

EL ARMADILLO GIGANTE (MAMMALIA, XENARTHRA, PAMPATHERIIDAE) DEL RÍO TOMAYATE, BLANCANO TARDÍO-IRVINGTONIANO TEMPRANO, EL SALVADOR, AMÉRICA CENTRAL

THE GIANT ARMADILLO (MAMMALIA, XENARTHRA, PAMPATHERIIDAE) FROM THE LATE BLANCAN - EARLY IRVINGTONIAN OF TOMAYATE RIVER, EL SALVADOR, CENTRAL AMERICA

Daniel H. Aguilar¹ & César A. Laurito^{2 & 3*}

¹Departamento de Paleontología, Museo de Historia Natural de El Salvador.
Calle los Viveros, Colonia Nicaragua, San Salvador, El Salvador

²INA, Instituto Nacional de Aprendizaje – Núcleo de Turismo

³Investigador Asociado-Departamento de Historia Natural,
Museo Nacional de Costa Rica

*Autor para contacto: cesarlaurito@ice.co.cr

(Recibido: 15/10/2009, aceptado:12/12/09)

Abstract: The species *Holmesina septentrionalis* (Leidy, 1889) is recorded for the first time in the Tomayate River locality fossil fauna, Department of San Salvador, El Salvador. This determination is based on the comparative biometric data analysis of the ratio between widths versus area of all North American species of Pampatheriidae Family. This found corresponds with the first and the most austral record of this specie in Central America.

Key words: Xenarthra, Cingulata, Pampatheriidae, *Holmesina*, Pleistocene, Tomayate River, El Salvador

Resumen: Se registra por primera vez en la localidad fosilífera del Río Tomayate, Departamento de San Salvador, El Salvador, la especie *Holmesina septentrionalis* (Leidy, 1889), tal determinación se fundamenta en el análisis comparativo de las variables biométricas de espesores versus áreas de todas las especies norteamericanas de la Familia Pampatheriidae. El presente hallazgo corresponde con el registro más austral de la especie en América Central.

Palabras clave: Xenarthra, Cingulata, Pampatheriidae, *Holmesina*, río Tomayate, Pleistocene, El Salvador.

INTRODUCCIÓN

Los Pampatheriidae (sensu Edmund, 1985, 1987 y Downing & White, 1995), son xenarthras cingulados de gran tamaño, considerados como el grupo hermano de los Glyptodontidae (Carlini & Scillato-Yané, 1993) y emparentados cercanamente con los armadillos (Hoffstetter, 1958). Su exoesqueleto recuerda al de los armadillos, constituidos por una coraza escapular y una coraza pélvica separada por tres bandas transversales de placas móviles, una coraza cefálica y una cola encapsulada en un tubo caudal rígido (Kurtén & Anderson, 1980; Edmund, 1986). Pero se diferencia de éstos por su gran talla; se cree que algunos alcanzaron masas de 200 kg (Vizcaíno et al., 1998; McDonald, 2005).

Los armadillos gigantes son originarios de América del Sur y el representante más antiguo de esta familia es el género *Machlytherium* Ameghino, 1902 del Casamayorensis (Eoceno Tardío) (Kay et al., 1999) y *Mustersense* (Eoceno Tardío Cuspidal) de la Patagonia, Argentina (Scillato-Yané et al., 2005). Cartelle & Bohórquez (1985), consideran que incluso algunas especies sobrevivieron hasta el Holoceno Temprano, en ese continente; aunque se acepta que ingresaron a América del Norte durante el gran intercambio biótico (Stehli & Webb, 1985), Plioceno Superior según Scillato-Yané, et al. (2005), vía América Central y sus registros abarcan desde el Blancano Tardío hasta el Rancholabreano (Edmund, 1996). En América del Norte se registran tres géneros, *Pampatherium* con una especie *P. mexicanum* Edmund, 1985 y *Holmesina* con dos especies *H. floridanus* Robertson (1976) y *H. septentrionalis* Leidy (1889), con notable anagénesis entre las formas del Blancano y Rancholabreano, caracterizando una cronoclina (Hulbert & Morgan, 1993; Downing & White, 1995). Más recientemente, Carranza-Castañeda & Miller (2004) y Carranza-Castañeda (2004, 2005), citan el género *Plaina* fundamentado en material inicialmente asumido como *Pampatherium* por Miller & Carranza-Castañeda (2001), pero no lo han ilustrado, ni descrito en detalle, ni han realizado un análisis biométrico que permita aclarar su taxonomía.

Los registros de Pampatheriidae en América Central son escasos y en general no se han realizado análisis exhaustivos para determinar la taxonomía de estos hallazgos (Woodburne, 1969; Mead et al., 2006; Cisneros, 2008; Laurito & Valerio, 2008) o se encuentran en proceso.

El objetivo del presente trabajo es identificar el Pampatheriidae de la localidad fosilífera del río Tomayate, Municipio de Apopa, 12 km al norte de San Salvador (cf. Cisneros, 2005), en las coordenadas 13°47'06"N y 89°11'26" W, República de El Salvador (Fig. 1).

PALEONTOLOGÍA

La fauna de la localidad fosilífera del río Tomayate fue ampliamente estudiada por Cisneros (2005), quien la consideró como la localidad con mayor concentración de restos de *Cuvieronius* en América. Cuenta con el primer registro fósil de *Crocodylus acutus*, y con el registro más antiguo de *Mazama*; evidencia que según dicho autor, permite asumir que este género evolucionó en América Central y que luego migró de allí a América del Sur, entre otras conclusiones. Finalmente le asignó una edad Irvingtoniano, fundamentado en la presencia de *Hemihuchenia* cf. *seymourensis* y *Glyptotherium arizonae*. Recientemente, una nueva e importante adición a la fauna de Tomayate fue hecha por Soibelzon et al. (2008); con la

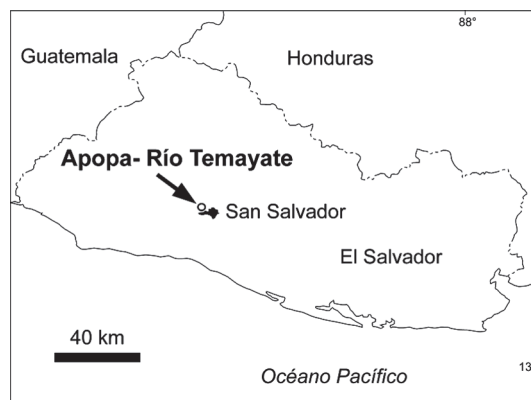


Fig. 1: Mapa de ubicación de la localidad fosilífera del río Tomayate.

descripción del oso Tremarctinae, *Arctotherium* asociado a *Borophagus hilli*, lo que sugiere una edad Blancano, más antigua que la inicialmente propuesta por Cisneros (2005). En el mismo yacimiento, 2,30 m sobre los niveles fosilíferos Blancano-Irvingtonianos, se recuperó restos de *Mammuthus columbi* Falconer (1857), descritos por Laurito & Aguilar (2007), quienes asignan una edad Rancholabreano para las secuencias superiores del río Tomayate.

TAXONOMÍA

Orden Edentata Cuvier, 1798

Suborden Xenarthra Cope, 1889

Infraorden Cingulata Illiger, 1811

Familia Pamphathiidae Burmeister, 1879

Género *Holmesina* Simpson, 1930

Holmesina septentrionalis Leidy (1889)

Sinonimia

- *Glyptodon septentrionalis* Leidy, 1889 en Leidy (1889); pág. 97.
- *Chlamytherium septentrionalis* Leidy (1889) en Sellards (1917); lista pág. 17.
- *Chlamytherium septentrionalis* Leidy (1889) en Cahn, 1922; págs. 21, láms. 1-2.
- *Chlamytherium septentrionale* Leidy (1889) en Simpson, 1928, pág. 2. Lista.
- *Chlamytherium septentrionale* Leidy (1889) en Simpson, 1929, págs. 580-581, fig. 9.
- *Holmesina septentrionalis* Leidy (1889) en Simpson, 1930; págs.1-10, figs. 1-6.
- *Holmesina septentrionalis* Leidy (1889) en Holmes & Simpson, 1931; pág. 388, 390, 402-405, figs. 9-13.
- *Holmesina septentrionalis* Leidy (1889) en Hibbard, 1955; pág. 50; lám. 1, fig.3.
- *Chlamytherium septentrionale* Leidy (1889) en James, 1957; pág. 798, lám. 101 y 102, figs. 1-3; fig. texto 2-4.
- *Chlamytherium septentrionalis* Leidy (1889) en Webb, 1974, pág. 11, tabla 2.1.

- *Chlamytherium septentrionalis* Leidy (1889) en Martin, 1974, pág. 41, tabla 3.1
- *Holmesina septentrionale* Leidy (1889) en Mooser & Dalquest, 1975, pág. 786.
- *Holmesina septentrionalis* Leidy (1889) en Hibbard, et al., 1978, pág. 12., fig. 2 y 3.
- *Pamphatherium septentrionalis* Leidy (1889) en Robertson, 1976, figs. 8c, 9a, 10d.
- *Holmesina (Chlamytherium) septentrionalis* Leidy (1889) en Roth & Laerm, 1980, pág. 12.
- *Holmesina septentrionalis* Leidy (1889) en Kurtén & Anderson, 1980, págs. 129-130.
- *Holmesina septentrionalis* Leidy (1889) en Hulbert & Pratt, 1998, pág. 419, fig. 4a.
- *Holmesina septentrionalis* Leidy (1889) en Sanders, 2002, págs. 19-23, figs. 3, 4d-e, 5.

Descripción

Osteoderms fijos no marginales: son polígonos pentagonales o hexagonales, pero en general de contorno rectangular o romboide (espécimen 2-ss-ap-30-854). Se caracterizan por una amplia banda marginal que se angosta lateralmente y en algunos casos desaparece en el extremo posterior, esta banda presenta notables forámenes pilosos concentrados primordialmente en el borde anterior o distal. La banda submarginal se eleva de manera notable sobre la banda marginal, manteniendo el contorno de ésta última y rodea el sulcus que es conspicuamente hendido y rugoso, con forma de herradura en los ejemplares 2-SS-Ap-30-782 (b), 2-SS-Ap-30-23 (b) y 2-ss-ap-30-762. La figura central es elevada, alargada y se ancla al margen proximal, ensanchándose hacia el margen anterior sin unirse a este (figs. 2A-D).

Osteoderms fijos marginales: el espécimen 70-1052 (fig. 2E), presenta una amplia banda marginal angulosa con un ancho máximo de 6 mm y vértice redondeado con cinco aperturas foliculares amplias e irregulares; la banda marginal se reduce hacia los extremos laterales y desaparece en la margen interna. La banda submarginal se eleva notablemente sobre la banda marginal y rodea la porción central que es hendida, rugosa y carece de quilla o figura central.

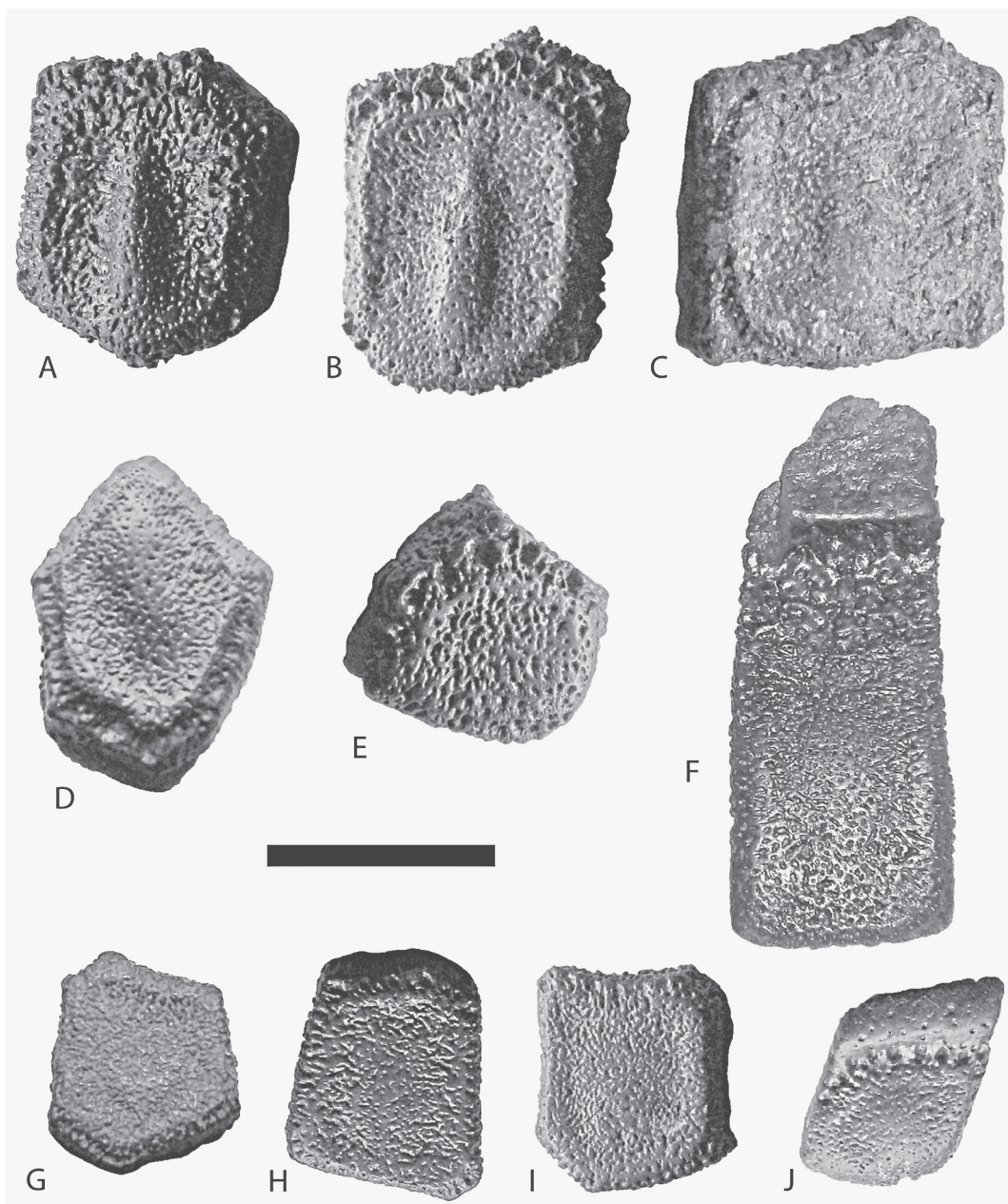


Fig. 2: *Holmesina septentrionalis* Leidy (1889) de la localidad fosilífera del río Tomayate, San Salvador, El Salvador. Osteodermos fijos no marginales: A. 2-SS-Ap-30-782 (b), B. 2-SS-Ap-30-23 b), C. 2-ss-ap-30-762, D. 2-ss-ap-30-854; osteodermo fijo marginal: E. 70-1052; osteodermo del cinturón móvil: F. 2-ss-ap-30-884; osteodermos del escudo cefálico: G. 2-SS-Ap-30-23 (a), H. 2-ss-ap-30-782a, I. 2-ss-ap-30-835 (a); probable osteodermo de miembro locomotor: J. 2-ss-ap-30-707. Escala visual 30 mm.

Osteodermos móviles: el espécimen 2-ss-ap-30-884 corresponde al ejemplar mejor conservado (fig. 2F), aunque falta parte del extremo anterior, se caracteriza por tener forma de tecla alargada y rectangular, constituida por dos plataformas, la anterior es corta, plana, notablemente elevada y medianamente rugosa y se encuentra separada de la plataforma posterior, por una región hendida, altamente rugosa y con numerosos forámenes pilosos. La región posterior del osteodermo se caracteriza por una angosta banda marginal con abundantes forámenes, algunos de ellos pilosos. La banda submarginal se eleva de manera notable con respecto a la banda marginal, es ancha ornamentada y rodea la zona central que es relativamente angosta, poco profunda y rodea la amplia figura central. El espécimen 2-ss-ap-30-520 corresponde a material fragmentario de dos diferentes osteodermos.

Osteodermos cefálicos: en general son pequeños, hexagonales o pentagonales con contorno general rectangular; presentan una banda marginal angosta, con numerosos forámenes y notables forámenes pilosos en el borde marginal anterior; banda submarginal ancha y un amplio y hendido sulcus o surco en forma de herradura alargada, rodeando una quilla angosta, elongada y plana.

El espécimen 2-SS-Ap-30-23, muestra un contorno hexagonal irregular; la quilla central es amplia en forma de pera poco prominente (fig. 2G).

El espécimen 2-SS-Ap-30-782a es un osteodermo poligonal con seis caras (fig. 2H) y el espécimen 2-ss-ap-30-835(a) es un osteodermo poligonal de cinco caras (fig. 2I), ambos de contorno general rectangular.

Probable osteodermo de miembro locomotor: el espécimen 2-ss-ap-30-707 (fig. 2J), presenta una figura central o quilla muy amplia y no alargada, lo que descarta que se trate de un osteodermo del tubo caudal; un sulcus angosto, muy amplio y una banda submarginal ancha, limitada en su borde proximal con una amplia banda marginal con conspicuos forámenes pilosos, se observa además, una ancha banda articular.

DISCUSIÓN

La primera observación que se debe tener en cuenta, es la distinción entre los osteodermos de los géneros *Pampatherium* y *Holmesina*, presentes en el Plioceno-Pleistoceno de América del Norte. La única especie norteamericana de *Pampatherium* es *Pampatherium mexicanum* Edmund, 1996 y se diferencia de las especies del género *Holmesina* por poseer un sulcus prácticamente indistinguible de la banda submarginal y una figura central muy amplia, a diferencia del género *Holmesina* con sulcus profundos, bien diferenciados y figuras centrales elongadas y relativamente angostas, caracteres observados en los osteodermos del río Tomayate.

Por otra parte, el tamaño relativo de los osteodermos móviles y fijos del género *Holmesina*, es considerado un buen indicador estratigráfico para los diferentes yacimientos Blancanos, Irvingtonianos y RanchoLabreanos de La Florida (Edmund, 1985; Hulberth & Morgan, 1993). De acuerdo con Downing & White (1995), la longitud promedio de las placas móviles de Leisey 1A es de 78,2 mm con un rango observable de 61.5-92.7, con un ancho promedio de 26,4 mm y un rango observable de 22,8-29,1 mm. La placa móvil del río Tomayate, código 2-SS-Ap-30-884, presenta dimensiones coincidentes con los rangos observados para las formas irvingtonianas de Leisey 1A, con una longitud de un poco más de 70 mm (se encuentra rota en su extremo distal) y un ancho de 27 mm, lo que en principio podría coincidir con la especie *Holmesina floridanus* (Robertson, 1976). Sin embargo, se necesitarían más placas móviles para poder dilucidar la especie, pues hay superposición de las longitudes de las placas móviles de la especie *Holmesina floridanus* (Robertson, 1976) y la *Holmesina septentrionalis* Leidy (1889), y fundamentar la determinación de la especie solamente en una placa móvil, que además no está completa no es viable.

Recientemente el criterio utilizado para determinar las diferentes especies de Pampatheriidae, tanto de América del Norte como del Sur, se fundamenta en la relación que existe entre el área

y el espesor de los osteodermos fijos no marginales de las bandas escapular y pélvica (ver Hulbert & Morgan, 1993; Edmund, 1996; De Juliis & Edmund, 2002; Rincón et al., 2008), este criterio incluso ha sido aplicado a otros cingulados con resultados muy confiables (ver Rincón et al., 2007).

Para ello, se graficaron el grosor y el área de cuatro osteodermos fijos no marginales, bien preservados, datos biométricos presentados en la el cuadro 1 y se compararon con las tres especies de Pampatheriidae de América del Norte, *Pampatherium mexicanum* Edmund, 1996; *Holmesina septentrionalis* Leidy (1889) y *Holmesina floridanus* Robertson (1976), presentados en la figura 3.

Si se observa el gráfico, se nota que los datos de Tomayate, indican osteodermos con áreas muy grandes, propias de la especie *Holmesina septentrionalis* Leidy (1889) y se diferencian claramente de la forma *Holmesina floridanus* Robertson (1976).

Distribución paleobiogeográfica y edad

En Norte América, la especie *Holmesina septentrionalis* Leidy (1889) se ha registrado en el Pleistoceno Medio, Irvingtoniano de Colemann IIA fauna, Sumter County (Martin, 1974); en el Pleistoceno Tardío de Vero (Sellards, 1917),

Cuadro 1

Datos biométricos de los osteodermos fijos no marginales, de los escudos escapular y pélvico de el Pampatheriidae del río Tomayate, San Salvador, El Salvador (*ver detalle de los ploteos en la fig. 2)

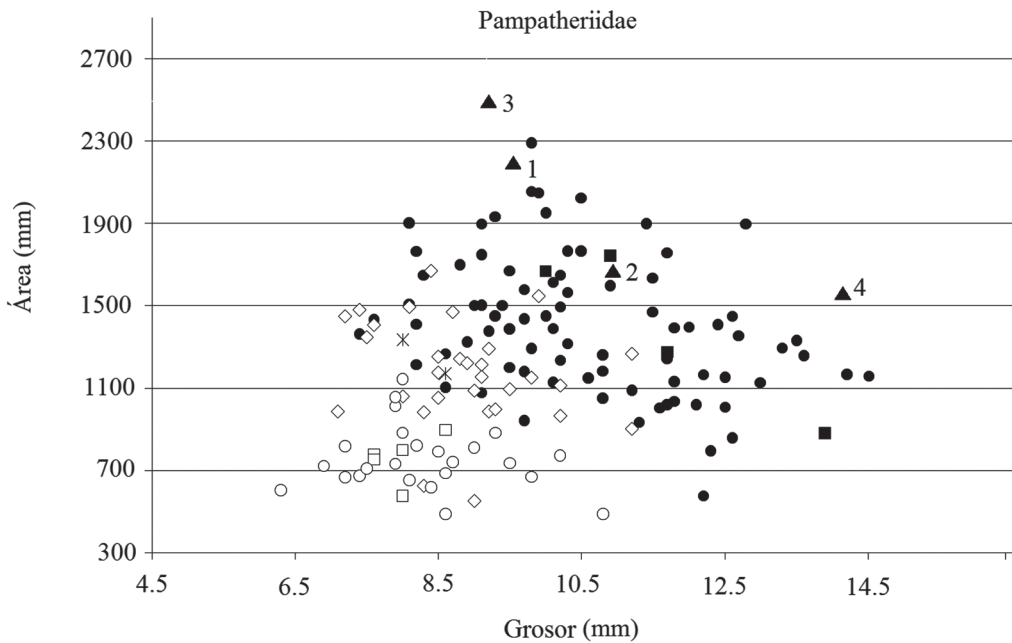
Código	Largo (mm)	Ancho (mm)	Grosor (mm)	Área (mm ²)
2-SS-Ap-30-23 (b) 1*	52	42	10	2184
2-SS-Ap-30-782 (b) 2*	46	37	11	1702
2-ss-ap-30-762 3*	52	48	9	2496
2-ss-ap-30-854 4*	47	34	14	1598

Citrus County; Seminole Field, Pinellas County (Holmes & Simpson, 1931) y Kendrick IA (Webb, 1974); Irvingtoniano de Santa Fe River IIA (Webb, 1974); Rancholabreano de Oldsmar Pit 1 (Karrow et al., 1996); todos en el estado de La Florida.

En el Irvingtoniano de Kanopolis, Ellsworth County, Kansas (Hibbard et al., 1978) e Irvingtoniano de Knor y Baylor Counties, Formación Seymour (Dalquest & Carpenter, 1988); Pleistoceno Tardío de Harris County, Bray's Bayou, Trinidad, Rural Shade, Left Bluff de Medio Creek, Ingleside Site No. 1 (James, 1957), Nueces River (Baskin & Tomas, 2007), todos en el estado de Texas. En el Pleistoceno de Garden City Beach; Edisto Island y Rancholabreano de Edisto Beach en Horry County y Trolley Road en Dorchester County, South Carolina (Roth & Laerm, 1980 y Sanders, 2002). Pleistoceno Tardío de Mayfair site, Chatham County, Georgia de acuerdo con Hulbert & Pratt (1998); todos en la costa este y planicies del Golfo de México en Estados Unidos.

En México, la especie *Holmesina septentrionalis* Leidy (1889) se registra en el Irvingtoniano al Rancholabreano de la fauna Cedazo, estado de Aguascalientes, México (Mooser & Dalquest, 1975; Montellano-Ballesteros, 1992) y en el Pleistoceno del Valle de Tequixquiac, Estado de México (Hibbard, 1955).

En América Central el registro fósil de la localidad del río Tomayate, representa el hallazgo más austral de la especie *Holmesina septentrionalis* Leidy (1889) en el hemisferio norte y uno de los más tempranos, según la edad planteada por Cisneros (2005), quién determinó, fundamentado en la asociación con *Hemiahuchenia* cf. *H. seymourensis* y *Glyptotherium arizonae*, una edad Irvingtoniano (Pleistoceno Inferior-Medio). Sin embargo, la gran talla de los osteodermos del Río Tomayate, sugiere que no se trata de formas irvingtonianas tempranas, sino de formas más tardías, incluso comparables con las formas rancholabreanas. La especie *Holmesina septentrionalis* Leidy (1889), se caracteriza por un incremento continuo de la masa corporal, variando de entre los 91,48 kg para las formas irvingtonianas tempranas a 216,27 kg para las formas rancholabreanas (según, McDonald, 2005). Pero, para poder establecer una correlación entre la masa



- × *Pampatherium mexicanum*
- *Holmesina septentrionalis*
- *Holmesina septentrionalis* - Trinidad, Texas
- ▲ *Holmesina septentrionalis* - Tomayate
- ◇ *Holmesina floridanus* - Irvingtoniano
- *Holmesina floridanus* - Blancano tardío - Haile
- *Holmesina floridanus* - Blancano

Fig. 3: Gráfica bi-variable del grosor versus el área de los osteodermos fijos no marginales de los escudos escapular y pélvico de las diferentes especies de Pampatheriidae de América del Norte, fundamentado en parte en datos publicados por Hulbert & Morgan, 1993; Edmund, 1996 y en datos compilados, graficados y suministrados por Ascanio Rincón (com. escrita, 2009) [1. 2-SS-Ap-30-23 (b), 2. 2-SS-Ap-30-782 (b), 3. 2-ss-ap-30-762, 4. 2-ss-ap-30-854].

corporal y una probable edad se necesitaría de un fémur, el cual no disponemos; por lo que se asume una edad Irvingtoniano, probablemente tardío si se tiene en cuenta las dimensiones de los osteodermos estudiados.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Ascanio Rincón, del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas, Centro de Ecología, Laboratorio de Biología de Organismos, por brindarnos los datos biométricos de prácticamente todas las especies de Pampatheriidae del continente, base del gráfico utilizado en el presente trabajo. A Ana Lucía

Valerio, Sección de Geología del Departamento de Historia Natural del Museo Nacional de Costa Rica, por su apoyo logístico en la revisión de la literatura científica, citas bibliográficas y texto.

REFERENCIAS

- BASKIN, J.A. & THOMAS, R.G., 2007: South Texas and the Great American Interchange: Gulf Coast Association of Geological Societies Transactions, 57: 37-45.
- CAHN, A. R. 1922: *Chlamytherium septentrionalis*, a fossil edentate new to the fauna of Texas.- Journal of Mammalogy, 3: 22-24.

- CARLINI, A.A. & SCILLATO-YANÉ, G.J., 1993: Origin and evolution of “glyptodontoids”.- *Journal of Vertebrate Paleontology* 13 (3 Suppl.), 28A.
- CARRANZA-CASTAÑEDA, O., 2004: A new pampathere (Mammalia, Xenarthra), from the Lower Blancan deposits of San Miguel Allende, Guanajuato, Central México.- *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13(3 suppl.), SVP, Abstracts & Poster Session B.
- CARRANZA-CASTAÑEDA, O., 2005: Un nuevo inmigrante sudamericano en el Blancano Temprano (Plioceno) del Centro de México.- *Geos*, 25(1): 152-153.
- CARRANZA-CASTAÑEDA, O. & MILLER, W.E., 2004: Late Tertiary terrestrial mammals from Central Mexico and their relationship to South American immigrants.- *Rev. Brasileira de Paleontol.* 7(2):249-261
- CARTELLE, C. & BOHORQUEZ, G.A., 1985: *Pampatherium paulacoutoi*, uma nova espécie de tatu gigante da Bahia, Brasil (Edentata, Dasypodidae).- *Rev. Brasileira de Zoología*, 2: 229-254.
- CISNEROS, J.C., 2005: New Pleistocene Vertebrate Fauna from El Salvador.- *Rev. Brasileira de Paleontol.* 8(3): 239-255.
- CISNEROS, J.C., 2008: The fossil mammals of El Salvador.- En: LUCAS, S.G., MORGAN, G.S., SPIELMANN, J.A. & PROTHERO, D.R. (eds.): *Neogene Mammals*.- New Mexico Museum of Natural History & Science, *Bulletin*, 44:375-380.
- DALQUEST, W.W. & CARPENTER, R.M., 1988: Early Pleistocene (Irvingtonian) mammals from the Seymour Formation, Knox and Baylor Counties, Texas, exclusive of Camelidae.- 124 págs. *Occasional Papers of the Museum Texas Tech. Univ.*, Texas.
- DE IULIIS, G. & EDMUND, A.G., 2002: *Vassallia máxima* Castellanos, 1946 (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae), from Puerta del Corral Quemado (Late Miocene to Early Pliocene), Catamarca Province, Argentina.- En: EMRY, R.J. (ed.): *Cenozoic Mammals of Land and Sea: Tributes to the Career of Clayton E. Ray*.- *Smithsonian contributions to paleobiology*, 93:49-64.
- DOWNING, K.F. & WHITE, R.S., 1995: The Cingulates (Xenarthra) of the Leisey Shell Pit Local Fauna (Irvingtonian), Hillsborough County, Florida.- *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 37:375-396.
- EDMUND, A.G., 1985: The Armor of fossil giant Armadillos (Pampatheriidae, Xenarthra, Mammalia).- *Pearce-Sellards-Series*, Texas Memorial Museum, 40:1-20.
- EDMUND, A.G., 1986: The fossil giant armadillos of North America (Pampatheriinae, Xenarthra = Edentata). - En: MONTGOMERY G. (ed.): *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*.- *Smithsonian Institution Press*: 83-93.
- EDMUND, A.G., 1987: Evolution of the Genus *Holmesina* (Pampatheriidae, Mammalia) in Florida, with Remarks on Taxonomy and Distribution.- *Pearce-Sellards Series*, Texas Memorial Museum, 45:1-20.
- EDMUND, A.F., 1996: A review of the Pleistocene giant Armadillos (Mammalia, Xenarthra, Pampatheriidae).- En: STEWART, K.M., SEYMOUR, K.L. (eds), *Palaeontology and Palaeoenvironments of Late Cenozoic Mammals: Tributes to the Career of C.S. (Rufus) Churcher*. University of Toronto Press, Toronto, p. 300-321.

- HIBBARD, C.W., 1955: Pleistocene Vertebrate from the Upper Becerra (Becerra Superior) Formation Valley of Tequixquiac, Mexico with notes on other Pleistocene forms.- Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan, 12(5): 47-96.
- HIBBARD, C.W., ZAKRZEWSKI, R.J., ESHELMAN, R.E., EDMUND, G., GRIGGS, C.D., & GRIGGS, C., 1978: Mammals from the Kanopolis Local Fauna, Pleistocene (Yarmouth) of Ellsworth County, Kansas.- Museum of Paleontology, University of Michigan, 25(2): 11-48.
- HOFFSTETTER, R., 1958: Xenarthra.- En: PIVETEAU, P. (ed.): *Traité de Paléontologie, Mammifères Evolution*.- Masson et Cie., Paris, 6(2): 535-636.
- HOLMES, W.W. & SIMPSON, G.G., 1931: Pleistocene exploration and fossil Edentates in Florida.- *Bulletin American Museum of Natural History*, 59: 383-418.
- HULBERT, C.H. & MORGAN, G.S., 1993: Quantitative and qualitative evolution in the giant armadillo *Holmesina* (Edentata: Pamphathiidae) in Florida.- En: MARTIN, R.A. & BARNOSKY, A.D. (eds): *Morphological change in Quaternary mammals of North America*.- Cambridge University Press, Cambridge, 134-178.
- HULBERT, R. C. & PRATT, A. E., 1998: Pleistocene (Rancholabrean) vertebrate faunas from coastal Georgia.- *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(2):412-429.
- JAMES, G.T., 1957: An Edentate from the Pleistocene of Texas.- *Journal of Paleontology*, 31(4): 796-808.
- KARROW, P. F., AUFFENBERG, K., MORGAN, G.S., PORTELL, R.W., SEYMOUR, K.L. & SIMONS E., 1996: Middle Pleistocene (early Rancholabrean) vertebrates and associated marine and non-marine invertebrates from Oldsmar, Pinellas County, Florida.- En: STEWART, K. W. (eds): *Palaeoecology and palaeoenvironments of late Cenozoic mammals; tributes to the career of C.S. (Rufus)*.- *Churche*, 97-133.
- KAY, R.F., MADDEN, R.H., VUCETICH, M.G., CARLINI, A.A., MAZZONI, M.M., RE, G.H., HEIZLER, M. & SANDEMAN, H., 1999: Revised age of the Casamayoran South American land mammal 'age'. Climatic and biotic implications.- *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(23):13235-13240.
- KURTÉN, B. & ANDERSON, E., 1980: *Pleistocene Mammals of North America*.- 422 págs. Columbia University Press, New York.
- LAURITO, C.A. & AGUILAR, D.H., 2007: El registro de *Mammuthus* (Proboscidea, Elephantidae) en la República de El Salvador, América Central.- *Rev. Geol. Amér. Central*, 34: 73-81.
- LAURITO, C.A. & VALERIO, A.L., 2008: Primer registro de Pamphathiidae en Costa Rica (Formación Curré, Hemphilliano Temprano): la evidencia más temprana del inicio del Intercambio Faunístico entre las Américas vía América Central.- *Memoria y Resúmenes del IX Congreso Geológico de América Central*, San José, Costa Rica: 109.
- LEIDY, J., 1889: Fossil Vertebrates from Florida.- *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 41:96-97.
- MARTIN, R. A., 1974: Fossil mammals from Coleman IIA, Sumter, County.- En:

- WEBB, S. D. (ed.): Pleistocene mammals of Florida.- A University of Florida Book, The University Presses of Florida, Gainesville, 35-99.
- MCDONALD, H.G., 2005: Paleoecology of extinct Xenarthrans and the Great American Biotic Interchange.- En: HULBERT, R.C, MORGAN, G.S. & BASKIN, J.A. (eds.): Cenozoic Vertebrates of the Americas.- Papers to Honor S. David Webb, 4:313-334.
- MEAD, J., CUBERO, R., VALERIO, A., SWIFT, S., LAURITO, C. & GÓMEZ, L., 2006: Plio-Pleistocene *Crocodylus* (*Crocodylia*) from southwestern Costa Rica.- *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 41(1): 1-7.
- MILLER, W. E. & CARRANZA, O. 2001: Late Cenozoic mammals from the basins of central Mexico.- *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 40:235-242.
- MONTELLANO-BALLESTEROS, M., 1992: Una edad del Irvingtoniano al Rancho Labreano para la fauna Cedazo del Estado de Aguascalientes.- *Rev. del Inst. de Geología*, 9(2): 195-203.
- MOOSER, O. & DALQUEST, W.W., 1975: Pleistocene Mammals from Aguascalientes, Central Mexico.- *Journal of Mammalogy*, 56(4): 781-820.
- RINCÓN, A.D. & WHITE, R.S., 2007: Los Xenarthra Cingulata del Pleistoceno Tardío (Lujanense) de Cerro Misión, Estado Falcón, Venezuela.- *Bol. Soc. Venezolana Espeleol.* 41:2-12.
- RINCÓN, A.D., WHITE, R.S. & MCDONALD, G., 2008: Late Pleistocene Cingulate (Mammalia: Xenarthra) from Mene de Inciarte, Sierra de Perijá, western Venezuela.- *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(1):197-207.
- ROBERTSON, J.S., 1976: Latest Pliocene Mammals from Haile XVA, Alachua County, Florida.- *Bulletin of Florida State Museum, Biological Sciences*, 20: 111-186.
- ROTH, J.A. & LAERM, J., 1980: A late Pleistocene vertebrate assemblage from Edisto Island, South Carolina.- *Brimleyana*, 3:1-29.
- SANDERS, A.E., 2002: Additions to the Pleistocene Mammal Faunas of South Carolina, North Carolina, and Georgia.- *American Philosophical Society*, 1-152.
- SCILLATO-YANÉ, G.J., CARLINI, A.A., TONNI, E.P. & NORIEGA, J.I., 2005: Paleobiogeography of the late Pleistocene pampatheres of South America.- *Journal of South American Earth Sciences*, 20: 131-138.
- SELLARDS, E. H., 1917: On the Association of Human Remains and Extinct Vertebrates at Vero, Florida.- *The Journal of Geology*, 25(1): 4-24.
- SIMPSON, G.G., 1928: Pleistocene Mammals from a Cave in Citrus County, Florida.- *American Museum Novitatis*, 328:1-16.
- SIMPSON, G.G., 1929: Pleistocene mammalian fauna of the Seminole Field, Pinellas County, Florida.- *Bulletin American Museum of Natural History*, 56: 561-599.

- SIMPSON, G.G., 1930: *Holmesina septentrionalis* extinct giant armadillo of Florida.- American Museum Novitatis, 442:1-10.
- SOIBELZON, L.H., ROMERO, M. R. AGUILAR, D. H. & TARTARINI, V. B, 2008: A Blancan (Pliocene) short-faced bear from El Salvador and its implications for Tremarctines in South America.- N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 250(1): 1– 8.
- STEHLI, F.G. & WEBB, S.D., 1985: A kaleidoscope of plates, faunal and floral dispersals, and sea level changes.- En STEHLI, F.G. & WEBB, S.D. (eds.): The Great American Biotic Interchange. Capítulo 1: 3-16. Plenum Press, Nueva York-Londres.
- VIZCAÍNO, S.F., DE IULIIS, G. & BARGO, M.S., 1998: Skull shape, masticatory apparatus, and diet of *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pamphathiidae): when anatomy constrains destiny.- Journal of Mammalian Evolution, 5(4):291–322.
- WEBB, S.D., 1974: Chronology of Florida Pleistocene Mammals.- En: WEBB, S. D. (ed.): Pleistocene mammals of Florida.- A University of Florida Book, The University Presses of Florida, Gainesville, 5-31.
- WOODBURNE, M.O. 1969: A Late Pleistocene occurrence of the collared peccary, *Dicotyles tajacu*, in Guatemala.- Journal of Mammalogy, 50:121-125.

