

Los Tardigrada (Mammalia, Xenarthra) de Argentina: diversidad, evolución y biogeografía

Diego BRANDONI¹, Gustavo J. SCILLATO-YANÉ², Ángel R. MIÑO-BOILINI³ & Emmanuel FAVOTTI¹

¹Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción - Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Materi y España, E3105BWA Diamante, Entre Ríos, Argentina. dbrandoni@cicyttp.org.ar; efavotti@cicyttp.org.ar. ²Departamento Científico Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata (CONICET). Paseo del Bosque, s/n (1900) La Plata, Buenos Aires, Argentina. scillato@fcnym.unlp.edu.ar. ³Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL-CONICET-UNNE). Ruta 5, km. 2,5 (3400), Casilla de Correo 128, Corrientes, Argentina. angelmiobolini@yahoo.com.ar.

Resumen: Los Tardigrada representan uno de los grupos de mamíferos fósiles característicos del Cenozoico de América del Sur, pero que también se encuentra representado en América Central y América del Norte. El registro fehaciente más antiguo del grupo correspondería a *Pseudoglyptodon* del Eoceno tardío de Chubut, y en la actualidad está representado por los géneros arbóricolas *Bradypus* y *Choloepus*. El registro fósil da cuenta de una gran diversidad taxonómica de tardígrados, con más de 50 géneros bien conocidos, con formas arbóricolas, semiarbóricolas y cursoriales. Tardigrada incluye cuatro clados principales: Megatheriidae, Megalonychidae, Nothrotheriidae y Mylodontidae, a los que suma una serie de géneros conocidos como Megatherioidea basales. A partir del Oligoceno tardío se hacen abundantes y están representados por varias líneas de Megatherioidea y Mylodontoidea. Durante el Neógeno (Mioceno–Plioceno) el grupo alcanza una alta diversidad con representantes de todas las familias. Durante el Cuaternario algunos géneros alcanzan los mayores tamaños (e.g., *Megatherium*, *Lestodon*) y forman parte de las asociaciones conocidas como megafauna. Hacia el final del Pleistoceno e inicio del Holoceno las formas de perezosos de gran tamaño se extinguen junto con otros elementos de la megafauna.

Palabras clave: América del Sur, Cenozoico, Pilosa, perezosos.

Abstract: The Tardigrada (Mammalia, Xenarthra) of Argentina: Diversity, evolution and biogeography. The Tardigrada represent one of the most characteristic groups of fossil mammals from the Cenozoic of South America, but they are also present in Central and North America. The oldest record would correspond to *Pseudoglyptodon* from the Eocene of Chubut Province, and at the present, the group is represented by the arboreal genera *Bradypus* and *Choloepus*. The fossil record shows a great diversity, with more than 50 genera well known, with arboreal, semiarboreal and cursorial forms. Tardigrada include four main clades: Megatheriidae, Megalonychidae, Nothrotheriidae and Mylodontidae; and a group of genera known as basal Megatherioidea. At the beginning of the late Oligocene the group became abundant and it is represented by several lineages of Megatherioidea and Mylodontoidea. During the Neogene (Miocene–Pliocene) the group reaches a high diversity, including genera of all the families. During the Quaternary, some genera reaches great sizes (e.g., *Megatherium*, *Lestodon*) forming part of the faunistic associations called megafauna. Until the end of the Pleistocene and the beginning of the Holocene the ground sloths of great size became extinct along with other elements of the megafauna.

Key words: South America, Cenozoic, Pilosa, ground sloths.

INTRODUCCIÓN

Entre los Xenarthra, los Tardigrada o Phyllophaga o Folivora representan uno de los grupos de mamíferos fósiles característicos del Cenozoico de América del Sur, pero que también se encuentra representado en América Central y América del Norte.

El registro fehaciente más antiguo del grupo correspondería a *Pseudoglyptodon* del Eoceno tardío de Chubut que consiste en una porción de la serie dentaria inferior, con dos molariformes (Simpson, 1948: fig. 23), que anteriormente se atribuía a *Glyptatelus fractus* (Xenarthra, Cingulata) (McKenna *et al.*, 2006). En la actualidad, Tardigrada está representado solamente por los géneros arborícolas *Bradypus* y *Choloepus*; sin embargo, el registro fósil da cuenta de una gran diversidad taxonómica con formas arborícolas y cursoriales. De acuerdo a las últimas contribuciones (e.g., Gaudin, 2004; De Iuliis *et al.*, 2011), Tardigrada incluye cuatro clados principales: Megatheriidae, Megalonychidae, Nothrotheriidae y Mylodontidae, a los que suma una serie de géneros conocidos como Megatherioidea basales (Figura 1). A partir del Oligoceno tardío se hacen abundantes y están representados por varias líneas de Megatherioidea y Mylodontoidea. Durante el Neógeno (Mioceno–Plioceno) el grupo alcanza una alta diversidad con representantes de todas las familias (Tabla 1). Pero ya durante el Oligoceno tardío se conocen formas de gran talla, esencialmente Mylodontoidea, lo cual sugiere una historia previa bastante más extensa. Durante el Cuaternario los representantes del grupo alcanzan los mayores tamaños y forman parte de las asociaciones conocidas como megafauna. Hacia el final del Pleistoceno e inicio del Holoceno las formas de perezosos de gran tamaño se extinguen junto con otros elementos de la megafauna.

El objetivo principal de esta contribución es sintetizar el conocimiento que se tiene sobre la diversidad, evolución y biogeografía de los Tardigrada de Argentina.

LOS TARDIGRADA DE ARGENTINA

Megatheriidae

El clado Megatheriidae se compone de las subfamilias Megatheriinae, tipificada por *Megatherium*, y Planopinae, tipificado por *Planops*. Los Megatheriinae son los perezosos que alcanzaron los mayores tamaños corporales con formas cercanas a los 4.000 kg (*Megatherium*, *Eremotherium*). La dentición está formada por característicos dientes molariformes de sección rectangular a cuadrada con la superficie oclusal formada por dos crestas transversales casi rectilíneas y paralelas, separadas por una cuenca abierta en sentido bucolingual. Están representados desde el Mioceno medio de la Patagonia argentina y de Perú con los géneros *Megathericulus* y *Eomegatherium* (De Iuliis *et al.*, 2008; Pujos *et al.*, 2013), aunque recientemente se ha propuesto que las especies de *Eomegatherium* registradas durante este tiempo debieran ubicarse en *Megathericulus* (Pujos *et al.*, 2013). Además, megaterinos indeterminados han sido registrados en el Mioceno medio de Colombia (Hirschfeld, 1985). Durante el Mioceno tardío y el Plioceno, a la vez que los integrantes del grupo van creciendo en tamaño corporal, se incrementa el número de géneros y especies, registrándose en las provincias de Buenos Aires (e.g., *Anisodontherium* en la Formación Arroyo Chasicó), Entre Ríos (e.g., *Eomegatherium*, *Pliomegatherium*, *Pyramiodontherium* en el “conglomerado osífero” de la Formación Ituzaingó), Catamarca (i.e., *Pyramiodontherium*), Tucumán (e.g., *Anisodontherium*), Mendoza (i.e., *Megatheriops* en las Huayquerías de San Carlos) (Brandoni, 2013a, b; Brandoni & Scillato-Yané, 2007; Brandoni & Carlini, 2009; Brandoni *et al.*, 2012). También el clado se registra en el norte de Venezuela, representado por los géneros *Urumaquia* y *Proeremotherium* (Carlini *et al.*, 2006). En lo que refiere a *Proeremotherium*, se ha propuesto que este género correspondería al antecesor de *Eremotherium* (Carlini *et al.*, 2006, 2008), este último es el único Megatheriinae que se registra en América del Norte. Durante el Cuaternario, los Megatheriinae alcanzan el mayor tamaño y están representados por distintas especies de *Eremotherium* (De Iuliis & Saint-André, 1997; Cartelle & De Iuliis, 2006), género de amplia distribución geográfica

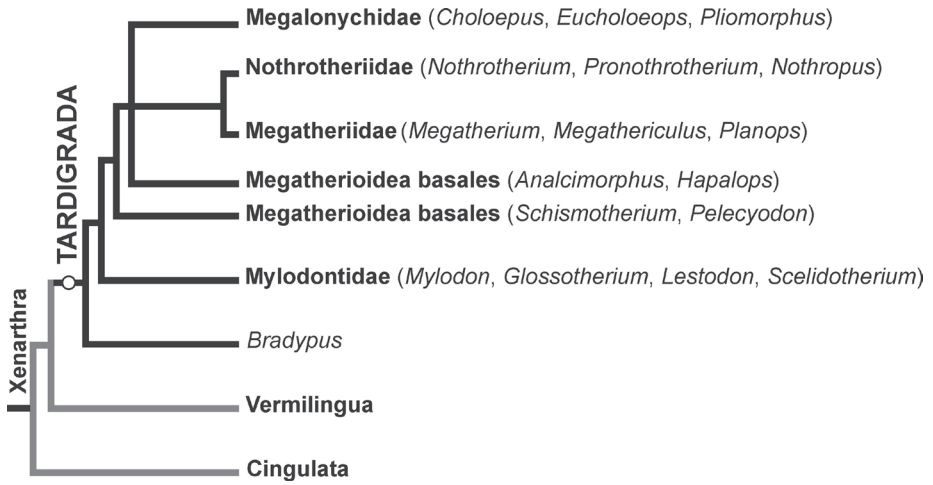


Figura 1. Relaciones filogenéticas de los principales grupos de perezosos (modificado de Gaudin, 2004).

durante el Cuaternario de América del Sur y del Norte (Cartelle & De Iuliis, 2006), y varias especies de *Megatherium* (Pujos, 2006; De Iuliis, 2006; Brandoni *et al.*, 2008). En Argentina, entre otras especies referidas a *Megatherium*, se destaca el registro de *M. americanum* de amplia distribución geográfica durante el Pleistoceno y Holoceno temprano (e.g., provincias de Buenos Aires, Río Negro, Mendoza, La Pampa, San Luis, Córdoba, Santa Fe, Entre Ríos, Corrientes y Santiago del Estero). Los Megatheriinae pliocenos y cuaternarios podían alternar la postura cuadrúpeda con la bípeda, según evidencias tanto paleobiológicas como icnológicas. Esta última no era una posición adoptada muy brevemente y para actividades exigentes (como es el caso de los Glyptodontidae), sino evidentemente cómoda, pues marchaban así varias decenas de metros al menos. Así, en regiones arboladas (intertropicales o bosques en galería en zonas templadas), podrían apoyarse en los árboles para ramonear. Asimismo, la posición bípeda fue seguramente la actitud defensiva, tal como lo comprobamos, por ejemplo, en un *Myrmecophaga* viviente. Finalmente, la alternancia de fuertes crestas transversales y de cuencas en la serie dentaria, revela la existencia de buenas superficies de corte, que evidencian una carnivoría al menos optativa.

La subfamilia Planopinae se registra principalmente en el Mioceno temprano de la Patagonia argentina, en las formaciones Santa Cruz (e.g., *Prepotherium*, *Planops*) y Cerro Boleadoras (*Prepoplanops*) (Scott, 1903-04; Hoffstetter, 1961; Carlini *et al.*, 2013); también se mencionan registros para la región de Acre, en Brasil (Ribeiro *et al.*, 2013). Tienen el primer diente, tanto el superior como el inferior, desarrollado como caniniforme, pero reducido a la manera de la mayoría de los Nothrotheriidae. Filogenéticamente son casi siempre considerados el grupo hermano de los Megatheriinae, aunque en Carlini y Scillato-Yané (2004: fig. 3), y contra la opinión de los autores, dicho grupo hermano fue justamente Nothrotheriidae.

Nothrotheriidae

La mayoría de los géneros y especies que tradicionalmente fueron considerados como notroterios (ver De Iuliis, 1994), hoy son agrupados en el clado Nothrotheriidae Nothrotheriinae (i.e., *Nothropus*, *Nothrotherium*, *Pronothrotherium*, *Nothrotheriops*, *Mionthropus*, *Lakukullus*, “*Xyophorus*”) o como Megatherioidea basales o de

afinidades inciertas (e.g., *Hapalops*, *Schismotherium*, *Pelecycodon*) (ver Burmeister, 1882; Ameghino, 1887, 1891; Gaudin, 2004; De Iuliis *et al.*, 2011; Pujos *et al.*, 2011; Brandoni, 2014). El grupo se caracteriza por la presencia de un diente caniniforme separado por un diastema de la serie de molariformes en las formas del Mioceno medio y Plioceno (e.g., “*Xyophorus*”, *Pronothrotherium*), que a medida que el grupo evoluciona se va reduciendo en tamaño hasta desaparecer en las formas del Pleistoceno tardío (e.g., *Nothrotheriops*, *Nothrotherium*). En Argentina los Nothrotheriinae están representados por los géneros “*Xyophorus*”, *Pronothrotherium*, *Nothropus* y *Nothrotherium*. El registro de “*Xyophorus*” en el Mioceno medio de la provincia de Chubut representaría el registro fehaciente más antiguo y más austral de la subfamilia Nothrotheriinae en Argentina; en tanto que el registro de “*Xyophorus*” procedente del Mioceno medio (ca. 15 Ma) de la localidad de Cerdas, en Bolivia, correspondería al más antiguo de la subfamilia (Brandoni, 2014). Durante el Mioceno tardío y Plioceno se registra *Pronothrotherium* en las provincias de Entre Ríos (“conglomerado osífero” de la Formación Ituzaingó) y Catamarca (formaciones Andalhuala y Corral Quemado); en tanto que *Nothrotherium* y *Nothropus* se registran durante el Pleistoceno de Buenos Aires y Santa Fe (Kraglievich, 1931; Bordas, 1942; Brandoni & McDonald, 2015). Brandoni & McDonald (2015) dieron a conocer el hallazgo de restos de un Nothrotheriinae indeterminado en el Pleistoceno de la provincia de Santa Fe, los cuales presentan características acordes con aquellas de *Nothrotheriops*, un género hasta entonces exclusivo de América del Norte y Central; por lo cual, no se descarta la presencia de este género en el Cuaternario de Argentina.

Megalonychidae

Los Megalonychidae se conocen desde el Oligoceno de la Patagonia argentina (i.e., *Deseadognathus*; Carlini & Scillato-Yané, 2004) y Bolivia (Pujos & De Iuliis, 2007) hasta la actualidad representados por *Choloepus* (ver White & MacPhee, 2001; Gaudin, 2004; también ver Carlini & Scillato-Yané, 2004 sobre la ubicación sistemática de *Bradypus*). Los registros más representativos del clado corresponden a aquellos del Cuaternario de América Central y Antillas (e.g., *Megalocnus*, *Acratocnus*; Matthew & Paula Couto, 1959; White & MacPhee, 2001) y América del Norte (e.g., *Megalonyx*, *Pliometanastes*; White & MacPhee, 2001). En Argentina, además del registro de *Deseadognathus*, Megalonychidae son registrados en el Mioceno temprano de Gaiman, Chubut (*Holomegalonyx*; Scillato-Yané, 1979, próximo o idéntico a *Eucholoeops*), en la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano) sobre la costa de la provincia de Santa Cruz (i.e., *Eucholoeops*; Scott, 1903-1904; Scillato-Yané, 1986; Bargo *et al.*, 2009), Formación Arroyo Chasicó (i.e., *Protomegalonyx*; Scillato-Yané, 1977a; Brandoni, 2009), Formación Río Negro, en el Bajo de Santa Rosa, Río Negro (Scillato-Yané *et al.*, 1976). Es particularmente alta la diversidad de Megalonychidae en el “conglomerado osífero” (Mioceno tardío) de la Formación Ituzaingó, provincia de Entre Ríos, donde se registra varios géneros monoespecíficos (e.g., *Orthotherium*, *Amphiocnus*, *Pliomorphus*, *Paranabradys*, *Torcellia*, *Mesopotamocnus*) (Brandoni, 2010, 2011). No obstante, es posible que dicha diversidad esté siendo sobrestimada dado que no es posible elucidar sinonimias entre taxones basados en material postcraneal (i.e., *Amphiocnus*, *Torcellia*, *Protomegalonyx*, *Megalonychops*) con aquellos determinados sobre la base de restos craneanos o mandibulares (i.e., *Orthotherium*, *Pliomorphus*, *Paranabradys*, *Mesopotamocnus*), con lo cual aún resulta difícil establecer con precisión la diversidad del grupo para esta unidad. Durante el Cuaternario de Argentina, el registro de Megalonychidae está representado únicamente por *Megalonychops* en el Pleistoceno de Buenos Aires (Kraglievich, 1930); sin embargo, durante el Cuaternario de América del Sur la diversidad es mayor ya que la familia está representada por tres géneros: *Diabolootherium* principalmente en

Perú, y *Ahytherium* y *Australonyx* en Brasil (Pujos *et al.*, 2007; Cartelle *et al.*, 2008; De Iuliis *et al.*, 2009).

Mylodontidae

Los Mylodontidae, tipificados por *Mylodon*, se conocen desde el Oligoceno tardío de la Argentina y Bolivia (Shockey & Anaya, 2011), extendiéndose su biocron hasta el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano de América del Sur y el Pleistoceno tardío de América del Norte (McAfee, 2009; Brandoni *et al.*, 2010). Si bien no hay acuerdo entre los especialistas respecto del número de subfamilias que integran este clado, los distintos géneros han sido agrupados tradicionalmente en tres grupos: Mylodontinae, Scelidotheriinae y Octomylodontinae, a los que podría agregarse Nematheriinae (ver Scillato-Yané, 1977b; Saint-André *et al.*, 2010; Rinderknecht *et al.*, 2010).

Este clado se caracteriza principalmente por presentar una fórmula dentaria 5/4 (e.g., *Paramylodon* –aunque hay ejemplares de *Paramylodon* con 4/4–, *Glossotherium*, *Lestodon*, *Scelidotherium*, *Nematherium*), 4/4 (*Mylodon*), 4/3 (*Octomylodon*). En general los dientes molariformes son de sección oval, subtriangular, y los M4/m3 presentan una sección en forma de 8, con aristas redondeadas. En *Octomylodon* todos los molariformes son bilobulados.

Los registros más antiguos de la familia corresponden a los géneros *Octodontotherium*, *Paroctodontotherium* y *Orophodon* del Oligoceno de la Patagonia argentina y de Bolivia (Shockey & Anaya, 2011). Estos géneros, tradicionalmente conocidos como orofodóntidos, han sido ubicados como miembros basales de Mylodontidae (Gaudin, 2004; Shockey & Anaya, 2011) o en su propia familia (i.e., Orophodontidae) (Scillato-Yané, 1977b; Guilherme *et al.*, 2011).

En lo que refiere a Mylodontinae, a partir del Mioceno tardío (ca. 10 Ma) la diversidad comienza a incrementarse, reconociéndose una serie de géneros distribuidos en gran parte del continente sudamericano. En particular es notable la diversidad de la subfamilia en Argentina, donde se reconocen los géneros *Promylodon*, *Pleurolestodon*, *Sphenotherus*, *Megabradys*, *Ranculcus*, entre otros; algunos de los cuales forman parte de las asociaciones faunísticas del Mioceno tardío de las provincias de Buenos Aires, Entre Ríos (e.g., *Sphenotherus*, *Megabradys*, *Ranculcus*) y Catamarca (*Sphenotherus*) (Brandoni, 2013a). También es alta la diversidad en el Neógeno de Venezuela, en particular en el área de Urumaco (e.g., *Eionaletherium*, *Bolivartherium*, *Mirandabradys*, *Urumacotherium*) (Carlini *et al.*, 2006; Rincón *et al.*, 2015), y se registran en Brasil (e.g., *Urumacotherium*, *Pseudopreotherium*) (Ribeiro *et al.*, 2013), Uruguay (e.g., *Kiyumylodon*, *Lestobradys*) (Rinderknecht *et al.*, 2007, 2010) y Bolivia (e.g., *Pleurolestodon*, *Simomylodon*) (Saint-André *et al.*, 2010). Para el Plioceno se registra *Glossotheridium*, género muy próximo a *Glossotherium*, pero de talla bastante menor, con el cráneo proporcionalmente más angosto y los molariformes proporcionalmente más reducidos. La mayor representatividad en lo que refiere a registros se da durante el Cuaternario. En América del Sur se reconocen tres géneros de amplia distribución geográfica durante el Cuaternario: *Glossotherium*, *Lestodon* y *Mylodon*, a los que se suma *Paraglossotherium* y *Mylodonopsis* con distribución más restringida. *Glossotherium* y *Lestodon* son particularmente frecuentes en el área Pampeana de la Argentina, pero también se los ha hallado en Brasil, Uruguay, Bolivia, Paraguay, Perú, Colombia, Ecuador y Venezuela (Pitana *et al.*, 2013). En tanto que el registro de *Mylodon* resulta menos frecuente, distribuyéndose principalmente desde el sur de Bolivia y Paraguay y hasta el sur de la Patagonia argentina y chilena, presentando registros en Brasil y Uruguay (Brandoni *et al.*, 2010; Favotti *et al.*, 2015); en tanto que *Paraglossotherium* se restringe al Noroeste de Argentina (Esteban, 1993). Además del registro sudamericano, los Mylodontinae han participado del Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA), puesto que se registra *Thinobadistes*

durante el Mioceno tardío de América del Norte y *Paramylodon* de amplia distribución geográfica durante el Cuaternario de América del Norte (McAfee, 2009).

Los Scelidotheriinae se caracterizan por poseer un cráneo tubular y alargado, series dentarias paralelas, dientes comprimidos lateralmente, fémur cuadrangular y comprimido en sentido antero-posterior y la carilla del astrágalo para el cuboide cóncava (Miño-Boilini, 2012 y bibliografía allí citada). Se registrarían desde el Mioceno temprano, en las formaciones Santa Cruz y Pinturas de la Patagonia argentina con el género *Nematherium* (de Barrio *et al.*, 1984, Saint-André *et al.*, 2010); no obstante este género es ubicado por algunos autores en su propia subfamilia, Nematheriinae (Scillato-Yané, 1977b; Miño-Boilini, 2012). Para el Mioceno medio de Patagonia el registro de taxones atribuidos a Scelidotheriinae es indudable dado que se han reconocido *Sibylotherium* y *Neonematherium* como los géneros más antiguos de la subfamilia (Scillato-Yané & Carlini, 1998; Miño-Boilini, 2012). Durante el Mioceno tardío y Plioceno, el grupo está representado por el género *Proscelidodon* de amplia distribución geográfica en Argentina, hallándose en las provincias de Buenos Aires, Catamarca, Mendoza, Jujuy y La Rioja y por el registro de un Scelidotheriinae indeterminado procedente del Mioceno tardío de Lomas de Las Tapias (San Juan) (Miño-Boilini *et al.*, 2014). Para el Plioceno temprano-medio de la provincia de Buenos Aires se registra *Scelidotheridium*, género muy próximo a *Scelidotherium*, pero de talla bastante menor, con el cráneo proporcionalmente más angosto. Si bien los Scelidotheriinae no participan del GIBA, el registro es amplio durante el Cuaternario de América del Sur, registrándose *Scelidotherium* en Argentina y Uruguay; *Catonyx* en Argentina, Uruguay, Bolivia, Chile y Brasil; y *Valgipes* en Brasil (Miño-Boilini, 2016).

En lo que respecta a Octomylodontinae, la subfamilia está representada por un único género, *Octomyodon*, con representantes en el Mioceno tardío de Entre Ríos (Formación Ituzainó) y Buenos Aires (Formación Arroyo Chasicó) (Scillato-Yané, 1977b; Brandoni, 2013a).

Scillato-Yané (1977b) crea la subfamilia Chubutheriinae, representada por *Chubutherium*, procedente del Oligoceno tardío de la provincia de Chubut. Más recientemente, McDonald & De Iuliis (2008) sostienen que *Chubutherium* debe ser incluido dentro de los Scelidotheriinae, para ellos la procedencia de *Chubutherium* correspondería al Mioceno temprano.

Megatherioidea basales

Como Megatherioidea basales o de afinidades inciertas (e.g., *Hapalops*, *Analcimorphus*, *Schismotherium*, *Peleciodon*) se conoce a un grupo de perezosos casi exclusivos del Mioceno temprano de la Patagonia argentina (e.g., Formación Santa Cruz, Formación Pinturas) (Brandoni *et al.*, 2016). De entre estos géneros, el mejor conocido es *Hapalops*, que en la actualidad cuenta con más de 20 especies nominadas (De Iuliis *et al.*, 2014), aunque muchas de estas han sido determinadas sobre materiales fragmentarios que no presentarían caracteres diagnósticos. Brandoni *et al.* (2016) describen nuevos ejemplares referidos a *Hapalops* y *Schismotherium* procedentes de la Formación Pinturas que corresponderían registros tempranos para estos géneros.

CONCLUSIONES

De lo expuesto, se destaca que la diversidad de formas de los perezosos registrados en Argentina es alta tanto desde el punto de vista estrictamente sistemático como morfológico; hallándose más de 50 géneros bien diagnosticados y descriptos (Tabla 1) y aproximadamente entre 15 y 20 que necesitan ser revisados (e.g., *Plesiomegatherium*,

Chasicobradys, *Prolestodon*, *Amphihapalops*). Desde los primeros estudios (e.g., los realizados por Richard Owen, Florentino Ameghino, Lucas Kraglievich) la sistemática del grupo ha ido experimentando cambios, tanto por la determinación de nuevos géneros y especies como por actos nomenclaturales de pasar a sinonimia o invalidar taxones pobremente diagnosticados. Asimismo, el agrupamiento de géneros en superfamilias, familias (y subfamilias) ha ido cambiando hasta llegar a cierto consenso de agrupar a los Tardigrada en cuatro (o cinco) grupos principales. El estudio de nuevas asociaciones faunísticas tanto de Argentina como del resto de América ha posibilitado proponer nuevas hipótesis biogeográficas y cronológicas (e.g., eventos dentro del Gran Intercambio Biótico Americano).

Casi todos los grandes grupos de Tardigrada participaron en el Gran Intercambio Biótico Americano: Megatheriidae (Megatheriinae), Nothrotheriidae, Megalonychidae y Mylodontidae (Mylodontinae, pero no los Scelidotheriinae, un clado endémico de América del Sur, ver Miño-Boilini, 2016). Los “heraldos” del Sur en el Norte son dos familias de Tardigrada: Megalonychidae y Mylodontidae. Igualmente, los únicos xenartros antillanos son Megalonychidae (pues *Dasypus novemcinctus* probablemente es un caso de antropocoria). Cabe establecer una analogía con los dos únicos Tardigrada vivientes (*Bradypus* y *Choloepus*), que resisten períodos de inmersión de alrededor de media hora, dada la gran capacidad de almacenamiento de aire en sus vías respiratorias superiores. Es probable que esto los haya convertido en los más adecuados sobrevivientes en un escenario en el cual el traslado inicial debió verificarse mediante balsas naturales.

Uno de los puntos interesantes en la evolución de los Tardigrada es el del aumento de talla. En dos lapsos de su historia evolutiva se encuentran representantes gigantes (Scillato-Yané, 1977b). El primero es durante el Oligoceno tardío, cuando *Octodontotherium* (Mylodontinae u “orofodóntido”) alcanzó la talla de *Glossotherium* del Pleistoceno. El otro período con formas gigantes es el Mioceno tardío-Holoceno temprano, con los más grandes “perezosos terrestres” (*Megatherium*, *Eremotherium*, *Lestodon*, *Mylodon*, etc.).

Cabe señalar que una situación similar de gigantismo en el Oligoceno tardío y en el Mioceno tardío-Pleistoceno/Holoceno temprano, o bien únicamente en el Oligoceno tardío, si se trata de grupos extinguidos antes del Pleistoceno, es frecuente entre los mamíferos argentinos. Por ejemplo, el extraño Cingulata *Pseudorophodon* (ver Scillato-Yané, 1977b), el gliptodóntido *Clypeotherium* (con una coraza dorsal

Tabla 1. Principales géneros de perezosos registrados en Argentina con la indicación de la distribución cronológica mejor ajustada.

Género	Eoceno	Oligoceno	Mioceno temprano	Mioceno medio	Mioceno tardío	Plioceno	Pleistoceno	Holoceno
<i>Pseudoglyptodon</i>	—							
MEGATHERIIDAE								
<i>Megathericulus</i>				—				
<i>Eomegatherium</i>				—	—			
<i>Anisodontherium</i>					—			
<i>Promegatherium</i>					—			
<i>Pliomegatherium</i>					—			
<i>Megatheriops</i>					—			
<i>Pyramiodontherium</i>					—	—		
<i>Megatherium</i>							—	—
<i>Planops</i>			—					

Género	Eoceno	Oligoceno	Mioceno temprano	Mioceno medio	Mioceno tardío	Plioceno	Pleistoceno	Holoceno
<i>Prepotherium</i>			_____					
<i>Preoplanops</i>			_____					
NOTHROTHERIIDAE								
“ <i>Xyophorus</i> ”				_____	_____			
<i>Pronothrotherium</i>					_____	_____		
<i>Nothropus</i>							_____	
<i>Nothrotherium</i>							_____	
MEGALONYCHIDAE								
<i>Deseadognathus</i>	_____							
<i>Eucholoeops</i>			_____					
<i>Ortotherium</i>					_____			
<i>Amphiocnus</i>					_____			
<i>Pliomorphus</i>					_____			
<i>Protomegalonyx</i>					_____			
<i>Mesopotamocnus</i>					_____			
<i>Torcellia</i>					_____			
<i>Paranabradys</i>					_____			
<i>Megalonychops</i>					_____		_____	
MYLODONTIDAE								
<i>Orophodon</i>	_____							
<i>Octodontotherium</i>	_____							
<i>Promylodon</i>					_____			
<i>Pleurolestodon</i>					_____			
<i>Sphenoptherus</i>					_____			
<i>Megabradys</i>					_____			
<i>Ranculus</i>					_____			
<i>Glossotheridium</i>						_____		
<i>Paraglossotherium</i>							_____	
<i>Mylodon</i>							_____	_____
<i>Glossotherium</i>							_____	
<i>Lestodon</i>							_____	
<i>Octomylodon</i>					_____			
<i>Sibyllotherium</i>				_____				
<i>Nematherium</i>			_____					
<i>Neonematherium</i>				_____				
<i>Proscelidodon</i>					_____	_____		
<i>Scelidotheridium</i>						_____		
<i>Scelidotherium</i>							_____	_____
<i>Catonyx</i>							_____	_____
<i>Chubutherium</i>			_____					
MEGATHERIODEA								
basales								
<i>Hapalops</i>			_____	?				
<i>Analcimorphus</i>			_____					
<i>Peleciodon</i>			_____					
<i>Schismotherium</i>			_____					

de un espesor máximo de casi 4 cm), *Proborhyaena* (Marsupialia), Leontiniidae (Notoungulata), *Parastrapotherium* (Astrapotheria) y *Pyrotherium* (Pyrotheria) se registran todos en el Oligoceno tardío (ver Scillato-Yané, 1977c).

BIBLIOGRAFÍA

- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo La Plata. *Boletín del Museo de La Plata* 1: 1-26.
- Ameghino, F. 1891. Nuevos restos de mamíferos fósiles descubiertos por Carlos Ameghino en el Eoceno inferior de la Patagonia austral. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 289-328.
- Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F. & R.F. Kay. 2009. Predominance of orthal masticatory movements in the Early Miocene *Eucholaeops* (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada, Megalonychidae) and other megatherioid sloths. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29(3): 870-880.
- Bordas, A.F. 1942. Observaciones sobre algunos Nothrotheriinae (Gravigrada). *Physis* 19: 173-179.
- Brandoni, D. & A.A. Carlini. 2009. On the presence of *Pyramiodontherium* (Mammalia, Tardigrada, Megatheriidae) in the “Conglomerado osífero” (late Miocene) of Argentina and its biogeographical implications. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 115(1): 111-123.
- Brandoni, D. & G.J. Scillato-Yané. 2007. Los Megatheriinae (Xenarthra, Tardigrada) del Terciario de Entre Ríos, Argentina: aspectos taxonómicos y sistemáticos. *Ameghiniana* 44(2): 427-434.
- Brandoni, D. & H.G. McDonald. 2015. An enigmatic Nothrotheriinae (Xenarthra, Tardigrada) from the Pleistocene of Argentina. *Ameghiniana* 52(2): 294-302.
- Brandoni, D. 2009. Descripción del fémur de *Protomegalonyx chasicoensis* Scillato-Yané (Mammalia, Xenarthra, Megalonychidae) de la Formación Arroyo Chasicó (Mioceno tardío), provincia de Buenos Aires, Argentina. Consideraciones sistemáticas sobre los perezosos de Edad Chasicuense. *Ameghiniana* 46(3): 513-521.
- Brandoni, D. 2010. On the systematics of *Ortotherium* Ameghino (Xenarthra, Tardigrada, Megalonychidae) from the “Conglomerado osífero” (late Miocene) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(3): 975-980.
- Brandoni, D. 2011. The Megalonychidae (Xenarthra, Tardigrada) from the late Miocene of Entre Ríos Province, Argentina, with remarks on their systematics and biogeography. *Geobios* 44(1): 33-44.
- Brandoni, D. 2013a. Los Tardigrada (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno Tardío de Entre Ríos, Argentina. En: D. Brandoni & J.I. Noriega (eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14: 135-144.
- Brandoni, D. 2013b. Los mamíferos continentales del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de Entre Ríos, Argentina. Diversidad, edad y paleobiogeografía. En: D. Brandoni & J.I. Noriega (eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14: 179-191.
- Brandoni, D. 2014. “*Xyophorus*” sp. en el Mioceno Medio de Chubut: implicancias sistemáticas, biogeográficas y biocronológicas del registro de un Nothrotheriinae en el Neógeno de la Argentina. *Ameghiniana* 51(2): 94-105.
- Brandoni, D., Ferrero, B.S. & E. Brunetto. 2010. *Myiodon darwini* Owen (Xenarthra, Mylodontinae) from the Late Pleistocene of Mesopotamia, Argentina. Remarks on individual variability, paleobiology, paleobiogeography, and paleoenvironment. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(5): 1547-1558.
- Brandoni, D., Powell, J.E. & O.E. González. 2012. *Anisodontherium* from the late Miocene of north-western Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 57(2): 241-249.
- 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*

DOI 10.1007/s12542-016-0306-8

- Burmeister, H. 1882. *Nothropus priscus*, ein bisher unbekanntes fossiles Faultier. *Sitzungsberichte der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 1882: 613-620.
- Carlini, A.A. & G.J. Scillato-Yané. 2004. The oldest Megalonychidae (Xenarthra: Tardigrada); phylogenetic relationships and an emended diagnosis of the family. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 233: 423-443.
- 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.
- Carlini, A.A., Brandoni, D. & R. Sánchez. 2006. First megatheriines (Xenarthra, Phyllophaga, Megatheriidae) from the Urumaco (Late Miocene) and Codore (Pliocene) Formations, Estado Falcón, Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology* 4(3): 269-278.
- Carlini, A.A., Brandoni, D. & R. Sánchez. 2008. Additions to the knowledge of *Urumaquia robusta* (Xenarthra, Phyllophaga, Megatheriidae) from the Urumaco Formation (Late Miocene), Estado Falcón, Venezuela. *Paläontologische Zeitschrift* 82(2): 153-162.
- Cartelle, C. & G. De Iuliis. 2006. *Eremotherium laurillardii* (Lund) (Xenarthra, Megatheriidae), the Panamerican giant ground sloth: taxonomic aspects of the ontogenetic development of skull and dentition. *Journal of Systematic Palaeontology* 4: 199-209.
- Cartelle, C., De Iuliis, G. & F. Pujos. 2008. A new species of Megalonychidae (Mammalia, Xenarthra) from the quaternary of Poço Azul (Bahia, Brazil). *Comptes Rendus Palevol* 7: 335-346.
- de Barrio, R.E., Scillato-Yané, G.J. & M. Bond. 1984. La Formación Santa Cruz en el borde occidental del macizo del Deseado (Provincia de Santa Cruz) y su contenido paleontológico. *IX Congreso Geológico Argentino*, Actas: 539-556.
- De Iuliis, G. & P.A. Saint-André. 1997. *Eremotherium sefvei* nov. sp. (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae) from the Pleistocene of Ulloma, Bolivia. *Geobios* 30: 453-461.
- De Iuliis, G. 1994. Relationships of the Megatheriinae, Nothrotheriinae, and Planopsinae: some skeletal characteristics and their importance for phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 577-591.
- De Iuliis, G. 2006. On the taxonomic status of *Megatherium sundti* Philippi, 1893 (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae). *Ameghiniana* 43(1): 161-169.
- De Iuliis, G., Brandoni, D. & G.J. Scillato-Yané. 2008. New remains of *Megatheriulus patagonicus* Ameghino, 1904 (Xenarthra, Megatheriidae): information on primitive features of megatheriines. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28(1): 181-196.
- De Iuliis, G., Gaudin, T.J. & M.J. Vicens. 2011. A new genus and species of nothrotheriid sloth (Xenarthra, Tardigrada, Nothrotheriidae) from the Late Miocene (Huayquerian) of Peru. *Palaeontology* 54: 171-205.
- De Iuliis, G., Pujos, F. & C. Cartelle. 2009. A new ground sloth (Mammalia: Xenarthra) from the Quaternary of Brazil. *Comptes Rendus Palevol* 8: 705-715
- De Iuliis, G., Pujos, F., Toledo, N., Bargo, M.S. & S.F. Vizcaíno. 2014. *Eucholoeops* Ameghino, 1887 (Xenarthra, Tardigrada, Megalonychidae) from the Santa Cruz Formation, Argentine Patagonia: implications for the systematics of Santacrucian sloths. *Geodiversitas* 36: 209-255.
- Esteban, G.I. 1993. A new genus of Mylodontinae from the Pleistocene of Northwestern Argentina (El Mollar, Tafi del Valle, Tucumán). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 8: 29-37.
- Favotti, E., Ferrero, B.S. & D. Brandoni. 2015. Primer registro de *Myloodon darwini* Owen (Xenarthra, Tardigrada, Myloodontidae) en la Formación Arroyo Feliciano (Pleistoceno tardío), Entre Ríos, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología* 18(3): 547-554.
- Gaudin, T.J. 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 255-305.
- Guilherme, E., Bocquentin, J. & A.S. Porto. 2011. A new specimen of the genus *Octodontobradys* (Orophodontidae, Octodontobradynae) from the Late Miocene-Pliocene of the Southwestern Amazon Basin, Brazil. *Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ* 34: 38-45.
- Hirschfeld, S.E. 1985. *Ground Sloths from the Friasian La Venta Fauna, with additions to the Pre-Friasian Coyaima Fauna of Colombia, South America*. University of California Publications, Geological Sciences 128: 1-91.

- Hoffstetter, R. 1961. Description d'un squelette de *Planops* (Gravigrade du Miocène de Patagonie). *Mammalia* 25(1): 57-96.
- Kraglievich, L. 1930. Nuevos megalonídeos gigantescos de los géneros *Megalonychops* Kragl. y *Diheterocnus* Kragl. *Revista del Museo de La Plata* 32: 9-21.
- Kraglievich, L. 1931. Un Notrotherio pampeano gigantesco *Nothrotherium roveri* Kraglievich. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural «Bernardino Rivadavia»* 36: 503-513.
- Matthew, W. D. & C. de Paula Couto. 1959. The Cuban edentates. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 117(1): 1-56.
- McAfee, R.K. 2009. Reassessment of the cranial characters of *Glossotherium* and *Paramylodon* (Mammalia: Xenarthra: Mylodontidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 155(4): 885-903.
- 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.
- McKenna, M.C., Wyss, A.R. & J.J. Flynn. 2006. Paleogene pseudoglyptodont xenarthrans from central Chile and Argentine Patagonia. *American Museum Novitates* 3536: 1-18.
- Miño-Boilini, A.R. 2012. *Sistémática y evolución de los Scelidotheriinae (Xenarthra, Mylodontidae) cuaternarios de la Argentina. Importancia bioestratigráfica, paleobiogeográfica y paleoambiental*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires, Argentina, 317 pp.
- Miño-Boilini, A.R. 2016. Additions to the knowledge of the ground sloth *Catonyx tarijensis* (Xenarthra, Pilosa) in the Pleistocene of Argentina. *Paläontologische Zeitschrift* 90: 173-183.
- Miño-Boilini, A.R., Tomassini, R.L. & V.H. Contreras. 2014. First record of Scelidotheriinae Ameghino (Xenarthra, Mylodontidae) from the Chasican Stage/Age (late Miocene) of Argentina. *Estudios Geológicos* 70(1): 1-7.
- Pitana, V.G., Esteban, G.I., Ribeiro, A.M. & C. Cartelle. 2013. Cranial and dental studies of *Glossotherium robustum* (Owen, 1842) (Xenarthra: Pilosa: Mylodontidae) from the Pleistocene of southern Brazil. *Alcheringa* 37(2): 147-162.
- Pujos, F. & G. De Iuliis. 2007. Late Oligocene Megatherioidea fauna (Mammalia: Xenarthra) from Salla-Luribay (Bolivia): new data on basal sloth radiation and Cingulata-Tardigrada split. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 132-144.
- Pujos, F. 2006. *Megatherium celendinense* sp. nov. from the Pleistocene of Peruvian Andes and the megatheriine phylogenetic relationship. *Palaeontology* 49(1): 285-306.
- Pujos, F., De Iuliis, G. & B. Mamani Quispe. 2011. *Hiskatherium saintandrei* gen. et sp. nov.: an unusual sloth from the Laventan of Quebrada Honda (Bolivia) and an overview of middle Miocene, small megatherioids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31: 1131-1149.
- Pujos, F., De Iuliis, G., Argot, C. & L. Werdelin. 2007. A peculiar climbing Megalonychidae from the Pleistocene of Peru and its implication for sloth history. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149: 179-235.
- Pujos, F., Salas-Gismondi, R., Baby, G., Baby, P., Goillot, C., Tejada, J. & P.O. Antoine. 2013. Implication of the presence of *Megathericulus* (Xenarthra: Tardigrada: Megatheriidae) in the Laventan of Peruvian Amazonia. *Journal of Systematic Palaeontology* 11: 973-991.
- 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.
- Rincón, A.D., McDonald, H.G., Solórzano, A., Núñez Flores, M. & D. Ruiz-Ramoni. 2015. A new enigmatic Late Miocene mylodontoid sloth from northern South America. *Royal Society Open Science* 2: 140256.
- Rinderknecht, A., Bostelmann, T.E., Perea, D. & G. Lecuona. 2010. A new genus and species of Mylodontidae (Mammalia: Xenarthra) from the late Miocene of southern Uruguay, with comments on the systematics of the Mylodontinae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(3): 899-910.
- Rinderknecht, A., Perea, D. & H.C. McDonald. 2007. A new Mylodontinae (Mammalia, Xenarthra) from Camacho Formation (late Miocene), Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 744-747.
- Saint-André, P.A., Pujos, F., Cartelle, C., De Iuliis, G., Gaudin, T., McDonald, H.G. & B. Mamani Quispe. 2010. Nouveaux paresseux terrestres (Mammalia, Xenarthra, Mylodontidae) du

- Néogène de l'Altiplano bolivien. *Geodiversitas* 32: 255-306.
- Scillato-Yané, G.J. & A.A. Carlini. 1998. Nuevos Xenarthra del Friasense (Mioceno medio) de Argentina. *Studia Geologica Salmanticensia* 34: 43-67.
- Scillato-Yané, G.J. 1977a. Un nuevo Megalonychidae (Edentata, Tardigrada) de Edad Chasiquense (Plioceno temprano) del sur de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). Su importancia filogenética, bioestratigráfica y paleobiogeográfica. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 8: 45-54.
- Scillato-Yané, G.J. 1977b. Octomyodontinae: nueva subfamilia de Mylodontinae (Edentata, Tardigrada). Descripción del cráneo y mandíbula de *Octomyodon robertoscagliai* n. sp., procedentes de la Formación Arroyo Chasicó (edad Chasiquense, Plioceno temprano) del sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y sistemáticas sobre Mylodontoidea. *Publicaciones del Museo de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia"* 2: 123-140.
- Scillato-Yané, G.J. 1977c. Sur quelques Glyptodontidae nouveaux (Mammalia, Edentata) du Déséadien (Oligocène inférieur) de Patagonie (Argentine). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 3e. série, n° 487, Sciences de la Terre 64: 249-262.
- Scillato-Yané, G.J. 1979. Nuevo Nothrotheriinae (Edentata, Tardigrada) de Edad Chasiquense (Plioceno temprano) del sur de la Prov. de Buenos Aires (Argentina). Su importancia bioestratigráfica, filogenética y paleobiogeográfica. *VII Congreso Geológico Argentino*, Actas 2: 449-457.
- Scillato-Yané, G.J., Uliana, M.A. & R. Pascual. 1976. Un Megalonychidae (Edentata, Pilosa) del Plioceno de la provincia de Río Negro (Argentina). Su importancia bioestratigráfica y paleobiogeográfica. *VI Congreso Geológico Argentino*, Actas 1: 579-591.
- Scillato-Yané, G. J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza, 1986) 2: 151-155.
- Scott, W.B. 1903-1904. *Mammalia of the Santa Cruz Beds*. Part 1: Edentata. Reports of the Princeton University to Patagonia 1896-1899, 5: 1-364.
- Shockey, B.J. & F. Anaya. 2011. Grazing in a new Late Oligocene mylodontid sloth and a mylodontid radiation as a component of the Eocene-Oligocene faunal turnover and the early spread of grasslands/savannas in South America. *Journal Mammalian Evolution* 18: 101-115.
- Simpson, G.G. 1948. The beginning of the age of mammals in South America. Part 1. Introduction. Systematics: Marsupialia, Edentata, Condylarthra, Litopterna and Notioprogonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 91(1): 1-232.
- White, J.L. & R.D.E. MacPhee. 2001. The Sloths of the West Indies: A Systematic and Phylogenetic Review. En: C.A. Woods & F.E. Serile (eds.), *Biogeography of the West Indies, Patterns and Perspectives* 201-235.