

GLYPTOTHERIUM CYLINDRICUM (XENARTHRA, GLYPTODONTIDAE) EN EL CINTURÓN TRANSVOLCÁNICO, ESTADO DE PUEBLA, MÉXICO

Z Aid Lagunas-Rodríguez 

Centro INAH-Puebla, Avenida Ejércitos de Oriente s/n, Centro Cívico 5 de Mayo, Los Fuertes, Código Postal 72270, Puebla, Puebla, México.
zaidlagunas6375@gmail.com

Francisco Javier Jiménez-Moreno 

Universidad Autónoma de Tlaxcala, carretera Tlaxcala-Puebla, km 1.5, Código Postal 90070, Tlaxcala, México.
20246435@uatx.mx

Francisco Cuadrelli , Alfredo Eduardo Zurita 

Laboratorio de Evolución de Vertebrados y Ambientes Cenozoicos, Centro de Ecología Aplicada del Litoral, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Universidad Nacional del Nordeste, Ruta 5, km 2,5 (3400), Corrientes, Argentina.
f.cuadrelli@gmail.com (Autor de correspondencia), aezurita74@yahoo.com.ar

Sergio Suarez-Cruz 

Centro INAH-Puebla, Avenida Ejércitos de Oriente s/n, Centro Cívico 5 de Mayo, Los Fuertes, Código Postal 72270, Puebla, Puebla, México.
ssuarezc@hotmail.com

Gerardo Carbot-Chanona 

Museo de Paleontología “Eliseo Palacios Aguilera”, Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural, Calzada de Las Personas Ilustres s/n, Antiguo Parque Madero, Código Postal 29000, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
gfcarbot@gmail.com

ABSTRACT – *Glyptotherium cylindricum* (Xenarthra, Glyptodontidae) in the Transvolcanic Belt, State of Puebla, Mexico. Glyptodontinae, was the unique subclades of Glyptodontidae (Cingulata, Xenarthra), that participated in the Great American Biotic Interchange (GABI) and arrived in Central and North America in the early Pliocene (ca. 3.9 Ma). Currently, *Glyptotherium* is the only one genus recognized in North and Central America, with two chronospecies, *Gl. texanum* (Late Pliocene–Early Pleistocene) and *Gl. cylindricum* (Late Pleistocene). While the evolutionary history of this genus has been relatively well studied in the present territory of the United States, little is known about these glyptodonts in southern North America (Mexico) and Central America. *Glyptotherium* is probably the only pan-American genus of glyptodonts with records in North and Central America and, possibly, northern and western South America. Here, we describe a specimen assignable to *Glyptotherium* (dorsal carapace, caudal armor, mandible, and vertebrae) and coming from the Late Pleistocene of General Felipe Ángeles Municipality, Puebla (Mexico). In addition, the dorsal profile of the dorsal carapace and its ornamentation pattern allow its assignment to *Gl. cylindricum*. The location of this new record of *Gl. cylindricum* allows us to hypothesize that these animals may have used the Trans-Mexican Volcanic Belt-Sierra Madre del Sur axis as a corridor to disperse throughout south-central North America and Central America, especially during the coldest periods of the Late Pleistocene. During this period, both the South American species *Glyptodon reticulatus* and *Gl. cylindricum* reached their greatest latitudinal distribution, suggesting an ecological plasticity not observed in other Glyptodontidae throughout their extensive evolutionary history.

Keywords: diversity, Pleistocene, distribution, Southern North America.

RESUMO – Glyptodontinae foi a único subclado de Glyptodontidae (Cingulata, Xenarthra), que teve participação no Grande Intercâmbio Biótico Americano (GIBA), chegando durante o Eoplioceno na América Central e na América do Norte no início do Plioceno (ca. 3.9 Ma). Atualmente, *Glyptotherium* é o único gênero reconhecido na América do Norte e América Central, com duas cronoespécies, *Gl. texanum* (Neoplioceno–Eopleistoceno) e *Gl. cylindricum* (Neopleistoceno). Embora sua história evolutiva seja relativamente bem estudada nos Estados Unidos, pouco se sabe sobre essa linhagem no sul da América do Norte (México) e na América Central, sendo, talvez, o gliptodonte com a mais ampla distribuição latitudinal conhecida até hoje, abrangendo a América do Norte, a América Central e possivelmente o norte e o oeste da América do Sul. Aqui, apresentamos um espécime atribuível a *Glyptotherium*, representado por uma carapaça dorsal, armadura caudal, mandíbula e vértebras, proveniente do Neopleistoceno do Município General Felipe Ángeles, Puebla (México). O perfil dorsal da carapaça e seu padrão de ornamentação permitem sua atribuição a *Gl. cylindricum*. A localização desses novos registros de *Gl. cylindricum* nos permite hipotetizar que esses animais podem ter utilizado o Cinturão Volcânico Transmexicano-Sierra Madre del Sur como um corredor para se dispersar pelo centro-sul da América do Norte e da América Central, especialmente durante os períodos mais frios do Neopleistoceno. Durante este período, tanto a espécie sul-americana *Glyptodon reticulatus*, quanto *Gl. cylindricum*, alcançaram sua maior distribuição latitudinal, sugerindo uma plasticidade ecológica não observada em outros Glyptodontidae ao longo de sua extensa história evolutiva.

Palavras-chave: diversidade, Pleistoceno, distribuição, norte da América do Sul.



INTRODUCCIÓN

Dentro de Cingulata (Xenarthra, Mammalia; Eoceno temprano–Reciente) uno de los clados más interesantes está representado por la familia Glyptodontidae (Eoceno tardío–Holoceno temprano), un peculiar grupo de mamíferos que incluyó grandes herbívoros acorazados caracterizados, entre otras cosas, por presentar una coraza dorsal no articulada, ocho molariformes superiores e inferiores, la mayoría de las vértebras dorsales y lumbares fusionadas entre sí y un tubo caudal formando la parte distal de la armadura caudal, excepto en Glyptodontinae y los géneros de Propalaeophorini *Propalaeophorus* y *Eucinepeltus* (Zurita *et al.*, 2016; Cuadrelli *et al.*, 2018; 2020; Núñez-Blasco *et al.*, 2024).

Recientes filogenias han puesto de relieve la existencia de dos grandes linajes a partir del Mioceno temprano y Mioceno medio, por un lado, el “clado austral” (Hoplophorinae) y por el otro, los Glyptodontinae (Barasoain *et al.*, 2022; Núñez-Blasco *et al.*, 2024). Estos últimos (*i.e.*, Glyptodontinae; Mioceno medio–Holoceno temprano) destacaron por su gran distribución latitudinal (desde los 38°26’S, hasta los 36°45’33”N) y altitudinal, con registros en áreas sub andinas de Sudamérica entre 2800 msnm y 4500 msnm (Gillette *et al.*, 2016; Zurita *et al.*, 2018; Cuadrelli *et al.*, 2020).

Si bien los registros más antiguos de Glyptodontinae (*Boreostemma* Carlini *et al.*, 2008) provienen del Mioceno medio de Colombia (La Venta) y Venezuela (*ca.* 13.5–11.8 Ma; Carlini *et al.*, 2008; Zurita *et al.*, 2013; Carrillo-Briceño *et al.*, 2024), recién a partir del Mioceno más tardío y Plioceno los Glyptodontinae sufren un proceso de diversificación y ampliación de distribución latitudinal, arribando al sur de América del Sur durante el Mioceno más tardío–Plioceno (en *ca.* 8–5 Ma; Cuadrelli *et al.*, 2020). En este contexto, a partir del Pleistoceno (2.6 Ma–11 Ka) los Glyptodontinae se transforman en el linaje dominante de los ensambles de gliptodontes de América del Sur (Zurita *et al.*, 2009; Carlini & Zurita; 2010; Cuadrelli *et al.*, 2018, 2020).

Durante el Plioceno, con el cierre del Istmo de Panamá (O’Dea *et al.*, 2016), los Glyptodontinae arribaron a América Central y del Norte como parte del Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA), quedando representados en estos territorios por un único género, *Glyptotherium* (Gillette & Ray, 1981; Gillette *et al.*, 2016; Zurita *et al.*, 2018). Los registros más antiguos de este género proceden del actual territorio de México y datan en *ca.* 3.9 Ma (Carranza-Castañeda & Miller, 2004). Posteriores registros han ampliado la distribución geográfica de *Glyptotherium*, indicando su presencia en Estados Unidos a partir del Plioceno más tardío y Pleistoceno temprano (Gillette & Ray, 1981) y en América Central durante el Pleistoceno temprano–medio (Cisneros, 2005; Valerio & Laurito, 2011).

Si bien inicialmente diversos autores (*e.g.*, Cisneros 2005; Morgan 2005; Bravo-Cuevas *et al.*, 2009; Valerio & Laurito, 2011; Sánchez-Saldías & Fariña, 2014, entre otros) han reconocido la presencia de al menos cinco especies nominales (*i.e.*, *Glyptotherium texanum*, *Gl. arizonae*, *Gl. floridanum*, *Gl. mexicanum* y *Gl. cylindricum*) para el Plioceno tardío–Pleistoceno

tardío de los actuales territorios de Estados Unidos y México, la reevaluación de la diversidad de gliptodontes en América del Norte permite, a la fecha, reconocer solo dos crono-especies, *Glyptotherium texanum* (= *Gl. arizonae*) y *Gl. cylindricum* (= *Gl. mexicanum* = *Gl. floridanum*) (Gillette *et al.*, 2016; Ramírez-Cruz & Montellano-Ballesteros, 2014; Zurita *et al.*, 2018).

Una de las causas de la confusión taxonómica generada en torno al número de especies válidas dentro del género *Glyptotherium* es que la mayoría de los registros provienen de fragmentos de la coraza dorsal o de osteodermos aislados, siendo relativamente escasos aquellos ejemplares representados por piezas significativas, como el ejemplar tipo de *Gl. cylindricum* proveniente del Valle de México (Brown, 1912; Gillette & Ray, 1981). Otros ejemplares reportados para México que poseen la coraza dorsal completa o casi completa incluyen al ejemplar tipo de “*Glyptodon mexicana*” (Cuatáparo & Ramírez, 1875; Carranza-Castañeda & Miller, 2004), y un ejemplar del Ejido de San Lázaro, Tamaulipas (Ramírez-Cruz & Montellano-Ballesteros, 2014).

Si bien las primeras menciones de gliptodontes en América del Norte corresponden a Cuatáparo & Ramírez (1875) (ver también Quintana Cera, 2023), la mayor parte del conocimiento sobre la historia evolutiva de Glyptodontinae fuera de América del Sur proviene de Estados Unidos (ver, entre otros, Gillette & Ray, 1981; Gillette *et al.*, 2016; Zurita *et al.*, 2018). Sin embargo, en los últimos años esta problemática ha comenzado a subsanarse (parcialmente en México, Guatemala y El Salvador) gracias al estudio de nuevos hallazgos (ver, entre otros, Carranza-Castañeda & Miller, 2004; Mead *et al.*, 2007; Bravo-Cuevas *et al.*, 2009; Ramírez-Cruz & Montellano-Ballesteros, 2014; Zurita *et al.*, 2018; Cuadrelli *et al.*, 2023). La evidencia actual indica la presencia de una sola especie de muy amplia distribución latitudinal, *Glyptotherium cylindricum* para el Pleistoceno tardío de América del Norte, América Central y, probablemente, América del Sur (Carlini & Zurita, 2010; Oliveira *et al.*, 2010; Gillette *et al.*, 2016; Zurita *et al.*, 2018).

Como se ha mencionado en párrafos anteriores, el material de *Glyptotherium* en México es escaso y fragmentario. En consecuencia, el objetivo de la presente contribución es dar a conocer un nuevo ejemplar de *Gl. cylindricum* para el Pleistoceno tardío del sur de México, procedente específicamente de la región central del Cinturón Transvolcánico que aflora en el Estado de Puebla y que incluye la coraza dorsal casi completa, vértebras caudales, mandíbula y parte de la armadura caudal. Este material representa uno de los registros más completos de la especie descubiertos a la fecha en el actual territorio de México.

MATERIAL Y MÉTODOS

En el presente trabajo se describen materiales referibles a *Glyptotherium*, colectados en Santiago Tenango, Municipio General Felipe Ángeles, Puebla. Dicho material se encuentra resguardado en la Sección de Paleontología del Centro INAH-Puebla, bajo el número de catálogo DRPMZAH-INAH 3026 P.M. 135. Los restos incluyen la coraza dorsal cercanamente completa, siete vértebras caudales, ambas hemimandíbulas y parte de la armadura caudal.

DRPMZAH-INAH 3026 P.M. 135 proviene del área central de Cinturón Transvolcánico, Santiago Tenango, Municipio General Felipe Ángeles, Puebla bajo coordenadas $19^{\circ}00'13''\text{N}$ – $97^{\circ}38'36''\text{O}$ (Figura 1). La altitud promedio del área es de 2279. Los suelos

registrados son Calcisol, Leptosol, Regosol, Durisol, Kastañozem y Phaeozem (INEGI, 2009). Los restos, orientados de norte a sur, fueron exhumados a aproximadamente cuatro metros de la base de la barranca y a tres metros del techo de la misma.

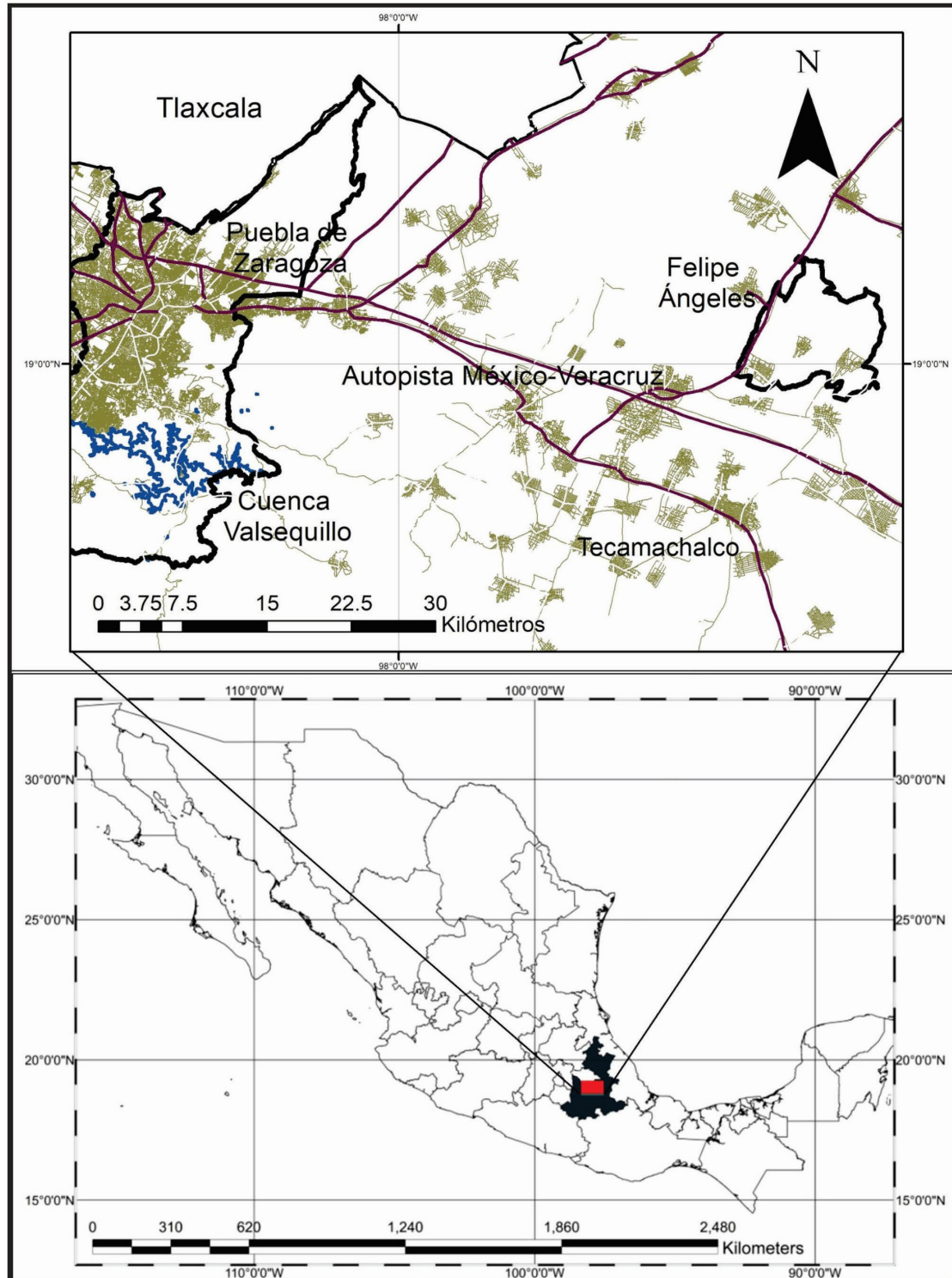


Figura 1. Procedencia geográfica de *Glyptotherium cylindricum* DRPMZAH-INAH 3026 P.M. 135.

Figure 1. Geographic provenance of *Glyptotherium cylindricum* DRPMZAH-INAH 3026 P.M. 135.

La terminología anatómica sigue la propuesta de Gillette & Ray (1981), Zurita, (2007) & Cuadrelli *et al.* (2018). Los aspectos sistemáticos siguen a Zurita *et al.* (2013) y Cuadrelli *et al.* (2018, 2020) y Núñez-Blasco *et al.* (2024). Para la identificación taxonómica se comparó contra las descripciones de *Glyptotherium cylindricum* proporcionadas por Gillette & Ray (1981), Carlini *et al.* (2008), Gillette *et al.* (2016) y Zurita *et al.* (2018). El material fotográfico se obtuvo a través de una cámara semiprofesional digital Canon Power Shot SX40 HS de 12.1 megapíxeles, y este fue preparado mediante Adobe Photoshop y Corel X7. Con el objetivo de observar la distribución de *Gl. cylindricum* en el Estado de Puebla, se elaboró un mapa en el que se incluyeron las localidades donde se ha registrado históricamente la especie bajo estudio, obtenidas mediante revisión bibliográfica (*e.g.*, Castro-Azuara, 1997; Pichardo, 1997, 1999; Cruz-Muñoz, 2001; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010; Solís-Torres, 2015; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2015). El mapa se generó con el programa ArcMap 10.3, usando la capa hipsométrica disponible en el Portal de Geoinformación 2020 de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).

Abreviaturas institucionales: AMNH, American Museum of Natural History, Nueva York, Estados Unidos; DRPMZAH-INAH, Sección de Paleontología del Centro INAH-Puebla, México; MCA, Museo Municipal de Ciencias Naturales “Carlos Ameghino”, Mercedes, Buenos Aires, Argentina; UMMP, University of Michigan Museum of Paleontology, Ann Arbor, Michigan, Estados Unidos.

Abreviaturas anatómicas: mf, molariforme; DA, diámetro anterior de la coraza dorsal; DM, diámetro medio de la coraza dorsal; DP, diámetro posterior de la coraza dorsal; LC, longitud anteroposterior de la coraza dorsal sin considerar la curvatura dorsal; LA, longitud anteroposterior de la coraza dorsal considerando la curvatura dorsal (Figura 2); ICDC, índice de convexidad de la coraza dorsal (relación entre LC y LA de la misma).

Otras abreviaturas: Ka, kilo annum; Ma, mega annum; msnm, metros sobre el nivel del mar; NALMA, Edad de Mamíferos Terrestres de América del Norte (por sus siglas en inglés).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Superorden XENARTHRA Cope, 1889

Orden CINGULATA Illiger, 1811

Familia GLYPTODONTIDAE Gray, 1869

Subfamilia GLYPTODONTINAE Burmeister, 1879

Glyptotherium Osborn, 1903

Especie tipo. *Glyptotherium texanum* Osborn, 1903.

Especies incluidas. *Glyptotherium texanum* Osborn, 1903; *Glyptotherium cylindricum* (Brown, 1912).

Glyptotherium cylindricum (Brown, 1912)

(Figuras 2, 3A, 4A–A', 5A)

Sinonimia. *Glyptodon mexicana* Cuatáparo & Ramírez, 1875; *Brachyostracon mexicanus* Brown, 1912; *Brachyostracon*

cylindricum Brown, 1912; *Boreostracon floridanus* Simpson, 1929; *Glyptotherium floridanum* Simpson, 1929; *Glyptotherium floridanum* Marshall *et al.*, 1979; *Glyptotherium mexicanum* Marshall *et al.*, 1979; *Glyptotherium floridanum* Kurten & Anderson, 1980; *Glyptotherium mexicanum* Gillette & Ray, 1981; *Glyptotherium mexicanum* Carranza-Castañeda & Miller, 1987; *Glyptotherium floridanum* McDonald & Naples, 2007; *Glyptotherium floridanum* Zurita *et al.*, 2018).

Holotipo. AMNH 15548, esqueleto parcial (fragmento de osteodermos cefálicos, hioides atlas, segmentos de costillas, 20 molariformes aislados, coraza dorsal completa y fragmentos de anillos caudales).

Procedencia geográfica y estratigráfica. *Glyptotherium cylindricum* es propio del NALMA Rancholabreano tardío (0,16 a 0,009 Ma.; Zurita *et al.*, 2018). En este sentido, se han hallado fósiles procedentes del Pleistoceno tardío de Estados Unidos, México, Guatemala, Costa Rica, Panamá, Venezuela y Brasil (Gillette & Ray, 1981; Laurito *et al.*, 1993; Mead *et al.*, 2007; Carlini *et al.*, 2008; Bravo Cuevas *et al.*, 2009; Oliveira *et al.*, 2010; Ramírez-Cruz & Montellano-Ballesteros, 2014; Gillette *et al.*, 2016; Zurita *et al.*, 2018; Cuadrelli *et al.*, 2023; González *et al.*, 2023). Esto incluye un posible registro para el Pleistoceno de Honduras y El Salvador (McGrew, 1942; Webb & Perrigo, 1984; Lucas, 2008). En México *Gl. cylindricum* se registra en Aguascalientes; Chiapas; Hidalgo; Jalisco; Estado de México; Nuevo León; Oaxaca; Veracruz; Sonora; San Luis Potosí; Tamaulipas, Tlaxcala (Mead *et al.*, 2007; Bravo-Cuevas *et al.*, 2009; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010; Gómez-Pérez & Carbot-Chanona, 2012; Sánchez-Saldías & Fariña, 2014; Ramírez-Cruz & Montellano-Ballesteros,

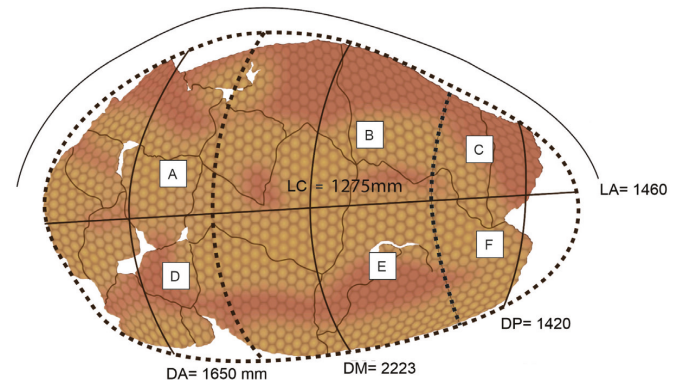


Figura 2. Esquema de la coraza dorsal de *Glyptotherium cylindricum* DRPMZAH-INAH 3026 P.M. 135, mostrando las áreas en las que se divide y las medidas tomadas. **Abreviaturas:** A, área antero-dorsal; B, área medio-dorsal; C, área postero-dorsal; D, área antero-ventral; DA, diámetro anterior; DM, diámetro medio; DP, diámetro posterior; E, área medio-ventral; F, área postero-ventral; LA, longitud de arco (considerando la curvatura); LC, longitud de cuerda (sin considerar la curvatura).

Figure 2. Schema of the dorsal carapace of *Glyptotherium cylindricum* DRPMZAH-INAH 3026 P.M. 135, showing the divided areas and measurements taken. **Abbreviations:** A, anterodorsal area; B, medio-dorsal area; C, posterodorsal area; D, antero-ventral area; DA, anterior diameter; DM, medium diameter; DP, posterior diameter; E, medio-ventral area; F, posteroventral area; LA, arc length (considering curvature); LC, chord length (not considering curvature).

2014). En el Estado de Puebla, *G. cylindricum* se ha registrado en cuenca Valsequillo, Hueyatlatco y Barranca Caulapan, Municipio de Puebla (Guenther, 1973; Pichardo, 1997, 1999; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2015; Solís-Torres, 2015). Así también en “colina del gliptodonte”, Tepexi de Rodríguez (Castro-Azuara, 1997), Municipio Santa Cruz Nuevo (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010) y Santiago Tenango, General Felipe Ángeles (presente trabajo).

Material estudiado. DRPMZAH-INAH 3026 P.M. 135, coraza dorsal casi completa (Figuras 2 y 3A), parte de la armadura caudal y mandíbula (Figuras 4A y 5A) y siete vértebras cervicales.

Descripciones y comparaciones. Mandíbula (Figura 3A). Se conservan las dos hemimandíbulas parcialmente completas. Estas son de textura más grácil que en *Glyptodon* (principalmente en comparación con *G. munizi*, Figura 3C), siendo más similar en este sentido a las de *Glyptotherium* (Gillette *et al.*, 2016). La hemimandíbula izquierda presenta la rama ascendente

fragmentada, conservando el proceso coronoides, pero careciendo del cóndilo articular. El margen anterior de la rama ascendente se encuentra inclinado hacia adelante formando un ángulo de ca. 60° respecto a la superficie oclusal. Del margen posterior de la rama ascendente se conserva la mitad ventral del proceso angular, en este puede observarse un borde ventral cóncavo y uno proximal convexo, este último con un reborde grueso sobre su cara lateral. La rama horizontal está bien preservada, solo faltando el área predentada y el mf1. En vista medial, el extremo proximal de la sínfisis mandibular coincide con el último lóbulo del mf3. A su vez, la hemimandíbula derecha se encuentra más fragmentada; se preservan los mf1–mf3 completos, el mf4 fragmentado y los molares mf5–mf8 solo a nivel de la superficie alveolar. Todos los molariformes están trilobulados, como en *Glyptodon* y *Glyptotherium* (Zurita *et al.*, 2018; Quadrelli *et al.*, 2020); sin embargo, a nivel del mf1 esta trilobulación está

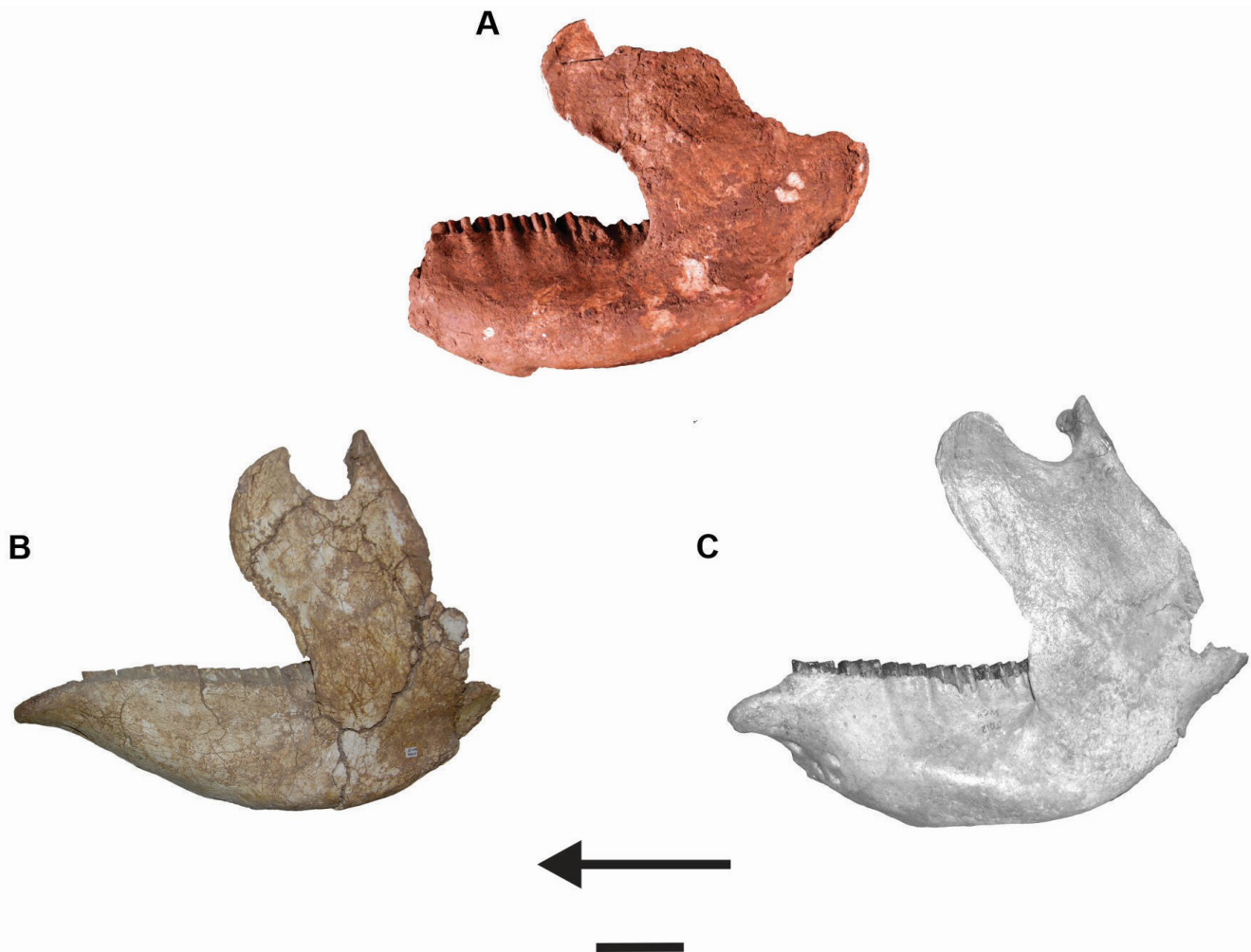


Figura 3. Comparación entre ramas mandibulares izquierdas de A, *Glyptotherium cylindricum* DRPMZAH-INAH 3026 P.M. 135; B, *Gl. texanum* MSM 4818 y C, *Glyptodon munizi* MMP 3985. La flecha indica sentido anteroposterior. Escala = 50 mm.

Figure 3. Comparison between left hemimandible of A, *Glyptotherium cylindricum* DRPMZAH-INAH 3026 P.M. 135; B, *Gl. texanum* MSM 4818, and C, *Glyptodon munizi* MMP 3985. The arrow indicates the anteroposterior sense. Scale bar = 50 mm.

menos desarrollada que en *G. reticulatus*, de manera similar a *Gl. cylindricum* (ver Gillette & Ray, 1981, figura 19).

Coraza dorsal (Figura 4A). Ligeramente deformada y cubierta parcialmente de incrustaciones, en tanto las escotaduras cefálica y caudal están parcialmente preservadas. La escotadura caudal presenta diámetro transverso proporcionalmente mayor a la escotadura cefálica, semejante a *Glyptotherium texanum* y *Gl. cylindricum* y a diferencia de *Glyptodon munizi* y *G. reticulatus* (Figura 4C) en los que la diferencia entre ambas escotaduras es proporcionalmente menor. El diámetro anteroposterior LcC es de 1460 mm mientras que el diámetro anteroposterior LsC

es de 1275 mm. El diámetro DA es de 1650 mm, el diámetro DM es de 2223 mm y diámetro posterior DP es de 1420 mm. En vista lateral, la coraza presenta un ICDC de 0.87, semejante a *G. munizi* MMP 3985 (ICDC= 0.88) y *Gl. texanum* UMMP 34 826 (ICDC= 0.89), y mostrando una menor convexidad que *G. reticulatus* MCA 2015 (ICDC= 0.78) (ver Zurita *et al.*, 2018). La región preiliaca convexa se continúa hacia caudal con un área postiliaca que, en su porción terminal, tiende a volverse cóncava. Esta distinción entre regiones pre y postiliaca es una sinapomorfía del género *Glyptotherium* (ver Zurita *et al.*, 2013, 1018; Cuadrelli *et al.*, 2020). El margen latero-dorsal de la

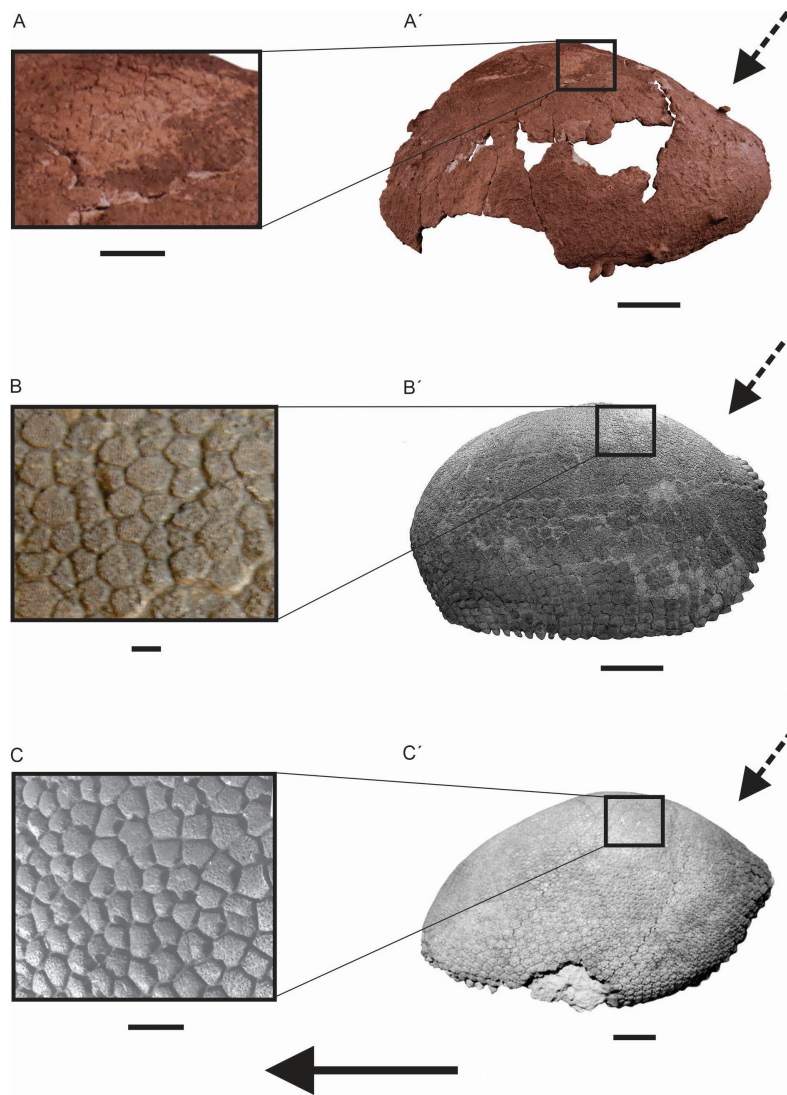


Figura 4. Comparación entre detalles de patrones de ornamentación y corazas dorsales en vista lateral. **A**, detalle de ornamentación y **A'**, coraza dorsal de *Glyptotherium cylindricum* DRPMZAH-INAH 3026 P.M. 135; **B**, detalle de ornamentación y **B'**, coraza dorsal de *Gl. cylindricum* AMNH 15548 (holotipo); **C**, detalle de ornamentación y **C'**, coraza dorsal de *Glyptodon reticulatus* MCA 2015. La flecha punteada señala la región post-iliaca cóncava (*Glyptotherium*) y la ausencia de la misma (*Glyptodon*). La flecha sólida indica sentido anteroposterior. Escalas: A–C = 50 mm; A'–C' = 200 mm.

Figure 4. Comparison of ornamentation patterns and dorsal carapaces in lateral view. **A**, detail of ornamentation and **A'**, dorsal carapace of *Glyptotherium cylindricum* DRPMZAH-INAH 3026 P.M. 135; **B**, detail of ornamentation and **B'**, dorsal carapace of *Gl. cylindricum* AMNH 15548 (holotype); **C**, detail of ornamentation and **C'**, dorsal carapace of *Glyptodon reticulatus* MCA 2015. The dotted arrow indicates the concave post-iliac region (*Glyptotherium*, A' and B') and the absence of the same (*Glyptodon*, C'). The solid arrow indicates the antero-posterior sense. Scale bars: A–C = 50 mm; A'–C' = 200 mm.

abertura caudal es casi perpendicular al borde postero-ventral de la coraza dorsal, formando con esta última un ángulo ca. 80°.

Los osteodermos en los cuales pueden observarse el patrón de ornamentación localizados en el área latero-dorsal presentan un patrón intermedio entre roseta y reticular, en donde es posible identificar una figura central de superficie expuesta plana y de contorno semicircular. Sin embargo, esta figura presenta un diámetro transverso semejante al de las figuras periféricas, específicamente al diámetro de dos figuras periféricas contiguas fusionadas. Estas últimas son de contorno poligonal y se disponen al mismo nivel respecto a la figura central, separándose de esta última por surcos radiales poco profundos y amplios, en comparación con *Glyptodon reticulatus* y *G. munizi* que presentan los surcos más profundos y estrechos (Zurita *et al.*, 2018).

Armadura caudal (Figura 5A). Los anillos conservados están cubiertos por concreciones, por lo que no se puede efectuar una descripción detallada. Sin embargo, se observa que cada uno de ellos se compone por dos a tres hileras transversales de osteodermos, como en *Glyptodon* y *Glyptotherium*. Las dos hileras proximales están conformadas por osteodermos poligonales aplanados dorsoventralmente, mientras que la hilera distal presenta osteodermos cónicos más aplanados en sentido dorsoventral que en las especies del género *Glyptodon*. Los tres últimos anillos se encuentran fusionados, formando un tubérculo terminal, como es propio en el género *Glyptotherium*, y a diferencia de *Glyptodon* en el cual está conformado solo por dos anillos (Zurita *et al.*, 2018; Cuadrelli *et al.*, 2020).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El arribo de los Glyptodontinae a América del Norte se encuentra representado en el actual territorio de México por registros asignables al Plioceno en ca. 3.9 Ma (Carranza-Castañeda & Miller, 2004). Esta cronología coincide estrechamente con el cierre del Istmo de Panamá, estimado en ca. 4 Ma (Coates *et al.*, 2003; ver también Bacon *et al.*, 2015 para otra interpretación). A partir de ese momento, y especialmente durante el Pleistoceno, los registros revelan un incremento en la distribución latitudinal del género, alcanzando los 37° N en América del Norte (Czaplewski, 2004) hasta, probablemente, los 20° S en América del Sur durante el Pleistoceno tardío (Oliveira *et al.*, 2010), sugiriendo el posible reingreso de *Glyptotherium* (Carlini *et al.*, 2008).

Las últimas revisiones taxonómicas efectuadas para los Glyptodontinae en América Central y del Norte han puesto de manifiesto que la diversidad habría sido marcadamente menor a la tradicionalmente aceptada, con el reconocimiento de solo dos crono-especies, *Glyptotherium texanum* (Plioceno–Pleistoceno temprano) y *Gl. cylindricum* (Pleistoceno tardío) (Ramírez-Cruz & Montellano-Ballesteros, 2014; Gillette *et al.*, 2016), diferenciables principalmente por el patrón de ornamentación de los osteodermos de la coraza dorsal y el perfil dorsal de esta misma estructural (Zurita *et al.*, 2018). En este sentido, Zurita *et al.* (2018) han observado ciertos paralelismos en la evolución del patrón de ornamentación en roseta de la coraza dorsal en los dos géneros

reconocidos de Glyptodontinae pleistocenos, *Glyptotherium* y *Glyptodon*. En las especies del Pleistoceno temprano, *Gl. texanum* y *G. munizi*, la figura central de cada osteodermo de la coraza dorsal es siempre de mayor tamaño que las figuras periféricas, lo que los diferencia claramente de las especies del Pleistoceno tardío, *Gl. cylindricum* y *G. reticulatus*, en los que la figura central de cada osteodermo, a nivel de la región centro-dorsal, tiene un tamaño aproximadamente igual al de las periféricas (Soibelzon *et al.*, 2006; Zurita *et al.*, 2018).

En este escenario, y desde una perspectiva anatómica, la morfología general de la coraza dorsal aquí analizada (contorno convexo con el punto de mayor altura a nivel medio; coraza dividida en áreas preiliaca y postiliaca y abertura caudal amplia y en ángulo de ca. 80° respecto al plano ventral), la morfología de los osteodermos que la componen (*i.e.*, figura central de superficie plana y surcos principales y radiales poco profundos y anchos en comparación con *Glyptodon*, ver Figura 4), la armadura caudal (tubérculo terminal conformado por la fusión de los tres anillos distales, Figura 5) y serie dentaria (mfl con

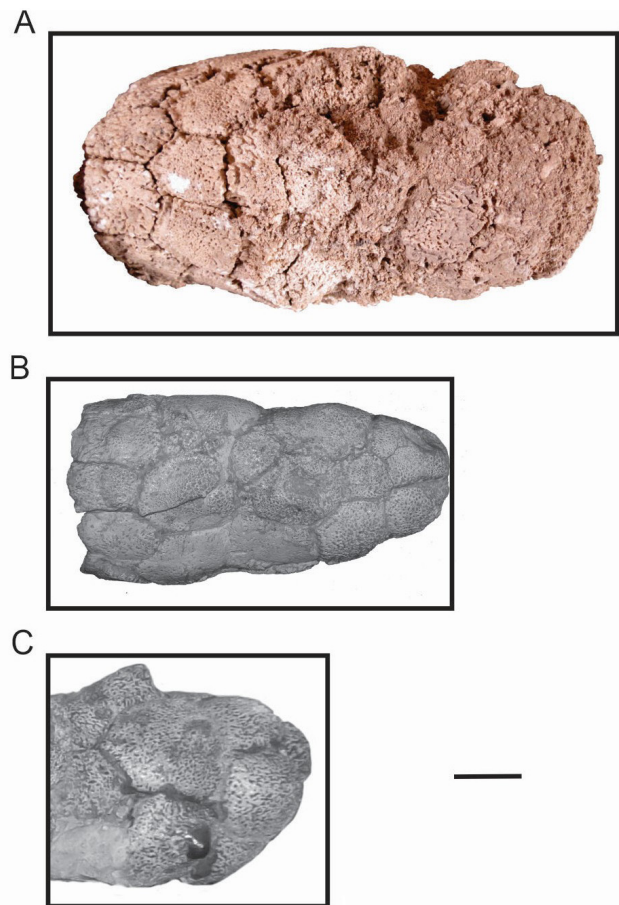


Figura 5. Detalle de tubérculo terminal de **A**, *Glyptotherium cylindricum* DRPMZAH-INAH 3026 P.M. 135; **B**, *Glyptotherium texanum* AMNH 21808 y **C**, *Glyptodon munizi* MMP 3985. Escala = 30 mm.

Figure 5. Detail of the terminal tubercle of **A**, *Glyptotherium cylindricum* DRPMZAH-INAH 3026 P.M. 135; **B**, *Glyptotherium texanum* AMNH 21808, and **C**, *Glyptodon munizi* MMP 3985. Scale bar = 30 mm.

menor grado de trilobulación respecto a *Glyptodon*) permiten referir a DRPMZAH-INAH 3026 P.M. 135 a *Glyptotherium* (ver Gillette & Ray, 1981; Carlini *et al.*, 2008; Gillette *et al.*, 2016; Zurita *et al.*, 2018). Por otro lado, si bien la mayor parte del área dorsal de DRPMZAH-INAH 3026 P.M. 135 se encuentra cubierta por sedimento, es posible evidenciar que las figuras centrales de los osteodermos expuestos presentan diámetros similares a aquellos de las figuras periféricas; esta tendencia hacia figuras centrales y periféricas isodiamétricas en la región dorsal es observable solo en *Gl. cylindricum* (no así en *Gl. texanum*), sumada al grado de trilobulación del mf1 similar a *Gl. cylindricum* y mayor respecto a *Gl. texanum*, permite referir a DRPMZAH-INAH 3026 P.M. 135 a *Gl. cylindricum*.

En líneas generales, la distribución geográfica de *Glyptotherium* durante el Plioceno tardío–Pleistoceno temprano (NALMA Blancano–Irvingtoniano) incluye con seguridad desde el sur del actual territorio de los Estados Unidos hasta el centro de México, con *Gl. texanum* (Zurita *et al.*, 2018; Cuadrelli *et al.*, 2023). También se han reportado registros dudosos para la especie en los actuales territorios de El Salvador, Costa Rica y Honduras en América Central (Cisneros, 2005; Valerio & Laurito, 2011). Para Pleistoceno tardío (NALMA Rancholabreano) los registros del género proceden del sureste del actual territorio de los Estados Unidos, México, América Central y, posiblemente, norte y noreste de América del Sur, con *Gl. cylindricum* (Zurita *et al.*, 2018; Cuadrelli *et al.*, 2023). Este cambio en la distribución durante el lapso Plioceno tardío–Pleistoceno tardío sugiere que el género se retiró hacia el sureste del sur de los Estados Unidos a la vez que se extendió hasta América del Sur (Gillette *et al.*, 2016; Zurita *et al.*, 2018; Cuadrelli *et al.*, 2023), sugiriendo un patrón de distribución que coincide parcialmente con el propuesto actualmente para el armadillo de nueve bandas (*Dasyus novemcinctus*) (McDonald, 2005; Cuadrelli *et al.*, 2023).

En México, y más precisamente en el Estado de Puebla, *Glyptotherium cylindricum* ocupó un territorio comprendido entre los 1500 y 2500 msnm, estando registrado en dos áreas. La primera abarca la región central del Cinturón Transvolcánico [cuenca Valsequillo, Hueyatlaco, Barranca Caulapan (Municipio Puebla de Zaragoza) y Santiago Tenango (General Felipe Ángeles)]; y la segunda se enclava en la Sierra Madre del Sur (“colina del gliptodonte”, Tepexi de Rodríguez y Santa Cruz Nuevo, Totoltepec de Guerrero) (Castro-Azuara, 1997; Pichardo, 1997; Cruz Muñoz, 2001; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2015; Solís-Torres, 2015). La presencia de *Gl. cylindricum* en la región de Puebla sugiere que la especie utilizó al menos uno de los corredores propuestos por Ceballos *et al.* (2010), *i.e.*, Cinturón Transvolcánico-Sierra Madre del Sur para dispersarse por el centro-sur del sur de América del Norte.

Desde una perspectiva paleoecológica, la expansión y contracción de áreas tropicales, alternada con la aparición o expansión de condiciones áridas en el territorio mexicano fueron consecuencia directa de las fluctuaciones climáticas ocurridas durante el Pleistoceno (Medrano-González, 1998). Metcalfe (2006) y Metcalfe *et al.* (2000, 2016) sugieren para el Pleistoceno tardío de México condiciones frías, húmedas y estacionales, asociadas a una marcada heterogeneidad de

comunidades vegetales (Nuñez *et al.*, 2010; Pérez-Crespo *et al.*, 2012, 2015; Bravo-Cuevas *et al.*, 2017).

En las localidades Santa Cruz Nuevo, Rancho Gerardo, Colina del Gliptodonte y en la cuenca de Valsequillo, *Gl. cylindricum* se ha encontrado en asociación con taxones típicos de ambientes abiertos (*e.g.*, llanuras de pastizal) y climas templados, como *Mammuthus columbi*, *Equus* spp., *Paramylodon harlani*, *Camelops herternus* y *Bison antiquus* (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2015; Carbot-Chanona *et al.*, 2021).

Adicionalmente, estudios realizados por Pérez-Crespo *et al.* (2012), con base en isótopos estables de *Gl. cylindricum* ($\delta^{13}C$ y $\delta^{18}O$), sugieren que *Glyptotherium* tenía dieta mixta, con predominio de plantas C4. Esto coincide con los estudios basados en isótopos estables ($\delta^{13}C$ y $\delta^{18}O$) que infieren climas cálidos, corredores riparios, espacios húmedos y áreas abiertas a parcialmente arboladas para el Cinturón Transvolcánico, específicamente en lo que respecta a las localidades de Ciudad Serdán, Amozoc y cuenca de Valsequillo (Puebla, México) (Pérez-Crespo *et al.*, 2014; Jiménez-Moreno, 2017; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2024).

Por otro lado, los registros de *Glyptotherium cylindricum* en el Pleistoceno más tardío en América Central (Guatemala) sugieren, en base a la paleofauna asociada, condiciones climáticas ambientales similares inferidas para los registros de México (Cuadrelli *et al.*, 2023). Asimismo, este registro como aquellos de Guatemala, muestran que este gliptodonte estaba presente en ambientes de altura mayor a los 2000 msnm (Cuadrelli *et al.*, 2023).

Finalmente, la amplia distribución latitudinal y altitudinal de *Glyptotherium cylindricum*, la dieta mixta inferida y la diversidad de especies a las que se encuentra asociado a lo largo de su distribución, sugiere cierta plasticidad ecológica, como se observa en su contraparte de América del Sur, *G. reticulatus* (Cuadrelli *et al.*, 2018).

DECLARACIÓN DE DISPONIBILIDAD DE DATOS

Los autores confirman que los datos que respaldan los resultados de este estudio están disponibles en el artículo.

AGRADECIMIENTOS

Se contó con la colaboración de las personas de la comunidad y con la del presidente de la junta auxiliar Santiago Tenango, médico veterinario C.A.A. Huerta, a la familia Donado Ramírez en especial al Sr. A. Donado Ávila, dueño del terreno en donde fue encontrado el material estudiado quien amablemente nos permitió realizar el rescate del fósil. Gracias al Dr. I.A. Duran responsable de la sección de paleontología del INAH-Puebla por realizar el proceso de consolidación y acoplamiento del caparazón del ejemplar, dicho trabajo contó con el apoyo del biólogo, J. Ramírez Ordoñez. A S. Sánchez Orgaz por realizar parte de los gráficos que ilustran este artículo. Finalmente, agradecemos

también a K. Porpino, a un revisor anónimo y al editor por sus sugerencias, ya que han mejorado notablemente el manuscrito.

FINANCIAMIENTO

Este trabajo no ha recibido financiación.

CONTRIBUCIONES DE LOS AUTORES

Zaid Lagunas Rodríguez, Sergio Suarez Cruz: redacción, revisión y edición, borrador original. Francisco Javier Jiménez-Moreno: redacción, revisión y edición, borrador original, investigación. Francisco Cuadrelli: investigación, conceptualización, redacción, revisión y edición. Alfredo Eduardo Zurita: investigación, redacción, revisión y edición, supervisión. Gerardo Carbot-Chanona: redacción, revisión y edición, borrador original, technologies to create, review, or any part of this article.

DECLARACIÓN DE USO DE IA

No hemos utilizado tecnologías asistidas por IA para crear, revisar ni ninguna parte de este artículo.

ÉTICA

Este trabajo no requirió aprobación ética, licencias de recopilación ni autorizaciones previas.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no tienen ningún interés financiero competitivo ni relación personal que pudiera influir en el trabajo descrito en este artículo.

REFERENCIAS

- Bacon, C.D.; Silvestro, D.; Jaramillo, C.; Smith, B.T.; Chakrabarty, P. & Antonelli, A. 2015. Biological evidence supports an early and complex emergence of the Isthmus of Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112**:6110–6115. doi:10.1073/pnas.1423853112
- Barasoain, D.; Zurita, A.E.; Croft, D.A.; Montalvo, C.I.; Contreras, V.H.; Miño-Boilini, A.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**:263–282. doi:10.1007/s10914-021-09599-w
- Bravo-Cuevas, V.M.; Ortiz-Caballero, E. & Cabral-Perdomo, M.A. 2009. Gliptodontes (*Xenarthra*, *Glyptodontidae*) del Pleistoceno Tardío (Rancholabreano) de Hidalgo, Centro de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, **61**:267–276. doi:10.18268/BSGM2009v61n2a14
- Bravo-Cuevas, V.M.; Rivals, F. & Priego-Vargas, J. 2017. Paleogeology ($\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$ stable isotopes analysis) of a mammalian assemblage from the late Pleistocene of Hidalgo, central Mexico and implications for a better understanding of environmental conditions in temperate North America (18–36°N Lat.). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **485**:632–643. doi:10.1016/j.palaeo.2017.07.018
- Brown, B. 1912. *Brachyostreon*, a new genus of glyptodonts from México. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **31**:167–177.
- Burmeister, G. 1879. *Description physique de la République Argentine d'après des observations personnelles et étrangères. 3 (animaux vertèbres, 1: Mammifères vivants et éteints)*. Buenos Aires, P.E. Coni, 555 p.
- Carbot-Chanona, G.; Jiménez-Hidalgo, E.; Jiménez-Moreno, F.J. & Benítez-Gálvez, E. 2021. A new record of *Paramylodon harlani* (Owen 1840) (*Xenarthra*, *Pilosa*, *Mylodontidae*) from the late Pleistocene of Valsequillo, Puebla, with comments on its paleobiogeography and paleoecology in Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, **73**:1–15. doi:10.18268/BSGM2021v73n1a100720
- 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. In: M.R. Sánchez-Villagra; O. Aguilera & A.A. Carlini (eds.) *Urumaco y Venezuelan Paleontology: the fossil record of the Northern Neotropics*. Indiana University Press, p. 233–255.
- Carlini, A.A.; Zurita, A.E. & Aguilera, O.M. 2008. North American Glyptodontines (*Xenarthra*, *Mammalia*) in the Upper Pleistocene of northern South America. *Paläontologische Zeitschrift*, **82**:125–138. doi:10.1007/BF02988404
- Carranza-Castañeda, O. & Miller, E.W. 2004. Late Tertiary terrestrial mammals from central Mexico and their relationship to south Atlantic immigrants. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **7**:249–261. doi:10.4072/rbp.2004.2.19
- Carrillo-Briceño, J.D.; Ruiz-Ramoni, D.; Sánchez, R.; Jaimes, A.; Chávez-Aponte, E.; Prevosti, F.J.; Segura, V.; Carlini, A.A.; Garbó, L.; Tombret, O.; Zazzo, A. & Sánchez-Villagra, M.R. 2024. Cauca: megafaunal and felid fossils (*Mammalia*) from a Pleistocene site in northwest Venezuela. *Fossil Record*, **27**:187–207. doi:10.3897/fr.27.e119967
- Castro-Azuara, H.E. 1997. *Descripción de un gliptodonte (Xenarthra, Mammalia) del Pleistoceno de la Mixteca Alta Poblana, México*. Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Tesis de licenciatura.
- Ceballos, G.; Arroyo-Cabrales, J. & Ponce, E. 2010. Effects of Pleistocene environmental changes on the distribution and community structure of the mammalian fauna of Mexico. *Quaternary Research*, **73**:464–473. doi:10.1016/j.yqres.2010.02.006
- Cisneros, J.C. 2005. New Pleistocene vertebrate fauna from El Salvador. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **8**:239–255. doi:10.4072/rbp.2005.3.09
- Coates, A.G.; Aubry, M.P.; Berggren, W.A.; Collins, L.S. & Kunk, M. 2003. Early Neogene history of the Central American arc from Bocas del Toro, western Panama. *Geological Society of America Bulletin*, **115**:271–287. doi:10.1130/0016-7606(2003)115<0271:ENHOTC>2.0.CO;2
- Cope, E.D. 1889. The Edentata of North America. *The American Naturalist*, **23**:657–664. doi:10.1086/274985
- Cruz Muñoz, V. 2001. *Catálogo de vertebrados fósiles del centro regional INAH de Puebla*. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Tesis de Licenciatura en Biología.
- Cuadrelli, F.; Zurita, A.E.; Toriño, P.; Miño-Boilini, A.R.; Rodríguez-Bualó, S.; Perea, D. & Acuña Suárez, G.E. 2018. Late Pleistocene Glyptodontinae (*Mammalia*, *Xenarthra*, *Glyptodontidae*) from southern South America: a comprehensive review. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **38**:e1525390. doi:10.1080/02724634.2018.1525390
- Cuadrelli, F.; Zurita, A.E.; Toriño, P.; Miño-Boilini, A.R.; Perea, D.; Luna, C.A.; Gillette, D.D. & Medina, O. 2020. A new species of Glyptodontine (*Mammalia*, *Xenarthra*, *Glyptodontidae*) from the Quaternary of the Eastern Cordillera, Bolivia: phylogeny and paleobiogeography. *Journal of Systematic Palaeontology*, **18**:1543–1566. doi:10.1080/14772019.2020.1784300

- Cuadrelli, F.; Escamilla, J.; Zurita, A.; Gillette, D.D. & Dávila, L.S. 2023. *Glyptotherium cylindricum* (Cingulata, Glyptodontidae) from the Late Pleistocene of Guatemala: the most complete record of Glyptodontinae from Central America. *Alcheringa*, **47**:336–347. doi:10.1080/03115518.2023.2242440
- Cuatáparo, J.N. & Ramírez, S. 1875. Descripción de un mamífero fósil de especie desconocida perteneciente al género “*Glyptodon*.” *Boletín de la Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística*, **3**:354–362.
- Czaplewski, N.J. 2004. A glyptodont (Mammalia: Xenarthra) from northern Oklahoma. *Oklahoma Geology Notes*, **64**:4–10.
- Ferrusquía-Villafranca, I.; Arroyo-Cabrales, J.; Martínez-Hernández, E.; Gama-Castro, J.; Ruiz-González, J.; Polaco, O.J. & Johnson, E. 2010. Pleistocene mammals of México: a critical review of regional chronofaunas, climate change response and biogeographic provinciality. *Quaternary International*, **217**:53–104. doi:10.1016/j.quaint.2009.11.036
- Gillette, D.D. & Ray, C.E. 1981. Glyptodons of North America. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, **40**:255.
- Gillette, D.D.; Carranza-Castaneda, O.; White Junior, R.S.; Morgan, G.S.; Thrasher, L.C.; McCord, R. & McCullough, G. 2016. Ontogeny and sexual dimorphism of *Glypto-therium texanum* (Xenarthra, Cingulata) from the Pliocene and Pleistocene (Blancan and Irvingtonian NALMA) of Arizona, New México, and México. *Journal of Mammalian Evolution*, **22**:133–154. doi:10.1007/s10914-015-9309-6
- Gómez-Pérez, L.E. & Carbot-Chanona, G. 2012. Contribución al estudio de los megamamíferos del Pleistoceno Tardío del municipio de Villaflores, Chiapas, México. *Lacandonia*, **6**:31–41.
- González, S.; Carbot-Chanona, G.; Huddart, D.; Israde-Alcántara, I.; Domínguez-Vázquez, G.; Previtali, F.; Bocanegra-Ramírez, D.M. & Gómez-Pérez, L.E. 2023. Late Pleistocene paleoenvironments and megafauna from the Sierra Madre del Sur flanks and the Central Depression of Chiapas (Southern México). *Quaternary Science Reviews*, **319**:108331. doi:10.1016/j.quascirev.2023.108331
- Gray, J.E. 1869. *Catalogue of carnivorous, pachydermatous, y edentate Mammalia in the British Museum*. London, British Museum, 398 p.
- Guenther, E.W. 1973. *Einführung in die geologischen und palaontologische nuntersuchungenim Valsequillo. das mexiko-project der deutschen Forschungsgemeinschaft 6*. Wiesbaden, Franz steinerverlag, p. 1–20.
- Illiger, C. 1811. *Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriudque classis*. Berolini [Berlin], C. Salfeld, 301 p.
- INEGI – Instituto Nacional de Estadística e Geografía. 2009. *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos General Felipe Ángeles, Puebla*. Huichapan, Hidalgo.
- Jiménez-Hidalgo, E.; Carbot-Chanona, G. & Bravo-Cuevas, V. 2024. Vertebrate ichnofossils and paleoenvironments. In: R. Guerrero-Arenas & E. Jiménez-Hidalgo (eds.) *Past Environments of Mexico: unveiling the past environments of a megadiverse country through its fossil record*. Cham, Springer, p. 325–337. doi:10.1007/978-3-031-51034-2_14
- Jiménez-Hidalgo, E.; Carbot-Chanona, G. & Castañeda-Posadas, C. 2015. El registro de mamíferos fósiles de Puebla. In: C. Castañeda-Posadas (ed.) *El registro paleobiológico del estado de Puebla*. Puebla de Zaragoza, Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, p. 171–184.
- Jiménez-Moreno, F.J. 2017. *Propuesta de conservación del sitio Ramsar-Valsequillo a partir del estudio de la megafauna del Pleistoceno*. Instituto de Ciencias Posgrado en Ciencias Ambientales, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Tesis maestría.
- Kurten, B. & Anderson, E. 1980. *Pleistocene Mammals of North América*. New York, Columbia Univ. Press, 442 p.
- Laurito, C.A.; Valerio, W. & Vega, E. 1993. Nuevos hallazgos paleovertebradológicos en la Península de Nicoya: implicancias paleoambientales y culturales de la fauna de Nacaome. *Revista Geológica de América Central*, **16**:113–115. doi:10.15517/rgac.v0i16.13280
- Lucas, S.G. 2008. Pleistocene Mammals from Yeroconte Honduras. In: S.G. Lucas et al. (eds.) *Neogene Mammals*. New Mexico Museum of Natural History y Science, p. 403–408 (Bulletin 44).
- Marshall, L.G.; Butler, R.F.; Drake, R.E.; Curtis, G.H. & Tedford, R.H. 1979. Calibration of the Great American Interchange. *Science*, **204**:272–279. doi:10.1126/science.204.4390.272
- McDonald, H.G. & Naples, V.L. 2007. Xenarthra. In: C.M. Janis; G.F. Gunnell & M.D. Uhen (eds.) *Evolution of Tertiary Mammals of North America, volume 2: Small Mammals, Xenarthrans, and Marine Mammals*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 147–160.
- McDonald, H.G. 2005. Paleoeecology of extinct xenarthrans y the Great American Biotic Interchange. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, **45**:313–333. doi:10.58782/flmnh.zrar3244
- McGrew, P.O. 1942. Field Museum paleontological expedition to Honduras. *Science*, **96**: 85. doi:10.1126/science.96.2482.85.a
- Mead, J.I.; Swift, S.L.; White, R.S.; McDonald, H.G. & Báez, A. 2007. Late Pleistocene (Rancholabrean) Glyptodont and Pampathere (Xenarthra, Cingulata) from Sonora, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **24**:439–449.
- Medrano-González, F. 1998. La paleontología y la distribución de los organismos. *Ciencias*, **52**:72–82.
- Metcalfe, S.E.; O’Hara, S.L.; Caballero, M. & Davies, S.J. 2000. Records of Late Pleistocene–Holocene climatic change in Mexico a review. *Quaternary Science Reviews*, **19**:699–721. doi:10.1016/S0277-3791(99)00022-0
- Metcalfe, S.E. 2006. Late Quaternary Environments of the Northern Deserts and Central Transvolcanic Belt of Mexico I. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **93**:258–273. doi:10.3417/0026-6493(2006)93[258:LQEOTN]2.0.CO;2
- Metcalfe, S.E.; Leng, M.J.; Kirby, J.R.; Huddart, D.; Vane, C.H. & Gonzalez, S. 2016. Early–Mid Pleistocene environments in the Valsequillo Basin, Central Mexico: a reassessment. *Journal of Quaternary Science*, **31**:325–336. doi:10.1002/jqs.2851
- Morgan, G.S. 2005. The great American biotic interchange in Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, **45**:271–311. doi:10.58782/flmnh.pkqn7297
- Núñez, E.E.; MacFadden, B.J.; Mead, J.I. & Baez, A. 2010. Ancient forests and grasslands in the desert: Diet and habitat of Late Pleistocene mammals from Northcentral Sonora, Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **297**:391–400. doi:10.1016/j.palaeo.2010.08.021
- Núñez-Blasco, A.; Zurita, A.E.; Bonini, R.A.; Miño-Boilini, A.R.; Quiñones, S.I.; Toriño, P.; Zamorano, M. & Georgieff, S. 2024. Plohophorini glyptodonts (Xenarthra, Cingulata) from the late Neogene of northwestern Argentina. Insight into their diversity, evolutionary history, and paleobiogeography. *Journal of Mammalian Evolution*, **31**:33. doi:10.1007/s10914-024-09726-3
- O’Dea, A. et al. 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances*, **2**:e1600883. doi:10.1126/sciadv.1600883
- Oliveira, E.V.; Porpino, K.O. & Barreto, A.L.M.F. 2010. On the presence of *Glyptotherium* in the Late Pleistocene of Northeastern Brazil, y the status of “*Glyptodon*” y “*Chlamydotherium*” paleobiogeographic implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **258**:353–363. doi:10.1127/0077-7749/2010/0116
- Osborn, H.F. 1903. *Glyptotherium texanum*, a new glyptodont from the lower Pleistocene of Texas. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **19**:491–494.
- Pérez-Crespo, V.A.; Arroyo-Cabrales, J.; Benammi, M.; Johnson, E.; Polaco, J.O.; Santos-Moreno, A.; Morales-Fuentes, P. & Cienfuegos-Alvarado, E. 2012. Geographic variation of diet and habitat of the Mexican populations of Columbian Mammoth (*Mammuthus columbi*). *Quaternary International*, **276–277**:8–16. doi:10.1016/j.quaint.2012.03.014

- Pérez-Crespo, V.A.; Arroyo-Cabrales, J.; Alva-Valdivia, L.M.; Morales-Puente, P.; Cienfuegos-Alvarado, E.; Otero, F.J. & Ochoa-Castillo, P. 2014. La paleodietas de cinco especies de mamíferos herbívoros rancholabreanos de Valsequillo (Puebla, México). *Revista Chilena de Antropología*, **30**:76–82.
- Pérez-Crespo, V.A.; Carbot-Chanona, G.; Morales-Puente, P.; Cienfuegos-Alvarado, E. & Otero, F.J. 2015. Paleoambiente de la Depresión Central de Chiapas, con base en isótopos estables de carbono y oxígeno. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **32**:273–282.
- Pichardo, M. 1999. Valsequillo Biostratigraphy II. *Bison*, Tools, Correlate with Tequiquiac. *Anthropologischer Anzeiger*, **57**:13–24. doi:10.1127/anthranz/57/1999/13
- Pichardo, M. 1997. Valsequillo biostratigraphy: new evidence for Pre-Clovis date. *Anthropologischer Anzeiger*, **55**:233–246. doi:10.1127/anthranz/55/1997/233
- Quintana-Cera, C.A. 2023. *Registro fósil de la megafauna cuaternaria en sectores del Embalse del Guájaro, Colombia: aspectos paleoambientales y bioestratigráficos*. Universidad del Norte, Barranquilla, Trabajo de Grado, 43 p.
- 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**:522–530. doi:10.1894/JKF-45.1
- Sánchez-Saldías, A. & Fariña, R.A. 2014. Palaeogeographic reconstruction of Minchin palaeolake system, South America: the influence of astronomical forcing. *Geoscience Frontiers*, **5**:249–259. doi:10.1016/j.gsf.2013.06.004
- Simpson, G.G. 1929. The extinct land mammals of Florida. *Annual Report - Florida State Geological Survey*, **20**:229–279.
- Soibelzon, E.; Zurita, A.E. & Carlini, A.A. 2006. *Glyptodon munizi* Ameghino (Mammalia, Cingulata, Glyptodontidae): redescrición y anatomía. *Ameghiniana*, **43**:377–384.
- Solís-Torres, O.R. 2015. *Análisis arqueozoológico de los restos de animales del Pleistoceno superior de Valsequillo, Puebla, México*. Departament d'Història i Història de l'Art Màster en Arqueologia del Quaternari i Evolució Humana (Erasmus Mundus), Universitat Rovira i Virgili, International Master in Quaternary and Prehistory, 119 p.
- Valerio, A.L. & Laurito, C.A. 2011. Nuevos hallazgos de Mammalia, Xenarthra (Cingulata) y confirmación del registro de *Pachyarmatherium leiseyi* Downing & White, 1995 en la localidad de Buenos Aires de Palmares, provincia de Alajuela, Costa Rica. *Revista Geológica de América Central*, **44**:131–139. doi:10.15517/rgac.v0i44.3450
- Webb, S.D. & Perrigo, S.C. 1984. Late Cenozoic Vertebrates from Honduras y El Salvador. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **4**:237–254. doi:10.1080/02724634.1984.10012006
- Zurita, A.E. 2007. *Sistemática y evolución de los Hoplophorini (Xenarthra: Glyptodontidae: Hoplophorinae. Mioceno tardío-Holoceno temprano)*. Universidad Nacional de La Plata, Doctoral Thesis, 363 p.
- Zurita, A.E.; Miño-Boilini, A.R.; Soibelzon, E.; Carlini, A.A. & Paredes-Ríos, F. 2009. The diversity of Glyptodontidae (Xenarthra, Cingulata) in the Tarija Valley (Bolivia): systematic, biostratigraphic y paleobiogeographic aspects of a particular assemblage. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **251**:225–237. doi:10.1127/0077-7749/2009/0251-0225
- Zurita, A.E.; González-Ruiz, L.; Gomez-Cruz, A.J. & Arenas-Mosquera, J.E. 2013. The most complete known Neogene Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from northern South America: taxonomic, paleobiogeographic and phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **33**:696–708. doi:10.1080/02724634.2013.726677
- Zurita, A.E.; Scillato-Yané, G.; Ciancio, M.; Zamorano, M. & González-Ruiz, L. 2016. Los Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra): historia biogeográfica y evolutiva de un grupo particular de mamíferos acorazados. *Comunicaciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, **6**:249–262.
- 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**:247–258. doi:10.1016/j.geobios.2018.04.004

Received: 19 November 2024. Accepted: 01 October 2025.

Associated editor: Ana Maria Ribeiro
Editor-in-chief: Matias do Nascimento Ritter