

REVISIÓN DEL PEREZOSO TERRESTRE *NOTHROPUS* (MAMMALIA, XENARTHRA, TARDIGRADA) DEL PLEISTOCENO DE ARGENTINA Y BOLIVIA

SOFÍA I. QUIÑONES, ÁNGEL R. MIÑO-BOILINI & ALFREDO E. ZURITA
Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CONICET-UNNE), Ruta 5, km 2,5 CC 128 (3400), Corrientes, Argentina.
sofiyai@hotmail.com.ar, angelmioboilini@yahoo.com.ar, aezurita74@yahoo.com.ar

ABSTRACT – REVIEW OF THE GROUND SLOTH *NOTHROPUS* (MAMMALIA, XENARTHRA, TARDIGRADA) FROM THE PLEISTOCENE OF ARGENTINA AND BOLIVIA. The Nothrotheriinae Ameghino (Xenarthra, Pilosa) are recorded in Argentina from the middle Miocene to the late Pleistocene. In the Quaternary of the current territories of Argentina and Bolivia it is possible to recognize the existence of the genus *Nothropus* Burmeister, which includes three Pleistocene species, all of them known only by their type materials: (i) *Nothropus priscus* Burmeister (Santa Fe Province, Argentina); (ii) *Nothropus carcaranensis* Bordas (Santa Fe Province, Argentina); (iii) *Nothropus tarijensis* (Burmeister) (Tarija Valley, Bolivia). This study shows that *N. priscus* is a juvenile specimen and must be considered as a *species inquirenda*. In turn, the mandible morphology of *N. tarijensis* is very different compared to that of *N. priscus* and *N. carcaranensis*. *N. tarijensis* shows a very robust dentary and a greater angle between the occlusal plane and the anterior margin of the ascending ramus, suggesting that this is a valid species. In summary, the evidence suggests that the diversity of *Nothropus* is limited to two species: *N. carcaranensis* in Argentina and *N. tarijensis* in Bolivia.

Key words: *Nothropus*, Argentina, Bolivia, Pleistocene, diversity, juvenile characters.

RESUMO – Os Nothrotheriinae Ameghino (Xenarthra, Pilosa) registram-se na Argentina desde o Mioceno médio até o Pleistoceno final. Para o Quaternário da Argentina e Bolívia se reconhece a existência do gênero *Nothropus* Burmeister, que inclui três espécies de validade discutida, todas elas representadas por seus materiais-tipo: (i) *Nothropus priscus* Burmeister (Pleistoceno da Província de Santa Fe, Argentina); (ii) *Nothropus carcaranensis* Bordas (Pleistoceno da Província de Santa Fé, Argentina); (iii) *Nothropus tarijensis* (Burmeister) (Pleistoceno do Vale de Tarija, Bolívia). As diferenças existentes correspondem ao fato de que *N. priscus* é um indivíduo juvenil (e.g. alvéolo do caniniforme direito aberto) e deve ser considerado como uma *species inquirenda*. Ao mesmo tempo, a morfologia mandibular de *N. tarijensis* é claramente diferente das espécies anteriores. Este táxon apresenta uma maior robustez do dentário e um maior ângulo entre o plano da superfície oclusal dos molariformes e a borda anterior do ramo ascendente. Em síntese, a evidência sugere que a diversidade do gênero está restrita a uma espécie na Argentina (*N. carcaranensis*) e outra no Vale de Tarija, Bolívia (*N. tarijensis*).

Palavras-chave: *Nothropus*, Argentina, Bolívia, Pleistoceno, diversidade, caracteres juvenis.

INTRODUCCIÓN

Los Xenarthra (Mammalia) constituyen uno de los clados más conspicuos de mamíferos placentarios de América del Sur (Gaudin & McDonald, 2008; Vizcaíno & Bargo, 2014). La evidencia molecular sugiere que constituyen el grupo hermano de los Epitheria (todos los otros mamíferos placentarios) (O’Leary *et al.*, 2013). Desde un punto de vista morfológico, los xenartros se caracterizan, entre otros rasgos, por presentar articulaciones accesorias a nivel de las últimas vértebras torácicas y lumbares (Gaudin, 1999; McDonald & Naples, 2007). Están integrados por dos grandes grupos, Cingulata y Pilosa. Los Cingulata incluyen a los armadillos, pampatéridos, peltefílidos y gliptodontes, en tanto que los Pilosa incluyen a los osos hormigueros (Vermilingua) y perezosos (Tardigrada = Folivora) (McDonald & Naples, 2007).

En este contexto, los Tardigrada fósiles están constituidos por cuatro familias: Nothrotheriidae, Megatheriidae, Megalonychidae y Mylodontidae (McDonald & De Iuliis, 2008), y la monofilia de estos grupos ha sido corroborada por diversos autores (ver Gaudin, 2004; Gaudin & McDonald, 2008). A su vez, dentro de los Nothrotheriidae Nothrotheriinae se incluyen los siguientes géneros: *Nothropus* Burmeister, 1882; *Nothrotherium* Lydekker, 1889; *Pronothrotherium* Ameghino, 1907; *Nothrotheriops* Hoffstetter, 1954; *Mionothropus* De Iuliis, Gaudin & Vicars, 2011; *Lakukullus* Pujos, De Iuliis, Mamani Quispe & Andrade Flores, 2014; “*Xyophorus*”; y *Aymatherium* Pujos, De Iuliis, Mamani Quispe, Adnet, Flores, Billet, Fernández-Monescillo, Marivaux, Münch, Prámparo & Antoine, 2016 (Brandoni, 2014; Brandoni & McDonald, 2015; Brandoni *et al.*, 2016).

Para el Pleistoceno (ca. 2,6–0,011 Ma, ICC, 2015) se reconocen tres géneros de Nothrotheriinae: (i) *Nothrotherium*, cuyos registros se encuentran en Brasil, Uruguay y, con dudas, en Argentina (Schulthess, 1920; Kraglievich, 1925; Hoffstetter, 1954; Paula Couto, 1971; Perea, 2007; Brandoni & McDonald, 2015); (ii) *Nothropus*, que se registra en Bolivia y Argentina (ver Hoffstetter, 1963; Brandoni & McDonald, 2015; Brandoni *et al.*, 2016); y (iii) *Nothrotheriops*, que se encuentra representado en el Pleistoceno de los Estados

Unidos, México y Belice (McDonald, 1995; McDonald & Jefferson, 2008; Akersten & McDonald, 1991, Bell *et al.*, 2004; De Iuliis *et al.*, 2015).

Más precisamente dentro del género *Nothropus* se incluyen tres especies: (i) *Nothropus priscus* Burmeister, 1882 del Pleistoceno de la Provincia de Santa Fe, Argentina; (ii) *Nothropus tarijensis* (Burmeister, 1887) del Pleistoceno del Tarija, Bolivia; (iii) *Nothropus carcaranensis* Bordas, 1942 del Pleistoceno de la Provincia de Santa Fe, Argentina (ver Bordas, 1942; Brandoni & McDonald, 2015) (Figura 1). Hasta el momento, todas las especies están representadas por sus materiales tipo. Finalmente, cabe mencionar que Ameghino (1907) sugirió que *Nothropus* podría constituir un sinónimo de *Nothrotherium*; sin embargo, Ameghino (1907) no realizó ninguna propuesta formal que justifique esta sinonimia (ver además De Iuliis *et al.*, 2011).

Dado que hasta el momento no se han efectuado revisiones de las especies incluidas dentro del género *Nothropus*, el objetivo de esta contribución es realizar, por primera vez, un detallado estudio de los materiales tipo asignados a este género y evaluar el estatus taxonómico de las especies.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los materiales analizados se encuentran depositados en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección Nacional de Paleovertebrados, Ciudad Autónoma de Buenos Aires (Buenos Aires, Argentina). Estos corresponden a los materiales tipo de *Nothropus priscus* (MACN Pv 975) y *Nothropus tarijensis* (MACN Pv 1112), y el sintipo de *Nothropus carcaranensis* (MACN Pv 11555).

Se realizó un estudio comparativo con el objetivo de evaluar caracteres dentarios-mandibulares que permitieran identificar taxonómicamente los materiales tipo y a su vez relacionarlos con otros taxones de Nothrotheriinae. Para el estudio comparativo fueron incluidos los siguientes taxones: *Nothrotherium maquinense*, Lund, 1839 (ver Cartelle & Fonseca, 1983), *Nothrotheriops shastensis* Sinclair, 1905 (Stock, 1917, 1925).

Las dimensiones lineales obtenidas en los especímenes estudiados se encuentran expresadas en milímetros (mm) y están incluidas en la Tabla 1. Para la toma de mediciones se utilizó un calibre manual “Vernier”, con un rango de error de 0,5

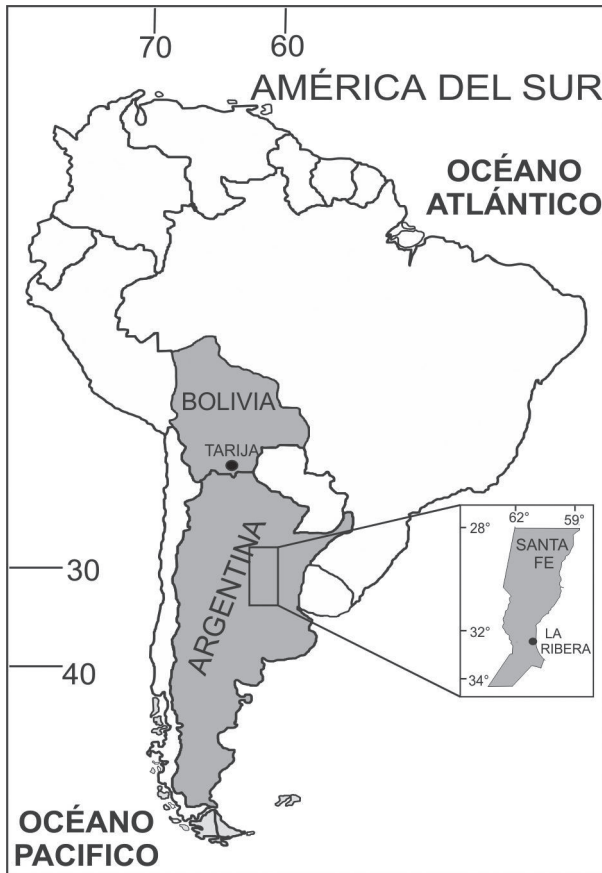


Figura 1. Distribución geográfica de *Nothropus* en Argentina (*N. priscus* y *N. carcaranensis*) y Bolivia (*N. tarijensis*).

Figure 1. Geographic distribution of *Nothropus* in Argentina (*N. priscus* and *N. carcaranensis*) and Bolivia (*N. tarijensis*).

Tabla 1. Medidas mandibulares (mm) de los taxones estudiados.

Table 1. Mandibular dimensions (mm) of the studied taxa.

Ejemplares	Lm1	Am1	Lm2	Am2	Lm3	Am3	LD	LSD	HMd	LD/ LSD	apcm	
											A	AI
<i>Nothropus priscus</i>	9	10	9	10	9	10	17	51	33	33	5	3
<i>Nothropus tarijensis</i>	11	13	12	15	13	15	18	74	51	24	8	3
<i>Nothropus carcaranensis</i>	12	13	11	13	14	13	17	64	46	26	5	3
<i>Nothrotheriops shastensis</i> (N°166 M.H.S.A)	13	16,5	13,8	16,9	14,3	15,4	-	53,1	29,3	-	-	-
<i>Nothrotherium</i> <i>maquinense</i> (N°1020/002)	9,6	11,7	9,7	12,4	10,2	12,8	-	37	31,4	-	-	-

mm. Seis dimensiones mandibulares (en mm) fueron tomadas en los tres ejemplares tipo estudiados: **AMd**, altura de la rama mandibular. Esta medida se ha tomado en la cara lateral a nivel del límite entre el molariforme 1 y molariforme 2; **Am**, ancho del molariforme, máximo diámetro en sentido labial-lingual; **Apcm**, abertura posterior del canal mandibular, alto y ancho de la abertura; **L**, longitud máxima de la mandíbula; **LD** (largo del diastema), distancia desde el extremo posterior del caniniforme al extremo anterior del molariforme 1; **Lm** (largo del molariforme), máximo diámetro en sentido antero-posterior; **LSD** (largo de la serie dentaria): distancia desde el extremo anterior de caniniforme al extremo posterior del molariforme 3.

Además, se realizó por primera vez un estudio a partir de radiografías efectuadas a los especímenes tipo en vista lateral (Figura 7). Esto permitió ampliar y profundizar los estudios anatómicos.

Abreviaturas institucionales: **MACN Pv**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Colección Nacional de Paleovertebrados, Buenos Aires, Argentina; **UF**, Florida Museum of Natural History, Gainesville, Estados Unidos de América.

Abreviaturas anatómicas: **ac**, alvéolo del caniniforme; **a.atr.cz**, alvéolo atrofiado; **am**, alvéolo del molariforme; **apcm**, abertura posterior del canal mandibular; **cav.p**, cavidad pulpar; **can.mand**, canal mandibular; **cem.r**, cemento radicular; **cor.a**, cortical alveolar; **ea**, espacio alveolar; **m/M**, molariforme inferior/ superior, respectivamente; **ped**, porción externa del diente; **R**, raíz; **rmh**, rama horizontal de la mandíbula; **sm**, sínfisis mandibular.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Superorden XENARTHRA Cope, 1889

Orden TARDIGRADA Latham & Davies in Forster, 1795

Familia NOTHROTHERIIDAE Gaudin, 1994

Subfamilia NOTHROTHERIINAE Ameghino, 1920

Nothropus Burmeister, 1882

Especie tipo. *Nothropus priscus* Burmeister, 1882 *species inquirenda*.

Especies incluidas. La especie tipo, *Nothropus tarijensis* (Burmeister, 1887) y *Nothropus carcaranensis* Bordas, 1942.

Nothropus priscus Burmeister, 1882

(Figura 2)

Holotipo. MACN Pv 975, dentario derecho parcial, con el alvéolo del caniniforme y la serie de molariformes (m1, m2 y m3).

Procedencia geográfica y estratigrafía. río Carcarañá, Provincia de Santa Fe, Argentina. Pleistoceno. Según Burmeister (1882) el ejemplar proviene de niveles de grava y arcilla dispuesta de manera bastante uniforme con arena fina.

Nothropus tarijensis (Burmeister, 1887)

(Figura 3)

Sinonimia. *Coleodon tarijensis* (Burmeister, 1887: 859).

Holotipo. MACN Pv 1112, dentario derecho parcialmente preservado, con el alvéolo del caniniforme, con el m1, m2, y alvéolo del m3.

Procedencia geográfica y estratigráfica. Tarija, Bolivia. Pleistoceno. La procedencia geográfica y estratigráfica es poco precisa. Coltorti *et al.* (2007) realizaron varias dataciones ¹⁴C, y los resultados obtenidos por estos autores muestra que las asociaciones paleofaunísticas del Valle de Tarija deben ser referidas al Pleistoceno más tardío (*ca.* 44 a 21 ka). Según Tonni *et al.* (2009) dentro de la asociación faunística de mamíferos de Tarija, se presentan taxones exclusivos del Piso/Edad Ensenadense y Lujanense. En síntesis, desde el punto de vista bioestratigráfico, la secuencia en el Valle de Tarija correspondería al lapso Ensenadense–Lujanense (Tonni *et al.*, 2009). Más recientemente MacFadden *et al.* (2013) indicaron que los sedimentos de Tarija (Formación Tolomosa) fueron fechados en alrededor de 1,1 a 0,7 Ma AP (Pleistoceno temprano–medio).

Nothropus carcaranensis Bordas, 1942

(Figura 4)

Sintipo. MACN Pv 11300, fragmento de maxilar derecho con tres molariformes; MACN Pv 11555, dentario derecho, alvéolo del m1, alvéolo del m3, y conserva el m2. Los materiales corresponden a diferentes individuos (ver Bordas, 1942).

Procedencia geográfica y estratigráfica. Según Bordas (1942, p. 175) “Proceden del Prebelgranense del río Carcarañá a la altura del puente del Ferrocarril Santa Fe, entre las localidades de Timbúes y Olleros.” En síntesis, la procedencia estratigráfica no es precisa. Más recientemente, se han mencionado dos posibles formaciones geológicas para dicha área, Formación Timbúes y Formación Puerto San Martín (ver Iriondo & Krohling, 2009; Brandoni & McDonald, 2015). La Formación Puerto San Martín se formó por la acumulación de finos sedimentos eólicos discontinuos. El entorno de la acumulación era un pantano semipermanente, intercalado por periodos de condiciones sub-aéreas (loess) (ver Iriondo & Krohling, 2009).

DESCRIPCIONES Y COMPARACIONES

En vista lateral el dentario derecho de *Nothropus priscus* (MACN 925) (Figura 2A) posee una longitud máxima de 105 mm y la porción preservada del cuerpo mandibular tiene 33 mm de alto a nivel del m1 y m2. A su vez, *Nothropus tarijensis* (MACN Pv 1112) (Figura 3A) se caracteriza por presentar un cuerpo mandibular más alto y robusto, con una longitud de 108 mm y un alto de 120 mm, en tanto que *Nothropus carcaranensis* (MACN 11555) (Figura 4A) posee una longitud de 170 mm y un alto de 46 mm. El borde ventral del dentario de *Nothropus priscus* es levemente convexo y asciende por detrás de la línea perpendicular al eje del margen posterior del m3, tornándose cóncavo hasta el inicio del proceso angular, como en *Nothropus carcaranensis*,

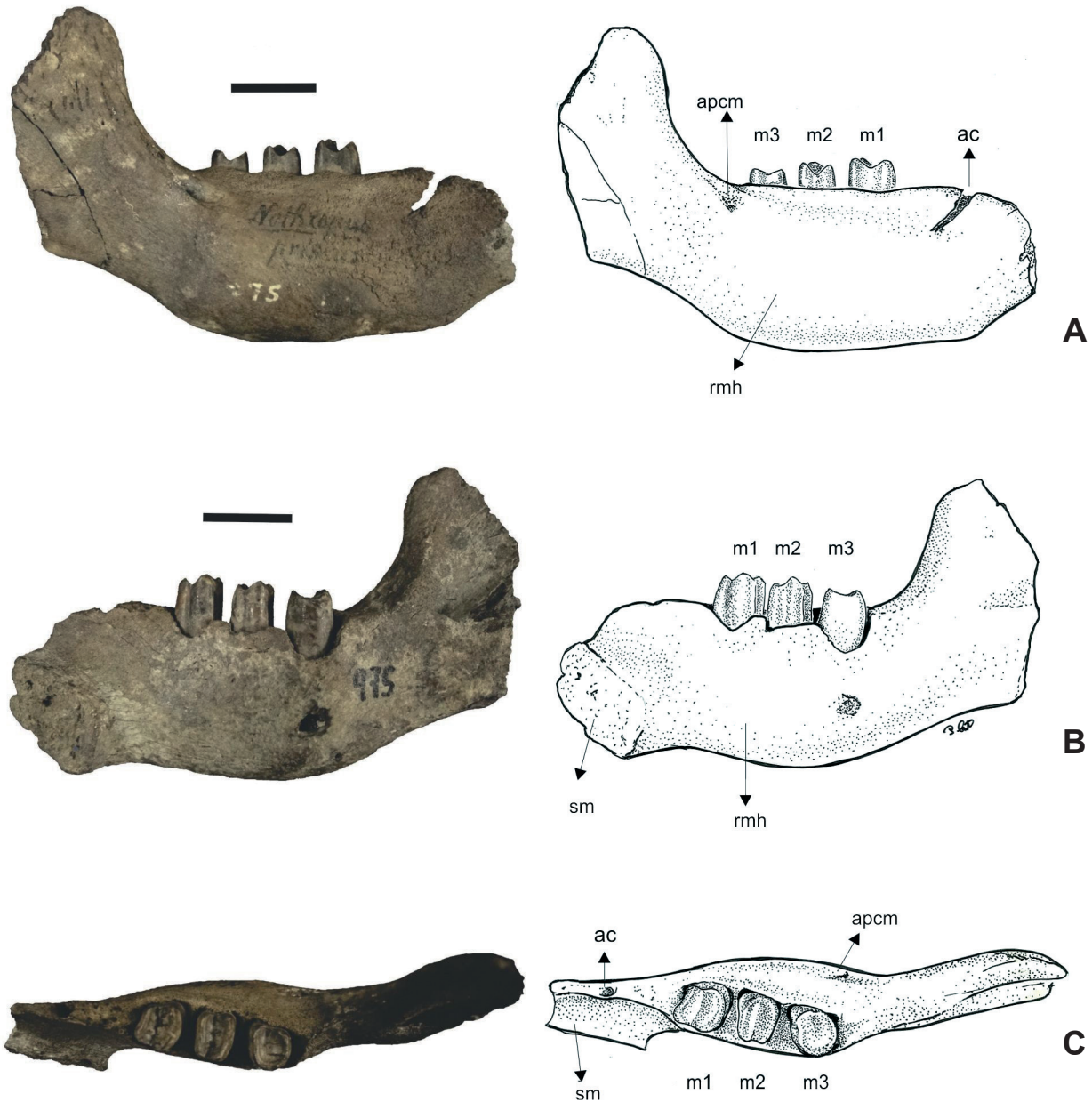


Figura 2. Fotografía (izquierda) y dibujos (derecha) del dentario derecho de *Nothropus priscus*, MACN Pv 975 (holotipo): **A**, vista lateral; **B**, vista lingual; **C**, vista oclusal. **Abreviaturas:** ac, alvéolo del caniniforme; apcm, abertura posterior del canal mandibular; m, molariforme inferior; rmh, rama horizontal de la mandíbula; sm, sínfisis mandibular. Escalas = 20 mm.

Figure 2. Photographs (left) and drawings (right) of right dentary of *Nothropus priscus*, MACN Pv 975 (holotype): **A**, lateral view; **B**, lingual view; **C**, occlusal view. **Abbreviations:** ac, alveolus of the caniniform; apcm, posterior opening of the mandibular canal; m, lower molariform; rmh, horizontal ramus of the mandible; sm, mandibular symphysis. Scale bars = 20 mm.

Nothrotherium maquinense y *Nothrotheriops shastensis*. A su vez, en *Nothropus tarijensis* el borde ventral del dentario es convexo e, inmediatamente por detrás del m3, se torna levemente cóncavo originando el proceso angular. En los tres taxones aquí estudiados (*Nothropus priscus*, *Nothropus tarijensis* y *Nothropus carcaranensis*) se observa que el margen anterior del proceso coronoideo se encuentra por detrás del plano del borde posterior del m3, como en *Nothrotherium maquinense* y *Nothrotheriops shastensis*. Sin embargo, los tres taxones se diferencian entre sí por el

ángulo que existe entre el proceso coronoideo con respecto al plano de la superficie oclusal de los molariformes, siendo en *Nothropus priscus* de 115°, en *Nothropus tarijensis* 144° y en *Nothropus carcaranensis* de 117°. A su vez, *Nothropus priscus* y *Nothropus carcaranensis* presentan una sola abertura posterior del canal mandibular que se ubica por debajo del plano oclusal, próximo al margen anterior del proceso coronoideo y por detrás del m3. *Nothropus tarijensis* también presenta una sola abertura en el canal mandibular pero de mayor tamaño (ver Tabla 1) comparado con

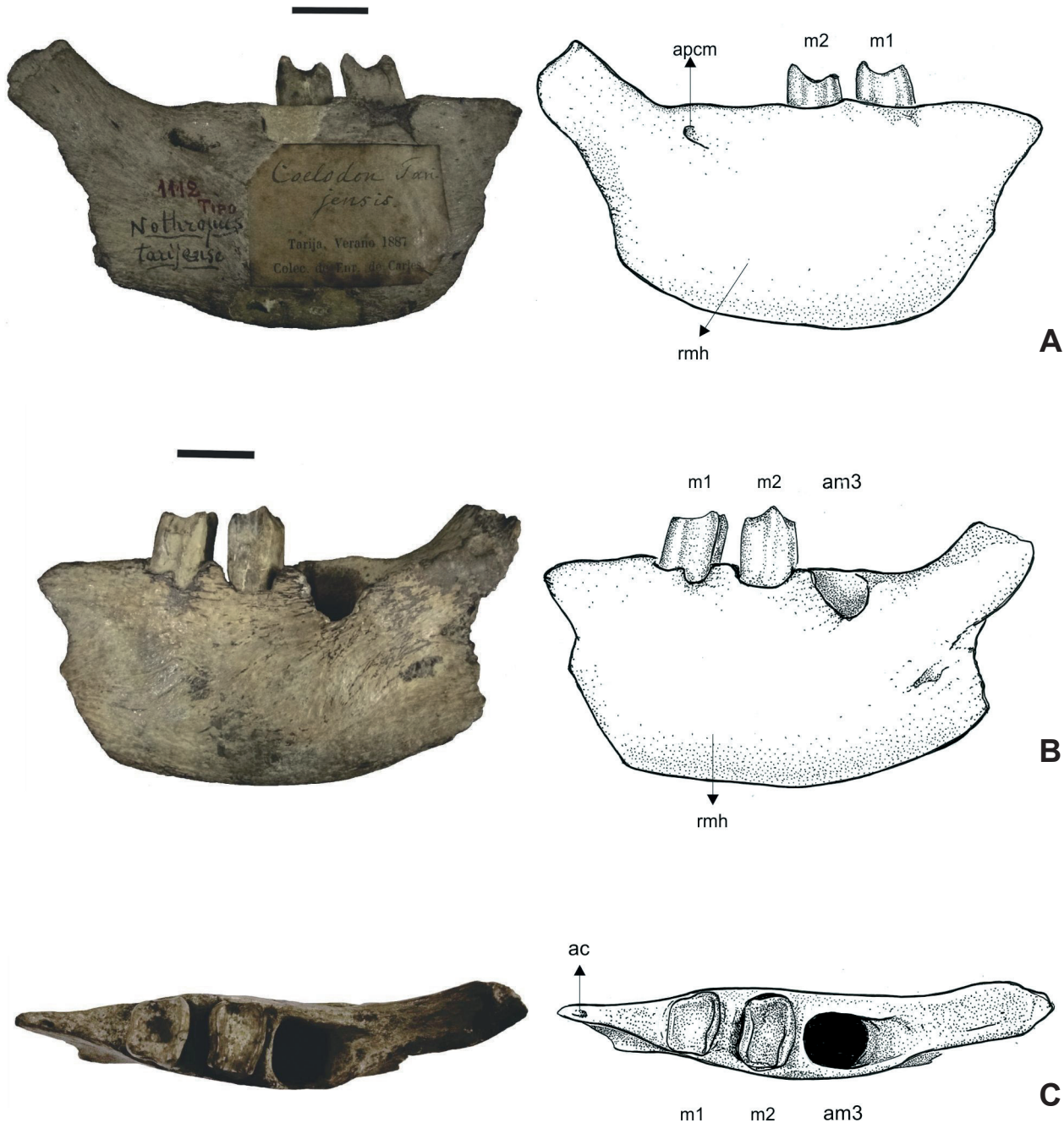


Figura 3. Fotografía (izquierda) y dibujos (derecha) del dentario derecho de *Nothropus tarijensis*, MACN Pv 1112 (holotipo): **A**, vista lateral; **B**, vista lingual; **C**, vista oclusal. **Abreviaturas:** **ac**, alvéolo del caniniforme; **am**, alvéolo del molariforme; **apcm**, abertura posterior del canal mandibular; **m**, molariforme inferior; **rmh**, rama horizontal de la mandíbula; **sm**, sínfisis mandibular. Escalas = 20 mm.

Figure 3. Photographs (left) and drawings (right) of right dentary of *Nothropus tarijensis*, MACN Pv 1112 (holotype): **A**, lateral view; **B**, lingual view; **C**, occlusal view. **Abbreviations:** **ac**, alveolus of the caniniform; **am**, alveolus of the molariform; **apcm**, posterior opening of the mandibular canal; **m**, lower molariform; **rmh**, horizontal ramus of the mandible; **sm**, mandibular symphysis. Scale bars = 20 mm.

Nothropus priscus, *Nothropus carcaranensis*, *Nothrotherium maquinense* (Perea, 2007, fig. 1A), *Nothrotheriops shastensis* (Sinclair, 1905, pl. 23, fig. 1,2) y *Nothrotheriops texanus* (McDonald, 1995, fig. 6).

En vista oclusal (Figuras 2C, 3C, 4C) se observa que en *Nothropus priscus* el margen posterior de la sínfisis mandibular

tiene forma de “U”, como en *Nothropus carcaranensis* y *Nothrotherium maquinense* (Cartelle & Fonseca, 1983, fig. 5); sin embargo, en otros notroterinos pleistocenos es en forma de “V” [e.g. *Nothrotheriops shastensis* (Stock, 1925, fig. 12)]. En *Nothropus priscus* el margen posterior de la sínfisis se encuentra por detrás del alvéolo del caniniforme

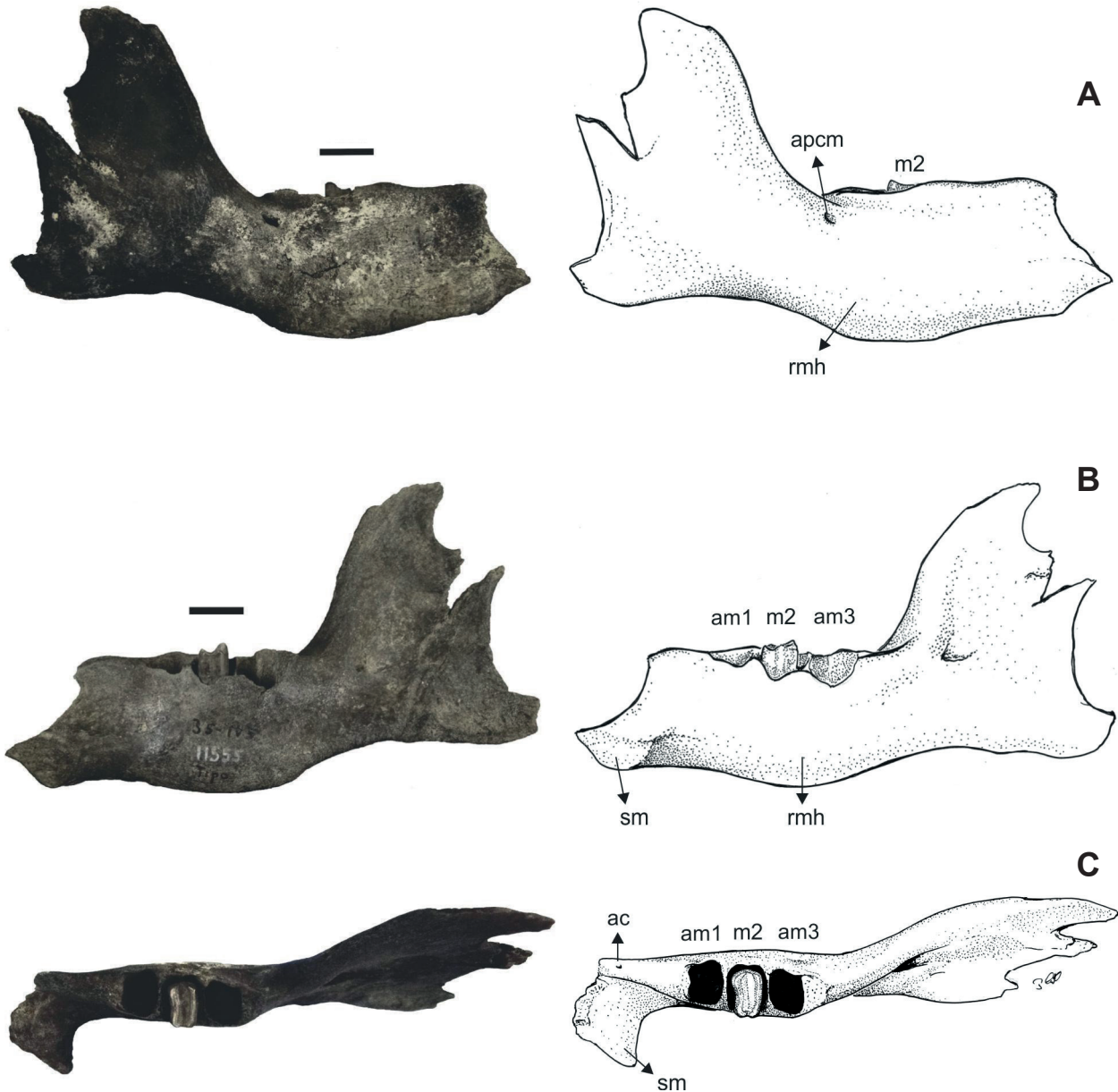


Figura 4. Fotografía (izquierda) y dibujos (derecha) del dentario derecho de *Nothropus carcaranensis*, MACN Pv 11555 (sintipo): **A**, vista lateral; **B**, vista lingual; **C**, vista oclusal. **Abreviaturas:** **ac**, alvéolo del caniniforme; **am**, alvéolo del molariforme; **apcm**, abertura posterior del canal mandibular; **m**, molariforme inferior; **rmh**, rama horizontal de la mandíbula; **sm**, sínfisis mandibular. Escalas = 20 mm.

Figure 4. Photographs (left) and drawings (right) of right dentary of *Nothropus carcaranensis*, MACN Pv 11555 (syntype): **A**, lateral view; **B**, lingual view; **C**, occlusal view. **Abbreviations:** **ac**, alveolus of the caniniform; **am**, alveolus of the molariform; **apcm**, posterior opening of the mandibular canal; **m**, lower molariform; **rmh**, horizontal ramus of the mandible; **sm**, mandibular symphysis. Scale bars = 20 mm.

y por delante del m1, como en *Nothropus carcaranensis*; en *Nothropus tarijensis* no se preservó la sínfisis mandibular.

En *Nothropus priscus* (Figuras 2C, 5A), el caniniforme no se ha preservado, pero sí su alvéolo que es de sección subcircular. En este taxón, el alvéolo se encuentra separado de la serie de molariformes (m1–m3) por un diastema de mayor longitud que el largo anteroposterior del m1 y m2 (ver Tabla 1), como ocurre en *Nothropus tarijensis* (Figura 3C) y *Nothropus carcaranensis* (Figura 4C), que también presentan el alvéolo del caniniforme aunque menos desarrollado (Figuras 5B, C). En *Nothropus tarijensis*

(Figura 5B) se observa que alrededor del alvéolo del caniniforme se encuentra un tejido denominado “lámina dura”, constituida por hueso compacto de aspecto diferente al hueso esponjoso del resto de la mandíbula; presenta un color homogéneo y más claro que el hueso circundante, lo que indica el proceso de cierre del alvéolo. Cabe destacar que la ubicación de los alvéolos es aproximadamente la misma en los tres ejemplares y que coincide con la localización de los caniniformes en las especies de Nothrotheriinae que presentan este diente (ver Brandoni, 2014; Pujos *et al.*, 2014, 2016).

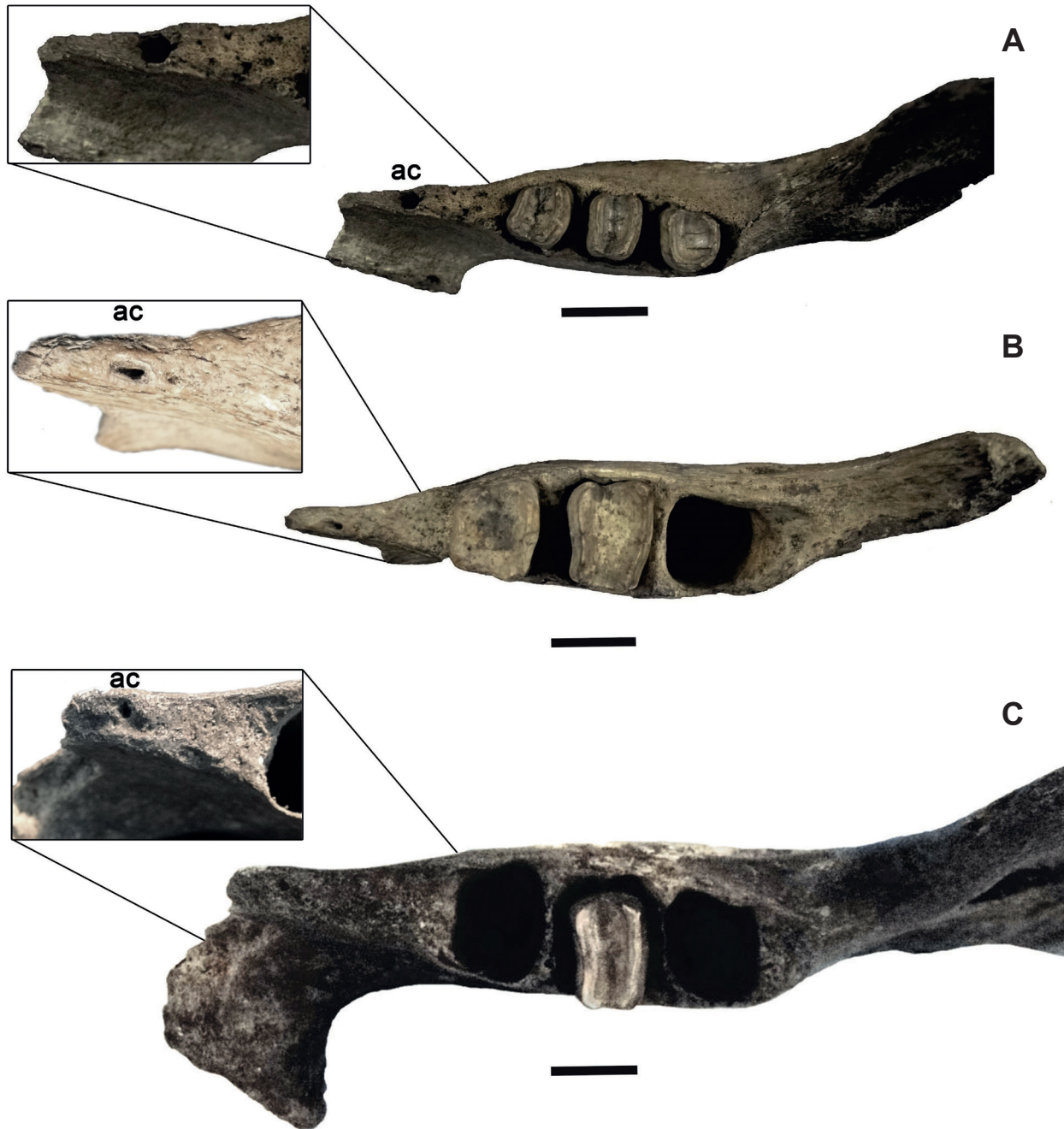


Figura 5. Vista oclusal y detalle del alvéolo del caniniforme. **A**, *Nothropus priscus*, MACN Pv 975 (holotipo); **B**, *Nothropus tarijensis*, MACN Pv 1112 (holotipo); **C**, *Nothropus carcaranensis*, MACN Pv 11555 (sintipo). **Abreviaturas:** ac, alvéolo del caniniforme. Escalas = 20 mm.

Figura 5. Ocular view and detail of the alveolus of the caniniform. **A**, *Nothropus priscus*, MACN Pv 975 (holotype); **B**, *Nothropus tarijensis*, MACN Pv 1112 (holotype); **C**, *Nothropus carcaranensis*, MACN Pv 11555 (syntype). **Abbreviations:** ac, alveolus of the caniniform. Scale bars = 20 mm.

Las radiografías realizadas en los especímenes tipo confirman que *Nothropus tarijensis* y *Nothropus carcaranensis* presentan un alvéolo del caniniforme, el cual se está cerrando (Figuras 7B, C), mientras que en *Nothropus priscus* (Figura 7A) se encuentra abierto. En otros notroterinos, como *Nothrotherium maquinense* y *Nothrotheriops shastensis*, no fue mencionada hasta el momento la presencia de un caniniforme en el dentario (ver Stock, 1925, Cartelle &

Fonseca, 1983; Perea, 2007). Sin embargo, McDonald (1995, fig. 6) menciona y figura un maxilar de un espécimen juvenil de *Nothrotheriops texanum* (UF 83700) que presenta un caniniforme superior.

En vista oclusal se observa que los molariformes (Figuras 2C, 3C, 4C) presentan una cresta anterior casi recta y una posterior en forma de media luna, ambas orientadas en sentido labiolingual y separadas por un valle en “V”; en *Nothropus*

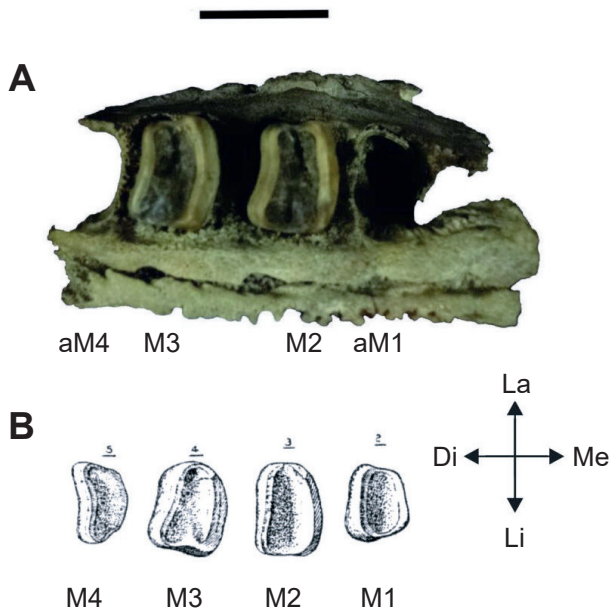


Figura 6. Vista oclusal. **A**, *Nothropus carcaranensis*, MACN Pv 11300 (sintipo); **B**, *Nothrotheriops shastensis* (ver Stock, 1925: 50, fig. 13). **Abreviaturas:** aM, alvéolo del molariforme; M, molariformes superior. Escalas = 20 mm.

Figure 6. Occusals view. **A**, *Nothropus carcaranensis*, MACN Pv 11300 (syntype); **B**, *Nothrotheriops shastensis* (see Stock, 1925: 50, fig. 13). **Abbreviations:** aM, alveolus of the molariform; M, upper molariform. Scale bars = 20 mm.

tarijensis estas crestas se encuentran en un estado de desgaste mucho mayor comparado con *Nothropus priscus* y *Nothropus carcaranensis*. El m1 en *Nothropus priscus* (Figura 2C) y *Nothropus tarijensis* (Figura 3C) es de sección subtrapezoidal, como en *Nothrotherium maquinense* y *Nothrotheriops shastensis*. En el caso de *Nothropus carcaranensis* (Figura 4C), el m1 no se ha preservado, pero su alvéolo es de sección subtrapezoidal al igual que en *Nothropus priscus*. Por otro lado, el m1 de *Nothropus priscus* presenta la cara anterior cóncava, mientras que la cara posterior es convexa, como en *Nothrotherium maquinense* y *Nothrotheriops shastensis*. A su vez, las caras labial y lingual presentan ranuras medianamente marcadas. El m2 es de sección subcuadrangular, tanto en *Nothropus priscus* (Figura 2C) como en *Nothropus tarijensis* (Figura 3C); la cara anterior es cóncava y la posterior es convexa. A su vez, la cara lingual es más estrecha que la cara labial, además estas dos últimas caras presentan un surco vertical. En *Nothropus carcaranensis* el m2 es de sección subrectangular (Figura 4C), como en *Nothrotherium maquinense* y *Nothrotheriops shastensis*. En *Nothropus carcaranensis* se observa que la cara anterior del m2 es cóncava, con una cresta labio-lingual biselada, mientras que la posterior es convexa, en forma de media luna y biselado, lo cual lo convierte en un molariforme de cantos afilados, con una mayor faceta de desgaste de la dentina, presentando un profundo valle en “V”. En este molariforme se observa que la cara lingual es más estrecha que la labial y que presenta un surco vertical,

Tabla 2. Medidas del maxilar (mm) de *Nothropus carcaranensis* (MACN Pv 11300, sintipo) y especímenes utilizados para la comparación.

Table 2. Measurements of the maxillary (mm) of *Nothropus carcaranensis* (MACN Pv 11300, syntype) and specimens used for comparison.

Ejemplares	Lm2	Am2	Lm3	Am3
<i>Nothropus carcaranensis</i>	9	11,5	9	12,5
<i>Nothrotheriops shastensis</i> (N°166 M.H.S.A)	13	16,7	12,3	16,3
<i>Nothrotherium maquinense</i> (N°1020/002)	10,3	13	9,3	12,6

ausente en la cara labial. El m3 en *Nothropus priscus* (Figura 2C) tiene un mayor diámetro antero-posterior que el m1 y el m2 (ver Tabla 1). En la cara lingual se presenta una forma redondeada y una capa de dentina más densa bien desarrollada en el lado anterior y posterior, y menos desarrollado en la cara labial. Además presenta un surco vertical en la cara labial. Cabe mencionar que en *Nothropus tarijensis* (Figura 3C) solo se preserva el alvéolo del m3, el cual tiene mayor diámetro transversal y antero-posterior, de aspecto robusto (ver Tabla 1). En *Nothropus carcaranensis* (Figura 4C), solo preserva el alvéolo, que es de sección subcuadrangular.

Nothropus carcaranensis es la única especie que conserva el maxilar (MACN Pv 11300). En vista oclusal se observa la sutura intermaxilar, lo que indica que se trata de un ejemplar juvenil. En consecuencia, las comparaciones se realizan con otros taxones del clado Nothrotheriinae, particularmente *Nothrotherium maquinense* (ver Cartelle & Fonseca 1983, fig. 3) y *Nothrotheriops shastensis* (Stock, 1925).

En vista oclusal (Figura 6), se observa que el alvéolo del M1 es de menor tamaño que el M2 y el M3 (ver Tabla 2). El M2 y M3 son de sección subcuadrangular. La cara anterior es convexa y la cara posterior cóncava, y la mitad lingual es más ancha que la labial, como en *Nothrotherium maquinense* y *Nothrotheriops shastensis*. Además, la cresta anterior de la superficie oclusal es biselada y en forma de “media luna” en tanto que la cresta posterior presenta un mayor desgaste. El M4 presenta solo el margen anterior del alvéolo; la cara anterior es convexa y de menor ancho que la cara posterior, como en *Nothrotheriops shastensis* y *Nothrotherium maquinense*.

Una región posterior de cráneo (MACN Pv 12630) fue asignada como parte del sintipo de *Nothropus carcaranensis* (MACN Pv 12630; ver Bordas, 1942). Sin embargo, corresponde en realidad a un Artiodactyla Cervidae (ver Mones, 1986) del género *Morenelaphus* (Chimento & Vezzosi, 2015).

EVIDENCIA OBTENIDA A PARTIR DE ANÁLISIS RADIOGRÁFICO

Desde un punto de vista radiográfico se observa una variante de grises en los dentarios analizados, en donde las imágenes que se ven claras se denominan radiopacas y las oscuras radiolúcidas (Figura 7). En este contexto, la evidencia

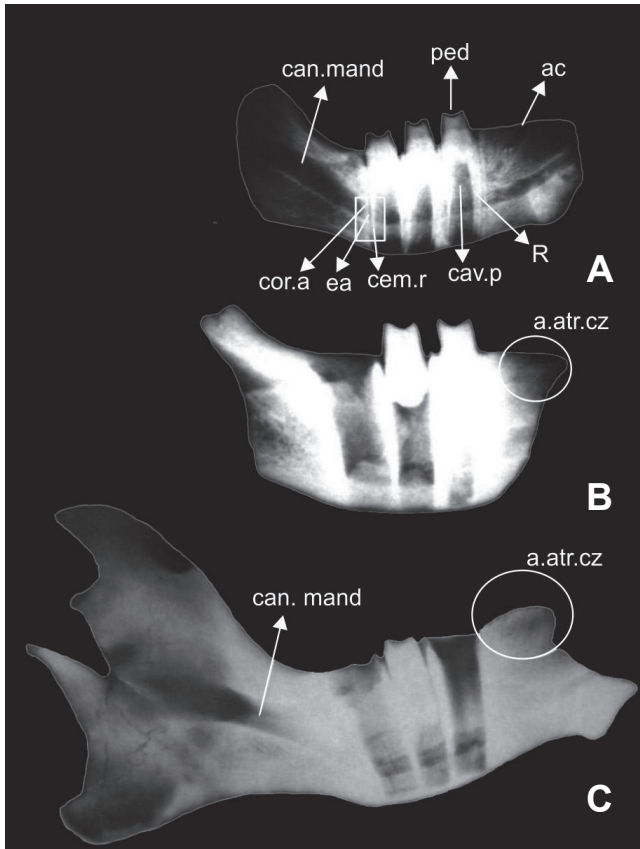


Figura 7. Radiografía en vista lateral. **A**, *Nothropus priscus*, MACN Pv 975 (holotipo); **B**, *Nothropus tarijensis*, MACN Pv 1112 (holotipo); **C**, *Nothropus carcaranensis*, MACN Pv 11555 (sintipo). **Abreviaturas:** ac, alvéolo del caniniforme; a. atr. cz., alvéolo atrofiado; cav.p, cavidad pulpar; can.mand, canal mandibular; cem.r, cemento radicular; cor.a, cortical alveolar; ea, espacio alveolar; ped, porción externa del diente; R, raíz.

Figure 7. Radiography in lateral view. **A**, *Nothropus priscus*, MACN Pv 975 (holotype); **B**, *Nothropus tarijensis*, MACN Pv 1112 (holotype); **C**, *Nothropus carcaranensis*, MACN Pv 11555 (syntype). **Abbreviations:** ac, alveolus of the caniniform; a. atr. cz., atrophied alveolus; cav.p, pulp cavity; can.mand, mandibular canal; cem.r, radicular cementum; cor.a, cortical alveolar; ea, alveolar space; ped, external portion of teeth; R, root.

radiográfica muestra que el dentario de *Nothropus tarijensis* presenta la mayor densidad ósea, seguido por *Nothropus carcaranensis* y *Nothropus priscus*. Esto apoya la condición de individuo juvenil de *Nothropus priscus* (ver Ameghino, 1907; Bordas, 1942). En concordancia con esto, y como fue mencionado anteriormente, en vista lateral (Figura 7) se observa que el borde ventral del dentario de *Nothropus priscus* es menos convexo que en *Nothropus carcaranensis* y en *Nothropus tarijensis*, morfología que sugiere que se trata de un ejemplar juvenil. En este sentido, cabe destacar que Naples (1990) realizó un estudio sobre varios individuos de *Nothrotheriops shastensis*, concluyendo que dicho borde ventral acentúa su convexidad con la edad de los ejemplares. A su vez, y como fue mencionado en esta revisión y según varios autores (Ameghino, 1907; Bordas, 1942) el dentario de *Nothropus priscus* corresponde a un individuo claramente juvenil.

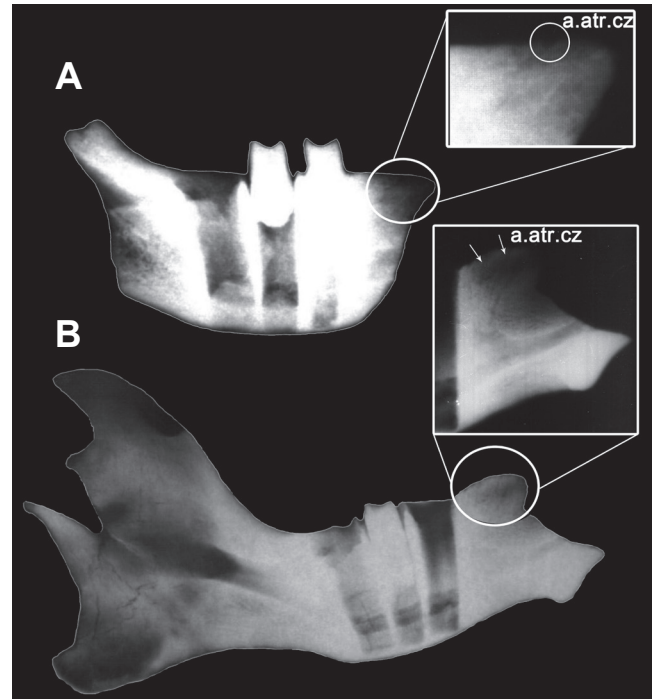


Figura 8. Radiografía en vista lateral con detalle del alvéolo del caniniforme atrofiado. **A**, *Nothropus tarijensis*, MACN Pv 1112 (holotipo); **B**, *Nothropus carcaranensis*, MACN Pv 11555 (sintipo). **Abreviatura:** a. atr. cz., alvéolo atrofiado.

Figure 8. Radiography in lateral view showing in detail the alveolus of the atrophied caniniform. **B**, *Nothropus tarijensis*, MACN Pv 1112 (holotype); **C**, *Nothropus carcaranensis*, MACN Pv 11555 (syntype). **Abbreviation:** a. atr. cz., atrophied alveolus.

En *Nothropus priscus* y *Nothropus carcaranensis* (Figuras 7A, C) el nervio dentario se extiende ventralmente a las raíces de los molariformes, a lo largo de todo el cuerpo mandibular en dirección antero-posterior.

Nothropus priscus presenta el alvéolo del caniniforme aún abierto; sin embargo, en *Nothropus carcaranensis* y *Nothropus tarijensis* este alvéolo está cerrado. Esta es otra evidencia que indica la presencia de un caniniforme en individuos juveniles de *Nothropus*, en concordancia con lo sostenido por Pujos (2001) y Perea (2007). A partir del estudio radiográfico se observa en *Nothropus tarijensis* (Figura 8A) una pequeña depresión en el hueso en forma de “V”, que se interpreta como el vestigio del alvéolo. Esta morfología concuerda con el proceso de cierre del alvéolo, que fue progresivamente cerrándose en sentido ventro-dorsal y desde las paredes laterales al centro, desarrollando de esta forma hueso secundario.

En *Nothropus carcaranensis* (Figura 8B) se observa que, a nivel de la pared mesial del alvéolo del m1 y el borde anterior de la mandíbula, existen dos áreas radiolúcidas (oscuras) y entre ellas se observa un espacio radiopaco el cual contiene tres canalículos (líneas radiolúcidas) que se conectan con el conducto del nervio inferior. Estos tres canalículos están rodeados de tejido óseo correspondiente a las trabéculas propias del hueso y se presentan en íntima relación con

la pared superior del nervio mandibular. Los canalículos, deciduos de filetes nerviosos y microcirculación, se ubican en la misma posición y dirección que ocupa el caniniforme presente en *Nothropus priscus*. En síntesis, tanto en *Nothropus carcaranensis* como en *Nothropus tarijensis* se observa la presencia de hueso secundario reemplazando al alvéolo (Figuras 8A, B). Al perderse la pieza dentaria se observa la existencia de un foramen claramente circunscripto en estos taxones (Figuras 5B, C).

En lo que respecta a los molariformes, en *Nothropus priscus* estos tienen una leve inclinación hacia delante con respecto al eje del diente en sus respectivos alvéolos, lo cual es considerado un rasgo de individuos juveniles; esta situación fue mencionada por Naples (1990) en varios especímenes juveniles de *Nothrotheriops shastensis*. A medida que el individuo crecía, el ángulo que existe entre el eje dorso-ventral de los molariformes y la superficie oclusal se acerca a 90°, carácter observable en *Nothropus carcaranensis* y *Nothropus tarijensis*.

En el cuerpo mandibular de los tres especímenes, próximo al área basal de los espacios alveolares se distinguen los siguientes elementos: (i) una zona radiopaca que corresponde a la cortical alveolar, (ii) una radiolúcida equivalente al espacio alveolar, (iii) seguido por otra zona radiopaca correspondiente a la raíz de la pieza dentaria donde se observa en continuidad un área radiolúcida correspondiente a lo que fue en su momento la cavidad pulpar. En este escenario, un análisis comparado entre *Nothropus priscus* y *Nothropus carcaranensis* (al reconocer el elemento radiolúcido central en la zona de la raíz, e identificarlo como el lugar que fue ocupado en su momento por la pulpa dental, órgano que determina la vitalidad de la pieza dentaria) sugiere claramente que *Nothropus priscus* corresponde a un individuo más joven que *Nothropus carcaranensis* y *Nothropus tarijensis*. Con el crecimiento de los ejemplares se va produciendo un engrosamiento del núcleo central de la dentina, desde el m3 hacia el m1, adquiriendo una mayor osificación y generando una ampliación de la profundidad en sentido dorso-ventral del cuerpo mandibular.

En vista lateral, al igual que en vista oclusal, se aprecia en las radiografías que en *Nothropus priscus* los molariformes se encuentran separados uno del otro mediante tabiques interdentarios; esta separación se mantiene relativamente constante a medida que los individuos van creciendo, observándose un leve aumento en su espesor en *Nothropus carcaranensis* y *Nothropus tarijensis*.

DISCUSIÓN

Numerosos autores han utilizado el género *Nothropus* para realizar comparaciones con otros notroterinos (ver, entre otros, Pujos, 2001; Perea, 2007; De Iuliis *et al.*, 2011; Brandoni, 2014; Brandoni & McDonald, 2015) o bien con otros grupos de perezosos terrestres (*e.g.* Megatherioidea, Pujos *et al.*, 2011, 2014). Sin embargo, en ninguno de estos trabajos se discutió la validez del género y/o de las especies incluidas en el (*Nothropus priscus*, *Nothropus carcaranensis* y *Nothropus tarijensis*).

Los estudios realizados indican que en *Nothropus carcaranensis* el alvéolo del caniniforme se encuentra atrofiado. Esto es evidente en la radiografía en la cual se distingue la presencia de hueso secundario. De hecho, las diferencias que hay entre *Nothropus priscus* y *Nothropus carcaranensis* se corresponden con distintos estadios ontogenéticos (Ameghino, 1907; Bordas, 1942). Esto concuerda con las observaciones de Ameghino (1907) y Bordas (1942), quienes planteaban la posibilidad de que *Nothropus priscus* fuese un individuo juvenil basándose en la textura del hueso (Figura 7A). Otra características que se observan en las radiografías y que corroboran el estadio ontogenético de *Nothropus priscus* es el hecho de que los tabiques óseos (alvéolos) ocupan todo el cuerpo mandibular en sentido dorso-ventral (alvéolos) (Figura 7A), carácter presente en individuos juveniles (ver Naples, 1990). En *Nothropus carcaranensis* esto no sucede, debido a que la parte ventral del cuerpo de la mandíbula tiene un mayor desarrollo y los tabiques alveolares no alcanzan el borde inferior, carácter propio de individuos adultos. Esto explica también la diferencia en la forma del cuerpo mandibular. En ese lineamiento, cabe destacar que el hueso alveolar no se hubiese desarrollado en ausencia de dientes. Por otro lado, *Nothropus priscus* muestra una clara inclinación de los molariformes dentro de sus respectivos alveolos, lo cual es considerado un carácter juvenil (ver Naples, 1990).

A su vez, *Nothropus carcaranensis* y *Nothropus tarijensis* presentan un mayor desarrollo del núcleo central de la dentina, característico de ejemplares adultos (ver Naples, 1990). *Nothropus priscus* presenta un aumento en el desarrollo de los tabiques inter-alveolares y el del margen labial claramente desarrollado, lo que posibilita el aumento de tamaño de los molariformes por una expansión hacia labial con el crecimiento. De igual modo, en la radiografía se observa en *Nothropus carcaranensis* la presencia de un alvéolo cicatrizado, en tanto que la existencia de hueso cribiforme indica que la pérdida del caniniforme fue prematura, lo que explica que el espacio correspondiente a dicho alvéolo esté sellado. En *Nothropus carcaranensis* y *Nothropus tarijensis* se observa una reabsorción en respuesta a la caída dental (ver Meikle, 2002). Por el contrario, en *Nothropus priscus* el caniniforme es aún visible.

En síntesis, este conjunto de observaciones nos lleva a proponer que *Nothropus carcaranensis* es un ejemplar adulto y *Nothropus priscus* un juvenil. En este escenario, la ausencia de caracteres relevantes en *Nothropus priscus* indica que este taxón debe ser considerado como una *species inquirenda* (ver ICZN, 1999).

Por otro lado, las comparaciones efectuadas entre *Nothropus carcaranensis* con respecto a *Nothropus tarijensis* muestran notables diferencias. La mandíbula de *Nothropus tarijensis* presenta una mayor altura y es claramente más robusta que la de *Nothropus carcaranensis*. Sin embargo, al aumentar la dimensión de la serie dentaria se observa una disminución del índice de hipsodondia, calculado como el cociente entre el alto de la rama mandibular y el largo de la serie dentaria inferior (ver Bargo *et al.*, 2006). A su vez, el margen ventral del dentario de *Nothropus tarijensis* presenta una muy leve

convexidad e inmediatamente por detrás del m3 adquiere una pequeña curvatura para luego dar origen al inicio del proceso angular. El margen anterior del proceso coronoides tiene una mayor inclinación con respecto al plano oclusal, a diferencia de *Nothropus carcaranensis*. Otra diferencia que se observa en *Nothropus tarijensis*, es el mayor tamaño de la abertura externa de la rama lateral del canal alveolar. En vista oclusal, la cara labial es menos conexa, y la rama mandibular es más robusta. Este conjunto de caracteres sugiere fuertemente que *Nothropus tarijensis* es una especie válida y hasta el momento solo registrada en el Pleistoceno del Valle de Tarija, Bolivia.

CONCLUSIONES

A partir de la revisión realizada se concluye lo siguiente:

- Ciertos caracteres de *Nothropus priscus* (e.g. alvéolo del caniniforme abierto y la curvatura del borde ventral del dentario) indican que se trata de un individuo juvenil, en tanto que *Nothropus carcaranensis* está representado por un ejemplar adulto. La ausencia de caracteres de relevancia indican que *Nothropus priscus* debe ser considerado como una *species inquirenda*.

- El maxilar MACN Pv 11300 incluido dentro del sintipo de *Nothropus carcaranensis*, en realidad corresponde a un Nothrotheriinae indet.; es posible que se trate de un individuo juvenil teniendo en cuenta sus medidas y suturas aun visibles.

- La morfología mandibular de *Nothropus tarijensis* es claramente diferente a la de *Nothropus carcaranensis*: (i) la mandíbula de *Nothropus tarijensis* presenta mayor altura y es más robusta que la de *Nothropus carcaranensis*; (ii) el ángulo entre el plano de la superficie oclusal de los molariformes y el borde anterior de la rama ascendente la cual es mayor en *Nothropus tarijensis*; (iii) mayor tamaño de la abertura externa de la rama lateral del canal alveolar. En consecuencia, la evidencia sugiere que tanto *Nothropus tarijensis* y *Nothropus carcaranensis* son las dos especies válidas.

AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestro agradecimiento a A. Kramarz y S. Álvarez del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (MACN) por facilitar el acceso a las colecciones bajo su cargo. Al Instituto de Zoonosis Luis Pasteur, al J.L. Molina por su gentil atención y al área de radiología. A A.M. Ghilardi, y D. Perea por el envío de fotografías. A R.V.L. Rebeiro por el resumen y P. Cuaranta por los dibujos. A P. Gutiérrez, Seniquiel, J.M. Vallejos y M. Zozaya por su buena predisposición y colaboración. Finalmente, a los revisores (D. Perea y D. Brandoni) y al editor (K. Porpino) cuyas correcciones mejoraron la calidad de esta contribución. PI Q003/14 (SGCyT-UNNE).

REFERENCIAS

- Akersten, W.A. & McDonald, H.G. 1991. *Nothrotheriops* from the Pleistocene of Oklahoma and paleogeography of the genus. *The Southwestern Naturalist*, **36**:178–185. doi:10.2307/3671918
- Ameghino, F. 1907. Notas sobre una pequeña colección de huesos de mamíferos procedentes de las grutas calcáreas de Ipiranga en el estado de São Paulo, Brazil. *Revista del Museo Paulista*, **7**:59–124.
- Bargo, M.S.; De Iuliis, G. & Vizcaíno, S.F. 2006. Hypsodonty in Pleistocene ground sloths. *Acta Palaeontologica Polonica*, **51**:53–61.
- Bell, C.J.; Lundelius E.L.Jr.; Barnosky, A.D.; Graham, R.W.; Lindsay, E.H.; Ruez, D.R.Jr.; Semken, H.A.Jr.; Webb, S.D. & Zakrzewski, R.J. 2004. The Blancan, Irvingtonian, and Rancholabrean mammal ages. In: M.O. Woodburne (ed.) *Late Cretaceous and Cenozoic mammals of North America: biostratigraphy and geochronology*, Columbia University Press, p. 232–314.
- Bordas, A.F. 1942. Observaciones sobre algunos Nothrotheriinae (Gravigrada). *Physis*, **19**:173–179.
- 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**:94–105. doi:10.5710/AMEGH.05.12.2013.1267
- Brandoni, D. & McDonald, H.G. 2015. An enigmatic Nothrotheriinae (Xenarthra, Tardigrada) from the Pleistocene of Argentina. *Ameghiniana*, **52**:294–302. doi:10.5710/AMGH.21.10.2014.2817
- 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*, **6**:263–274.
- Burmeister, H. 1882. *Nothropus priscus*, ein bisher unbekanntes fossilies Faulthier. *Sitzungsberichte der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, **28**:613–620.
- Burmeister, H. 1887. Neue Beobachtungen an *Coelodon*. *Sitzungsberichte der königlich preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin*, **42**:857–862.
- Cartelle, C. & Fonseca, J.S. 1983. Contribuição ao melhor conhecimento da pequena preguiça terrícola *Nothrotherium maquinense* (Lund) Lydekker, 1889. *Revista Lundiana*, **2**:127–181.
- Chimento, N.R. & Vezzosi, R.I. 2015. Anatomía craneana de *Morenelaphus* (Mammalia, Cervidae): descripción y comparación del basicráneo. In: SIMPOSIO DEL MIOCENO-PLEISTOCENO DEL CENTRO Y NORTE DE ARGENTINA, 3, 2015. *Resúmenes*, Corrientes, p. 11.
- Coltorti, M.; Abbazzi, L.; Ferreti, M.; Lacumin, P.; Paredes, F.R.; Pellegrini, M.; Pieruccini, P.; Rustioni, M.; Tito, G. & Rook, L. 2007. Last glacial mammals in South America: a new scenario from the Tarija Basin (Bolivia). *Naturwissenschaften*, **94**:288–299. doi:10.1007/s00114-006-0196-9
- De Iuliis, G.; Gaudin, T.J. & Vicens, M.J. 2011. A new genus and species of nothrotheriid sloth (Xenarthra, Tardigrada, Nothrotheriidae) from the late Miocene (Huayquerian) of Peru. *Palaeontology*, **54**:171–205. doi:10.1111/j.1475-4983.2010.01001.x
- De Iuliis, G.D.; McDonald, H.G.; Stanchly, N.; Spenard, J. & Powis, T.G. 2015. *Nothrotheriops shastensis* (Sinclair) from Actun Lak: first record of Nothrotheriidae (Mammalia, Xenarthra, Pilosa) from Belize. *Ameghiniana*, **52**:153–171. doi:10.5710/AMGH.05.11.2014.2821
- Gaudin, T.J. 1999. The morphology of xenarthrous vertebrae (Mammalia: Xenarthra). *Fieldiana Geology New Series*, **41**:1–38. doi:10.5962/bhl.title.5269
- Gaudin, T.J. 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence.

- Zoological Journal of the Linnean Society*, **140**:255–305. doi:10.1111/j.1096-3642.2003.00100.x
- Gaudin, T.J. & McDonald, H.G. 2008. Morphology based investigations of the phylogenetic relationships among extant and fossil xenarthrans. In: S.F. Vizcaíno & W.J. Loughry (eds.) *The biology of the Xenarthra*, University Press of Florida, p. 24–36.
- Hoffstetter, R. 1954. Les Gravigrades (Edentés Xénarthres) des cavernes de Lagoa Santa (Minas Gerais, Brésil). *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie*, **16**:741–764.
- Hoffstetter, R. 1963. La faune pléistocène de Tarija (Bolivie). *Bulletin Muséum National d'Histoire Naturelle*, **35**:194–203.
- ICC, 2015. International Chronostratigraphic Chart, International Commission on Stratigraphy. Disponible en <http://www.stratigraphy.org/ICSChart/ChronostratChart2015-01.pdf>; visitado en 14/04/2017.
- ICZN, 1999. International Commission on Zoological Nomenclature. *International Code of Zoological Nomenclature adopted by the XX General Assembly of the International Union of Biological Sciences*. London, International Trust for Zoological Nomenclature, 306 p.
- Iriondo, M. & Kröhlhling, D. 2009. From Buenos Aires to Santa Fe – Darwin's observations and modern knowledge. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, **64**:109–123.
- Kraglievich, L. 1925. Un nuevo eslabón en la serie filogenética de la Subfamilia Nothrotheriinae: *Senetia mirabilis*. Nuevo género y especie de la Formación Entrerriana. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, **33**:177–193.
- Lund, P.W. 1839. Coup d'oeil sur les especes éteintes de mammiferes du Brésil, extrait de quelques mémoires présentés à l'Académie Royale des Sciences de Copenhague. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, **2**:214–234.
- Lydekker, R. 1889. Palaeozoology: Vertebrata. In: H.A. Nicholson & R. Lydekker (eds.) *A manual of Paleontology for the use of students with general introduction on the principles of paleontology*, William Blackwood and Sons, p. 889–1624.
- MacFadden, B.J.; Zeitler, P.K.; Anaya, F. & Cottle, J.M. 2013. Middle Pleistocene age of the fossiliferous sedimentary sequence from Tarija, Bolivia. *Quaternary Research*, **79**:268–273. doi:10.1016/j.yqres.2012.12.009
- McDonald, H.G. 1995. Gravigrade Xenarthrans from the early Pleistocene Leisey Shell Pit 1A, Hillsborough County, Florida. *Bulletin Florida Museum of Natural History*, **37**:345–373.
- McDonald, H.G. & De Iuliis, G. 2008. Fossil history of sloths. In: S.F. Vizcaíno & W.J. Loughry (eds.) *The Biology of the Xenarthra*, University Press of Florida, p. 39–55.
- McDonald, H.G. & Jefferson, G.T. 2008. Distribution and habitat of *Nothrotheriops* (Xenarthra, Nothrotheridae) in the Pleistocene of North America. Natural In: X. Wang & L.G. Barnes (eds.) *Geology and Vertebrate Paleontology of Western and Southern North America*, Los Angeles, History Museum of Los Angeles County, p. 313–331 (Science Series 41).
- McDonald, H.G. & Naples, V.L. 2007. Xenarthra. In: Janis, C.M.; Gunnell, G.F. & Uhen, M.D. (eds.), *Evolution of Tertiary Mammals of North America*, Cambridge University Press, p. 147–160.
- Meikle, M.C. 2002. *Craniofacial development, growth and evolution*. 1ª ed. Norfolk, Bateson Publishing, 364 p.
- Mones, A. 1986. Paleovertebrata sudamericana. Catálogo sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I. Lista preliminar y bibliográfica. *Courier Forschungs Institut Senckemberg*, **82**:1–625.
- Naples, V.L. 1990. Morphological changes in the facial region and a model of dental growth and wear pattern development in *Nothrotheriops shastensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **10**:372–389.
- O'Leary, M.A. et al. 2013. The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of placentals. *Science*, **339**:662–667. doi:10.1126/science.1229237
- Paula Couto, C. 1971. On two small Pleistocene ground- sloths. *Anais da Academia brasileira de Ciências*, **43**:499–513.
- Perea, D. 2007. *Nothrotherium* cf. *N. maquinense* (Xenarthra, Tardigrada) en la Formación Sopas (Pleistoceno tardío de Uruguay). *Revista de la Sociedad Uruguaya de Geología*, **14**:5–9.
- Pujos, F. 2001. Nouvelles données sur le genre *Nothrotherium* Lydekker, 1889 et validité des espèces *N. maquinense* (Lund, 1839) et *N. escrivanense* (Reinhardt, 1878). *Geobios*, **34**:349–356. doi:10.1016/S0016-6995(01)80081-4
- Pujos, F.; De Iuliis, G. & Quispe, B.M. 2011. *Hiskatherium saintandrei*, gen. et sp. nov.: an unusual sloth from the Santacrucian of Quebrada Honda (Bolivia) and an overview of middle Miocene, small megatherioids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **31**:1131–1149. doi:10.1080/02724634.2011.599463
- Pujos, F.; De Iuliis, G.; Quispe, B.M. & Flores, R.A. 2014. *Lakukullus anatisrostratus*, gen. et sp. nov., a new massive nothrotheriid sloth (Xenarthra, Pilosa) from the middle Miocene of Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **34**:1243–1248. doi:10.1080/02724634.2014.849716
- Pujos, F. et al. 2016. A new nothrotheriid xenarthran from the early Pliocene of Pomata-Ayte (Bolivia): new insights into the caniniform–molariform transition in sloths. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **178**:679–712. doi:10.1111/zoj.12429
- Schulthess, B. 1920. Beiträge zur Kenntniss der Xenarthra auf Grund der "Santiago Roth'schen Sammlung" des Zoologischen Museum der Universität Zürich, das Skelett der Hand und des Fusses der Xenarthra, etc. *Mémoires de la Societe Paléontologique Suisse*, **44**:1–120.
- Sinclair, W.J. 1905. New Mammalia from the Quaternary caves of California. *University of California Publications, Bulletin of the Department of Geology*, **4**:145–161.
- Stock, C. 1917. Structures of the pes in *Myiodon harlani*. *Bulletin of the Department of Geology, University of California*, **10**:267–286.
- Stock, C. 1925. Cenozoic gravigrade edentates of Western North America: with special reference to the Pleistocene Megalonychinae and Mylodontidae of Rancho La Brea. *Carnegie Institution of Washington*, **331**:1–206.
- Tonni, E.P.; Soibelzon, E.; Cione, A.L.; Carlini, A.A.; Scillato Yané, G.J.; Zurita, A.E. & Paredes, F.R. 2009. Preliminary correlation of the Pleistocene sequences of the Tarija valley (Bolivia) with the Pampean chronological standard. *Quaternary International*, **210**:57–65. doi:10.1016/j.quaint.2009.06.015
- Vizcaíno, S.F. & Bargo, M.S. 2014. Loss of ancient diversity of xenarthrans and the value of protecting extant armadillos, sloths and anteaters. *Edentata*, **15**:27–38. doi:10.5537/020.015.0111