



## MAMÍFEROS DEL CUATERNARIO DE PUERTO SANTA ROSA, DEPARTAMENTO DE SAN PEDRO, PARAGUAY

SERGIO D. RÍOS DÍAZ<sup>1,2</sup>, CARLOS A. LUNA<sup>3</sup>, RICARDO SOUBERLICH<sup>4</sup>, PAULA AGUILERA<sup>5</sup>, ANA M. GADEA DE CAMPOS CERVERA<sup>5,6</sup>, ANA GODOY ARAÑA<sup>6</sup>

<sup>1</sup>Dirección General de Bienes y Servicios Culturales, Secretaría Nacional de Cultura, Asunción, Paraguay. sergiord40@gmail.com.

<sup>2</sup>Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Asunción, San Lorenzo, Paraguay.

<sup>3</sup>Museo de Paleontología, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.

<sup>4</sup>Laboratorio de Paleontología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Asunción.

<sup>5</sup>Departamento de Difusión y Relaciones Exteriores, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Asunción.

<sup>6</sup>Departamento de Geología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Asunción.

**Resumen.-** En la presente contribución se describe una nueva localidad fosilífera, denominada Puerto Santa Rosa, cuyo nivel aflora en las márgenes del Río Paraguay, en el Departamento de San Pedro, Paraguay. Los materiales recuperados han sido asignados taxonómicamente a *Megatherium* cf. *M. americanum* (Pilosa), *Toxodon* sp. (Notoungulata), cf. *Notiomastodon* (Proboscidea) y *Hemiauchenia* sp. (Artiodactyla), los que permiten referir una edad Pleistoceno-Holoceno temprano al conjunto faunístico, acorde a los datos geológicos disponibles para el sector en estudio. Los mismos constituyen el primer registro de mamíferos fósiles procedentes del mencionado Departamento, en el centro de Paraguay.

**Palabras clave:** Megafauna, Pleistoceno-Holoceno, Chaco, Región Oriental, Paraguay.

**Abstract.-** A new fossiliferous locality, called Puerto Santa Rosa –which emerges along the margins of the Paraguay River, at San Pedro Department, Paraguay– is described in this contribution. The collected material has been determined as *Megatherium* cf. *M. americanum* (Pilosa), *Toxodon* sp. (Notoungulata), cf. *Notiomastodon* (Proboscidea) and *Hemiauchenia* sp. (Artiodactyla), which allowed us to refer this faunistic assemblage into a Pleistocene-Early Holocene age, agreeing with the geological data available for the studied sector. The above mentioned material constitutes the first fossil record of mammals from San Pedro Department, in Central Paraguay.

**Key words:** Megafauna, Pleistocene-Holocene, Chaco, Oriental Region, Paraguay.

El conocimiento sistemático de los mamíferos del Cuaternario de lo que, en términos territoriales actualmente corresponde al Paraguay, se inicia probablemente con Rengger (1835), quien menciona sucintamente, la presencia de restos fósiles descubiertos en la ciudad de Asunción, siendo asignados por dicho autor a *Megatherium* Cuvier, 1796. Casi un siglo más tarde, Bertoni (1924, 1926, 1928, 1931) y Vellard (1932) a través de varias contribuciones, señalan la presencia de algunos géneros de megafauna en Paraguay, aunque solo a través de hallazgos aislados. A partir de ese momento, se registra un hiato de contribuciones científicas sobre fósiles del Cuaternario de Paraguay, que continúa hasta la segunda mitad del siglo XX.

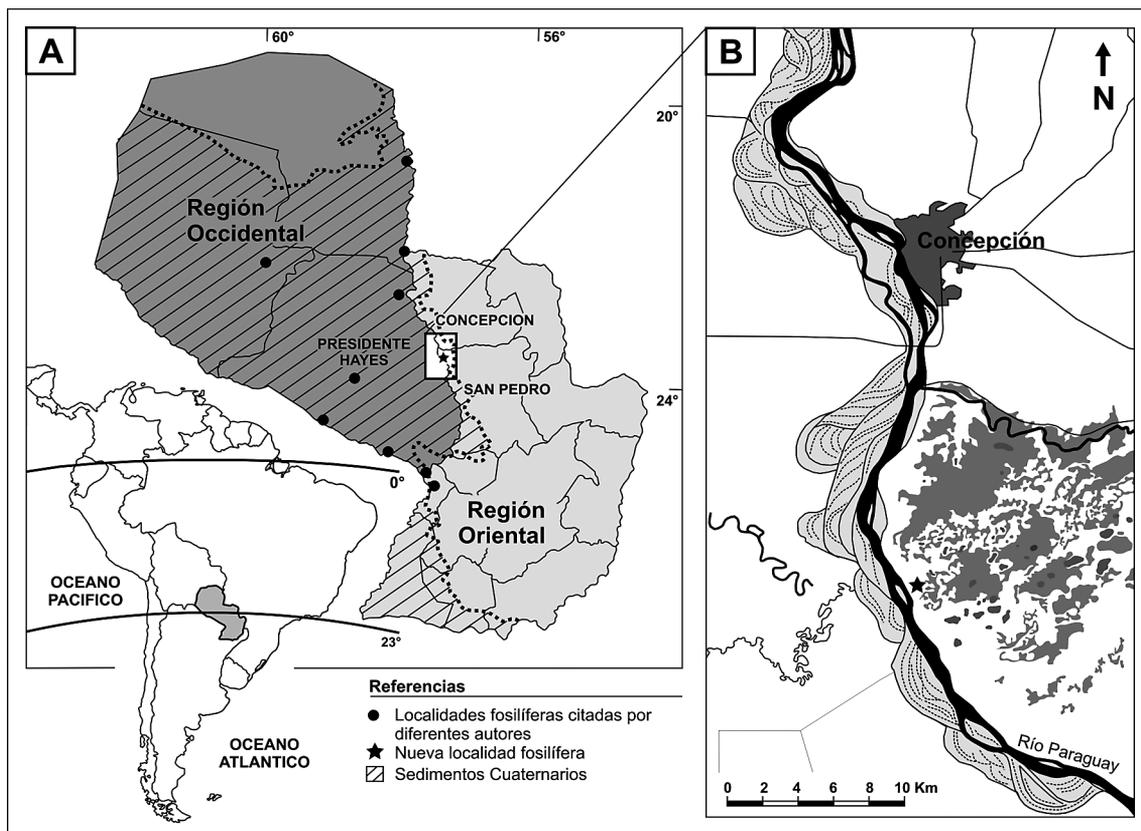
Recién medio siglo después, Hoffstetter (1978) brinda una extensa lista de géneros

procedentes presumiblemente de varias localidades chaqueñas, pero con el inconveniente de carecer de datos precisos de colecta. Sin embargo, este aporte permitió reconocer las afinidades paleobiogeográficas de los mamíferos del Pleistoceno-Holoceno del Paraguay con aquellos de Bolivia y la Región Pampeana de Argentina, interpretación que fue sustentada por los registros comunicados posteriormente por Tonni (1984), Carlini (1998) y Carlini *et al.* (2004).

El objetivo de esta contribución es presentar una asociación de mamíferos cuaternarios, recuperados en noviembre del 2012 de una nueva localidad fosilífera en las márgenes del Río Paraguay.

### MARCO GEOLÓGICO

Los restos fósiles proceden de un sitio



**Fig. 1.** A: Mapa del Paraguay, indicando afloramientos de sedimentos cuaternarios y localidades fosilíferas mencionadas en la literatura. B: Ubicación del sitio fosilífero de Puerto Santa Rosa.

denominado Puerto Santa Rosa ( $23^{\circ}35'S$  -  $57^{\circ}27'W$ ), ubicado sobre la margen izquierda del Río Paraguay y perteneciente al Departamento de San Pedro, Región Oriental del Paraguay (Fig. 1).

Los mismos fueron recuperados de una playada con exposiciones muy reducidas, cubriendo un área no mayor de 30 metros de extensión y conteniendo sedimentos arcillosos de tonalidad grisáceo-amarillenta. El material se encontró desarticulado, generalmente con una disposición orientada en sentido nort-sur, probablemente debido al arrastre causado por el Río Paraguay y en muchos casos, con numerosos bivalvos (Clase Bivalvia) vivientes adheridos a los huesos, indicando su exposición y contacto constante con el agua.

Los sedimentos portadores forman parte

del abanico aluvial de los ríos Paraguay y Pilcomayo, al que se considera como “Unidad Cuaternaria Indiferenciada” (Proyecto PAR, 1986), existiendo dos formaciones definidas con una edad aparentemente similar, la Formación Chaco en la Región Occidental y la Formación San Antonio en la Región Oriental (Palmieri & Velázquez, 1982; Proyecto Par, 1986). Cabe destacar que la información geológica disponible hasta la fecha, para el Cuaternario en el Paraguay es bastante pobre y las formaciones y los distintos niveles estratigráficos están pobremente definidos. Las únicas dataciones realizadas hasta el momento en sedimentos cuaternarios del país, fueron realizadas en la región central del Chaco y han dado como resultado una edad Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (Kruck *et al.*, 2011).

## MATERIALES & METODOLOGIA

Los materiales fósiles se encuentran conservados y catalogados en la colección del Laboratorio de Paleontología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de Asunción, Paraguay (Facen-vert). La identificación taxonómica de los materiales se ha realizado considerando las descripciones originales y principales revisiones de cada uno de los grupos (De Iuliis, 1996; Menegaz, 2000; Miño-Boilini *et al.*, 2006; Mothe *et al.*, 2012; Scherer, 2005) como así también la comparación con especímenes referidos a estos taxones depositados en otras colecciones paleontológicas. En tanto, las referencias bioestratigráficas corresponden al esquema de unidades cronoestratigráficas/geocronológicas de base bioestratigráfica propuesto por Cione & Tonni (1999, 2005).

## PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Clase Mammalia Linnaeus, 1758

Superorder Xenarthra Cope, 1889

Orden Pilosa Flower, 1883

Familia Megatheriidae Gray, 1821

Género *Megatherium* Cuvier, 1796

### *Megatherium cf. americanum* Cuvier, 1796

(Fig. 2. A y B)

**Material referido.** Molariformes aislados (Facen-vert-0110, Facen-vert-0111 y Facen-vert-0112).

**Descripción y comentarios.** El molariforme más completo (Facen-vert-0110) es alargado, de sección trapezoidal en vista oclusal y con corona de dos crestas transversales paralelas separadas por un valle en forma de V (Fig. 2 A y B). En tanto, en otro de los molariformes (Facen-vert 0112), también de sección aproximadamente trapezoidal debido a su fracturamiento es posible observar claramente las capas de cemento mayormente engrosadas en las caras mesial y distal del mismo, además de presentar un mayor desarrollo en sentido

transversal.

Los Megatheriinae aparecen en el Mioceno tardío de Sudamérica (McDonald & De Iuliis, 2008), estando representados en el Cuaternario por dos géneros, *Megatherium* cuyo registro más antiguo corresponde al Plioceno del Altiplano boliviano (Saint-André P.-A. & De Iuliis G. 2001); y *Eremotherium* Spillman, 1948. La distribución de estos taxones aparenta ser parapátrica, ya que *Megatherium* se distribuye desde el sur de la Patagonia Argentina hasta el oeste del Ecuador, mientras que *Eremotherium* se registra mayormente en zonas intertropicales, desde Carolina del Sur en Estados Unidos hasta Rio Grande do Sul en Brasil (Cartelle & De Iuliis, 1995, 2006; Zurita *et al.*, 2004).

Uno de los caracteres propios de *Megatherium* y que permiten su asignación en referencia a los presentes materiales, es que la sección sagital de los molariformes muestra que las crestas en este género son triangulares y con bordes afilados (Bargo, 2001), a diferencia de *Eremotherium* donde los valles y las crestas tienden a ser más agudos (Cartelle & De Iuliis, 1995).

Los registros previos de este género en Paraguay abarcan tanto la Región Oriental como la Occidental y corresponden a Rengger (1835), Bertoni (1924), Van der Klaauw (1930), Hoffstetter (1978, refiere materiales de *Megatherium americanum*), Presser & Fernández Crossa (1984) y Carlini & Tonni (2000).

Orden Notoungulata Roth, 1903

Familia Toxodontidae Gervais, 1847

Género *Toxodon* Owen, 1837

### *Toxodon* sp.

(Fig. 2. C-I)

**Material referido.** Fragmentos de incisivo superior izquierdo (Facen-vert-0113) y molares (Facen-vert-0114 y Facen-vert-0115), porción distal de húmero izquierdo (Facen-vert-0116),

porción proximal de ulna izquierda (Facen-vert-0119)

**Descripción y comentarios.** Los molares debido a su estado fragmentario no han preservado la superficie oclusal como para intentar precisar la clasificación de los mismos, sin embargo la sección del material Facen-vert-0113 permite su identificación como incisivo (Fig. 2. G-I). En relación a la porción de húmero (Fig. 2. C-D), debido a que son pocas las descripciones detalladas de este elemento, y considerando que las asignaciones en varias publicaciones han sido realizadas por comparación directa con materiales tipo, los materiales han sido comparadas con aquellos figurados por Miño-Boilini *et al.* (2006) y asignados a *Toxodon platensis* Owen, 1837 no encontrándose prácticamente diferencias con los mismos.

De acuerdo a Bond *et al.* (1995) y Miño-Boilini *et al.* (2006), *Toxodon* se registra desde el Piso/Edad Chapadmalalense (Plioceno tardío) hasta el Piso/Edad Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano) con una amplia distribución que comprende desde el norte de Venezuela hasta Argentina y Uruguay. En Paraguay los registros previos de este género corresponden a Bertoni (1926), Hoffstetter (1978), Tonni (1984), Carlini (1998) & Carlini & Tonni (2000). A nivel más específico, Bertoni (1926) refiere un cráneo casi completo proveniente del Río Pilcomayo a *Toxodon platensis*, la especie más frecuente del género en el Piso/Edad Lujanense (Bond, 1999). En tanto, Tonni (1984) asigna material recuperado en el Río Confuso, sur del Dpto. de Presidente Hayes, a *Toxodon cf. platensis*.

Orden Proboscidea Illiger, 1811  
Superfamilia Elephantoidea Gray, 1821  
Familia Gomphotheriidae Hay, 1922

**cf. *Notiomastodon* Cabrera, 1929**

(Fig. 2. M-O)

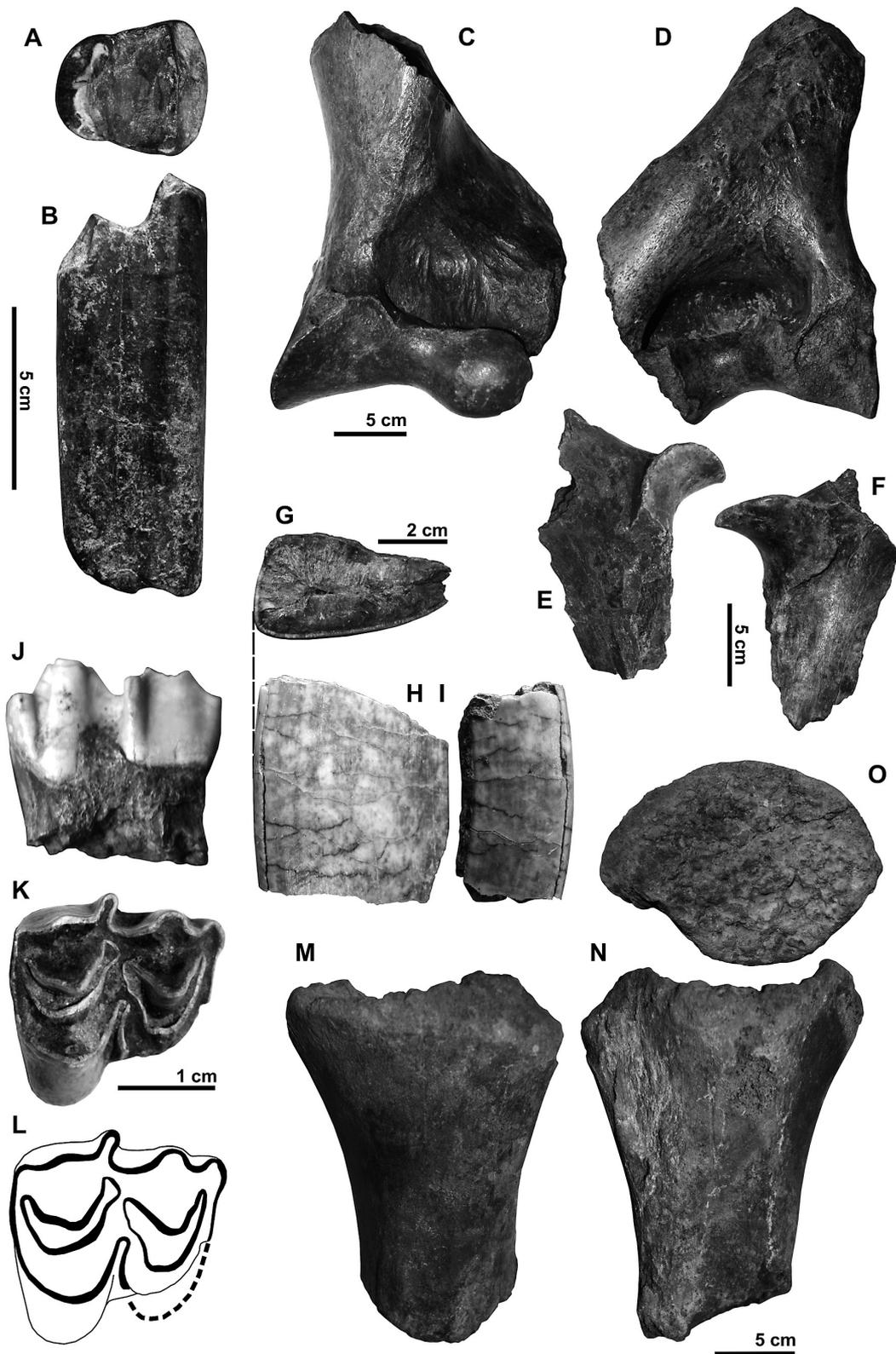
**Material referido.** Porciones proximales de tibia (Facen-vert-0117).

**Descripción y comentarios.** Los materiales en estudio corresponden a porciones proximales de diáfisis de tibia de uno o dos ejemplares, los cuales son juveniles o subadultos, ya que no han alcanzado la osificación completa en los elementos de sus extremidades. Morfológicamente son elementos que tienen una sección aproximadamente trapezoidal, donde se destaca que la cara posterior es aplanada. Al igual que sucede con muchos otros mamíferos extintos, las descripciones de los Gomphotheriidae por lo general están referidas básicamente a la morfología de los elementos dentarios. Por ello, y debido al carácter fragmentario del material que se comunica, el mismo ha sido comparado con materiales ilustrados por Casamiquela (1972), con los que presentan una gran similitud.

De acuerdo a Prado *et al.* (2001), los Gomphotheriidae se encuentran registrados en Sudamérica desde el Piso/Edad Ensenadense (Pleistoceno temprano) hasta el Piso/Edad Lujanense (Pleistoceno Tardío-Holoceno temprano).

Para Paraguay los registros de gomfoterios han sido referidos a "*Mastodon platensis*" (Bertoni, 1926) y *Stegomastodon* sp. (Hoffstetter, 1978; Tonni, 1984; Carlini & Tonni, 2000). Recientemente se ha propuesto

**Fig. 2.** *Megatherium cf. M. americanum* (Facen-vert-0110), **A-B:** molariforme en vista oclusal y lateral. *Toxodon* sp., **C-D:** Porción distal de húmero izquierdo, en vista anterior y posterior (Facen-vert-0116); **E-F:** Porción proximal de ulna, en vista anterior y posterior (Facen-vert-0119) y **G-I:** fragmento de incisivo superior izquierdo (Facen-vert-0113), sección transversal, y vistas anterior anterior y lateral. *Hemiauchenia* sp. (Facen-vert-0118). **J-L:** M1 derecho en vista labial, oclusal y esquema de la misma. cf. *Notiomastodon* (Facen-vert-0117), **M-O:** porción proximal de tibia, en vista anterior y posterior.



MAMÍFEROS DEL CUATERNARIO DE PUERTO SANTA ROSA, DEPARTAMENTO DE SAN PEDRO, PARAGUAY

que el género *Stegomastodon* Pohlig, 1912 se limita solo a gonfoterios norteamericanos, en tanto que las formas sudamericanas previamente asignadas a dicho género, corresponden genéricamente a *Haplomastodon* y *Notiomastodon* (Lucas *et al.*, 2011), además de sugerirse la existencia de una única especie del género en el subcontinente, durante todo el cuaternario, *Notiomastodon platensis* (Ameghino, 1888) [Mothé *et al.*, 2013].

Orden Artiodactyla Owen, 1848

Suborden Tylopoda Illiger, 1811

Familia Camelidae Gray, 1821

Género *Hemiauchenia* Gervais & Ameghino, 1880

***Hemiauchenia* sp.**

(Fig. 2. J-L)

**Material referido.** M1 derecho (Facenvert-0118).

**Descripción y comentarios.** El material en estudio se encuentra fracturado a nivel del protocono, no pudiendo observarse presencia del endostilo o columnilla interlobular interna, el cual constituye un carácter diagnóstico del género *Palaeolama* Gervais, 1869 (Cabrera, 1932). Sin embargo cabe destacar que la validez sistemática de este carácter ha sido puesta en duda por Guerin & Faure (1999) y Menegaz (2000) por ser morfológicamente muy variable, otros autores como López *et al.* (2005) han insistido en la validez de este carácter al indicar la persistencia de este elemento en todos los materiales estudiados por ellos.

El hipocono, el cual se encuentra preservado, presenta forma de U, lo cual ha sido referido por Webb (1974), según Scherer *et al.* (2007), como un carácter que permite la asignación a *Hemiauchenia*, y su diferenciación de *Palaeolama*, en donde este elemento presenta forma de V.

Algunos autores han desestimado el valor diagnóstico de las medidas de los molares

en camélidos por encontrarse afectadas por condiciones ontogenéticas, variaciones inter e intragenéricas, etc., resulta interesante destacar que la longitud anteroposterior del molar en estudio (22 mm) es consistente con el rango de medidas presentado por Scherer (2005) para distintos ejemplares de *Hemiauchenia*.

Si bien se han realizado distintas revisiones, la sistemática de los Camelidae fósiles de Sudamérica sigue siendo bastante confusa debido a la homogeneidad de los representantes del grupo (Menegaz, 2000). Los géneros *Palaeolama* y *Hemiauchenia* constituyen un claro ejemplo de ello, ya que algunos autores han considerado que los mismos son sinónimos (Cabrera, 1932; Hoffstetter, 1952), otros que el segundo debe ser considerado como subgénero del primero (Guerin & Faure, 1999) y más recientemente que, tal como fueron concebidos, ambos taxones corresponden a géneros diferentes (Scherer *et al.*, 2007), siguiendo el presente trabajo esta última interpretación.

En Paraguay, el único registro de camélidos fósiles corresponde a la cita de Hoffstetter (1978) de "*Palaeolama* s.l. (incl. *Hemiauchenia*)" (sic), asignación taxonómica que se considera aún en las últimas revisiones del grupo (Scherer, 2005). En tanto, otros autores (Carlini & Tonni, 2000) han referido estos materiales como *Hemiauchenia*.

## DISCUSIÓN

Las asociaciones faunísticas del Cuaternario de Paraguay se encuentran en su mayoría asociadas a depósitos del río homónimo o sus afluentes. Recientemente se han comunicado hallazgos en otras localidades fosilíferas (Souberlich & de la Fuente, 2011; Souberlich *et al.* 2013; Ríos Díaz, 2013), cercanas geográficamente a Puerto Santa Rosa, las que en conjunto con los materiales descritos en la presente contribución permiten realizar algunas interpretaciones, de carácter preliminar.

En primer lugar, desde el punto de vista bioestratigráfico, la asociación de taxones de

Puerto Santa Rosa es asignable al Pleistoceno-Holoceno temprano, no pudiéndose alcanzar un nivel de resolución mayor debido a que los materiales en su mayoría solo han podido ser identificados a nivel de género o poseen biocrones que se extienden durante varios pisos/edades de dicho periodo. El registro de Gomphotheriidae en particular, permite definir la antigüedad máxima del conjunto faunístico, ya que su registro en Sudamérica comienza precisamente en el Pleistoceno Temprano (Piso/Edad Ensenadense) de acuerdo a Prado *et al.* (2001). Adicionalmente, y en concordancia con lo señalado por Tonni (1984) sobre una asociación similar de mamíferos fósiles de esta parte de Sudamérica, es posible referir que los taxones de Puerto Santa Rosa son mayormente característicos del Piso/Edad Lujanense, sin ser exclusivos del mismo (e.g. *Megatherium cf. americanum*). Sin embargo, la determinación de nuevos materiales, como así también la realización de dataciones radiométricas en las distintas secuencias sedimentarias portadoras de los restos permitirá constatar esta aseveración.

En referencia a las condiciones paleoclimáticas, Carlini *et al.* (2004) indicaron que durante el Pleistoceno, las asociaciones faunísticas de Paraguay, en conjunto con las del centro-norte de Argentina y sur de Bolivia, presentaban una gran similitud en su composición taxonómica con las de la Región Pampeana, estando conformadas básicamente por elementos australes. Estos autores infirieron a partir de ello que las condiciones ambientales debieron ser frías y áridas o semiáridas con breves períodos más húmedos y, posiblemente, un poco más cálidos, con un marcado predominio de ambientes abiertos. Sin embargo, nuevas evidencias indican la prevalencia de climas marcadamente más cálidos y húmedos para dicha zona, al menos durante ciertos periodos de tiempo (Carlini *et al.*, 2008; Chimento & Agnolin, 2011; Zurita *et al.* 2009, 2011).

En este sentido, los recientes descubrimientos realizados en el Paraguay son vitales para

comprender los procesos paleobiogeográficos ocurridos a fines del Cuaternario, ya que registran la presencia de elementos de abolengo tropical o brasílico, como por ejemplo *Holmesina paulacoutoi* (Cartelle & Bohorquez, 1984) [Carlini & Tonni, 2000] y *Catonyx cuvieri* (Lund, 1839) [Souberlich & Ochoa, 2013] en coexistencia con elementos australes o pampeanos, como ha sucedido en otros ámbitos (e.g. Mesopotamia, sur de Brasil). Un mayor conocimiento de la constitución de las asociaciones fosilíferas paraguayas, permitirá comprender las características paleobiogeográficas de la región y respaldar o refutar estas inferencias.

Finalmente, cabe destacar que la presente comunicación es la primera contribución que describe detalladamente una asociación de mamíferos fósiles proveniente de este país, aportando precisos datos de procedencia geográfica, acabadas descripciones y figurando material de referencia; siendo además, la primera en reportar la presencia de mamíferos fósiles en el Departamento de San Pedro.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la colaboración del Fiscal Ambiental Richard Alarcón y a la Unidad Naval de la Armada de Concepción (Paraguay), por su extensa y grata asistencia en las tareas de campo. Christian Colmán y Daniel Vargas colaboraron en la preparación del material en el laboratorio. A Alfredo A. Carlini y Augusto Haro por la provisión de literatura para la realización de este trabajo y finalmente a los dos revisores, quienes ayudaron a mejorar el manuscrito.

#### LITERATURA

- Bargo, M.S. 2001. The ground sloth *Megatherium americanum*: Skull shape, bite forces, and diet. *Acta Palaeontologica Polonica*, 46(2): 173-192.
- Bertoni, A. de W. 1924. Sobre mamíferos fósiles

- les del Paraguay. Revista de la Sociedad Científica del Paraguay, 1(6): 93.
- Bertoni, A. de W. 1926. Mamíferos nuevos para el Paraguay. El *Toxodon* del Pilcomayo. Revista de la Sociedad Científica del Paraguay, 2(1): 67.
- Bertoni, A. de W. 1928. La *Macrauchenia* en el Paraguay. Revista de la Sociedad Científica del Paraguay, 2(4): 189.
- Bertoni, A. de W. 1931. El gliptodonte del Pilcomayo (*Glyptodon clavipes* Ow.). Revista de la Sociedad Científica del Paraguay, 3(1): 5.
- Bond, M., E.P. Cerdeño & G. López, G. 1995. Los ungulados nativos de América de Sur. Pp. 259-275 in Alberdi, M.T., G. Leone & E.P. Tonni (editores) Evolución climática y biológica de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental. Monografías del Museo de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid, España.
- Cabrera, A. 1932. Sobre los camélidos fósiles y actuales de la América Austral. Revista del Museo de la Plata, 33: 89-117.
- Carlini, A.A. 1998. Informe Paleontológico. Pp. 7-14 in Kruck, W. (editor) Proyecto Sistema Ambiental del Chaco, Tomo II: Investigaciones Especiales. Cooperación Técnica Paraguayo-Alemana, Ministerio de Agricultura y Ganadería Paraguay.
- Carlini, A.A. & E.P. Tonni. 2000. Mamíferos Fósiles del Paraguay. Cooperación Técnica Paraguayo-Alemana. Proyecto Sistema Ambiental del Chaco-Proyecto Sistema Ambiental Región Oriental. La Plata, Argentina. 108 pp.
- Carlini, A.A., A.E. Zurita & A.R. Miño Boilini. 2008. Reseña paleobiogeográfica de los Xenarthra (Mammalia) del Pleistoceno tardío de la región mesopotámica (Argentina): Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica, Miscelánea, 17: 259-270.
- Carlini, A.A., A.E. Zurita, G.M. Gasparini & J.I. Noriega. 2004. Los mamíferos del Pleistoceno de la Mesopotamia argentina y su relación tanto con aquéllos del Centro Norte de la Argentina, Paraguay y Sur de Bolivia, como con los del Sur de Brasil y Oeste de Uruguay. Pp. 83-90 in Aceñolaza, F.G. (editor) Paleobiogeografía y Paleoambientes, Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino: Tucumán, Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Superior de Correlación Geológica, Miscelánea 12.
- Cartelle, C. & G. De Iuliis. 1995. *Eremotherium laurillardii* (Lund) (Xenarthra, Megatheriidae), the Panamerican giant ground sloth: Taxonomic aspects of the ontogeny of skull and dentition. Journal of Systematic Palaeontology, 4(2): 199-209.
- Casamiquela R. 1972. Catalogación crítica de algunos vertebrados fósiles chilenos. II Los mastodontes. Ameghiniana, 9(3): 193-208.
- Chimento, N.R. & F.L. Agnolin. 2011. Mamíferos del Pleistoceno Superior de Santiago del Estero (Argentina) y sus afinidades paleobiogeográficas. Papéis Avulsos de Zoologia, 51(6): 83-100.
- Cione, A.L. & E.P. Tonni. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of upper most Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. Pp. 23-52 in Rabassa J. & M. Salemme (editores) Quaternary of South America and Antarctic Peninsula, A.A. Balkema Publishers.
- Cione, A.L. & E.P. Tonni. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Pp. 183-200 in: Barrio, R.E., R.O. Etcheverry; M.F. Caballé & E. Llambias (editores) Geología y recursos minerales de la Provincia de Buenos Aires, Quick Press.
- De Iuliis, G. 1996. A systematic review of the

- Megatheriinae (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae). PhD Thesis: University of Toronto, Toronto, 781 pp. Inédito.
- Guérin, C. & M. Faure. 1999. *Palaeolama (Hemiauchenia) niedae* nov. sp., nouveau camelidae du Nordeste Brésilien, et sa place parmi les lammi d'Amérique du Sud. *Geobios*, 32(4): 625-659.
- Hoffstetter, R., 1952. Les mammifères Pléistocènes de la République de l'Équateur. *Mémoires de la Société Géologique de France*, 66: 1-391.
- Hoffstetter, R. 1978. Une faune de Mammifères pléistocènes au Paraguay. *Comptes Rendus Sommaire du Société Géologique de France*, 1: 32-33.
- Kruck, W. F. Helms, M.A. Geyh, J.M. Suriano, H.G. Marengo & F. Pereira. 2011. Late Pleistocene-Holocene History of Chaco-Pampa Sediments in Argentina and Paraguay. *Quaternary Science Journal*, 60(1): 188-202.
- López, P. D. Jackson & D. Jackson. 2005. Presencia del género *Palaeolama* Gervais (Artiodactyla, Camelidae) en el extremo meridional del semiárido de Chile (Los Vilos-IV Región). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 54: 129-140.
- Lucas, S.G., R.H. Aguilar & J.A. Spielmann. 2011. *Stegomastodon* (Mammalia, Proboscidea) from the Pliocene of Jalisco, México and the species level taxonomy of *Stegomastodon*. *Bulletin of New Mexico Museum of Natural History and Science*, 53: 517-553.
- Marshall, L.G., A. Berta, R. Hoffstetter, R. Pascual, O.A. Reig, M. Bombin & A. Mones. 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America: *Palaeovertebrata*, Mémoire Extraordinaire, 1-76.
- Menegaz, A.N. & E. Ortiz-Jaureguizar. 1995. Los artiodáctilos. Pp. 311-33 in Alberdi, M.T., G. Leone & E.P. Tonni (editores) *Evolución climática y biológica de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Monografías del Museo de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid, España.
- Menegaz, A.N. 2000. Los camélidos y cérvidos del cuaternario del sector bonaerense de la región pampeana. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 214 pp. Inédito.
- Miño Boilini, A.R., E. Cerdeño & M. Bond. 2006. Revisión del género *Toxodon* Owen, 1837 (Notoungulata: Toxodontidae) en el Pleistoceno de las provincias de Corrientes, Chaco y Santa Fe, Argentina. *Revista Española de Paleontología*, 21 (2): 93-103.
- Mothé, D., L.S. Avilla & M.A. Cozzuol. 2013. The South American Gomphotheres (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae): Taxonomy, Phylogeny, and Biogeography. *Journal of Mammalian Evolution*, 20 (1): 23-32.
- Mothé, D., L.S. Avilla, M. Cozzuol & G.R. Winck. 2012. Taxonomic revision of the Quaternary gomphotheres (Mammalia: Proboscidea: Gomphotheriidae) from the South American lowlands. *Quaternary International*, 276-277: 2-7.
- Prado, J.L., M.T. Alberdi, B. Azanza, B. Sánchez & D. Frassinetti. 2001. The Pleistocene Gomphotheres (Proboscidea) from South America: Diversity, Habitats and Feeding Ecology. *The World of Elephants - International Congress, Rome*. 337-340.
- Presser, J.L.B. & Fernandes Crossa, V. 1984. Informe Preliminar sobre Fósiles Vertebrados Pleistocénicos en la localidad de Ytororó, Departamento Central, Rca.

- Del Paraguay. Ministerio de Educación & Cultura, Dirección de Bienes Culturales. Asunción, Paraguay. 16 pp. Inédito.
- Proyecto Par. 1986. Mapa geológico del Paraguay: texto explicativo. Asunción, Paraguay.
- Rengger, J. R. 1835. Reise nach Paraguay in den Jahren 1818 bis 1826. Aarau.
- Ríos Díaz, S.D. 2013. Una nueva localidad de vertebrados cuaternarios en Puerto Pinasco, Dpto. de Presidente Hayes, República del Paraguay. *Ameghiniana*, 50(4 Suplemento): R29.
- Scherer, C.S. 2005. Estudo dos camelidae (Mammalia, Artiodactyla) do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 176 pp.
- Scherer, C.S., J. Ferigolo, A.M. Ribeiro & C. Cartelle. 2007. Contribution to the knowledge of *Hemiauchenia paradoxa* (Artiodactyla, Camelidae) from the Pleistocene of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 10(1): 35-52.
- Souberlich, R. & J. Ochoa. 2013. Trabajos de extracción de restos asignables a *Catonyx cuvieri* en la localidad de Vallemí, Concepción, Paraguay. *Ameghiniana*, 50(4 Suplemento): R30.
- Souberlich, R. y M. de la Fuente. 2011. Primer registro de *Chelonoidis* sp. (Testudines: Testudinidae) en el Pleistoceno del Paraguay. *Ameghiniana*, 48(4 Suplemento): R210.
- Van der Klaauw, C.J. 1930. On the tympanic region of the skull in the *Megatherium*. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 100(1): 127-146
- Vellard, M. J. 1934. Sur quelques fossiles du Paraguay. *Bulletin du Muséum National d'histoire Naturelle, série 2*, 6(1): 150-152.
- Webb, S.D., 1974. Pleistocene llamas of Florida with a brief review of the Lamini. Pp. 170-213 in Webb, S.D. (editor) *Pleistocene Mammals of Florida*. University of Florida Press.
- Zurita, A.E., A.A. Carlini, G.A. Scillato-Yané & E.P. Tonni. 2004. Mamíferos extintos del Cuaternario de la Provincia del Chaco (Argentina) y su relación con aquéllos del este de la región pampeana y de Chile. *Revista Geológica de Chile*, 31(1): 65-87.
- Zurita, A.E., A.C. Scarano, A.A. Carlini, G.J. Scillato-Yané & E. Soibelzon. 2011. *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., A.R. Miño-Boilini, A.A. Carlini, M. Iriondo & M.A. Alcaraz. 2009. Paleontología del Chaco Oriental. Una nueva localidad con mamíferos fósiles pleistocenos en el río Bermejo (Formosa, Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26(2): 277-288.