



Universidad Nacional del Nordeste
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura



Trabajo Final de Graduación
Carrera de Licenciatura en Ciencias Biológicas

**BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA DE LOS MEGATHERIIDAE (MAMMALIA, XENARTHRA, TARDIGRADA)
DURANTE EL CENOZOICO TARDÍO DE AMÉRICA**

Marcos G. Roig

Director: Dr. Ángel R. Miño-Boilini

Co-Director: Lic. Javier E. Florentín

Asignatura Paleobiogeografía, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste

Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET-UNNE) - 2020

Agradecimientos

Quiero darles las gracias a todas aquellas personas que de una u otra manera me han acompañado y guiado en este largo camino:

En primer lugar a mi familia, en especial a mis padres Ismael y Claudia, por su apoyo y contribución a mi educación, sin ellos no me hubiera sido posible llegar tan lejos, gracias por tanto amor, cariño, comprensión y paciencia, por enseñarme a no bajar los brazos y seguir adelante; les estaré infinitamente agradecido siempre.

Al Dr. Alfredo E. Zurita, por abrirme las puertas al mundo de la paleontología de vertebrados, por guiarme y haberme dado la oportunidad de aprender y perfeccionarme profesionalmente.

A mis directores, el Dr. Ángel R. Miño-Boilini y el Lic. Javier E. Florentín, por saber guiarme en este proceso, dedicarme su tiempo con una infinita paciencia y predisposición, gracias por todos sus consejos, críticas y sobretodo la confianza depositada.

Al Dr. Oscar F. Gallego, por guiarme en mi formación académica y haberme brindado su paciencia, confianza y siempre buena predisposición.

A mis compañeros de facultad, Omar, Matías, Esteban y tantos más, gracias por su amistad, apoyo incondicional y momentos de alegrías y risas.

A mis amigas y compañeras Mary y Zara, por tantos momentos vividos dentro y fuera del aula, gracias por enseñarme tanto de la vida, sin ustedes nada hubiera sido lo mismo.

Al Sr. Pedro Cuaranta, por guiarme, formarme y brindarme su amistad.

Al Centro de Ecología Aplicada del Litoral, por abrirme las puertas y permitirme desarrollar esta y otras actividades académicas.

ÍNDICE

PORTADA	i
AGRADECIMIENTOS	ii
RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
OBJETIVOS GENERALES Y PARTICULARES	5
HIPÓTESIS	5
MATERIALES Y MÉTODOS	5
RESULTADOS	7
TRAZOS INDIVIDUALES	7
Trazos Individuales de subfamilia Megatheriinae	13
Trazos Individuales de subfamilia Planopiinae	14
Trazos Generalizados y Nodo	15
DISCUSIÓN	19
CONCLUSIONES	22
BIBLIOGRAFÍA	23

RESUMEN

Los perezosos extintos Megatheriidae (Mammalia, Xenarthra) son un clado de Folivora de amplia distribución latitudinal y altitudinal que se extiende desde Argentina hasta Estados Unidos. Se registran durante el Mioceno medio al Pleistoceno tardío (ca. 15 Ma a 12 ka). Esta familia comprende dos subfamilias: los Planopinae, endémicos de Sudamérica y los Megatheriinae, que incluye a *Eremotherium*, quien participó del Gran Intercambio Biótico Americano. El principal objetivo de este Trabajo Final de Graduación es analizar los patrones de distribución de los Megatheriidae mediante un enfoque panbiogeográfico; metodología que enfatiza la importancia del contexto geográfico para comprender la evolución biológica. Se consideraron las siguientes hipótesis de trabajo: 1) los Megatheriidae son un clado endémico del continente americano, 2) los patrones de distribución de los Megatheriidae permiten reconstruir vinculaciones biogeográficas entre las distintas provincias de la región Neotropical, Zona de Transición Sudamericana y región Neártica. Se realizó por primera vez un análisis a base de enfoque panbiogeográfico, se crearon los trazos individuales de las distribuciones de 11 géneros y 17 especies, además se confeccionaron dos trazos generalizados, que confluyeron en un nodo. Posteriormente, se efectuaron vinculaciones biogeográficas entre distintas provincias de la región Neotropical y Neártica y se establecieron zonas de contacto entre las biotas ancestrales de Planopinae y Megatheriinae. Se concluyó que los Megatheriidae son un clado cuya distribución concuerda con las zonas abiertas y ambientes de sabana, mostrando preferencia por las áreas tropicales y subtropicales; así mismo los eventos geofísicos durante el Cenozoico condicionaron su distribución latitudinal y en altitud.

INTRODUCCIÓN

Los diversos procesos geológicos y climáticos que ocurrieron en América del Sur durante el Cenozoico (ca. 66 Ma-actualidad) propició eventos evolutivos, periodos de aislamiento y múltiples episodios de inmigración e intercambio faunístico que marcaron la identidad faunística del subcontinente (Pascual, 2006).

Simpson (1980) sugirió en su libro "*Splendid Isolation: The Curious History of South American Mammals*" que América del Sur habría sido un subcontinente isla durante casi todo el Cenozoico hasta el cierre del Istmo de Panamá durante el Plioceno (ca. 2.8 Ma, O'Dea et al., 2016), esto permitió el desarrollo de una fauna única (Wilf et al., 2013, Croft, 2016). La mayoría de los grupos de mamíferos sudamericanos no se encontraban en ningún otro lugar, por lo tanto, "visitar" Sudamérica en aquél tiempo habría sido como dar una vuelta por lo que en la actualidad es Australia o Madagascar (Croft, 2016). La posterior aparición de un corredor biológico como ser el Istmo de Panamá desencadenaría una serie de procesos de intercambio faunístico entre las biotas de las Américas, hasta entonces aisladas durante decenas de millones de años (Woodburne, 2010; Cione et al., 2015; Croft, 2016).

El Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA en español; Great American Biotic Interchange, también llamado GABI por sus siglas en inglés), constituye uno de los eventos biogeográficos de mayor importancia, no sólo por su influencia en el desarrollo de la fauna de América del Sur sino también a escala global (Pelegriin et al., 2018). Este intercambio biótico entre los ensambles de faunas terrestres fue bidireccional entre América del Sur y América del Norte. En este sentido, Woodburne (2010) definió dentro del GABI varios momentos del intercambio y los denominó GABI 1, 2, 3 y 4 desde el más antiguo al más moderno. Varios autores coinciden en que el GABI ocasionó un complejo escenario para las faunas porque estuvieron sujetas a fuertes presiones selectivas a partir de los cambios tectónicos, climáticos, etc. (Pelegriin et al., 2018).

Entre los participantes de este intercambio se encuentran los xenartros, los cuales consisten en un clado de mamíferos placentarios cuyos registros se remontan al Eoceno temprano (55,5-57 Ma AP) y corresponden a Cingulata, Dasypodidae, *Riostegotherium yanei* (ver Croft, 2016). Se los considera el clado hermano de los demás mamíferos placentarios, desde la perspectiva biogeográfica son característicos de la región Neotropical (Scillato-Yané, 1986; Pascual, 2006; Rose & Gaudin, 2010). Desde un punto de vista morfológico los xenartros se caracterizan por presentar unas articulaciones accesorias a nivel de las últimas vertebrae torácicas y lumbares, que le dan mayor rigidez a la columna (Rose & Gaudin, 2010), asimismo y a diferencia de otros mamíferos el isquion y el sacro están fusionados (Delsuc et al., 2001). Xenarthra incluye dos grandes clados, Pilosa [Vermilingua (osos hormigueros) + Tardigrada = Folivora (perezosos) *sensu* Delsuc et al., 2001] y Cingulata (armadillos, pampatéridos, peltefilidos, paleopéltidos, pachyarmatéridos y gliptodontes (Delsuc et al., 2002).

Tradicionalmente, dentro de los Folivora fósiles es posible reconocer cuatro familias, cuya monofilia ha sido corroborada por Gaudin (2004), Gaudin & McDonald (2008) entre otros. Estas son: Nothrotheriidae (e.g. *Nothrotherium*, *Notropus*), Megatheriidae (e.g. *Megatherium*, *Eremotherium*), Megalonychidae (e.g. *Eucholoepus*, *Megalonyx*), y Mylodontidae (e.g.: *Mylodon*, *Scelidotherium*)

(McDonald & De Iuliis, 2008). Recientemente, Delsuc et al. (2019) reorganiza los grupos y sugiere las familias Acratocnidae, Parocnidae, Choloepodidae, Mylodontidae, Megatheriidae, Megalonychidae, Nothrotheriidae y Bradypodidae.

La familia Megatheriidae Gray, se encuentra integrado por dos subfamilias: Megatheriinae Gray y Planopinae Ameghino (Oliva & Brandoni, 2012; Carlini et al., 2013; Brandoni et al., 2016).

La subfamilia Megatheriinae se registra desde el Mioceno medio al Pleistoceno tardío (ca. 17 a 0,0117 Ma, ver TCI, 2018) de Argentina, Brasil, Bolivia, Uruguay, Chile, Perú, Colombia, Ecuador, Venezuela y Estados Unidos de América (Cartelle & De Iuliis, 1995, 2006; Brandoni, 2006; Brandoni et al., 2008, 2016 y bibliografía allí citada).

Durante el Mioceno medio-Plioceno tardío (ca. 15 a 5 Ma) de América del Sur se registran los siguientes géneros: *Megathericulus* Ameghino, (1904), *Eomegatherium* Kraglievich, 1926, *Promegatherium* Ameghino, 1887, *Megatheridium* Cabrera, 1928, *Anisodontherium* Brandoni, De Iuliis, 2007, *Pliomegatherium* Kraglievich, 1930, *Megatheriops* C. Ameghino, Kraglievich, 1921, *Pyramiodontherium* Rovereto, 1914 y *Urumaquia* Carlini et al. (2006).

Del Plioceno al Pleistoceno tardío de América del Sur están representados por los géneros *Megatherium* Cuvier 1796 y *Eremotherium* Spillman 1948, este último se registra también en el Plioceno de América del Norte (De Iuliis & Cartelle, 1999; Carlini et al., 2018).

Por otra parte, los Planopinae, se reconocen principalmente durante el Mioceno temprano (ca. 18 a 16 Ma) de la Patagonia de Argentina, y están representados por los géneros *Planops* Ameghino, 1891a; *Paraplanops* Ameghino, 1891a; *Prepothierium* Ameghino, 1891b; *Proprepothierium* Ameghino, 1904; *Prepothierops* Ameghino, 1904. Sin embargo, sólo *Planops* y *Prepothierium* son relativamente conocidos desde un punto de vista taxonómico (Carlini et al., 2013), también se registran para la región de Acre, Brasil (Ribeiro et al., 2013). En síntesis, hasta el momento los perezosos extintos Megatheriinae participaron del GABI mientras que los Planopinae son endémicos del Mioceno temprano de la Argentina y posiblemente de Brasil.

La biogeografía estudia la distribución de los seres vivos en espacio y tiempo, al reconocer patrones de distribución, proponer hipótesis acerca de los procesos que los causaron y proporcionar un sistema de regionalización biótica del planeta; es una disciplina idiosincrásica puesto que ocupa un lugar intermedio entre la geografía, geología y biología (Morrone, 2004).

Podemos reconocer dos campos en la biogeografía, por un lado, la biogeografía ecológica y por el otro la biogeografía histórica; la primera analiza patrones de distribución individual/poblacional a escalas espaciales y temporales pequeñas, por otro lado, la histórica analiza patrones de distribución a nivel de especies/taxones supra-específicos en escalas espaciales y temporales mayores (Morrone et al., 1996).

Dentro de la biogeografía histórica se ha desarrollado un enfoque conocido como panbiogeografía, la cual enfatiza el papel que tiene la localidad y el lugar dentro de la historia de los seres vivos, y trata de comprender los procesos y patrones evolutivos (Croizat, 1958). A su vez, proporciona un método para analizar la estructura geográfica de las distribuciones con el fin de

generar predicciones sobre la evolución de las especies y otros taxones en el espacio y el tiempo (Croizat, 1964; Morrone, 2009).

Según este enfoque, existe un único sistema geobiótico que evoluciona en el tiempo, en donde la diversidad biológica es un fenómeno espacio-temporal y existen líneas coincidentes de distribución de distintos taxones. Esto permite establecer homologías espaciales o biotas ancestrales y reconocer si las áreas poseen orígenes complejos, ya que los cambios tectónicos inducen cambios bióticos y los patrones de distribución son informativos acerca de la evolución biótica (Morrone, 2009). El análisis panbiogeográfico consiste en la obtención de trazos individuales, a través de líneas que conectan puntos de distribución de un determinado taxón, siguiendo un criterio de distancia mínima; al superponerse diferentes trazos individuales, se obtienen los trazos generalizados, que indican la existencia de componentes bióticos ancestrales que han sido fragmentados por eventos geológicos o tectónicos. Cuando dos o más trazos generalizados confluyen en una misma área, se considera un nodo o área compleja, lo cual generalmente se interpreta como una zona de convergencia geobiótica (Hull, 1988; Grehan, 2001; Loaiza & Morrone, 2004, 2011; Christian et al., 2011), lo que representaría áreas con alto endemismo y diversidad taxonómica, límites distribucionales, entre otros atributos. El establecimiento de los nodos es una de las contribuciones más importantes dentro de la panbiogeografía (Morrone & Escalante, 2009).

Se pueden mencionar dos trabajos sobre faunas de América del Sur realizados en base al enfoque panbiogeográfico, por ejemplo, Candela y Morrone (2003) utilizan el método para analizar la distribución geográfica y temporal de los Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi) y de otros grupos de mamíferos Neotropicales fósiles y vivientes a fin de identificar patrones comunes de distribución. Gallo et al. (2013), analizan la distribución geográfica de 27 especies de mamíferos fósiles de Sudamérica durante el Pleistoceno tardío con el objetivo de identificar sus patrones de distribución.

En síntesis, hasta el momento, no se realizó un análisis panbiogeográfico sobre un clado de perezosos extintos, por lo que, a la ausencia de conocimiento en sentido estricto sobre este tema nos plantea los siguientes objetivos:

OBJETIVO GENERAL

Analizar los patrones de distribución de los Megatheriidae mediante un enfoque panbiogeográfico.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Determinar la distribución geográfica de los taxones incluidos en los Megatheriidae.
2. Confeccionar una base de datos distribucionales con las especies de Megatheriidae.
3. Establecer trazos individuales para los taxones.
4. Obtener los trazos generalizados y nodos panbiogeográficos.
5. Inferir los patrones distribucionales de los taxones de Megatheriidae.
6. Vincular los patrones biogeográficos con el esquema de clasificación de la región Neotropical, Zona de transición Sudamericana y región Neártica.

HIPÓTESIS DE TRABAJO

Los perezosos fósiles Megatheriidae son un clado endémico del continente Americano principalmente de la región Neotropical donde presenta la mayor diversidad de especies, estos patrones distribucionales permitirán reconstruir vinculaciones biogeográficas entre las distintas provincias de la región Neotropical, Zona de Transición Sudamericana y región Neártica, estableciendo zonas de contacto entre biotas ancestrales.

Hipótesis 1. Los Megatheriidae son un clado endémico del continente Americano.

Hipótesis 2. Los patrones de distribución de los Megatheriidae permiten reconstruir vinculaciones biogeográficas entre las distintas provincias de la región Neotropical, Zona de Transición Sudamericana y región Neártica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Se trabajó con las provincias biogeográficas de la región Neotropical propuestas por Morrone (2006, 2014), basadas en el análisis de patrones de distribución de diferentes taxones (fauna y flora), estas comprenden desde el Sur de México hasta el centro de la Argentina y consiste en tres subregiones: Antillana, Brasileña y Chacoana (Morrone, 2014, 2017). La región Neártica (Escalante, 2017; Escalante et al., 2013, 2014) basada en la distribución geográfica de mamíferos, que comprende básicamente las áreas templadas de América del Norte, en Canadá, la mayor parte de los Estados Unidos de América y el norte de México (Morain, 1984; Morrone, 2009; Escalante, 2017). Y la Zona de transición Sudamericana que incluye los Andes de América del Sur, desde la provincia de Páramo en el norte de Venezuela hasta Colombia, Ecuador, hasta Puna, Comechingones y Monte en el centro sur de Argentina (Martínez et al., 2017, Arana et al., 2017).

Fuente de datos

La fuente primaria proviene del material estudiado en el tratamiento taxonómico de De Iuliis (1995, 2006), De Iuliis & Cartelle (1995), De Iuliis et al. (2008), Brandoni (2006), Brandoni et al. (2008). También se obtuvieron datos geográficos de la base de datos de paleobiología (<http://www.paleodb.org/cgi-bin/bridge.pl>) así como de la bibliografía allí citada.

Estos datos geográficos se volcaron en planillas Excel diseñadas exclusivamente para ser leídas, posteriormente, por los softwares de biogeografía; en dichas planillas se registró cada género con sus respectivas especies, la latitud y longitud (ambas en decimales), además se consignaron datos como la localidad, formación geológica, sedimentología o algún punto geográfico de interés. Las planillas Excel se adjuntan en un CD como información complementaria.

Taxones incluidos

Se utilizaron para este trabajo 11 géneros y 17 especies de la familia Megatheriidae. La subfamilia Megatheriinae está representada por los siguientes géneros: *Eremotherium*, *Megatherium*, *Megathericulus*, *Pyramiodontherium*, *Anisodontherium*, *Urumaquia*, *Eomegatherium* y *Promegatherium*. A su vez, la subfamilia Planopinae está representada por: *Planops*, *Prepoplanops* y *Prepotherium*.

Cabe mencionar que solo se tienen en cuenta para este análisis los registros a nivel de especie por lo tanto se descartan los dudosos. A continuación, se mencionan las especies consideradas en cada género:

- 1) ***Eremotherium*** está representado por *E. laurillardi* y *E. eomigrans*; *E. sefvei* no fue considerada por poseer solo un registro que corresponde al espécimen tipo.
- 2) ***Pyramiodontherium*** está representado por, *P. bergi*, *P. brevirostrum* y *P. scillatoyanei*.
- 3) ***Planops*** está representado por *P. longirostratum*, *P. obesus* y *P. grandis*.
- 4) ***Prepotherium*** está representado por *P. filholi* y *P. potens*.
- 5) ***Promegatherium*** está representado por *P. parvulum* y *P. smaltatus*.
- 6) ***Megathericulus*** está representado por *M. patagonicus*.
- 7) ***Urumaquia*** está representado por *U. robusta*.
- 8) ***Eomegatherium*** está representado por *E. Nanum*.
- 9) ***Anisodontherium*** está representado por *A. halmyronomum*.
- 10) ***Prepoplanops*** está representado por *P. boleadorensis*.
- 11) ***Megatherium*** solo se consideró a *M. americanum* por ser el taxón con mayor número de registros y la mejor conocida.

Análisis panbiogeográfico

El análisis consistió en proporcionar mapas con los puntos de distribución de los distintos géneros (coordenadas geográficas), para luego unir estas localidades de registro con líneas, basado en el criterio de distancias mínimas, denominadas trazos individuales (Morrone, 2004). Una vez

obtenidos dichos trazos para cada uno de los géneros, se superpusieron los trazos a fin de establecer la existencia de algún trazo generalizado, para conocer la existencia de una biota ancestral que se haya distribuido ampliamente y fue fragmentada por eventos vicariantes, constituyendo así la expresión geográfica de componentes bióticos (Morrone, 2009).

Si tenemos al menos dos trazos generalizados que convergen en un área geográfica podemos reconocer la presencia de un nodo panbiogeográfico; este nos indica la existencia de un centro de convergencia geobiótica, es decir un área con biotas diferentes y de tiempos geológicos diferentes (Talonía & Escalante, 2013).

Para graficar los diferentes trazos individuales y generalizados se utilizó el software DIVA-Gis Versión 4 y el software Croizat versión 2.0 (Quantitative Analysis in Panbiogeography). Los trazos y nodos fueron superpuestos con las capas de las provincias biogeográficas de la región Neotropical (Morrone 2014a, 2017).

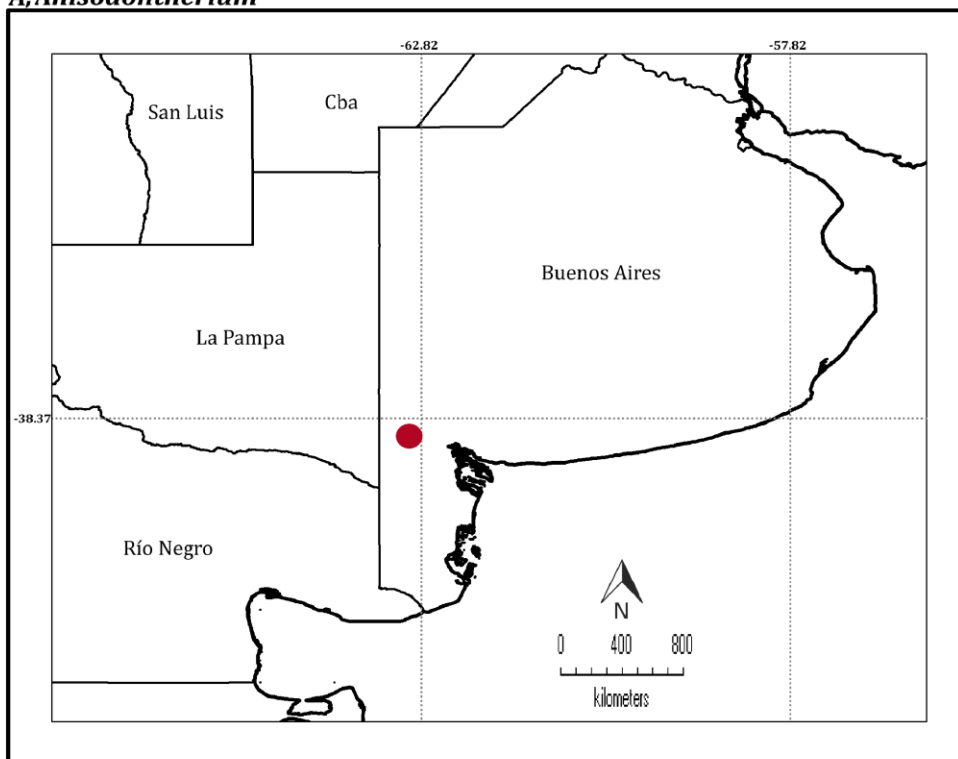
RESULTADOS

Se obtuvieron en total 96 registros que corresponden a todos los taxones considerados en este trabajo incluidos en los Megatheriidae. Las distribuciones de cinco (5) especies representan trazos aislados, que no fueron incluidos en el análisis debido a que no contribuyen con ningún trazo generalizado. Estos trazos individuales corresponden a las siguientes especies: *Anisodontherium halmyronomum*, *Urumaquia robusta*, *Promegatherium smaltatus*, *P. parvulum* y *Eomegatherium nanum*.

Trazos individuales

En las figuras que se muestran a continuación, se grafican los trazos individuales, de los diferentes géneros considerados, ordenados según la subfamilia a la que pertenecen.

1. *A. Anisodontherium*



B. *Urumaquia*

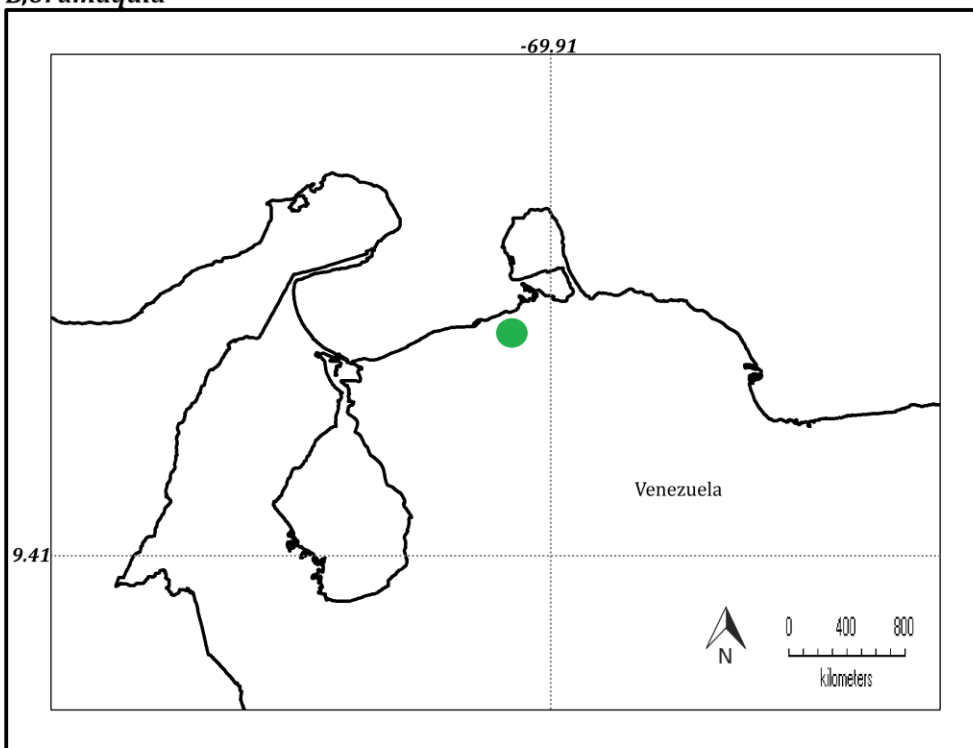
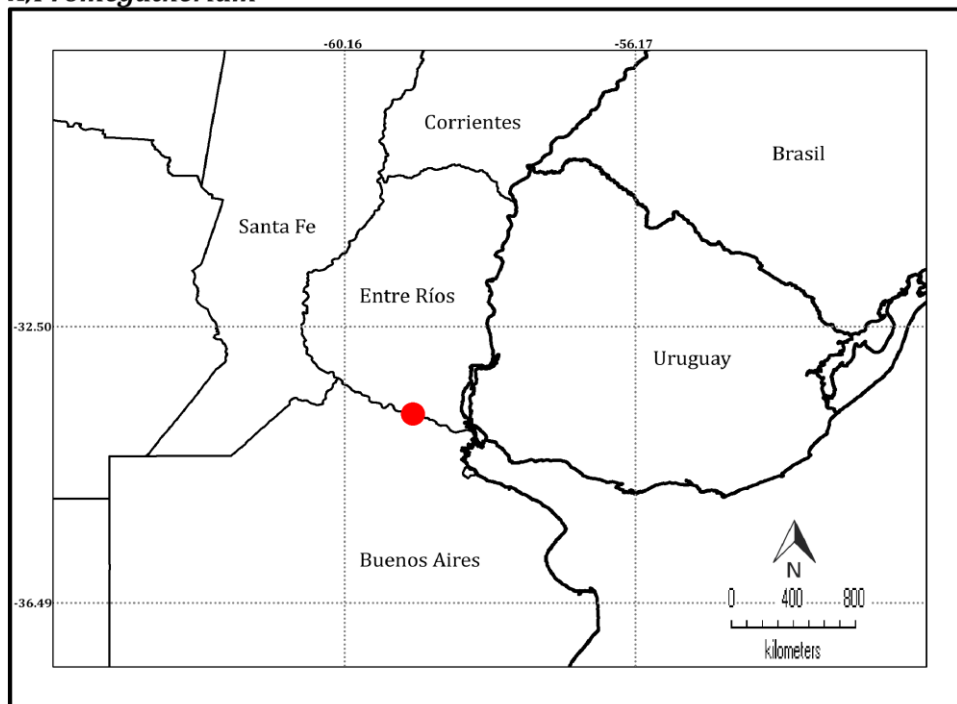


Figura 1: **A**, Distribución de *Anisodontherium halmyronomum* en la Formación Arroyo Chasicó (Mioceno tardío), Provincia de Buenos Aires, Argentina. **B**, Distribución de *Urumaquia robusta* con dos hallazgos provenientes de la Formación Urumaco (Mioceno tardío), Estado Falcón, Venezuela.

2. *A, Promegatherium*



B, *Eomegatherium*

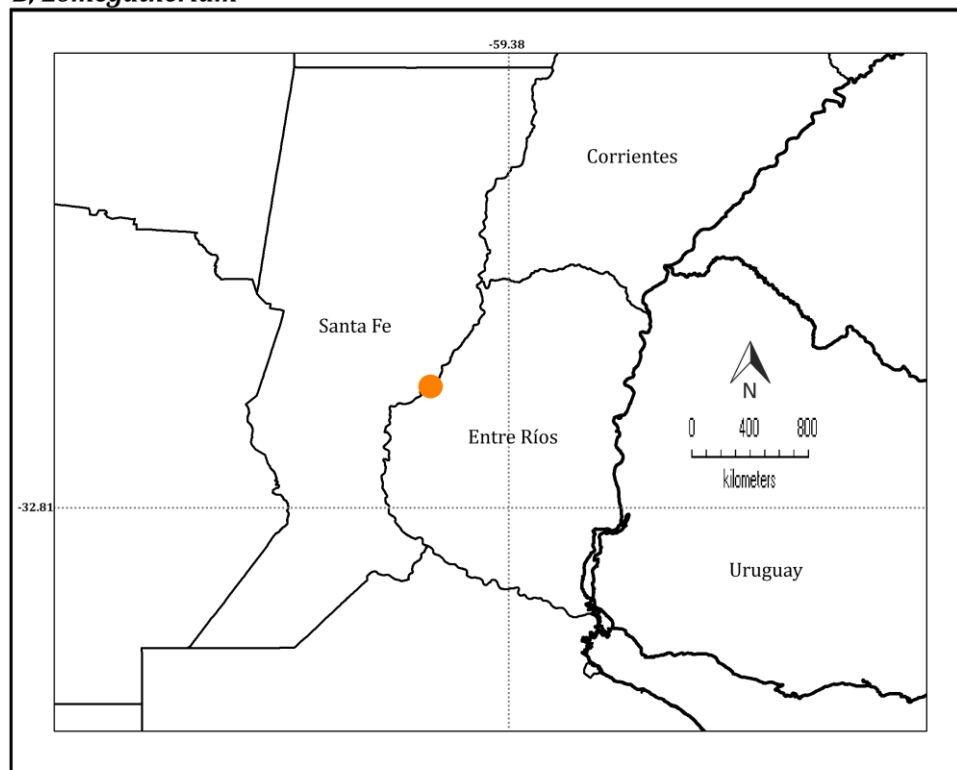
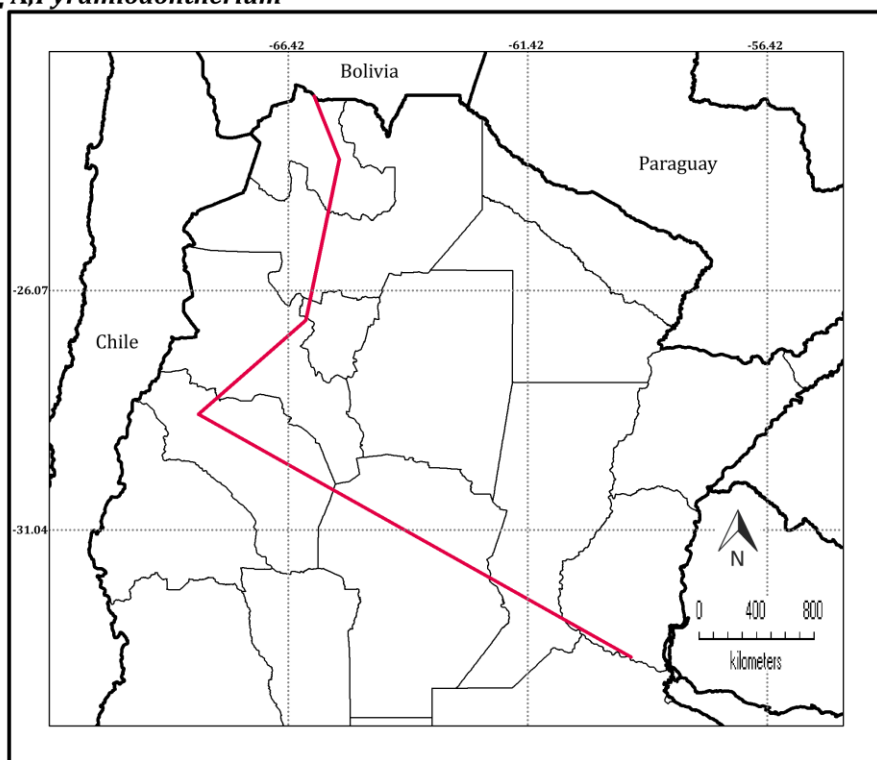


Figura 2: **A,** Distribución de las dos especies de *Promegatherium*: *P. smaltatus* y *P. parvulum* ambos provenientes de la Formación Ituzaingó (Mioceno tardío), a orillas del Río Paraná, Provincia de Entre Ríos. **B,** Distribución de *Eomegatherium nanum* en la Formación Ituzaingó, Paraná, Entre Ríos, Argentina.

3. *A, Pyramiodontherium*

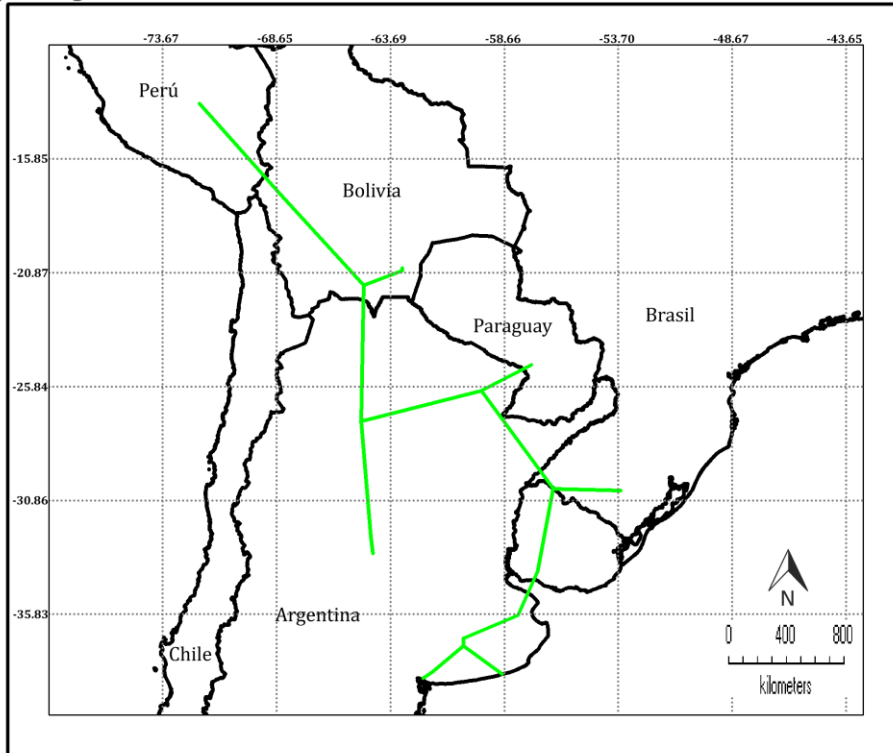


B, *Megathericulus*



Figura 3: A, Trazo individual de los registros de *Pyramiodontherium bergi*, *P. scillatoyanei* y *P. brevirostrum* por el centro y norte de Argentina. B, Trazo individual de *Megathericulus patagonicus* a lo largo de la Región Andina en el territorio argentino.

4. A, *Megatherium*



B, *Eremotherium*

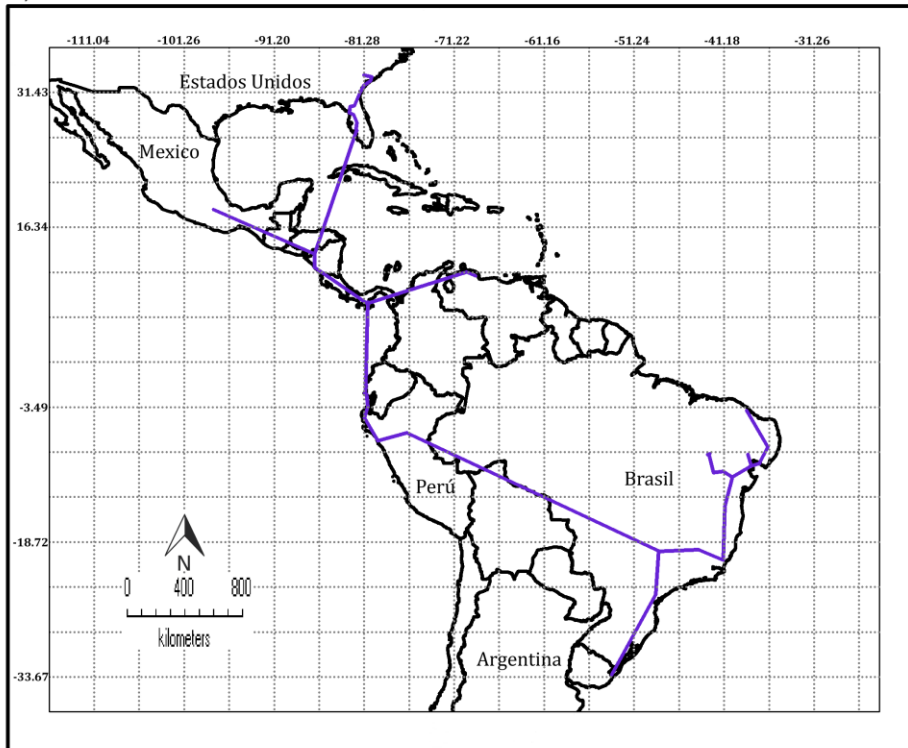


Figura 4: A, Trazo individual de *Megatherium americanum* mostrando su distribución en América del Sur. B, Trazo individual de los registros de *Eremotherium laurillardi* y *E. eomigrans* en el norte de Sudamérica, centro América y Estado de Florida, Estados Unidos de América.

5. *Planops*

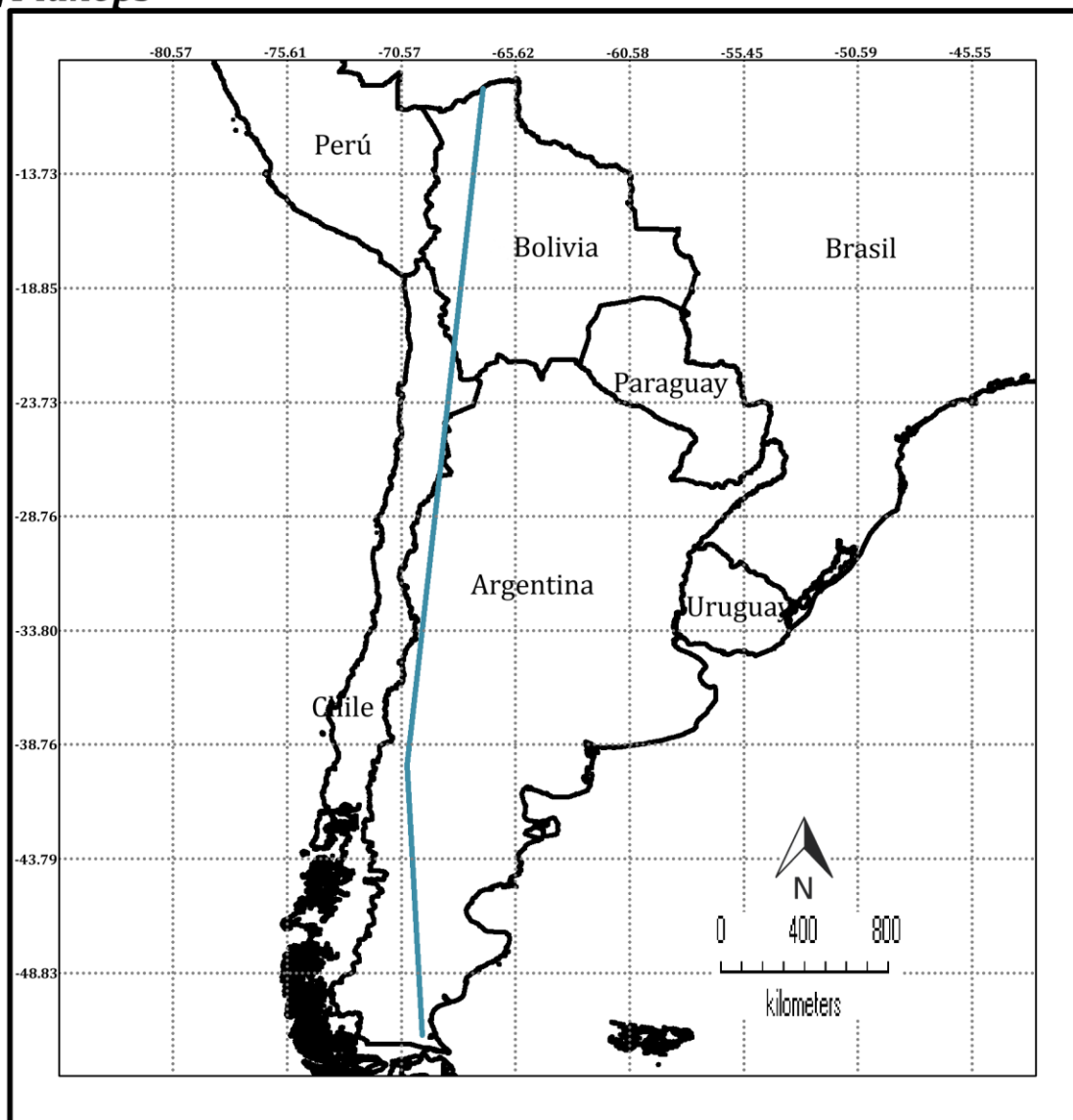


Figura 5. Trazo individual de las especies del género *Planops*: *P. grandis*, *P. obesus* y *P. longirostratum*, distribuidas desde el sur de Argentina hasta el norte de Bolivia.

6. *Prepoplanops* - *Prepotherium*

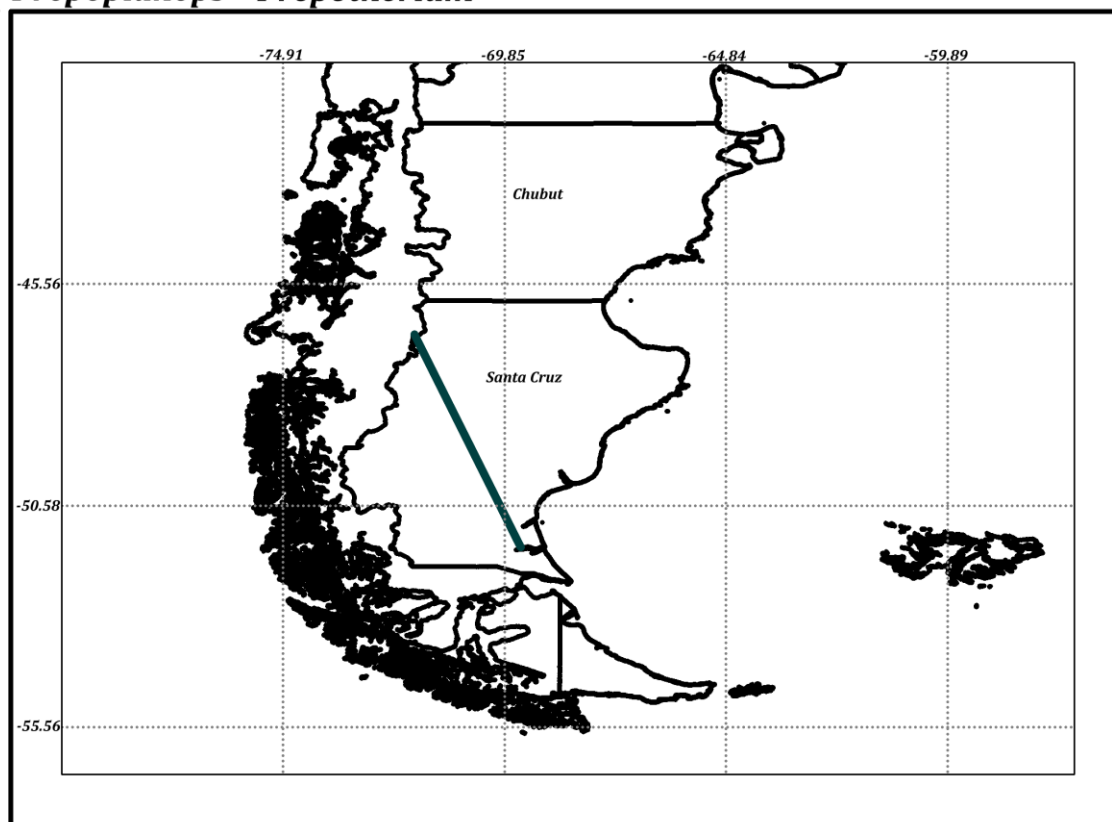


Figura 6. Trazos de *Prepoplanops boleadorensis*, *Prepotherium potens* y *Prepotherium filholi* en el sur de Argentina, considerados para el análisis de los *Planopinae*.

Subfamilia Megatheriinae

La subfamilia Megatheriinae se registra durante el Mioceno medio hasta el Pleistoceno tardío, y se distribuyen desde el Oeste de la Patagonia (Argentina) hasta el Noroeste de América del Sur. Algunos taxones se registran en la Patagonia de Argentina y representan el registro más antiguo de la subfamilia, como por ejemplo *Megathericulus patagonicus* (**Fig. 3.B**) que tiene sus primeros registros en el Mioceno medio. Su trazo individual indica una distribución de norte a sur, en los límites entre las provincias de Santa Cruz y Chubut, hasta finalizar en la provincia de Jujuy casi límite con Bolivia. Este trazo cruza por las provincias más occidentales de Argentina. Desde una perspectiva biogeográfica se distribuye por las provincias de la Patagonia central en la Región Andina y asciende por la provincia del Monte en la Zona de Transición Sudamericana, culminando en la provincia biogeográfica del Chaco perteneciente a la Región Neotropical.

Otro de los trazos, más recientes en la escala geológica, es el de *Pyramiodontherium* (**Fig. 3.A**), que tiene sus primeros registros en el Mioceno tardío y se distribuye desde el Sureste de la provincia de Entre Ríos (y límite con la provincia de Buenos Aires) hacia el Noroeste atravesando las provincias de Santa Fe, Córdoba y La Rioja, para luego ascender hacia la provincia de Jujuy casi

límite con Bolivia. *Pyramiodontherium* tiene un rango temporal que llega hasta el Plioceno temprano coincidiendo a su vez con la distribución de ambientes de sabana y praderas concentrados al norte de Argentina sugeridos para el Mioceno tardío-Plioceno (ca. 5Ma) por lo tanto, desde un punto de vista biogeográfico su distribución coincide con la región Neotropical, desde la provincia Argentina de La Pampa hacia la provincia biogeográfica del Monte en la Zona de Transición Sudamericana y asciende luego hacia la provincia del Chaco en la Región Neotropical.

Por otro lado, los trazos de *Megatherium* y *Eremotherium* se ubican hacia el norte de Argentina y de América del Sur, ambos taxones se registran desde el Plioceno tardío al Pleistoceno tardío de América del Sur y América del Norte, respectivamente. *Megatherium americanum* (**Fig. 4.A**), es una especie con numerosos registros durante el Pleistoceno. En Argentina, el trazo individual se extiende desde las provincias de Buenos Aires, La Pampa, Corrientes, Chaco, Entre Ríos y Jujuy. Fuera de Argentina, se distribuye en Uruguay, sur de Brasil, Bolivia y Perú. Desde un punto de vista biogeográfico y según las regiones propuestas por Morrone (2014), corresponden a la subregión Chaqueña y las provincias de la Puna y Yungas de la Zona de Transición Sudamericana.

El trazo individual de *Eremotherium* (**Fig. 4.B**) considera las especies: *E. eomigrans* y *E. laurillardii* para formar un único trazo individual. *E. laurillardii* se distribuye desde el sur de Brasil, sobre la costa atlántica llegando al norte de Sudamérica; pasando por los estados brasileños de Río Grande Do Sul, Santa Catarina, Paraná, Sao Paulo al sur, y hacia el norte por los estados de Minas Gerais, Bahía, Espírito Santo, Sergipe, Alagoas, Pernambuco, Río Grande del Norte y Ceará, encontrándose registros en Bolivia, Perú y Ecuador sobre la costa del Pacífico. Se registra también en Venezuela, Panamá, Costa Rica, Nicaragua, Honduras y Guatemala llegando hasta el Sur de México y en el Estado de Florida, Estados Unidos de América, inclusive. Por otra parte *E. eomigrans* tiene registros que se ubican solamente en el Estado de Florida.

Desde un punto de vista de las regiones según Morrone (2016), *Eremotherium* se registra en las regiones de Bosques de *Araucaria* y Paraná, hasta la provincia Caatinga; pasa a la Zona de Transición Sudamericana en la provincia del Pantanal, y de ahí continúa por la costa del Pacífico hasta la Región Neotropical nuevamente, pasando por las provincias de Tumbes-Piura, el Ecuador Árido y el Ecuador Oeste. De allí los registros de *Eremotherium* continúan hasta la Zona de Transición Mexicana en Centro América y sus últimos registros se ubican en la Florida, lo que corresponde a la Región Neártica.

Subfamilia Planopinae

La subfamilia Planopinae se registra principalmente durante el Mioceno temprano de la Patagonia Argentina, este taxón no ha participado en el GIBA. Para el género *Planops* (**Fig. 5**) se obtuvo su trazo individual en base a los registros de tres especies; cada una de estas cuenta con solo un registro. Dicho género se encuentra desde el sur de la provincia de Santa Cruz hasta el norte de Bolivia. Las tres especies incluidas en el género *Planops* fueron registradas en la provincia de Santa Cruz (*P. obesus*), Neuquén (*P. grandis*) y Bolivia (*P. longirostratum*).

Por otro lado, *Prepoplanops boleadorensis* presenta un solo registro en la provincia de Santa Cruz (Argentina). Así mismo el género *Prepothierium*, que está representado por dos especies, *P. potens* y *P. filholi*, tiene sus registros solo en Río Gallegos al Sur de la provincia de Santa Cruz. Tanto *Prepoplanops* como *Prepothierium* fueron considerados para conformar un trazo generalizado junto a *Planops*.

Desde un punto de vista de las regiones biogeográficas propuestas por Morrone (2006, 2014), los registros de *Planops* se encuentran ubicados en la provincia biogeográfica de la Patagonia central, en la Región Andina, avanzando hacia el norte por la provincia del Monte en la Zona de Transición Sudamericana y terminando en la provincia del Chaco en la Región Neotropical. A su vez, *Prepothierium* y *Prepoplanops* se registran únicamente en la provincia de la Patagonia central en la Región Andina.

Trazos Generalizados

A partir de la superposición de los trazos individuales de siete géneros de la familia Megatheriidae, se identificaron dos trazos generalizados, denominados A y B correspondientes a cada una de las subfamilias, Planopinae y Megatheriinae respectivamente. Los detalles y características de cada trazo se explican a continuación.

Trazo generalizado "A"

Este trazo corresponde a la subfamilia Planopinae que son considerados los Megatheriidae más antiguos y restringidos principalmente a la Patagonia argentina. Los taxones que integran la subfamilia son *Planops longirostratum*, *Planops obesus* y *Planops grandis*; *Prepoplanops boleadorensis* y *Prepothierium filholi* y *Prepothierium potens*.

Se distribuyen en Río Gallegos, al Sur de la provincia de Santa Cruz (Argentina), paralelo a la Cordillera de los Andes, hasta el Sur del lago Gran Carrera para luego llegar hasta la Estancia Collón Curá en la provincia de Neuquén (Argentina).

Desde el punto de vista biogeográfico el trazo generalizado "A" pertenece a la Región Andina, correspondiente a las provincias de los Bosques Magallánicos y Patagonia Central. Este trazo muestra que los registros de la subfamilia Planopinae están principalmente en la Patagonia de Argentina.

Trazo generalizado "B"

Es el más extenso, corresponde a la subfamilia Megatheriinae, la cual incluye a los géneros: *Megathericulus* (*M. patagonicus*), *Pyramiodontherium* (*P. bergi*, *P. carlesi* y *P. Scillatoyanei*), *Megatherium* (*M. americanum*) y *Eremotherium* (*E. laurillardi* y *E. eomigrans*). El trazo se extiende desde provincia de Neuquén hacia el Norte de la Argentina y luego por Bolivia para terminar en Brasil.

Desde un punto de vista biogeográfico, se encuentra incluido en la provincia Patagonia Central, extendiéndose luego por la provincia del Monte y las Yungas casi en su totalidad, hasta la provincia del Pantanal. En el paso desde el Monte a las Yungas el trazo generalizado "B" muestra una transición entre la Región Andina y la Zona de Transición Sudamericana, lo que sugiere una

distribución de los megaterinos más hacia el Norte del continente y principalmente en áreas abiertas con una predominancia en la vegetación baja (Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006).

Este trazo, de la misma manera que el trazo generalizado “A”, no se ramifica en ningún punto a lo largo de su extensión, lo que podría interpretarse como que ambos trazos generalizados indican una distribución de latitud sur a norte casi paralela a la cordillera y, además, sus ramificaciones en los extremos podrían interpretarse como una posible ruta de dispersión para los perezosos extintos megaterinos.

Nodos

De la intersección de los trazos generalizado “A” y “B” se obtuvo como resultado un solo Nodo, el cual representa un área de confluencia entre dos posibles biotas ancestrales; en este caso corresponde a las subfamilias Planopinae y Megatheriinae que se registran durante Mioceno medio - Pleistoceno tardío. Este nodo se ubica geográficamente en la provincia de Neuquén (Argentina) que corresponde a la provincia biogeográfica de la Patagonia central, la que a su vez integra parte de la Región Andina.

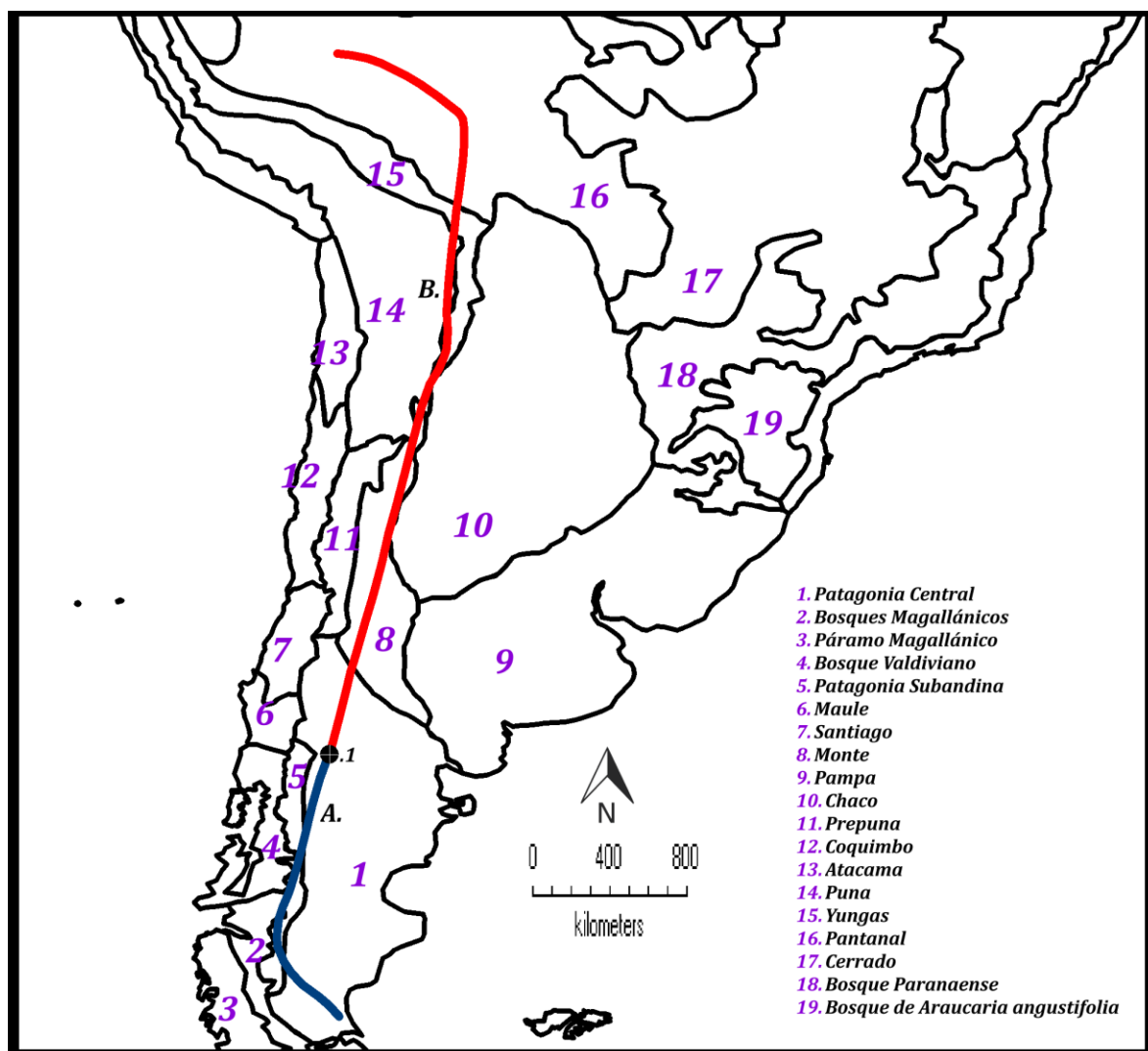


Figura 7. Trazos generalizados de Planopinae (A) y Megatheriinae (B) dispuestos sobre mapa de provincias biogeográficas con el **Nodo 1** (circulo negro) ubicado sobre la provincia biogeográfica de la Patagonia Central. Modificado de Morrone (2006)



Figura 8. Mapa de regiones biogeográficas propuesto por Morrone 2014.

DISCUSIÓN

Los perezosos extintos de la familia Megatheriidae se registran desde el Mioceno temprano al Pleistoceno tardío con amplia distribución latitudinal que se extiende desde la Patagonia argentina hasta el Estado de Florida, Estados Unidos de América.

Desde un punto de vista geológico, durante el Mioceno, la actividad tectónica se ha vuelto más importante debido al aumento de la tasa de subducción entre las placas de Nazca y Sudamérica. Los cambios orográficos asociados a este aumento de la actividad tectónica tuvieron un impacto notable en el clima y la biota, en contraste con la biota occidental y al este del continente. El resultado fue claramente la diferenciación Andina.

Durante el Mioceno temprano (ca. 20 a 23 Ma) se registra una nueva glaciación en la Antártida, por lo tanto, los niveles del mar fueron bajos y las temperaturas se mantuvieron constantes. Se produjo una estacionalidad climática en Patagonia (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006). Durante el Mioceno medio-tardío se produjo al menos tres eventos de ingresión marina, a través de lo que hoy es el río de La Plata y avanzando por la cuenca del Paraná hacia el centro y norte de Argentina llegando hasta el sur de Bolivia y Paraguay; a este mar interno se lo denominó "Mar Paranaense". Asimismo, la costa atlántica de la Patagonia habría estado en su mayor parte sumergida (Donato et al., 2003, y bibliografía allí citada).

Como se mencionó en el párrafo anterior sucedieron otras ingresiones por el norte y noreste del continente, y se la denominó "Mar Amazónico". En síntesis, América del Sur habría estado en su mayor parte cubierta por mares internos. Las áreas ocupadas por los mares fueron sustituidas, luego de que retrocedieran a finales del Mioceno, por planicies extensas que caracterizan lo que se conoce como "Edad de las Planicies Australes", cuyo apogeo fue durante el Plioceno tardío (Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006).

Desde un punto de vista de la paleoflora, el aumento significativo y progresivo en la aridización de la Patagonia durante el Mioceno, generado por la formación de una capa de hielo permanente en la Antártida (Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006 y bibliografía allí citada), habría ido reemplazando el paisaje de bosques del sur de Sudamérica por uno compuesto por áreas de sabanas integradas por flora, en su mayoría xerófita, (e.g.: *Schinus* sp., *Prosopis* sp., *Celtis* sp., Asteráceas y Efedráceas, Marengo, 2015). Por otro lado, hacia el noroeste de Argentina y norte de Chile así como en los Andes Colombianos se incrementa la vegetación de "altas latitudes" y para el Plioceno la vegetación del "Páramo" ya se encontraba bien establecida (Starck & Anzótegui, 2001). Además, la parte sur de la cuenca del Paraná (Entre Ríos, Argentina) fue ocupada por bosques tropicales estacionales, indicando condiciones climáticas más cálidas hacia el sur (Cozzuol, 2006).

Es en este contexto que tenemos los registros más antiguos de la familia Megatheriidae, durante el Mioceno temprano, representados por la subfamilia Planopinae, y a su vez, son los taxones de megaterinos más australes dentro de la familia como nos sugiere sus trazos individuales (Figs.5 y 6).

Esta distribución está estrechamente relacionada con la situación climática y geológica del Mioceno temprano, por lo que podríamos sugerir fuertemente que los géneros como *Planops*,

Prepotherium y *Prepoplanops* habrían habitado los ambientes más cálidos y húmedos del Mioceno temprano. Y que conforme el clima se volvía más frío y árido, se habrían ido desplazando hacia el norte a áreas, en su mayoría más abiertas, con presencia de bosques de *Nothofagus*, araucarias, laureles, entre otras formas, muy similares a los bosques andino-patagónicos que encontramos en Chile y Argentina en la actualidad (Brea et al., 2012). Otro género que también comparte una situación geográfica similar es *Megathericulus*, que es uno de los Megatheriinae más antiguos y presenta una distribución similar a la de *Planops*, por lo que desde una perspectiva biogeográfica *Megathericulus* también habría habitado los bosques del Sur de la Patagonia, desplazándose hacia áreas más abiertas y cálidas conforme el clima se fuera enfriando y dispersándose hasta el Mioceno medio de Perú (Pujos et al., 2013).

La aridización constante del Sur de Sudamérica, influenciada por la progresiva orogenia andina y las glaciaciones antárticas, así como las intrusiones marinas, su posterior retroceso y la formación de amplios espacios abiertos condicionarían la distribución de los Megatheriidae durante el Mioceno, marginando a los taxones a áreas de sabana o pastizales que habrían propiciado el incremento en la fauna característica de este tipo de hábitats (Pascual, 2006).

El género *Pyramiodontherium* habría tenido una distribución que abarcaría los ambientes de sabana y praderas, propios del Plioceno, principalmente aquellos concentrados al Norte de Argentina, este tipo de ambientes seguirían vigentes hasta el Pleistoceno inclusive. Los cambios ambientales y florísticos durante este período e inclusive ya a finales del Mioceno, tuvieron un fuerte impacto en la fauna (Pascual & Ortiz Jaureguizar, 1990), permitiendo una radiación en distintos taxones incluyendo a Megatheriidae. También durante este período ocurrieron fenómenos de rotación faunística atribuidos principalmente a la orogenia andina. El resultado final de esta serie de eventos llevaría a taxones como *Pyramiodontherium* y posteriores megaterinos a adoptar preferencia por los espacios abiertos, lo que al final condicionaría a estos a limitarse a este tipo de ambientes y gradualmente aportaría a la decadencia y desaparición de la megafauna (Soibelzon, 2008).

Las actividades tectónicas entre el Mioceno - Plioceno resultaron en la formación de un puente terrestre continuo entre América Central y Sudamérica, permitiendo a finales del Plioceno (ca. 2,8 Ma), un evento biogeográfico de gran importancia, el Gran Intercambio Biótico Americano (O'Dea et al. 2016). Este evento habría sido impulsado también por el cambio climático (Woodburne, 2010; Prevosti & Forasiepi, 2018) especialmente durante Cuaternario, donde los eventos de glaciación del Último Máximo Glaciar (o LGM, Last Glacial Maximum) influyeron en la vegetación del continente de forma que tendríamos períodos interglaciares (como en la actualidad) con abundancia de áreas boscosas y períodos glaciares con predominancia de praderas y sabanas, donde el clima es más árido (Woodburne, 2010). Los registros de *E. laurillardii* se encuentran en el Norte de América del Sur, a lo largo de la costa del Atlántico en Brasil y sobre la costa del Pacífico en Perú y México, también se lo registra en el Estado de Texas y el Estado de Florida en Estados Unidos indicando su dispersión en el intercambio biótico. Por otra parte, *E. eomigrans* solo se encuentra en Florida en los mismos yacimientos con *E. laurillardii* y ambas especies tienen diferencias morfológicas marcadas (De Iuliis & Cartelle, 1999) a pesar de haber compartido un mismo ambiente, lo que indicaría que *E. eomigrans* es

una especie endémica del Estado de Florida durante el Plioceno tardío. El género *Eremotherium* habría sido un taxón preferentemente tropical o al menos subtropical, por lo que su distribución en Estados Unidos es bastante limitada prefiriendo las tierras más bajas al encontrarse en altas latitudes (McDonald y Lundelius, 2009).

En cuanto a los trazos generalizados, el **trazo A**, fue establecido basado en primer lugar en la proximidad de los tres géneros, *Planops*, *Prepootherium* y *Prepoplanops*, estos comparten no solo similitudes anatómicas por ser parte de la misma subfamilia, sino que su antigüedad también es coincidente, llevando a considerar como se dijo anteriormente que en mayor o menor medida habrían coexistido. Por otro lado, la situación paleoambiental planteada para el sur de la Patagonia es otro de los motivos que sustentan la existencia de este trazo, dado que las condiciones climáticas y geológicas habrían influido a la caracterización de una fauna y flora específicas en esta parte del continente y a este linaje de megaterinos.

Asimismo, cuando analizamos el **trazo B** la interpretación que obtenemos es la de una biota condicionada por los últimos cambios sucedidos durante Mioceno medio - Pleistoceno, generando un linaje de mamíferos de gran tamaño adaptado a los ambientes abiertos de sabana que para el Pleistoceno abundaban en Sudamérica; entre estos ensambles de mamíferos los Megatheriinae son característicos.

Este clado, posiblemente se habría originado en la Patagonia argentina durante el Mioceno medio y posteriormente se dispersó hacia el Norte. Es probable que los cambios tectónicos, cambios del nivel del mar, que afectaron la Patagonia produjo efectos vicariantes y habrían influenciado en la diferenciación de los Megatheriinae de los Planopiinae, cabe recordar que esta última subfamilia es considerada el grupo hermano de los Megatheriinae.

En este sentido, el Nodo propuesto nos sugiere un área de convergencia entre las biotas ancestrales de Planopiinae y Megatheriinae, las cuales habrían sido separadas por eventos vicariantes de carácter geológico y ecológico que al mismo tiempo condicionaron la radiación de ambos taxones.

CONCLUSIONES

A partir de los resultados obtenidos en el análisis panbiogeográfico sobre los Megatheriidae podemos mencionar las siguientes conclusiones:

1. Los Megatheriidae son un clado de perezosos endémicos de las Américas, que sin duda tuvo un gran éxito en Sudamérica basado en la cantidad de registros y su amplia distribución latitudinal, cabe mencionar que la mayoría de los registros se encuentran en la Argentina.

2. Los patrones de distribución de los taxones analizados nos dan evidencia del efecto que ejercen los eventos geodinámicos sobre la biota y cómo esta se encuentra íntimamente ligada a los mismos.

3. Eventos geodinámicos como las intrusiones marinas durante el Mioceno, la Orogenia Andina, la aridización de la Patagonia o las alteraciones vegetales entre períodos glaciares moldearon el paisaje sudamericano, delimitando cada vez más las diferentes regiones biogeográficas hasta lo que conocemos hoy.

4. Los eventos vicariantes de carácter geológico y/o climático, como algunos de los ya mencionados, determinaron y favorecieron la radiación adaptativa de los perezosos extintos Megatheriidae durante el Cenozoico y sus trazos generalizados y nodos son coincidentes con las regiones biogeográficas correspondientes a sabanas y biomas mayoritariamente tropicales o subtropicales.

BIBLIOGRAFÍA

- Brandoni, D. (2006). Los Megatheriinae (Xenarthra, Tardigrada, Megatheriidae) Terciarios de la Argentina. Sistemática, Evolución y Biogeografía. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Argentina. 292 pp. La Plata. Inédita Brandoni et al., 2008, 2016
- Brandoni, D., Soibelzon, E. & A. Scarano. (2008). On *Megatherium gallardoi* (Xenarthra, Megatheriidae) and the Megatheriinae from the Ensenadan (lower to middle Pleistocene) of the Pampean region, Argentina. *Geodiversitas* 30(4): 793-804.
- Brandoni, D., González Ruiz, L., Tejedor, N. M., Martín, G. & Fleagle, J. G. (2016). Megatherioidea (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada) from the Pinturas Formation (Early Miocene), Santa Cruz Province (Argentina) and their chronological implications. *Paläontologische Zeitschrift*
- Brea M, Zucol AF, Iglesias A. 2012. Fossil plant studies from late early Miocene of the Santa Cruz Formation: paleoecology and paleoclimatology at the passive margin of Patagonia, Argentina. In: Vizcaíno SF, Kay RF, Bargo MS (eds) Early Miocene Paleobiology in Patagonia. Cambridge University Press, Cambridge, pp 104–128.
- Carlini, A.A., Brandoni, D., and Sánchez, R. 2006. First Megatheriines (Xenarthra, Phyllophaga, Megatheriidae) from the Urumaco (Late Miocene) and Codore (Pliocene) Formations, Estado Falcón, Venezuela. *Journal of Systematic Paleontology*, 4:269-278. <https://doi.org/10.1017/S1477201906001878>
- Carlini, A.A., Brandoni, D. & C.N. Dal Molin. 2013. A new genus and species of Planopinae (Xenarthra: Tardigrada) from the Miocene of Santa Cruz Province, Argentina. *Zootaxa* 3694(6): 565-578.
- Cartelle, C. & De Iuliis, G. 1995. *Eremotherium laurillardii*: The Panamerican late Pleistocene megatheriid sloth. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15: 830-841. <https://doi.org/10.1080/02724634.1995.10011265>.
- Christian R., Loaiza S. & Morrone, J.J. (2011) Análisis panbiogeográfico de algunas Cactaceae del Ecuador. *Gayana Bot.* 68: 220-225.
- Cozzuol MA (2006) The Acre vertebrate fauna: age, diversity, and geography. *J S Am Earth Sci* 21:185–203.
- Croizat, L. 1964. Space, time, form: The biological synthesis. Caracas, Publicado por el autor.
- Delsuc, F., Catzeflis, F.M., Stanhope, M.J. & Douzery, E.J.P. (2001) The evolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: Implications for the status of the enigmatic fossil *Eurotamandua*. *Proceedings of the Royal Society of London*, series B, 268, 1605–1615.
- Delsuc, F., Scally, M., Madsen, O., Stanhope, M.J., de Jong, W.W., Catzeflis, F.M., Springer, M.S. & Douzery, E.J.P. (2001) The Evolution of armadillos, anteater and sloths

depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the enigmatic fossil *Eurotamandua*. *The Royal Society*, 268, 1605–1615.

- Delsuc, F., Scally, M., Madsen, O., Stanhope, M.J., de Jong, W.W., Catzeflis, F.M., Springer, M.S. & Douzery, E.J.P. (2002) Molecular phylogeny of living xenarthrans and the impact of character and taxon sampling on the placental tree rooting. *Molecular Biology and Evolution*, 19, 1656–1671.
- Delsuc, F., Kuch, M., Gibb, G.C., Karpinski, E., Hackenberger, D., Szpak, P., Martínez, J.G., Mead, J.I., McDonald, G.H., MacPhee, R.D.E., Billet, G., Hautier, L., Poinar, H.N., 2019. Ancient Mitogenomes reveal the evolutionary history and biogeography of sloths. *Curr. Biol.* 29, 1–12.
- De Iuliis, G. (2006) On the taxonomic status of *Megatherium sundti* Philippi, (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae). *Ameghiniana* 43(1): 161-169.
- De Iuliis, G., Brandoni, D. & G.J. Scillato-Yané. (2008) New remains of *Megathericulus patagonicus* Ameghino, 1904 (Xenarthra, Megatheriidae): information on primitive features of megatheriines. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28(1): 181-196.
- De Iuliis, G. y Cartelle, C. 1999. A new giant megatheriine ground sloth (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae) from the late Blancan to early Irvingtonian of Florida. *Zoological Journal of the Linnean Society* 127: 494–515.
- Donato, M., Posadas, P., Miranda-Esquivel, D., R. Ortiz-Jaureguizar. E y Cladera. G. 2003. Historical Biogeography of the Andean Region: Evidence of *Listrosderina* in the context of South America geobiotic scenario.. *Biological Journal of the Linnean Society* 80:339-352.
- Gaudin, T.J. (2004) Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 255-305.
- Gaudin, T.J. y McDonald, G.H. (2008) Morphology based investigations of the phylogenetic relationships among extant and fossil xenarthrans. En: VIZCAÍNO, S.F. y LOUGHRY, W.J. (eds.). *The biology of the Xenarthra*. University Press of Florida, Gainesville. Pp 24-36.
- Grehan J.R., (2011) Panbiogeografía y la geografía de la vida. En: Llorente & Morrone (eds.), *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. Universidad Autónoma de México, México. 181-195
- Google Earth (2015) Available from: <https://www.google.com.ar/intl/es/earth>
- Hijmans R.J. (2015) DIVA-GIS, a geographic information system for the analysis of biodiversity data. Version 7.5. Available from <http://www.diva-gis.org/> [accessed 17 Oct. 2017].
- Hull D.L. (1988) *Science as a process: An evolutionary account of the social and conceptual development of science*. University of Chicago Press, Chicago.
- Loaiza C.R., Morrone J.J. (2011) Análisis panbiogeográfico de algunas Cactaceae del Ecuador. *Gayana Botánica* 68: 220–225.

- McDonald, H.G. & G. De Iuliis. 2008. Fossil history of sloths. En: S.F. Vizcaíno & W.J. Loughry (eds), *The biology of the Xenarthra*, pp. 39-55, University Press of Florida, Gainesville.
- McDonald. H. Gregory and Lundelius. Ernest L., JR.2009. The giant ground sloth *Eremotherium laurillardii* in Texas.
- Morrone, J.J. (2004) Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Rev. Brasil. Entomol.* 48: 149-162.
- Morrone, J.J. (2006) Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annu. Rev. Entomol.* 51: 467-494.
- Morrone J.J. (2009) *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. New York, Columbia University Press
- Morrone J.J. & Escalante T. (2009) *Diccionario de biogeografía*. Mexico City, Las Prensas de Ciencias.
- Morrone J.J. (2014a) Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782: 1–110.
- O'Dea, Aaron et al. 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Sciences Advances*; vol. 2 p. 1 – 11.
- Oliva C, y Brandoni D. 2012. Primer registro de Mylodontinae (Tardigrada, Mylodontidae) en Huayqueriense (Mioceno tardío) de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 14:325-332.
- Ortiz - Jaureguizar. E,&Cladera. G.A. 2006.Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66 (2006) 498–532.
- Pascual, R. & Ortiz-Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South American. *Journal of Human Evolution*, 19: 23-60.
- Pascual, R. 2006 "EVOLUTION AND GEOGRAPHY: THE BIOGEOGRAPHIC HISTORY OF SOUTH AMERICAN LAND MAMMALS," *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93(2), 209-230, (23 August 2006).
- Pascual, R. & Ortiz-Jaureguizar, E. 2007. The Gondwanan and South American Episodes: Two major and unrelated moments in the history of the South American mammals. *Journal of Mammalian Evolution*, 14: 75-137.
- Pelegrin, J.S., Gamboa, S., Menéndez, I., Hernández Fernández, M. 2018. El Gran Intercambio Biótico Americano: una revisión paleoambiental de evidencias aportadas por mamíferos y aves neotropicales. *Ecosistemas* 27(1): 5-17.
- Posadas. P y Ortiz- Jaureguizar. E. 2013, *Evolucaoda Regiao Andinada Americado Sul*.
- Prevosti, F. J y Forasiepi, A. M. 2018, *Evolution of South América mammalian Predators during the Cenozoic: Paleobiogeographic and Paleoenviromental Contingencies*. Springer Geology. 196p.

- Pujos, F.; Salas-Gismondi, R.; Baby, G.; Baby, P.; Goillot, C.; Tejada, J.; Antoine, P.-O. Implication of the presence of Megathericulus (Xenarthra: Tardigrada: Megatheriidae) in the Laventan of Peruvian Amazonia JOURNAL OF SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY; Lugar: Cambridge; Año: 2013 vol. 11 p. 973 - 991.
- Rose, K.D. y Gaudin, T.J. 2010. Xenarthra and Pholidota (Armadillos, Anteaters, Sloths and Pangolins). En: Encyclopedia of Life Sciences (ELS). John Wiley & Sons, Ltd: Chichester: 1-10 pp.
- Ribeiro, A.M., Madden, R.H., Negri, F.R., Kerber, L., Hsiou, A.S. & K.A. Rodrigues. 2013. Mamíferos fósiles y biocronología en el suroeste de la Amazonia, Brasil. En: D. Brandoni & J.I. Noriega (eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Publicación Especial Asociación Paleontológica Argentina 14: 207-221.
- Scillato-Yané, G. & Carlini, A. 1998. Nuevos Xenarthra del Friasense (Mioceno medio) de Argentina. Studia geologica salmanticensia, ISSN 0211-8327, Vol. 34, 1998, pags. 43-67. 34.
- Starck, D. & Anzotegui, L. M. 2001. The late miocene climatic change—persistence of a climatic signal through the orogenic stratigraphic record in northwestern Argentina. Journal of South American Earth Sciences 14 (2001) 763-774.
- Soibelzon, L. H. Broken Zig-Zag. Una nueva hipótesis sobre las causas de la extinción de los megamamíferos en América del Sur Revista del Museo de La Plata; Lugar: La Plata; Año: 2008 vol. 3 p. 24 - 28.
- Talonia, Miguel, César & Escalante, Tania. (2013). Los nodos: El aporte de la panbiogeografía al entendimiento de la biodiversidad. Biogeografía.
- Wilf, P; Cúneo, R; Escapa, I.H; Pol, D & Woodburne, M.O. 2013. Splendid and seldom isolated: The Paleobiogeography of Patagonia. Annu Rev Earth Planet Sci 41:561-603.
- Woodburne, M.O. 2010. The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea levels and holding pens. J MammEvol 17:245-264.