




ARTÍCULO

PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE LOS PEREZOSOS TERRESTRES MEGATHERIIDAE DURANTE EL CENOZOICO TARDÍO

Distribution patterns of Megatheriidae ground sloths during the late Cenozoic.

Roig, M. * ¹ , Florentín, J. E. ²  & Miño-Boilini, A. R. ¹ 

RESUMEN: Los perezosos Megatheriidae (Mammalia, Xenarthra) son un clado de Folivora de amplia distribución latitudinal y altitudinal, los registros se extienden desde Argentina hasta Estados Unidos durante el Mioceno temprano al Pleistoceno tardío (ca. 15,97 Ma - 11Ka). Comprende dos subfamilias, Planopinae endémicos de América del Sur y Megatheriinae de amplio registro en las Américas. El principal objetivo de este trabajo fue analizar los patrones de distribución de los Megatheriidae mediante un análisis panbiogeográfico; esta metodología enfatiza la importancia de la dimensión espacial de la biodiversidad para generar una comprensión más adecuada de los patrones y procesos evolutivos. Para ello se utilizó el software Croizat Reloaded versión 1.3.0. (Quantitative Analysis in Panbiogeography); como resultados se obtuvieron tres trazos generalizados (TG) y un nodo panbiogeográfico. El TG A corresponde a la subfamilia Planopinae, mientras que los TG B y TG C responden a la subfamilia Megatheriinae. Posteriormente, se establecieron zonas de contacto entre las biotas ancestrales de Planopinae y Megatheriinae y se concluyó que los Megatheriidae son un clado cuya distribución estuvo íntimamente ligada a los fenómenos climáticos y geológicos que afectaron el continente entre el Mioceno y el Pleistoceno. Dichos eventos habrían tenido un carácter vicariante, separando a las poblaciones ancestrales de megaterinos en dos subfamilias con caminos evolutivos que difieren en su distribución latitudinal y en altitud.

PALABRAS CLAVE: Folivora, Mammalia, Megatheriidae, Panbiogeografía.

1 Laboratorio de Evolución de Vertebrados y Ambientes Cenozoicos, Centro de Ecología Aplicada del Litoral (UNNE-CONICET) y Universidad Nacional del Nordeste (UNNE).

2 Instituto de Botánica del Nordeste (UNNE-CONICET), Corrientes, Argentina.

* Autor de correspondencia. Marcos G. Roig. E-mail: mg_roig@hotmail.com

Como citar este artículo: Roig, M., Florentín, J. E. & Miño-Boilini, A. R. (2024). Patrones de distribución de los perezosos terrestres Megatheriidae durante el cenozoico tardío. *Revista FACENA* 34(2), 229-248. Doi: <https://doi.org/10.30972/fac.3417467>

Recibido/Received: 14/02/2024. Revisión: 15/02/2024. Aceptado/Accepted: 19/03/2024.

Editor asociado: Félix Ignacio Contreras.

Publicado en línea: 20/11/2024. ISSN 1851-507X en línea.

ABSTRACT: The Megatheriidae sloths (Mammalia, Xenarthra) are a clade of Folivora with a broad latitudinal and altitudinal distribution. Records extend from Argentina to the United States during the early Miocene to the late Pleistocene (approximately 15.97 Ma - 11 Ka). It comprises two subfamilies, Planopinae endemic to South America and Megatheriinae with a broad record in the Americas. The main objective of this work was to analyze the distribution patterns of Megatheriidae via a panbiogeographic analysis. This method emphasizes the importance of the spatial dimension of biodiversity to generate a more adequate understanding of evolutionary patterns and processes. The software Croizat Reloaded version 1.3.0 (Quantitative Analysis in Panbiogeography) was used for this purpose. The results yielded three generalized tracks (GT) and a panbiogeographic node. GT A corresponds to the subfamily Planopinae, while GT B and GT C correspond to the subfamily Megatheriinae. Subsequently, contact zones between the ancestral biotas of Planopinae and Megatheriinae were established, and it was concluded that Megatheriidae is a clade whose distribution was intimately linked to climatic and geological phenomena that affected the continent between the Miocene and the Pleistocene. These events would have had a vicariant event, separating ancestral populations of megatherians into two subfamilies with evolutionary histories that differ in their latitudinal and altitudinal distribution.

KEYWORDS: Folivora, Mammalia, Megatheriidae, Panbiogeography.

INTRODUCCIÓN

América del Sur fue 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 endémica (Wilf *et al.*, 2013; Croft, 2016). La posterior aparición de un corredor biológico como el Istmo de Panamá desencadenaría una serie de procesos de intercambio faunístico entre las biotas de América del Norte y América del Sur, (Woodburne, 2010; Cione *et al.*, 2015; Croft, 2016).

El Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA en español o Great American Biotic Interchange, 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 (Pelegrin *et al.*, 2018). 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 reciente. Varios autores coinciden en que el GABI ocasionó un complejo escenario para las faunas porque estuvieron influenciadas por fuertes presiones selectivas a partir de los cambios tectónicos, climáticos, etc. (Pelegrin *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 (56 Ma) (e.g. *Riostegotherium yanei*, Cingulata, Dasypodidae, ver Gaudin & Croft, 2015; Croft, 2016). Se los considera como el clado hermano de los demás mamíferos placentarios y desde la perspectiva biogeográfica son característicos de la región Neotropical (Scillato-Yané, 1986; Pascual, 2006; Gaudin, 2021; Rose & Gaudin, 2010). Xenarthra incluye a tres 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). Dentro de Folivora fósiles es posible reconocer cuatro familias (Nothrotheriidae, Megatheriidae, Megalonychidae, Mylodontidae) cuya monofilia ha sido corroborada por Gaudin (2004), Gaudin & McDonald (2008) entre otros. 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 integrada por dos subfamilias: Megatheriinae Gray y Planopinae Ameghino (Carlini *et al.*, 2013; Brandoni *et al.*, 2016). La subfamilia Megatheriinae se registra desde el Mioceno Medio al Pleistoceno tardío (ca. 15.97 Ma - 11 Ka, ver Tabla Cronoestratigráfica Internacional, 2022) de Argentina, Brasil, Bolivia, Uruguay, Chile, Perú, Colombia, Ecuador, Venezuela y los 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. 15.97 a 2.5 Ma) de

América del Sur, para Megatheriinae se registran los siguientes géneros: *Megathericulus* Ameghino, *Eomegatherium* Kraglievich, *Promegatherium* Ameghino, *Megatheridium* Cabrera, *Anisodontherium* Brandoni, De Iuliis, *Pliomegatherium* Kraglievich, *Megatheriops* C. Ameghino, Kraglievich, *Pyramiodontherium* Rovereto y *Urumaquia* Carlini, Brandoni y Sánchez.

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

Por otra parte, Planopinae se registran principalmente durante el Mioceno temprano (ca.18 a 16 Ma) de la Patagonia de Argentina, y están representados por los géneros *Planops* Ameghino, *Paraplanops* Ameghino, *Prepothorium* Ameghino, *Proprepothorium* Ameghino, *Prepothoriops* Ameghino. Además, *Planops* se registra también en el Mioceno tardío de Acre, Brasil (Ribeiro *et al.*, 2013).

La panbiogeografía enfatiza la importancia de la dimensión geográfica en la historia evolutiva de los seres vivos, así como los patrones y procesos que influyen en dicha evolución (Croizat, 1964; Morrone, 2009).

Son escasos los trabajos utilizando el enfoque panbiogeográficos en paleofaunas terrestres, cabe mencionar dos trabajos sobre faunas de América del Sur realizados con el enfoque panbiogeográfico, por ejemplo, Candela & Morrone (2003) utilizaron el método para analizar la distribución geográfica y temporal de Erethizontidae (Rodentia, Hystricognathi) y de otros grupos de mamíferos Neotropicales fósiles y vivientes a fin de identificar patrones comunes de distribución. A su vez Gallo *et al.*, (2013) analizaron la distribución geográfica de veintisiete especies de mamíferos fósiles de Sudamérica durante el Pleistoceno tardío con el objetivo de identificar sus patrones de distribución.

En este marco el principal objetivo del trabajo es establecer y analizar los patrones de distribución de los perezosos terrestres Megatheriidae utilizando un análisis panbiogeográfico.

MATERIALES Y MÉTODOS

El número de localidades se basó en una búsqueda exhaustiva en la literatura (De Iuliis, 2006, De Iuliis et al., 2008, Brandoni, 2006, Brandoni et al., 2008), complementada por los registros disponibles en base de datos de paleobiología (<http://www.paleodb.org/cgi-bin/bridge.pl>), los cuales fueron rigurosamente verificados para evitar la identificación errónea de los taxones bajo análisis.

Fueron analizados once géneros y 22 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 las asignaciones a nivel de especie. Se mencionan las especies consideradas en cada género: *Eremotherium laurillardi* y *E. eomigrans*; *Pyramiodontherium bergi*, *P. brevirostrum* y *P. scillatoyanei*; *Planops longirostratum*, *Planops obesus* y *Planops grandis*; *Prepotherium filholi* y *P. potens*; *Promegatherium parvulum* y *P. smaltatus*; *Megathericulus patagonicus*; *Urumaquia robusta*; *Eomegatherium nanum*; *Anisodontherium halmyronomum*; *Prepoplanops boleadorensis*; *Megatherium americanum*, *M. urbinai*, *M. tarijense*, *M. altiplanicum* y *M. sundti*.

El análisis panbiogeográfico consistió en realizar trazos individuales (TI), los cuales son interpretados como un gráfico de líneas que conecta las diferentes localidades (expresadas en coordenadas) o áreas de distribución de un taxón, basándose en su proximidad geográfica y siguiendo un criterio de distancia mínima. Desde un punto de vista topológico, es interpretado como un árbol de distancia mínima que para “n” localidades contiene “n-1” conexiones; al superponerse diferentes trazos individuales, se obtienen los trazos generalizados (TG), que indican la existencia de componentes bióticos ancestrales, los cuales han sido fragmentados por eventos geológicos o tectónicos. Cuando dos o más trazos generalizados convergen en una misma área, se define como un nodo panbiogeográfico (NP). Estos nodos se interpretan como puntos de convergencia tanto tectónica como

biótica, lo que implica que pueden indicar procesos históricos compartidos o barreras geográficas que han influenciado en la distribución de la biota. (Morrone, 2004; Morrone & Escalante, 2009; Loaiza & Morrone, 2011; Miguel-Talonia & Escalante, 2013).

Para graficar los diferentes trazos individuales y generalizados se utilizó el software DIVA-Gis Versión 4 (Hijmans, 2015), obtenible en <http://www.diva-gis.org/> y el software Croizat Reloaded versión 1.3.0. (QuantitativeAnalysis in Panbiogeography) disponible en <https://croizat.sourceforge.io/>. Los registros de ocurrencia (coordenadas geográficas) para cada especie están disponibles bajo petición al autor principal.

RESULTADOS

Se obtuvieron en total ochenta y ocho registros que corresponden a todos los taxones considerados para este trabajo incluidos en Megatheriidae. Las distribuciones de tres especies (*Anisodontherium halmyronomum*, *Urumaquia robusta* y *Eomegatherium nanum*) representaron trazos aislados, lo cual no fueron incluidos en el análisis debido a que no contribuyen con ningún TG.

A partir de la superposición de los trazos individuales de siete géneros de Megatheriidae, se identificaron tres trazos generalizados. El trazo A (incluye taxones de la subfamilia Planopinae) y los trazos B y C (taxones de la subfamilia Megatheriinae).

El trazo A (Fig. 1) corresponde a la subfamilia Planopinae, considerados como los Megatheriidae más antiguos y restringidos principalmente en la Patagonia argentina. Los taxones que integran la subfamilia son *Planops* (*P. longirostratum*, *P. obesus* y *P. grandis*), *Prepoplanops boleadorensis* y *Prepotherium* (*P. filholi* y *P. potens*). Su distribución se extiende desde 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 provincia de Neuquén. Este trazo muestra que el componente biótico integrado por la subfamilia Planopinae está localizado principalmente en la Patagonia de Argentina.

El trazo B (Fig. 1), incluye a los taxones: *Megathericulus* (*M.*

patagonicus), *Pyramiodontherium* (*P. bergi*, *P. brevisrostrum* y *P. scillatoyanei*), *Megatherium* (*M. americanum*, *M. sundti*, *M. altiplanicum*, *M. urbinae* y *M. tarijense*) y *Promegatherium* (*P. parvulum* y *P. smaltatus*), se extiende desde la provincia de Neuquén hacia el Norte de la Argentina pasando luego por Bolivia para llegar hasta Perú sobre la costa del Pacífico. El trazo generalizado B muestra un desplazamiento más hacia el Norte del continente. A su vez, se puede evidenciar que dicha distribución es de sur a norte, lo que indicaría una posible ruta de dispersión para los perezosos del trazo B por sobre las áreas que habrían estado ocupadas por ambientes abiertos.

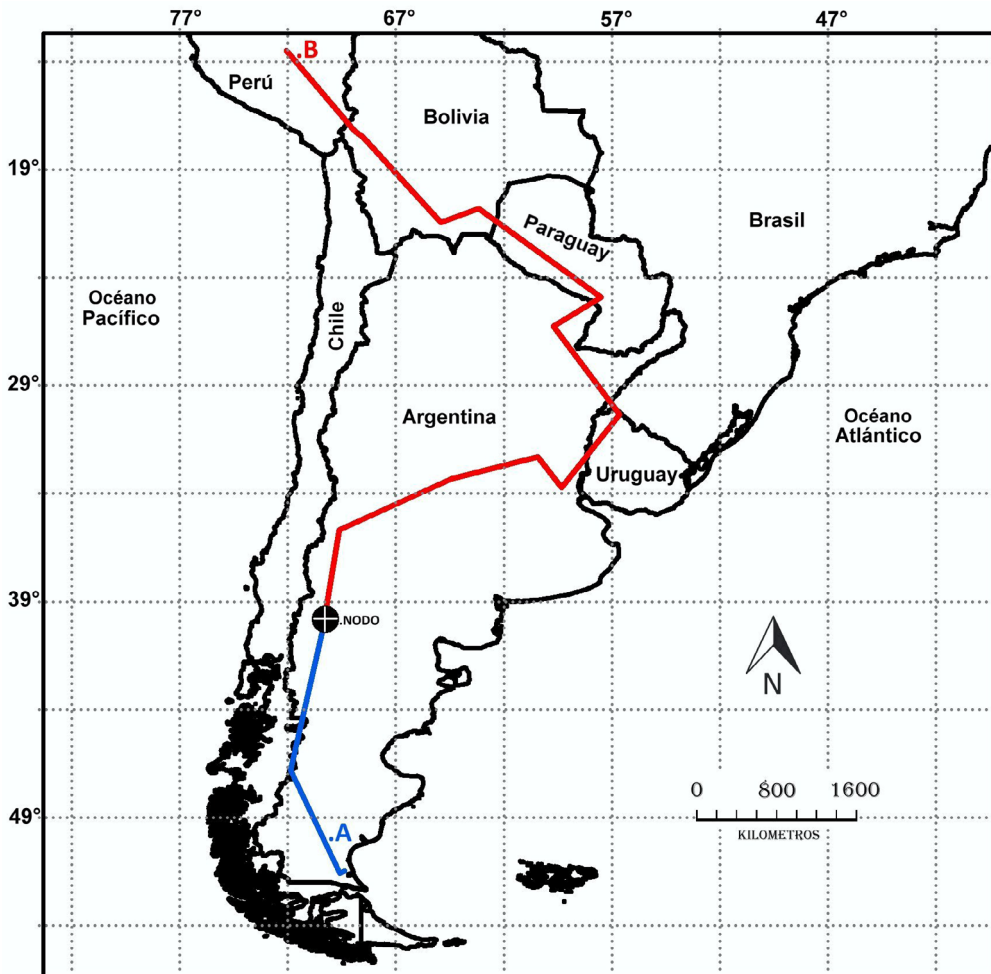


Fig. 1. Trazos generalizados de las subfamilias Planopinae (A) y Megatheriinae (B) dispuestos sobre mapa de Sudamérica con el Nodo (circulo negro) como resultado de la convergencia de ambos trazos.

El trazo C (Fig. 2), está formado por la superposición de los trazos individuales de las especies *Eremotherium laurillardi* y *E. eomigrans*, este último restringido al Estado de Florida (Estados Unidos de América). El trazo presenta una distribución que se extiende desde el norte de América del Sur pasando por América Central y llegando hasta la Florida, Estados Unidos. Teniendo en cuenta que *Eremotherium* es el único género de megaterinos que participa en el GABI, es de esperar que el trazo C se encuentre distante respecto a los otros dos y con una distribución por encima del Ecuador.

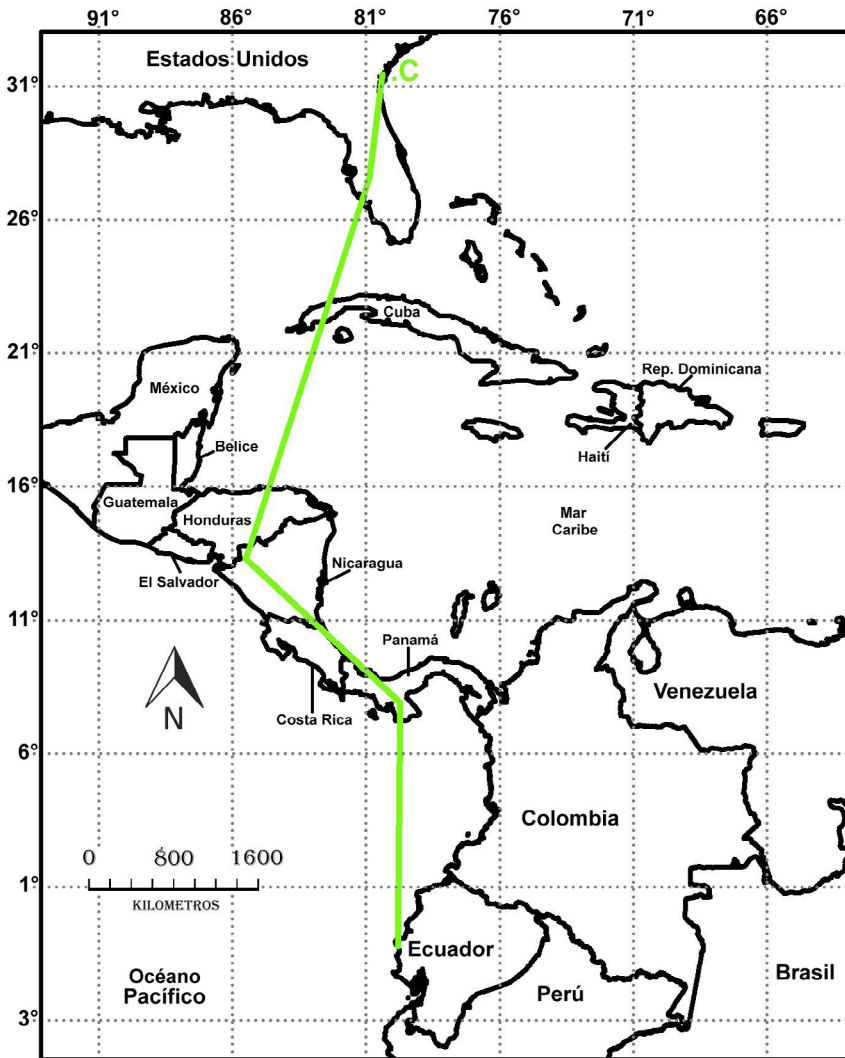


Fig. 2. Trazo generalizado C representando la distribución de las especies *E. laurillardi* y *E. eomigrans* en el hemisferio norte.

De la intersección de los trazos generalizado “A” y “B” se obtuvo como resultado un solo Nodo (Fig. 1), 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 biogeográficamente a la Región Andina (*sensu* 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 (Cartelle & De Iuliis, 1995, 2006; Brandoni, 2006; Brandoni *et al.*, 2008, 2016 y bibliografía allí citada).

Desde un punto de vista geológico, durante el Mioceno, la actividad tectónica se volvió 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 (Ortiz-Jaureguizar & Cladera, 2006).

Durante el Mioceno temprano (ca. 23- 20 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 & Cladera, 2006). Durante el Mioceno medio-tardío se produjeron al menos tres eventos de ingresión marina, a través de lo que hoy es el Río de La Plata, avanzando por la cuenca del Paraná hacia el centro y norte de Argentina hasta llegar al sur de Bolivia y Paraguay; a este mar interno se lo denominó “Mar Paranaense”. Así mismo, 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 incursiones 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 el 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 (Barreda *et al.*, 2007; 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., *Neltuma* sp., *Celtis* sp., Asteraceae y Ephedraceae, (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 paleoflorístico se registra la familia Megatheriidae, durante el Mioceno temprano, representado por la subfamilia Planopinae, y al mismo tiempo corresponde a los registros más australes para los megaterinos.

Esta distribución está estrechamente relacionada con la situación climática y geológica del Mioceno temprano, por lo que podríamos sugerir fuertemente que los géneros *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 dispersado hacia el norte, por las provincias argentinas de Chubut, Santa Cruz, Río Negro y Neuquén, a través de áreas, en su mayoría 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 de sur a norte, con su registro más austral en la provincia de Santa Cruz, 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 Perú en el Mioceno medio (Pujos *et al.*, 2013).

La aridización constante del Sur de Sudamérica, influenciada por la progresiva orogenia andina (Posadas & Ortiz-Jaureguizar, 2011) 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; Prevosti & Forasiepi, 2018).

Pyramiodontherium habría tenido una distribución que abarcaría los ambientes de sabana y praderas, propios del Plioceno, principalmente al Norte de Argentina, este tipo de ambientes se extiende hasta el Pleistoceno inclusive. A su vez, los cambios ambientales y florísticos durante este período (los que se prolongan hasta finales del Mioceno), tuvieron un fuerte impacto en la fauna (Pascual & Ortiz Jaureguizar, 1990), permitiendo una radiación en distintos taxones incluyendo a Megatheriidae. El resultado final de esta serie de eventos llevaría a taxones como *Pyramiodontherium* 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 (Cione, *et al.*, 2003; 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. 3 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 Pleistoceno donde los eventos de glaciación del Último Máximo Glaciar (o LGM, Last Glacial Maximum) influyeron en la vegetación, así en períodos interglaciares (como en la actualidad) predomina áreas boscosas y en períodos glaciares con predominancia de praderas y sabanas y el clima es más árido (Woodburne, 2010). *Eremotherium laurillardii* presenta una amplia distribución latitudinal mayor a la de los otros perezosos considerados para este trabajo; estos registros 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. *Eremotherium eomigrans* sólo se registra en Florida en los mismos yacimientos que *E. Laurillardii* (De Iuliis & Cartelle, 1999), pero a diferencia de este último, sus registros están restringidos a esa región; lo que indica que *E. eomigrans* probablemente constituya una especie endémica del Estado de Florida. 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 & Lundelius, 2009).

En cuanto a los trazos generalizados, el trazo A fue establecido basado en la proximidad geográfica de los tres géneros, *Planops*, *Prepothierium* y *Prepoplanops*, así como su antigüedad coincidente, llevando a considerar que habrían habitado un ambiente similar.

Interpretamos que el trazo B corresponde a 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.

La subfamilia Megatheriinae tiene sus registros en la Patagonia argentina durante el Mioceno medio. En este escenario los cambios

tectónicos y las variaciones del nivel del mar, que afectaron la Patagonia, producirían efectos vicariantes que habrían influido en la diferenciación de los Megatheriinae de los Planopinae, cabe recordar que esta última subfamilia es considerada el grupo hermano de los Megatheriinae (Varela *et al.*, 2019). Por lo tanto, el patrón que presenta el trazo B, exhibe una distribución posicionada sobre los ambientes planteados como áreas abiertas, conforme este trazo avanza hacia el Norte.

El trazo C está representado por *Eremotherium laurillardi* y *E. eomigrans*, cuyos registros abarcan el norte de Sudamérica y la Florida respectivamente. Como ya se había dicho, *E. laurillardi* participó en el GABI y su distribución coincide con la abundancia de ambientes abiertos propios de un período glacial, lo que habría permitido su dispersión.

En este sentido, el Nodo propuesto entre el Trazo A y el Trazo B (Fig. 1) nos sugiere que existe un área de convergencia entre las biotas ancestrales de los Planopinae y Megatheriinae, las cuales habrían sido separadas por eventos vicariantes de carácter geológico y ecológico que al mismo tiempo condicionarían la radiación de ambas subfamilias.

CONSIDERACIONES FINALES

La utilización del análisis panbiogeográfico nos sugiere que la radiación de estos perezosos terrestres Megatheriidae estuvo íntimamente ligada a los fenómenos climáticos y geológicos que afectaron el continente entre el Mioceno y el Pleistoceno. Dichos eventos habrían tenido un carácter vicariante, separando a las poblaciones ancestrales de megaterinos en dos caminos evolutivos representados por los Planopinae y Megatheriinae.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran no tener conflicto de intereses.

CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

Roig M. G, ejecución, análisis, interpretación, ilustración, escritura, formato de edición y autor de correspondencia; Florentín J. E, ejecución, análisis, interpretación, ilustración y escritura; Miño-Boilini A. R, ejecución, análisis, interpretación y escritura.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al editor asociado, Dr. Félix Ignacio Contreras y a los dos revisores anónimos por las sugerencias realizadas que mejoraron sustancialmente el trabajo; también se agradece al Dr. Martin D. Ezcurra por su corrección del resumen en inglés.

BIBLIOGRAFÍA

- Barreda, V. D., Anzótegui, L. M., Prieto, A. R., Aceñolaza, P. G., Bianchi, M. M. (2007). Diversificación y cambios de las angiospermas durante el Neógeno en Argentina. *Ameguiniana* 11: 173 - 191.
- 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.
- Brandoni, D., Soibelzon, E. & Scarano, A. (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., Scillato-Yané, G. J.; Miño-Boilini, A. R. & Favotti, E. (2016). *Los Tardigrada (Mammalia, Xenarthra) de Argentina: diversidad, evolución y biogeografía*. Contribuciones del MACN, 261-272..

- Brea, M., Zucol A. F. & 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.
- Candela, A. M. & Morrone, J. J. (2003). Biogeografía de puercoespines neotropicales (Rodentia, Hystricognathi): Integrando datos fósiles y actuales a través de un enfoque panbiogeográfico. *Ameghiniana*, 40(3), 361-378.
- Carlini, A.A., Brandoni, D. & Dal Molin, C. N. (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., Sánchez, R. & Sánchez Villagra, M. R. (2018). A new Megatheriinae skull (Xenarthra, Tardigrada) from the Pliocene of northern Venezuela—implications for a giant sloth dispersal to Central and North America. *Paleontología Electrónica* 21: 1 - 12.
- Cartelle, C. & De Iuliis, G. (1995). *Eremotherium laurillardi*: The Panamerican late Pleistocene megatheriid sloth. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15: 830-841.
- Cartelle, C. & De Iuliis, G. (2006). *Eremotherium laurillardi* (Lund) (Xenarthra, Megatheriidae), the Panamerican giant ground sloth: taxonomic aspects of the ontogeny of skull and dentition. *Journal of Systematic Palaeontology*, 4(2), 199-209.
- Cione, A.L.; Gasparini, G. M., Soibelzon, E., Soibelzon, L.H., Tonni, E. P. (2015). *The Great American Biotic Interchange. A South American Perspective*. Springer, 97 pp.
- Cozzuol, M. A. (2006). *The Acre vertebrate fauna: age, diversity, and geography*. *J S Am Earth Sci* 21:185–203.
- Croft, D. (2016). *Horned Armadillos and Rafting Monkeys. The Fascinating Fossil Mammals of South America*. Series: Life of the Past, Indiana University Press. 390 pp.

- Croizat, L. (1964). *Space, time, form: The biological synthesis*. Caracas, Publicado por el autor.
- 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. & 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.
- De Iuliis, G. (2006). On the taxonomic status of *Megatherium sundti* Philippi, 1893 (Mammalia: Xenarthra: Megatheridae). *Ameghiniana* 43(1): 161-169.
- De Iuliis, G., Brandoni, D. & Scillato-Yané, G. J. (2008). New remains of *Megathericulus patagonicus* Ameghino, 1904 (Xenarthra, Megatheriidae): information on primitive features of megatheriines. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28(1): 181-196.
- Donato, M., Posadas, P., Miranda-Esquivel, D. R., Jaureguizar, E. O. & Cladera, G. (2003). Historical biogeography of the Andean region: evidence from *Listroderina* (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhinini) in the context of the South American geobiotic scenario. *Biological Journal of the Linnean society*, 80(2), 339-352.

- Gallo, V., Avilla, L. S., Pereira, R. C. & Absolon, B. A. (2013). *Distributional patterns of herbivore megamammals during the Late Pleistocene of South America*. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 85, 533-546.
- Gaudin, T.J. (2004). Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the crânio dental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 255- 305.
- Gaudin, T. J. & 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. Pp24-36.
- Gaudin, T. J. & Croft, D. A. (2015). Paleogene Xenarthra and the evolution of South American mammals, *Journal of Mammalogy* 96: 622-634.
- Gaudin, T. J. (2021). *Xenarthra and Pholidota (Armadillos, Anteaters, Sloths and Pangolins)*. eLS, 1, 1031-1042.
- 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/>
- Loaiza, C. R. & Morrone J. J. (2011). Análisis panbiogeográfico de algunas Cactaceae del Ecuador. *Gayana Botánica* 68: 220-225.
- Marengo, H. (2015). *Neogene micropaleontology and stratigraphy of Argentina: the Chaco-Paranense Basin and the Península de Valdés*. Springer, 218 pp.
- McDonald, H. Gregory & Lundelius Jr, E. L. (2009). *The giant ground sloth Eremotherium laurillardi in Texas*. In *Papers on Geology, Vertebrate Paleontology, and Biostratigraphy in Honor of Michael, O. Woodburne*; Albright, L.B., III, Ed.; Museum of Northern Arizona Bulletin: Flagstaff, AZ, USA, 2009; Volume 65, pp. 407–421.
- Miguel-Talonia, C. & Escalante, T. (2013). Los nodos: El aporte de la panbiogeografía al entendimiento de la biodiversidad. *Biogeografía*, 6, 30-42.

- Morrone, J. J. (2004). Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48, 149-162.
- Morrone, J. J. (2009). *Evolutionary biogeography: an integrative approach with case studies*. New York, Columbia University Press, 301pp.
- Morrone, J. J. & Escalante T. (2009). *Diccionario de biogeografía*. Mexico City, Las Prensas de Ciencias, 230pp.
- Morrone, J. J. (2014a). Biogeographical regionalization of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782: 1-110.
- O'Dea, A., Lessios, H. A., Coates, A. G., Eytan, R. I., Restrepo-Moreno, S. A., Cione, A. L., & Jackson, J. B. (2016). Formation of the Isthmus of Panama. *Science advances*, 2(8), e1600883.
- Oliva, C. & 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).
- 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 & Ortiz-Jaureguizar, E. (2011), Evolucion da Regiao Andinada America do Sul. Editorial Roca, *Biogeografia da América do Sul* 175-188.
- Prevosti, F. J & Forasiepi, A. M. (2018). *Evolution of South América mammalian Predators during the Cenozoic: Paleobiogeographic and Paleoenvironmental Contingencies*. Springer Geology. 196p.
- Pujos, F., Salas-Gismondi, R., Baby, G., Baby, P., Goillot, C., Tejada, J. & Antoine, P. O. (2013). Implication of the presence of *Megatheriulus* (Xenarthra: Tardigrada: Megatheriidae) in the Laventan of Peruvian Amazonia. *Journal of Systematic Palaeontology*, 11(8), 973-991.
- Rose, K. D. & 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. & Rodrigues K. A. (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. J. (1986). *Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata)*. In Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Vol. 2, pp. 151-155).
- Starck, D. & Anzótegui, 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. (2008). 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*, vol. 3 p. 24 - 28.
- Cione, A. L., Tonni, E. P., & Soibelzon, L. H. (2003). The broken zig-zag: late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 5.

- Varela, L., Tambusso, P. S., McDonald, H. G. & Fariña, R. A. (2019). Phylogeny, macroevolutionary trends and historical biogeography of sloths: insights from a Bayesian morphological clock analysis. *Systematic Biology*, 68(2), 204-218.
- Wilf, P., Cúneo, N. R., Escapa, I. H., Pol, D. & Woodburne, M. O. (2013). *Splendid and seldom isolated: the paleobiogeography of Patagonia*. Annual Review of Earth and Planetary Sciences, 41, 561-603.
- Woodburne, M. O. (2010). The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of mammalian evolution*, 17, 245-264.