes juveniles tuvieron una cubierta capilar más densa.

En estratos del Pleistoceno tardío de Uruguay el paleontólogo Andrés Rinderknecht (Universidad de la República, Uruguay) estudió restos de la coraza de un pequeño *Glyptodon* (posiblemente *G. reticulatus*). Uno de los aspectos más interesantes de sus conclusiones se refiere a que algunos caracteres de

los osteodermos son muy similares entre géneros diferentes de gliptodontes de poca edad. Esto podría llevar a confusiones en las identificaciones taxonómicas. Además, estos restos presentan dos características que también fueron confirmadas en estudios posteriores. Por un lado, los osteodermos son proporcionalmente más altos que en los adultos, de modo que ofrecen mejor protección a los ejemplares juveniles. También se pudo establecer que durante los primeros tiempos de vida del animal los osteodermos tenían suturas poco fusionadas entre sí, de modo que la coraza era más flexible que en los adultos. Estas dos características parecen funcionalmente complementarias, ya que si bien la coraza es proporcionalmente más delgada en los adultos, lo cual parece perder algo de su capacidad defensiva, se compensa con la mayor rigidez y menor peso relativo.

Otros ejemplares juveniles de *Glyptodon*, de *Eosclerocalyptus* y de *Neosclerocalyptus* provenientes del Pleistoceno de Argentina y Bolivia fueron estudiados por el paleontólogo Alfredo Zurita. Uno de los fósiles juveniles más interesantes es un ejemplar de *Glyptodon elongatus* de estratos del Pleistoceno tardío del valle de Tarija en Bolivia, que se caracteriza por haber sido hallado en el vientre de su madre, es decir no había alcanzado a nacer. Este ejemplar fue analizado por Zurita y su equipo de colaboradores, entre ellos el paleontólogo boliviano Freddy Paredes-Ríos del Museo Nacional Paleontológico-Arqueológico de la Universidad Autónoma "J. M. Saracho" de Tarija.

Mientras los investigadores realizaban los trabajos de preparación de un *Glyptodon* sp. bastante completo, se dieron cuenta que había huesos "extraños" en la región ventral. Con el avance de las tareas de limpieza de los sedimentos que contenían a esos restos pudieron reconocer que se trataba de un gliptodonte minúsculo. Los huesos tenían formas poco definidas, ausencia de marcas profundas de inserciones musculares y la superficie ósea era esponjosa. Como en los casos anteriores, se trata de características típicas de un animal que no ha terminado su desarrollo y cuya osificación está incompleta. Otro aspecto llamativo fue que los dientes carecían del desgaste que se produce durante la masticación. Esa conformación del esqueleto, que los dientes no habían erupcionado del todo y que este pequeño gliptodonte estaba parcialmente articulado en la región pélvica del ejemplar grande fueron los fundamentos para que los paleontólogos pudieron proponer que se trataba de un cachorro no nacido. Los huesos de los fetos a punto de nacer son muy frágiles y muchos consisten casi sólo de cartílago por lo que raramente se fosilizan. En este caso la preservación fue muy buena, pudiendo recuperar gran parte del cráneo, la rama izquierda de la mandíbula con algunos de sus molares y fragmentos de la otra rama, las escápulas incompletas y las diáfisis de los dos fémures.

El paleontólogo norteamericano David D. Gillette, además de estudiar dinosaurios, también hizo aportes importantes sobre los gliptodontes de América del Norte. Junto a su equipo formado por paleontólogos norteamericanos y mexicanos analizó los cambios de la anatomía durante el crecimiento (la ontogenia) de *Glyptotherium texanum*. El registro fósil de esta especie comprende a ejemplares recién nacidos, jóvenes y adultos de modo que pudieron establecer que la forma del cuerpo de los bebés y de los juveniles de este gliptodonte no es como la del adulto. *G. texanum* experimenta cambios durante el crecimiento que afectan a la forma general de la coraza y al diseño de los osteodermos del borde. También hallaron diferencias en el cráneo, más específicamente en el proceso descendente del arco cigomático (que en los gliptodontes está híper desarrollado). La superficie anterior de ese proceso presenta una protuberancia que está ausente en los juveniles.

Un ejemplar juvenil particularmente interesante fue estudiado por el paleontólogo Laureano González Ruiz de la Universidad Nacional de La Patagonia San Juan Bosco y de CONICET junto a un amplio grupo de colaboradores de Argentina y Estados Unidos. Se trata de la rama mandibular de un gliptodonte Propalaehoplophorini del Mioceno de la provincia de Santa Cruz. Este antiguo ejemplar, del género *Eucinepeltus*, fue analizado a través de imágenes de microtomografía computarizada y microscopía electrónica de barrido. La rama mandibular de este gliptodonte conserva todos los molariformes excepto el último, adquiriendo la mitad de la longitud de un ejemplar adulto y cada pieza dentaria se encuentra con mayor separación que en edades avanzadas. Su aspecto juvenil se pudo determinar porque la sínfisis (el área de unión entre las ramas mandibulares) no está expandida y presenta un borde antero ventral redondeado, entre otros rasgos. Los dos primeros molares no presentan desgaste en la superficie de masticación, tienen forma cónica, por lo que se asume que todavía no habían salido de su alvéolo. Sin embargo en el resto de los molariformes, desde el tercero hasta el séptimo, se aprecian distintos grados de desgaste como producto de la atrición del alimento durante la masticación. Este patrón permitió determinar que la secuencia de erupción de los molariformes ocurrió desde atrás hacia adelante.

¿Depredados o carroñados?

Se conocen unos pocos casos de depredación de megafauna sudamericana extinguida, aunque en ocasiones no se puede determinar con precisión si se trató de animales cazados y consumidos o hallados muertos y carroñados.



Figura 6-2. Tubo vertebral de *Neosclerocalyptus* sp. (XEN-30) con marcas de dientes. En la imagen se aprecia la concordancia entre las marcas y la disposición de los dientes del prociónido *Chapalmalania altifrontis*. Foto: Martín de los Reyes.

En estratos del Plioceno de un yacimiento cercano a la ciudad de Olavarría, en la provincia de Buenos Aires, se halló un esqueleto bastante completo del pequeño gliptodonte *Neosclerocalyptus* sp. Sus restos consisten en la coraza dorsal, parte de un miembro anterior, una escápula, vértebras, parte de la cintura pélvica, fragmentos de la coraza cefálica, la rama mandibular derecha y otros restos menores. Algunos aspectos de este descubrimiento resultaron excepcionales por lo que se conformó un grupo de investigación liderado por el paleontólogo Martín de los Reyes junto a colegas del CONICET, del Centro de Investigaciones Geológicas (UNLP) y del Laboratorio de Evolución de Vertebrados y Ambientes Cenozoicos (CECOAL-CONICET) de Corrientes. Las características de los sedimentos que contenían a este gliptodonte permitieron establecer que su cuerpo fue cubierto relativamente rápido por un arroyo poco profundo y de poco caudal, de modo que no sufrió muchas alteraciones. Algunas partes terminaron depositadas fuera del cuerpo, y otras dentro de la coraza. Uno de los huesos, la parte lumbar del tubo sacro-lumbar, tenía una posición extraña, debido a que estaba dentro de la coraza pero por detrás del sinsacro y no por delante. Este tubo vertebral tenía marcas de dientes de algún mamífero de gran tamaño.

Durante la parte del Plioceno que está representado en ese yacimiento todavía no habitaban mamíferos de Orden Carnivora (como cánidos, osos y fe-

linos), los cuales llegaron más tarde como consecuencia del Gran Intercambio Biótico Americano. Los depredadores o carroñeros grandes de ese momento geológico eran el marsupial dientes de sable *Thylacosmilus atrox*, las aves del terror y el prociónido *Chapalmalania altifrontis*. Debido a esta poca diversidad de animales grandes que pudieron morder a este gliptodonte, y quedando descartadas las aves, para poder determinar al causante de esas marcas el análisis de los paleontólogos se centró entre el marsupial (que era del tamaño de un puma) y el prociónido (del tamaño de un oso). La forma de la mordida descartó de inmediato al marsupial y puso en primer plano al prociónido.

Los prociónidos son mamíferos del Orden Carnívora que arribaron por migración a América del Sur antes del Gran Intercambio Biótico Americano, en la actualidad están representados por los coatíes y los mapaches, entre otros. En nuestro continente se desarrollaron especies de tamaño pequeño o mediano durante el Mioceno y el Plioceno, excepto *Chapalmalania altifrontis* del cual se conocen unos pocos restos.

Afortunadamente los paleontólogos han recuperado dos cráneos, aunque incompletos, pero con casi toda la dentición. La forma de las marcas en el tubo dorsal de este ejemplar de *Neosclerocalyptus* sp. coincide con los dientes de *Chapalmalania altifrontis*. Pero, además, la confirmación se realizó superponiendo los dientes de uno de los cráneos de esa especie directamente sobre las vértebras mordidas. Esta operación terminó verificando la coincidencia entre las marcas del gliptodonte y la dentición del prociónido.

Los análisis tafonómicos realizados por los paleontólogos indicaron que cuando el cadáver cayó al suelo, hace algo más de 3 millones de años, quedó apoyado sobre su lado izquierdo, de modo que el vientre quedó expuesto. Esa posición resultó favorable para que ese gran prociónido tuviera acceso a las vísceras, huesos y músculos del gliptodonte. Este es uno de los pocos casos en que se logró determinar con tanta precisión al causante del carroñeo de un ejemplar fósil muy antiguo.

En sedimentos del Plioceno superior de Arizona (USA) se pudo recuperar un cráneo casi completo de un ejemplar juvenil de *Glyptotherium texanum* con evidencias muy claras de haber sido atacado por un depredador. En la parte superior del cráneo quedaron conservadas dos perforaciones de gran tamaño posiblemente como consecuencia de una fuerte mordida. Las perforaciones de ese cráneo se corresponden con el tamaño, la forma y la distancia de separación de los caninos de un tigre dientes de sable. Estos felinos fueron animales muy grandes que se caracterizaban por poseer los dientes caninos superiores hipertrofiados, de modo que los usaban como puñales para matar a sus presas. Los paleontólogos que estudiaron a este ejemplar, David Gillette y

Clayton Ray, plantearon que posiblemente el gliptodonte estaba en una situación crítica, por ejemplo debilitado o atascado en el barro, de modo que el tigre pudo atacarlo con facilidad acomodando la mordida en una zona letal de la cabeza. Además, el casquete cefálico debió estar parcialmente osificado debido a la juventud del ejemplar, lo cual propició una mayor eficacia en la agresión del felino. Nótese que el lugar del cráneo dónde fue mordido este ejemplar coincide con la zona osteológicamente débil que también fue aprovechada por sociedades indígenas de Venezuela para golpear y matar ejemplares de *Glyptotherium* (ver capítulo 7).



Figura 6-3. Vistas lateral y fronto dorsal del cráneo de un ejemplar juvenil de *Glyptotherium texanum* (AM 95737) proveniente del Plioceno tardío del Condado de Graham, Arizona, USA. Se aprecian los hoyos causados posiblemente por un tigre dientes de sable sobre el techo del cráneo. Escala= 5 cm. Fuente: Ghedoghedo, licencia Creative Commons Genérica de Atribución/Compartir-Igual 3.0.

Los paleontólogos brasileros Herminio Ismael de Araujo-Júnior, Fernando Henrique de Souza Barbosa y Lucas Henrique Medeiros da Silva de la Universidade do Estado do Rio de Janeiro y de la Universidade Federal do Rio de Janeiro estudiaron un ejemplar de *Glyptotherium* con evidencias de depredación. Se trata de un esqueleto parcialmente conservado del Pleistoceno tardío de las Cuevas de Lajedo da Escada, en Rio Grande do Norte, Brasil. Una vértebra caudal, el radio y la ulna de este ejemplar presentan marcas de las mordidas de un cánido de gran tamaño, posiblemente de la especie *Protocyon troglodytes*. Esas marcas se caracterizan por ser anchas, poco profundas y de contorno redondeado, se presentan agrupadas a modo de rastros paralelos sobre la superficie del hueso. Debido a que ese gliptodonte tenía evidencias de estar enfermo (ver más adelante) posiblemente pasaba por una situación de debilidad que favoreció el ataque del gran perro del Pleistoceno.

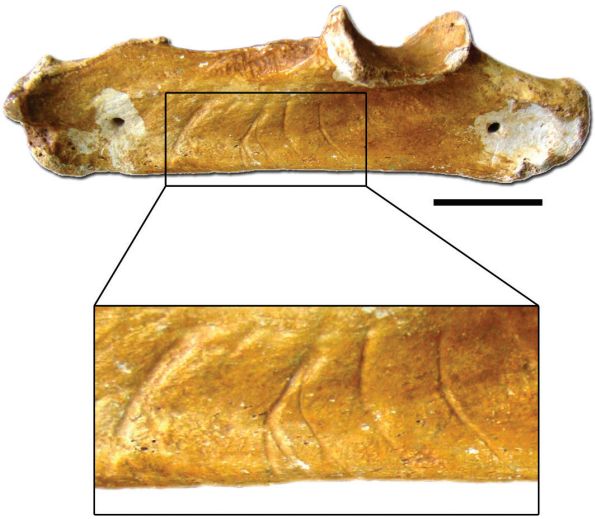


Figura 6-4. *Glyptotherium* sp. (MCC 491-V) del Pleistoceno de Rio Grande do Norte, Brasil. A. Ulna con marcas de dientes de un carnívoro de gran tamaño. B. Detalle de las marcas producto de mordidas. Escala= 5 cm. Foto: Hermínio Ismael de Araújo-Júnior.

Los gliptodontes con artritis y parásitos

> *Muchos de estos animales extintos han estado enfermos durante la vida. …Al fin tenemos en los diferentes esqueletos de nuestros Gliptodontes, muchos casos de huesos enfermos [exostosis]. En el uno el astragalo está, á causa de una escrescencia en la articulación, unida con la tibia y la fíbula; en otro las tres primeras vértebras de la cola tienen grandes escrescencias á los lados, que las unen entre sí; el tercero tiene la parte inferior del hueso isquion roto y atado por una articulación artificial á la parte superior. Entre las especies con cola tuberculada, casi siempre hay algunos tubérculos lastimados, faltándoles la punta, que es substituida por una superficie enferma.* Burmeister, 1864.

Si bien desde el Siglo XIX hubo varias referencias a restos de fauna extinguida con patologías, sólo durante las últimas décadas se implementaron estudios sistemáticos. Los gliptodontes también se caracterizaron por presentar ejemplares fosilizados que lograron preservar patologías en sus huesos o corazas, en general se trata de fracturas e infecciones.

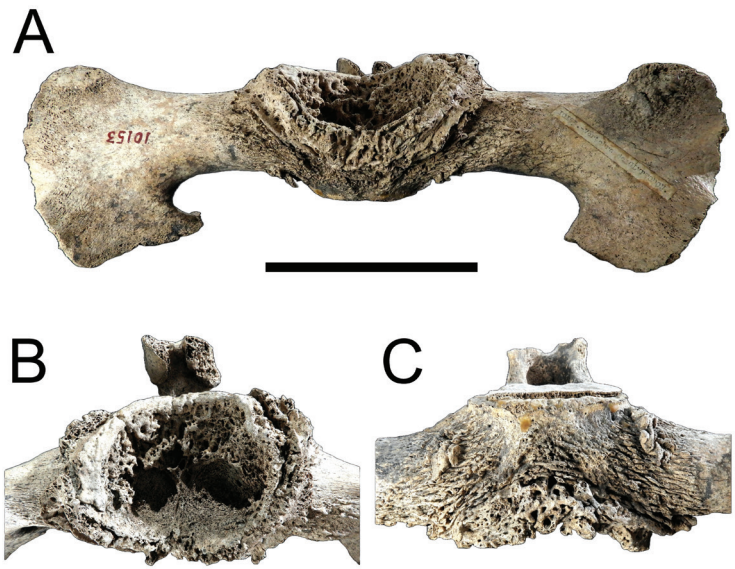


Figura 6-5. Vértebra de *Glyptodon* sp. (MACN 10153) del Pleistoceno tardío del Río Luján con profundas alteraciones posiblemente causadas por una infección. Se aprecia el crecimiento irregular de hueso y la pérdida de masa ósea en el cuerpo vertebral. A. Vista antero inferior. B. Vista anterior. C. Vista inferior. Escala= 10 cm.

Fernando de Souza Barbosa estudió el ejemplar de *Glyptotherium* sp. que fue depredado por un gran cánido en la Cueva Lajedo da Escada, para establecer las características de sus patologías. Los restos fósiles eran numerosos: osteodermos, anillos caudales, vértebras y huesos de los miembros traseros y delanteros. Entre ellos hay ocho con lesiones patológicas: las rótulas, los radios, una ulna, las tibio-fíbulas y un fémur. A través del análisis externo y de radiografías este investigador pudo determinar tres tipos de artritis: una artritis inflamatoria (espondilo artropatía), una artritis cristalina (depósitos de calcio y pirofosfato) y una artritis proliferativa (osteoartritis).

La artritis es un grupo de enfermedades de las articulaciones que puede estar relacionada con la inflamación, la erosión, la osificación de tendones o la proliferación anormal de hueso. La artritis inflamatoria afectó a la ulna, los radios, el fémur y a ambas tibio fíbulas, es decir a los miembros delanteros y traseros. La radiografía también mostró que la ulna y el radio del brazo derecho sufrieron pérdida de masa ósea. Este tipo de artritis inflamatoria se origina por la sobre exigencia de las articulaciones debido al exceso de peso. La rótula izquierda, además, presenta un depósito irregular de calcio en su superficie articular. La osteoartritis se determinó por el desarrollo de osteofitos (creci-

miento irregular de hueso) en los miembros posteriores (en el fémur, la rótula izquierda y en ambas tibio fíbulas). A pesar de la diversidad de patologías y de la cantidad de huesos afectados, la motricidad y locomoción de este gliptodonte no habría estado comprometida seriamente.

Este mismo investigador brasilero y un equipo de colaboradores de Brasil y de Estados Unidos analizaron varios huesos de *Panochthus* sp. también con lesiones artríticas. Esos ejemplares provienen de yacimientos del Pleistoceno de los estados de Paraíba y Rio Grande do Norte en el nordeste de Brasil. Los materiales estudiados corresponden a huesos de los pies, en los que lograron determinar la presencia de entesofitos y de la enfermedad por depósito de pirofosfato de calcio. Los entesofitos son proyecciones óseas anormales que ocurren donde se insertan los ligamentos y tendones en la cápsula articular. Mientras que los depósitos de pirofosfato de calcio se ocasionan debido a una enfermedad reumática que se caracteriza por la formación de cristales en el cartílago de las articulaciones, en este caso de dos huesos sesamoideos.

Fernando de Souza Barbosa junto a Carlos Luna, del Museo Provincial de Ciencias Naturales de Córdoba, Argentina, estudiaron otro ejemplar de *Panochthus* sp. con lesiones en la coraza y en los huesos largos. La coraza de este gliptodonte, del Pleistoceno de la provincia de Córdoba, tiene tres tipos de lesiones caracterizadas por crecimiento anormal de hueso en unos sectores y reabsorción de hueso en otros que, en ambos casos, tapan y alteran la ornamentación. En otra parte de la coraza se desarrollaron depresiones en la figura central de los osteodermos. En algunos anillos del tubo caudal también se detectaron áreas con hueso alterado. Una de las causas de este tipo de lesiones, que pueden confundirse con fracturas, es la infección bacteriana que genera necrosis de parte de la coraza.

Los huesos de la pata trasera izquierda de ese mismo *Panochthus* sp. tienen otros tipos de patologías, similares a las detectadas en el gliptodonte de Brasil. El calcáneo, el cuboides y el metatarsiano II presentaron alteraciones erosivas, mientras que el ectocuneiforme y el metatarsiano III tienen osificación anormal en los lugares de inserción de tendones. Estas alteraciones son compatibles con la espóndilo artropatía. Casi todos los huesos de este pie tienen crecimiento anormal de hueso alrededor de las articulaciones, lo cual es característico de la osteoartritis desarrollada con posterioridad a la espóndilo artrosis. Una tercera patología consiste en concreciones calcificadas en la superficie articular del ectocuneiforme que pueden ser relacionadas con la enfermedad de depositación de pirofosfato de calcio.

Otro ejemplar de *Panochthus* sp. también fue estudiado por Carlos Luna, desde el Laboratorio de Evolución de Vertebrados y Ambientes Cenozoicos, Centro

de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET) de Corrientes, Argentina, junto a un extenso equipo de trabajo. Este gliptodonte del Pleistoceno tardío de la provincia de Santa Fe, Argentina, presenta afecciones en la segunda vértebra caudal con crecimiento anómalo de tejido óseo en el proceso que articula con la vértebra siguiente. La posición y características de esa patología indican que se trata de una lesión traumática que habría afectado a la cápsula articular y a la fusión de ligamentos con el hueso. Esta alteración, además, habría generado una artritis con infección bacteriana. Las características de esta patología sugieren que pudo ser consecuencia del uso del tubo caudal de *Panochthus* sp. durante conductas de lucha inter o intra específicas. Como se desarrolla en el Capítulo 2, algunos gliptodontes habrían efectuado un movimiento complejo para golpear oponentes con su tubo caudal. Durante ese movimiento la primera parte de la cola (donde se ubica esa vértebra) es la que realizaba el mayor esfuerzo muscular ya que generaba el impulso que dirigía al resto del tubo caudal. En consecuencia, cualquier impacto fuerte o esfuerzo sobredimensionado habría afectado directamente a estas primeras vértebras y a su musculatura. Esta patología afectó seriamente a la articulación ocasionando una disminución severa de la movilidad de la cola.

En la colección del Museo Municipal de Ciencias Naturales «Carlos Ameghino» de Mercedes, provincia de Buenos Aires, Argentina se encuentra resguardada una vértebra de la cola de *Glyptodon reticulatus*, del Pleistoceno tardío, con una patología singular. La vértebra fue estudiada por un equipo de paleontólogos argentinos y chilenos que colaboraron desde varias instituciones. El análisis para conocer las causas que produjeron estas patologías fue liderado por Omar Vicencio Campos (Universidad de Valparaíso, Chile). La vértebra caudal presenta alteraciones patológicas indicativas de espondilosis y posibles discopatías. Los investigadores aplicaron un método sofisticado, tomografía computarizada, para determinar que ese animal sufría de osteoporosis, lo que le generó una baja densidad ósea y debilitamiento del hueso.

Las dolencias de los gliptodontes también comprendieron a la infección por parásitos, tal como se desprende de un estudio de los paleontólogos brasileños Fabio Cunha Guimarães de Lima y Kleberson de Oliveira Porpino de la Universidade Federal Rural do Semi Árido y la Universidade do Estado do Rio Grande do Norte. Estos investigadores hallaron, en algunas áreas de la coraza dorsal de *Glyptotherium* sp. y en sectores del tubo caudal de *Panochthus* sp., alteraciones de la osificación que modificaron la ornamentación de los osteodermos y con perforaciones que no se correspondían con los forámenes pilíferos ni con las cavidades glandulares. Esas superficies anormales, caracterizadas por la modificación de la estructura ósea, fueron vinculadas con infecciones bacterianas y de hongos que atacaron la piel y terminaron afectando al hueso.

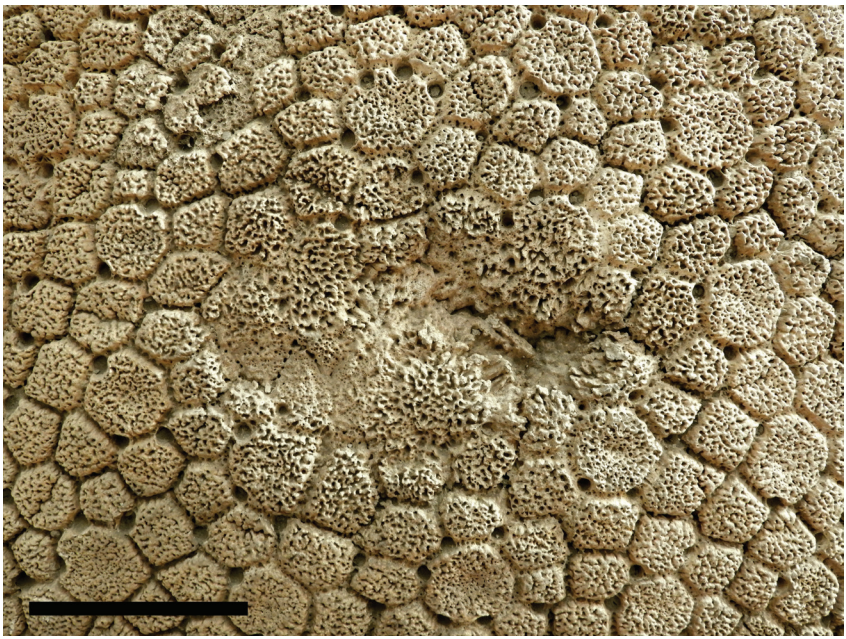


Figura 6-6. Detalle de coraza de *Glyptodon reticulatus* (MCNL 6-39) con tres osteodermos altamente alterados por una infección bacteriana. Escala= 5 cm. Ejemplar del Museo de Ciencias Naturales de Lobería.

En algunos casos el osteodermo perdió la superficie cortical quedando expuesto el hueso esponjoso. Las perforaciones tenían una dirección vertical, con diámetros entre 2, 5 y 9 milímetros. Resultaron ser el ataque de pulgas del género *Tunga*, posiblemente la actual *Tunga perforans* o alguna especie similar. Esta pulga ingresa al cuerpo por la epidermis, primero genera una pequeña roncha similar a la picadura de un mosquito, pero luego ocasiona dolor y cambia la coloración de la piel a un tono muy oscuro, estos síntomas se van agravando progresivamente. En casos extremos, como el de estos gliptodontes, la pulga excava un canal a través del hueso y construye una cámara donde pone los huevos. Luego del nacimiento de las crías comienza un nuevo ciclo. La infección por la acción de *Tunga perforans* es bien conocida tanto en animales como en humanos y en muchos casos está asociada al desarrollo de otras infecciones de tipo fúngico o bacteriano, como se detectó en estos gliptodontes de Brasil.

Otras afecciones, en este caso pos mortem, debido a la actividad de insectos fueron estudiadas por Carlos Luna en un tubo caudal de *Neosclerocalyptus* sp. y en la coraza dorsal de *Panochthus* sp. del Pleistoceno de la provincia

de Córdoba. Se trata de perforaciones ovales sobre la superficie ósea con trazas de las mandíbulas del organismo que las realizó. También se presentaron surcos sinuosos en la superficie. Estas alteraciones corresponderían a la acción de insectos derméstidos, pequeños escarabajos conocidos por alimentarse de carroña.

Juntos eternamente (1)

Durante 2017 un maquinista que trabajaba removiendo el terreno en una cantera de San Pedro (provincia de Buenos Aires, Argentina) se encontró con restos fósiles. Inmediatamente detuvo sus actividades y avisó al Museo Paleontológico de San Pedro. En pocos días los integrantes del museo y del Grupo Conservacionista de Fósiles extrajeron el fósil que resultó ser un ejemplar completo de gliptodonte. Unas semanas después los trabajadores de la cantera hallaron otro gliptodonte a unos 15 metros del anterior. En este caso se trataba de un individuo juvenil, lo cual resulta muy interesante para conocer las variaciones anatómicas durante el desarrollo. Días más tarde un tercer gliptodonte fue encontrado a 25 metros del segundo y, como los otros dos, actualmente está resguardado en el Museo de San Pedro.

El descubrimiento de tres gliptodontes casi enteros es una noticia poco común, sin embargo este caso tiene aspectos todavía más importantes que permiten conocer un escenario del pasado, antes y después de la muerte de esos animales. El estrato de donde provienen tendría una antigüedad estimada en unos 600.000 años, es decir corresponde al Pleistoceno medio. Los tres ejemplares fueron estudiados por los paleontólogos Alfredo Zurita y Francisco Cuadrelli, del Laboratorio de Paleontología de Vertebrados del Centro de Ecología Aplicada del Litoral y CONICET, provincia de Corrientes, quienes determinaron que todos corresponden a *Glyptodon munizi*, lo cual es muy interesante porque se conocen pocos ejemplares de esa especie. Los tres gliptodontes murieron en un terreno pantanoso, posiblemente atrapados por el barro denso. El juvenil estaba inclinado sobre su costado izquierdo y es el que conservó más restos del esqueleto y sin que sus huesos hayan sufrido muchos desplazamientos, posiblemente porque se habría enterrado en el fango más rápido.



Figura 6-7. Este es el esqueleto más completo conocido de un gliptodonte juvenil (*Glyptodon munizi*, MPS 198). Pleistoceno medio, San Pedro. Museo Paleontológico de San Pedro "Fray Manuel Torres".

Los dos adultos estaban apoyados sobre su dorso, la cual es una posición muy común en los cadáveres de gliptodontes. El primero en ser encontrado tenía pocas partes internas conservadas, parecía que había sido vaciado. El otro adulto tenía numerosos huesos depositados al costado de la coraza, en un conjunto amontonado: costillas, la pata izquierda articulada y parte del tubo vertebral dorsal.

En ambos casos se presume que los cadáveres fueron carroñados por algún carnívoro grande, de hecho entre la pila ósea amontonada al lado de la coraza se identificaron huesos fracturados y otros con marcas de dientes producto de haber sido mordidos. Estos dos gliptodontes permanecieron más tiempo en superficie después de su muerte por lo que estuvieron expuestos para ser consumidos. Afortunadamente el animal carroñero no trasladó muy lejos las partes de las que se alimentó, por lo que pudieron ser recuperadas en asociación directa con el cadáver del cual pertenecían.

Este hallazgo es muy importante porque gracias a la estabilidad de los sedimentos donde quedaron atrapados y a la destreza de quienes realizaron las

tareas de extracción, se puede apreciar una escena del paisaje del pasado casi como si estuviéramos viéndola en el momento cuando ocurrió.

A diferencia del *Neosclerocalyptus* sp. carroñado por el prociónido *Chapalmalania altifrontis* en este caso no se pudo determinar con precisión la identidad del animal que se alimentó de esos cadáveres. Pero debido a las características de las marcas de las mordidas se presume que habría sido algún cánido de gran tamaño, los cuales eran abundantes en ese momento del Pleistoceno.

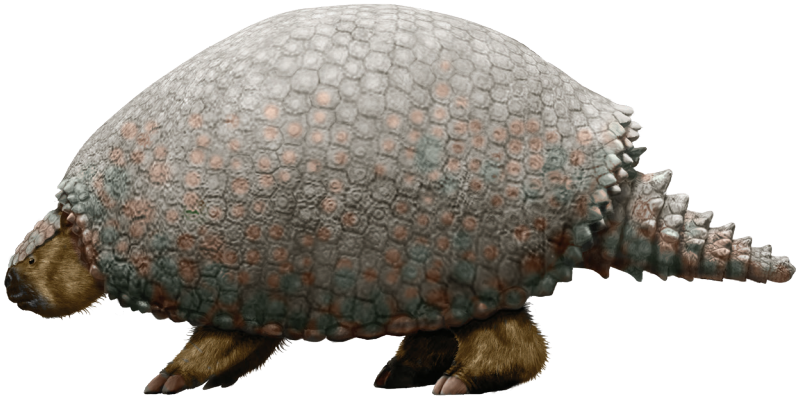


Figura 6-8. *Glyptodon munizi*. Ilustración de Daniel Boh.

Juntos eternamente (2)

Este se trata de un caso todavía más extraordinario que el anterior, ya que comprende a cuatro ejemplares de *Glyptodon reticulatus* que murieron uno al lado del otro. El hallazgo se produjo en sedimentos del arroyo Vallimanca, en el partido de Bolívar (provincia de Buenos Aires, Argentina) los cuales tendrían una cronología estimada en alrededor de 20.000 años antes del presente. Inicialmente prospectaron el lugar los científicos Pablo Messineo y Ricardo Bonini y, debido a la magnitud del hallazgo, para las tareas de extracción y estudio se conformó un equipo de profesionales del Instituto de Investigaciones del Cuaternario Pampeano (INCUAPA, CONICET) de la Universidad Nacional del Centro de la provincia de Buenos Aires.

Los cuatro gliptodontes se preservaron manteniendo la misma posición al momento de la muerte, de modo que los científicos lograron observarlos a modo de una fotografía de lo que ocurrió durante el Pleistoceno tardío. Gracias a ello determinaron que los gliptodontes estaban orientados todos hacia la misma dirección y que se habrían empantanado en grupo.



Figura 6-9. Cuatro ejemplares de *Glyptodon reticulatus* hallados en el arroyo Vallimanca (provincia de Buenos Aires) en la misma posición en la que murieron. De izquierda a derecha los investigadores del INCUAPA-CONICET: Manuel Carrera Aispitarte, Pablo Messineo, Ricardo Bonini (agachado), José Prado y Julio Merlo. Foto: Ricardo Bonini.

Posiblemente por las mismas características topográficas y el aporte del arroyo, los cuerpos fueron tapados rápidamente por sedimentos. Esto resultó particularmente favorable para que los factores naturales no alteren ni dispersen los restos de los cuerpos. Además también permitió que los cadáveres no fueran perturbados por depredadores o carroñeros como pumas, tigres dientes de sable o los grandes cánidos del Pleistoceno. Estos ejemplares posiblemente conformaban un grupo familiar, lo cual permitirá a los investigadores poner a prueba si entre estas especies había dimorfismo sexual.

Lenguas fósiles

Los huesos donde se insertan los músculos que sostienen a la lengua son los que intervienen en el movimiento del aire y en las vocalizaciones. Conforman un complejo denominado Aparato Hioideo o, simplemente, hioides. No es común que se preserve en los cráneos de los mamíferos fósiles porque son muy frágiles, sin embargo parece que los gliptodontes no tienen límites para los casos extraordinarios de preservación.

Desde el Siglo XIX se conocen huesos del Aparato Hioideo de *Glyptodon* y de *Panochthus* descritos por H. Burmeister, quién advirtió lo que parece una regla en el esqueleto de los gliptodontes: la reducción de partes. Mientras que en muchos mamíferos el aparato hioideo está constituido por hasta diez elementos, en los gliptodontes está conformado sólo por tres piezas óseas: dos sigmohiales ubicados hacia atrás (resultado de la fusión de tres elementos) y el hueso V (proveniente de la fusión de otros dos huesos). En los humanos también este aparato está muy reducido, se compone de dos cuernos mayores (análogo a los sigmohiales) fusionados al hioides propiamente dicho, análogo al hueso V. Burmeister pensaba que la reducción del hioides de los gliptodontes se debía a la pérdida de partes pero, más recientemente en investigaciones lideradas por los paleontólogos Sergio Vizcaíno y Martín Zamorano, se pudo demostrar que esa simplificación está relacionada con la fusión de partes.

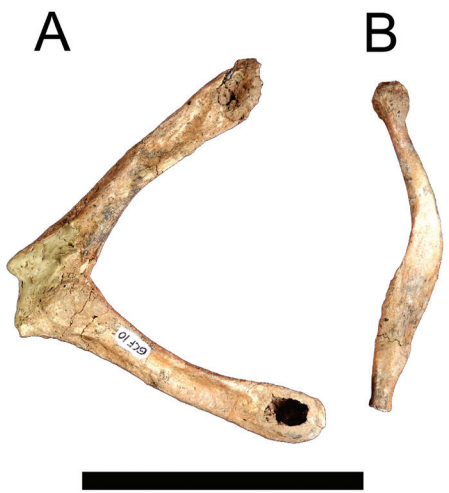


Figura 6-10. Huesos del aparato hioideo de *Glyptodon munizi* (GCF 10). Pleistoceno medio, San Pedro. A, Hueso impar. B, Sigmohial. Escala= 10 cm.

Esta estructura le permite a los gliptodontes manejar la gran fuerza aplicada a los movimientos de la lengua, la cual estaría adaptada a la manipulación del alimento dentro de la boca, más que a su obtención en el exterior. Los aparatos hioideos de *Glyptodon* y de *Panochthus* tienen algunas diferencias que permitieron interpretar que la lengua de éste último era algo más versátil y móvil, lo cual posiblemente estaba relacionado con un procesamiento diferente de los vegetales que consumía.

También se conoce parcialmente el hioides de *Glyptotherium cylindricum*, pero su estado fragmentario impidió una interpretación comparativa con los gliptodontes sudamericanos.

El camino del aire

Aún más sorprendente que la preservación de los huesos que sostienen a la lengua, es la osificación y conservación de los cartílagos que forman la tráquea y la laringe. Se trata de estructuras muy frágiles y difíciles de recuperar en yacimientos paleontológicos debido a que suelen alterarse rápidamente luego de la muerte del animal. A pesar de ello, en tiempos recientes, partes de la tráquea y de la laringe de dos ejemplares de *Panochthus* sp. y de uno de *Glyptodon* sp. se preservaron en tres yacimientos del Pleistoceno tardío de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Estos fósiles fueron estudiados por los paleontólogos Leandro Pérez, Gustavo Scillato-Yané, Sergio Vizcaíno y Martín Zamorano.

El delicado trabajo de preparación de estas piezas tan frágiles, efectuado por técnicos especializados, tuvo como resultado la individualización de cada parte y su compleja consolidación para la posterior manipulación y estudio.

La laringe de los mamíferos es un canal corto por el que se inicia el recorrido del aire por las vías aéreas inferiores. Está formada por seis cartílagos y se conecta anteriormente con el complejo de huesos del hioides. La laringe se continúa con la tráquea llevando el aire hasta los bronquios. La tráquea tiene forma de tubo y está formada por anillos de cartílago con forma de C.

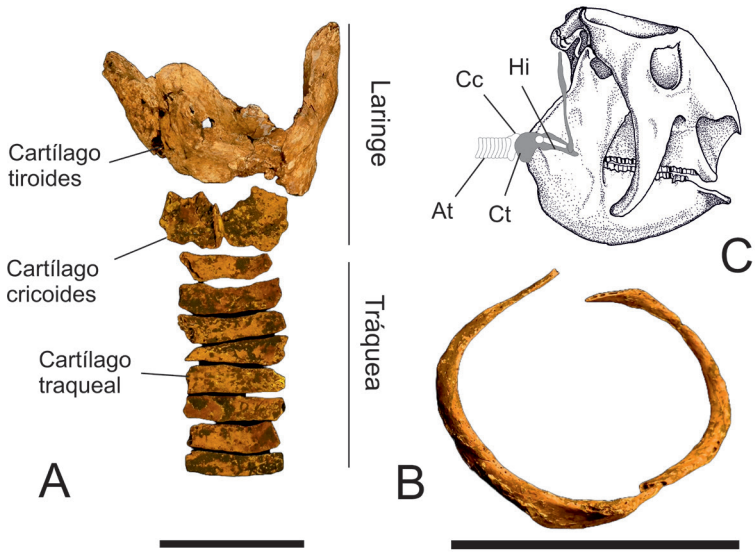


Figura 6-11. Cartílagos osificados de la laringe y de la tráquea de *Panochthus* sp. (MPLK 0004 y MHM-P 87), Pleistoceno tardío, provincia de Buenos Aires, Argentina. A, Laringe y tráquea. B, Anillo traqueal. C, Posición de la tráquea y del aparato hioides en relación con el cráneo. At, Anillos traqueales; Cc, Cartílago cricoides; Ct, cartílago tiroides; Hi, Aparato hioides. Escalas= 5 cm. Imagen: Martín Zamorano.

Los restos más completos de las vías aéreas inferiores de gliptodontes provienen de ejemplares de *Panochthus* sp. los cuales también preservaron parte de los huesos del hioides. Uno de los aspectos singulares de estas estructuras muestra que el cartílago tiroides presenta un desplazamiento importante, en relación con otros mamíferos, lo que facilitaría una gran movilidad y recorrido de la lengua. Esta conformación de la laringe, junto a la fuerte estructura del Aparato Hioideo, permite sostener que los gliptodontes habrían tenido una lengua fuerte que desempeñó un rol destacado en el procesamiento del alimento dentro de la cavidad bucal.

Huellas del pasado

La morfología de estas pisadas es tan peculiar que no es posible encontrar huellas fósiles con características similares en estudios previos.
S. Aramayo, T. Manera, N. Bastianelli y R. Melchor, 2015.

Investigadores de la Universidad Nacional del Sur (Argentina) hace muchos años que estudian el yacimiento de huellas fósiles (icnitas) que motivó la creación de la Reserva Natural Provincial Yacimiento Paleoicnológico de Pehuén Co, en la provincia de Buenos Aires. Las investigaciones lideradas por Teresa Manera y Silvia Aramayo han brindado mucha información paleontológica a partir de esas huellas. Se identificaron pisadas de megaterios, stegomastodontes, osos, aves, guanacos, ciervos, milodontes, macrauquenias, roedores y caballos. La asociación de las especies identificadas a través de estas icnitas es consistente con las comunidades de vertebrados del Pleistoceno tardío, de hecho el yacimiento fue fechado en unos 12.000 años antes del presente a través del método de Carbono 14. Un aspecto interesante de este yacimiento es que, además de decenas de huellas aisladas, también se han preservado "rastrilladas", es decir secuencias de numerosas pisadas impresas durante el tránsito de un mismo ejemplar. Estas rastrilladas son como una ventana hacia el pasado para observar al animal en movimiento, lo que permite mejores interpretaciones de la forma y tamaño de las huellas y conduce a estudios del modo de locomoción de los animales.

Los estratos de este yacimiento son muy propicios para preservar huellas debido a que se componen de sedimentos finos depositados en las proximidades de paleo lagunas temporarias. Esos sectores del paisaje tienen una humedad y dureza oportunas para que las huellas de animales grandes y pequeños perduren impresas durante mucho tiempo. Afortunadamente la estabilidad del ambiente las preservó durante milenios y, actualmente, la erosión de las

mareas y del viento expone la misma superficie horizontal que fue transitada por esos animales, lo cual es favorable para su observación y estudio.

Entre tanta diversidad de especies del Pleistoceno también se encontraron pisadas de gliptodontes. En principio fueron de las menos numerosas puesto que sólo se halló una impresión que pertenecía a una pata trasera. Más tarde las investigaciones de las paleontólogas dieron con la huella de otra pata trasera junto a la de una pata delantera, lo cual resultó muy interesante porque se contaba con la pisada anterior y posterior de un mismo ejemplar. La calidad de esas impresiones resultó muy buena, de hecho las paleontólogas pudieron diferenciar claramente la pata trasera de la delantera debido a que los dedos quedaron impresos. El yacimiento de Pehuén Có nuevamente brindó un registro excepcional ya que, durante el año 2016, los paleontólogos pudieron estudiar una rastrillada de once huellas efectuadas por un mismo gliptodonte.

Como se había señalado en el capítulo 2, las especies de gliptodontes tienen distintas reducciones del número de dedos. Los Glyptodontinae, como *Glyptodon reticulatus*, son los únicos que tienen cinco dedos bien desarrollados en la pata trasera. La combinación que se preservó en la reserva de Pehuén Co consiste en cinco dígitos en las patas y tres en las manos correspondiendo a los dedos 2, 3 y 4 (índice, medio y anular). Si bien *Glyptodon* tiene cuatro dedos en las manos es posible que el quinto dedo (el meñique) no haya impreso su marca en la huella debido a que está reducido. Estas pisadas tienen una forma subcircular y con un diámetro de unos 18 centímetros. La que corresponde a la pata trasera, tiene el pulgar algo separado del resto de los dedos. También se pudieron identificar protuberancias que indican la presencia de almohadillas plantares anteriores y una posterior que corresponde al talón. La huella de la pata delantera es algo menor.

Los autores de estos estudios decidieron nombrar a estas huellas con el nombre de *Glyptodontichnus pehuencoensis*. Aunque pueden tratarse de pisadas de *Glyptodon reticulatus* la taxonomía de icnitas lleva a ser precavidos, por lo que desarrolla una nomenclatura propia.

Las huellas de la Reserva Natural Provincial Yacimiento Paleoicnológico de Pehuén Co sufren el deterioro de la erosión, al mismo tiempo que causa su exposición. Pero principalmente son destruidas por visitantes desaprensivos que transitan con vehículos a motor. La declaración de reserva natural propició que estas alteraciones disminuyan gracias al trabajo de los guardaparques y de las investigadoras de la Universidad Nacional del Sur y del Museo de Ciencias Naturales Carlos Darwin de Punta Alta. En este museo se resguarda un archivo fotográfico y decenas de moldes de las pisadas de las diversas especies registradas en el yacimiento.



Figura 6-12. *Panochthus tuberculatus*. Ilustración de Daniel Boh.

Gliptodontes y gliptodontas

Durante fines del Siglo XX y principios del XXI el estudio de los gliptodontes se diversificó en aspectos que nunca hubieran soñado Ameghino ni Burmeister. Además de poder analizar su ADN, restos de ejemplares nonatos o los cambios de la forma del cuerpo durante el crecimiento, se dieron los primeros pasos para reconocer gliptodontes machos y hembras. El paleontólogo David D. Gillette, junto al equipo que estudió la ontogenia de *Glyptotherium texanum*, pudo reconocer ejemplares fósiles con características distintivas de hembras y machos (dimorfismo sexual). Durante muchas décadas se habían reconocido dos especies de *Glyptotherium* (*G. texanum* y *G. arizonae*) que se diferenciaban por caracteres que Gillette y su equipo demostraron que, en realidad, estaban relacionados a los cambios de edad debidos al crecimiento (ver más arriba). Además, pudieron definir dos rasgos de la coraza que dependen del sexo. Se trata de los osteodermos del margen lateral y del borde posterior que rodea la apertura caudal y que protege la base de la cola. Esos osteodermos marginales son de forma cónica en los machos y casi planos en las hembras. De hecho, esta condición también se pudo hallar en algunos individuos muy jóvenes.

¿Cómo pudieron determinar estos investigadores cuál morfología de *G. texanum* pertenece a machos y cuál a hembras? No lo pudieron hacer ya que ellos mismos expresan que la asignación de cada morfología a los distintos

sexos es arbitraria. Posiblemente esta incógnita se resuelva a partir de nuevos hallazgos que permitan correlacionar la forma de los osteodermos del borde de la coraza con otros caracteres con dimorfismo sexual de género establecido.

El gliptodonte isotópico

Las plantas tienen tres vías fotosintéticas ligeramente diferentes que definen a 3 tipos de plantas: las plantas C3 que son las más abundantes (árboles, arbustos y algunas gramíneas), las plantas C4 (monocotiledóneas, algunas gramíneas, pteridofitas y algunos arbustos tropicales) y las CAM (cactus, suculentas y bromeliáceas). Cada tipo de planta tiene diferentes proporciones del isótopo 13 del Carbono.

Los isótopos son expresiones de un mismo elemento químico que difieren en la cantidad de neutrones del núcleo. El carbono tiene su forma más frecuente con 12 neutrones (12C), el de 14 neutrones (14C) es el usado para fechados radioisotópicos, y el de 13 neutrones (13C) se estudia para establecer paleodietas ya que es indicador de hábitos Folívoros (el consumo de hojas de árboles o arbustos), de Pastoreo (el consumo gramíneas) o mixtos. Por su parte el isótopo 18 del Oxígeno (18O), es incorporado al organismo animal a través de la ingesta de agua. La proporción de 18O en el agua depende de la temperatura ambiental, lo que permite realizar inferencias paleoclimáticas.

El biólogo mexicano Víctor Adrián Pérez-Crespo de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y su equipo de colaboradores analizaron los isótopos 13C y 18O a partir del registro atómico que encontraron en tres dientes de *Glyptotherium* sp. procedentes del yacimiento del Pleistoceno tardío de San Luis Potosí, México. La preparación, extracción y análisis de esos isótopos fue una tarea muy compleja que realizaron en el Laboratorio de Isótopos Estables del Instituto de Geología de la UNAM. De cada diente se extrajeron 20 mg de osteodentina para aislar los isótopos de Carbono y Oxígeno.

Como resultado pudieron establecer que los gliptodontes de San Luis Potosí tuvieron una dieta mixta de plantas C3 y C4, con mayor proporción de plantas C4. Este resultado estaría indicando que esos gliptodontes habrían habitado praderas cercanas a cuerpos de agua, habiendo sido parcialmente folívoros. Esta propuesta alimentaria coincide con la planteada para *Glyptotherium* de Estados Unidos, pero contradice los estudios de la anatomía dentaria que indican hábitos herbívoros pastadores.

Una investigación similar fue dirigida por la Dra. Laura Domingo de la Universidad Complutense de Madrid (España) en conjunto con investigadores del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, la Universidad de

California (USA), la Universidad Nacional del Sur (Argentina) y Universidad Nacional de La Pampa (Argentina). En este caso también se analizaron los isótopos contenidos en la ortodentina de los molares pero de gliptodontes pampeanos. Las especies (no identificadas) que habitaron durante el Mioceno tenían contenidos isotópicos más orientados al consumo de plantas C3, es decir pastos de praderas. Mientras que las especies del Pleistoceno (*Neosclerocalyptus* sp. y *Glyptodon* sp.) resultaron ser herbívoros especializados en plantas C3 o en mezcla de plantas C3 y C4 por lo que se plantea que incorporaban hojas de arbustos bajos a la dieta.

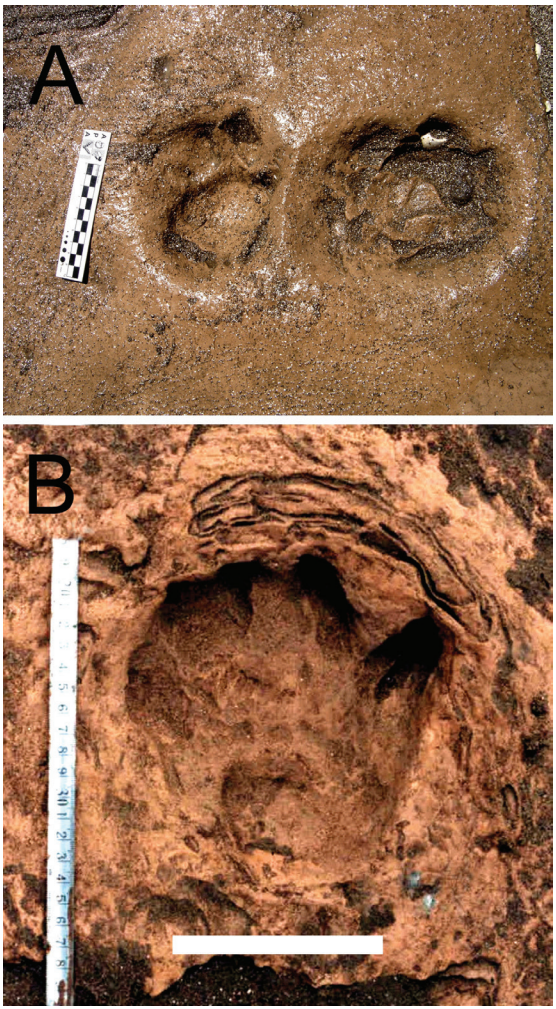


Figura 6-13. Huellas de gliptodonte *Glyptodontichnus pehuencoensis* del yacimiento Paleoicnológico de Pehuen Co (Pleistoceno tardío), provincia de Buenos Aires, Argentina. A, Huellas de la mano y del pie. B, Huella del pie izquierdo (MD 93-5, Holotipo). Fotos: Teresa Manera.

Bibliografía consultada para elaborar este capítulo

Aramayo y Manera (1996; 2009); Aramayo et al. (2015); Burmeister (1864a; 1874); Campos et al. (2024); Cione et al. (2015); Cuadrelli (2020); de Araujo-Júnior et al. (2017); de Souza Barbosa y Luna (2014); de Souza Barbosa et al. (2017); De Lima y Porpino (2018); De los Reyes et al. (2013); Domingo et al. (2020); Feola (2022); Gillette y Ray (1981); Gillette et al. (2016); González Ruiz et al. (2020); Luna (2011); Luna et al. (2018; 2024); Luna y Krapovickas (2011); Pérez et al. (2000); Pérez-Crespo (et al. 2011); Reig (1981b); Rinderknecht (2000a); Vizcaíno et al. (2016); Zamorano (2020); Zamorano et al. (2018b); Zurita et al. (2009b; 2011b; 2016b).

Capítulo 7

Los últimos Gliptodontes

Como en la fascinación por las historias de crímenes, las especulaciones sobre las causas de las extinciones de mamíferos terrestres en el Cuaternario han estado en el centro de uno de los debates más interesantes y sin resolver en la biología contemporánea. A. Monjeau, B. Araujo, G. Abramson, M. Kuperman, M. Laguna y J. Lanata, 2015.

Gliptodontes y sociedades indígenas: convivencia e interacción

La cuestión de la convivencia entre la fauna extinguida y las sociedades indígenas fue iniciada por Florentino Ameghino, como muchos otros aspectos de la paleontología sudamericana, siendo un tema de interés científico desde hace más de un siglo.

Las propuestas de una relación directa entre gliptodontes y personas, que habrían ocurrido entre fines del Pleistoceno e inicios del Holoceno, son muy antiguas y comprenden dos enfoques. El primero se refiere a las afirmaciones emitidas a fines del Siglo XIX. La mayoría de los autores de este período no trabajaron con los ejemplares en mano sino a través de escritos de otras personas y en contextos de evidencias muy débiles. Otros estudiaron directamente a los fósiles, pero casi ningún material se conservó hasta la actualidad, no se cuenta con registros rigurosos y las procedencias estratigráficas eran poco precisas. El segundo grupo de propuestas sobre la interacción gliptodontes/humanos fueron realizadas a partir de la segunda mitad del Siglo XX, comprende hallazgos mayormente contrastables, con investigaciones multidisciplinarias, la aplicación de técnicas modernas y con preservación de los ejemplares fósiles en colecciones de instituciones oficiales.



Figura 7-1. El artista Luggi de Servi pintó este mural en el vestíbulo del Museo de La Plata. En el fondo de la escena las corazas de gliptodontes se presentan como si fueran refugios, aunque nunca se halló evidencia que lo sustente.

Los debates del Siglo XIX

Florentino Ameghino, como gran teórico de la paleontología, contextualizó sus ideas de interacción de sociedades indígenas con gliptodontes dentro de su hipótesis de una muy antigua ocupación humana de América del Sur. En una publicación de 1879 planteó que las sociedades que habitaban las praderas pampeanas carecían de refugios naturales, por lo que debieron aprovechar la protección de las corazas como lugar para guarecerse. Ameghino consideraba que la posición de las corazas en los yacimientos paleontológicos, con la abertura hacia abajo, era un indicio de su uso como refugio. En estudios posteriores amplió sus ideas expresando que las corazas presentaban distribuciones espaciales a modo de campamentos comunitarios y, habitualmente, en áreas cercanas a cuerpos de agua. También consideró que otras posiciones, de lado, verticales o invertidas estaban relacionadas a la manipulación antrópica, en este caso para acceder a sus partes comestibles. Particularmente destacó a los artefactos líticos de fabricación humana hallados dentro de las corazas como evidencia del procesamiento para despostar los cadáveres de los gliptodontes.

> *El hombre ciertamente habitaba las corazas de los gliptodontes, pero no siempre las colocaba en la posición que acabo de indicar: los hechos mencionados anteriormente demuestran que en algunos casos las colocaba descansando sobre uno de los flancos, ó las clavaba perpendicularmente en el suelo, la abertura cefálica abajo y la caudal arriba, lo que explica perfectamente la posición singular y anormal que á menudo presentan las corazas de estos animales.* Ameghino, 1889.

Estas afirmaciones estaban basadas sobre su experiencia de trabajo de campo, del cual no se conservan registros escritos ni ilustraciones. Tampoco documentó ni describió si en esos esqueletos habían quedado evidencias del descarne o de la separación de los miembros, como las marcas que quedan impresas en la superficie de los huesos cuando se cortan músculos o se separan miembros con los artefactos de piedra con filos artificiales.

En su libro "La antigüedad del Hombre en el Plata" de 1880, hizo numerosas referencias a la asociación de gliptodontes con restos humanos, aunque no realizó descripciones detalladas.

> *Por nuestra parte hace ya algunos años que hemos anunciado la presencia del hombre en los terrenos pampeanos de la provincia de Buenos Aires, juntamente con restos de la fauna extinta de estas regiones, particularmente de Gliptodontes y gravígrados.*
>
> *En los alrededores de Mercedes y de Lujan, los huesos humanos y los vestigios materiales de su existencia se hallan sepultados debajo de capas vírgenes a diversas profundidades, conjuntamente con restos de Hoplóforo, Mastodonte…, Gliptodonte,* Smilodon *y otros mamíferos extintos que más bien que una fauna cuaternaria parecen denotar una fauna francamente terciaria.*
>
> *En los paraderos indios suelen encontrarse a veces fragmentos de conchas de moluscos marinos, pero más generalmente aún huesos de mamíferos fósiles arrancados a la formación pampeana y particularmente fragmentos de coraza de* Glyptodon. *Hemos recogido allí también varias bolas de piedra, puntas de flecha y de dardo, cuchillos, raspadores, diferentes placas, etc. En uno de los fogones había varias placas de la coraza de un Gliptodonte vitrificadas en parte por la acción del fuego.*

Lamentablemente Ameghino tampoco documentó minuciosamente estos hallazgos ni se conservaron los restos de gliptodontes con las asociaciones de artefactos líticos o las corazas quemadas. En consecuencia, no se pudieron volver a estudiar esos ejemplares con técnicas modernas. A pesar de que cada año se descubren numerosos restos de gliptodontes, ninguno presenta indicios de que sus corazas hayan sido usadas como habitáculo.

Un caso que ocasionó mucho interés hacia fines del Siglo XIX fue el descubrimiento del "esqueleto de Fontezuelas", nombre que adquirió porque fue hallado en Fontezuelas (a veces escrito como "Pontimelo"), una localidad cercana a la ciudad de Pergamino, provincia de Buenos Aires, en Argentina.

> *El señor Santiago Roth… ha encontrado en el punto conocido por Pontimelo, cerca del Rio de Arrecifes, en una loma denudada por las aguas, un esqueleto humano en una coraza de* Glyptodon*, conjuntamente con los huesos de un edentado muy joven, un instrumento en cuerno de ciervo y una concha de* Unio. Ameghino 1889.

Este descubrimiento consistía en un esqueleto humano dispuesto por debajo de una coraza de *Glyptodon* sp. por lo que parecía una asociación incuestionable de la interacción entre indígenas y fauna extinguida. La primera publicación de este hallazgo la hizo Carl Vogt en el Boletín de la Sociedad de Antropología de París en 1881, en una comunicación en la que hace referencia a una carta de Roth, sin haber trabajado de primera mano con los ejemplares fósiles, ni haberlos visto nunca. De hecho, este autor introdujo algunas confusiones sobre los materiales ya que expresó erróneamente que el conjunto contaba con el fémur y la pelvis del gliptodonte.

Cuando Ameghino se refiere a este caso en 1889, también lo hace a través de una comunicación epistolar con Roth y lo cita como ejemplo del uso de las corazas como habitáculo tal como lo había expresado con anterioridad. Tanto Vogt como Ameghino señalaron que el gliptodonte se componía por una coraza, pero no especificaron si estaba completa o si se trataba sólo de un fragmento. Sin embargo, el propio Roth aclaró, en una carta de 1889 al antropólogo y zoólogo alemán Julius Kollmann, que la coraza era fragmentaria: *Del Glyptodon sólo existía una parte de la caparazón*.



Figura 7-2. Fragmento de coraza de *Glyptodon* sp. (ZMK 17/1885) hallado en Fontezuelas (provincia de Buenos Aires) por Santiago Roth alrededor de 1881. Esta pieza, que estaba junto a un cráneo humano, dio origen al imaginario del uso de las corazas como habitáculos. Sin embargo, se trató de una asociación secundaria con cronologías separadas por miles de años. Escala= 10 cm. Foto: Kasper Lykke Hansen.

Este caso, enmarcado en las interpretaciones de Ameghino, fue plasmado por el artista Luggi de Servi que pintó los murales del vestíbulo del Museo de La Plata. Uno de ellos, que se denomina "Descuartizando un Gliptodonte", muestra a indígenas destazando a un gliptodonte junto a corazas en todas las posiciones que Ameghino había señalado como producto de la manipulación humana: invertidos, semi verticales y sostenido por ramas. Este mural influyó hasta la actualidad en la iconografía arqueológica, ya que inspiró a diversos artistas que efectuaron reconstrucciones de la vida cotidiana de indígenas representados junto a corazas de gliptodontes a modo de pequeños refugios. Sin embargo, nunca se registró alguna evidencia de ese tipo. De hecho, el uso de una coraza de gliptodonte como resguardo parece poco práctico, tanto por su tamaño como por la grasa, sangre y olores que debería desprender un refugio como ese. Además, una coraza recién faenada sería una fuente de atracción de depredadores y carroñeros, como cánidos, pumas, yaguaretés y tigres dientes de sable, muy peligrosos para los primeros habitantes pampeanos.

Las interpretaciones del esqueleto de Fontezuelas fueron diversas y se discutieron durante varias décadas. Ameghino y Roth consideraban que se trata-

ba de una asociación primaria: los fósiles se habrían depositado originalmente en esa posición y no se movieron por causas naturales o el movimiento fue despreciable. También afirmaban que la asociación entre el esqueleto y la coraza fue intencional, es decir, que la coraza habría sido puesta adrede sobre el cadáver humano por lo que se demostraría la contemporaneidad y la interacción entre esas especies.

La propuesta antagónica, planteada por ejemplo por Soren Hansen en 1888, expresaba que era una asociación secundaria como consecuencia de movimientos naturales del terreno que arrastraron a los restos del gliptodonte, de modo que el esqueleto humano y la coraza estaban juntos de modo casual. Esto apoyaba la convivencia, pero no la interacción, hombres y gliptodontes sólo fueron contemporáneos.

Finalmente, una interpretación alternativa planteaba que la asociación era primaria pero que la coraza había sido retirada de un yacimiento paleontológico, por lo que la fecha de la muerte del gliptodonte era miles de años anterior a la presencia humana en la región Pampeana. En consecuencia, no había ocurrido la convivencia ni la interacción en vida entre gliptodontes e indígenas.

Los aportes de los Siglos XX y XXI

A inicios del Siglo XX el estudio de la convivencia de sociedades indígenas con la megafauna del Pleistoceno se caracterizó por debatir las hipótesis de Ameghino y luego por revisar nuevos supuestos hallazgos enrarecidos por sospechas de fraudes. Durante la segunda mitad de ese siglo y en lo que va del Siglo XXI las investigaciones se orientaron a revisar críticamente nuevos y viejos hallazgos con metodologías más rigurosas y técnicas modernas.

En tiempos algo anteriores y posteriores al fallecimiento de Ameghino (1911) se comenzó a discutir su hipótesis del poblamiento americano antiguo, contrapuesta a la hipótesis del poblamiento joven. La revisión de la evidencia disponible a principios del Siglo XX llevó a desestimar la hipótesis antigua y, en consecuencia, había quedado descartada la convivencia entre humanos y fauna extinguida, entre ella: los gliptodontes.

Todo este debate se reactivó unos años después cuando Lorenzo Parodi, un vecino de Miramar (provincia de Buenos Aires, Argentina) contratado por el Museo de La Plata, generó una serie de hallazgos de artefactos de manufactura indígena asociados a fauna extinguida. Los más resonantes fueron el descubrimiento de una boleadora en estratos que contenían fósiles muy antiguos y un fémur de toxodonte con una flecha clavada. Las circunstancias de los hallazgos

fueron puestas en duda por algunos paleontólogos de la época, lo que generó debates intensos que se publicaron en los periódicos más importantes de Buenos Aires.

Muchos investigadores cuestionaron los "hallazgos" de Miramar, porque nadie realizó descubrimientos similares luego de que Parodi abandonó sus actividades. De modo que se terminó planteando que la boleadora fue enterrada artificialmente en esos estratos. Durante 2011 los paleontólogos Eduardo Tonni y Laura H. Zampatti, del Museo de La Plata estudiaron el fémur del toxodonte de Miramar con una supuesta flecha clavada, estableciendo que fue un gran fraude. A través de un análisis de imágenes de tomografía demostraron que el fémur fue alterado, ya siendo un fósil, para incrustar un artefacto de piedra de manufactura indígena. Ese artefacto tuvo la función de raspar, es decir: tampoco era una flecha. Ese análisis, además, pudo determinar que entre el artefacto forzado dentro del fémur y el hueso había una capa de sedimento por lo que el perpetrador ni siquiera limpió al ejemplar antes de fraguar el "flechazo".

En consecuencia, la convivencia humana con la fauna extinguida estuvo marcada por la polémica y la alteración de evidencias. Se convirtió en un tema controvertido y que podía poner en riesgo el prestigio de los investigadores que lo estudiaran, lo cual influyó en que se perdiera el interés de su estudio durante mucho tiempo.

A partir de las últimas décadas del Siglo XX, se revisaron aquellos primeros hallazgos de gliptodontes y sociedades indígenas con el fin de conocer con más precisión qué tipo de relaciones habían existido entre ellos. Además, se hicieron nuevos hallazgos que resultaron muy confiables debido a la aplicación de técnicas de excavación modernas, controles estratigráficos rigurosos y por la implementación de fechados radiocarbónicos para establecer cronologías confiables.

Como resultado de estas investigaciones se generó un panorama muy completo sobre el poblamiento temprano de América del Sur, las extinciones más tardías de la megafauna y su relación con las sociedades indígenas. Durante este proceso se realizaron numerosos aportes que confirmaron la idea de Ameghino respecto de la convivencia e interacción humana con la fauna extinguida, pero no la alta antigüedad de esa relación.

Desde su hallazgo en 1881 el primero que estudió directamente el cráneo y la coraza de Fontezuelas fue el arqueólogo argentino Gustavo Politis del Instituto de Investigaciones Arqueológicas y Paleontológicas del Cuaternario Pampeano y de CONICET. La revisión de ese gliptodonte en el Statens Naturhistoriske Museum de Dinamarca permitió confirmar que sólo se compone de unos fragmentos de la coraza.

Para poner a prueba la contemporaneidad de esos restos ese investigador, junto al arqueólogo Mariano Bonomo del CONICET y Museo de La Plata, fecharon los huesos humanos y el fragmento de coraza de *Glyptodon* sp. a través del método de Carbono 14. Con el gliptodonte no se pudo completar el procedimiento porque carecía de colágeno, que es la materia orgánica con carbono para fechar que poseen los huesos. Pero los restos humanos estaban mejor preservados, de modo que lograron analizarlo, obteniendo una fecha de 1985 ± 15 años antes del presente. A pesar de que no se obtuvo una fecha del gliptodonte, este resultado es muy interesante porque permitió resolver el viejo debate de la naturaleza de la asociación de ambos tipos de restos. Teniendo en cuenta que los fechados más tardíos de mega fauna extinguida se disponen alrededor de los 7500 años AP, se puede descartar que ese esqueleto indígena haya convivido con el gliptodonte: hay más de cinco mil años de separación entre el último gliptodonte vivo y ese esqueleto humano.

Quedaba por resolver si la coraza de *Glyptodon* sp. estaba asociada al entierro humano por procesos naturales o si, ya en estado fósil, fue usada por los indígenas para cubrir el cuerpo. En los propios dichos de Roth, que Ameghino conocía, se puede encontrar una pista que indica que no se trataba de un entierro primario sino de esqueletos que fueron movidos y alterados por factores naturales:

> *El punto en donde practicaba la excavación había sido denudado por las aguas pluviales, la capa de tierra vegetal había sido arrastrada, y el cráneo del hombre se encontraba al mismo nivel que la coraza, del lado del rio; los huesos humanos se encontraban desparramados un poco en todas direcciones…*
>
> *La coraza del* Glyptodon *estaba dada vuelta, con la parte dorsal hácia abajo y el borde aflorando fuera de tierra. La posición del esqueleto humano me hace suponer que ha sido cubierto de tierra por las influencias atmosféricas después de haber quedado espuesto al aire y á la lluvia durante algún tiempo, lo que nos explica por qué una cierta parte de los huesos tienen sus partes externas destruidas, mientras que otros que fueron cubiertos mas pronto se encuentran bien conservado*... S. Roth (transcrito por Ameghino en 1889).

Estas observaciones parecen revelar la mezcla y el distinto origen de los esqueletos pero, sorprendentemente, el propio Roth insistió en la carta de 1889 a J. Kollmann que la posición de los huesos de ambas especies le daba confianza acerca de su contemporaneidad. Roth también consideraba que se trataba de un entierro intencional, a pesar de lo expresado a Ameghino, lo cual confirma

en esa misma carta diciendo: *Las osamentas humanas estaban distribuidas un poco en todas las direcciones; un fémur y la pelvis se encontraban debajo de la caparazón del animal*.

Con ese estudio de Politis y Bonomo, los hallazgos del Siglo XIX de gliptodontes asociados a restos humanos quedaron desestimados ya sea porque los materiales fósiles no se conservaron o porque sus análisis con técnicas modernas los descartaron. Sin embargo, nuevas investigaciones iniciadas en la segunda mitad del Siglo XX permitieron confirmar la interacción y convivencia de las sociedades indígenas con los gliptodontes. Los factores que favorecieron estos estudios están relacionados con la profesionalización de la arqueología en América del Sur, la institucionalización de esa disciplina en las universidades, la consolidación de las colecciones científicas en los museos, la interacción interdisciplinaria, el desarrollo de técnicas de análisis más precisas y la aplicación de metodologías de investigación más rigurosas. En consecuencia, se conocen ocho casos de gliptodontes que fueron manipulados por personas, siete durante el Pleistoceno tardío y uno durante el Holoceno. Esos casos comprenden a dos ejemplares de *Doedicurus clavicaudatus,* uno de *Neosclerocalyptus* sp., uno *Panochthus* sp., todos ellos de la provincia de Buenos Aires, Argentina, y a cuatro de *Glyptotherium cylindricum* del estado de Falcón, Venezuela.

Casi un siglo después de las afirmaciones de Ameghino los arqueólogos Floreal Palanca, Leonardo Daíno y Edgardo Benbassat realizaron un hallazgo que por primera vez aportó evidencias confiables acerca de la convivencia e interacción entre sociedades humanas y fauna del Pleistoceno en la región Pampeana, lo que es oportuno para este capítulo ya que involucra a un gliptodonte. En el sitio arqueológico La Moderna, lindero a un arroyo cercano a la localidad de Azul de la provincia de Buenos Aires, esos investigadores estudiaron un ejemplar de *Doedicurus clavicaudatus* asociado a artefactos de rocas de cuarcita, dolomita y cuarzo fabricados por indígenas

> *Su importancia radica en el hallazgo de fauna extinguida asociada con artefactos manufacturados por el hombre*. Palanca, Daíno y Benbassat, 1972.

Los restos hallados de este gliptodonte consisten en una rama mandibular, las dos escápulas, vértebras cervicales, huesos de la mano y fragmentos de la coraza y de algunas costillas. Los investigadores concluyeron que:

> *Los restos óseos no muestran rastros de trabajo o uso por parte del hombre, pero de todos modos la presencia de estos junto a artefactos*

> *manufacturados por el hombre en un mismo nivel estratigráfico indica, sin lugar a dudas, su contemporaneidad, y en consecuencia la coexistencia del hombre con la fauna - o con parte de ella - extinta en la pampa bonaerense*. Palanca, Daíno y Benbassat, 1972.

Estudios posteriores permitieron profundizar la comprensión del contexto arqueológico caracterizándolo como un sitio de actividades específicas que fue ocupado durante poco tiempo, posiblemente sólo para faenar al *Doedicurus clavicaudatus*. Los fechados radiocarbónicos de los restos de este gliptodonte dieron como resultado una antigüedad entre 7000 y 7500 años AP, es decir en pleno Holoceno temprano. Este conjunto es particularmente importante porque demuestra tanto la convivencia simultánea de personas y gliptodontes como su relación e interacción.

El yacimiento La Moderna también resulta de interés porque el registro de *Doedicurus clavicaudatus* es el más tardío de toda la megafauna típica del Pleistoceno, la cual estuvo conformada por elefantes, megaterios, macrauquenias y tigres dientes de sable entre otras especies extinguidas. La aplicación de fechados radiocarbónicos sobre restos óseos recuperados en yacimientos arqueológicos y paleontológicos también muestra la supervivencia tardía de otras especies pleistocénicas.



Figura 7-3. Mandíbula del *Doedicurus clavicaudatus* (MCO 398) del yacimiento La Moderna. Este gliptodonte estaba asociado a una ocupación humana de hace más de 7000 años antes del presente, siendo la primera evidencia arqueológica confiable de interacción entre personas y gliptodontes. Foto: María Clara Álvarez.

Durante 1998 los arqueólogos Gustavo Politis y María Gutiérrez del Instituto de Investigaciones Arqueológicas y Paleontológicas del Cuaternario Pampeano y CONICET (Argentina) realizaron una revisión de todos los estudios que referenciaban a gliptodontes con sociedades cazadoras recolectoras. Excepto el *Doedicurus clavicaudatus* de La Moderna, el resto de los casos se trataba de asociaciones cuya evidencia no involucró a la interacción en vida.

Especies extinguidas	Fechado del propio fósil	Fechado de otra evidencia	Lugar
Neosclerocalyptus ornatus	13.370 ± 55		Chascomús (Argentina)
Panochthus sp.	10.480 ± 50		Río Quequén Salado (Argentina)
Glyptodon sp.		7.510 ± 370 7.010 ± 100	La Moderna (Argentina)
Neosclerocalyptus sp.			La Moderna (Argentina)
Doedicurus clavicaudatus	7510 ± 370 7010 ± 100		* La Moderna (Argentina)
Glyptotherium cylindricum	16.375 ± 400 14.300 ± 500		* Muaco (Venezuela)
Glyptotherium cylindricum		14.200 ± 300 12.980 ± 85	* Taima-Taima (Venezuela)
Neosclerocalyptus sp.		9730 ± 290 7630 ± 460	Campo Laborde (Argentina)
Doedicurus clavicaudatus			
Doedicurus clavicaudatus	12.380 ± 190		La Chumbiada (Argentina)
Doedicurus clavicaudatus	14.140 ± 60 12.860 ± 50		Río Salado (Argentina)
Glyptodon sp.		12.170 ± 45 11.000 ± 100	Arroyo Seco 2 (Argentina)
Glyptodon sp.		10190 ± 90	Paso Otero 5 (Argentina)
Neosclerocalyptus sp.	21.090 y 20.811		* Río Reconquista (Argentina)

TABLA 1. Fechados radiocarbónicos tardíos de gliptodontes de Argentina y Venezuela. El * indica la interacción gliptodonte/indígenas. Fuentes: Politis and Gutiérrez (1998) (La Moderna); Martínez y Gutiérrez (2011) (Paso Otero 5); Scanferla et al., 2012 (La Chumbiada), Prado et al., 2015 (Río Quequén Salado y Chascomús), Politis et al., 2016 (Arroyo Seco 2), Politis et al., 2019 (Campo Laborde), Carlini et al., 2022 (Muaco y Taima-Taima), Del Papa et al., 2024 (Río Reconquista).

En sitios arqueológicos como Paso Otero 5, Arroyo Seco, Campo Laborde y el citado caso de Fontezuelas (todos de la provincia de Buenos Aires, Argentina) también se recuperaron fragmentos de gliptodontes sin relación vincular con las sociedades indígenas. Algunos casos como los restos de *Glyptodon* sp. de Paso Otero 5, de *Glyptodon* sp. y *Neosclerocalyptus* sp. de La Moderna y de *Neosclerocalyptus* sp. y de *Doedicurus* sp. de Campo Laborde sólo confirman la contemporaneidad de los gliptodontes con las sociedades indígenas pampeanas. Mientras que los ejemplares de *Glyptodon* sp. de Fontezuelas y Arroyo Seco no habían sido contemporáneos con los restos humanos que estaban asociados, ya sea porque fueron transportados como fósiles por indígenas o movidos por factores naturales. Otros casos similares de fósiles de gliptodontes recogidos por indígenas y llevados al lugar donde habitaban también ocurrieron en algunos sitios arqueológicos de Uruguay.



Figura 7-4. Excavaciones en el sitio arqueológico Estancia La Moderna (1981). Durante la década de 1970 se hizo el descubrimiento de un ejemplar de *Doedicurus clavicaudatus* asociado a artefactos de una sociedad indígena. Foto: Gustavo Politis.

La arqueóloga argentina Karina Chichkoyan, de la Universidad Nacional de Luján y CONICET, realizó una ardua revisión de ejemplares de colecciones científicas en busca de evidencias de manipulación antrópica de megafauna del Pleistoceno tardío. En su tesis doctoral de 2017 informó sobre dos ejemplares de gliptodontes, provenientes de localidades diferentes de la provincia de Buenos Aires, con evidencias de huellas de corte efectuadas con artefactos filosos de piedra.

El primer caso se trata de un húmero de *Doedicurus clavicaudatus* que se encuentra depositado en la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales, el cual presenta dos conjuntos de huellas de corte en el extremo que articula con el antebrazo (en el Epicóndilo Medio). Esos rasgos son el resultado de acciones de procesamiento del gliptodonte con el fin de desarticular el miembro para retirar los tendones y músculos, posiblemente para su consumo.

El otro ejemplar es una vértebra caudal de *Panochthus tuberculatus* recolectada durante el Siglo XIX y resguardada en el Statens Naturhistoriske Museum de Dinamarca. En este caso se preservó un conjunto de rasgos que indican el procesamiento de descarne de paquetes musculares voluminosos que sostenían la cola.



Figura 7-5. *Doedicurus clavicaudatus*. Ilustración de Daniel Boh.

Las huellas de corte se producen durante las actividades de descarne de los cadáveres cuando se usaban instrumentos de piedra a los cuales les fueron tallados bordes filosos. Esos procesamientos tenían el objetivo de retirar músculos para el consumo o para obtener huesos, tendones o pieles con las que se fabricaban artefactos. Cuando se aplicaba mucha fuerza durante el gesto del corte, alcanzaba a rasgar la superficie del hueso dejando impresa una huella de aspecto muy característico. Por ello, conforman evidencias muy claras de la interacción de las sociedades indígenas con los gliptodontes. Estos rasgos pueden observarse a simple vista en huesos voluminosos, pero su estudio requiere del uso de instrumental de precisión para caracterizar su morfología microscópica. Este tipo de huellas no se pueden confundir con otro tipo de marcas (como las mordeduras de carnívoros o de roedores) porque, entre otras

particularidades, presentan un canal con estrías longitudinales producidas por el filo irregular de los artefactos de piedra.

El húmero y la vértebra de gliptodontes con esas evidencias provienen de hallazgos muy antiguos, por lo que se desconoce el contexto arqueológico completo, pero se trata de pruebas claras del uso humano de cadáveres de gliptodontes (ya sea que los hayan cazado o que los hallaran muertos).

Durante el año 2022 se conocieron nuevas evidencias acerca de la interacción directa entre gliptodontes y sociedades indígenas por un equipo multidisciplinario conformado por los investigadores latinoamericanos Alfredo Carlini, Jorge Carrillo-Briceño, Arturo Jaimes, Orangel Aguilera, Alfredo Zurita, José Iriarte y Marcelo Sánchez-Villagra, de instituciones de Argentina, Venezuela, Brasil, Suiza y Gran Bretaña. Este estudio se refiere a los yacimientos paleontológicos Muaco y Taima-Taima del estado de Falcón en el Noroeste de Venezuela. Estos yacimientos son conocidos desde la década de 1960 por una rica asociación de especies extinguidas como tortugas, serpientes, aves, marsupiales, roedores, perezosos terrestres, notoungulados y fauna holártica como caballos, elefantes, ciervos, conejos y carnívoros. Esos vertebrados, además, están asociados a artefactos de piedra manufacturados por cazadores recolectores, de modo que todo el contexto corresponde a sitios arqueológicos.

En ambos yacimientos ya se habían relevado restos del gliptodonte gliptodontino *Glyptotherium cylindricum*, pero en esta ocasión se descubrieron alteraciones que indicarían la intervención humana directa. Los cráneos de *G. cylindricum* presentan la zona dorsal anterior con los huesos fracturados donde el escudete cefálico era más delgado o no llegaba a proteger la cabeza. Esos autores plantean que los cazadores habrían detectado esa parte vulnerable por lo que orientaban sus golpes hacia allí para ultimarlos. Las fracturas estarían mostrando un patrón causado por el impacto de algún artefacto de piedra, y el análisis de sus bordes indica que los daños no fueron posteriores a la muerte del animal.

Otras evidencias complementarias son consistentes con esta propuesta. Algunos huesos, tan frágiles como los fracturados, se encuentran intactos revelando que el daño no se debe a factores naturales como compresiones durante la fosilización o pisoteo post mortem de otros animales. Esto también sugiere que los impactos en la cabeza fueron muy certeros ya que no requirieron nuevos golpes para terminar de matar al animal. Por su parte, las mandíbulas no se hallaron articuladas con los cráneos. La desarticulación de la mandíbula es una práctica común cuando los integrantes de sociedades cazadoras recolectoras procesaban las cabezas de sus presas para acceder a la lengua y a los músculos maseteros.

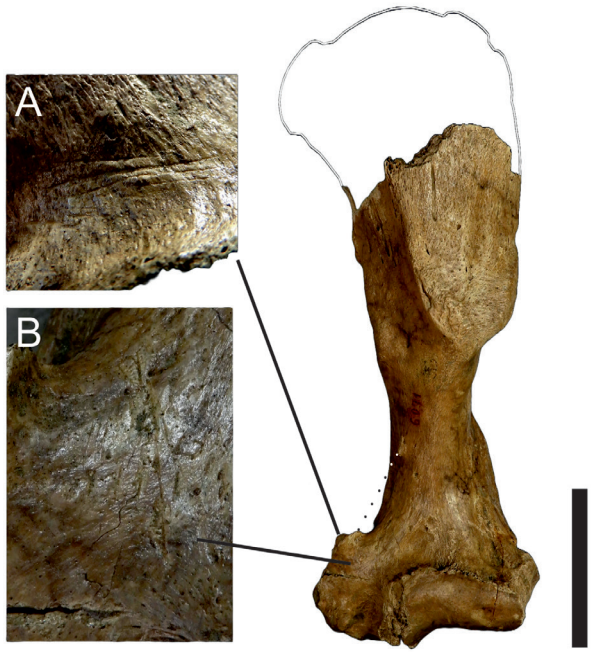


Figura 7-6. Húmero de *Doedicurus clavicaudatus* (MACN 6071) con huellas de corte de artefactos líticos. A, Cortes en la parte posterior del Epicóndilo medio. B, Cortes en la parte anterior del Epicóndilo medio. Pleistoceno tardío, provincia de Buenos Aires, Argentina. Escala= 10 cm.

Otro gliptodonte con evidencias claras de asociación con sociedades indígenas es un ejemplar de *Neosclerocalyptus* sp. hallado en las márgenes del Río Reconquista, de la localidad de Merlo de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Se compone de fragmentos de la porción lateral derecha de la coraza, la cavidad acetabular, una parte del ilion, isquion y pubis derechos, anillos caudales, cuatro vértebras caudales y el tubo caudal. Todos los elementos están resguardados en el Repositorio Paleontológico Municipal de Merlo. Este ejemplar fue estudiado por un equipo compuesto por Mariano Del Papa, Martín De Los Reyes, Daniel Poire, Nicolás Rascovan, Guillermo Jofré y Miguel Delgado de instituciones de Argentina (Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata, Instituto Antártico Argentino, CONICET, Centro de Investigaciones Geológicas CONICET-UNLP, Repositorio Paleontológico "R. Segura" de Merlo), de Francia (Institut Pasteur de la Université de Paris Cité) y de China (School of Life Sciences and Human Phenome Institute de la Fudan University, Shanghai).

El análisis de esos restos de *Neosclerocalyptus* sp. permitió establecer que la pelvis, tres vértebras caudales y los osteodermos de los anillos caudales conservan treinta y dos huellas de corte producidas con algún instrumento de piedra

fabricado por sociedades humanas. El conjunto de esos cortes sobre la superficie de los huesos muestran que siguen un patrón producido por acciones planificadas. Las mismas consistieron en una secuencia de cortes para extraer los paquetes musculares voluminosos de esa parte del cuerpo, seguramente con fines de consumo.



Figura 7-7. Vértebra de *Panochthus tuberculatus* (ZMK 38/1889) con huellas de corte de artefactos líticos. Pleistoceno tardío, Mercedes, provincia de Buenos Aires, Argentina. Foto: Karina Chichkoyan.

El fechado por isótopos del carbono (C14) de un fragmento de la pelvis del gliptodonte arrojó una antigüedad entre 21.090 y 20.811 años antes del presente. Esta fecha es consistente con la antigüedad de su localización estratigráfica, la Formación Luján que se extiende entre 44.000 y 12.000 años antes del presente. Esa cronología ubica a esta escena pampeana de descarne durante el pico máximo de frío de la última glaciación, el Último Máximo Glacial, lo cual coincide con las inferencias de climas semiáridos con reducción de temperatura y alternancia de climas secos y húmedos surgidas del estudio de los sedimentos que cubrían al gliptodonte. Ese paleoclima, a su vez, concuerda con la

adaptación de las especies tardías de *Neosclerocalyptus* a climas semiáridos inferida a través del registro fósil y de sus particulares estructuras naso frontales.

Estos ocho gliptodontes fueron procesados por sociedades indígenas, ya sea porque tienen huellas de corte (*Neosclerocalyptus sp.*, *Doedicurus clavicaudatus*, *Panochthus tuberculatus*), fracturas de origen antrópico (*Glyptotherium cylindricum*) o están asociados a un contexto arqueológico (*D. clavicaudatus*, *G. cylindricum*), pero ninguno de ellos presenta evidencias de haber sido cazados. Se desconoce si esas sociedades los acecharon y los cazaron con estrategias y armas desarrolladas para esa ocasión o los hallaron muertos. Los ejemplares de *Glyptotherium cylindricum* de Venezuela podrían haber sido cazados o hallados moribundos y ultimados. En consecuencia, todas las reconstrucciones artísticas, antiguas o recientes, de indígenas cazando gliptodontes son el producto de la imaginación sin sustento científico.



Figura 7-8. Cráneo de *Glyptotherium cylindricum* del yacimiento de Taima-Taima, estado de Falcón, Venezuela. Se aprecian las fracturas en la parte anterior y su asociación con restos de la coraza y de otros huesos. Foto: Arturo Jaimes.

Las cronologías de estos ocho gliptodontes ocupan un rango temporal bastante amplio. Los ejemplares con huellas de corte de *Doedicurus clavicaudatus* y de *Panochthus tuberculatus* lamentablemente carecen de fechados radioiso-

tópicos. El *Doedicurus clavicaudatus* de Estancia La Moderna posee una cronología muy tardía durante el Holoceno. Por su parte los ejemplares de *Glyptotherium cylindricum* de Venezuela y el de *Neosclerocalyptus* sp. en Argentina tienen fechados de unos 20.000 años antes del presente. Esta cronología ubica a la ocupación humana de América del Sur en momentos muy tempranos. Los registros confiables más antiguos de la presencia de sociedades humanas en América del Sur fueron establecidos alrededor de los 16.000 años antes del presente. Los hallazgos de gliptodontes con evidencias de manipulación antrópica en Venezuela y en Argentina plantean una cronología de unos 5000 años más antigua para la señal arqueológica en este continente. El debate abierto en el futuro estará centrado en la confirmación de esas cronologías antiguas y si corresponden a un mismo evento de colonización o si se trata de dos fenómenos diferentes de ocupación de América del Sur.



Figura 7-9. Área de excavación del yacimiento de Taima-Taima, estado de Falcón, Venezuela. Foto: Arturo Jaimes.

Ameghino fue un científico avanzado para su época, supo vislumbrar la posibilidad de coexistencia entre las sociedades indígenas y la fauna extinguida. Sin embargo, no pudo demostrarlo con la evidencia que disponía y estimó una antigüedad muy grande para la presencia humana en la región. Con metodologías confiables de excavación y datación radio isotópica actualmente se puede afirmar que Ameghino no se equivocó del todo respecto de este tema: los primeros pobladores de las llanuras y sierras pampeanas y del Noroeste de Venezuela convivieron e interactuaron con los gliptodontes (entre otras especies extinguidas) y también los consumieron. El aporte de las investigaciones recientes permite conocer que las relaciones entre los primeros habitantes de América del Sur y la fauna extinguida fue más compleja y diversa de lo que se expresó durante el Siglo XIX.

La última extinción

¿Cuándo se extinguieron los gliptodontes? Se trata de una pregunta con muchas respuestas, debido a que todos los gliptodontes no se extinguieron a la vez. A lo largo de su historia evolutiva, que comprendió más de treinta millones de años, hubo varias extinciones de especies y de estirpes enteras.

Los glyptatelinos son los primeros gliptodontes registrados durante el Eoceno superior (hace unos 35 m.a.) pero entre el Oligoceno temprano y el Oligoceno tardío (desde 34 a 23 m.a.) casi no hay evidencias paleontológicas de esta familia. Este fenómeno puede ser la consecuencia de un sesgo en el registro fósil o una verdadera disminución de las antiguas poblaciones de los gliptodontes evolutivamente basales.

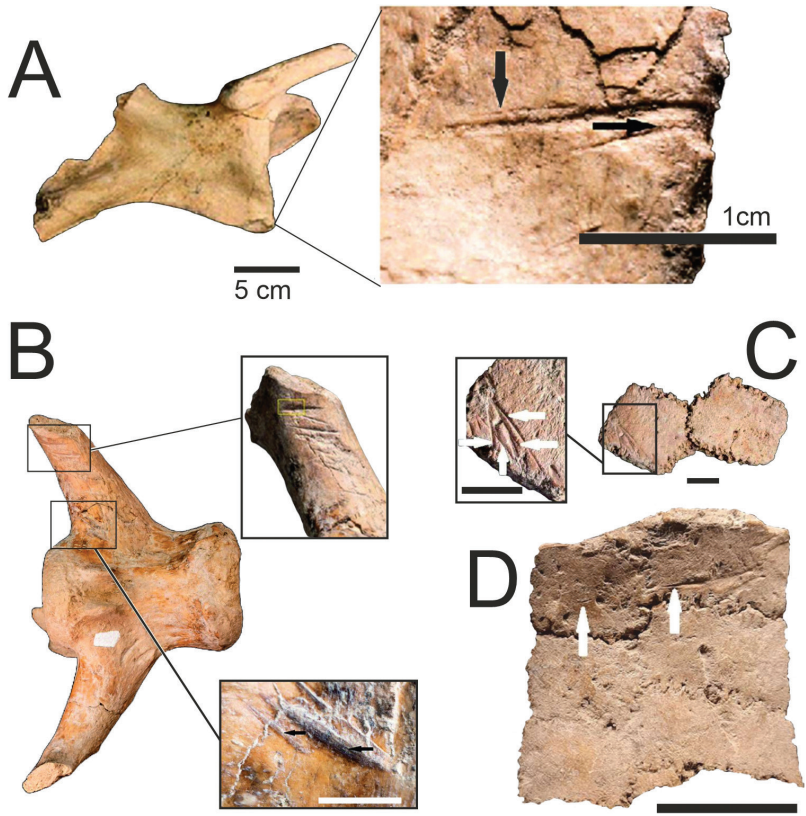


Figura 7-10. Huellas de corte en el esqueleto de *Neosclerocalyptus* sp. río Reconquista, provincia de Buenos Aires, Argentina. A, Pelvis. B, Vértebra caudal, escala= 0,5 cm. C, Osteodermos de anillo caudal, escala= 1 cm. D, Osteodermos de anillo caudal, escala= 4 cm. Fotos: Andrés Jakel y Walter Ferrari.

Entre el Mioceno tardío y el Plioceno tardío (desde 10 a 3 millones de años antes del presente) ocurrió un recambio importante de la diversidad de los gliptodontes que comprendió la desaparición de algunos de sus representantes ancestrales y el origen de los gliptodontes modernos. Este nuevo escenario está relacionado con el desarrollo de ambientes de paisajes abiertos (la Edad de las Planicies Australes) que resultaron muy favorables para la evolución y dispersión de los gliptodontes.

Durante el Pleistoceno sucedieron dos fenómenos casi contradictorios que caracterizaron a las poblaciones de gliptodontes. Por un lado, evolucionaron hacia las formas más extraordinarias y de mayor tamaño de su historia, al mismo tiempo que aumentó la cantidad y densidad de sus poblaciones que se dispersaron hacia nuevas tierras, ya sea hacia el norte o hacia el sur según el grupo. Por otro lado, unos miles de años antes del inicio del Holoceno, comenzó un lento declive de la supervivencia de todo el grupo que continuó hasta su extinción definitiva.

El tamaño corporal de muchas especies autóctonas que vivieron durante el Pleistoceno evolucionó hacia animales grandes, llegando a su máxima expresión en gliptodontes como *Doedicurus clavicaudatus* y *Panochthus tuberculatus*. Las formas gigantes también se presentaron en otros grupos de edentados, como *Megatherium americanum*, en notoungulados como *Toxodon platensis* o en litopternos como *Macrauchenia patachonica*. La fauna de origen norteamericano también desarrolló algunas especies muy grandes de más de una tonelada (megafauna) como osos y elefantes. En consecuencia, durante el Pleistoceno de América del Sur se registró una cantidad extraordinaria de especies grandes (unas 37) conviviendo en un mismo ambiente, de hecho, nunca más existió una asociación de megamamíferos tan diversa y abundante. En la actualidad sólo se registran unas nueve especies terrestres de más de una tonelada (rinocerontes, hipopótamos, jirafas y elefantes) pero distribuidas en un territorio muy extenso.

Los gliptodontes fueron parte de ese proceso natural único de la paleoecología americana. Su extinción final ocurrió en el contexto de un gran cambio biótico que duró unos pocos miles de años, por el cual desapareció la mayor cantidad de especies grandes de mamíferos del Pleistoceno. Como consecuencia se extinguieron todas las especies de megafauna y muchas de las mayores de 50 kilogramos. Este cambio ocurrió en todo el continente y ocasionó la ausencia total de los ungulados de origen sudamericano como los hegetoterios, toxodontes y macrauquenias. En el caso de los Xenarthra se extinguieron casi todos los perezosos, como los megaterios, scelidoterios y milodontes, todos los gliptodontes, pero aún subsisten los armadillos, los perezosos arborícolas y los

osos hormigueros. En consecuencia, este proceso representó el fin de la evolución de grandes grupos de mamíferos autóctonos que fueron habituales en los paisajes prehistóricos sudamericanos durante decenas de millones de años.

La extinción de megamamíferos no fue acentuada ni breve (en términos de tiempo geológico) pero hacia el final del Pleistoceno se registró una aceleración de ese proceso. Otro rasgo particular de estas extinciones llama la atención: la mayoría de esos grandes mamíferos fueron herbívoros pastadores o folívoros, hábitos alimenticios poco explotados en América del Sur por mamíferos silvestres actuales grandes (salvo escasas excepciones y los introducidos artificialmente).

La desaparición de la megafauna, además, tuvo muchas consecuencias ambientales debido a que impactó en todos los ecosistemas americanos. Por ejemplo, algunas plantas con semillas grandes como las paltas, el pequi (un fruto de la sabana tropical de Brasil), la naranja de Luisiana y la papaya fueron afectadas por la ausencia de los grandes animales que se alimentaban de sus frutos. Esos mega mamíferos tragaban los frutos enteros y transportaban las semillas sin digerir en su interior hasta unos 6 kilómetros del lugar donde estaba el árbol donde habían crecido. Los xenarthros fueron los megamamíferos que trasladaban más lejos a esas semillas debido a su metabolismo lento. Con la ayuda de estos animales esos árboles ampliaban el hábitat de sus poblaciones. Pero, a partir de la extinción de la megafauna el rango de dispersión de esas plantas disminuyó hasta un tercio en comparación con lo que ocurría durante el Pleistoceno, y algunas especies como la palta sobrevivieron sólo por la intervención humana.

La última extinción de los gliptodontes no puede ser analizada por separado de todos estos procesos de cambios de clima, alteraciones ambientales y variaciones de temperatura y del nivel del mar que ocurrieron de modo casi simultáneo. A la extinción de fines del Pleistoceno e inicios del Holoceno se le atribuyeron dos grandes grupos de causas: uno que plantea que la extinción fue ocasionada por cambios climáticos y otra que responsabiliza a la caza excesiva de los primeros humanos que arribaron a la región. Sin embargo, es muy difícil de realizar la determinación inequívoca de las causas de las extinciones.

Investigadores de la Universidad de La Plata, plantearon que esta extinción está relacionada con el impacto de los cambios de clima continentales y el rol de la actividad humana. Según su hipótesis (denominada Zig Zag Roto) las poblaciones de los megamamíferos que estaban adaptados a ambientes de vegetación abierta (sabanas, pastizales, pampas) fueron afectados por la sucesión de los cambios climáticos del Pleistoceno: las glaciaciones (períodos fríos y secos) y los interglaciares (períodos cálidos y húmedos). Durante los períodos

fríos los megamamíferos se adaptaron bien a su ambiente, pero sus poblaciones disminuyeron dramáticamente durante los interglaciares (pero sin afectar la supervivencia de las especies), de modo que lograban recuperar el tamaño poblacional durante el próximo período frío. El término Zig Zag se refiere a períodos fríos y secos con poblaciones numerosas que alternaron con períodos cálidos y húmedos con reducción poblacional. Esta fragmentación ambiental con la consecuente reducción poblacional y aislamiento geográfico, pudo haber influido en la evolución de algunos gliptodontes pleistocénicos con alta diversidad morfológica como las especies de *Panochthus* y de *Neosclerocalyptus*.

La nueva expansión de bosques y selvas que ocurrió a partir del actual interglaciar (iniciado hace 11.500 años) volvió a afectar a los megamamíferos por reducción de sus ambientes propicios, pero en esta oportunidad esas especies no lograron sobreponerse a los cambios y se extinguieron. Los autores de esta idea plantean que la única variable nueva fue la llegada de los primeros pobladores humanos. Por ello, señalan a la actividad de caza de las sociedades cazadoras recolectoras como el factor causal de la rotura del Zig Zag. En el contexto de esta propuesta, las sociedades indígenas también debieron afectar a los carnívoros, como osos y Tigres Dientes de Sable, que no fueron objeto de la caza pero que sufrieron la ausencia de sus presas naturales diezmadas por la acción humana.

Esta propuesta puede ser complementada por la hipótesis de los científicos argentinos Luciano Prates, Diego Rivero e Iván Pérez (CONICET, Universidad Nacional de Córdoba y Universidad Nacional de La Plata) en la que también consideran que los seres humanos son los principales responsables de la extinción de la megafauna en América del Sur. Su investigación involucró al análisis de decenas de registros fósiles, fechados y sitios arqueológicos a partir de lo cual vincularon la caza de los primeros cazadores sudamericanos con la desaparición de todas las especies de grandes mamíferos sucedida a finales del Pleistoceno. Esta propuesta asocia a la disminución de la megafauna con el momento, hace 12.900 años, en que las sociedades comenzaron a fabricar un tipo de punta de lanza denominada "Punta Cola de Pescado" usada para la caza mayor. Los investigadores argentinos refuerzan su propuesta a partir de la coincidencia en el registro de la extinción de la mayoría de la megafauna y el abandono de esa tecnología de puntas de lanzas. Aunque Prates, Rivero y Pérez no encontraron una asociación entre esas lanzas y gliptodontes, su extinción estaría comprendida en este modelo a partir de las consecuencias del desequilibrio en la red ecológica que influyó en todas las comunidades de grandes mamíferos.



Figura 7-11. *Neosclerocalyptus paskoensis*. Ilustración de Daniel Boh.

Otros autores plantean que el rol de los primeros indígenas durante la extinción del Pleistoceno no tiene una correlación total en la evidencia arqueológica. En América del Sur existen algunos sitios arqueológicos en los que se demostró que los indígenas cazaron y consumieron megamamíferos. Pero, la mayoría de las especies del Pleistoceno carecen de esas evidencias, y algunas especies como los scelidoterios no las tienen. Otras como los elefantes, fueron cazadas en pocas localidades. Mientras que las especies con evidencias de manipulación humana consisten en unos pocos ejemplares, ya que la cacería de grandes mamíferos habría sido una actividad ocasional. De hecho, se conocen sólo cuatro ejemplares de gliptodontes con evidencias de consumo indígena en Argentina y cuatro en Venezuela, de modo que parece poco probable que los humanos hayamos intervenido en su extinción, al menos de modo directo.

> *…es importante enfatizar que la cantidad de información sobre la presencia de megafauna en los sitios arqueológicos es aún demasiado pequeña como para ser considerada como una fuerte evidencia de la depredación humana de la megafauna, y por lo tanto esta información debe interpretarse como complementaria a las demás.*
> A. Hubbe, M. Hubbe y W. Neves, 2007.

Posiblemente la respuesta más acertada a ¿cuándo se extinguieron los gliptodontes? sea la que se refiere a la desaparición de las últimas poblaciones de las últimas especies de este extraño grupo de mamíferos sudamericanos.

Las técnicas de fechados radiométricos son una herramienta muy importante para responder a esa pregunta. Afortunadamente se han realizado nu-

merosos fechados radiocarbónicos de especies fósiles extinguidas (entre los que hay algunos gliptodontes) que vivieron durante los últimos milenios. Para conocer la antigüedad de un fósil se puede fechar una muestra de algún elemento orgánico asociado (carbón, semillas, etc.) o se puede tomar una muestra directamente del propio fósil. Estos últimos fechados (que se denominan "fechado-taxón") son muy importantes porque dan un dato directo de la fecha de la muerte de ese ejemplar, minimizando las posibles causas de error de asociación de la muestra.

En la región Pampeana de Argentina hay varios casos de gliptodontes cuya antigüedad fue obtenida como fechado-taxón y que brindaron un panorama de las especies que vivieron más tardíamente. Por ejemplo, en la provincia de Buenos Aires se logró fechar un ejemplar de *Neosclerocalyptus ornatus* de Chascomús, otro de un ejemplar juvenil de *Panochthus* sp. (=*Neuryurus* sp.) del Río Quequén Salado, el *Doedicurus clavicaudatus* consumido por indígenas en Estancia La Moderna y el *Neosclerocalyptus* sp. descarnado en Río Reconquista. Ese espécimen de *D. clavicaudatus* es el que brindó la antigüedad más reciente, por lo que podría ser denominado "el último gliptodonte".

Los gliptodontes de América del Norte se extinguieron en tiempos comparables a los de América del Sur. Las poblaciones más tardías de *Glyptotherium cylindricum* se registraron en la costa del Golfo de México y en América Central durante la transición Pleistoceno- Holoceno, hace unos 11.000 años. Las poblaciones de *G. cylindricum* que migraron hasta Brasil también se extinguieron hacia la misma fecha.

Las fechas del pasado

La determinación de la antigüedad de los restos paleontológicos es relevante, porque contar con una fecha confiable de cuándo vivió un organismo del pasado permite reconstruir una secuencia temporal de hechos conocidos y compararla con lo que sucedió antes o después y con otras regiones. También es una fuente de información trascendente para ubicar esos acontecimientos en el contexto paleo climático regional.

El método más usado para fechar un fósil o una asociación paleontológica es el que analiza un elemento químico: el Carbono. El carbono 14 (14C) es una variedad radioactiva (isótopo) del carbono con ocho neutrones en su núcleo en lugar de los seis "normales". El 14C es inestable y se produce en la atmósfera durante el choque de rayos cósmicos contra átomos de

nitrógeno. Ese isótopo de carbono es incorporado por las plantas durante la fotosíntesis y luego por los animales que se alimentan de esas plantas. A partir de la muerte del organismo no se incorporan nuevos átomos de 14C, mientras que los que ya tenía decaen radioactivamente a nitrógeno, a una velocidad que es conocida (cada 5730 años la cantidad de 14C se reduce a la mitad). Así, una muestra de ese organismo puede ser analizada midiendo su radioactividad para conocer su antigüedad. El método genera un resultado en "años radiocarbónicos" que considera que la concentración de 14C en la atmósfera fue constante. Pero esa antigüedad se puede corregir con tablas de calibraciones que incorporan la variación de la concentración de 14C a través del tiempo, lo que produce fechas más precisas.

Este método tiene varios factores limitantes. El principal es que sólo se puede analizar materia orgánica: huesos, madera, carbón, plantas, etcétera. Por ello no se pueden datar por este método rocas ni metales, o huesos fósiles que no hayan preservado materia orgánica. Otra restricción es que este método sólo puede ser aplicado en muestras de una antigüedad entre 50.000 y 200 años antes del presente, lo que está en relación con el decaimiento radioactivo y la capacidad de la técnica en detectar y "contar" átomos de carbono.

Para antigüedades mayores se aplican otros métodos. Algunos con una base conceptual similar a la del 14C, por ejemplo, el fechado directo de ciertas rocas, como las cenizas volcánicas. Por este método se pueden evaluar diversos isótopos, como los de plomo, de potasio o de rubidio entre otros, que permiten realizar dataciones en rangos de miles de años a cientos de millones de años. El paleomagnetismo se basa sobre el estudio del campo magnético terrestre durante el pasado geológico. Los polos magnéticos del planeta, el Norte y el Sur, invirtieron su posición en numerosas oportunidades e influyen en rocas con minerales ferromagnéticos en el momento de su formación. Esas rocas tienen una marca invariable del magnetismo terrestre que sirve para construir escalas paleo magnéticas. Esa escala es usada para fechar, por comparación, secuencias magneto estratigráficas donde no se pueden realizar fechados absolutos.



Figura 7-12. *Muy bien*, dijo el Gliptodonte de Luján; y esta vez desapareció lentamente, comenzando por la punta del tubo caudal y terminando por la sonrisa, que quedó durante un tiempo después de que el resto ya había desaparecido.

Bibliografía consultada para elaborar este capítulo

Agnolin et al. (2021); Ameghino (1879; 1880; 1889); Andruchow (2024); Axelrod (1967); Bonomo (2002); Brya y Gruhn (1979); Carlini et al. (2022); Chichkoyan et al. (2017); Cione et al. (2009; 2015); Del Papa et al. (2024); Fariña et al. (2013); Graham y Lundelius (1984); Grayson (1984); Gutiérrez et al. (2010); Hrdlička (1912); Hubbe et al. (2007); Lessa y Fariña (1996); Markgraf (1985); Martin (1967); Monjeau et al. (2017); Palanca et al. (1972); Pires et al. (2018); Politis y Bonomo (2011); Politis y Gutiérrez (1998); Politis y Messineo (2008); Politis et al. (2016; 2019); Prates y Pérez (2021); Prado et al. (2015); Prates et al. (2020; 2022); Roth (1889); Tonni et al. (2003); Tonni y Zampatti (2011); Tonni et al. (2008); Vizcaíno et al. (2004b; 2012b); Vogt (1881); Zurita et al. (2005; 2016a).

Bibliografía

Aceñolaza F G (2000). La Formación Paraná (Mioceno medio): estratigrafía, distribución regional y unidades equivalentes. El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica 14:9-28.

Agnolin F (2024). History of Cenozoic Mammals from South America. Springer Nature Switzerland.

Agnolin F L, Chimento N R, Lucero S O (2019). Pre-GABI biotic connections between the Americas: an alternative model to explain the "less-splendid isolation" of South America. Revista Geológica de América Central, (61), 91-106.

Agnolin F, Agnolin A M, Guerrero E L (2021). Tras las huellas del megaterio: plantas y animales que la última gran extinción olvidó. Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Universidad Maimónides.

Alexander R M, Fariña R, Vizcaíno S F (1999). Tail blow energy and carapace fractures in a large glyptodont (Mammalia, Xenarthra). Zool J Linn Soc 126:41-49

Ameghino F (1879). L'homme préhistorique dans la Plata. Rev. d 'Anthropol. 8:208-249.

Ameghino F (1880). La Antigüedad del Hombre en el Plata. G. Masson, Igon Hermanos, Paris, Buenos Aires.

Ameghino F (1884). Filogenia: Principios de la clasificación transformista basado sobre leyes naturales y proporciones matemáticas. Félix Lajouane, Ed. Paris.

Ameghino F (1886). Contribuciones al conocimiento de los mamíferos Fósiles de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba 9:5-228.

Ameghino F (1887). Apuntes preliminares sobre algunos mamíferos extinguidos del yacimiento de "Monte Hermoso" existentes en el "Museo La Plata". Boletín del Museo de La Plata 1:1-18.

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 (1897). Mammifères crétacés de l' Argentine: Boletín del Instituto Geográfico Argentino, 18(7-9): 431-521.
Ameghino F (1908). Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapalmalán Anales Museo Nacional de Buenos Aires 3(10):343-428.
Ameghino F (1920). Sur les Edentés fossiles de l'Argentine; Examen cri tique, revisión et correction de l'ouvrage de M R Lydekker. Obras Completas y Correspondencia Científica 11:448-907.
Andruchow M (2024). Cacerías prehistóricas y el territorio en paisajes murales de Luis de Servi. Revista del Museo de La Plata, 9 (Especial): 13-26.
Aramayo S A, Manera T (1996). Edad y nuevos hallazgos de icnitas de mamíferos y aves en el yacimiento paleoicnológico de Pehuen-Có (Pleistoceno Tardío): Provincia de Buenos Aires, Argentina. Asociación Paleontológica Argentina Publicación Especial 4(1):47-57.
Aramayo S A, Manera T (2009). Late Quaternary palaeoichnological sites from the southern Atlantic coast of Buenos Aires Province, Argentina: mammal, bird and hominid evidence. Ichnos 16(1-2):25-32.
Aramayo S A, de Bianco T M, Bastianelli N V, Melchor R N (2015). Pehuen Co: Updated taxonomic review of a late Pleistocene ichnological site in Argentina. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 439:144-165.
Araújo S E D, Porpino K D O (2018). Histological variation in osteoderms Panochthus sp and Glyptotherium sp (Xenarthra: Mammalia) from the Brazilian Intertropical Region. Revista Brasileira de Paleontologia 21(2):141-157.
Arias J E, Alonso R, Malanca S (1978). Un Glyptodontoideo de la Formación Piquete (Grupo Orán): provincia de Jujuy, República Argentina. Revista del Instituto de Ciencias Geológicas 3:175-188.
Asher R, Bennett N, Lehmann T (2009). The new framework for understanding placental mammal evolution. Bio Essays 31: 853–864.
Asakura Y, Da Costa P V L G, Oliveira E V, Da Silva J L L (2017). Comparative paleohistology in osteoderms of Pleistocene Panochthus sp Burmeister 1886 and Neuryurus sp (Xenarthra, Glyptodontidae). Comptes Rendus Palevol 16(7):795-803.
Axelrod D I (1967). Quaternary extinction of large Mammals. University of California Publications in Geological Sciences 74: 1-42.
Barasoain D, Zurita A E, Croft D A, Montalv, C I, Contreras V H, Miño-Boilini Á R, Tomassini R L (2022). A New Glyptodont (Xenarthra: Cingulata) from the Late Miocene of Argentina: new clues about the oldest extra-patagonian radiation in southern South America. Journal of Mammalian Evolution 29(2):263-282.
Barasoain D, Dozo M T, Ruiz L R, Cuitiño J I, Tomassini R L, Zurita A E (2025). Palaehoplophorini glyptodonts (Xenarthra, Glyptodontidae) from the Puerto Madryn Formation (Late Miocene), Argentine Patagonia: Diversity and biochronological implications in southern South America. Geobios 88: 15-24.

Barbosa F H D S, Porpino K D O, Rothschild B M, Cabral U G, Bergqvis, L P (2017). Arthritic lesions and congenital fusion in foot bones of Panochthus sp (Xenarthra, Cingulata). Anais da Academia Brasileira de Ciências 91:e20160812.

Barreda V, Anzótegui M, Prieto A, Aceñolaza PM, Bianchi M, Borromei AM, Brea M, Caccavari M, Cuadrado GA, Garralla S, Grill S, Guerstein GR, Lutz A, Mancini MV, Mautino LR, Ottone EG, Quattrocchio M, Romero EJ, Zamalloa MC, Zucol A (2007). Diversificacion y cambios de las angiospermas durante el Neógeno en Argentina. Ameghiniana 11:173–191.

Bellosi E, Genise J, Zucol A, Bond M, Kramarz A, Sánchez M, Krause J M (2021). Diverse evidence for grasslands since the Eocene in Patagonia. Journal of South American Earth Sciences, 108, 103357.

Blanco R E, Jone, W W, Rinderknecht A (2009). The sweet spot of a biological hammer: the centre of percussion of glyptodont (Mammalia: Xenarthra) tail clubs. Proc Biol Sci 276(1675):3971-3978.

Bonomo M (2002). El Hombre Fósil de Miramar. Intersecciones en Antropología 3: 69-85.

Brambilla L, Lope P, Parent H (2020). A new species of Panochthus (Xenarthra, Glyptodontidae) from the late Pleistocene of Argentina. Journal of South American Earth Sciences 104:102871.

Brown B (1903). A new species of fossil edentate from the Santa Cruz Formation of Patagonia. Bulletin American Museum of Natural History 19(11):453-457.

Brow, B (1912). Brachyostracon, a new genus of glyptodonts from México. American Museum of Natural History Bulletin 31:167-177.

Brya, A L, Gruhn R (1979). The radiocarbon dates of Taima-Taima En C Ochsenius R Gruhn (Eds): Taima-Taima: A Late Pleistocene Paleo-indian kill site in Northernmost South America. Final reports of 1976 excavation (pp 53-58). CIPICS/South American Quaternary Documentation Program.

Burmeister H (1864a). Noticias preliminares sobre las diferentes especies de Glyptodon en el Museo Público de Buenos Aires. Anales del Museo Público de Buenos Aires 1(1):71-85.

Burmeister H (1864b). Observations on the various species of Glyptodon in the Public Museum of Buenos Ayres. Annals and Magazine of Natural History, 14(80):81-97

Burmeister H (1866a). Lista de los mamíferos fósiles del terreno diluviano. Anales del Museo Público de Buenos Aires 1(3):121-232.

Burmeister H (1866b). On Glyptodon and its allies. Annals and Magazine of Natural History, 18(106):299-304.

Burmeister H (1872). Uebersicht der Glyptodonten. Archiv für Naturgeschichte 38(1):250-264.

Burmeister H (1874). Monografía de los glyptodontes en el Museo Público de Buenos Aires. Anales del Museo Público de Buenos Aires 2 (1-2-3-4-5-6):1-412.

Burmeister H (1879). Description physique de la Republique Argentine d'apres des observations personnelles et etrangeres III Buenos Aires. Paul-Emile Coni, Paris.

Cabrera A (1939). Sobre vertebrados fósiles del Plioceno de Adolfo Alsina. Revista del Museo de La Plata 2 (6):3-35.

Cabrera A (1944). Los Gliptodontoideos del Araucaniano de Catamarca. Rev Mus La Plata 3:5-76.

Campos O V, Penín M, Ortega-Muñoz C, Muñoz G L, Kaluza J, Escobar J A, Buide V, Martinelli, A G (2024). Pathology on caudal vertebra of Glyptodon sp (Xenarthra, Cingulata) from the Upper Pleistocene (Luján Formation) of Buenos Aires province (Argentina). Journal of South American Earth Sciences 145:105061.

Carlini A, Vizcaíno S, Scillato-Yané G J (1997). Armored xenarthrans: a unique taxonomic and ecologic assemblage; pp. 213–226 in R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli and J. J. Flynn (eds.), Vertebrate Paleontology in the Neotropics: the Miocene Fauna of La Venta, Colombia. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Carlini A A, Scillato-Yane G J (1999). Evolution of Quaternary Xenarthrans (Mammalia) of Argentina In: Rabassa J, Salemme M (eds). Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 12:149-175.

Carlini A A, Ciancio M, Scillato-Yané G J (2004). La transición Eoceno-Oligoceno y su manifestación en la diversidad de los Cingulata (Mammalia, Xenarthra). Implicancias paleoecológicas. Ameghinana 41(4):23-24R.

Carlini A A, Zurita A E, Scillato-Yané G J, Sánchez, R, Aguilera, O A (2008a). New Glyptodont from the Codore Formation (Pliocene): Falcón State, Venezuela, its relationship with the Asterostemma problem, and the paleobiogeography of the Glyptodontinae. Paläontologische Zeitschrift 82:139-152.

Carlini A A, Zurita A E, Aguilera Coro, O A (2008b). North American Glyptodontines (Xenarthra, Mammalia) in the Upper Pleistocene of northen South America. Paläeontologische Zeitschrift 82(2):125-138.

Carlini A A, Zurita A E (2010). An introduction to Cingulate evolution and their evolutionary history during the Great American Biotic Interchange: biogeographical clues from Venezuela Urumaco and Venezuelan. Paleontology 6:233-255.

Carlini A A, CarrilloBriceño J, Jaimes A, Aguilera O, Zurita A, Iriarte J SánchezVillagra M (2022). Damaged glyptodontid skulls from Late Pleistocene sites of northwestern Venezuela: evidence of hunting by humans? Swiss Journal of Palaeontology 141(1):1-14.

Carranza-Castaneda O, Miller W E (2004). Late Tertiary terrestrial mammals from Central Mexico and their relationship to South American immigrants. Revista Brasileira de Paleontologia 7 (2):249-261.

Castellanos A (1925a). Breves notas sobre Evolución de la coraza y del extremo caudal en los Loricata (Hicanodonta). Revista de "El Círculo" Número extraordinario: 93-96

Castellanos A (1925b). Descripción de un tubo caudal de Sclerocalyptus matthewi n sp (descubierto en el Pampeano inferior del valle de los Reartes, sierras de Córdoba.) Revista de la Universidad Nacional de Córdoba 10-12:1-54.

Castellanos A (1926) Sobre un nuevo gliptodóntido chapadmalense Urotherium simplex n gen n sp y las formas afines. Anales del Museo Nacional de Historia Natural B Rivadavia 60:263-278.

Castellanos A (1927). Descripción de un fragmento de tubo caudal de un doedicurino en relación con sus géneros afines. Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo 2:265-300.

Castellanos A (1928). Un nuevo representante de la subfamilia Sclerocalyptinae: Plohophoroides N. Gen. y sus especies. Revista de la Universidad Nacional de Córdoba 15(1-2):110-148.

Castellanos A (1931.) La librería del Glyptodon de Ameghino. Cultura, Órgano de la Biblioteca Popular Bernardino Rivadavia 3:4-9.

Castellanos A (1932). Nuevos géneros de gliptodontes en relación con su filogenia. Physis 11:92-100.

Castellanos A (1940). A propósito de los géneros Plohophorus, Nopachthus y Panochthus (Primera parte, Segunda parte, Tercera parte). Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Universidad Nacional del Litoral 4:1-592.

Castellanos A (1942). A propósito de los géneros Plohophorus, Nopachthus y Panochthus. Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología 3 (11):418- 592.

Castellanos A (1944). Paleontología estratigráfica de los sedimentos neógenos de la provincia de Córdoba. Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología 23:1-47

Castellanos A (1946a). Una nueva especie de Clamiterio: Vasallia máxima n sp. Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología 26:1-46.

Castellanos A (1946b). Un nuevo gliptodontoideo del Araucanense del Valle de Yocavil (Santa María) de la provincia de Tucumán. Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología 27:1-20.

Castellanos A (1947) Nuevos restos de coraza de los géneros "Proeuphractus" y "Macroeuphractus" Ameghino descubiertos en el "Araucanense" del Valle de Yocavil (provincias de Catamarca y Tucumán). Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología 32:1-44.

Castellanos A (1948). Um novo Esclerocaliptino Departamento Nacional da Produçao Mineral. Divisao de Geología e Mineralogía. Notas Preliminares e Estudos 47:1-13 .

Castellanos A (1949). Nuevos restos del género Stromaphoropsis Kraglievich del Uruguay. Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología 37:1-48.

Castellanos A (1951a). Acotaciones al género Neothocoraphorus Ameghino. Revista de la Asociación Geológica Argentina 6 (1): 63-82.

Castellanos A (1951b). Un nuevo género de esclerocalyptino ("Isolinia") descubierto en el Araucaniano del valle de los Reartes (sierras de Córdoba). Revista de la Asociación Geológica Argentina 6 (2):95-100.
Castellanos A (1951c). Una nueva especie del género "Prodaedicurus" del Uruguay. Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología Facultad de Ciencias Matematicas, Fisico-Químicas y Naturales Universidad Nacional del Litoral 60:1-24.
Castellanos A (1953a). Determinación de las especies de Stromaphoropsis Kraglievich. Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo (6)3:1-23.
Castellanos A (1953b). Descripción de restos de Paraglyptodon uquiensis n sp de Uquía (Senador Pérez) de Jujuy. Memorias del Museo de Entre Ríos Ciencias Naturales-Antropología-Industria (Paleontología) 32:1-28.
Castellanos A (1959). Trascendencia de la obra de Florentino Ameghino. Rev Fac Cs Nat Salta 1:35-56.
Chichkoyan K V, Martínez-Navarro B, Moigne A M, Belinchón M, Lanata J L (2017). The exploitation of megafauna during the earliest peopling of the Americas: An examination of nineteenth-century fossil collections. Comptes Rendus Palevol, 16(4):440-451.
Chimento N R, Carlini A A, Zurita A E, Krmpotic C (2009). Morfología comparada de osteodermos en Glyptodontidae (Xenarthra, Cingulata). Reunión anual de comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina y Conferencias: "Darwin, Lamarck y la Teoría de la Evolución de las Especies" Resúmenes: 29-30.
Chimento N R, Ciancio M R, Cornero S, Carlini A (2010). La coraza de Eleutherocercus (Xenarthra, Glyptodontidae): presencia de una estructura posiblemente vinculada a una gran masa glandular. In: Casanave E B (ed). Libro de Actas de XXIII Jornadas argentinas de Mastozoologia. Bahía Blanca, p 10.
Christen Z M, Sánchez-Villagra M R, Le Verger K (2023). Cranial and endocranial comparative anatomy of the Pleistocene glyptodonts from the Santiago Roth Collection. Swiss. Journal of Palaeontology 142(1):14.
Ciancio M R (2016). Los armadillos (Dasypodidae, Xenarthra) del Cenozoico temprano-medio de Argentina: aspectos evolutivos, bioestratigráficos y biogeográficos. Contribuciones del MACN 6:231-247.
Ciancio M R, Pujos F, Cerdeño E (2025). New cingulate xenarthrans from the late Oligocene of Quebrada Fiera (Mendoza, Argentina). Journal of Mammalian Evolution, 32(2):1-19.
Cione A L, Tonni E P (1995). Chronostratigraphy and "Land-Mammal Ages" in the Cenozoic of southern South America: principles, practices, and the "Uquian" problem. Journal of Paleontology, 69(1): 135-159.
Cione A L, Tonni E P (2005). Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Relatorio 16 Cong Geol Argent 11:183-200.

Cione A, Tonni E, Soibelzon L (2009). Did humans cause the Late Pleistocene-Early Holocene mammalian extinctions in South America in a context of shrinking open areas?. In: Haynes G (ed). American megafaunal extinctions at the end of the Pleistocene. Springer Dordrecht p 125-144.

Cione A L, Gasparini G M, Soibelzon E, Soibelzon L H, Tonni E P (2015). The GABI in southern South America The Great American Biotic Interchange: a South American perspective. Dordrecht: Springer.

Clift W (1835). Some Account of the Remains of theMegatherium sent to England from Buenos Ayres by Woodbine Parish, Jun., Esq., FGSFRS. Transactions ofthe Geological Society of London 3(3): 437-450.

Cope E D (1885). The extinct Mammalia of the Valley of Mexico. Proceedings of the American Philosophical Society 22(117):1-2.

Cope E D (1888) Glyptodon from Texas. American Naturalist, 22:345-346.

Cope E D (1889). The edentate of North America. American Naturalist 23:657-664.

Croft D A, Flynn J J, Wyss A R (2007). A new basal Glyptodontoid and other Xenarthra of the early Miocene Chucal Fauna, Northern Chile. Journal of Vertebrate Paleontology 27(4):781-797.

Cruz L E, Zamorano M, Scillato-Yané G J (2011). Diagnosis and redescription of Panochthus subintermedius Castellanos (Xenarthra, Glyptodontia) from the Ensenadan (early-middle Pleistocene) of Buenos Aires (Argentina). Paläontologische Zeitschrift, 85:115-123.

Cruz L E, Fernicola J C, Porpino K D O (2013). A propósito del neotipo de Panochthus tuberculatus (Owen, 1845) (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontia). Rev. Bras. Paleontol. 16(2):331-340.

Cruz L E, Fernicola J C, Taglioretti M, Toledo N (2016). A reassessment of the taxonomic status of Paraglyptodon Castellanos 1932 (Mammalia, Cingulata, Glyptodontia). Journal of South American Earth Sciences 66:32-40.

Cuadrelli F (2020). Los Glyptodontidae Glyptodontinae (Mammalia, Xenarthra): morfología, sistemática y filogenia de los taxones de la radiación austral. Tesis Doctoral Universidad Nacional de Córdoba, 254 pp.

Cuadrelli F, Zurita A E, Toriño P, Miño-Boilini A R, Rodríguez-Bualó S, Perea D, Acuña Suárez, G E (2019). Late Pleistocene glyptodontinae (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae) from southern south America: a comprehensive review. Journal of Vertebrate Paleontology 38(5):e1525390.

Cuadrelli F, Zurita A E, Toriño P, Miño-Boilini A R, Perea D, Luna C A, Medina O (2020). A new species of glyptodontine (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae) from the Quaternary of the Eastern Cordillera, Bolivia: phylogeny and palaeobiogeography. Journal of Systematic Palaeontology 18(18):1543-1566.

Cuadrelli F, Zamorano M, Barasoain D, Anaya F, Zurita A E (2023a). Un peculiar ejemplar de Panochtus (Xenarthra, Glyptodontidae) de la cordillera Oriental, Bolivia. Andean Geology 50(1):57-74.

Cuadrelli F, Escamilla J, Zurita A, Gillette D D, Dávila L S (2023b). Glyptotherium cylindricum (Cingulata, Glyptodontidae) from the Late Pleistocene of Guatemala: the most complete record of Glyptodontinae from Central America Alcheringa: An Australasian. Journal of Palaeontology 47(3):336-347.

Cuatáparo J N (1874). Ligera exposición geológica relativa al Valle de México. Revista El Minero Mexicano 2 (30):366-369

Cuatáparo J N, Ramírez S (1875). Descripción de un mamífero fósil de especie desconocida perteneciente al género Glyptodon encontrado en las capas posterciarias de Tequixquiac, en el distrito de Zumpango. Boletín de la Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística 3 (2):354-362.

Da Costa P V L G, Victer G D, Porpino K D O, Bergqvist L P (2012). Osteoderm histology of Late Pleistocene cingulates from the intertropical region of Brazil. Acta Palaeontologica Polonica 59(3):543-552.

D'Alton J (1835). Über die von dem verstorbener Herrn Sellow aus der Banda Oriental mitgebrachten fossilen Panzerfragmente und die dazu gehörigen Knochen-Überreste. Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin aus dem Jahre 1833, pp. 369–424.

Dantas M A T, de Melo França L, Cozzuol M A, Rincón A D (2013). About the occurrence of Glyptodon sp in the Brazilian Intertropical Region. Quaternary International 305:206-208.

Darwin C (1832). To Caroline Darwin. 24 October – 24 November [1832] DCP-LETT-188. https://www.darwinproject.ac.uk/letter/?docId=letters/DCP-LETT-188.xml

Darwin C (1859). On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. Londres, John Murray.

De Araújo-Júnior H I, de Souza Barbosa F H, da Silva L H M (2017). Overlapping paleoichnology, paleoecology and taphonomy: Analysis of tooth traces in a Late Pleistocene-early Holocene megafaunal assemblage of Brazil and description of a new ichnotaxon in hard substrate. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 468:122-128.

De Lima F, Porpino K (2018). Ectoparasitism and infections in the exoskeletons of large fossil cingulates. PLoS One 13(10):e0205656.

De los Reyes M, Poiré D, Soibelzon L, Zurita A E, Arrouy M J (2013). First evidence of scavenging of a glyptodont (Mammalia, Glyptodontidae) from the Pliocene of the Pampean region (Argentina): taphonomic and paleoecological remarks. Palaeontologia Electronica 16(2 15A). 13p.

Del Papa M, de los Reyes M, Poire D G, Rascova, N, Jofre G, Delgado M (2024). Anthropic cut marks in extinct megafauna bones from the Pampean region (Argentina) at the last glacial maximum. PLoS One 19(7):e0304956.

De Souza Barbosa F H, Luna C A (2014). Lesiones en la coraza y endoesqueleto de un ejemplar de Panochthus Burmeister 1866 (Mammalia, Glyptodontia) de la Provincia de Córdoba, Argentina. Revista del Museo Provincial de Ciencias Naturales Arturo Umberto Illia 1:9-26.

De Souza Barbosa F H, Porpino K D O, Fragoso A B L, Oliveira E V (2014). Arthritis in a glyptodont (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). PLoS One 9(2):e88646.

De Souza Barbosa F H, Porpino K D O, Rothschild B M, Cabra U G, Bergqvist L P (2017). Arthritic lesions and congenital fusion in foot bones of Panochthus sp (Xenarthra, Cingulata). Anais da Academia Brasileira de Ciencias 91:e20160812.

Delsuc F, Gib G C, Kuch M, Billet G, Hautier L, Southon J, Rouillard J M, Fernicola J C, Vizcaíno S F, MacPhee R D, Poinar H N (2016). The phylogenetic affinities of the extinct glyptodonts. Current Biology 26:155-156.

Domingo L, Tomassini R L, Montalvo C I, Sanz-Pérez D, Alberdi M T (2020). The Great American Biotic interchange revisited: a new perspective from the stable isotope record of Argentine pampas fossil mammals. Scientific Reports 10(1):1-10.

Domínguez F, dell'Erba M G, Vassallo L (2025) Evolución del patrón geométrico en corazas de Gliptodonte. In Agnolín F; Boh D; Quintana C A (eds) pp: 77-82 Trabajos de las Segundas Jornadas Paleontológicas Chapadmalenses. Fundación de Historia Natural Félix de Azara.

Duarte G R (1997). Gliptodontes del Pleistoceno tardío de Agua de las Palomas, Campo del Pucará, Catamarca, Argentina Variaciones morfológicas del caparazón de Glyptodon reticulatus Owen, 1845. Ameghiniana 34(3):345-355.

Engelmann G F (1985). The phylogeny of the Xenarthra. In: G. G. Montgomery (ed.), The evolution and ecology of armadillos, sloths, and vermilinguas, Washington D. C. Smithsonian Institution Press.

Elissamburu A, Vizcaíno S F (2003). Efecto del diseño de la extremidad posterior sobre la postura bípeda en mamíferos fósiles. Ameghiniana 40 (Suppl.) 56R.

Falkner P T (1974). Descripción de la Patagonia y de las partes contiguas de la América del Sur. Buenos Aires, Hachette.

Fariña R A (1988). Observaciones adicionales sobre la biomecánica masticatoria en Glyptodontidae (Mammalia; Edentata). Boletín de la Sociedad Zoológica 4:5-9.

Fariña R A (1993). Analisis filogenetico de Glyptodontia. Ameghiniana 30(3):329-330.

Fariña R A (1995). Limb bone strength and habits in large glyptodonts. Lethaia 28(3):189-196.

Fariña R A (2001). Física y Matemáticas para reconstruir la vida en el pasado. Actas de Fisiología 6:47-71.

Fariña R A, Vizcaíno S, Bargo M S (1998) Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene-early Holocene of South America) mammal megafauna. Mastozoología Neotropical 5(2):87-108

Fariña R A, Vizcaíno S (2001). Carved teeth and strange jaws: how glyptodonts masticated. Acta Palaeontol Pol 46 (2):219-234.

Fariña R A, Vizcaíno S F, De Iuliis G (2013) Megafauna: giant beasts of pleistocene South America. Indiana University Press

Feola S F (2022). Icnología y sedimentología del Yacimiento Paleoicnológico de Pehuen Co (Pleistoceno tardío): provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral Universidad Nacional del Sur.

Fernícola J C (2006). Análisis filogenético de la subfamilia Propalaehoplophorinae Ameghino, 1891. Ameghiniana 43 (4):37R-38R.

Fernicola J C (2008). Nuevos aportes para la sistemática de los Glyptodontia Ameghino 1889 (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). Ameghiniana 45(3):553-574.

Fernicola J C y Vizcaíno S F (2008). Revisión del género Stegotherium Ameghino, 1887 (Mammalia, Xenarthra, Dasypodidae). Ameghiniana 45(2):321-332.

Fernicola J C (2006). Análisis filogenético de la subfamilia Propalaehoplophorinae Ameghino, 1891. Ameghiniana 43 (4):37R-38R.

Fernicola J C, Porpino K O, (2012). Exoskeleton and systematics: a historical problem in the classification of glyptodonts. J Mamm Evol 19(3):171-183.

Fernicola J C, Toledo N, Bargo M S, Vizcaíno S F (2012). A neomorphic ossification of the nasal cartilages and the structure of paranasal sinus system of the glyptodont Neosclerocalyptus Paula Couto 1957 (Mammalia, Xenarthra). Palaeontologia Electronica 15.

Fernicola J C, Rinderknecht A, Washington J, Vizcaíno S F, Porpino K O (2018). A new species of Neoglyptatelus (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the late Miocene of Uruguay provides new insights on the evolution of the dorsal armor in cingulates. Ameghiniana 55:233-252.

Fernicola J C, Cruz L E, Porpino K O (2014). On the type specimen of Panochthus Frenzelianus Ameghino, 1889 (xenarthra, glyptodontia, panochthidae). Ameghiniana, 51(2):83-93.

Fernicola J C, Vizcaíno S F (2019). Cingulates (Mammalia, Xenarthra) of the Santa Cruz Formation (Early-Middle Miocene) from the Río Santa Cruz Argentine Patagonia. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 19(2):85-101.

Ferreira J D, Zamorano M, Ribeiro A M (2015). On the fossil remains of Panochthus Burmeister 1866 (Xenarthra, cingulata, Glyptodontidae) from the Pleistocene of southern Brazil. Anais da Academia Brasileira de Ciências 87(01):15-27.

Galliari F C, Carlini A A (2019). Xenarthran synsacrum morphology and evolution. Journal of Mammalian Evolution 26(4): 493-504.

Gárgano C (2015). Ciencia en dictadura: trayectorias, agendas de investigación y políticas represivas en Argentina. INTA, Buenos Aires.

Gaudin T J, McDonald GH (2008). Morphology-based investigations of the phylogenetic relationships among extant and fossil xenarthrans. In: Vizcaíno SF, Loughry WJ (eds) The Biology of the Xenarthra. University of Florida Press, Gainesville, pp 24–36.

Gaudin T J, Croft D A (2015). Paleogene Xenarthra and the evolution of South American mammals. J Mammal 96(4):622-634.

Gervais P (1869). Mémoire sur les formes cérébrales propres aux édentés vivants et fossiles: précédé de remarques sur quelques points de la structure anatomique de ces animaux et sur leur classification. Nouvelles Archives du Muséum D'histoire Naturelle 5, Paris, pp 1-57.

Gillete D D, Ray C E (1981). Glyptodonts of North America. Smithsonian Contributions to Paleobiology 40:1-255.

Gillette D D, Carraza-Castañeda O, White R S, Morgan G S, Thrasher L C, McCord R, McCullough, G (2016). Ontogeny and sexual dimorphism of Glyptotherium texanum (Xenarthra, Cingulata) from the Pliocene and Pleistocene (Blancan and Irvingtonian NALMA) of Arizona, New Mexico, and Mexico. Journal of Mammalian Evolution 23:133-154.

González Ruiz L R (2010). Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra. del Mioceno temprano y medio de Patagonia (edades Santacrucense y "Friasense"). Doctoral dissertation, Universidad Nacional de La Plata.

González Ruiz L R, Zurita A E, Scillato-Yané G J, Zamorano M, Tejedor M F (2011). Un nuevo Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) del Mioceno de Patagonia (Argentina) y comentarios acerca de la sistemática de los gliptodontes" friasenses". Revista Mexicana de Ciencias Geológicas 28(3):566-579.

Gonzalez Ruiz L R, Reato A, Cano D M, Martínez O A (2017). Old and new specimens of a poorly known glyptodont from the Miocene of Patagonia and their biochronological implications. Acta Palaeontologica Polonica 62(1):181-194.

González Ruiz L R, Brandoni D, Zurita A E, Green J L, Novo N M, Tauber A A, Tejedor M F (2020). Juvenile glyptodont (Mammalia, Cingulata) from the Miocene of Patagonia, Argentina: Insights into mandibular and dental characters. Journal of Vertebrate Paleontology 40(1):e1768398.

González Ruiz L R (2022). Cingulata (Mammalia, Xenarthra) from the type fauna of the "Friasian" South American Land-Mammal age, Alto Río Cisnes (Río Frías Formation, Burdigalian-Langhian Age, Miocene): Chile. Journal of South American Earth Sciences, 119:104007.

Graham R W, Lundelius E L (1984). Coevolutionary disequilibrium and Pleistocene extinction. In: P.S. Martin and R.G. Klein (eds.), Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution, 223-249. University of Arizona Press, Tucson.

Gray J E (1869.) Catalogue of Carnivorous, Pachydermatous, and Edentate Mammalia in the British Museum. London. British Museum.

Grayson D K (1984). Explaining Pleistocene Extinctions. Thoughts on the structure of a debate. In: P.S. Martin and R.G. Klein (eds.), Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution, 807-823. University of Arizona Press, Tucson.

Gutiérrez M A, Martínez G A, Bargo M S, Vizcaíno S F (2010). Supervivencia diferencial de mamíferos de gran tamaño en la región pampeana en el Holoceno temprano y su relación con aspectos paleobiológicos. In: De Nigris, M E, Lacrouts, A, Tecce, S (eds). Zooarqueología a principios del siglo XXI Aportes teóricos, metodológicos y casos de estudio. Buenos Aires pp:231-242.

Hansen S (1888). Det jordfundne Menneske fra Pontimelo in Samling af Afhandlinger e Museo Lundii Kjobenhavn pp. 1-27.

Haro J A, Brambilla L, Brun L, Ibarra L, Zuccari L, Marchetto J (2020). Histology of 'uncommon' osteoderms of Glyptodon reticulatus Owen, 1845 (Mammalia, Xenarthra) from the late Pleistocene of Argentina and its systematic and developmental implications. Journal of South American Earth Sciences 101.

Hautier L, Weisbecker V, Sánchez-Villagra M R, Goswami A, Asher R J (2010) Skeletal development in sloths and the evolution of mammalian vertebral patterning. Proceedings of the National Academy of Sciences, 107(44): 18903-18908

Hennig W (1966). Phylogenetic systematics. University of Illinois Press Urbana Illinois.

Hennig W (1968). Elementos de una sistemática filogenética. EUDEBA Buenos Aires.

Hinojosa L F (2005) Cambios Climáticos y Vegetacionales Inferidos a Partir de Paleofloras Cenozoicas del sur de Sudamérica. Revista Geológica de Chile 32:95-11.

Hill R V (2006). Comparative anatomy and histology of xenarthran osteoderms. Journal of Morphology 267: 1441–1460.

Hoffstetter R (1955). Sur le genotype de Glyptodon Owen. Bulletin du Musueum National d'Historie Naturalle Paris (2) 27:408–413.

Hoffstetter R, (1958). Xenarthra. In: Piveteau J (ed). Trait´e de Pal´eontologie 6:535-636 Masson et Cie, Paris.

Hormiga G, Giribe G (2004). Fundamentos de cladística. In Curso práctico de entomología (pp. 55-84). Asociación Española de Entomología.

Hoorn C, Boschman L M, Kukla T, Sciumbata M, Val P (2022). The Miocene wetland of western Amazonia and its role in Neotropical biogeography. Botanical Journal of the Linnean Society, 199,25–35.

Hrdlička A (1912). Early in South America. Smithsonian Institution, Bureau of American Ethnology, Bulletin 52, Washington, 405 pp.

Huxley T (1864). On the Osteology of the genus Glyptodon. Proceedings of the Royal Society of London 13:108-108.

Hubbe A, Hubbe M, Neves W (2007). Early Holocene survival of megafauna in South America. Journal of Biogeography 34:1642-1646.

Hubbe A, Vasconcelos A G, Vilaboim L, Karmann I, Neves W (2011). Chronological distribution of Brazilian Glyptodon sp remains: a direct 14C date for a specimen from Iporanga, São Paulo, Brazil. Radiocarbon 53(1):13-19.

Iglesias A, Artabe A E, Morel E M (2011). The evolution of Patagonian climate and vegetation from the Mesozoic to the present. Biological Journal of the Linnaean Society, 103:409–422.

Irrazabal M L, Zurita A E, Rey L, Cuadrelli L, Luna C, Gonzalez-Ruiz L, Straccia P, Barasoain D (2018). On the taxonomic status of Neuryurus rudis (Gervais) (Xenarthra, Glyptodontidae) and some considerations about ontogenetic changes in Glyptodontidae. 1st Palaeontological Virtual Congress, Book of Abstracts pp 91.

Kalthoff D C (2011). Microstructure of dental hard tissues in fossil and recent xenarthrans (Mammalia: Folivora and Cingulata). Journal of Morphology 272(6): 641-661.

Kraglievich L (1932). Nuevos apuntes para la geología y paleontología uruguayas. An Mus Hist Nat Montevideo 3:257–320.

Koken E (1888). Eleutherocercus, ein neuer Glyptodont aus Uruguay. Anhang zu den Abhandlungen Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1888:1-28.

Larrañaga D (1922-1930). Escritos de Don Dámaso Antonio Larrañaga Instituto Histórico y Geográfico del Uruguay. Imprenta Nacional. Montevideo.

Larrañaga D (2015). Diario de historia natural, 1808-1814 (Vol. 1). Ministerio de Educación y Cultura, República Oriental del Uruguay.

Le Verger K (2023). Xenarthrans of the collection of Santiago Roth from the Pampean Region of Argentina (Pleistocene: in Zurich, Switzerland Swiss. Journal of Palaeontology 142(1):3.

Lessa E P, Fariña R A (1996). Reassessment of extinction patterns among the late Pleistocene mammals of South America. Palaeontology 39 (3): 651-662.

Lucas S G (2014). Late Pleistocene mammals from El Hatillo, Panama. Revista Geológica de América Central (50):139-151.

Luna C A (2011). Trazas de insectos asociadas a restos de corazas de Glyptodontidae en el Pleistoceno tardío de la provincia de Córdoba, Argentina. IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Actas pp:23.

Luna C A, Krapovickas J M (2011). Primer registro de un ejemplar juvenil de Glyptodon sp (Cingulata, Glyptodontidae) del Cuaternario de la provincia de Córdoba, Argentina. Mastozoología Neotropical 18(1):135-141

Luna C A, Cerda I A, Zurita A E, Gonzalez R, Prieto M C, Mothé D, Avilla L S (2018). Distinguishing Quaternary glyptodontine cingulates in South America: How informative are juvenile specimens? Acta Palaeontologica Polonica 63 (1):159-170.

Luna C A, Barasoain D, Vezzosi R I, Ercoli M D, Zurita A E, Poo, R R (2024). Memories of the blows: severe soft-tissue injuries in caudal vertebrae of Panochthus Burmeister (Xenarthra, Glyptodontidae). Journal of Mammalian Evolution 31(3):29.

Lund P W (1839). Blik paa Brasiliens dyreverden for sidste jorgdomvaeltning Anden afhandling: Pattedyrene (Lagoa Santa d 16 de novbr 1837). Det Kongelige Danske Videskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger 8:61-144.

Lund P W (1840a). Blik paa Brasiliens dyreverden for sidste jorgdomvaeltning. Tredie afhandling: Fortsaettelse af Pattedyrene. Lagoa Santa d. 12te septbr. 1838. Det Kongelige Danske Videskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger 8:217–272.

Lund P W (1840b). Tillaeg til de to sidste Afhandlinger over Brasiliens Dyreverden for Sidste Jordomvaeltning. Lagoa Santa, den 4de. April 1839. Det Kongelige Danske Videskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger 8:273–296.

Lund P W (1842). Blik paa Brasiliens Dyreverden for Sidste orgdomvaeltning. Fjerde Afhandling: Fortsaettelse af Pattedyrene. Lagoa Santa den 30te. Januar 1841. Det Kongelige Danske Videskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger 9:137–208.

Lydekker R (1894). Contributions to a knowledge of the fossil vertebrates of Argentina 2 The extinct edentates of Argentina. Anales del Museo de La Plata, Paleontología Argentina 3:1-118.

Machado F A, Marroig G, Hubbe A (2022). The pre-eminent role of directional selection in generating extreme morphological change in glyptodonts (Cingulata; Xenarthra). Proceedings of the Royal Society B 289:20212521.

Markgraf V (1985). Late Pleistocene faunal extinctions in southern Patagonia. Science 228, 1110e1112.

Martin P S (1967). Pleistocene overkill. In: Martin, P.S., Wright Jr., H.E. (Eds.), Pleistocene Extinctions, the Search for a Cause. Yale University Press, New Haven, Connecticut, pp. 75-120.

Martínez G (1997). preliminary report of the Late Pleistocene site of Paso Otero 5 in the Pampean Region of Argentina. Current Research in the Pleistocene 14:53-55

Martínez G G, Gutiérrez M A (2004). Tendencias en la explotación humana de la fauna durante el Pleistoceno final- Holoceno en la Región Pampeana (Argentina). Zooarchaeology of South America, G. Mengoñi Goñalons (Ed), BAR International Series 1298:81-98.

Martini G A, Degrange F J, Gonzalez Ruiz L R (2022). The stapes of Propalaehoplophorus Ameghino (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae). Publicación Electrónica Asociación Paleontológica Argentina Volumen 22(R2).

McDonald H G (2003). Xenarthran skeletal anatomy: primitive or derived? Senckenb Biol 83:5-17.

McKenna M C, Bell S K (1997). Classification of Mammals Above the Species Level. Columbia University Press, New York.

Mitchell K J, Scanferla A, Soibelzon E, Bonini R, Ochoa J, Cooper A (2016). Ancient DNA from the extinct South American giant glyptodont Doedicurus sp (Xenarthra: Glyptodontidae) reveals that glyptodonts evolved from Eocene armadillos Molecular. Ecology 25(14):3499-3508.

Milne N, Toledo N, Vizcaíno S F (2012). Allometric and group differences in the xenarthran femur. Journal of Mammalian Evolution 19:199-208.

Monjeau J A, Araujo B, Abramson G, Kuperman M N, Laguna M F, Lanata J L (2017). The controversy space on Quaternary megafaunal extinctions. Quaternary International 431:194-204.

Moura J F, Gois F, Galliari F C, Fernandes M A (2019). A new and most complete pampathere (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Quaternary of Bahia, Brazil. Zootaxa, 4661(3): 401-444.

Mulch A, Uba C E, Strecker M R Schoenberg R, Chamberlain C P (2010). Late Miocene climate variability and surface elevation in the central Andes. Earth and Planetary Science Letters, 290(1-2), 173-182.

Núñez-Blasco A, Zurita A E, Miño-BoiliniA R, Bonini, R A (2020). Chronologic distribution of the Glyptodontidae (mammalia, Cingulata) recorded in the Villavil- Quillay basin, catamarca, Argentina. In: Crespo, V, Citton, P (eds). 2nd Palaeontological Virtual Congress, p 187.

Núñez-Blasco A, Zurita A E, Miño Boilini Á R, Bonini R A, Cuadrelli F (2021). The glyptodont Eleutherocercus solidus from the late Neogene of north-western Argentina: Morphology, chronology, and phylogeny. Acta Palaeontologica Polonica 66(3): S79-S99.

Nuñez-Blasco A, Miño-Boilini A R, Bonin, R A, Barbosa F H D S, Tomassini R L, Zurita A E (2022). New remains of Eleutherocercus (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) from the Pampean and Northwestern regions of Argentina: morphology and phylogeny of late Neogene Doedicurinae. Historical Biology 35(8):1274-1287.

Nuñez-Blasco A, Tomassini R L, Marín-Monfort M D, Miño-Boilini A, Bonini R A, Zurita A E (2023). Caudal tubes taphonomy of the neogene genus Eleutherocercus (Cingulata, Glyptodontidae) and its taxonomic implications. In: Vlachos, E, Crespo, V D, Ríos Ibanez, M, Arnal, F A M, Gamonal, A, Cruzado-Caballero, P, González-Dionis, J, Guerrero-Arenas, R, Sanchez-García, A (eds). Book Of Abstracts Of the 4th Paleontological Virtual Congress, p 378.

Núñez-Blasco A, Zurita A E, Bonini R A, Miño-Boilini A R, Quiñones S I, Toriño P, Georgieff S (2024a). Plohophorini glyptodonts (Xenarthra, Cingulata) from the late Neogene of northwestern Argentina Insight into their diversity, evolutionary history, and paleobiogeography. Journal of Mammalian Evolution 31(3):33.

Núñez-Blasco A, De los Reyes M, Cuadrelli F, Quiñones S, Zurita A E (2024b). New remains of Doedicurini (Cingulata, Glyptodontidae) from the latest Pliocene/earliest Pleistocene of the Pampean Region (Argentina). shed light on the morphological evolution of the caudal tube. Journal of South American Earth Sciences 149:105232.

O'Dea A, Lessios H A, Coates A G, Eytan R I, Restrepo-Moreno S A, Cione A L, Jackson J B (2016). Formation of the Isthmus of Panama. Science advances 2(8), e1600883.

Oliva C, Zurita A E, Dondas A, Scillato-Yané G J (2010). Los Glyptodontinae (Xenarthra, Glyptodontidae) del Piso/Edad Chapadmalalense (Plioceno tardío): revisión y aportes a su conocimiento. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas 27(1):112-120.

Oliveira E V, Barreto A, Alves R (2009). Aspectos sistemáticos, paleobiogeográficos e paleoclimáticos dos mamíferos quaternários de Fazenda Nova, PE, nordeste do Brasil. AEA 5 (2): 75-85.

Oliveira É V, Porpino K O, Barreto A F (2010). On the presence of Glyptotherium in the Late Pleistocene of Northeastern Brazil, and the status of "Glyptodon" and "Chlamydotherium" Paleobiogeographic implications. N Jb Geol Paläont Abh 258:353-363.

Ortiz-Jaureguizar E, Cladera G. (2006) Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. Journal of Arid Environments 66(3):498–532 https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.01.007

Osborn H F (1903). Glyptotherium texanum, a new glyptodont, from the lower Pleistocene of Texas. Bull Am Mus Nat Hist 19(17):491-494.

Owen R (1838). Note on the Glyptodon. In: Parish, W. (ed). Buenos Aires and the Provinces of the Río de La Plata, p 178.

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 armour figured by Mr Clift in his memoir on the Megatherium, brought to England by Sir Woodbine Parish, F G S. Proceedings of the Geological Society of London 3(62):108-113.

Owen R (1845). Descriptive and illustrated catalogue of the fossil organic remains of Mammalia and Aves contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of London, England. Richard and John E Taylor, London.

Palanca F, Daino L, Benbassat E (1972). Yacimiento "Estancia La Moderna" (Pdo de Azul, Provincia de Buenos Aires). Nuevas Perspectivas para la Arqueología de la Pampa Bonaerense Informe Primera Parte. Etnia 15:19-27.

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 (1/2):19-35.

Pascual R, Odreman Rivas O E (1973). Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con fenómenos diastróficos. V Congreso Geológico Argentino 3: 139-15.

Pascual R, Ortiz-Jaureguizar E O (1990). Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. J Hum Evol 19: 23-60.

Pascual R, Bondesio P, Vucetich M G, Scillato-Yané G J, Bond M, Tonni E P (1984). Vertebrados fósiles cenozoicos. IX Congreso Geológico Argentino, Relatorio 2 (9): 439-461.

Pasquali R C, Tonni E P (2008). Los hallazgos de mamíferos fósiles durante el período colonial en el actual territorio de la Argentina Serie Correlación Geológica 24:35-43.

Patterson B and Pascual R (1968). The Fossil Mammal Fauna of South America. In: Evolution, Mammals and Southern Continents. State University of New York Press, Albany.

Paula Couto J C (1979). Tratado de Paleomastozoologia. Academia Brasileira de Ciencias.

Perea D (2005). Pseudoplohophorus absolutus n sp (Xenarthra, Glyptodontidae): variabilidad en Sclerocalyptinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. Ameghiniana 42(1):175-190.

Perea D, Toriño P, Ghizzoni M (2019). First endoskeletal remains of Neuryurus (Xenarthra, Glyptodontidae): an emended diagnosis of the genus, and body mass estimations. Journal of Vertebrate Paleontology 39(4):e1668400.

Perea D, Verde M, Montenegro F, Toriño P, Manzuetti A, Roland G (2020). Insect trace fossils in glyptodonts from Uruguay. Ichnos 27(1):70-79.

Perez L M, Toledo N, De Iuliis G, Bargo M S, Vizcaíno S F (2010). Morphology and function of the hyoid apparatus of fossil xenarthrans (Mammalia). Journal of Morphology 271(9):1119-1133.

Pérez E A (2013). Los mamíferos fósiles del distrito de Puente de Piedra (Xenarthra, Glyptodontidae; Artiodactyla, Camelidae, Lamini): Grecia, provincia de Alajuela, Costa Rica. Revista Geológica de América Central, (49):33-44.

Pérez-Crespo V, Arroyo-Cabrales J, Alva-Valdivia L, Morales-Puente P, Cienfuegos-Alvarado E (2011). Diet and habitat definitions for Mexican glyptodonts from Cedral (San Luis Potosí, México) based on stable isotope analysis. Geological Magazine 149(1):153-157.

Pérez S I, Prates L (2024). Late Pleistocene–Holocene Extinctions of the Terrestrial Megafauna. Encyclopedia of Biodiversity (Third Edition) 2: 158-170.

Pérez L M, Scillato-Yané G J, Vizcaíno S F (2000). Estudio morfofuncional del aparato hioideo de Glyptodon cf clavipes Owen (Cingulata: Glyptodontidae). Ameghiniana 37(3):293-299.

Pires M M, Guimarães P R, Galetti M, Jordano P (2018). Pleistocene megafaunal extinctions and the functional loss of long-distance seed-dispersal services. Ecography 41(1):153-163.

Podgorny I (2001). El camino de los fósiles: Las colecciones de mamíferos pampeanos en los museos franceses e ingleses del siglo XIX. Asclepio 53(2): 97-116

Podgorny I (2011a). Mercaderes del pasado: Teodoro Vilardebó, Pedro de Angelis y el comercio de huesos y documentos en el Río de la Plata, 1830-1850. Circumscribere: International Journal for the History of Science 9: 29-77.

Podgorny I (2011b). Diplomacia, pichiciegos, megaterios y gliptodontes 1820-1840. Ciencia Hoy 21 (121): 49-54.

Podgorny I (2012) De cómo Mylodon robustus surgió de los huesos de Glyptodon El comercio de huesos con el Río de la Plata y la sistemática de los mamíferos fósiles en 1840. Revista del Museo de La Plata Sección Paleontología 12(67):43-64

Politis G, Gutiérrez M (1998). Gliptodontes y cazadores-recolectores de la región pampeana (Argentina). Latin American Antiquity 9(2):111-134.
Politis G G, Messineo P G (2008). The Campo Laborde site: New evidence for the Holocene survival of Pleistocene megafauna in the Argentine Pampas. Quaternary International 191(1):98-114.
Politis G G, Bonomo M (2011). Nuevos datos sobre el "hombre fósil" de Ameghino. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 12:101-119.
Politis G, Messineo P, Stafford Jr T, Lindsey E (2019). Campo Laborde: A Late Pleistocene giant ground sloth kill and butchering site in the Pampas. Science Advances 5(3):4546.
Politis G, Gutiérrez M A, Rafuse D J, Blasi A (2016). The arrival of Homo sapiens into the Southern Cone at 14,000 years ago. PLoS One 11(9):0162870.
Porpino K D O, Bergqvist L P (2002). Novos achados de Panochthus (Mammalia, Cingulata, Glyptodontoidea) no Nordeste do Brasil. Revista Brasileira de Paleontologia 4(5):51-62.
Porpino K D, Fernicola J C, Bergqvist L P (2009). A new cingulate (Mammalia: Xenarthra), Pachyarmatherium brasiliense sp. nov., from the Late Pleistocene of Northeastern Brazil. J Vertebr Paleontol 29:881–893.
Porpino K O, Fernícola J C, Bergqvist L P (2010.) Revisiting the intertropical Brazilian species Hoplophorus euphractus (Cingulata, Glyptodontoidea) and the phylogenetic affinities of Hoplophorus. Journal of Vertebrate Paleontology 30: 911-927.
Porpino K D O, Fernícola J C, Cruz L E, Bergqvist L P (2014). The intertropical Brazilian species of Panochthus (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontoidea): a reappraisal of their taxonomy and phylogenetic affinities. Journal of Vertebrate Paleontology 34(5):1165-1179.
Prado J, Martinez-Maza C, Alberdi M (2015). Megafauna extinction in South America: A new chronology for the Argentine Pampas. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 425:41-49.
Prates L, Politis G, Steele J (2013). Radiocarbon chronology of the early human occupation of Argentina. Quaternary International 301: 104-122.
Prates L, Perez S I (2021). Late Pleistocene South American megafaunal extinctions associated with rise of Fishtail points and human population. Nature Communications 12(1):2175.
Prates L, Politis G G, Perez, S I (2020). Rapid radiation of humans in South America after the last glacial maximum: A radiocarbon-based study. PloS one 15(7) e0236023.
Prates L, Rivero D, Perez, I (2022). Changes in projectile design and size of prey reveal the central role of Fishtail points in megafauna hunting in South America. Scientific Reports 12(1):1-13.
Quintana C A (2023). El primer hallazgo de gliptodontes en América del Norte: del Quinametzin al Glyptodon mexicano. Historia Natural Tercera Serie 13(1):171-183.

Quiñones S I, Miño-Boilini A R, Zurita A E, Contreras S, Luna C A, Candela A M Camacho M, Ercoli M D, Solís N, Brandoni D (2019). New records of Neogene Xenarthra (Mammalia). from eastern Puna (Argentina): diversity and biochronology. Journal of Paleontology 93:1258-1275.

Quiñones S I, De los Reyes M, Zurita A E, Cuadrelli F, Miño-Boilini A R, Poiré D G (2020). Neosclerocalyptus Paula Couto (Xenarthra, Glyptodontidae) in the late Pliocene-earliest Pleistocene of the Pampean region (Argentina): Its contribution to the understanding of evolutionary history of Pleistocene glyptodonts. Journal of South American Earth Sciences 103:102701.

Quiñones S I, Cuadrelli F, De los Reyes M, Luna C A, Poir, D G, Zurita A E (2023). A new species of Plohophorus Ameghino (Cingulata, Glyptodontidae) from the latest Pliocene-earliest Pleistocene of the Pampean Region (Argentina): the last survivor of a Neogene lineage. Journal of Systematic Palaeontology 21(1):2246963.

Ramos V (2020). El primer estudio geológico de las Provincias Unidas del Río de la Plata: Los aportes de Dámaso A Larrañaga. Revista Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales 7(1):53-62

Rabassa J, Coronato A M (2009). Glaciations in Patagonia and Tierra del Fuego during the Ensenadan Stage/Age (Early Pleistocene–earliest Middle Pleistocene) Quat Int. 210:18-36.

Ramírez-Cruz G A, Montellano-Ballesteros M (2014). Two new glyptodont records (Mammalia: Cingulata) from the late Pleistocene of Tamaulipas and Tlaxcala, Mexico: implications for the taxonomy of the genus Glyptotherium. The Southwestern Naturalist 59(4):522-530.

Redford K H, Eisenberg J F (1992). Mammals of the Neotropics. The Southern Cone.University of Chicago, Chicago.

Reig O (1961). La paleontología de vertebrados en la Argentina: retrospección y prospectiva. Holmbergia 6: 67-127.

Reig O (1981a). Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. Monographiae Naturae 1:1–162.

Reig O (1981b). La paleontología argentina, pasado y presente. Interciencia 6(4):274-277.

Reig O (1985). Autoridad y autoritarismos en la ciencia argentina. Plural 1(1):87-95.

Rinderknecht A (1999). Estudios sobre la familia Glyptodontidae Gray, 1869 I Nuevos registros para el Uruguay y consideraciones sistemáticas (Mammalia: Cingulata). Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo 2(31):145-156.

Rinderknecht A (2000a). Estudios sobre la familia Glyptodontidae Gray, 1869 II Variación morfológica en la coraza de Glyptodon sp juvenil (Mammalia: Cingulata). Revista de la Sociedad Uruguaya de Geología 7:32-35.

Rinderknecht A (2000b). La presencia de osteodermos en las extremidades posteriores de Glyptodon clavipes Owen, 1839 (Mammalia: Cingulata). Ameghiniana 37(2):369-373.

Rinderknecht A, Bostelmann A (2005). Nuevo registro del género Castellanosia Kraglievich 1931. Actas VIII Jornadas de Zoología de Uruguay, pp:99-100.

Romano Muñoz C (2023). Mamíferos fósiles del Mioceno Tardío-Plioceno de las Huayquerías del Este, provincia de Mendoza: sistemática, bioestratigrafía, paleoecología y reconstrucción paleoambiental. Doctoral dissertation niversidad Nacional de Cuyo.

Roth S (1889). Ueber dem Schädel von Pontimelo (richtiger Fontizuelos). (Briefliche Mittheilung von Santiago Roth an Herrn J Kollmann). Mittheilungen aus dem anatomischen Institud im Vesalianum zu Basel pp:1-13.

Salas-Gismondi R, Ochoa D, Gamarra J, Pujos F, Foster D A, Tejada J V (2023). Pliocene pre-GABI herbivorous mammals from espinar, Peruvian andean plateau. Journal of Vertebrate Paleontology 43(1):e2237079.

Scanferla A, Bonin, R, Pomi L, Fucks E, Molinari A (2013). New late Pleistocene megafaunal assemblage with well-supported chronology from the Pampas of southern South America. Quaternary International 307:97-161.

Schultz P H, Zarate M A., Hames W, Camilion C, King J (1998). A 3.3 Ma impact in Argentina and possible consequences. Science 282 2061-2063.

Scillato-Yané G J (1977). Sur quelque Glyptodontidae nouveaux (Mammalia, Edentata) du Deseadien (Oligocene inferieur) de Patagonie (Argentine). Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle Sciences de la Terre 3 Serie 64(487):249-262.

Scillato-Yané G J (1986). Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía 2:151-155.

Scillato-Yané G J, Carlini A A (1998). Nuevos xenarthra del friasense (Mioceno medio. de Argentina. Stvdia Geologica Salmanticensia 34:43-67.

Scott W B (1903). The Edentata of the Santa Cruz beds Science, 17(440):900-904

Scott W B (1903-1904). Mammalia of the Santa Cruz Beds I Edentata. Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia (1896-1899). 5:1-364.

Scott, W B (1928). Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899. Proceedings of the American Philosophical Society 67(2):119-122.

Simpson G G (1945). The principles of classification and a classification of Mammals. Bull Amer Mus Nat Hist 91(1):1-232.

Simpson G G (1947). A Miocene glyptodont from Venezuela. American Museum Novitates 1368:1-10.

Simpson G G (1948). The beginning of the age of mammals in South America. Part 1. Introduction. Systematics: Marsupialia, Edentata, Condylarthra, Litopterna, and Notioprogonia. Bulletin of the American Museum of Natural History 91:1–227.

Simpson G G (1980). Splendid isolation: the curious history of mammals in South America. Yale Univ. Press, New Haven.

Soibelzon E, Zurita A E, Carlini A A (2006). Glyptodon munizi Ameghino (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae): redescripción y anatomía. Ameghiniana 43(2):377-384.

Soibelzon E, Tonni E P, Bidegain J C (2008). Cronología, magnetoestratigrafía y caracterización bioestratigráfica del Ensenadense (Pleistoceno inferior-medio) en la ciudad de Buenos Aires. Rev Asoc Geol Arg 63:421–429.

Soibelzon E, Tonni E P (2009). Early Pleistocene glaciations in Argentina (South America) and the response of the mammals: the case of the Pampean Region. Curr Res Pleist. 26:175–177.

Soibelzon L H, Zamorano M, Scillato G. J, Piazza D, Rodríguez S, Soibelzon E, Tonni E, San Cristobal J, Beilinson E (2012). Un Glyptodontidae de gran tamaño en el Holoceno temprano de la region Pampeana, Argentina. Rev Bras Paleontol 15(1):105-112.

Tambusso P S, Fariña R A (2015). Digital cranial endocast of Pseudoplohophorus absolutus (Xenarthra, Cingulata). and its systematic and evolutionary implications. Journal of Vertebrate Paleontology 35(5):e967853.

Tambusso P S, Varela L, Góis F, Moura J F, Villa C, Fariña R A (2021). The inner ear anatomy of glyptodonts and pampatheres (Xenarthra, Cingulata): Functional and phylogenetic implications. Journal of South American Earth Sciences 108:103189.

Tauber A, Di Ronco J (2000). Nuevo hallazgo de placas ventrales de Glyptodon Owen, 1839 (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae) en la provincia de Córdoba, República Argentina. Boletín de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba). 64:335-347.

Tauber A A, Palacios M E (2007). Nuevos registros de mamíferos cuaternarios de gran porte en la provincia de Santa Cruz República Argentina. Ameghiniana 44(4):41R

Tineo D E, Pérez L M, Brandoni D, Martínez S, Bona P, Brea M, Noriega J, Brunetto E (2024). Reconstructing the South American Miocene puzzle: An integrated analysis of the Paraná Formation (Argentina). Journal of South American Earth Sciences 147: 105-118.

Tonni E P (2005). El último medio siglo en el estudio de los vertebrados fósiles. Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 50º Aniversario 10(1):71-85.

Tonni E P Cione,A. L, Soibelzon L H (2003). The broken zig-zag: late Cenozoic large mammal and tortoise extintion in South America. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 5:1-19.

Tonni E P, Zampatti L H (2011). El "hombre fósil" de Miramar. Comentarios sobre la correspondencia de Carlos Ameghino a Lorenzo Parodi. Revista De La Asociación Geológica Argentina, 68(3): 436-444.

Torcelli A J (1935). Correspondencia entre Don Florentino Ameghino y Don Carlos Ameghino. En: Obras Completas y Correspondencia Científica de Florentino Ameghino. Taller de Impresiones Oficiales del Gobierno de la Provincia de Buenos Aires. La Plata, 20:117-181.

Toriño P, Perea D (2018). New contributions to the systematic of the "Plohophorini" (mammalia, Cingulata, Glyptodontidae) from Uruguay. J S Am Earth Sci 86:410-430.

Troyelli A, Cassini G H, Tirao G, Boscaini A, Fernicola J C (2023). Endocranial cast anatomy of the Early Miocene glyptodont Propalaehoplophorus australis (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) and its evolutionary implications. Journal of Mammalian Evolution 30(4):907-922.

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.

Valerio A L, Laurito C A, (2011). El registro fósil de Glyptotherium floridanum (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) en el Cuaternario de Costa Rica, América Central. Rev Geol Amér Central 45:141-145.

Verzi D H, Quintana C A (2005). The caviomorph rodents from the San Andrés Formation, east-central Argentina, and global Late Pliocene climatic change. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 219(3-4): 303-320.

Vickaryous M, Hall B. (2006). Osteoderm morphology and development in the nine-banded armadillo, Dasypus novemcinctus (Mammalia, Xenarthra, Cingulata). J. Morphol. 267:1273–1283.

Viladerbó T, Berro B (1838). Informe presentado a la Comisión de Biblioteca y Museo por los miembros de ella D Bernardo Berro y D Teodoro M Viladerbó, sobre el reciente descubrimiento de un animal fósil en el Partido de Piedra Sola, Departamento del Canelón. Diario El Universal, marzo y abril de 1838 Montevideo.

Vinacci Thul E (1939). Estudio comparativo del esqueleto apendicular de Glyptodontia. Tesis Doctoral 9 Universidad Nacional de La Plata.

Vinacci Thul E (1943). Nomenclatura de los dedos de la mano de Glyptodon. Physis 19(53):149-356.

Vinacci Thul E (1945). Osteografía cefálica de Glyptodon reticulatus Ow. Physis 20(55):24-30.

Vizcaíno S F (2016) Científicos del CONICET colaboraron en la reconstrucción del origen de los gliptodontes. CONICET La Plata. https://laplata.conicet.gov.ar/cientificos-del-conicet-colaboraron-en-la-reconstruccion-del-origen-de-los-gliptodontes/

Vizcaíno S F, Fariña R A, Bargo M S, De Iullis G (2004a) Functional and phylogenetic assessment of the masticatory adaptations in Cingulata (Mammalia, Xenarthra). Ameghiniana 41(4):651-664

Vizcaíno S F, Fariña R A, Zárate M A, Bargo M S, Schultz P (2004b) Palaeoecological implications of the mid-Pliocene faunal turnover in the Pampean Region (Argentina). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 213(1-2): 101-113.

Vizcaíno S F, Bargo M S, Fariña R A (2008) Form, function and paleobiology in xenarthrans. In Vizcaíno, S.F., Loughry, W.J. (eds.): The Biology of the Xenarthra, 86–99. University Press of Florida, Gainesville.

Vizcaíno S F, Cassini, G H, Fernícola J C, Bargo M S (2011a). Evaluating habitats and feeding habits through ecomorphological features in glyptodonts (Mammalia, Xenarthra). Ameghiniana 48:305-319.

Vizcaíno S, Blanco R, Bender J, Milne N (2011b). Proportions and function of the limbs of glyptodonts. Lethaia 44:93-101.

Vizcaíno S, Fernícola J, Bargo, M S (2012a). Paleobiology of Santacrucian glyptodonts and armadillos (Xenarthra, Cingulata). In: S F Vizcaíno R F Kay, M S Bargo (eds). Early Miocene paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation. Cambridge University Press pp 194-215.

Vizcaíno S F, Cassini G H, Toledo N, Bargo, M S (2012b). On the evolution of large size in mammalian herbivores of Cenozoic. In: D Bruce, B D Patterson, and L P Costa (eds). Bones, Clones, and Biomes: the History and Geography of Recent Neotropical Mammals. The University of Chicago Press, pp 76-101.

Vizcaíno S F, Bargo M S, Cassini G H, Toledo N (2016). Forma y función en paleobiología de vertebrados. La Plata, Editorial de la Universidad Nacional de La Plata.

Vogt C (1881). Squelette humain associe aux Glyptodontidae. Bulletin de la Societe D´Antropologie de Paris 3(4):693-699.

Webb S D, Perrigo S C (1984). Late cenozoic vertebrates from Honduras and El Salvador. Journal of Vertebrate Paleontology 4(2):237–254.

Wetzel R M (1985). The Identification and Distribution of Recent Xenarthra (=Edentata). Pp.5-21 In: G. G. Montgomery (ed.). Ecology o f Armadillos, Sloths, and Vermilinguas. Washington and London, Smithsonian Institution Press.

Wiley E O (1981). Phylogenetics. Theory and practice of phylogenetic systematic. John Wiley and sons. New York.

Zamorano M, Scillato-Yané G J (2011). Nueva y más reciente especie de Plohophorus Ameghino (Xenarthra, Glyptodontidae) del Marplatense Inferior (Barrancalobense, Plioceno Tardío):de Barranca de los Lobos (Provincia de Buenos Aires). Ameghiniana 48(3):399-404.

Zamorano M, Scillato-Yané G J, González Ruiz L R, Zurita A (2011). Revisión de los géneros Nopachtus Ameghino y Phlyctaenopyga Cabrera (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae) del Mioceno tardío y Plioceno de Argentina. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 13(1):59-68.

Zamorano M (2012). Los Panochthini (Xenarthra, Glyptodontidae): Sistemática y evolución. Doctoral dissertation, Universidad Nacional de La Plata.

Zamorano M, Mones A, Scillato-Yané G J (2012). Redescripción y designación de un neotipo de Panochthus tuberculatus (Owen)(Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae). Revista Brasileira de Paleontologia 15 (1):113-122.

Zamorano M (2013). Diagnosis y nueva descripción de Propanochthus bullifer (Burmeister) (Xenarthra, Glyptodontidae) Consideraciones bioestratigráficas y cronológicas de su procedencia Spanish. Journal of Palaeontology 28(2):283-292.

Zamorano M, Brandoni D (2013). Phylogenetic analysis of the Panochthini (Xenarthra, Glyptodontidae) with remarks on their temporal distribution. Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology 37(4):442-451.

Zamorano M, Scillato-Yané G J, Zurita A E (2013) An enigmatic and large-sized specimen of Panochthus (Glyptodontidae,"Panochthini") from the Ensenadan (Early-Middle Pleistocene) of the Pampean region, Argentina. Revista Mexicana de Biodiversidad 84(3):847-854.

Zamorano M, Taglioretti M, Zurita A E, Scillato-Yané G J, Scaglia F (2014a). El registro más antiguo de Panochthus (Xenarthra, Glyptodontidae.) Estudios Geológicos 70 (1):1-6.

Zamorano M, Scillato-Yané G J, Zurita A E (2014b.) Revisión del género Panochthus (Xenarthra, Glyptodontidae). Revista del Museo de La Plata, Sección Paleontología 14 (72):1-46.

Zamorano M, de los Reyes M, Poire D G, Scillato-Yané G J (2015a). Primer registro fehaciente de Nopachtus coagmentatus (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) en la región Pampeana, Argentina Contexto estratigráfico. Estudios Geológicos 71(1):e027.

Zamorano M, Oliva C, Scillato-Yané G J, Ferreira J D, Zurita A E (2015b). Primer registro de Panochthus greslebini Castellanos (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorini) para la región pampeana (Argentina). Revista Brasileira de Paleontologia 18(3):555-564.

Zamorano M, Toriño P, Rinderknech, A, Perea D A (2016). First record of the genus Nopachtus (Xenarthra: Cingulata: Glyptodontidae) in Uruguay. Revista Mexicana de Biodiversidad 87(1):62-67.

Zamorano M, Moreno G G, Vaccari N E, Falcón C M, Combina A M, Bonini R A (2017). Primer registro de Nopachtus coagmentatus (Xenarthra, Glyptodontidae) para la Provincia de Catamarca, Argentina Revisión del género Nopachtus. Estudios Geológicos 73(2):e067.

Zamorano M, Almonte G J (2018a). Primer registro de Panochthus Burmeister (Xenarthra; Cingulata; Glyptodontidae) en Perú. Acta Geológica Lilloana 30(1):1-12.

Zamorano M, Scillato-Yané G J, Soibelzon E, Soibelzon L H, Bonini R A, Rodriguez S G (2018b). Hyoid apparatus of Panochthus sp (xenarthra; Glyptodontidae) from the late pleistocene of the Pampean Region (Argentina) Comparativ description and muscle reconstruction. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie 288/2:205-219.

Zamorano M (2019). Análisis filogenético de xenartros (Mammalia) basados en elementos óseos del aparato hioides: aspectos sobre la monofilia de gliptodóntidos. Revista Brasileira de Paleontologia 22(1):53-66.

Zamorano M, Oliva C (2020). Restos de Panochthus Burmeister (Xenarthra; Cingulata; Glyptodontidae) registrados en áreas de altura: descripción y comentarios. Revista del Museo de La Plata 5 (2):411-422.

Zamorano M (2020). Presencia de estructuras excepcionalmente preservadas en vías aéreas de Panochthus Burmeister (Xenarthra, Glyptodontidae) del Pleistoceno tardío de Argentina Spanish. Journal of Palaeontology 35:167-173.

Zamorano M, Soibelzon E, Tonni E P (2021). Giants of the pampean plains (Argentina) during early pleistocene (ensenadan) the case of Panochthus (Xenarthra, Glyptodontidae): Comparative descriptions. Neues Jahrbuch Für Geologie Und Paläontologie-Abhandlungen 302(1):35-51.

Zamorano M, Fariña R A (2021). Changes in form and function of the caudal tubes in Panochthus (Xenarthra; Glyptodontidae) along the Pleistocene. Historical Biology 34(12):2265-2272.

Zurita A E (2002) Nuevo gliptodonte (Mammalia, Glyptodontoidea) del Cuaternario de la provincia de Chaco, Argentina. Ameghiniana 39:175-182

Zurita A E, Scillato-Yané G J, Carlini A A (2005). Paleozoogeographic, biostratigraphic, and systematic aspects of the Genus Sclerocalyptus (Xenarthra, Glyptodontidae) of Argentina. Journal of South American Earth Sciences 20(1-2):121-129.

Zurita A E, Tomassini R L (2006). Revisión de un Hoplophorini poco conocido, Sclerocalyptus lineatus Ameghino (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae) de Edad Montehermosense (Mioceno Tardío Plioceno Temprano) de la Argentina. Studia Geológica Salmanticensia 42:11-20.

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 fur Geologie und Palaontologie-Monatshefte 2:78-88

Zurita A E (2007a). Sistemática y evolución de los Hoplophorini (Xenarthra: glyptodontidae: hoplophorinae Mioceno tardío-Holoceno temprano). Doctoral dissertation Universidad Nacional de La Plata.

Zurita A E (2007b). Los Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontidae) del "Araucanense" (Mioceno tardío-Plioceno) del noroeste de la Argentina: sistemática, paleobiogeografía y paleoambientes. Ameghiniana 44(2):257-269.

Zurita A E, Aramayo S A (2007). New remains of Eosclerocalyptus tapinocephalus (Cabrera) (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae): description and implications for its taxonomic status. Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia 113(1):57-66.

Zurita A E, Gasparini G M, Soibelzon E, Alcaraz A, Miño-Boilini A R (2007a). Mamíferos pleistocenos del oeste de la región Pampeana, Argentina. Revista Española de Paleontología 22 (1):77-87.

Zurita A E, Scillato-Yané G J, Mones A (2007b). Aspectos nomenclaturales de la Familia Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra): el caso de Sclerocalyptus Ameghino, Hoplophorus Lund y la Tribu Sclerocalyptini. Ameghiniana 44(1):241-244.

Zurita A E, Carlini A A, Scillato Yane, G J (2008). A new species of Neosclerocalyptus Paula Couto, 1957 (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae) from the middle Pleistocene of the Pampean region, Argentina. Geodiversitas 30(4):779-791.

Zurita A E, Miño Boilini A R, Soibelzon E, Carlini A A, Paredes Rios F (2009a). The diversity of Glyptodontidae (Xenarthra, Cingulata) in the Tarija Valley Bolivia systematic, biostratigraphic and paleobiogeographic aspects of a particular assemblage. N Jb Geol Paläont Abh 251(2):225-237.

Zurita A E, Miño-Boilini A R, Soibelzon E, Scillato-Yané G J, Gasparini G M, Paredes-Ríos F (2009b). First record and description of an exceptional unborn specimen of Cingulata Glyptodontidae: Glyptodon Owen (Xenarthra). Comptes Rendus Palevol 8(6):573-578.

Zurita A E, Carlini A A, Scillato-Yané G J (2009c). Paleobiogeography, biostratigraphy and systematics of the Hoplophorini (Xenarthra, Glyptodontoidea, Hoplophorinae) from the Ensenadan Stage (early Pleistocene to early-middle Pleistocene). Quaternary International 210(1-2):82-92.

Zurita A E, Soibelzon L H, Soibelzon E, Gasparini G M, Cenizo M M, Arzani H (2010). Accessory protection structures in Glyptodon Owen (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae). Annales de Paleontologie 96(1):1-1).

Zurita A E, Scarano A C, Carlini A A, Scillato-Yané G J, Soibelzon E (2011a). Neosclerocalyptus spp (Cingulata: Glyptodontidae: Hoplophorini): cranial morphology and palaeoenvironments along the changing Quaternary. Journal of Natural History 45(15-16):893-914.

Zurita A E, Oliveira E V, Torino P, Rodriguez-Bualó S M, Scillato-Yané G J, Luna C, Krapovickas J (2011b). On the taxonomic status of some Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Pleistocene of South America. Annales de Paléontologie 97(1-2): 63-83.

Zurita A E, Oliva C, Dondas A, Soibelzon E, Isla F I (2011c). El registro más completo de un Hoplophorini (Xenarthra: Glyptodontidae) para los Pisos/Edades Chapadmalalense-Marplatense (Plioceno tardío-Pleistoceno temprano). Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 13(1):69-75.

Zurita A E, Carlini A A, Gillette D, Sánchez R (2011d). Late Pliocene Glyptodontinae (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) of South and North America: morphology and paleobiogeographical implications in the GABI. Journal of South American Earth Sciences 31(2-3):178-185.

Zurita A E, Zamorano M, Scillato-Yané G J, González Ruiz L R, Rodríguez-Bualó S, Durán B R, Paz R C (2011e). An exceptional Pleistocene specimen of Panochthus Burmeister (Xenarthra, Glyptodontoidea) from Bolivia: its contribution to the understanding of the early-middle Pleistocene Panochthini. Comptes Rendus Palevol, 10(8):655-664.

Zurita A E, Miño Boilini A R, Francia A, Arenas Mosqueras J E (2012). The Pleistocene Glyptodontidae Gray, 1869 (Xenarthra: Cingulata) of Colombia and some considerations about the South American Glyptodontinae. Rev Bras Paleontol 15(3):273-280.

Zurita A E, González Ruiz L R, Gómez-Cruz A J, Arenas-Mosquera J E (2013a). The most complete known Neogene Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from northern South America: taxonomic, paleobiogeographic, and phylogenetic implications. Journal of Vertebrate Paleontology 33(3):696-708.

Zurita A E, Taglioretti M L, Zamorano M, Scillato-Yané G J, Luna C, Boh D, Magnussen Saffer M (2013b). A new species of Neosclerocalyptus Paula Couto (Mammalia: Xenarthra: Cingulata): the oldest record of the genus and morphological and phylogenetic aspects. Zootaxa 3721 (4):387-398.

Zurita A E, Taglioretti M, De los Reyes M, Oliva C, Scaglia F (2014). First neogene skulls of Doedicurinae (Xenarthra, Glyptodontidae): morphology and phylogenetic implications. Hist Biol 28 (3):423-432.

Zurita A E, Scillato-Yané G J, Ciancio M, Zamorano M, González Ruiz L R (2016a). Los Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra): historia biogeográfica y evolutiva de un grupo particular de mamíferos acorazados. Contribuciones del MACN 6:249-262.

Zurita A E, Taglioretti M, de los Reyes M, Cuadrelli F, Poire D (2016b). Regarding the real diversity of Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra) in the late Pliocene (Chapadmalalan age/stage) of Argentina. Anais da Academia Brasileira de Ciências 88:809-827.

Zurita A E, González Ruiz L R, Miño-Boilini A R, Hersbt, R, Scillato-Yané G J, Cuaranta, P (2016c). Paleogene Glyptodontidae Propalaehoplophorinae (Mammalia, Xenarthra) in extra-Patagonian areas. Andean Geology 43(1):127-136.

Zurita A E, Zamorano M, Scillato-Yané G J, Fidel S, Iriondo M, Gillette D D (2017a). A new species of Panochthus Burmeister (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) from the Pleistocene of the Eastern Cordillera, Bolivia. Historical Biology 29(8):1076-1088.

Zurita A E, Cuadrelli F, Tomassini R L, de los Reyes M M, Luna C, Toriño P (2017b). On the status of "Urotherium antiquum" (Ameghino) (Xenarthra, Glyptodontidae). Comptes Rendus Palevol 16(3):303-311.

Zurita A E, Gillette D D, Cuadrelli F, Carlini A A (2018). A tale of two clades: comparative study of Glyptodon Owen and Glyptotherium Osborn (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae). Geobios 51(3):247-258.

El autor



Carlos Adrián Quintana es investigador del Laboratorio de Arqueología de la Universidad Nacional de Mar del Plata y director de la Escuela Sudeste de Guías Naturalistas. Su trabajo se ha centrado en la investigación de la diversidad de roedores extintos de estratos del Plioceno y Pleistoceno en la provincia de Buenos Aires, Argentina. También ha trabajado en zooarqueología y tafonomía en sitios arqueológicos de las sierras de Tandilia, provincia de Buenos Aires.

Ha publicado más de 40 artículos en revistas científicas nacionales e internacionales con arbitraje, entre ellas: Ameghiniana; Mastozoología Neotropical; Historia Natural, Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology; International Journal of Paleopathology; Journal of Mammalogy; Zoological Journal of the Linnean Society; Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural; Historia Animalium; Studies on Neotropical Fauna and Environment; Current Research in the Pleistocene y Latin American Antiquity.

Además, participa activamente en la comunicación pública de la ciencia. Ha publicado numerosos artículos y seis libros sobre paleontología, arqueología, paleoambientes, historia de la ciencia y pensamiento crítico (uno de los cuales fue premiado por el Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva de la Nación en 2011).

AZARA
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

La Fundación de Historia Natural Félix de Azara (Fundación Azara) –creada el 13 de noviembre del año 2000– es hoy una de las instituciones dedicadas al estudio y conservación de la naturaleza más importantes de América Latina. Con origen en la Argentina, sus actividades crecen en Chile, Paraguay, Bolivia, Uruguay y sur de Brasil, además de algunas incursiones en Ecuador y Cuba.

En sus años de vida, la institución alcanzó, con actividades de exploración, estudio y popularización de las ciencias naturales, ambientales y antropológicas, logros y una proyección internacional casi sin antecedentes para las entidades latinoamericanas de su tipo.

Sus investigadores han aportado 161 especies nuevas para la ciencia, tanto fósiles (94) como vivientes (67), desde diminutas plantas hasta enormes dinosaurios. Desde sus laboratorios y gabinetes se publican anualmente más de ciento cincuenta artículos científicos, aceptados por las revistas más prestigiosas, incluyendo en la nómina *Nature* o *Science*.

Su importante producción científica –cerca de un millar de artículos, un centenar de libros y de informes técnicos y una veintena de tesis de grado y posgrado– es el reflejo del trabajo comprometido y vocacional de setenta científicos y naturalistas de campo, algunos de los cuales son referentes mundiales de su especialidad.

La Fundación Azara desarrolló y apoyó más de doscientos proyectos propios de investigación y conservación, una veintena en cooperación con investigadores e instituciones de otros países. Brindó apoyo a proyectos de más de cuatrocientos investigadores y naturalistas externos y pertenecientes a diversas universidades, centros de investigación y otras organizaciones no gubernamentales de América Latina. Y firmó, además, un centenar de convenios de cooperación, algunos de ellos, para integrar recientemente consorcios con algunas de las universidades e instituciones científicas más importantes del mundo.

Con un equipo humano cuyo denominador común es la vocación, logró, en materia de conservación y manejo de la fauna silvestre, rescatar y atender siete mil animales víctimas principalmente de accidentes viales y del tráfico ilegal.

La Fundación se destaca por su labor en la creación e implementación de reservas naturales, así como en la creación, puesta en valor y gestión de museos regionales de ciencias naturales y antropología, centros de interpretación, geoparques, sitios paleontológicos y arqueológicos, habiendo sumado ciento cincuenta mil hectáreas en áreas naturales protegidas provinciales, municipales y privadas.

En la Argentina propició, entre muchos otros proyectos, la refuncionalización del Centro de Rescate, Rehabilitación y Recría de Fauna Silvestre "Güirá Oga", en Puerto Iguazú, provincia de Misiones, con el Ministerio de Ecología de esa provincia; la creación del Paisaje Protegido "Delta Terra" (hoy transformado en una reserva natural municipal del partido de Tigre) y su pequeño Centro de Rescate de Fauna Silvestre Rioplatense, en la primera sección de islas del delta del Paraná, provincia de Buenos Aires; la creación de un Centro de Investigación en Ciencias Naturales, Ambientales y Antropológicas con la Universidad Maimónides, en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires; la puesta en valor del sitio arqueológico incaico "El Shincal de Quimivil", en Londres, provincia de Catamarca, con el Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva de la Nación, el Ministerio de Turismo de la Nación, el Gobierno Provincial y el Municipio de Londres; la creación del Centro de Información de Fauna Marina del Golfo San Matías, en Las Grutas, provincia de Río Negro y la restauración de la "Casa Jacobacci" para su inauguración como Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas de la Costa Patagónica "Ing. Guido Jacobacci", en San Antonio Oeste, provincia de Río Negro, en ambos casos con el Municipio

de San Antonio Oeste; la creación del Museo Folklórico de Londres, en la provincia de Catamarca, con el Municipio local; la puesta en valor del Parque Arqueológico "La Tunita" en Ancasti, provincia de Catamarca, con el Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación Productiva de la Nación, el Gobierno Provincial y el Municipio local; la reinauguración del Museo de Ciencias Naturales y Arqueología "Prof. Manuel Almeida", en Gualeguaychú, provincia de Entre Ríos; la creación del nuevo Museo de Ciencias Naturales de Miramar "Punta Hermengo" y de la Estación Científica de Centinela del Mar "Dr. Eduardo P. Tonni" en la provincia de Buenos Aires, con el Municipio de General Alvarado; y la creación del Museo de Historia Natural de San Martín de los Andes en la provincia de Neuquén.

En el año 2004 creó, en la Argentina, los Congresos Nacionales de Conservación de la Biodiversidad, que desde entonces se realiza cada dos años. Organizó además decenas de congresos nacionales y latinoamericanos en otras especialidades.

En su red de colecciones científicas –abiertas a la consulta de investigadores de todo el mundo– resguarda doscientos mil objetos de geología, paleontología, botánica, zoología, arqueología y etnografía.

La divulgación de la ciencia ha sido también un área de trabajo clave de la institución que apoyó importantes documentales como *"Jane y Payne"*, filmado en la Patagonia Argentina, junto con los defensores del ambiente de reconocimiento mundial, Jane Goodall y Roger Payne. Ha coproducido distintas series audiovisuales con señales educativas, por ejemplo: *"Naturalistas viajeros"* y *"Creando bestias prehistóricas"*. Ha desarrollado material didáctico para establecimientos escolares y organizado o auspiciado exhibiciones itinerantes de temática científica que recibieron la visita de más de diez millones de personas en Chile, Bolivia, Ecuador, Perú, Uruguay, Brasil, Colombia, Costa Rica, Estados Unidos, España, Países Bajos, Grecia, Rusia, Bulgaria, Singapur, Estonia, Tailandia, Israel, Hungría y desde luego, la Argentina.

Quinientos mil jóvenes participaron de sus diferentes actividades educativas (talleres, charlas, visitas guiadas, clubes de ciencia). Unos cuatrocientos estudiantes de doce universidades latinoamericanas fueron pasantes y voluntarios en sus actividades científicas y de extensión.

Su denominación rinde homenaje a Félix de Azara, un auténtico ilustrado español del siglo XVIII, precursor de los naturalistas sudamericanos, que se mostró deseoso de adquirir conocimientos y mejorar el mundo que lo rodeaba, como lo manifestó durante su actuación en la región rioplatense entre 1782 y 1801.

El campo de acción de la Fundación Azara en las ciencias naturales, ambientales y antropológicas es concebido de manera integral y con una mirada actual: incluye la exploración, investigación, gestión y conservación de una parte importante del patrimonio natural y cultural latinoamericano. Su objeto de trabajo es la diversidad natural y cultural de uno de los lugares más atractivos de nuestro planeta, el extremo sur de América, el mismo al que Félix de Azara le dedicara casi veinte años de su vida.

https://fundacionazara.org.ar
secretaria@fundacionazara.org.ar

VAZQUEZ MAZZINI EDITORES

DELIVERY de LIBROS:
Comprá online el libro que quieras y recibilo cómodamente en tu domicilio. Envíos a todo el mundo.
www.vmeditores.com.ar

La diversa y numerosa megafauna del Pleistoceno de América del Sur complementó a los ambientes de todo el continente de un modo particularmente único y que no se repetirá jamás en ningún otro territorio de nuestro planeta.

Uno de esos grupos extinguidos más fascinantes fueron los gliptodontes, animales extraordinarios, enigmáticos, diferentes, extraños, con su coraza de tamaño impresionante que cubre casi todo su cuerpo. Su historia natural, con sus adaptaciones, sus radiaciones y dispersiones en la vasta geografía americana, sus transformaciones y la diversidad de tamaños corporales, resultan igualmente notables.

A su profunda antigüedad se le suma una adaptación dinámica a cambios radicales de los paleoambientes sudamericanos y su interacción con las primeras personas que habitaron en este continente. Su historia y biología abarcan tres continentes, uniendo identidades que trascienden fronteras, tiempo, idiomas y culturas.

Pensado para profesionales, estudiantes y también público no especializado, este libro difunde la historia natural de los gliptodontes con un lenguaje accesible, acompañado de fotografías, gráficos e ilustraciones.



AZARA
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

vmeditores.com.ar