

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS GEOLÓGICAS



TESIS DOCTORAL

**Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador: Sistemática, Distribución
Estratigráfica, Paleobiogeografía y Paleoambientes**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR

PRESENTADA POR

José Luis Román Carrión

DIRECTOR:

María Paloma Sevilla

Madrid

©José Luis Román Carrión, 2022

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

AGRADECIMIENTOS

Quiero empezar agradeciendo a mi Familia, principalmente a mi Hijo Samuel y a mi amada Esposa María José por ser el mejor y más grande motivo para despertar cada mañana. A mi Madre Enid y a mi Padre Guido, por dar todo de sí a lo largo de estas hermosas décadas. A mi Hermana Carlita y a mi Hermano Carlos por aquellos años de cariño y amor. A mis sobrinos Sofía, Pablo y Martín, por encarnar la esperanza, la fuerza y la juventud. A Cecilia Cherrez y Jorge Calderón. A todos ustedes les dedico este esfuerzo.

A mi Directora Paloma Sevilla, por la infinita paciencia, el apoyo y los buenos consejos.

A los Amigos que han colaborados con sus valiosos consejos para la elaboración del manuscrito; Ángel Miño-Boilini, Darin Croft, Luciano Brambilla y Alfredo Zurita.

A Hernando Román, Patricio Macas, Alejandro Mesías, Karina Noboa, Esteban Benalcázar, Laura Rosado, David Ñauñay, Ana Cabero, Pedro Reyes, Robert Andrade, Juan Vizuete, Mabel Estevez, por su valiosa ayuda durante las diferentes fases de campo. A mis queridos compañeros del Dpto. de Biología y el Museo “Gustavo Orcés” de la Escuela Politécnica Nacional. A Amalia Espinoza y a Cecilia Deschamps por la ayuda en la traducción de los artículos que salieron a partir del presente trabajo. A Martha Espinosa (Museo del Instituto Nacional Mejía), Consuelo Montalvo (Universidad Central del Ecuador), Diego Inclán (INABIO), Erik López y Juan Abella (Museo Megaterio), por permitir el acceso a las colecciones científicas a su cargo. A mis amigos a la distancia: Omar, Patricia, Valeria, Erwin. A Pablo Lara, por sus valiosos consejos en la elaboración de las figuras.

Contenido

ABSTRACT.....	1
RESUMEN	4
1. INTRODUCCIÓN	8
1.1. EL SUPERORDEN XENARTHRA (Cope, 1889).....	10
1.2. EL ORDEN PILOSA (Flower, 1883).....	12
1.3. LOS PILOSOS DEL NOROCCIDENTE DE SUDAMÉRICA	16
2. ANTECEDENTES.....	18
2.1. REGISTRO ECUATORIANO DE XENARTHRA PILOSA.....	18
2.2. INVESTIGACIONES PALEONTOLÓGICAS EN LAS CUENCAS INTRAMONTAÑOSAS DEL MIOCENO DEL SUR DEL ECUADOR	22
2.2.1 Contexto paleoecológico de las cuencas intramontañosas del mioceno del sur del Ecuador	24
2.3. INVESTIGACIONES PALEONTOLÓGICAS EN LAS CUENCAS INTERANDINAS PLEISTOCÉNICAS DEL ECUADOR	25
1.3.1 Contexto paleoecológico de las cuencas interandinas pleistocénicas del Ecuador	25
3. OBJETIVOS	28
4. METODOLOGÍA	30
5. CONTEXTO GEOLÓGICO	38
5.1. LAS CUENCAS INTRAMONTAÑOSAS MIOCÉNICAS.	39
5.1.1. La cuenca de Cuenca	42
5.1.2. Cuenca Girón-Santa Isabel.	44
5.1.3. Cuenca de Nabón.....	44
5.1.4. La cuenca de Loja.....	45
5.1.5. La cuenca Malacatos – Vilcabamba	46
5.1.6. La cuenca Catamayo - Gonzanamá.....	47
5.2. EL CUATERNARIO DE LOS VALLES INTERANDINOS.....	49
6. RESULTADOS.....	55
6.1. XENARTHRA – PILOSA DEL MIOCENO DEL SUR DEL ECUADOR.....	55
6.1.1. Sistemática Paleontológica	59
6.1.2. Descripción y comparaciones	59
6.1.3. Sistemática Paleontológica	69
6.2. XENATHTRA PILOSA DEL PLEISTOCENO DEL ECUADOR	72
6.2.1. Osteología Comparativa de <i>Oreomyodon wegneri</i> (Xenarthra, Mylodontinae); definiendo el estatus taxonómico del Mylodonte endémico ecuatoriano.	73
6.2.2. Megalonychidae del Pleistoceno del Ecuador.....	98
7. DISCUSIÓN	114

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

7.1. XENARTHRA PILOSA DEL MIOCENO DEL SUR DEL ECUADOR.....	114
7.2. XENARTHRA PILOSA DEL PLEISTOCENO DEL ECUADOR.....	116
7.2.1. Estudio de la Osteología Comparativa del cráneo de <i>Oreomyodon wegneri</i> (Xenarthra, Mylodontinae), estado taxonómico.....	116
7.2.2. Los Megalonychidae del Pleistoceno Ecuatoriano.....	120
8. CONCLUSIONES	125
REFERENCIAS.....	129
ANEXO 1	151
ANEXO 2	166
ANEXO 3	167
ANEXO 4.....	170
ANEXO 5.....	173
ANEXO 6	175

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

ABSTRACT

The prolonged isolation of the South American subcontinent for almost 100 million years allowed the development of its own mammalian fauna that was affected some 3 million years ago by the north-south and south-north migratory movements that occurred as a result of the closure of the Isthmus of Panama, a process known as the Great American Biotic Exchange (GABI). Among this characteristic fauna are the superorder of placental mammals of the Xenarthra (anteaters, armadillos and sloths), characterized by anatomical peculiarities exclusive to the group. Sloths are grouped in the Folivora suborder, belonging to the Pilosa order, which includes the arboreal sloths, with both extant and fossil representatives, and the ground sloths, exclusively fossil. The rich record of ground sloths in South America shows the diversity reached by the group illustrated by the wide range of sizes, types of diets and locomotion. Its evolution and distribution patterns were conditioned by the orography, climate and migration events which are not yet fully clarified.

This Doctoral Thesis addresses the review of the material of fossil sloths from Ecuador, increasing the existing data with new material collected in 6 locations from the Miocene and Pleistocene, thereby contributing to increase the record of this fossil fauna providing new data that serves to clarify the evolutionary history of the Xenarthra - Pilosa.

By means of a previous exhaustive review of published literature dealing with American fossil sloths, this doctoral thesis has enabled to update the data corresponding to the material of giant sloths stored in collections and repositories of Natural History of Ecuador. These fossils have been reviewed using updated comparative anatomy criteria and morphometry, the geological and chronological information of the localities of origin has also been completed. The new material collected during the field work

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

although quite fragmentary, has allowed to increase the record of these mammals in Ecuador and has provided additional information of interest, serving as a basis to describe and highlight the anatomical differences between Miocene and Pleistocene species.

Among other results obtained in this thesis, it is worth mentioning the paleontological importance identified for the intra-montane basin of Nabón at the south of Ecuador, given its potential richness of Xenarthra and Notoungulate fossils. The Nabón basin is one of the latest areas in the Andean Mountain range that evidence the uplift that gave place to the Amazon basin. The survey and fossil collecting carried out for the thesis in this basin has enabled to increase the record of Ecuadorian Pilosa with new fossils found in two locations. These new records have a precise stratigraphy and absolute dating. The detailed study of the new material has shown that it differs from the taxa described in other South American Miocene localities such as those in Colombia, Venezuela or Peru. During the Pliocene, the Nabón region was under volcanic activity and hence without fossils. However, in its late Pleistocene deposits Xenarthra Pilosa fossils are again represented.

In this thesis a detailed anatomical review of the mylodont *Oreomyodon wegneri* of the inter-Andean valleys of northern Ecuador has been conducted, enabling to reassert its endemic nature based on unique features of its anatomy that sets it apart from other South American species. The phylogenetic analysis carried out considering these particular anatomical features has allowed to establish its kinship with the groups that colonized Central and North America.

The review and synthesis of Megalonychids recorded in the Ecuadorian Littoral has allowed to conclude that this group was represented in the region by at least one species. Unfortunately, the fragmentary nature of the fossils prevents at this stage to

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

assign them to a particular species and must wait for future discoveries. Finally, the revision and taxonomic update of the Pilosa fossils from the Ecuadorian Andes has revealed the erroneous assignment to the Mylodontidae family of a skull, that has been reassigned to *Ahytherium* sp., Megalonychidae family, after conducting a detailed anatomical study and obtaining an internal cast of its cranial cavity.

RESUMEN

El aislamiento prolongado del subcontinente de Sudamérica por casi 100 millones de años permitió el desarrollo de una fauna de mamíferos propia que se vio afectada hace unos 3 millones de años por los movimientos migratorios norte-sur y sur-norte ocurridos como consecuencia del cierre del istmo de Panamá, proceso conocido como Gran Intercambio Biótico Americano (GABI). Entre esta fauna característica se encuentran el superorden de mamíferos placentados de los Xenartros (osos hormigueros, armadillos y perezosos), caracterizados por peculiaridades anatómicas exclusivas del grupo. Los perezosos se agrupan en el suborden Folívora, perteneciente al orden Pilosa, y comprende perezosos arborícolas con representantes actuales y fósiles, y los perezosos terrestres, exclusivamente fósiles. El rico registro fósil de perezosos terrestres en Sudamérica muestra la diversidad que alcanzó el grupo manifestada por el amplio rango de tamaños, tipo de dietas y de locomoción. Su evolución y patrones de distribución estuvieron condicionados por la orografía, clima y migraciones, aún no plenamente esclarecidos.

La presente Tesis Doctoral aborda la revisión de material conocido de perezosos fósiles de Ecuador, incrementando los datos existentes con nuevo material recogido en 6 localidades del Mioceno y Pleistoceno, contribuyendo con ello a ampliar el registro de esta fauna fósil, aportando nuevos datos que sirvan para esclarecer la historia evolutiva de los Xenarthra - Pilosa.

Por medio de un exhaustivo trabajo bibliográfico previo, en esta Tesis Doctoral se han podido reunir los datos correspondientes al conjunto de material de perezosos gigantes depositados en colecciones y repositorios de Historia Natural del Ecuador. Estos fósiles se han revisado utilizando criterios de anatomía comparada actualizada y morfometría,

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

además de completar la información geológica y cronológica de las localidades de procedencia. La investigación desarrollada también ha incluido trabajo de campo que ha permitido ampliar el registro con material nuevo, que, aunque bastante fragmentario, ha proporcionado información adicional de interés sirviendo de base para describir y resaltar las diferencias anatómicas entre las especies del Mioceno y las del Pleistoceno.

Entre los resultados obtenidos en esta tesis, cabe señalar la importancia identificada por su potencial fosilífero, especialmente de *Xenarthra* y *Notoungulata*, de la cuenca intramontañosa de Nabón al sur del Ecuador, una de las cuencas testigo del último segmento de cordillera andina que al levantarse dio origen a la cuenca Amazónica. El trabajo de prospección y recolección realizado en esta cuenca para la tesis ha permitido ampliar el registro ecuatoriano de pilosos con nuevos fósiles hallados en dos localidades. Estos nuevos registros cuentan con una base estratigráfica precisa y dataciones absolutas. El estudio detallado de este nuevo material ha puesto en evidencia que se trata de especies diferentes a las correspondientes al material descrito en localidades miocénicas de otras regiones de Sudamérica, como Colombia, Venezuela o Perú. Después de un intervalo sin vertebrados fósiles correspondiente al Plioceno, durante el cual la región estuvo afectada por un importante volcanismo, los depósitos del Pleistoceno tardío cuentan de nuevo con registro de *Xenartros* pilosos.

En esta tesis también se ha abordado el estudio detallado del milodonte *Oreomyodon wegneri* de los valles interandinos del norte del Ecuador, que ha permitido corroborar su naturaleza endémica con características diferentes al resto de especies sudamericanas. El análisis filogenético realizado considerando estos rasgos anatómicos propios han permitido establecer su parentesco con los grupos que colonizaron Centro y Norteamérica.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

La revisión y síntesis realizada sobre el registro de Megalonychidae en el Litoral ecuatoriano ha permitido concluir que al menos una especie de este grupo habitó esta región, aunque el carácter fragmentario de sus fósiles no permite de momento asignarlos a una especie en particular.

Finalmente, el trabajo de revisión y actualización taxonómica de los fósiles de Pilosos de los Andes ecuatorianos ha puesto de manifiesto la asignación errónea a la familia Mylodontidae de un cráneo que ha sido reasignado a *Ahytherium* sp., familia Megalonychidae, después de su estudio anatómico detallado y la obtención de un molde interno de su cavidad craneal.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

CAPÍTULO 1 INTRODUCCIÓN

1. INTRODUCCIÓN

La Paleontología es una disciplina científica que se encarga del estudio de los organismos que han existido en tiempos geológicos anteriores al presente. El objeto de estudio de esta ciencia son los fósiles, que son los restos de organismos o trazas de actividad que se han conservado en las rocas (Albuja et al., 2012). Tradicionalmente, la Paleontología ha sido una ciencia “a caballo” entre la Biología y la Geología, aunque con el desarrollo progresivo de nuevas técnicas de estudio algunos enfoques de la Paleontología guardan fuerte relación con otros campos de las ciencias como la física (p. ej., la morfología funcional y biomecánica de los fósiles), la química (p. ej., fósiles químicos, estudios isotópicos sobre fósiles), bioquímica (Paleontología molecular) e incluso de áreas que no pertenecen a las ciencias, como la Paleontología social que pretende acercar los conocimientos paleontológicos a la sociedad. Las subdisciplinas tradicionales de la Paleontología, que fueron surgiendo a medida que los conocimientos de los fósiles se iban incrementando y desarrollando metodologías específicas para el hallazgo y estudio de éstos (Micropaleontología, Paleobotánica, Icnología, Paleontología de Invertebrados y Paleontología de Vertebrados), siguen siendo usadas tanto en los tratados de Paleontología como en las aulas donde se imparten estos conocimientos. En algunas universidades, sin embargo, se están abandonando estas divisiones clásicas y adoptando los nuevos enfoques en sus enseñanzas. La utilización de métodos informáticos que permiten manejar grandes cantidades de datos está impulsando la confección y trabajo con bases de datos, que facilitan, por ejemplo, la realización de análisis filogenéticos o visualizar patrones macroevolutivos, obteniendo resultados interesantísimos sobre la evolución de la vida. Sin embargo, esto está suponiendo un cierto abandono de los trabajos clásicos en la Paleontología: trabajo de

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

campo de prospección y excavación de fósiles, su limpieza y restauración, y estudio anatómico detallado para lograr asignarle un nombre específico. Esta Paleontología tradicional supone una gran inversión de tiempo y recursos frente a la comodidad y comparativa rapidez de obtención de resultados trabajando con bases de datos. Sin embargo, no se debe olvidar que estas bases de datos están construidas a partir de la información obtenida mediante el trabajo tradicional de la Paleontología. Nuevos hallazgos de fósiles demuestran que todavía es necesario trabajar en el campo; los enfoques modernos como la biomecánica, Paleontología molecular, etc. precisan de la existencia física de esos fósiles de los que obtener muestras para análisis o que analizar desde un punto de vista funcional, por ejemplo.

La presente Tesis Doctoral se encuadra en este enfoque tradicional de la Paleontología de Vertebrados, ha implicado trabajo de campo para recuperación de ejemplares fósiles, trabajo geológico para ubicar en el tiempo los fósiles recogidos; trabajo de laboratorio para restaurar y recomponer los restos, trabajo bibliográfico y comparativo con ejemplares depositados en colecciones de museos y universidades para dar nombre a los fósiles estudiados y ubicarlos en un patrón evolutivo. Concretamente se ha centrado en el estudio de un grupo de mamíferos peculiares del continente americano, los Xenarthra. Su interés radica en el hecho de que después del final del Cretáceo, en el continente americano la evolución de la fauna y la flora se caracteriza por tener rasgos particulares debido a su aislamiento, que marcan su diferenciación con respecto a las faunas y floras de los otros continentes. Concretamente el subcontinente de América del Sur se convirtió en una región geográfica aislada a modo de gran isla, apartada de todo contacto biótico con el resto de las masas continentales, favoreciendo el desarrollo y evolución de una flora y fauna particular (Croft, 2016; Pascual, 2006).

En el caso particular de los mamíferos, esta particularidad está representada principalmente por la presencia de marsupiales y Xenarthros que muestran en sus características anatómicas y fisiológicas particularidades únicas (Gardner, 2007; Benton, 1995).

1.1. EL SUPERORDEN XENARTHRA (Cope, 1889)

Xenarthra es un clado particular de mamíferos placentarios, caracterizados por especializaciones dentarias tales como la presencia de dientes prismáticos, hipsodontos y sin esmalte, aunque algunos taxones extintos si poseen esmalte (Ciancio et al., 2014) acompañados de una fuerte reducción dentaria y la presencia de articulaciones suplementarias entre los arcos vertebrales posteriores del tronco (articulaciones xenarthrales) además de las zigoapófisis normales (Meléndez 1990). El útero es doble y los testículos son abdominales (DeBlase 1981).

Las especies vivientes están divididas en dos Órdenes y cinco Familias: el Orden Cingulata incluye a la Familia Dasypodidae (armadillos); el Orden Pilosa, por su parte incluye las Familias Myrmecophagidae (Vermilinguas), Cyclopedidae (hormigueros), Bradypodidae (perezosos de tres dedos), and Megalonychidae (perezosos de dos dedos) siendo estos dos últimos grupos típicamente arbóreos (Gardner, 2007). Las especies vivientes representan una pequeña porción de la diversidad de estos mamíferos; concretamente para los perezosos entre el Cenozoico y la actualidad hay más de 100 géneros sido descritos (Delsuc et al., 2001).

Los Xenarthra constituyen un grupo endémico de América, cuyo origen, evolución y radiación se ha relacionado en gran medida con el aislamiento que afectó a América del Sur durante la mayor parte de la Era Cenozoica hasta la formación

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

definitiva del Istmo de Panamá (Woodburne, 2010; O'Dea et al., 2016). El origen de este antiguo clado es controvertido, y algunos autores argumentan que podría haber sido un evento que ocurrió después de la separación de América del Sur y África. 65–80 Ma (ver Vizcaíno y Bargo, 2014); sin embargo, la evidencia molecular sugiere que el clado podría haber surgido ca. 100 Ma (Delsuc et al., 2004).

Dentro de Xenarthra se reconocen dos grandes clados, Pilosa (osos hormigueros y perezosos) y Cingulata (armadillos) (Delsuc et al., 2002; Vizcaíno y Loughry, 2008; Gaudin y Croft, 2015) (Figura 1).

El registro de Xenarthra más antiguo corresponde a Cingulata y proviene del Paleoceno tardío / Eoceno temprano de Brasil y de la región patagónica de Argentina (Bergqvist et al., 2004; Carlini et al., 2010). Desde una perspectiva morfológica, Cingulata se caracteriza por la presencia de un escudo cefálico, un caparazón dorsal y una armadura caudal que cubren y protegen el cuerpo (Engelmann, 1985; Soibelzon et al., 2010). A su vez, el otro gran clado, Folivora, es uno de los grupos de mamíferos más característicos del Cenozoico de Sudamérica (McDonald y De Iuliis, 2008; Varela et al., 2019), cuyo registro fehaciente más antiguo procede del Eoceno tardío de Chubut y consiste en una porción de la serie dentaria inferior, con dos molariformes de *Pseudoglyptodon* (Simpson, 1948: fig. 23), que anteriormente se atribuía a *Glyptatelus fractus* (Xenarthra, Cingulata) (ver Brandoni et al., 2016). Se caracterizan morfológicamente por una dentición con cinco piezas superiores y cuatro inferiores y por la presencia de una abertura externa posterior del canal mandibular próxima a las uniones de la rama ascendente y la rama horizontal de la mandíbula (Gaudin y McDonald, 2008). Para el Neógeno, los perezosos terrestres están representados por las familias Mylodontidae, Nothrotheriidae, Megatheriidae y Megalonychidae (Gaudin y McDonald, 2008; Varela et al., 2019; Pujos et al., 2021). A su vez, los cingulados incluyen “Palaeopeltidae”,

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

Pampatheriidae, Dasypodidae, Chlamyphoridae, Pachyarmatheriidae, Peltephilidae y Glyptodontidae (Gibb et al., 2016; Fernicola et al., 2018).

Si bien el registro del Paleógeno de Xenarthra en América del Sur es bastante escaso en comparación con el período Neógeno, el inicio de sus grandes radiaciones y diversificaciones taxonómicas de este clado parece estar estrechamente relacionado con eventos climáticos-ambientales, particularmente desde el Oligoceno tardío (Zachos et al., 2001; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006; Gibb et al., 2016; Pujos et al., 2021). Como se mencionó, su registro paleontológico es mucho más completo desde el Neógeno, especialmente en la región patagónica de Argentina (Gaudin y Croft, 2015).

Existe una diferencia evidente en nuestro conocimiento de la historia evolutiva de Xenarthra al comparar los registros de latitudes altas y medias con las latitudes bajas, ya que la mayoría de los estudios se realizaron tradicionalmente en Argentina, sur de Brasil, Bolivia y Uruguay desde finales del siglo XIX (Ameghino, 1889; Lydekker, 1895; Cione et al., 2015). En las últimas dos décadas ha habido un incremento en los estudios de Xenarthra del Neógeno y más particularmente del Cuaternario del norte de Sudamérica, incluyendo Colombia, Venezuela y Ecuador, lo que resalta la importancia de estas áreas para entender la historia evolutiva de varios grupos, entre ellos Pilosa (ver Carlini et al., 2006 a y b; Rincón et al., 2015, 2017; Román-Carrión y Brambilla, 2019, entre otros), y también Cingulata (ver Carlini et al., 2008a; 2013; Castro et al., 2014).

1.2. EL ORDEN PILOSA (Flower, 1883)

Como ya se ha mencionado anteriormente, los Xenarthra se originaron en Sudamérica (Delsuc y Douzery, 2008) y una vez establecido el Istmo de Panamá en el Plioceno alcanzaron Centro América y Norteamérica, donde son representativas especies como *Nothrotheriops shastensis* y *Megalonyx jeffersonii*. Los perezosos terrestres del

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

Cuaternario tardío se extinguieron hace aproximadamente 10.000 años antes del presente al mismo tiempo que otra megafuna característica del final de la última glaciación. Algunos grupos de perezosos fueron capaces de alcanzar varias islas del

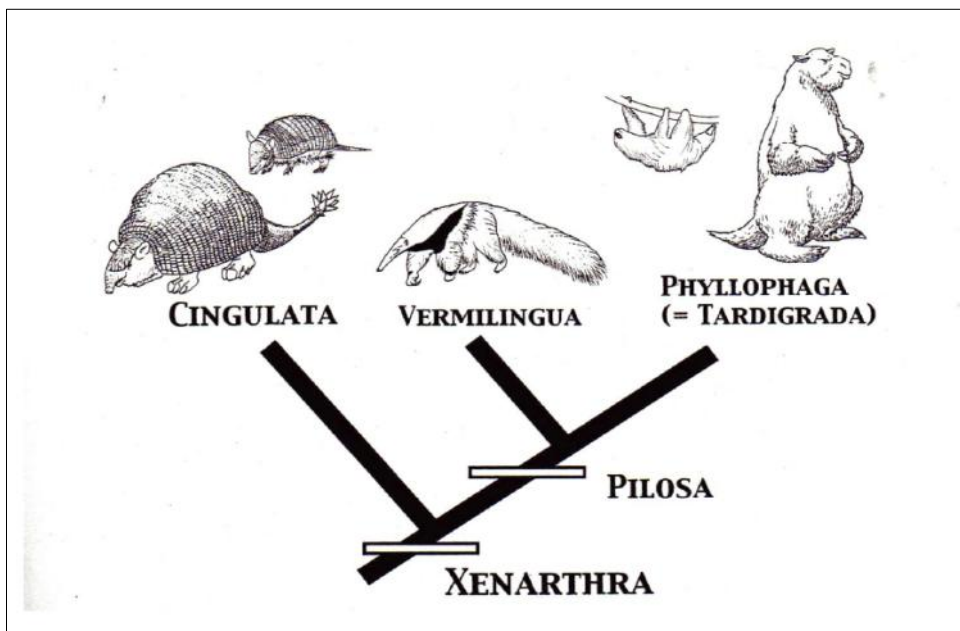


Figura 1. Cladograma que muestra las relaciones entre los tres subordenes de Xenarthra: Cingulata, Vermilingua y Phyllophaga (=Tardígrada o Folivora). De izquierda a derecha: *Deodicurus*, *Chaetophractus*, *Myrmecophaga*, *Choloepus*, *Megatherium*. Tomado de Gaudin y McDonald, 2008.

Caribe, dando lugar a una radiación endémica de los taxones cuaternarios (*Megalocnus*, *Neocnus*, *Acratocnus* y *Parocnus*) que se extinguieron poco después de la aparición de los humanos en las Antillas Mayores. 4.400 años (Delsuc et al., 2001).

Por su parte Megalonychidae es la familia más antigua del grupo Folivora; pertenecientes a esta familia, *Deseadognathus riggsi* (Carlini y Scillato Yané, 2004) y un Megalonychidae indeterminado (Pujos y De Iuliis, 2007) fueron registrados de edad Deseadense, South American land mammal ages (SALMA) de los Mamíferos Terrestres, Oligoceno de la Patagonia Argentina. La familia Megalonychidae incluye aproximadamente 28 géneros de perezosos extintos (Gardner, 2007).

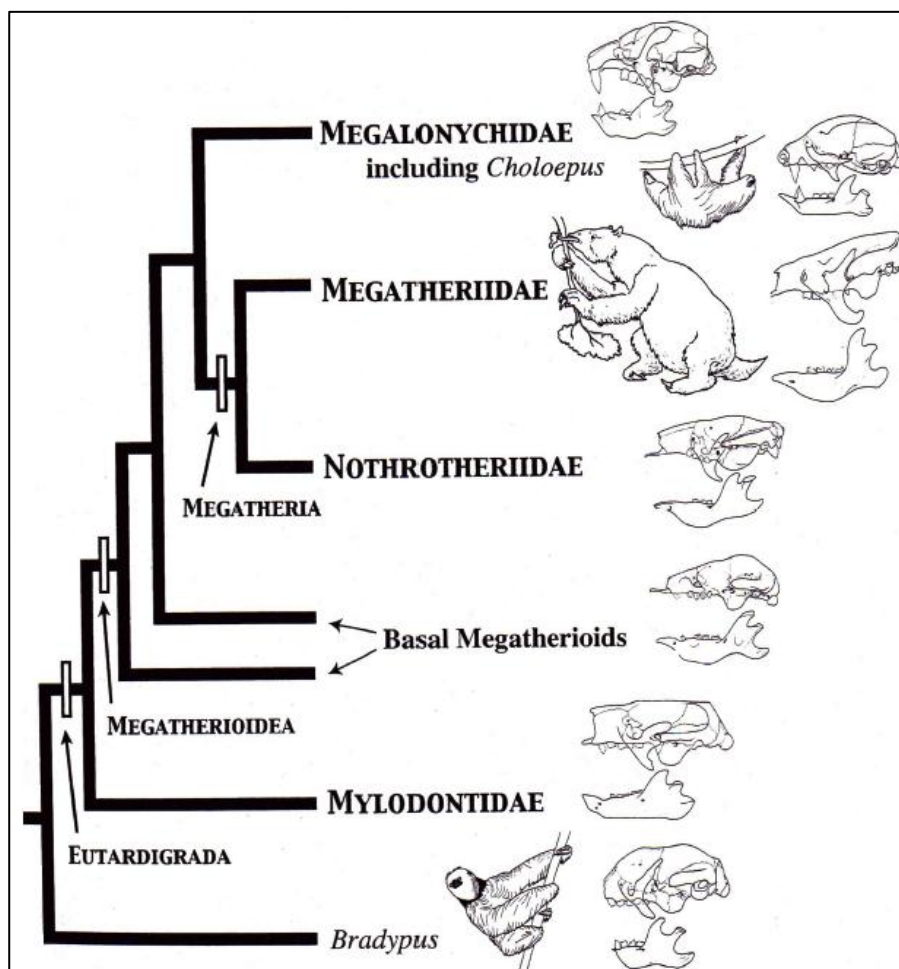


FIGURA 2. Cladograma que resume las relaciones entre Phyllophaga (=Tardígrada o Folivora). Tomado de Gaudin y McDonald, 2008.

También se han registrado fósiles de Megalonychidae del Cuaternario de América del Sur en Brasil (*Ahytherium aureum* Cartelle et al., 2008; *Australonyx aquae* De Iuliis et al., 2009). Tradicionalmente, Megalonychidae se subdividía en varias subfamilias (por ejemplo, Ortotheriinae, Megalocninae, Megalonychinae, Choloepodinae, Ocnopodinae). Sin embargo, no todos estos grupos son aceptados porque no están definidos en base a sinapomorfias o, al menos, no tendrían caracteres diagnósticos (Brandoni, 2011).

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

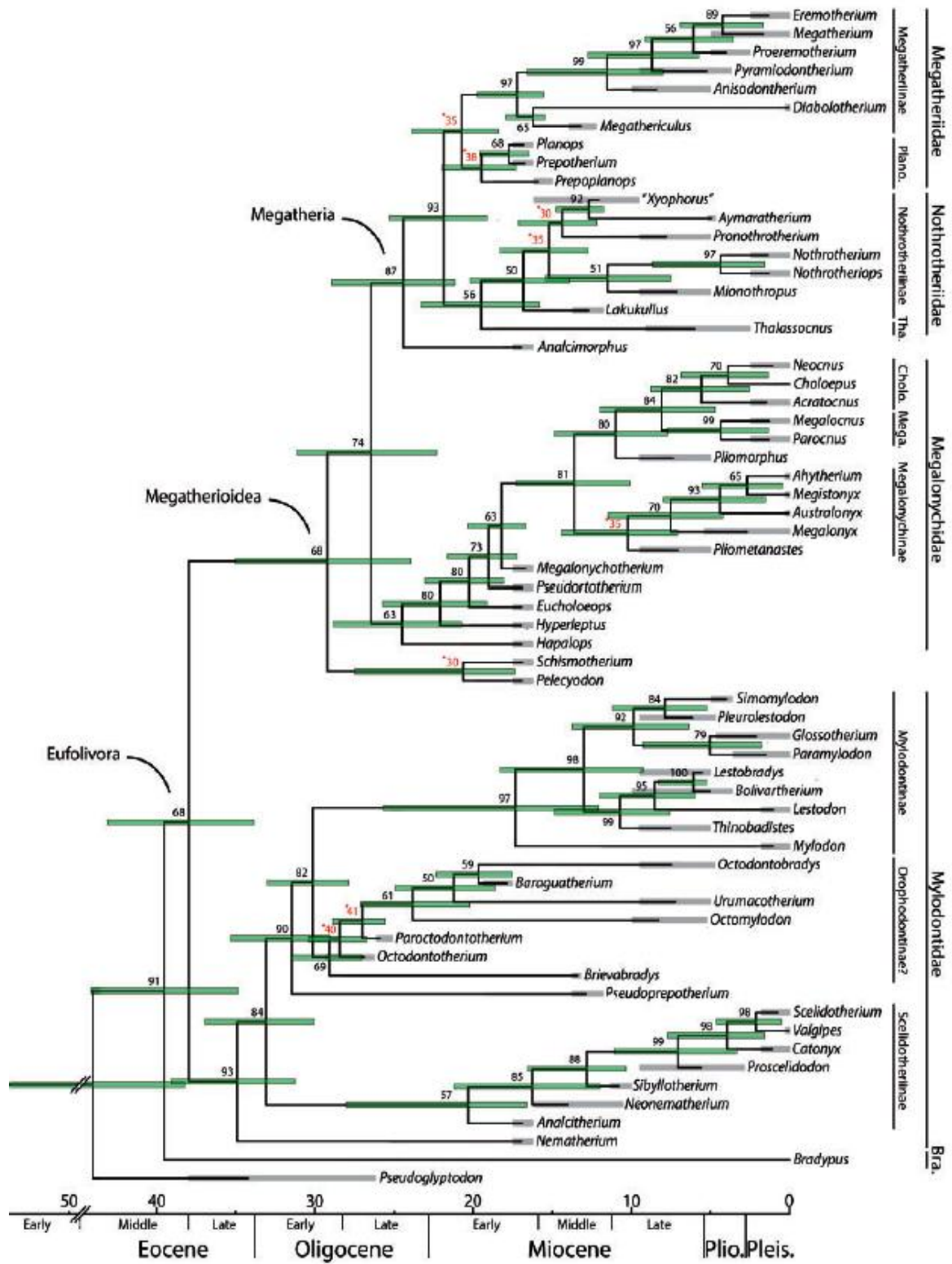


FIGURA 3. Relaciones filogenéticas calibradas en el tiempo de los perezosos. Bra. = Bradypodidae; Cholo. = Choloepodinae; Mega. = Megalocninae; Plano. = Planopsinae; Plio. = Plioceno; Pleis. = Pleistoceno; Tha. = Thalassocninae. Tomado de Varela et al. 2019.

Gaudin (2004) y Varela et al (2019) realizaron dos análisis de las relaciones filogenéticas entre los perezosos basándose en evidencias del cráneo y dentición, posicionando a *Bradypus* como un taxón hermano del resto de los perezosos y ubicando a *Choloepus* con los miembros de la familia Megalonychidae (Figura 2). Sin embargo, análisis filogenéticos moleculares recientes sugieren que el perezoso de dos dedos viviente *Choloepus* podría ser un miembro existente de Mylodontinae (Presslee et al., 2019).

1.3. LOS PILOSOS DEL NOROCCIDENTE DE SUDAMÉRICA

Existe una marcada diferencia en el conocimiento de la historia evolutiva de *Xenarthra* al comparar los registros de latitudes altas y medias con las latitudes bajas, ya que la mayoría de los estudios se realizaron tradicionalmente en países como Argentina, Brasil, Bolivia, y Uruguay desde finales del siglo XIX (por ejemplo, los trabajos de Ameghino, 1889; Lydekker, 1895; Cione et al., 2015). En las últimas dos décadas ha habido un incremento de estudios de *Xenarthra* del Neógeno y más particularmente del Cuaternario procedentes de otras regiones como el norte de Sudamérica, incluyendo Colombia, Venezuela y Ecuador, lo que resalta la importancia de estas áreas para entender la historia evolutiva de varios grupos, entre ellos Pilosa (ver Carlini et al., 2006 a y b; Rincón et al., 2015, 2017; Román-Carrión y Brambilla, 2019, entre otros).

En Colombia, especial mención merece la localidad de La Venta (Formación Villavieja), estudiado por Hirschfeld (1985), McDonald 1997 y Villarroel (1998, 2000); así mismo en Venezuela la Formación Urumaco estudiada por Carlini et al., (2006a, 2006b) y Rincón et al., (2015).

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

CAPÍTULO 2 ANTECEDENTES

2. ANTECEDENTES

2.1. REGISTRO ECUATORIANO DE XENARTHRA PILOSA

Los primeros restos de milodontes ecuatorianos (perezosos extintos de mayor tamaño que los actuales) fueron reportados por M. Wagner (1860) en los páramos de Sisgun, provincia de Chimborazo, y fueron asignados a *Callistrophus priscus* Branco 1883.

Vale la pena mencionar que los restos de Milodonte que se encuentran actualmente depositados en el Centro Cultural Biblioteca Ecuatoriana “Aurelio Espinosa Polit” podrían ser los mismos que los descubiertos por E. Claveri en 1925, en las “Cangaguas de Cotocollao”, al norte de Quito; siendo éstos los primeros reportados dentro de la Hoya del río Guayllabamba.

Franz Spillmann en 1931 describió la especie *Mylodon wegneri* (Figura 4) y la subespecie *Mylodon robustus punini* a partir de material fósil recolectado en la “Quebrada de Chalán”, junto a Riobamba-Chimborazo (Hoffstetter, 1952). Este autor también informó de la presencia de muchos restos fósiles en el valle oriental de Quito y de la península de Santa Elena en la región litoral (Spillmann, 1931).

En 1952, R. Hoffstetter transfirió *Mylodon wegneri* a *Glossotherium wegneri* y estableció el subgénero *Oreomylodon* que había establecido en 1949 (Figura 5). Además, Hoffstetter aclaró que los animales de W. Branco y E. Claveri pertenecen al género *Glossotherium* y que tanto *Mylodon wegneri* como *Mylodon robustus punini* fueron mal descrito por Spillmann ya que el primero se describió a partir de especímenes juveniles y el último en material adulto de mylodontidos similares a

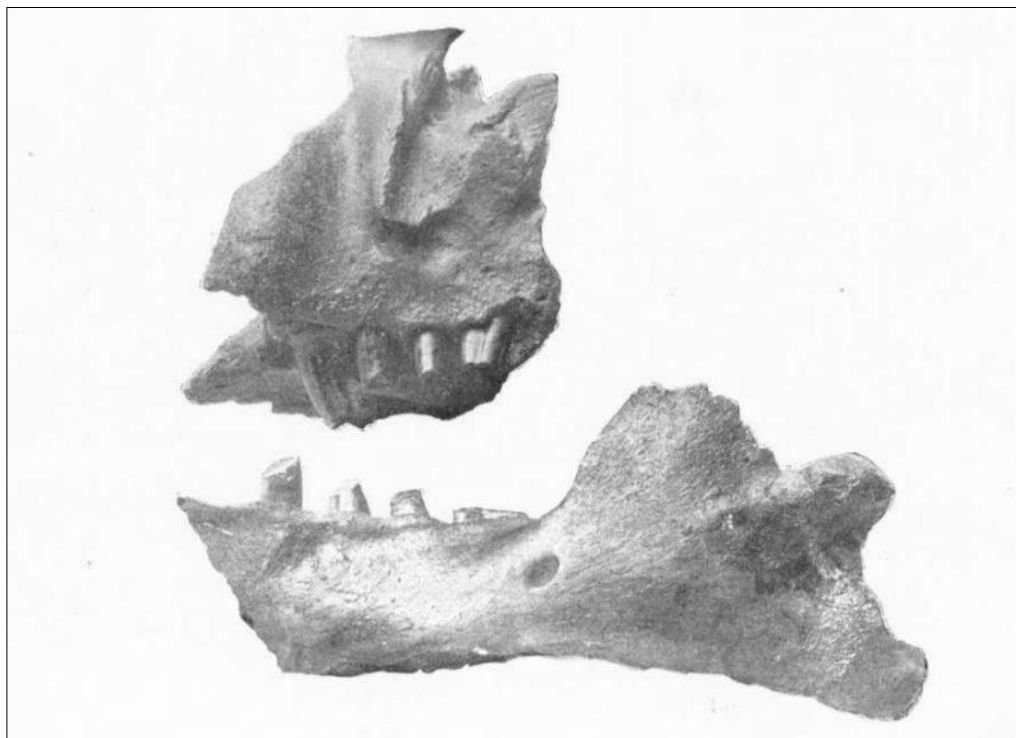


FIGURA 4. Imagen de *Mylodon wagneri* (*Oreomylodon wagneri*, Tomado de Spillmann, 1931.

Glossotherium; señaló además que todos los restos recolectados por él en los valles interandinos se encontraron solo en estratos del Pleistoceno tardío (Formación Cangagua). El trabajo R. Hoffstetter con los Xenartros pleistocénicos fue bastante extenso, incluyendo a otros grupos de Perezosos como Megaterios (*Eremotherium*, *Megatherium*) y Milodontes (*Glossotherium*, *Catonix*) grupos presentes además en la región litoral ecuatoriana (Hoffstetter, 1952).

Dechaseaux (1971) eleva el subgénero de Hoffstetter (1949), *Oreomylodon*, a género sin más justificación. El estatus genérico de *Oreomylodon* fue seguido por Esteban (1996), McDonald (2005) y De Iuliis et al., (2017); pero también carecía de un análisis formal del género. Dechaseaux, también reconoció que los mylodontinos norteamericanos no deberían incluirse en el género *Glossotherium*. Ficcarelli et al., (1997, 2003) y Coltorti et al., (1998) asignaron a la especie *G. wagneri* los fósiles de

mylodontinos encontrados en Cangaguas y asociados con *Haplomastodon waringi* (= *Notimastodon platensis*), *Mazama* y *Smilodon*. Más recientemente, en 2009 McAfee sinonimizó *G. robustum* Owen, 1842 y *G. wegneri* Spillmann, 1931 pero estudios recientes como Montellano y Román-Carrión (2011) reevaluaron el neotipo de *O. wegneri* en la colección de paleontología de la EPN y junto con nuevos ejemplares de *G. wegneri* encontrados en el centro histórico de Quito y el valle de Chillos (Román-Carrión 2012a, 2012b) reconoció la necesidad de una revisión en profundidad de esa sinonimia y la vigencia del género. En 2019 Román-Carrión y Brambilla realizaron una detallada revisión osteológica comparativa de varios cráneos de *Oreomyodon wegneri* comparándolo principalmente con *G. robustum* y otras especies de milodontinos, concluyendo además que *O. wegneri* es un especie endémica del Pleistoceno superior del noroccidente de Sudamérica, más relacionada evolutivamente con *Paramyodon harlani* que con *G. robustum* (artículo que forma parte de la presente Tesis Doctoral). Finalmente De Iuliis et al., (2020) re-assignaron la especie al género *Glossotherium* en base a nuevas comparaciones y descripciones de material no conocido y principalmente de la localidad Quebrada Pistud, provincia de Carchi.

El estatus taxonómico y vigencia de *Oreomyodon wegneri* toma relevancia en el contexto del conocimiento actual sobre los Mylodontinae de Ecuador que también incluye *G. tropicorum*, especie que fue recientemente revalidada con base en material recolectado en Corralito (Santa Elena-Ecuador) y en Talara. (Perú) (De Iuliis et al., 2017).

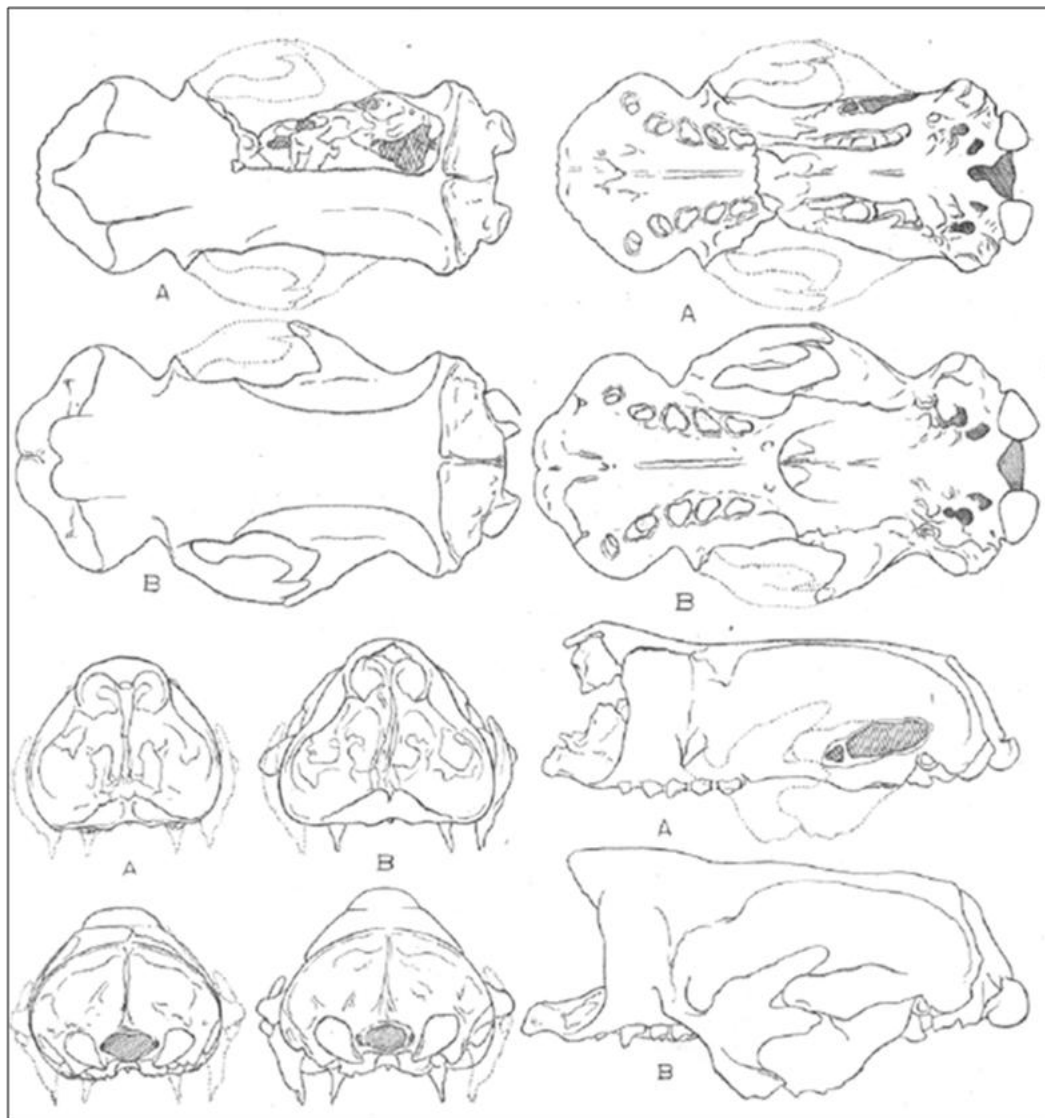


FIGURA 5. Lámina de cráneos de *Oreomylodon wegneri* (*Glossotherium Oreomylodon wegneri*) Tomado de Hoffstetter, 1952. Fig14, pag 91.

Por su parte, los restos fósiles de Megalonychidae de Ecuador son raros y su taxonomía no es bien conocida. Hoffstetter (1952) propuso el género *Megalonychidarum* para los escasos restos encontrados en la localidad de "La Carolina" (Salinas - provincia de Santa Elena) asignada al Pleistoceno tardío. Este autor describió seis dientes, tres izquierdos y tres derechos, además de cuatro falanges distales juveniles, cuya característica más importante es una marcada compresión transversal que el mismo autor comparó con el género *Nothrotherium*. Posteriormente entre los

años 2009 y 2010, durante una fase de campo de levantamiento de información estratigráfica de nuevos registros de megafauna (Román-Carrión, 2012c) se pudo registrar la presencia de nuevos restos de un Megalonychidae pequeño, muy incompleto y mal conservado en Río Briceño, al norte de la localidad de San Vicente, provincia de Manabí.

Finalmente, a lo largo del desarrollo de la presente Tesis Doctoral se ha realizado una re catalogación de material craneal de Mylodontinos, y se pudo separar un cráneo parcial, inicialmente asignado, en los catálogos de colección, con el número EPNV-4189 a la especie *Oreomyodon wegneri*, dicho cráneo es reconocido ahora como un megaloníquido. Este material conserva pocos datos de georeferenciación y como información únicamente se sabe que fue recolectado por el Sr. Claudio Reyes en Quebrada Grande, Punín, provincia de Chimborazo, probablemente entre las décadas de 1950 y 1960.

Las localidades con registros de Megalonychidae en Ecuador están asignadas al Pleistoceno tardío. 1: Terrazas de depósitos cuaternarios (San Vicente-Manabí) (Román-Carrión, 2012c); 2: Formación Cangagua (Punín-Chimborazo) (Sauer, 1950; 1965; Sánchez et al., 2013) y 3: Formación Tablazo (Manabí; La Carolina-Santa Elena) (Spillmann, 1941; 1942; 1948; Hoffstetter, 1952; Tito, 2008; Lindsey y López, 2015; Lindsey et al., 2020).

2.2. INVESTIGACIONES PALEONTOLÓGICAS EN LAS CUENCAS INTRAMONTAÑOSAS DEL MIOCENO DEL SUR DEL ECUADOR

Son varias las cuencas intramontañosas del sur de Ecuador que aquí se enumeran, las mismas han sido poco estudiadas desde un punto de vista paleontológico: La Cuenca de Cuenca (localidades como Cuenca (ciudad), Cojitambo, Azogues y Biblián), ya mencionados por Hoffstetter (1952), Repetto (1977), Burnham (1995), Kay

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

et al., (1997); la Cuenca Girón-Santa Isabel mencionada por Hoffstetter (1952); Madden et al., (1989); la Cuenca de Nabón (Nabón, Tambo Viejo y Cochapata) estudiada por Anthony (1922), Carlini et al., (2013), Feldmann et al., (1993), Hungerbühler et al., (1995), Madden et al., (1989), Román-Carrión (2015); la Cuenca de Loja (Loja (ciudad), San Cayetano, Virgen Pamba) estudiada por White (1927), Berry (1945), Madden et al., (1989); la Cuenca Malacatos - Vilcabamba estudiada por Albuja (2012), Bersosa & Román (2012), Herrera & Román (2012), Kowalski, 2001 y la Cuenca Catamayo – Gonzanamá, mencionada por Madden et al., (1989), Albuja et al., (2011) y Cadena & Román-Carrión (2018).

En este punto cabe mencionar que diferentes evidencias geológicas sugieren que el tectonismo mioceno en el noroeste de Sudamérica ha sido la causa del origen del río Amazonas y de los cambios en el patrón de drenaje de otros ríos importantes, como el Magdalena y el Orinoco (Hoorn y Wesselingh, 2010). Al respecto, varios estudios (Burnham, 1995; Hoorn et al., 1995; Kowalski, 2001; Burnham y Carranco, 2004; Hoorn y Wesselingh, 2010) proporcionaron evidencia sólida de que los valles intramontañosos del sur de Ecuador fueron las últimas regiones en levantarse a finales del Mioceno, convirtiéndose en la barrera geográfica que permitió la posterior formación de la actual Cuenca Amazónica (Hoorn et al., 1995).

Aunque el registro de plantas e invertebrados fósiles del sur de Ecuador es relativamente bien conocido y está mejorando (Berry, 1945; Bristow y Parodiz, 1982; Nutall, 1990; Burnham, 1995), solo tres hallazgos de mamíferos fósiles de las cuencas intramontañosas del Mioceno se han reportado, estos primeros registros incluyen el tercer molar superior parcial de un notoungulado toxodóntido denominado “*Prototrigodon*” de la Formación Biblián de la cuenca de Cuenca (Repetto, 1977), un roedor caviomorfo, *Drytomomys aequatorialis*, de una localidad cercana a Nabón

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

(Anthony, 1922), que nunca fue asignado a ninguna edad y una rama mandibular derecha con dos molariformes de *Xenastrapotherium aequatorialis* (Astrapotheriidae, Uruguaytheriinae) colectado en 1985 por R. Madden (Kay et al., 1997). Posteriormente el único *Xenarthra* descrito a nivel específico es un armadillo, Dasypodidae Dasypodini, *Anadasypus aequatorianus*, de la Formación Letrero (Mioceno tardío), especie más derivada en comparación con *A. hondanus* del Mioceno Medio de La Venta, Colombia (Carlini et al., 2013), así como restos de gliptodontes (Lomaphorini y Hoplophorini) de la misma localidad, mencionados por primera vez por estos mismos autores.

2.2.1 Contexto paleoecológico de las cuencas intramontañas del mioceno del sur del Ecuador

Kowalski (2001) estimó la paleotemperatura de la cuenca del Nabón durante el Mioceno tardío; afirmó que la TAM (temperatura media anual) disminuyó de $21,9\text{ C}^{\circ}$ ($\pm 2,6$) a $16,0\text{ C}^{\circ}$ ($\pm 2,6$) durante un intervalo de 0,4 a 0,8 Ma. A su vez, las estimaciones de paleoelevación sugieren que aumentó de 885 (± 585) m. a 1968 (± 585) m. durante el mismo intervalo (Mioceno medio a tardío) y que la elevación de la superficie se ha producido a una tasa de $0,14 \pm 0,05$ mm / año en los últimos 11 Ma (ver Kowalski, 2001). Este autor describió cuatro nuevas especies de plantas fósiles: *Coussapoa namarinia* (Cecropiaceae); *Machaerium nabonense* (Fabaceae); *Gouania andica* (Rhamnaceae); *Clusia lacustris* (Clusiaceae), y una extensa lista de especies típicas de la actual Cuenca Amazónica.

En las cuencas del Mioceno del sur de Ecuador, los datos geológicos junto con el registro de invertebrados (Feldmann et al., 1993; Bersosa y Román-Carrión, 2012; Herrera y Román-Carrión, 2012), peces (White, 1927), y especialmente plantas fósiles (Berry, 1945; Burnham, 1995; Kowalski, 2001; Burnham y Carranco, 2004), muestran

una relación directa con la actual Cuenca Amazónica, adicionalmente, existe una clara tendencia a la disminución de los cuerpos de agua salobre junto con un claro incremento en cuerpos de agua dulce en aguas turbulentas durante el posterior levantamiento de los Andes.

2.3. INVESTIGACIONES PALEONTOLÓGICAS EN LAS CUENCAS INTERANDINAS PLEISTOCÉNICAS DEL ECUADOR

1.3.1 Contexto paleoecológico de las cuencas interandinas pleistocénicas del Ecuador

En varias ocasiones se ha propuesto que al final del Pleistoceno existieron condiciones que alteraron el clima (Clapperton, 1987). La mayor extensión de los glaciares se alcanzó alrededor de los 30 kyr pb en América del Sur cuando las precipitaciones aumentaron considerablemente, pero coincide con una ligera caída tanto del nivel del mar como del nivel de los lagos debido al enfriamiento general del clima con una disminución de la temperatura media entre 5 ° y 8 ° C (Ficcarelli et al., 1997, Van der Hammen, 1983, Van der Hammen y Absy, 1994). Clapperton (1987) y Porter (1981) sugieren que la línea de nieve en los Andes norte y central habría sido de 1000 m. por debajo del límite actual y los glaciares tenían sus morrenas terminales a 3500 m de altitud (Ficcarelli et al., 1997). La Formación Cangagua que se encuentra a una altura entre 1900 y 3000 msnm. que contiene la mayoría de los restos de *O. wegneri*, se habría depositado durante estas condiciones.

Observaciones preliminares de especies de roedores de la Fm. Cangagua en la provincia de Chimborazo y de la misma formación en la provincia de Pichincha (Román-Carrión, 2012b; Román-Carrión et al., 2016), así como el registro de una musaraña fósil del género *Cryptotis* (Moreno y Román Carrión, 2017) de la misma localidad nos deja claro que el ecosistema dominante en estas localidades fue muy

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

comparable a los actuales páramos que dominan alturas circundantes a los 4000msnm. En este punto, el registro fósil es congruente con las observaciones geológicas antes mencionadas.

CAPÍTULO 3

OBJETIVOS

3. OBJETIVOS

El objetivo general del presente trabajo de Tesis Doctoral es describir por un lado las posibles nuevas especies de *Xenarthra Pilosa* registradas a partir del Mioceno en Ecuador, y por otro lado, actualizar su taxonomía, rango estratigráfico, paleoambientes, y distribución geográfica de este grupo durante el Neógeno y el Pleistoceno.

Para ello se han establecido los siguientes objetivos específicos:

2.- Descripción de los *Xenarthra – Pilosa* registrados en el Mioceno del sur del Ecuador.

1.- Revisar la taxonomía de la especie *Glossotherium wegneri* y definir su relación filogenética respecto a los otros representantes del género.

3.- Actualizar el rango estratigráfico, paleoambiental y distribución geográfica de los *Xenarthra – Pilosa* del Neógeno del Ecuador.

El poder alcanzar estos objetivos significa sin duda ir llenando varios vacíos en el conocimiento de los perezosos del noroccidente de Sudamérica y sus relaciones filogenéticas con el resto de especies registradas en localidades vecinas, así como vacíos en el conocimiento de los fenómenos paleoclimáticos y distribución geográfica relacionada además con la megafauna pleistocénica en general. Se debe tomar en cuenta además la importancia de dar a conocer a nivel científico las nuevas localidades, su potencial fosilífero y la necesidad de protegerlas y conservarlas.

CAPÍTULO 4
METODOLOGÍA

4. METODOLOGÍA

Los trabajos realizados en el marco de la presente Tesis Doctoral comprenden, como ya se indicó en la introducción, tareas de documentación bibliográfica, trabajo de campo, en el taller de restauración, trabajo de gabinete de descripción y documentación fotográfica del material estudiado, además de consultas a colecciones de comparación en diversos centros e instituciones. Estas tareas se fueron desarrollando de forma secuencial para cada tipo de material, suponiendo una vuelta a los pasos iniciales cada vez que se abordó el estudio de nuevo material.

La primera parte, que consiste en la documentación previa se enfocó como un trabajo exhaustivo de revisión bibliográfica, recolectando material impreso y en digital de diferentes fuentes como libros, revistas indexadas, no indexadas, reportes e informes en bibliotecas y repositorios tanto dentro como fuera del Ecuador. Además también se consideró la información procedente de revistas y recortes de periódico con el objetivo de indagar detalles de los diferentes hallazgos y registros de los datos de los ejemplares que han perdido sus datos de colección y que en su mayoría se encuentran en colecciones pocas o nada conocidas.

Al tiempo que se iba recabando toda esta información se fue elaborando una base de datos con todas las especies de xenartros, con su respectiva taxonomía, referencias de nombre, taxonomía y edad con el objetivo de tener clara la situación taxonómica de cada grupo. La tabla con los diferentes grupos taxonómicos de *Xenarthra – Pilosa* se muestra en el anexo 1, la misma muestra apenas un repaso de los grupos taxonómicos puesto que, por los diferentes cambios y actualizaciones históricas de diferentes autores se vuelve problemática su actualización y se aleja de los objetivos del presente trabajo.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

Esta documentación previa permitió diseñar una serie de salidas al campo (que fueron un total de 11) para efectuar recolecciones de nuevos fósiles y la obtención de datos estratigráficos y geográficos de cada localidad estudiada, con el fin de completar la información existente sobre Xenarthros ecuatorianos y actualizar con nuevas perspectivas de estudio el conocimiento del registro y evolución de este grupo de mamíferos en la región de estudio. El posicionamiento geográfico preciso de los nuevos ejemplares recolectados fue realizado con la ayuda de un GPS GARMIN TREX y una brújula tipo BRUNTON.

Una lista de las cartas geológicas utilizadas en las campañas de campo está numerada en el anexo 2. La lista georeferenciada de las localidades visitadas se puede ver en el anexo 3.

En el caso de la colecta de fósiles, se siguió la metodología de campo excavación y preparación para el transporte propuesta por Ch. Camp y G. Hanna (1937), cuya finalidad es evitar el deterioro de los ejemplares, usando camisas (jackets) y férulas de yeso en el caso de material seco. Y en el caso de material fósil húmedo se utilizó espuma de poliuretano con un aislamiento de papel aluminio para su seguro transporte al laboratorio, siguiendo las recomendaciones expuestas por Rivera (1980), Feldmann et al., 1989, Leiggi y May (1994) y Collins (1995).

Una vez en el gabinete, cada una de las piezas recolectadas se limpió y restauró. Como primer paso, fue preciso la apertura de las férulas de yeso o poliuretano expandible con sierras circulares. El proceso de limpieza de cada pieza se llevó a cabo con la ayuda de herramientas dentales, agujas de disección, brochas, cepillos varios y martillos neumáticos tipo Air Scribes (Paleo Areo 3"; ME 9100 Tool 4" y Micro Jack 4") de marca Paleo Tool.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

Posteriormente se procedió a la consolidación de los restos utilizando principalmente PARALOID B-72 y acetato de polivinilo disuelto en alcohol y thinner (diluyente, compuesto por una mezcla de disolventes orgánicos derivados del petróleo) en varias proporciones ajustándolo en cada caso a la necesidad del material. Como pegante se utilizó principalmente cola de carpintero BLANCOLA y pegamento de resina sintética UHU, y en ocasiones un adhesivo de cianocrilato como Loctite Super Bonder y resina poliéster PINTULAC, diluida con Estireno.

Para la elaboración del vaciado del molde interno de la cavidad cerebral del *Megalonychido* se usó caucho Silicón PINTULAC y caucho catalizado reforzados con gasas.

La siguiente fase en el trabajo de gabinete fue el proceso de identificación, catalogación y almacenaje de las piezas fósiles, las cuales se encuentran en la actualidad depositadas en la Colección de Paleontología del Departamento de Biología de la Escuela Politécnica Nacional en la ciudad de Quito, Ecuador. En esta fase se siguieron las recomendaciones de Feldmann (1989), Collins (1995) Simmons y Muñoz-Saba (2005), que proponen ingreso a bases de datos debidamente adaptadas para cada grupo de fósiles, usando catálogos tanto escritos como digitales para finalmente ser ingresados a una colección científica. Cabe destacar que estas mismas recomendaciones forman parte de los protocolos de colecciones científicas del Dpto. de Biología de la EPN.

Las identificaciones taxonómicas, además del uso de bibliografía específica relacionada con la anatomía y taxonomía de *Xenarthra* fósiles, se reforzaron con la consulta comparativa de diversas colecciones y repositorios de fósiles ecuatorianos. Concretamente se visitaron los 10 centros que se detallan a continuación:

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

1. Colección de Paleontología; Museo de Historia Natural “Gustavo Orcés V”; Escuela Politécnica Nacional — Quito;
2. Colección de Ciencias de la Tierra, Instituto Nacional de Biodiversidad – Quito;
3. Colección de Fósiles de Vertebrados; Museo “Megaterio”; Universidad Península de Santa Elena – Santa Elena;
4. Museo de Ciencias de la Tierra, Facultad de Ingeniería en Geología, Minas, Petróleo y Ambiental, Universidad Central del Ecuador – Quito;
5. Museo Zoológico, Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias Químicas, Universidad Central del Ecuador – Quito;
6. Museo de Ciencias Naturales, Instituto Nacional “Mejía” – Quito;
7. Museo de Ciencias Naturales, Colegio Benigno Malo – Cuenca;
8. Museo de sitio de la Comuna Chalán Alto, Licto – Riobamba;
9. Museo Paleontológico Cantón Bolívar – Carchi;
10. Centro Cultural Biblioteca Ecuatoriana “Aurelio Espinosa Polit” – Quito;

Las descripciones siguen la nomenclatura de Esteban (1999), Rinderknecht et al. (2010), Oliva y Brandoni (2012) y Boscaini et al., (2019, 2020a y 2020b). Las medidas lineales se expresan en milímetros (mm) y se detallan en el Anexo 4. Las medidas se tomaron con un calibre Vernier manual con un rango de error de 0,5 mm. Para propósitos cronológicos, se siguió la Carta Cronoestratigráfica Internacional (Cohen et al., 2013).

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

Los materiales recopilados se identificaron a través de la bibliografía (p. Ej., Scott, 1903-1904; Esteban, 1996; Rinderknecht et al., 2010; Oliva y Brandoni, 2012). Para el caso de los fósiles miocénicos los taxones y el material utilizado para las comparaciones se detallan en el Anexo 5.

Los análisis de datos se llevaron a cabo con el programa Past 4.07b. Los gráficos y dibujos de los materiales estudiados fueron elaborados en el programa Adobe Photoshop Elements 8.0 y Picasa 3.9. Las columnas estratigráficas fueron levantadas en SedLog 3.1. con ayuda de una tablet WACOM de 8.3 pulgadas.

El análisis morfométrico se realizó siguiendo los lineamientos de Brambilla e Ibarra (2019); en el caso de los análisis de los cráneos de *Oreomyodon wegneri* la muestra de paladares examinados se amplió e incluyó: *Glossotherium chapadmalense* MMP S-273, *G. robustum* (MNHN SGO.PV.2), *Myloodonopsis ibseni* MCL-4355, *Paramyloodon garbanii* UF 10922 (anteriormente considerado *Glossotherium chapadmalense* en Robertson, (1976), *Glossotherium tropicorum* ROM 3146; y todos los especímenes de *O. wegneri* y *Simomyloodon uccasamamensis* mencionados en la lista de materiales. Por otro lado, dado que los ejemplares de *L. armatus* tienden a concentrar la variabilidad del primer componente en el diastema entre M1 y C1 (Brambilla e Ibarra, 2019) no fueron incluidos. La configuración de los hitos se modificó eliminando el hito en el borde posterior del paladar para incluir en aquellos ejemplares donde no se conserva, como el holotipo de *Myloodonopsis ibseni* y varios cráneos de *O. wegneri*. Se agregó un nuevo punto de referencia en el borde de salida de cada M1 para obtener información sobre la orientación del eje mayor del M1. La anatomía del basicranium de *O. wegneri* se comparó con la de *Glossotherium robustum* siguiendo los trabajos previos de Patterson et al. (1992), Gaudin, (1995, 2004); De Iuliis et al. (2011), Boscaini et al., (2018), Brambilla e Ibarra, (2019).

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

En el caso del análisis del cráneo de *Ahytherium* sp. (EPN V-4189), el análisis se basó en el basicranium ubicando nueve puntos de referencia (landmarks) los cuales se distribuyeron en lugares estratégicos en el contorno del ejemplar en vista ventral y en algunos forámenes como se verá en el capítulo 6. Landmarks 1 y 6: punto más prominente en el proceso paraoccipital del petroso, derecho e izquierdo, respectivamente; 2 y 5: mínimo en el borde del basicranium entre la base del proceso cigomático del escamoso y el proceso paraoccipital derecho e izquierdo del petroso, respectivamente; 3 y 4: en el borde anterior del proceso cigomático del escamoso, derecho e izquierdo respectivamente; 7: punto más posterior en el borde del agujero hipogloso; 8: punto más posterior en el borde del agujero yugular derecho; 9: en el ápice formado por el borde posterior del cóndilo occipital y su borde medial. Las especies *Oreomylodon wegneri* (sensu Román-Carrión y Brambilla 2019) y *Diabolotherium nordenskioldi* fueron incluidas como representantes de otras familias que permiten visualizar los límites de la variabilidad de Megalonychidae.

Para el análisis de *O. wegneri* se realizó un análisis filogenético en el programa TNT (Goloboff et al., 2008), utilizando la matriz de datos de Gaudin (2004). Básicamente, el análisis se desarrolló de la misma manera que en Brambilla e Ibarra (2019) y Boscaini et al., (2019). Los milodontidos del Mioceno - Pleistoceno y los no milodontos, *Hapalops* y *Bradypus* junto con el armadillo *Euphractus* y los osos hormigueros *Cyclopes*, *Tamandua* y *Myrmecophaga*, se utilizaron de la matriz original de Gaudin (2004). También incluimos *Symomylodon uccasamemensis*, *Baraguatherium takumara*, *Archaeomylodon sampedrinenensis* y *Oreomylodon wegneri*.

Los datos se analizaron mediante una búsqueda tradicional con 1000 repeticiones y colapsando los árboles después de cada búsqueda. Los valores de soporte de Bremer y bootstrap se calcularon utilizando el programa TNT.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

Finalmente un molde interno del cráneo de *Ahytherium* sp. (EPN V-4189) fue elaborado mediante la técnica de vaciado de caucho silicón catalizado Pintulac, que luego se pintó de color plateado para mejorar el contraste de las fotografías.

Los resultados obtenidos han permitido la elaboración de tres artículos científicos sometidos todos ellos al Journal of Vertebrate Paleontology, uno ya publicado (Román-Carrión y Brambilla, 2019) y dos esperando su aceptación definitiva. El primero de ellos se adjunta como anexo al final de esta tesis.

CAPÍTULO 5

CONTEXTO GEOLÓGICO

5. CONTEXTO GEOLÓGICO

El Ecuador está conformado por distintas regiones geográficas: La región oriental (selvática), la región Andina (montañosa), la región Litoral (costera) y las Islas Galápagos (Insular), en ellas existen numerosas sub-regiones que producen diferentes ecosistemas separados por unos pocos kilómetros entre sí. El territorio continental de Ecuador cuenta con un área total de 276,000 km² y está dividido en seis unidades geomorfológicas (1) la Costa (área de antearco), (2) la Cordillera Occidental, (3) el Valle Interandino, (4) la Cordillera Real (Cordillera Oriental), (5) la zona subandina (cinturón de plegado y empuje) y (6) el oriente (cuenca de antepaís retroarco). Las dos cadenas andinas y el valle interandino también se denominan Sierra. La actual actividad volcánica se basa en la Sierra norte (N 2° S) (Hungerbühler, 1997).

La Cordillera de los Andes, se divide en Cordillera Occidental y Cordillera Real, y el área del valle ubicada entre ambas está compuesta por cuencas sedimentarias (conocidas también como hoyas), divididas en segmentos por mazisos montañosos (nudos) dando la apariencia de una gran escalera, cada una con diferentes orígenes y edades; las más antiguas (Mioceno Medio-Superior) están al sur, formando los Valles Intramontañosos, mientras que los valles más jóvenes (Pleistoceno Medio-Superior) forman los Valles Interandinos de la región norte (Figura 6).

Este segmento de arco interandino del nor occidente (Figura 7) de Sudamérica se formó a partir del Oligoceno, tras la acreción del terreno oceánico Cretácico-Paleógeno (Feininger y Bristow, 1980), que comprende el basamento de la Cordillera Occidental y las áreas de la costa. El mecanismo que desencadenó la elevación, volcanismo y deformación de la Cordillera de los Andes fue la subducción de la placa de Nazca debajo de América del Sur continental (Lebrat et al., 1985; Bourgois et al., 1990).



FIGURA 6. Mapas físicos de Sudamérica (A) y Ecuador (B), mostrando la forma y orientación de la Cordillera de los Andes con respecto al resto del continente. La estrella en B muestra la ubicación de Quito.

Existen diferencias significativas en el tiempo y la intensidad de la actividad volcánica entre el norte y el sur de los Andes ecuatorianos, se cree que estas diferencias se correlacionan con la pérdida de profundidad norte-sur del ángulo de subducción de la placa de Nazca debajo de la placa de América del Sur (Pennington, 1981).

5.1. LAS CUENCAS INTRAMONTAÑOSAS MIOCÉNICAS.

Las Cuencas intramontañosas miocénicas del Ecuador (Figura 9) han tenido una historia geológica particular. Diferentes autores (Barragán et al., 1996; Hoorn et al., 1995; Hungerbühler et al., 1995, 1997; Steinmann, 1997) han elaborado modelos acerca de la evolución geológica de la parte sur de los Andes. Jaillard et al., (2005), reconoce seis eventos de transgresiones marinas que inundaron los márgenes andinos del sur del Ecuador y Norte del Perú a lo largo del Cretácico Tardío, basados en

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

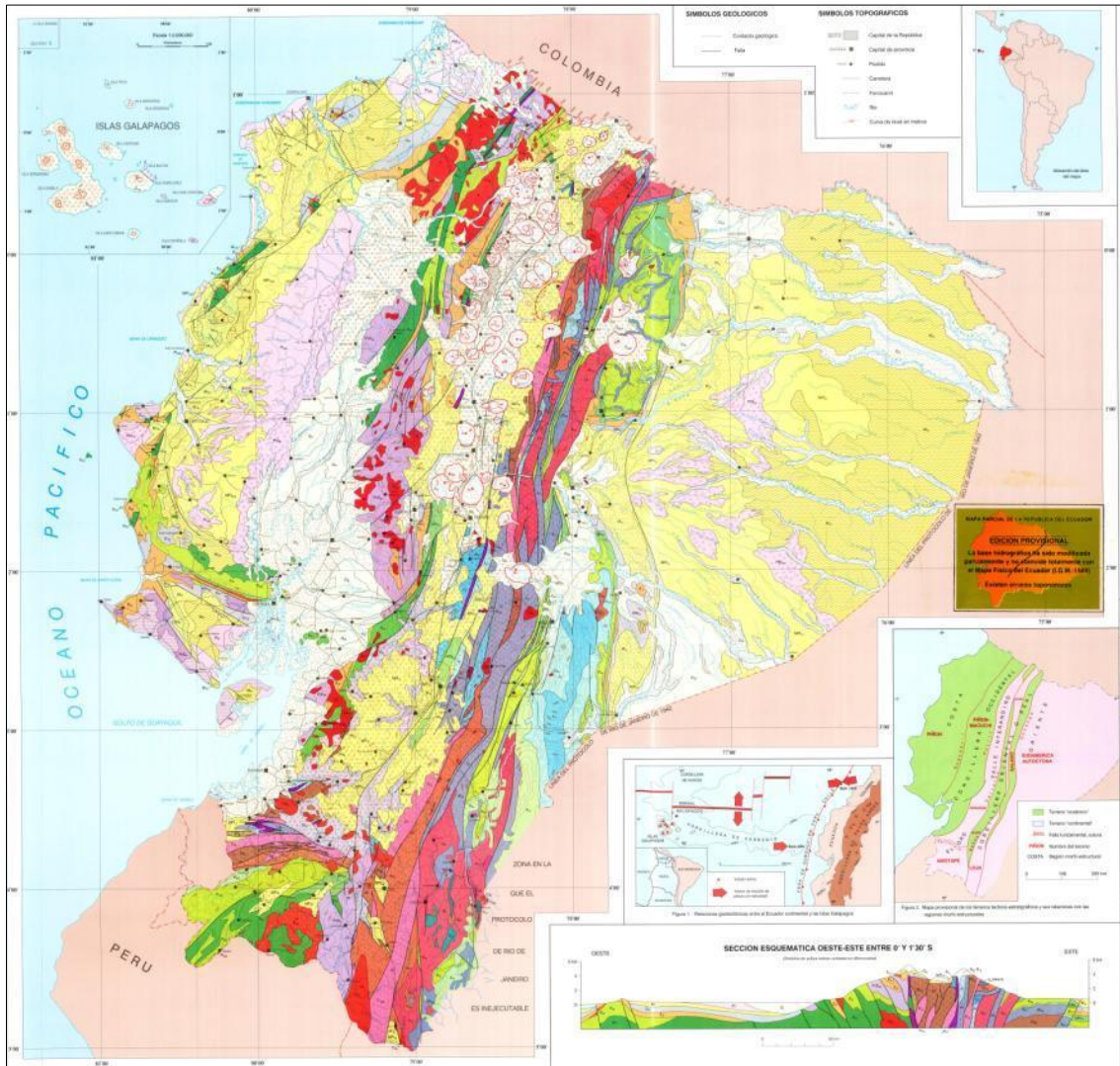


FIGURA 7. Carta Geológica del Ecuador. CODIGEM, 1993
https://www.geoennergia.gob.ec/wp-content/uploads/downloads/2021/06/Mapa-Ggeologico_ecuador-2017_compressed.pdf

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

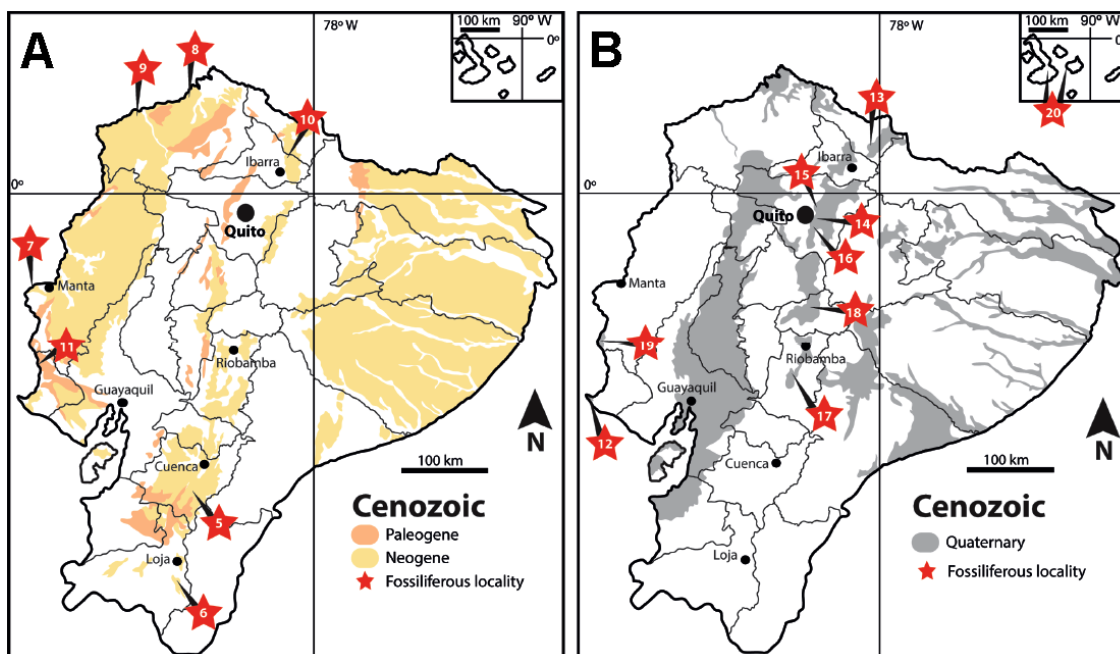


FIGURA 8. Mapa de Ecuador con todas las provincias actuales, distribución de rocas sedimentarias y volcánico-sedimentarias a lo largo del Cenozoico basado en Inigemm (2016) así como las localidades-regiones fósiles (estrellas rojas) más importantes para macrofósiles; A, Cenozoico (Paleógeno-Neógeno), localidades: 5. Cuencas Nabón-Cuenca-Girón, 6. Región de Loja, 7. Región de Cabo San Lorenzo, 8. Región de Las Peñas, 9. Región de Súa, 10. Cuenca del río Chota, 11. Región de Montañita / Olón; B, Cenozoico (Cuaternario), localidades: 12. La Carolina - Región Tanque Loma, 13. Región Bolívar, 14. Río Chiche, 15. Calderón, 16. Alangasí, 17. Quebrada de Chalán, 18. Región Chimborazo, 19. Machalilla, 20. Islas Galápagos. Tomado de Cadena y Román (2018).

especies de amonites que se depositaron en un ambiente marino sedimentario reconocido como formación Yunguilla, asignada a edad Campaniano Tardío – Maastrichtiano Temprano del Cretácico Tardío, y que aflora del lado occidental de la cordillera, su relleno sedimentario consiste en depósitos primarios y retrabajados derivados de los volcanismos coetáneos, así como de fuentes metamórficas cercanas acumuladas durante el Mioceno Medio a Tardío (Noblet et al., 1988; Hungerbühler et al., 1995).

En el sur del Ecuador existen seis cuencas con sedimentación continental del Neógeno resultantes de los procesos previamente referidos con interés por su potencial

paleontológico de restos de vertebrados. Estas cuencas se encuentran actualmente entre lo 1000 y 3000 msnm y se describen a continuación.

5.1.1. La cuenca de Cuenca-Esta cuenca sedimentaria es la más norteña de las cuencas miocénicas del sur, se encuentra formando parte de la Hoya del Río Paute, entre los nudos de Curiquingue al norte y Portete al sur, dentro de ella se encuentran las poblaciones de Azogues y Cuenca, capitales de las provincias de Cañar y Azuay respectivamente. Durante el Mioceno medio, esta cuenca sedimentaria se vio transformada por la presencia de ecosistemas lacustres de aguas salobres que cubrían grandes extensiones y que conservaron en sus sedimentos restos fósiles de plantas, peces e invertebrados (Verdezoto, 2006). R. Burnham (1995, 2004), enuncia la carencia de diferencias morfológicas en los ecosistemas Miocénicos de la cuenca de Cuenca, al citar los hallazgos de plantas fósiles de diversos géneros como: *Cedrela*, *Serjania*, *Ruprechtia*, típicos de bosques secos actuales y propone que este ecosistema ya estuvo presente en estas misma localidades desde el Mioceno superior. Por otro lado la presencia de fósiles de invertebrados de agua dulce como Panaeidae (Crustacea: Decapoda) (Feldmann et al., 1993) y Malacostraceos indet. (Herrera y Román-Carrión, 2011) nos dejan claro la naturaleza salobre y de poca oxigenación de las lagunas Miocénicas en la cuenca de Cuenca.

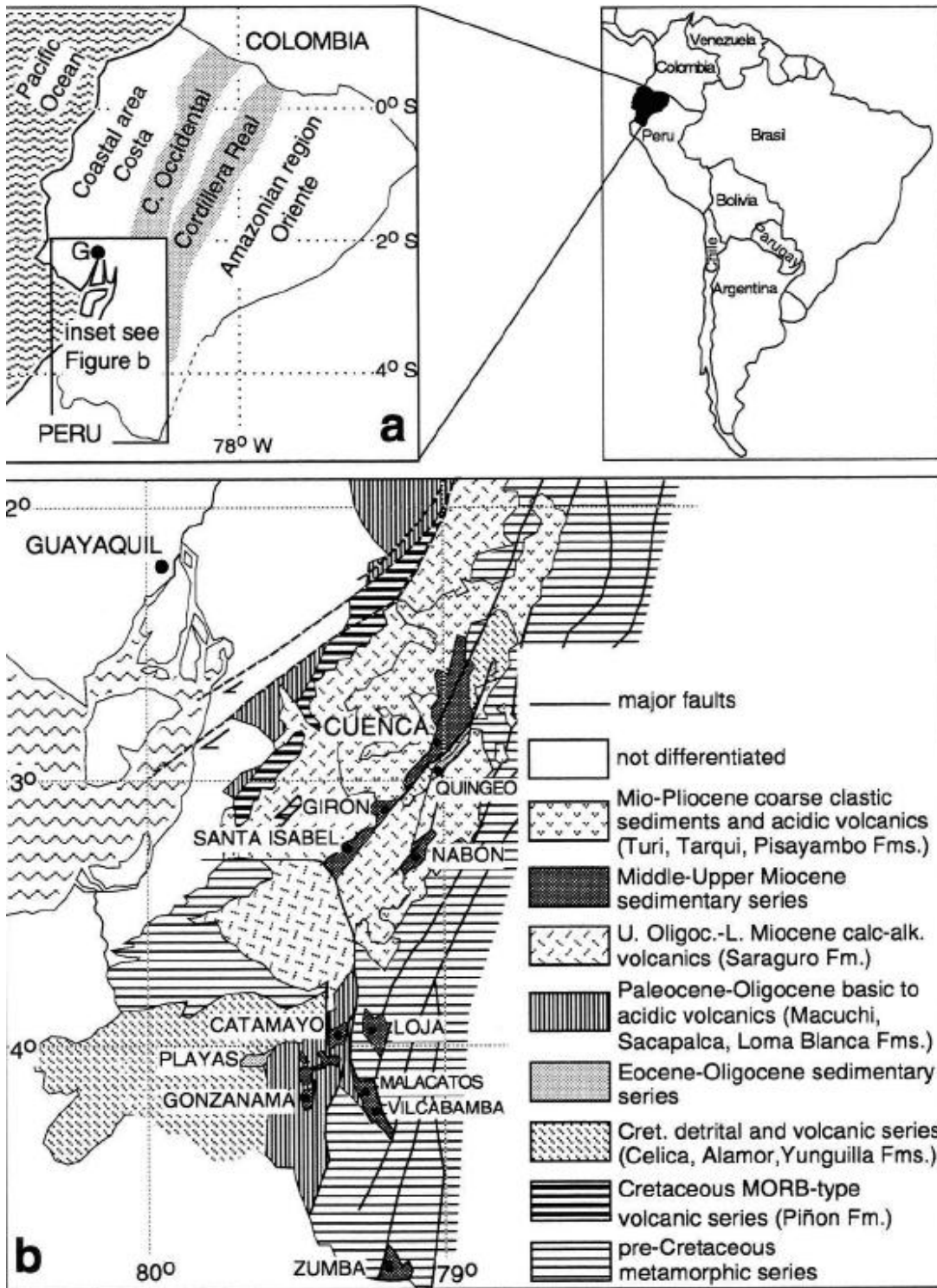


FIGURA 9. Mapa de las Cuencas Miocénicas del Sur del Ecuador. Tomado de Hungerbühler (1997).

5.1.2. Cuenca Girón-Santa Isabel. Se trata de la serie sedimentaria expuesta en el área de Girón y de Santa Isabel (sur occidente de los Andes), forma parte de la cuenca hidrográfica del río Jubones, que desemboca en el Océano Pacífico entre los nudos de Portete al norte y Guagrauma la sur. Fue descrita por primera vez por Sauer (1965) asumiendo en sus descripciones una edad de Mioceno o Plioceno para el caso del área Girón. Para el caso de Santa Isabel asumió que los sedimentos eran de una edad Miocénica. Bristow (1976) agrupó a los sedimentos de Girón y Santa Isabel al Grupo Ayancay de la cuenca de Cuenca. Hungerbühler (1997) presentó un estudio regional con descripciones y definiciones más detalladas de las unidades estratigráficas del área, poniendo en evidencia que la cuenca de Girón-Santa Isabel tiene una evolución diferente del resto. Además este mismo autor señala (por comentarios personales de R. Madden), el registro en la Quebrada Nuñurcu de fósiles de Interatheriidae y Protherootheriidae además de la especie de roedor *Fieldsomys aequatorialis*, compartido con la localidad colombiana miocénica de La Venta, por lo que compartirían edades similares.

5.1.3. Cuenca de Nabón. La cuenca del Nabón en la provincia de Azuay (sur de Ecuador) se encuentra a 50 kilómetros al sur de la ciudad de Cuenca, su forma es alargada, romboide, con eje diagonal norte-noreste-sur-suroeste (Schatz, 1994; Hungerbühler, 1997; Hungerbühler et al., 2002), estando actualmente entre 2.600 y 3.200 msnm. Inicialmente, Bristow (1976) y Baldock (1982) asignaron los sedimentos de la cuenca Nabón a la Formación Nabón y correlacionaron esta unidad con los sedimentos del Grupo Ayancay de la cuenca Cuenca, y también con los sedimentos neógenos de las cuencas de Loja, Malacatos y Zumba.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

Años más tarde, Schatz (1994) reasignó los sedimentos de la Cuenca del Nabón al Grupo Nabón, dividiéndolo en cuatro formaciones: Iguincha, Letrero, Picota y Tambo Viejo. A su vez, los estudios geológicos más recientes han dividido la fase Mioceno de la cuenca en las formaciones Iguincha, Letrero, Loma La Cruz y Picota (Hungerbühler et al., 2002) (Fig. 6.2).

El registro paleontológico de la Cuenca de Nabón está poco estudiado pero es importante, pues en las colecciones de la Escuela Politécnica Nacional se encuentran depositados más de un centenar de fósiles de vertebrados muy fragmentarios, colectados principalmente por Richard Madden (Universidad de Chicago) en diferentes campañas de campo llevadas a cabo principalmente entre las décadas de 1980 y 1990. El grupo mejor representado es el de los mamíferos, especialmente los Xenarthros (Cingulata), Notoungulados y Roedores. Las únicas especies registradas a nivel genérico son el roedor caviomorfo, *Drytomomys aequatorialis* (Anthony, 1922) y el armadillo (Dasypodidae Dasypodini) *Anadasypus aequatorianus* (Carlini et al., 2013).

El Grupo Nabón incluye el relleno sedimentario de la Cuenca Nabón, originalmente descrita por Bristow (1976) como la Formación Nabón. Consiste en depósitos fluviales, aluviales, lacustres y piroclásticos, que cubren de manera discordante el basamento volcánico. La secuencia estratigráfica del Grupo Nabón se estimó en 550 m de espesor, incluida la Formación Tambo Viejo (Winkler et al., 1993; Hungerbühler et al., 1995; Hungerbühler et al., 2002).

5.1.4. La cuenca de Loja. Se trata de sedimentos expuestos en el área de la ciudad de Loja en la Hoya del río Zamora, limitado por el cerro Villonaco al oeste y por el nudo de Cajanuma al sur, que fueron descritos primero por Wolf (1876) y con mejor detalle

por Kennerley y Almeida (1973), utilizando diferentes nombres para las unidades estratigráficas de la cuenca y además tomando en cuenta como parte de la misma a las unidades de la cuenca Malacatos-Vilcabamba, idea que Hungerbühler (1997) deshecha y separa ambas cuencas en unidades diferentes en base a las edades radiométricas por él obtenidas. La serie sedimentaria en el área de Loja es de tipo tectónico donde la secuencia deposicional está dividida tanto al Oriente como Occidente por una falla inversa, y anteponiendo los sedimentos en sucesiones diferentes (Hungerbühler (1997). La cuenca de Loja ha sido dividida en las Formaciones: Trigal, La Banda (caracterizada por la fauna de ostrácodos y foraminíferos que indican aguas poco profundas de medio ambiente estuarino), San Cayetano (caracterizada por improntas de hojas, esqueletos de *Carrionellus diumortuus* {Cyprinodontiformes} y de gasterópodos del género *Dyris* que indican un ambiente de agua salobre), Quillollaco y Salapa.

5.1.5. La cuenca Malacatos – Vilcabamba - Es una cuenca sedimentaria ubicada al sur de la cuenca de Loja, separada de esta por el nudo de Cajanuma al norte. Th. Wolf (1876) fue el primero en estudiar esta cuenca sedimentaria, comparte mucha de la historia paleontológica con la cuenca de Cuenca y la cuenca de Loja (Hungerbühler, 1997; Steinmann, 1997). En los tiempos miocénicos en cambio, tanto la cuenca de Loja como la cuenca Malacatos – Vilcabamba eran de naturaleza continental y estuvieron inundadas por grandes lagunas de agua dulce y salobre en las que han quedado preservados en el registro fósil mucha de la flora existente en sus bordes, microfósiles y varias especies de vertebrados.

En lo que respecta a esta cuenca, microfósiles, dientes y huesos de peces, han sido hallados en la Fm. San José, que aflora del lado occidental de la cuenca, especialmente cerca del poblado de San José en la vía Malacatos –

Catamayo (Hungerbühler 1997). En esta misma formación Bersosa y Román-Carrión (2012) colectaron dos impresiones de insectos bastante claras pero poco diagnósticas y un importante número de peces (*Carrionellus diumortuus*). La mezcla de fauna marina, de estuario y de agua dulce describe un medio ambiente de estuario abierto con incursiones de agua dulce (Hungerbühler 1997).

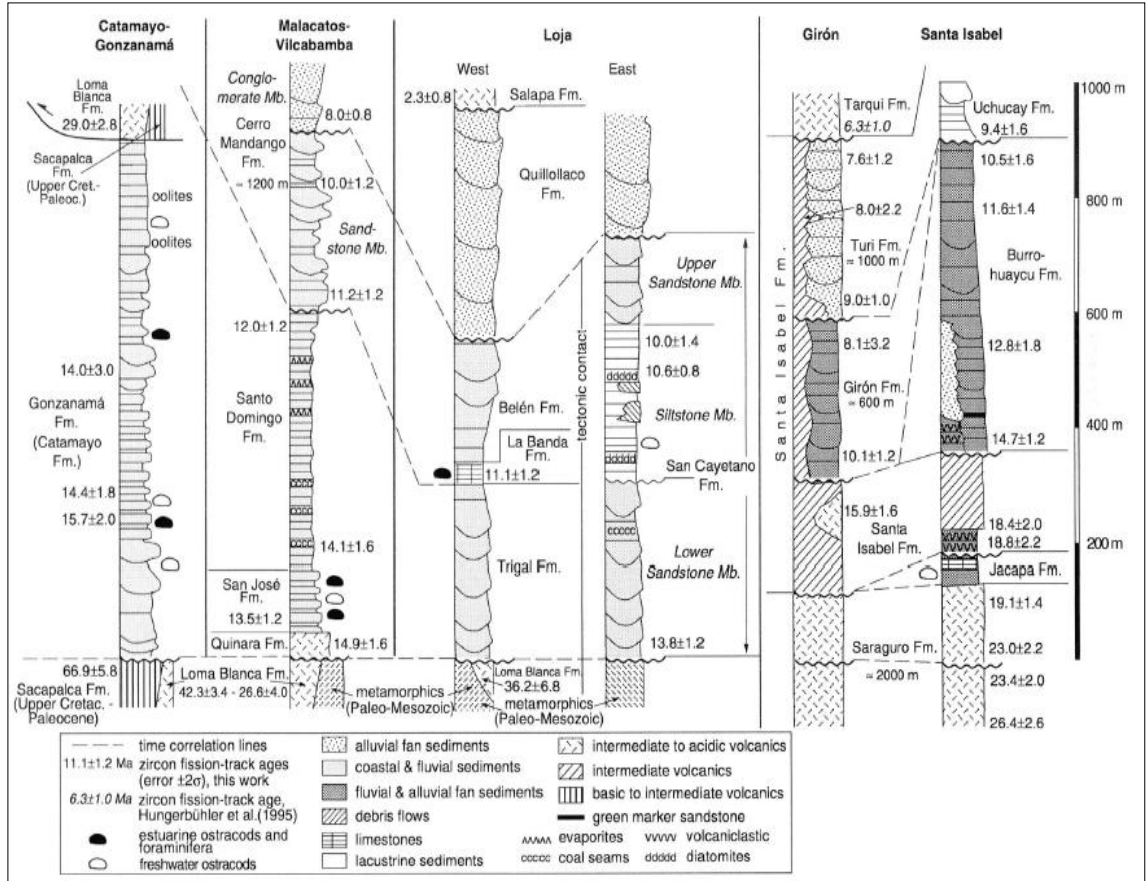
La Fm. Sto. Domingo aflora del lado nor-occidental de la cuenca, especialmente en la quebrada Santo Domingo y hacia el occidente del Malacatos. Registros de microfósiles y de camarones mal preservados (Hungerbühler 1997), junto con impresiones de hojas hablan de un medioambiente lacustre de aguas salobres con un clima tropical (Berry 1945). Hungerbühler (1997), asigna una edad Mioceno medio – tardío a las Fm. San José y Fm, Santo Domingo en base a dataciones radiométricas obtenidas en varios puntos.

5.1.6. La cuenca Catamayo - Gonzanamá.- Es la cuenca sedimentaria ubicada entre las poblaciones de Catamayo al norte y Gonzanamá al sur, en la provincia de Loja. Está drenada por el Río Catamayo y está separada de la cuenca de Loja por el cerro Villonaco. Afloran aquí dos formaciones sedimentarias paleontológicamente poco estudiadas: Fm. Gonzanamá en el lado sur, con una microfauna de estuario y de agua dulce, pero con sedimentos de alta salinidad (Hungerbühler 1997).

Por su parte del lado norte aflora la Fm. Catamayo, al nor-oeste de la ciudad de Catamayo, a la que es complicado poder asignarle una edad por la falta de criterios de correlación fiables, pero debido a las importantes semejanzas que muestra con las cuencas antes descritas, Hungerbühler (1997) sugiere una edad Mioceno medio en base a su registro de foraminíferos e infiere un paleoambiente muy similar a la Fm. Gonzanamá: de estuario y agua dulce. Allí el autor del presente trabajo junto a R.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

Madden y R. Dunn colectó restos fósiles de un Glyptodonte (sp. indet.) y varios fragmentos de caparazón de una tortuga de gran tamaño en sedimentos fluvio lacustres (trabajo en preparación).



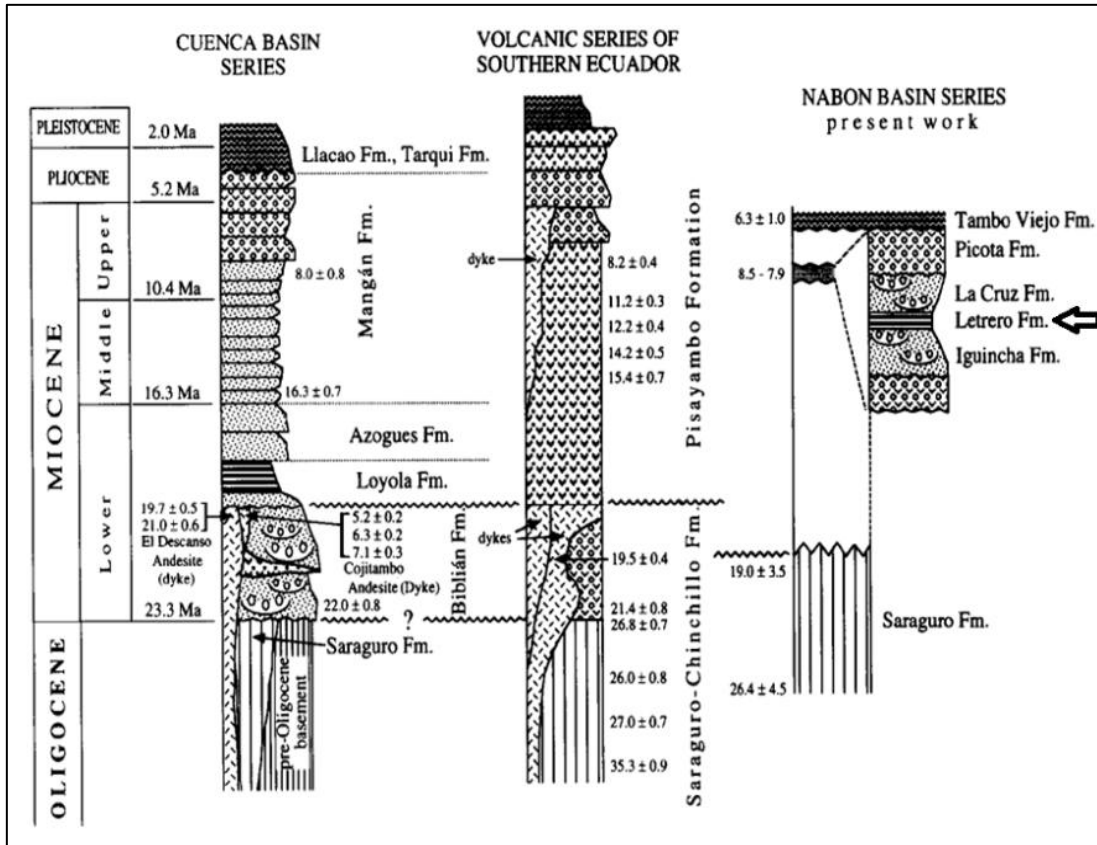


FIGURA 10. Arriba: Secciones compuestas del relleno de las cuencas del Mioceno: Catamayo-Gonzanamá, Malacatos-Vilcabamba, Loja y Girón-Santa Isabel con correlaciones de tiempo y sucesiones generales de facies. Tomado de Hungerbühler, 1997. Abajo: Compilación estratigráfica del relleno de las series de la cuenca de Cuenca, arcos continentales volcánicos neógenos en el sur de Ecuador y cuenca Nabón. Tomado de Hungerbühler et al, 1995.

5.2. EL CUATERNARIO DE LOS VALLES INTERANDINOS

La región conocida como Valles interandinos grupa un conjunto de cuencas intraarco orientada de norte a sur, se encuentra entre la parte norte de Ecuador y la parte sur de Colombia, entre la Cordillera Occidental y la Cordillera Real. Coincide con la Zona Volcánica Norte, que incluye numerosos estratovolcanes de edad Plioceno-Cuaternario, y se desarrolló desde el Mioceno tardío (Ficcarelli et al., 1992) como una cuenca de tipo empuje compresional delimitada por fallas inversas (Lavenu, 2006).

El relleno característico de los valles interandinos es conocido como cangagua (Cangahua), que en lengua nativa significa “tierra dura”. La Formación Cangahua

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

(Bristow y Hoffstetter, 1977), descansa discontinuamente sobre sedimentos fluvio-lacustres pliocénicos o brechas volcánicas de diferentes volcanes pliocénicos (Vera, 2013). Consiste en una distintiva y típica sucesión volcánicoclástica de la región andina del Ecuador (Clapperton y Vera, 1986), que conserva abundantes mamíferos cuaternarios de edad lujanense (Hoffstetter, 1952; Ficarelli et al., 1992).

Los restos de mamíferos fueron intensamente estudiados por F. Spillmann (1931, 1938), R. Hoffstetter (1948, 1949, 1952, 1958), G. Ficarelli et al., (1992, 1993, 1995, 1997, 2003) y la fauna fósil está compuesta predominantemente por Proboscidea (mastodontes) y Pilosa (milodontinos y escelidoterinos) extintos, Equidos (*Equus Amerhipuus*) y una menor proporción de cérvidos, cricétidos, camélidos, lagomorfos y algunos carnívoros (*Smilodon*, *Panthera*, *Puma*, *Lycalopex*, *Protocyon*) (Ficarelli et al., 1992, 1997). La edad de la Fm. Cangagua no está bien definida, Bristow et al., (1980) reportaron una fecha de radiocarbono > 48.8 ka obtenida de un fragmento de madera, al este del volcán Ilaló. Considerando la evidencia arqueológica, microlitos y datación termoluminiscente, Clapperton y Vera (1986) propusieron una edad entre 100 y 13 ka para la región de Sangolquí (cerca de Quito). Finalmente, Hall y Mothes (1997) postularon un rango cronológico entre 260 y 20 ka según un flujo de cenizas fechado en 211 ka del área de Cotopaxi (Sánchez et al., 2013).

El espesor de la Formación Cangagua disminuye regionalmente hacia el sur (Ficarelli et al., 1997), desde unos 100 m en la provincia de Carchi (Baldock, 1982) a 22 m en la provincia de Chimborazo. La composición litológica de la Formación Cangagua es uniforme a escala regional, en su mayoría puede considerarse como una toba volcánica, está constituida por partículas volcánicas finas, sobretudo plagioclasas, hornblenda, augita, biotita y a veces cuarzo, o sea los elementos mineralógicos de las

andesitas que constituyen casi exclusivamente los productos volcánicos cuaternarios de la región correspondiente (Bristow y Hoffstetter, 1977).

De acuerdo a su origen Vera (2013) clasificó a la cangagua en cinco categorías: Tipo1: cangagua de caída de ceniza; tipo2: cangagua de flujo de lodo (Cz-Pómez); tipo3: cangagua de flujo piroclástico; tipo4: cangagua pedogenética; y tipo 5: Cangagua mixto-coluvial. Los restos de mamíferos fósiles no se encuentran en un horizonte de cangagua determinado y cada localidad y afloramiento merece siempre un estudio estratigráfico y litológico individual.

Un icnofósil muy característico de la Fm. Cangagua constituye las “bolas de cangagua”, nidos de escarabajos peloteros del icnogénero *Coprinisphaera*, que se registran en las facies más superiores de la formación (Sánchez et al., 2013). Sauer (1965) enunció que estos icnofósiles pueden ser considerados fósiles guía del tercer interglacial andino. Zunino (2013), describió el único resto fosilizado de un escarabajo en el interior de un bola, colectada en el occidente de la ciudad de Quito en la década de 1980, *Phanaeus violetae*. En el mismo año Sánchez et al., llevaron a cabo una revisión detallada de los ejemplares de *Coprinisphaera* depositados en las colecciones de la EPN y apoyados con observaciones de campo y nuevas colectas realizaron una actualización taxonómica del grupo y describieron una nueva icnoespecie, *Coprinisphaera kitu* (Sánchez et al., 2013).

A todo esto le podemos sumar las nuevas observaciones y los trabajos relacionados con microvertebrados realizados en la Fm Cangagua de localidades como el valle de Quito y Quebrada Chalán (Román-Carrión 2012b; Román-Carrión et al., 2016; Moreno y Román-Carrión, 2017; Lo Coco et al., 2020) en los que se ha logrado reunir una lista de fauna que nos permiten tener una mejor visión del paleoambiente en

el que se depositó esta formación y las condiciones que permitieron la preservación de la megafauna pleistocénica.

Al sur del Ecuador, los sedimentos cuaternarios son menos frecuentes, pero existen unos pocos registros de megafauna que probarían la existencia de unas condiciones climáticas favorables para refugiar a la Megafauna, así lo prueba el Mastodonte de Baños de Cuenca (*Cuvieronius hyodon*), una especie no muy frecuente en las colecciones paleontológicas ecuatorianas y que se encuentra depositado en el Colegio “Benigno Malo” de la misma ciudad (Hoffstetter 1952; Román-Carrión (observaciones personales). Por comentarios personales de Arqueólogos, Geólogos y Biólogos se conoce además de la existencia de una pequeña localidad en el lado oriental de la misma ciudad conocida como cerro “El Plateado”, poco o nada estudiada y donde se han observado restos de caballos y fragmentos de molares de mastodontes.

Por su parte, el registro Pleistocénico de la cuenca Catamayo – Gonzanamá no es muy claro, existe poca certeza de localidades en las que han existido hallazgos de restos de mastodontes, el primero cercano a la población de Gonzanamá (Tello, 2010) y el segundo cercano a la localidad de Changaimina, entre las poblaciones de Gonzanamá y Cariamanga al sur (comentarios personales de habitantes del sector), queda para observaciones futuras aclarar si se trata de la misma localidad.

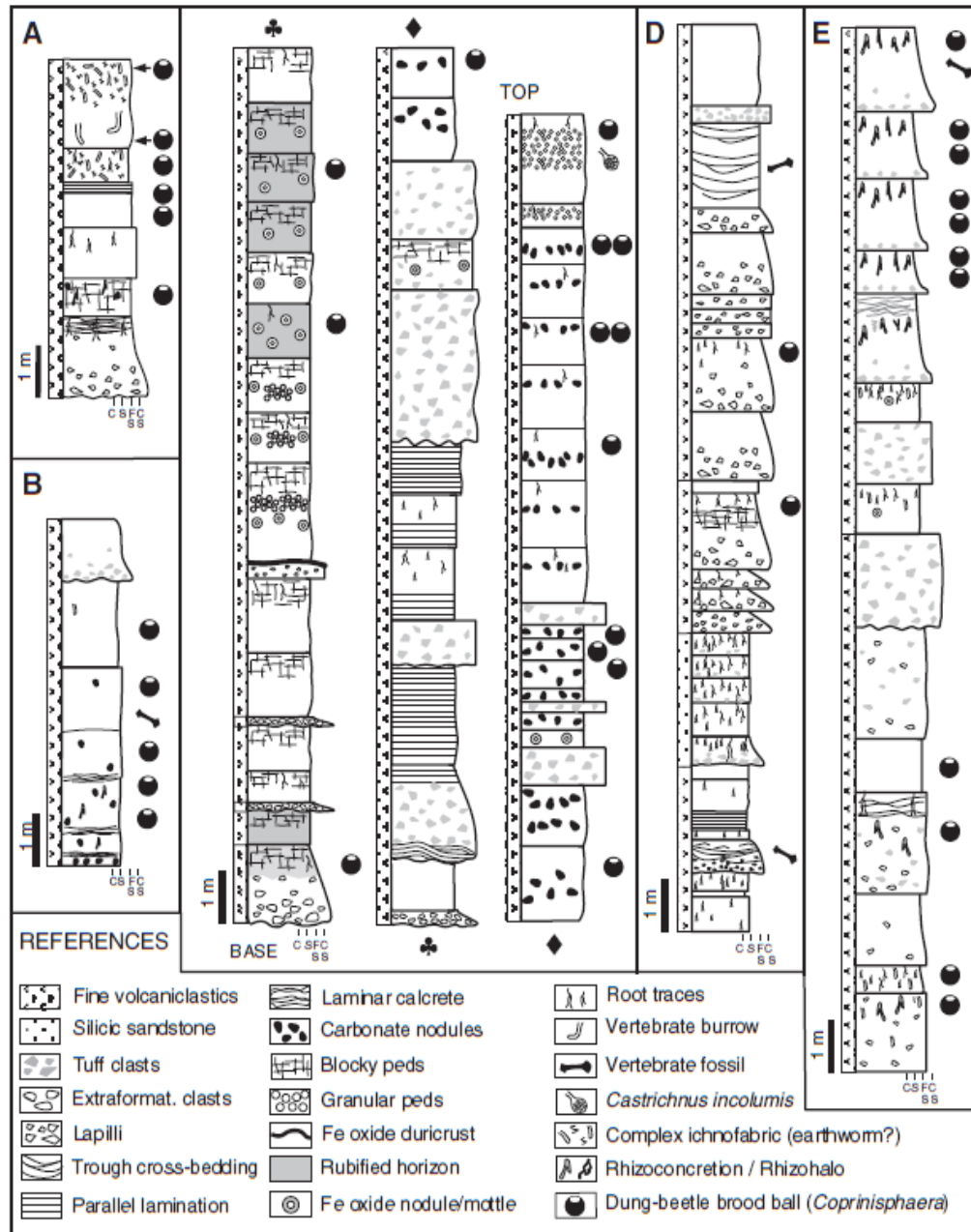


FIGURA 11. Perfiles sedimentológicos de la Formación Cangagua en diferentes localidades. A-D, Provincia de Pichincha, (A) Tanda Arriba. (B) Tumbaco, al norte del volcán Ilaló. (C) Punto Río Chiche. (D) Tanda Abajo. E, Quebrada Chalán Provincia de Chimborazo. Tomado de Sánchez et al., 2013.

CAPÍTULO 6

RESULTADOS

6. RESULTADOS

6.1. XENARTHRA – PILOSA DEL MIOCENO DEL SUR DEL ECUADOR

El objetivo de este capítulo es presentar los resultados de una serie de trabajos de campo realizados en la Cuenca del Nabón, provincia de Azuay, detallando nuevos registros de *Xenarthra*, su taxonomía y su bioestratigrafía durante el Mioceno tardío del Ecuador. También se informa los resultados del análisis de datación $^{40}\text{Ar} / ^{39}\text{Ar}$ en lava y tefra asociados con el basamento volcánico y el posterior relleno de sedimentos de la cuenca intramontañosa de Nabón. Esta fecha proporciona un marco temporal para los diversos registros de plantas y vertebrados fósiles de esta cuenca y nos permite una comparación más precisa con otros xenartros del Neógeno tardío de Sudamérica.

Entre los años 2016 y 2019, se realizaron un total de 6 salidas de campo a la cuenca de Nabón, provincia de Azuay, puesto que en las gavetas de la Colección de Paleontología del Departamento de Biología de la EPN en Quito, Ecuador se conserva una serie de cajas con fragmentos de fósiles, colectados por Richard Madden (Duke University) entre 1985 y 1997 los mismos pertenecen a diferentes grupos taxonómicos y fueron recogidos en varias quebradas aledañas a Tambo Viejo y Cochapata, parroquias del cantón Nabón. Especial interés despertaron los fragmentos de caparazones de Glyptodontes en relativo buen estado de preservación.

A lo largo de la primera salida se logró colectar un esqueleto casi completo del primer *Xenarthra – Pilosa* del mioceno del Ecuador. Fue colectado en las arcillas verdes-marrones de la Formación Letrero sobre la quebrada “la Cruz”, entre las coordenadas: 9628312 / 713785, a 2700 msnm, en la localidad de Tambo Viejo, al sur

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

del pueblo de Nabón (Figura 12). En el presente trabajo se realizó la descripción y comparación de una rama mandibular izquierda incompleta, sin dientes ni sínfisis mandibular (EPNV-5557), lunar derecho (EPNV-6390), cuboides izquierdo (EPNV-6389), y astrágalo izquierdo (EPNV-6388) por considerarlo material diagnóstico. Sin embargo el material colectado consta de varias vértebras, sacro-pelvis, fragmentos de huesos largos, falanges, costillas y más de un centenar de osteodermos.

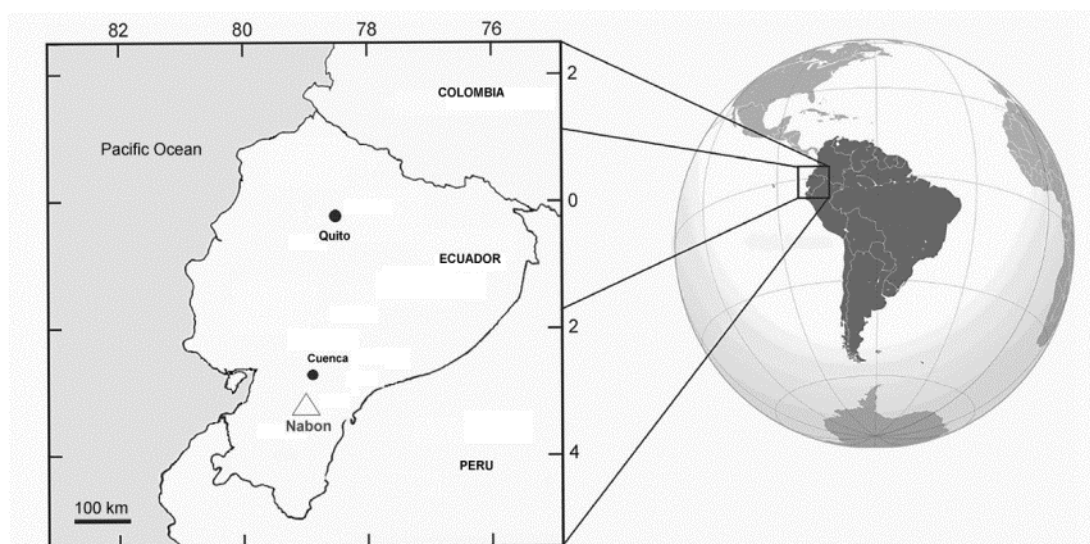


FIGURA 12. Mapa que muestra la localización de la cuenca del Nabón, provincia de Azuay, Ecuador.

Abreviaturas institucionales: AMNH, Museo Americano de Historia Natural (Nueva York, EE. UU.); CAL, Colección Paleontológica, Centro de Museos, Universidad de Caldas, Manizales, Caldas, Colombia; CP-GMY, Colección Paleontológica Gobernación de Yamparáez, Sucre, Bolivia; EPNV, Colección de Paleontología, Escuela Politécnica Nacional (Quito, Ecuador); FCDPV, Colección Paleontología de Vertebrados de la Facultad de Ciencias (Montevideo, Uruguay); FMNH-P, colección paleontológica, Museo Field de Historia Natural, Chicago, EE. UU; LV, Colecciones Paleontológicas Departamento de Geociencias, Universidad Nacional de Colombia

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

(Bogotá, Colombia); MACN A y MACN Pv, Colecciones Ameghino y Paleontología de Vertebrados, respectivamente, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Buenos Aires, Argentina); MCN, Museo de Ciencias (Caracas, Venezuela); MNHN-Bol, Museo Nacional de Historia Natural de Bolivia (La Paz, Bolivia); MECN, Instituto Nacional de Biodiversidad (Quito, Ecuador); MLP División Paleontología de Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata (Buenos Aires, Argentina); UCMP, Museo de Paleontología de la Universidad de California (California, EE. UU.); UF, Museo de Historia Natural de Florida (Florida, EE. UU.); YMP PU, Museo Peabody de Yale (New Haven, EE. UU.)

Abreviaturas anatómicas: aef, faceta ectal astragalar; asf, faceta sustentacular astragalar; ast, superficie de articulación para astrágalo; cf, caniniforme inferior; Mf / mf, molariformes superiores e inferiores, respectivamente; df, faceta discoide, mg, superficie articulada para magnum; Mt, metatarsiano; MtIV, superficie de articulación para metatarso IV; op, proceso odontoideo; rad, superficie de articulación para radio; sc, superficie de articulación para escafoides; st, sulcus tali; como, surco anular; rs, surcos radiales; cf, figura central; pf, figuras periféricas.

6.1.1. Contexto Geológico del área de estudio. Los fósiles aquí analizados provienen de la Formación Letrero, que está compuesta por sedimentos lacustres de grano fino, limolitas y areniscas de toba, capas de diatomita de 40 a 50 cm de espesor y un fuerte aporte fluvial clástico (Figura 13). La única edad reportada anteriormente es 9.0 +/- 1.4 Ma (ver Hungerbühler et al., 1995) (Edad Tortoniense) a un nivel no claramente especificado.

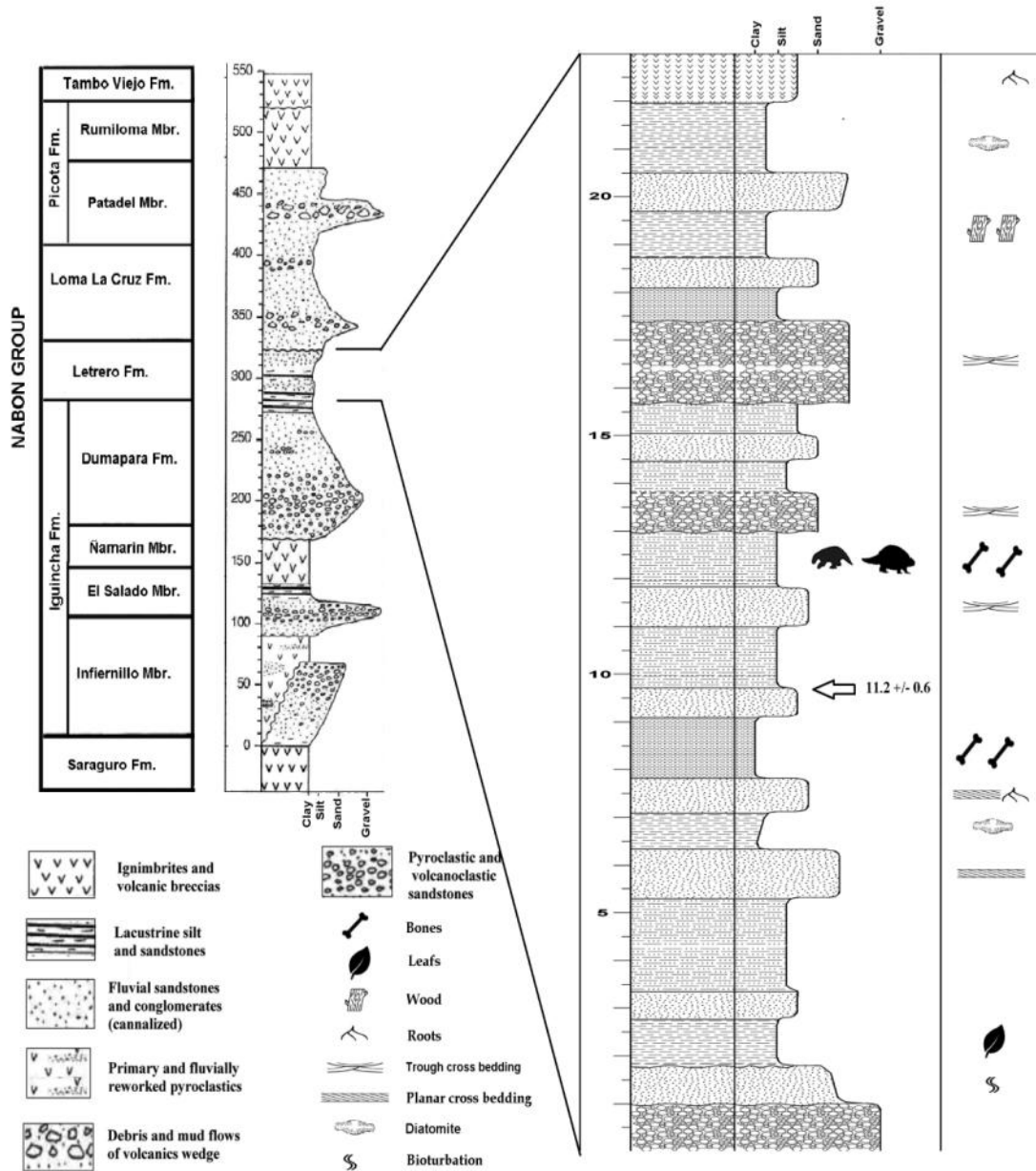


FIGURA 13. Sección estratigráfica de la cuenca de Nabón y la Formación Letrero.

Esta unidad es muy rica en macrofósiles vegetales, como restos de hojas (o sus improntas), raíces y madera silicificada. Los suelos de raíces y los rastros de fósiles dominan en los sedimentos de la llanura aluvial donde se encontraron muchos restos de vertebrados. La plagioclasa de una toba a unos 10 m por encima de la base de la formación y 3 m por debajo del nivel de los mamíferos, produjo una edad media de $^{40}\text{Ar} / ^{39}\text{Ar}$ de $11,2 \pm 0,6$ Ma. Así, los mamíferos de la Formación Letrero tienen una edad

algo menor de 11,2 Ma (Edad Tortoniense). Teniendo en cuenta los otros datos disponibles (ca. 9.0 Ma), parece posible que una gran parte de la Formación Letrero se extienda desde ca. 11,2 a 9 Ma.

6.1.1. Sistemática Paleontológica

Orden PILOSA Flower, 1883

Suborden FOLIVORA Delsuc et al., 2001

Familia MYLODONTIDAE Gill, 1872

Subfamilia MYLODONTINAE Gill, 1872

MYLODONTINAE INDET sp1.

Material referido: fragmento de la mandíbula izquierda, sin dientes ni sínfisis mandibular, EPNV-5557; lunar derecho, EPNV-6390; cuboides izquierdo, EPNV-6389; astrágalo izquierdo, EPNV-6388.

Procedencia geográfica y estratigráfica—Tambo Viejo, Formación Letrero, cuenca de Nabón, aproximadamente 2 km al sureste de Nabón, Provincia de Azuay, Ecuador.

6.1.2. Descripción y comparaciones

Mandíbula: la rama mandibular (EPNV-5557) está casi completa y bien conservada. En vista lateral (Fig. 14A y 14B), el mayor desarrollo dorsoventral del cuerpo mandibular se encuentra al nivel de mf1, disminuyendo distalmente; por lo tanto, el borde ventral es convexo, como en varios Mylodontinae neógenos (p. ej., *Lestobradys*

sprechmanni, *Ranculcus scalabrinianus*, *Pleurolestodon acutidens*, *Simomylodon uccasamamensis*; ver Rinderknecht et al.2010; Oliva y Brandoni, 2012; Brandoni, 2013; Boscaini et al., 2019).

La abertura posterolateral del canal mandibular se encuentra en la pared externa de la mandíbula, debajo de la mitad del mf3 (Fig. 14B), como en *Simomylodon uccasamamensis* (ver Boscaini et al., 2019, Fig. 9A y B) y *Glossotheridium chapadmalense* (tipo MACN 8675). El margen ventral de la rama mandibular es ligeramente convexo al nivel de cf1 a mf2.

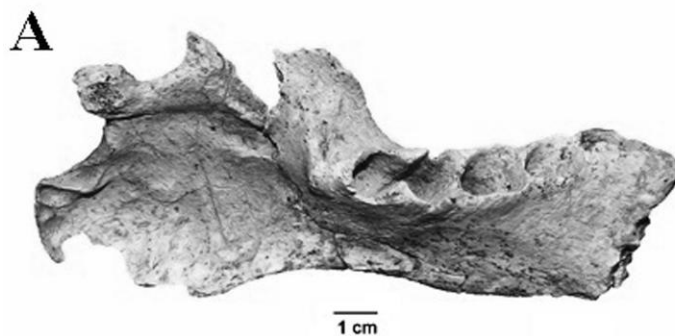
En vista oclusal (Fig.14C y 14D), los cuatro dientes inferiores están alineados casi rectos (longitud total de la fila a la altura de los alvéolos: 91.86 mm), con cf1 ligeramente desplazado labialmente como se observa en *S. uccasamamensis* (ver Boscaini et al., 2019, fig.9A), *Glossotheridium chapadmalense* (tipo MACN 8675), *P. acutidens* (Rovereto, 1914, fig.43) y la poco conocida *Brievabradys laventensis* (Mioceno medio) que comparte inequívocas sinapomorfias craneodentales con Mylodontini y Lestodontini (sensu Boscaini et al., 2019). Sin embargo, en otros taxones mylodontinos (p. Ej., *Lestodon*, *Lestobradys*, *Bolivartherium*, *Ranculcus*, *Promylodon* y *Megabradys*) se desplaza principalmente hacia el lado labial (ver Rinderknecht et al., 2010, fig.6; Brandoni, 2013, fig.4).

En vista oclusal, el alvéolo del cf1 está más extendido mesio-distalmente que el alvéolo del mf1 y el alvéolo del mf2, mientras que mf3 es el diente más grande, una característica particular de Mylodontinae (p. Ej., *S. uccasamamensis*, *Glossotheridium chapadmalense*, *P. acutidens*, *Sphenotherus*, *Lestobradys*, ver Rovereto, 1914; Esteban, 1999; Brandoni, 2013; Boscaini et al., 2019). El alvéolo del caniniforme es triangular en sección transversal como en algunos ejemplares de *S. uccasamamensis* (Boscaini et al.,

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

2019, fig. 11A), *Promylodon* y *Ranculcus* (Brandoni, 2013, fig. 4). Esto es diferente de otros taxones (p. ej., *Glossotheriopsis pascuali*, *B. laventesis*, *P. acutidens*, *Pseudopreotherium*), en los que es subelíptico en sección transversal. No hay diastema entre cf1 y mf2 como en *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019, fig.10), *B. laventesis*, *P. acutidens*, *Pseudopreotherium*, *Glossotheridium chapadmalense* y *Thinobadistes*, a diferencia de otros taxones que muestran un diastema entre cf1 y mf1 (p. Ej., *Kiyumylodon*, *Ranculcus*, *Megabradys* y *Bolivartharium*, ver Carlini et al., 2006b; Rinderknecht et al., 2010, fig. 6, Brandoni, 2013).

El alvéolo del mf1 es de sección trapezoidal, con el diámetro más largo mesio-distal en el lado lingual-labial. El alvéolo de mf2 también es de sección trapezoidal (altura de la mandíbula al nivel de mf2: 51,94 mm); sin embargo, en este alvéolo, el diente tiene un surco apico-basal en el lado lingual, como en *Thinobadistes* (Webb, 1989, fig.7) y algunos especímenes de *S. uccasamamensis* (ver Boscaini et al., 2019), pero a diferencia de *Glossotheridium chapadmalense* (MACN 8675), de sección subrectangular, o subcircular en *B. laventesis* (Villarroel, 2000), y elíptica en *Pseudopreotherium confusum* (Hirschfeld, 1985, fig. 4).



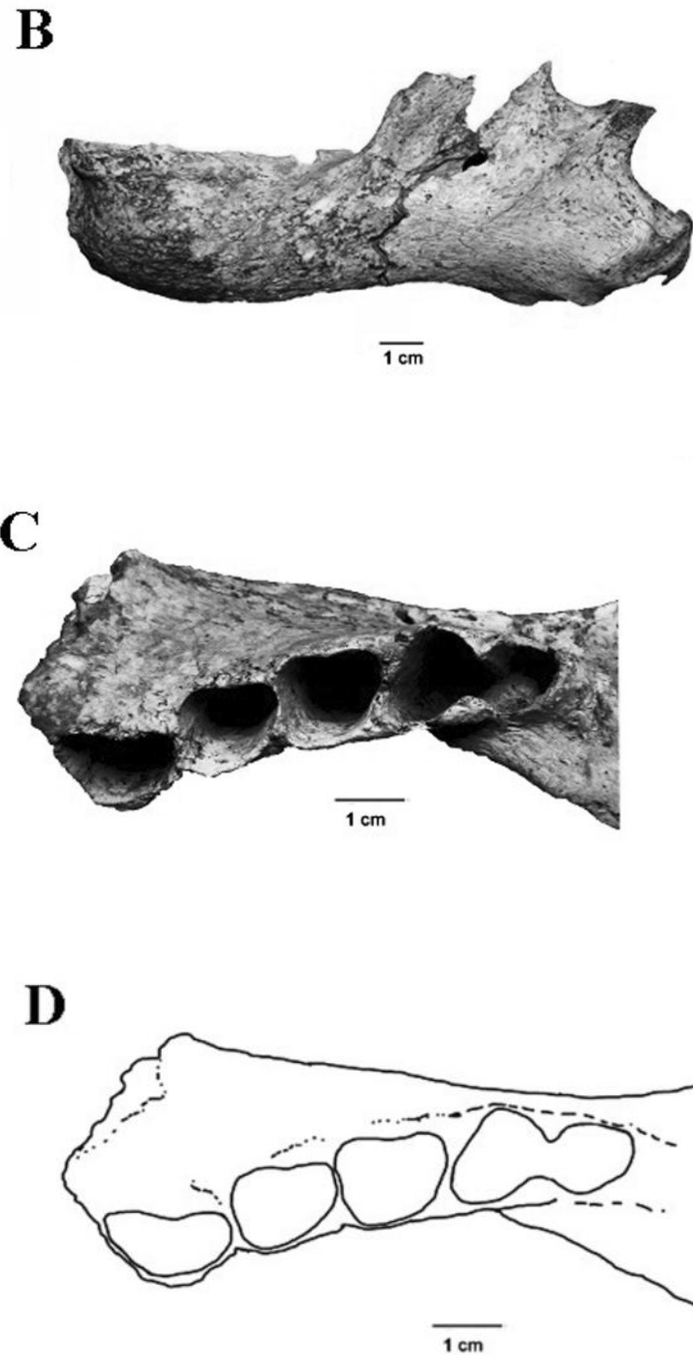


FIGURA 14. Mylodontinae indet. del Mioceno del sur de Ecuador. EPNV-5557. A, vista lingual; B, vista labial; C, D, vista oclusal.

El alvéolo de mf3 es bilobulado (altura de la mandíbula al nivel del alvéolo de mf3: 45,92 mm), típico de los perezosos Mylodontinae, más extendido mesio-distalmente. El

lóbulo anterior está más desarrollado y en sección suboval como en *Ocnotherium*, *Brievabradys*, *Lestodon* (Rinderknecht et al., 2010, fig. 6). El lóbulo posterior es de sección elíptica y está conectado por un istmo corto con el lóbulo anterior, en contraste con otros taxones (p. Ej., *Glossotheridium*, *Pleurolestodon*, *S. uccasamamensis* y *Thinobadistes*) en los que el istmo es mesio-distalmente más largo.

Lunar derecho: La superficie proximal está formada completamente por la faceta para el Radio (EPNV-6390, Fig. 15A), cuya superficie es mucho más convexa que en *Oreomylodon* y *Glossotherium tropicorum* (Fig. 15B y C). El margen posterior de la faceta radial es más ancho que el margen anterior. El proceso dorsal es prominente, como en *Pseudopreoptherium confusum*. La faceta articular del escafoides es muy grande y está unida a la faceta del hueso magnum que se extiende a lo largo de toda la concavidad, desde la apófisis dorsal hasta el proceso palmar. En *Oreomylodon*, la faceta del escafoides está separada de la faceta del hueso magnum como en *Simomylodon uccasamamensis*, mientras que en *G. tropicorum* ambas facetas tienden a unirse hacia la faceta palmar en un ángulo agudo.

La faceta unciforme es casi indistinguible y se encuentra en el mismo plano que la faceta cuneiforme, extendiéndose ampliamente para encontrarse con la faceta radial. En *Oreomylodon*, *G. tropicorum* y *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2021, fig.6) la unión entre las facetas cuneiforme y unciforme es mucho más notoria y la faceta cuneiforme no se encuentra con la faceta radial.

Las tres facetas distales se diferencian de las de *Glossotherium* en el ángulo en el que se encuentran. La superficie interna del hueso magnum forma casi un ángulo recto con la faceta del escafoides. En lugar de formar un ángulo agudo con la faceta unciforme, el ángulo entre las facetas unciformes y el hueso magnum es entre obtuso y casi plano.

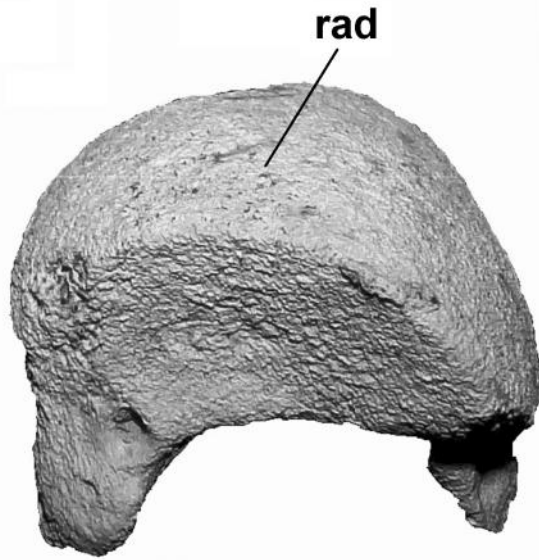
Cuboides izquierdo: en vista medial, tiene dos facetas articulares, para el astrágalo y para el calcáneo; la faceta astragalar contacta en ángulo agudo con la faceta del calcáneo, que es ligeramente convexa, y también con la faceta del escafoides (EPNV-6389, Fig. 15D y E). Esta vista muestra en *Oreomyodon* la concavidad más pronunciada de la faceta del astrágalo (Fig. 15F), que en el nuevo ejemplar es casi plana y alargada.

En vista lateral, el cuboides tiene forma de cuña, más estrecho en sentido proximal que distal (el diámetro máximo es de 30,65 mm y el mínimo de 20,42 mm). La faceta del IV-V Mt es una superficie articular cóncava y triangular.

En vista proximal, las superficies articulares de los dos metatarsianos están separadas entre sí con un ligero cambio de ángulo. La faceta articular del calcáneo se alarga y se extiende hasta cerca de la faceta del Mt IV-V. En *Oreomyodon* esta misma faceta es bastante amplia, en contacto con la faceta del astrágalo.

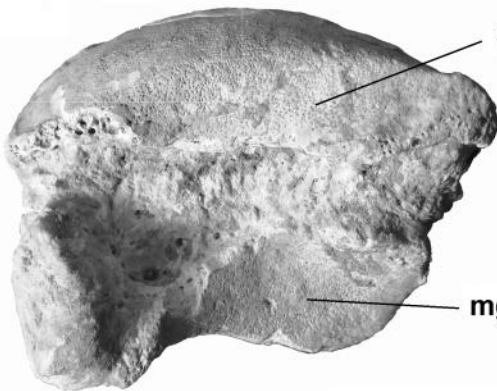
En vista distal, la superficie del astrágalo se fusiona ampliamente con la faceta del escafoides en su borde distal. Una pequeña faceta, que es la continuación de la superficie del astrágalo, se ve en el lado dorsal de la superficie, en ángulo recto. Las facetas del astrágalo, calcáneo y escafoides convergen en un ángulo pronunciado hacia el extremo dorsal-medial; esto no se ve en *Oreomyodon*. La faceta ectocuneiforme es pequeña, redondeada y distante de la faceta Mt IV-V. En *Oreomyodon* no hay faceta para el ectocuneiforme.

A

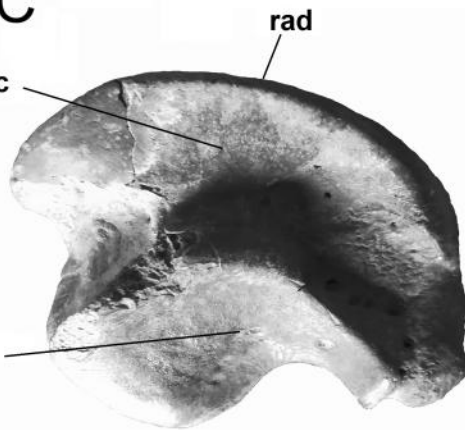


1 cm

B



C



1 cm

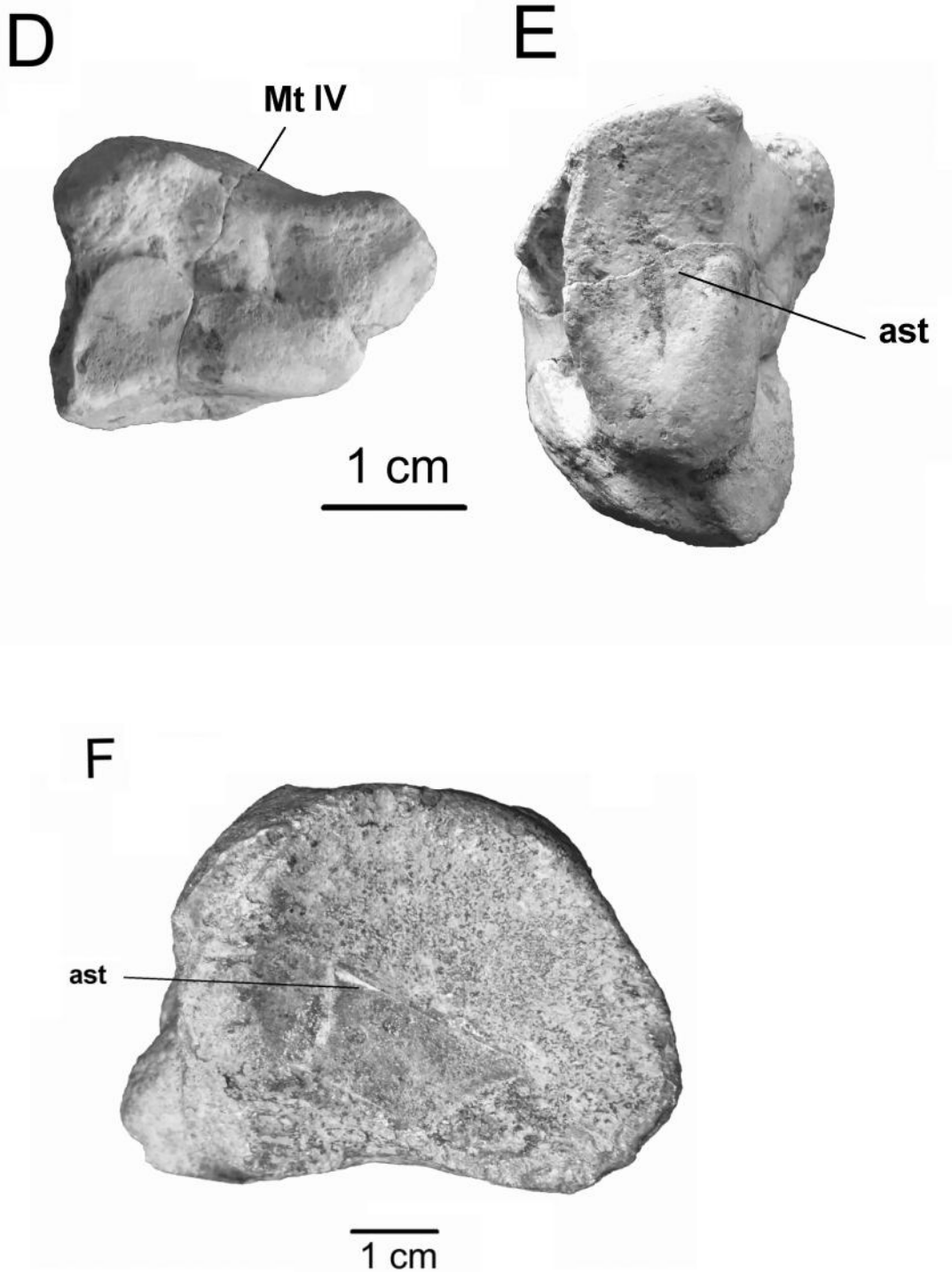


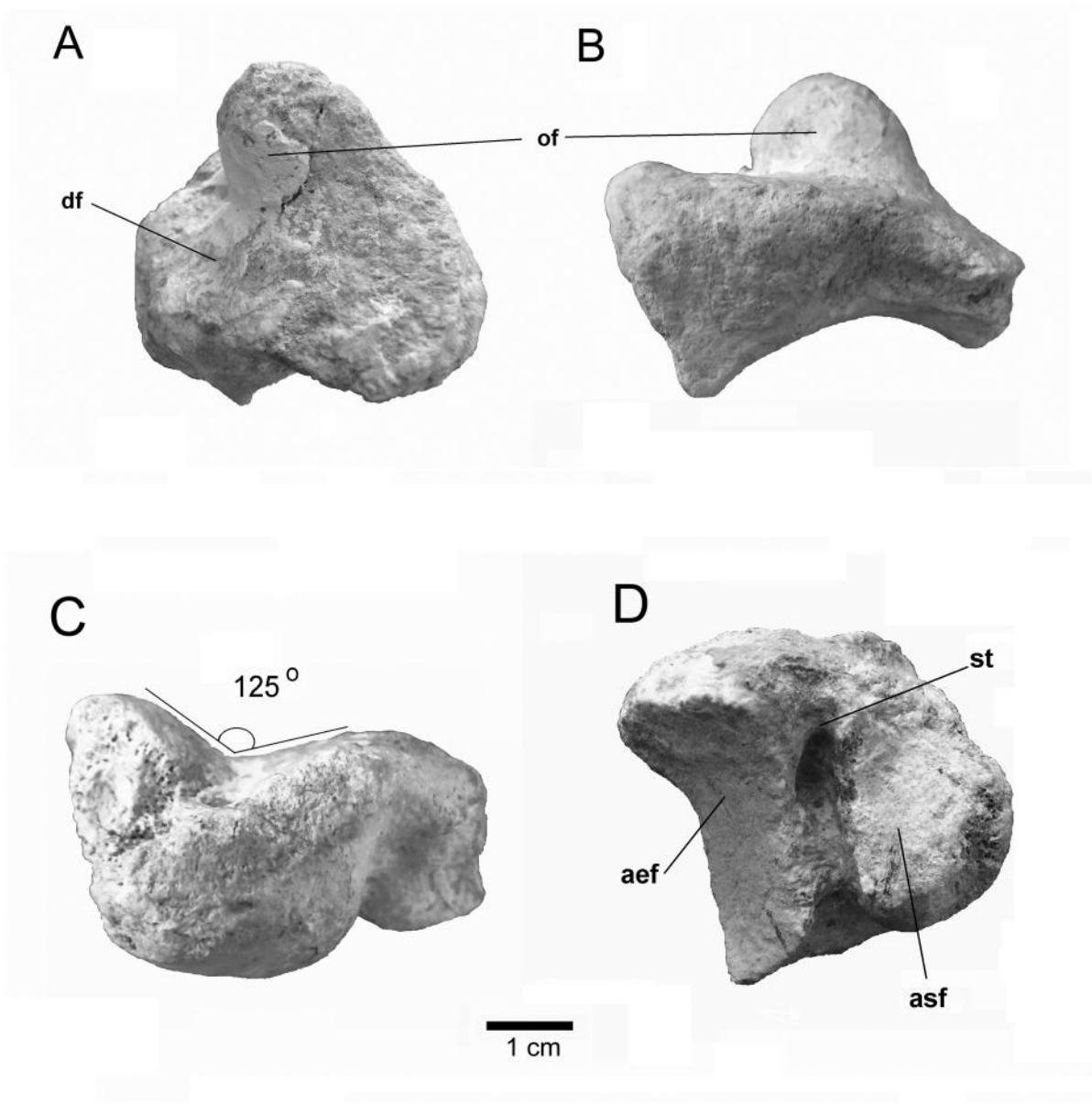
FIGURA 15. Mylodontinae indet. del Mioceno del sur de Ecuador. A (EPNV-6390), Lunar derecho. D, E (EPNV-6389), cuboides izquierdo; *Oreomyodon wegneri* B (EPNV-5786) Lunar izquierdo, F (EPNV-1948), cuboides; *Glossotherium tropicorum* C (EPNV-759) Lunar derecho.

Astrágalo izquierdo: aunque el astrágalo EPNV-6388 (Figura 16A-D), tiene la forma típica de Mylodontinae, con la faceta cuboidal convexa, muestra una faceta ligeramente más plana en comparación con *Oreomyodon wegneri* del Pleistoceno de los Andes ecuatorianos (sensu Román -Carrión y Brambilla, 2019). Tiene fuertes similitudes con el astrágalo de *Pseudopreotherium confusum* descrito por Hirschfield del Mioceno medio colombiano (1985, fig. 18). La apófisis odontoides está poco desarrollada en comparación con la de *Oreomyodon* en vista dorsomedial (Figura 16E), y la carilla navicular no está excavada, sino convexa en vista anterior.

La faceta fibular es completamente plana, de forma semi-triangular con el vértice orientado hacia la faceta ectal. En vista proximal se profundiza de tal manera que la forma de la faceta discoide es recta a ese nivel. Esta faceta es continua, sin subdivisiones. La tróclea no se diferencia claramente entre las facetas discoidales y la apófisis odontoides, y el ángulo entre ellas es de 125° (Figura 16C).

La faceta ectal es cóncava, siendo el extremo exterior más estrecho que el interior. El sulcus tali está muy excavado, pero se vuelve menos profundo al nivel de la apófisis odontoides. La faceta sustentacular es poco visible y casi toda la superficie está ocupada por la faceta del cuboides.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador



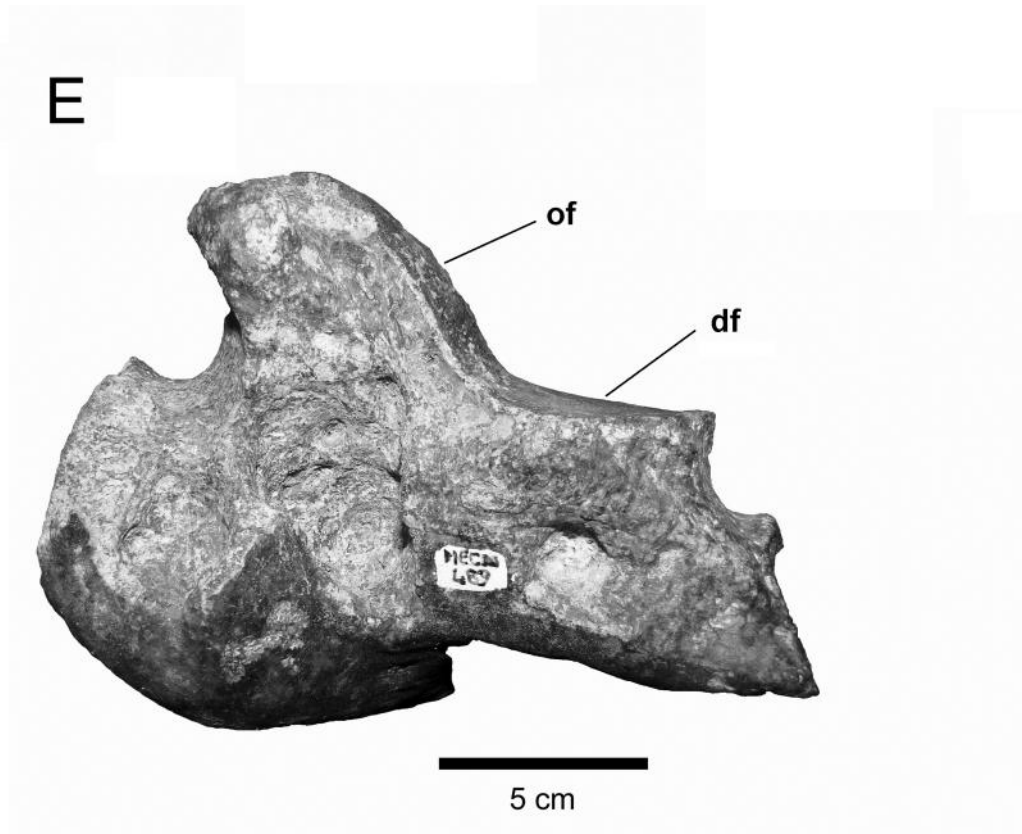


FIGURA 16. Mylodontinae indet. del Mioceno del sur de Ecuador. A-D (EPNV-6388) Astrágalo izquierdo. A, vista tibial; B, vista de peroné; C, vista dorsomedial; D, vista del calcáneo. *Oreomyodon wegneri* E, (MECN489), astrágalo izquierdo en vista dorsomedial.

6.1.3. Sistemática Paleontológica

MYLODONTINAE INDET sp2.

Material referido: fragmento de rama mandibular (EPNV-5563, Fig. 6.6)

Procedencia geográfica y estratigráfica—Quebrada Dumapara, Formación Letrero, Cuenca Nabón, aproximadamente 4 km al sureste de Nabón, Provincia de Azuay, Ecuador.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

Mandíbula: la mandíbula (EPNV-5563, Figura 17) está muy fragmentada y mal conservada; carece de región anterior, cf1, mf1, cóndilo articular y apófisis coronoides y angulares.

En vista lateral (Figura 17B), el mayor desarrollo dorsoventral del cuerpo mandibular se encuentra al nivel de mf2 y mf3 disminuyendo hacia la porción anterior. El borde ventral es convexo, como en otros Mylodontinae neógenos (p.Ej., *Lestobradys sprechmanni*, *R. scalabrini*, *P. acutidens*, *S. uccasamamensis*, ver Oliva y Brandoni, 2012; Boscaini et al., 2019).

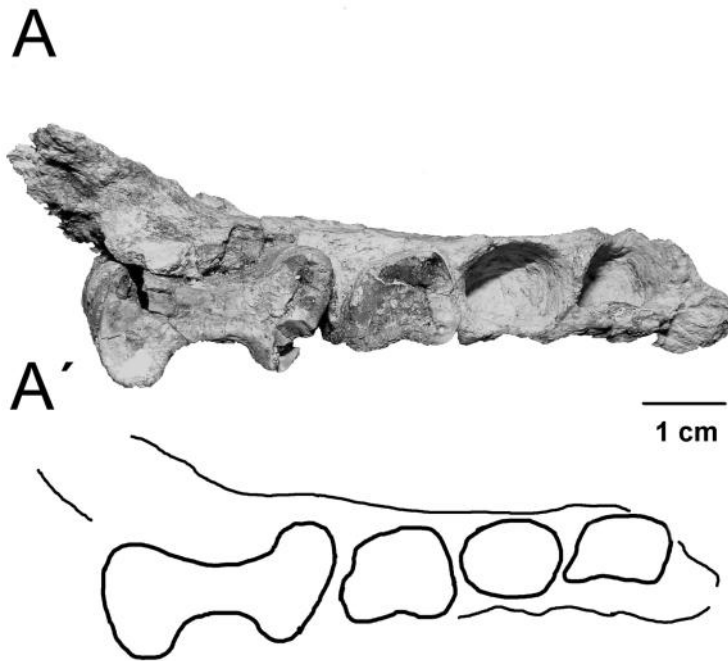
En vista oclusal (Figura 17A, A ') la serie dental (la serie dental total es de 83,52 mm de largo) está alineada, en contraste con otros Mylodontinae donde el cf1 está desplazado labialmente (p.Ej., *Ranculus*, *M. darwinii*, *Kiyumylodon*, *Lestobradys* y *Bolivartharium* (Rinderknecht et al., 2010; Oliva y Brandoni, 2012), *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019, Fig.9A). No tiene diastema entre cf1 y mf1 como en algunos especímenes de *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019, Figura 10) y en *B. laventensis* (Villarroel, 2000).

El alvéolo caniniforme sugiere que era reniforme en sección, se extendía mesio-distalmente y tenía un surco apico-basal en el lado lingual, como en *Sphenotherus* (Esteban, 1996, fig. 1). El alvéolo de mf1 sugiere que tenía una sección subcircular, como en *Brievabradys*, *Kiyumylodon*, *Thinobastides* y *Pseudopreotherium*. El mf2 es de sección subcuadrangular con un surco apico-basal en la cara lingual (16,72 mm de largo y 23,84 mm de ancho); su diámetro más grande es mesio-distal como en *Glossotherium* y *Sphenotherus*.

El mf3 es bilobulado como es característico de Mylodontidae Mylodontinae, más extendido mesio-distalmente (29,7 mm de largo y 17,18 mm de ancho). Ambos

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

lóbulos están bien desarrollados, unidos por un largo istmo, como en *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019) y *Glossotheridium chapadmalense* (MACN 8675). El lóbulo anterior es más largo labio-lingual y sub-rectangular en sección, como en *Thinobastides* (Webb, 1989, Fig. 7); el posterior es de sección elíptica, como en *P. acutidens* (Rovereto, 1914, Fig. 45), y *S. uccasamamensis* (Boscaini et al., 2019, Fig. 7A).



B

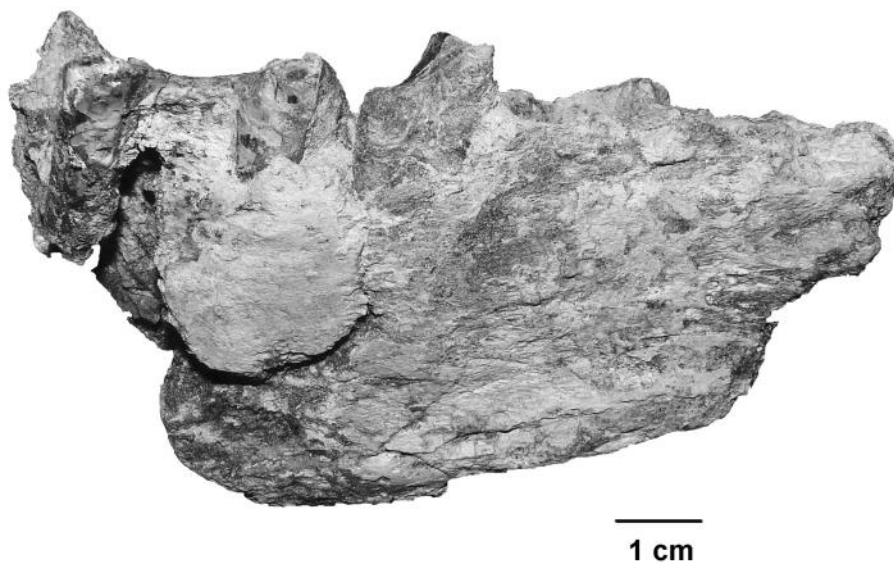


FIGURA 17. Mylodontinae indet. del Mioceno del sur del Ecuador. (EPNV-5563), fragmento de mandíbula izquierda. A, vista oclusal, A', esquema de vista oclusal; B, vista lateral.

6.2. XENATHRA PILOSA DEL PLEISTOCENO DEL ECUADOR

Durante la realización de la presente Tesis Doctoral se intentó obtener dataciones radiométricas de varias muestras de mamíferos fósiles de localidades como Quito, y Quebrada Chalán. De ellas una sola muestra pertenece a un molariforme de *O. wegneri*, la cual arrojó una edad de 19380+/-870 (14C); otras dos muestras sobre molariformes de *Equus andium* (= *Equus neogeus*) de las cuales obtuvimos dos edades: >21900 y 16640+/-110 (14C). Estas edades son solidamente consistentes con las obtenidas anteriormente en la misma localidad de Q. Chalan por Moreno y Román Carrión (2017).

6.2.1. Osteología Comparativa de *Oreomyodon wegneri* (Xenarthra, Mylodontinae); definiendo el estatus taxonómico del Mylodonte endémico ecuatoriano.

Oreomyodon wegneri Spillmann, 1931, es un hallazgo frecuente en los valles del norte y centro del valle interandino del Ecuador, entre 2300 y 2900 msnm. Todos estos hallazgos se han asignado al Pleistoceno superior (Figura 18). Nuevos hallazgos de esqueletos casi completos en varias localidades de los Andes (Coltorti et al., 1998, Ficarelli et al., 1997, 2003, Román-Carrión, 2007, 2012a, 2012b), permiten el acceso a material anatómico no descrito previamente para esta especie, y mejorar nuestro conocimiento del desarrollo ontogenético y posible dimorfismo sexual de la especie.

En este trabajo se compara el cráneo de *O. wegneri* con el conocimiento actual del cráneo de otros miembros de Mylodontinae. Se recopila aquí el mayor número de especímenes estudiados hasta la fecha de Mylodontinae para comprender la variación intraespecífica con el fin de establecer mejor la posición taxonómica de *O. wegneri*. Estos resultados muestran que *O. wegneri* pertenece a un género diferente de los otros mylodontinos conocidos.

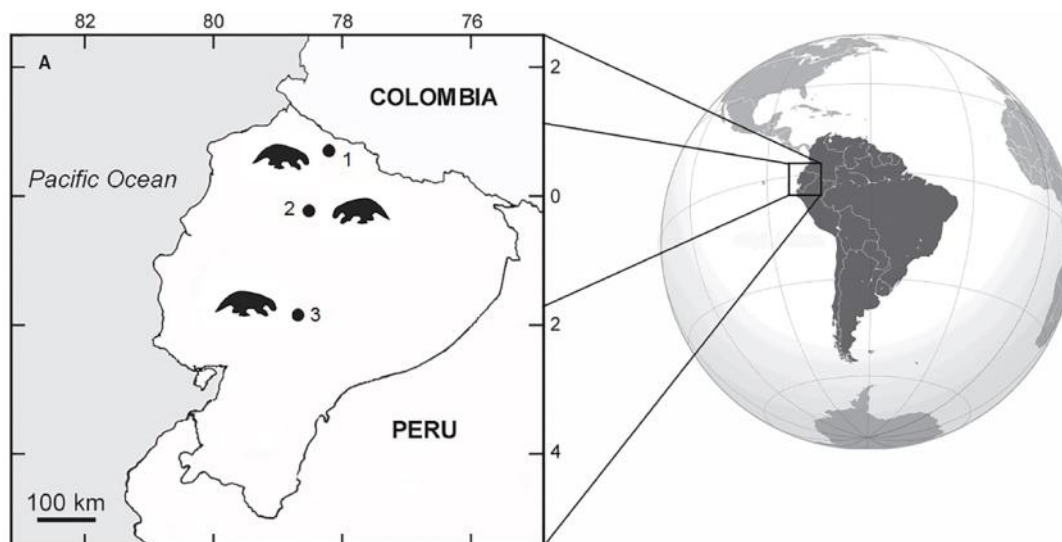


FIGURA 18. Mapa mostrando las principales localidades fosilíferas del Ecuador con restos de *Oreomyiodon wegneri*; 1, Quebrada Pistud, provincia de Carchi; 2, Valles de Quito, provincia de Pichincha; 3, Quebrada Chalan, provincia de Chimborazo (Modificado de De Iuliis et al., 2017).

Abreviaturas Institucionales: AMU-CURS: Colección de Paleontología de Vertebrados de la Alcaldía de Urumaco (Estado Falcón, Venezuela); EFM: Herbario-Museo Universidad Central del Ecuador (Quito, Ecuador); EPNV: Colección de Paleontología, Escuela Politécnica Nacional (Quito, Ecuador); FMNH: Museo Field de Historia Natural (Chicago, EE. UU.); IMNH: Museo de Historia Natural de Idaho (Idaho, EE. UU.); MACN-Pv: Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina); MACNC Pv: Colección Paleontología Vertebrados del Museo de Antropología y Ciencias Naturales de Concordia (Concordia, Corrientes, Argentina); MARC: Museo y Archivo Regional de Castelli (Castelli, Buenos Aires, Argentina); MCA: Museo Municipal de Ciencias Naturales “Carlos Ameghino” (Mercedes, Buenos Aires, Argentina); MCL: Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (Belo Horizonte, Brasil); MD: Museo Darwin (Punta Alta, Buenos Aires, Argentina); MECN: Instituto Nacional de Biodiversidad (Quito,

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

Ecuador); MHLA: Museo Histórico La Campana (Esteban Echeverría, Buenos Aires, Argentina); MLF: Museo de Ciencias Naturales “Florentino Ameghino” (Las Flores, Buenos Aires, Argentina); MLP: División Paleontología de Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata (La Plata, Buenos Aires, Argentina); MMCIPAS: Museo Municipal Centro de Investigaciones Paleontológicas y Arqueológica de Salto “José Fernando Bonaparte” (Salto, Argentina); MMP: Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia" (Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina); MN-V: Colecao do Museu Nacional do Rio de Janeiro (Brasil); MNHNM: Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo (Montevideo, Uruguay). MNHN SGO: Museo Nacional de Historia Natural de Chile. MNHN-BOL: Museo Nacional de Historia Natural (La Paz, Bolivia); MPAHND: Museo Particular de Antropología e Historia Natural Los desmochados (Casilda, Santa Fe, Argentina); MPRSC: Museo Paleontológico Real de San Carlos “Armando Calcaterra” (Colonia, Uruguay); MPS: Museo Paleontológico de San Pedro “Fray Manuel de Torres” (San Pedro, Buenos Aires, Argentina); MRS: Museo del Río Salado (Santa Fe, Argentina); LACM HC: Museo de Historia Natural del Condado de Los Ángeles, (Los Ángeles, California, EE. UU.); PVL: Colección de Paleontología de Vertebrados, Instituto Miguel Lillo (Tucumán, Argentina); ROM: Museo Real de Ontario (Toronto, Canadá); UATF: Universidad Autónoma Tomás Frías (Potosí, Bolivia); UCMP: Museo de Paleontología, Universidad de California (Berkeley, EE. UU.); UNRC-PV: Universidad Nacional Río Cuarto-Paleontología Vertebrados (Río Cuarto, Córdoba, Argentina); ZMUC CN: Museo Zoológico, Universidad de Copenhague, (Copenhague, Dinamarca).

Materiales Revisados: *Oreomyiodon wegneri*: EPNV-120 (neotipo); EPNV-107 (París), EPNV-803, EPNV-5148, EPNV-5202, EPNV-5213, EPNV-5198; EPNV-4189,

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

MECN S / N, MECN 417, MECN 356, MECN 357, MECN 358, EFM 01; *Bolivarthrium codorensis*: AMU-CURS130; *Glossotherium chapadmalense*: MACN-Pv 8675; MMP S-273; *Glossotherium robustum*: MLF 420, MLF 442, MN-3944-V, MACN-Pv 2652, MACN-Pv 11769, MCA 2014, MRS 75, MLP 3-136, MLP 3-137, MLP 3-138, MLP 3-139, MLP 3-140, MLP 3-141, MLP 3-142, MLP 3-144, MLP 3-146, MHLC con encendido, MLP 3-147, MLP 3-178, MLP 3-762, MNHNM 233, MPAHND 9, MARC 15675.a.2 / 244; MNHN SGO.PV.2; *Glossotherium tropicorum*: ROM 3146; *Glossotherium phoenesis*: MCL4303 / 01; MCL4027; *Lestodon armatus*: MLP 3-3, MLP 3-16, MLP 3-29, MLP 3-30, MACN-Pv 9470, MACN-Pv 10830, MACN-Pv 11687, MPRSC 807; *Lestodon* sp.: MD-98-1; *Myiodon darwinii*: MLF 454, MACN-Pv 2334, FMNH P14288, MLP 36-VIII-12-1, MLP 3-122, MLP 3-762, MLP 3-764, UNRC-PV 002, ZMUC CN 43, MRS 74, MNHN -BOL-V 006470, MMCIPAS B50-2458; *Myiodonopsis ibseni*: MCL-4355; *Paraglossotherium elmollarum*: PVL4326; *Paramyiodon garbanii* UF 10922; *Paramyiodon harlani*: LACM HC 692, LACM HC 832, IMNH 15273, IMNH 23246, LACM HC 1717-02, LACM HC 1717-04, LACM HC 1717-08, LACM HC 1717-10, LACM HC 1717-22; *Paroetodontotherium calleorum*: UATF-V-000127; *Pleurolestodon acutidens*: MACN-Pv 2953; *Pseudoprepootherium confusum*: UCMP 39957; *Ocnotherium giganteum*: MCL4346 / 01; *Octodontotherium grandae*: FMNH 13616, *Simomyiodon uccasamamensis* MNHN-Bol V 11731; MNHN-Bol V 3348), MNHN-Bol V 3711), MNHN-Bol V 3726, (MNHN-Bol V 3717, MNHN-Bol V 3718).

6.2.1.1. Paleontología Sistemática

XENARTHRA Cope, 1889

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

PILOSA, Flower, 1883

FOLIVORA Delsuc et al., 2001

MYLODONTIDAE Gill, 1872

MYLODONTINAE Gill, 1872

OREOMYLODON Hoffstetter, 1949

Oreomyodon wegneri (Spillmann), 1931

6.2.1.2. Diagnóstico Extendido

Filas de dientes superiores más divergentes hacia la región anterior que en *G. robustum*. Separación de las filas de dientes al nivel de M4 a 3 veces la longitud de M1. Nasaes más altas que el frontal como en *Myiodon darwinii*. Diastema entre M1 y C1 como en *G. robustum*. Basicranium anteroposteriormente corto como en *P. harlani* y *G. robustum* lo distingue del cráneo más alargado de *M. darwinii* y *Archaeomyiodon sampedriniensis*. El proceso paroccipital de los cóndilos petrosos y occipital es prominente. Sutura frontonasal a nivel de procesos postorbitarios. Márgenes posteriores romos de las nasaes.

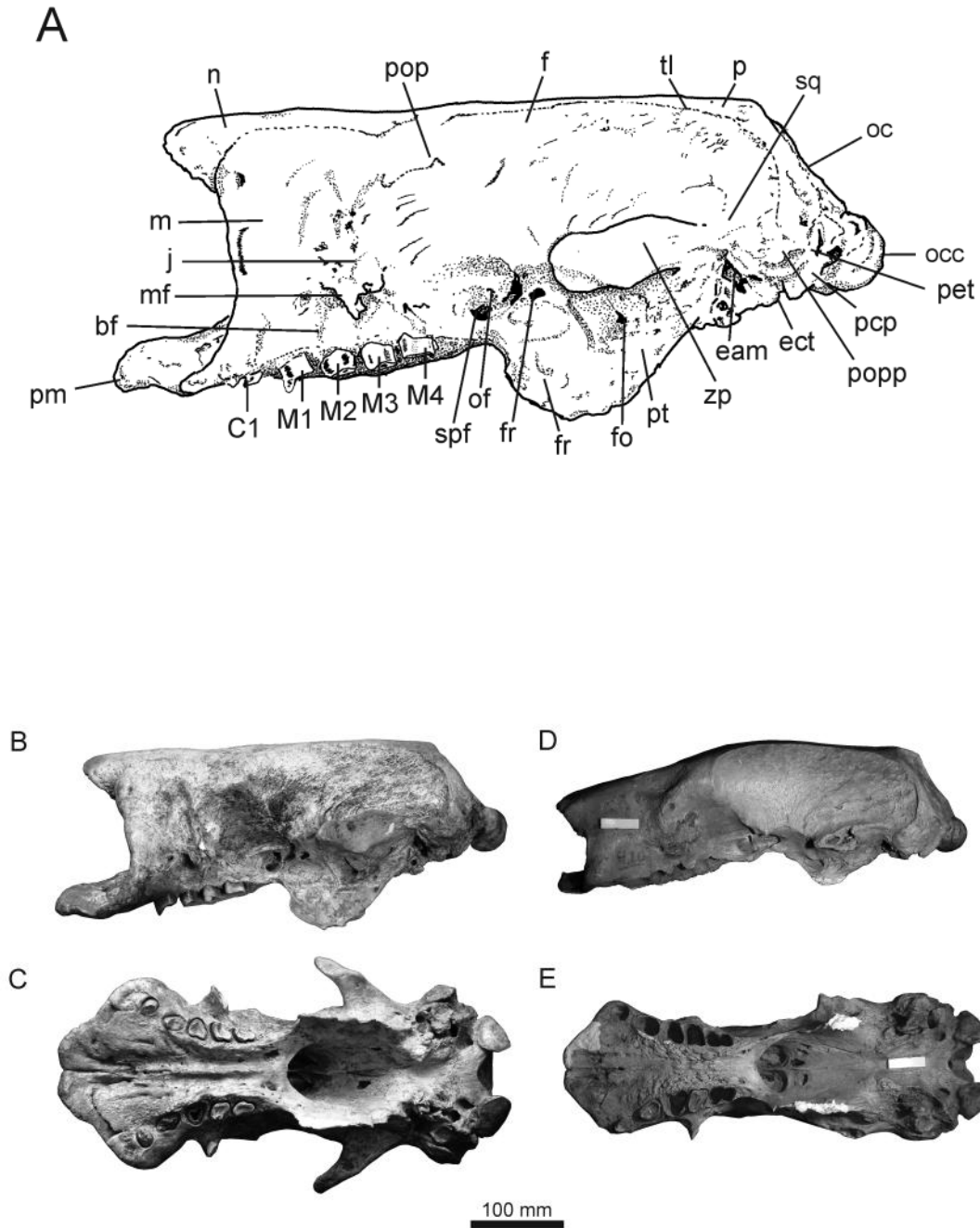
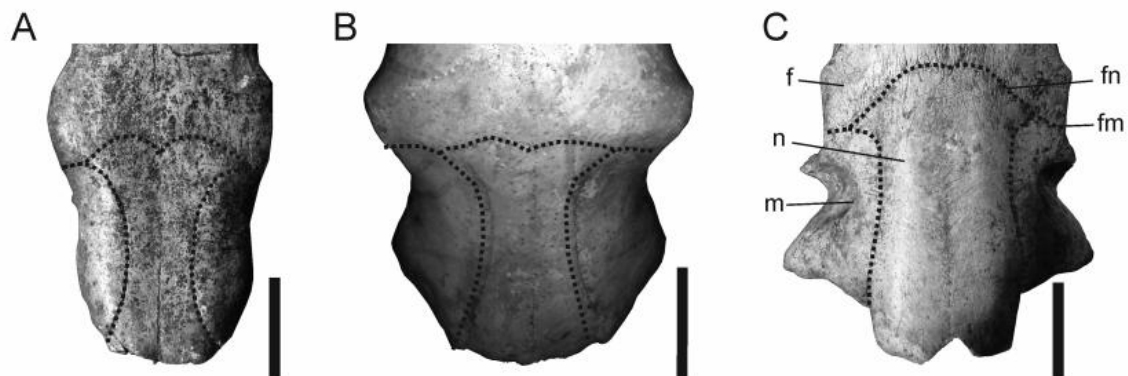


FIGURA 19. Cráneos de *Oreomylodon wegneri* EPN V-120. A, esquema; B, vista del lado izquierdo; C, vista ventral; D, *Glossotherium robustum* MLF 420; E, vista ventral. Abreviaciones: bf: fosa del bucinador; C1: caniniforme superior; eam: meato auditivo externo; ect: ectotympanico; fm: foramen magnum; f: frontal; fo: foramen oval; fr: foramen rotundum; j: jugal; m: maxilla; M1–4: serie molariformes superiores; mf: foramen maxillar; n: nasal; oc: occipital; of: foramen optico; occ: cóndilo occipital; p: parietal; pcp: proceso paracondylar del exoccipital; pet: petrosal; pm: premaxilar; pop: proceso postorbital; popp: proceso paroccipital del petrosal; pt: pterygoide; spf: foramen phenopalatine; sq: squamosal; tl: línea temporal; zp: proceso zygomatic del squamosal.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

Descripción—El cráneo es robusto como en *L. armatus* y *G. robustum* (Figura 19). En vista dorsal, la cresta sagital de *O. wegneri* es ancha. Las líneas temporales están fuertemente separadas hacia la región anterior del frontal para contactar con los procesos postorbitarios como en *L. armatus*. Los procesos postorbitarios se desarrollan como en *L. armatus*. El borde anterior de las nasales tiene forma de V como en *P. harlani*, a diferencia de la nariz roma de *G. robustum* y *G. chapadmalense* Kraglievich, 1925. Los bordes posteriores de las nasales tienen una forma de punta roma como en *L. armatus*, *M. darwinii* y *P. harlani*, mientras que en *G. robustum* y *G. chapadmalense* el borde posterior de las nasales tiene forma de cola de pez (Figura 20).



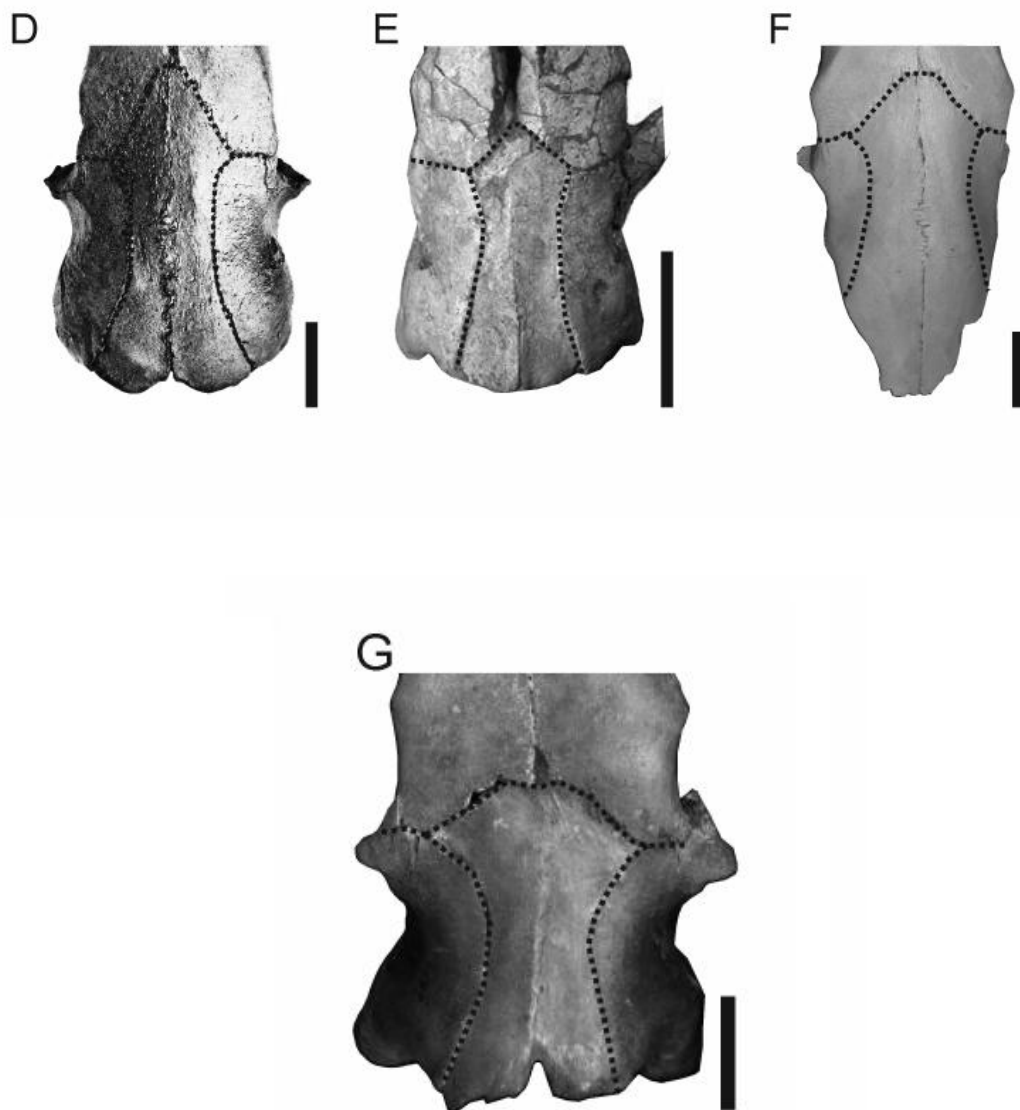


FIGURA 20. Suturas frontonasal y frontomaxilar. A, *Glossotherium chapadmalense* MMP S-273; B, *Glossotherium robustum* MLF 442; C, *Oreomyiodon wegneri* EPNV-120; D, *Paramyiodon harlani* MHSA La Brea 642 (modificado de Stock, C. 1907); E, *Simomyiodon uccasamamensis* MNHN-Bol V 3726; F, *Mylodon darwini* MLF 454; G, *Glossotherium robustum* MN 3944-V (modificado de Pitana et al., 2013). *Lestodon armatus* MACN 11687 (modificado de Czerwonogora y Fariña 2012); Abreviaciones: f: frontal; fm: sutura frontomaxilar; fn: sutura frontonasal; m: maxilar; n: nasal; Barra = 50 mm.

El maxilar se expande abruptamente después de la constricción preorbitaria hasta alcanzar un ancho mayor que en los procesos postorbitarios, en contraste con el maxilar menos ensanchado de *P. harlani* y *G. robustum*. El ensanchamiento del maxilar

se produce en mayor medida en la base del maxilar y esto produce una abertura nasal triangular desde la vista anterior.

En vista lateral, el techo del cráneo formado por el parietal y el frontal está aplanado, al contrario que el más redondeado en *G. tropicorum* (Figura 21). Posteriormente se observa una ligera depresión prefrontal como en otros milodontinos y hacia la región anterior las nasales presentan una elevación en toda su extensión por encima del maxilar, como en *M. darwinii* y *Pleurolestodon acutidens*, en contraste con *G. robustum* y *L. armatus* en que es la posición más baja de la tribuna con respecto al hueso frontal (Figura 19). La superficie de las nasales es marcadamente convexa transversalmente mientras que es ligeramente convexa longitudinalmente, por lo que no forma una cúpula bien definida como en *M. darwinii*.

Los huesos nasales se proyectan anteriormente al borde anterior del maxilar como en *M. darwinii*, mientras que en *G. robustum* los huesos nasales se extienden casi hasta el mismo nivel del borde anterior del maxilar (Figuras 21).

La vista anterior de *O. wegneri* muestra un ensanchamiento del rostrum en la base del maxilar y las paredes laterales, y el abombamiento de los nasales sobre el maxilar se hace más visible (Figura 22). El meato dorsal de *O. wegneri* es enorme comparado con la misma estructura en *G. robustum*. Este casi se separa del meato medio debido al desarrollo de la turbinal nasal dorsal; es cilíndrico con una abertura cónica. La lámina dorsal del turbinal ventral es más pequeña que en *G. robustum*, aunque tanto el turbinal ventral como el meato ventral son de tamaño similar. En la parte superior del vestíbulo en la cavidad nasal se presentan dos placas vestibulares. El

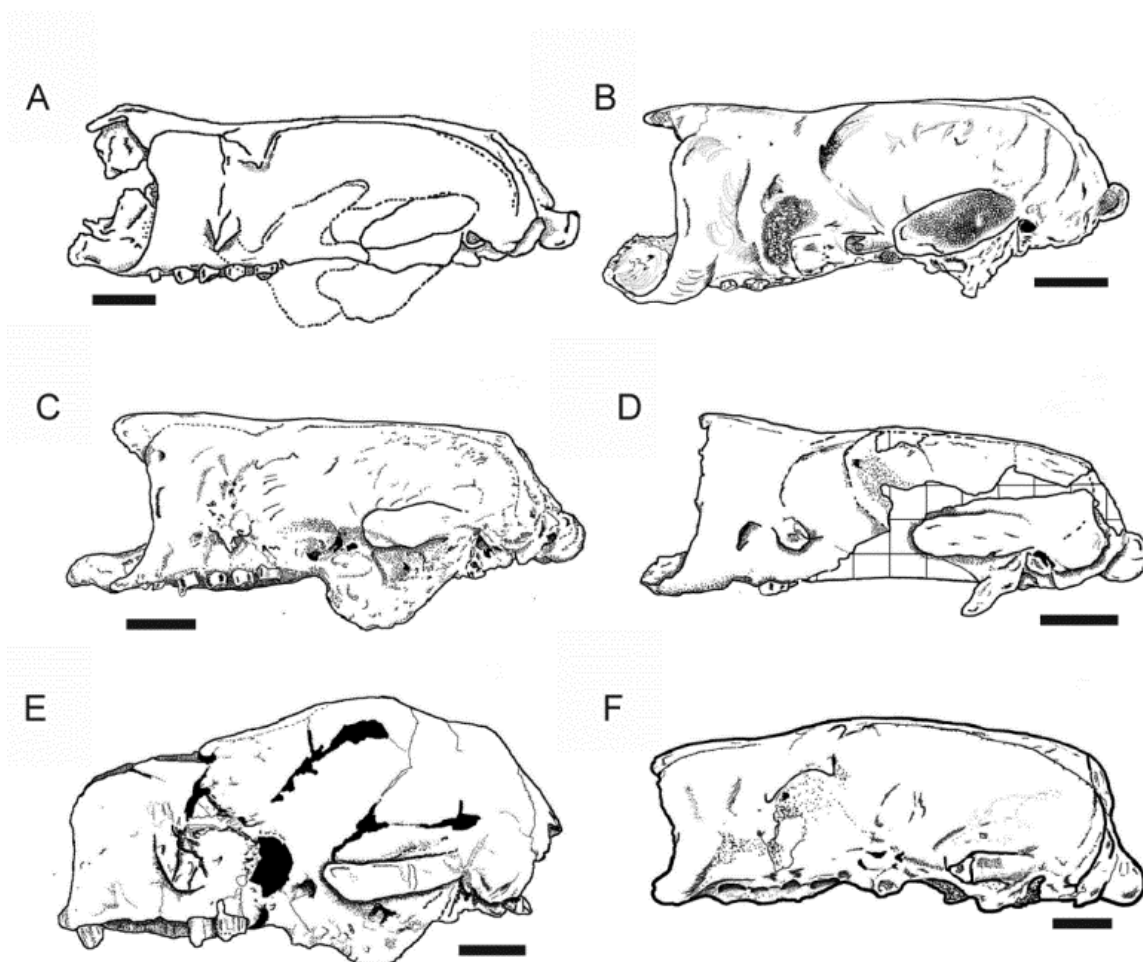


FIGURA 21. Vista lateral de los cráneos de *Oreomylodon wegneri*. A, EPN V-107; B, EPN V-5213; C, EPN V-120; D, EPNV-5202; E, *Glossotherium tropicorum* ROM 3146; F, *Glossotherium robustum* MARC 15675.a.2/244. Barra = 50 mm.

tabique nasal divide la cavidad y, en algunos individuos, tiene una desviación pronunciada formando una “S”, mientras que es recto en *G. robustum*. El tabique nasal de *O. wegneri* se articula directamente con el maxilar, formando la base de la fosa nasal, que también es muy ancha. Un hueso prenasal se articula con los nasales (Hoffstetter, 1949); y la figura 22 muestra una superficie articular redondeada para el hueso prenasal en *O. wegneri* que está ausente en *G. robustum*, *P. harlani*, *L. armatus* y *P. acutidens*.

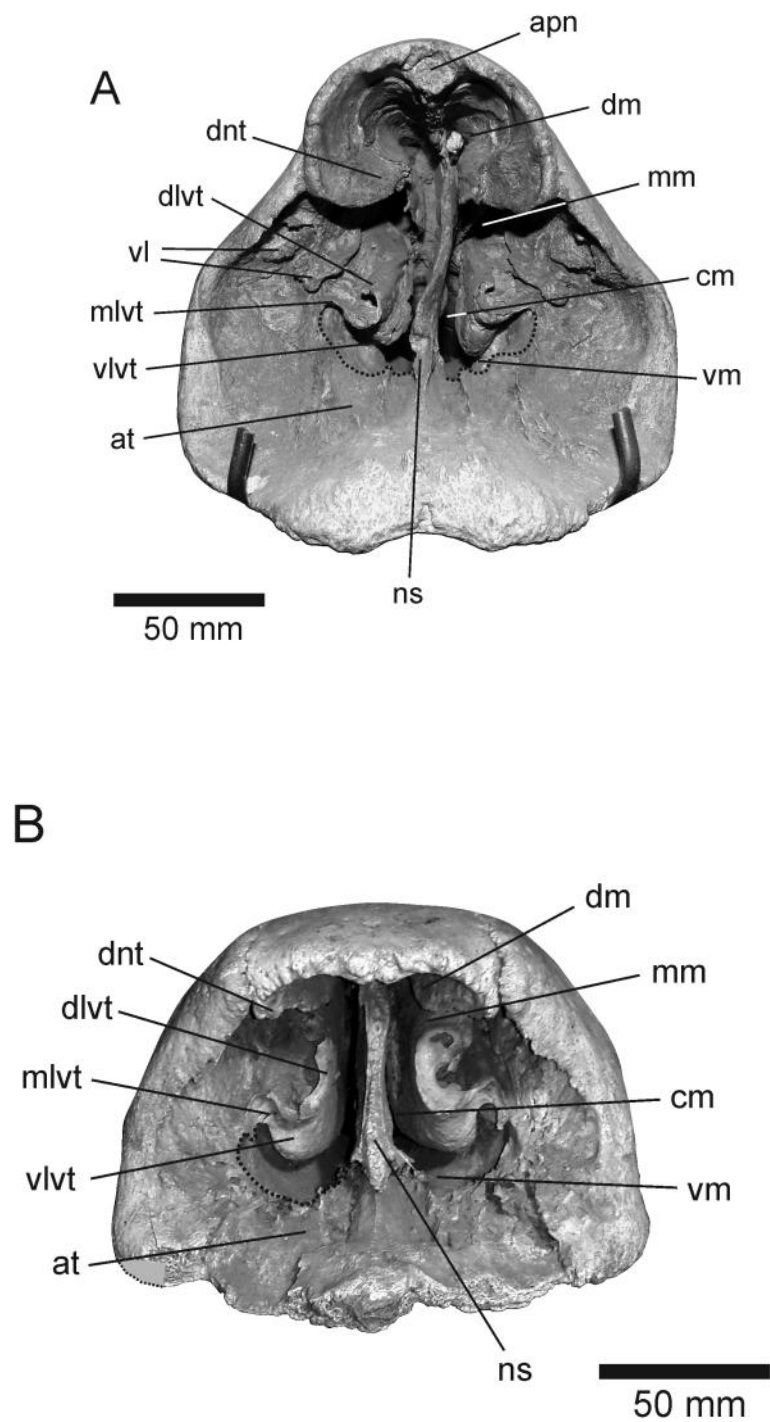


FIGURA 22. Región Nasal de *Oreomyiodon* y *Glossotherium*. A, *O. wegeneri* EFM 01; B, *G. robustum* MLF 442. Abreviaciones: apn: superficie articular del hueso prenasal; at: atrium; cm: meato común; dlvt: lamina dorsal del turbinal ventral; dnt: turbinal nasal dorsal; dm: meato dorsal; mm: meato medio; mlvt: lámina principal del turbinal ventral; ns: septum nasal; vlvt: lámina ventral del turbinal ventral; vm: meato ventral; vl: lámina vestibular.

En vista posterior, la región occipital es elíptica, dorsoventralmente deprimida (Figura 23) como en *G. robustum*, a diferencia del occipital más circular de *P. harlani*, *L. armatus* y *M. darwinii* (Brambilla e Ibarra, 2018). El tamaño del foramen magnum es variable como también se observa en *G. robustum*, *L. armatus* y *M. darwinii* (Brambilla e Ibarra, 2018).

En una vista lateral, el paladar es recto o casi recto entre los molariformes como en *A. sampedriniensis*, mientras que en *G. robustum*, *P. harlani* y *L. armatus*, el paladar es más convexo. El proceso cigomático del escamoso se ensancha hacia adelante y se inclina hacia la región ventral. El agujero lagrimal es pequeño, tiene un tercio del tamaño del agujero lagrimal de *G. robustum*. Los agujeros esfenopalatino, oval y rotundo se localizan detrás del M4, aproximadamente al nivel del agujero maxilar. La posición relativa entre estos agujeros y su tamaño es similar a la de *G. robustum*.

En vista ventral, el borde ventral del foramen maxilar se reduce a un pequeño puente óseo que fue observado por Hoffstetter (1949).

El primer molariforme (M1) es alargado y su orientación también es variable entre los especímenes como es el caso del C1 con el borde anterior orientado de lingual a labial. No existe correlación entre el grado de rotación de C1 y M1. A la variación en la orientación del eje mayor de la M1 se suma que este molariforme en el cráneo MECN 356 está desplazado lingualmente con respecto a la orientación de la fila de dientes. El M1 tiene un tamaño similar al M2 y en algunos ejemplares es más pequeño. M2 y M3 son de forma subtriangular como en *P. harlani*, *G. robustum* y *M. darwinii*, mientras que M4 es bilobulado con el lóbulo anterior más grande que el lóbulo posterior. Aunque

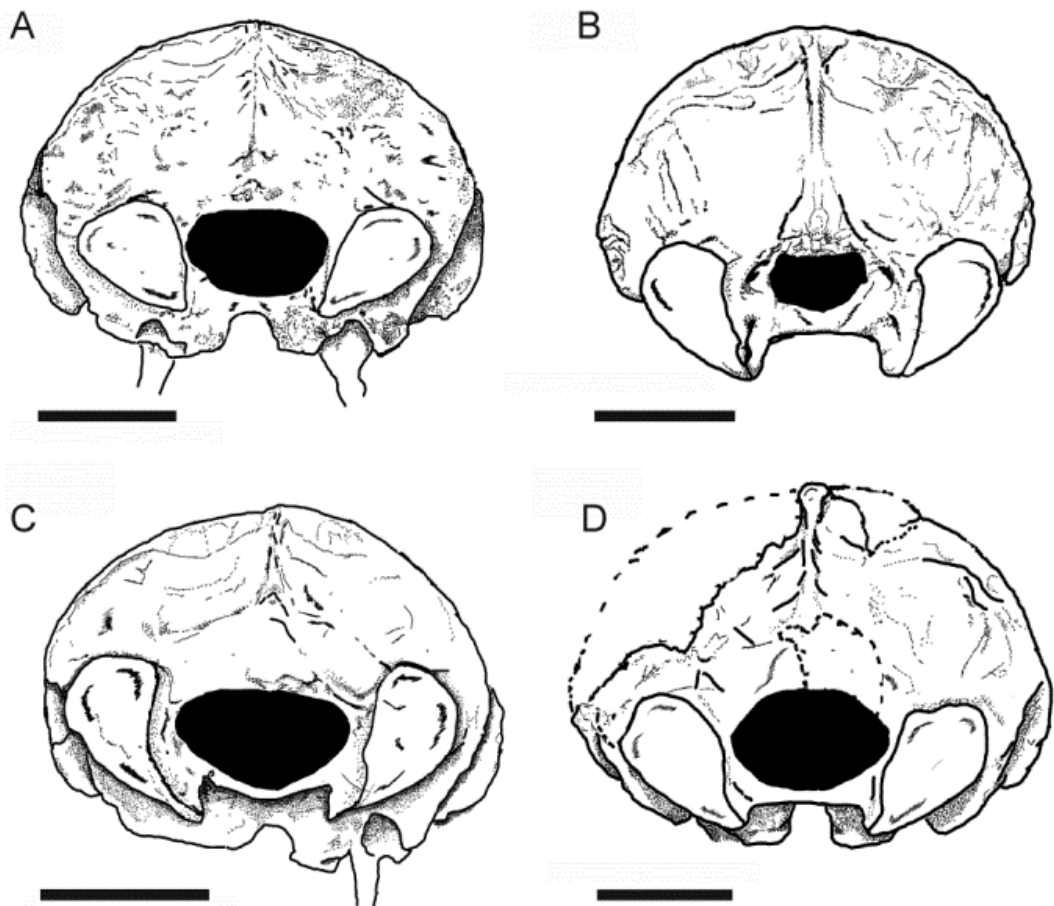


FIGURA 23. Región occipital de *O. wegneri*. A, EPNV-5213; B, EFM-01; C, EPNV-5202; D, EPNV-5148. Barra = 50 mm

el M3 es subtriangular, el lóbulo anterior está mal definido en la mayoría de los cráneos y el lado lingual es más corto que el del M2. El M3 tiene un área más pequeña que el M2 (Figura 24).

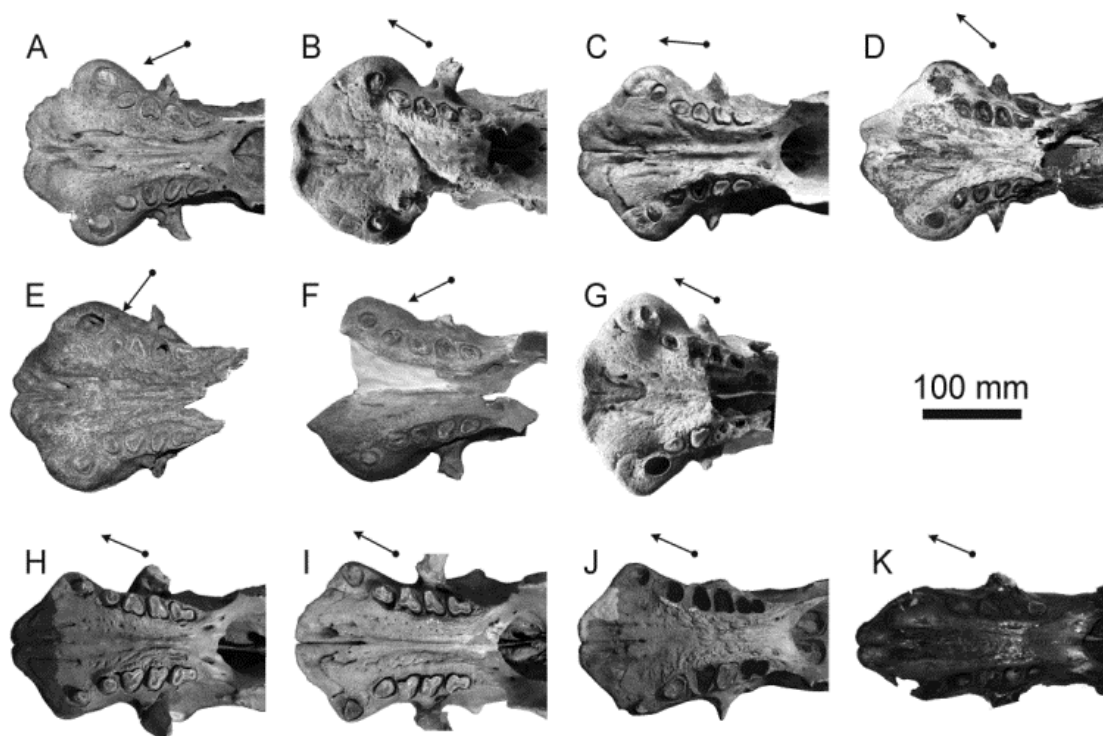


FIGURA 24. Paladares de Mylodontinos del Pleistoceno superior. A-G, *Oreomyiodon wegneri*; H-J, *Glossotherium robustum*; K, *Paramyiodon harlani*. La flecha muestra la orientación del eje mayor del molariforme M1

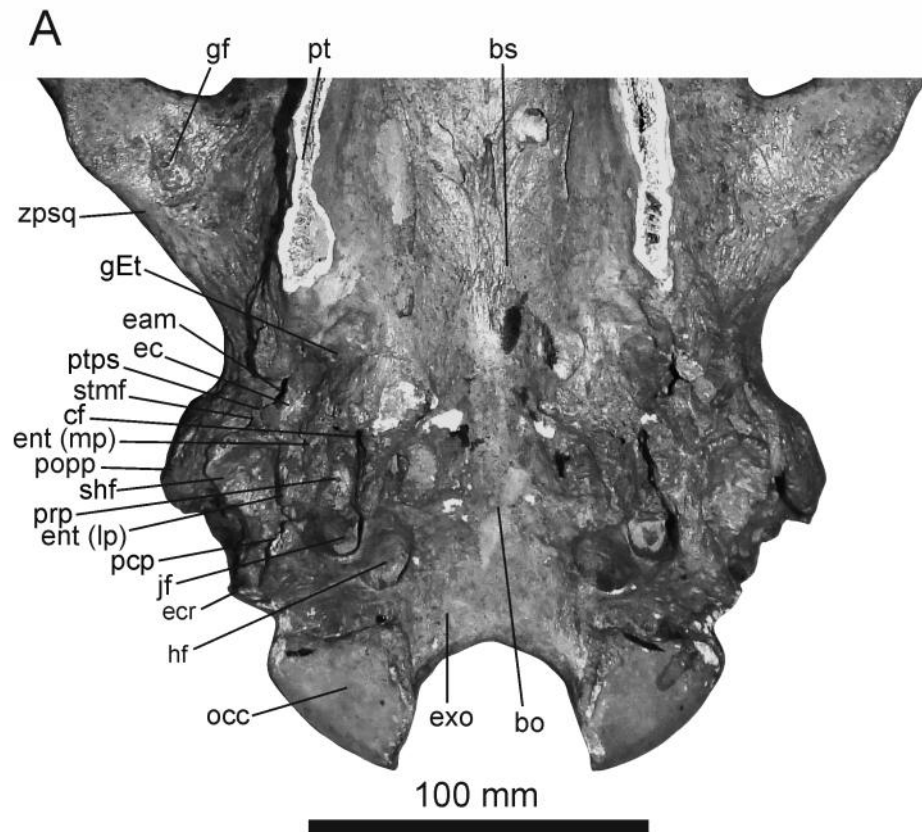
El paladar es cóncavo transversalmente y la concavidad se extiende entre M1 y M4, que se interrumpe por la elevación de la sutura central del maxilar entre M1 y M4. El premaxilar se extiende en casi toda la región anterior del maxilar y entra en el paladar hasta el nivel del borde anterior del C1.

El basicranium de *O. wegneri* es corto anteroposteriormente como en *L. armatus*, *G. robustum*, *P. harlani* y *S. uccasamamensis*, a diferencia del basicranium alargado observado en *M. darwinii* y *A. sampedrinenensis*. Los cóndilos occipitales de *O. wegneri* se proyectan sorprendentemente y notablemente lejos del basicranium en comparación con *G. robustum* (Figura 25).

El proceso paraoccipital del petroso está más desarrollado, prominente y expandido lateralmente en *O. wegneri* que en el resto de Mylodontinae. La fosa

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

estilohial es rugosa, ancha en la parte anterior y más estrecha en su borde posterior, mientras que en *G. robustum* es más redondeada (Boscaini et al., 2018). El borde anterior del agujero yugular se encuentra al nivel del borde posterior de la fosa estilohial.



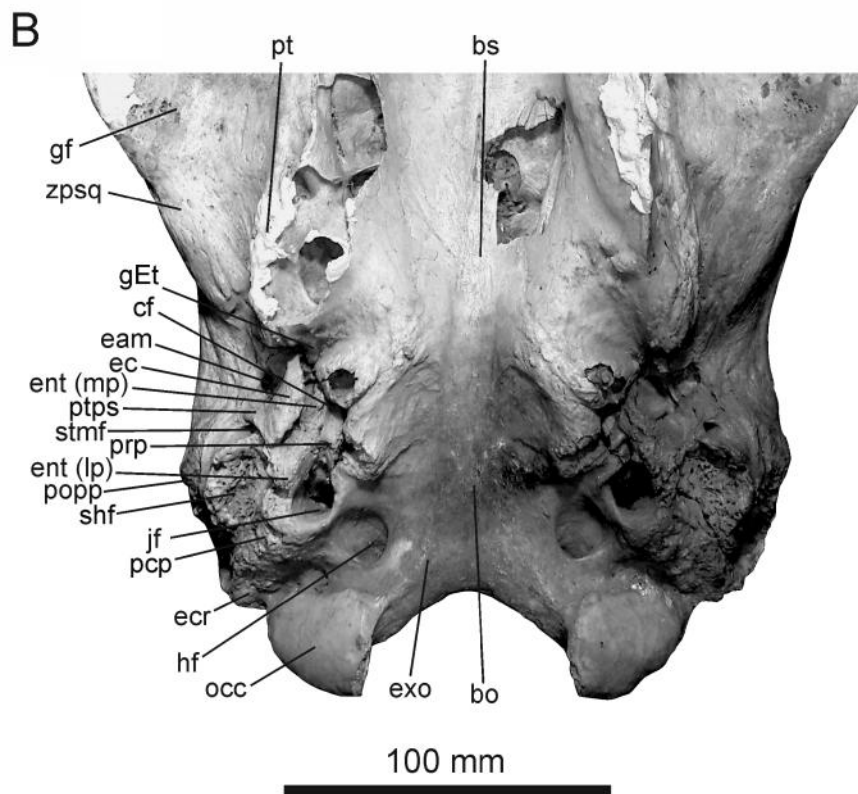


FIGURA 25. Basicranium de *Oreomylodon wegneri* y *Glossotherium robustum*. A, *Oreomylodon wegneri* (EFM 01); B, *Glossotherium robustum* (MLF 420). Abreviaturas: bo: basioccipital; bs: basisphenoides; cf: foramen carotido; eam: meato auditivo externo; ecr: cresta exoccipital; ent(lp): entotimpanico (placa lateral); ent(mp): entotimpanico (placa medial); gEt: ranura del tubo Eustachiano; fm: foramen magnum; exo: exoccipital; glf: fosa glenoide; hf: foramen hypoglossal; jf: foramen jugular; pt: pterygoid; stmf: foramen stylomastoide; popp: proceso paraoccipital del petrosal; prp: promontorium del petrosal; ptps: proceso posttympanico o del esquamosal; pcp: proceso paracondylar del exoccipital; occ: cóndilo occipital; shf: fosa stylohyal; sq: esquamosal; v: vomer. zpsq: proceso zygomatico del esquamosal.

El entotimpanico es masivo y más ancho posteriormente y más estrecho en la región anterior como en *G. robustum*. Esto es, quizás, producto del mayor desarrollo en esa porción del cráneo básico que se refleja en el tamaño de la apófisis mastoides, la región anterior de la estilohial y la región posterior del entotimpanico. El proceso cigomático del escamoso se aleja notablemente del cráneo en comparación con *G. robustum*. El ectotimpanico de *O. wegneri* es similar al de *G. robustum*, aunque más pequeño al menos en el espécimen EFM 01 (Figuras 24, 25). El proceso paraoccipital del petroso está notablemente desarrollado y produce el ensanchamiento a nivel

mastoideo observado por Hoffstetter (1949). El proceso paroccipital del petrosal (popp; = proceso mastoideo del escamoso de Patterson et al., 1992).

Mandíbula. En vista dorsal, el pico está bien marcado y un borde cóncavo lo separa de las filas dentarias. El borde del pico en la sínfisis mandibular es cóncavo (Figura 26). El borde exterior de la sínfisis forma una pequeña quilla en algunos ejemplares. El c1 está desplazado lateralmente y existe un pequeño diastema entre c1 y m1. La forma de los dientes no difiere significativamente de la de *P. harlani*, *G. robustum* y *S. uccasamamensis*. El m3 tiene un lóbulo anterior y un puente de espesor similar al del lóbulo anterior conecta un pequeño lóbulo posterior apenas diferenciado en algunos ejemplares (Figura 26D), a diferencia del marcado lóbulo posterior de *P. harlani*, *G. robustum* y *S. uccasamamensis*.

En vista lateral, el borde inferior de la mandíbula es ligeramente cóncavo. La altura de la rama mandibular horizontal está al nivel de la fila de dientes y se vuelve más profunda hacia la región anterior, entre el c1 y la sínfisis mandibular. El proceso angular es corto como en *G. robustum* y *P. harlani*. El proceso condilar tiene una altura similar a la mandíbula al nivel de m3.

6.2.1.2. Análisis morfométrico geométrico

PC1 resume el 59,4% de la variación y PC2 el 14,5% (Figura 27). Ambos componentes principales permiten la clara diferenciación de *O. wegneri* del resto de mylodontinos analizadas. El paladar de *O. wegneri* difiere de la configuración del paladar de *M. darwinii* principalmente debido al grado de divergencia de las filas de dientes. El paladar de *O. wegneri* tiene una forma más similar a *G. robustum* aunque se puede diferenciar claramente por el grado de divergencia entre C1-M1, la longitud de M1 (más reducida en *O. wegneri*) y la mayor distancia entre las filas dentarias en *O. wegneri*.

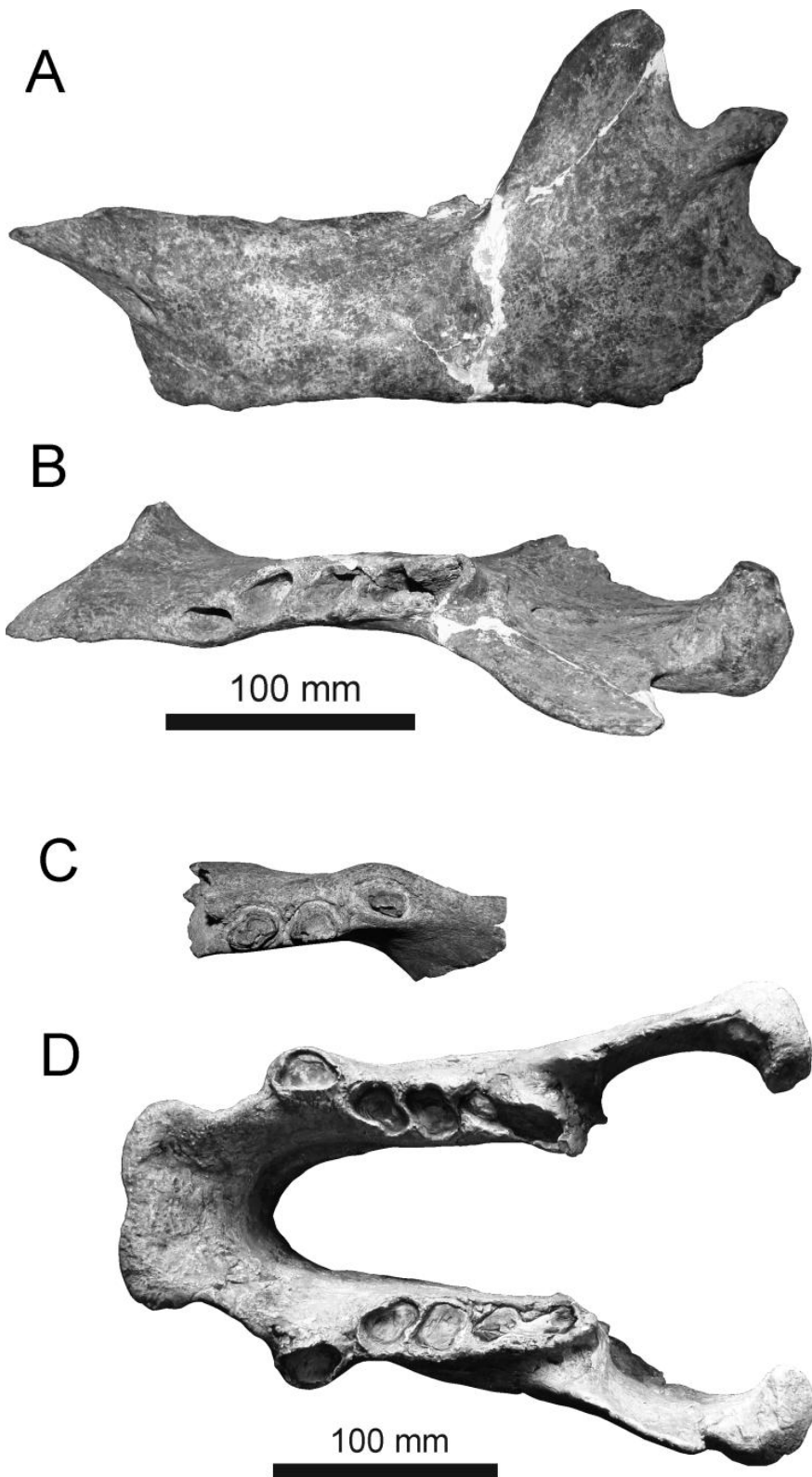
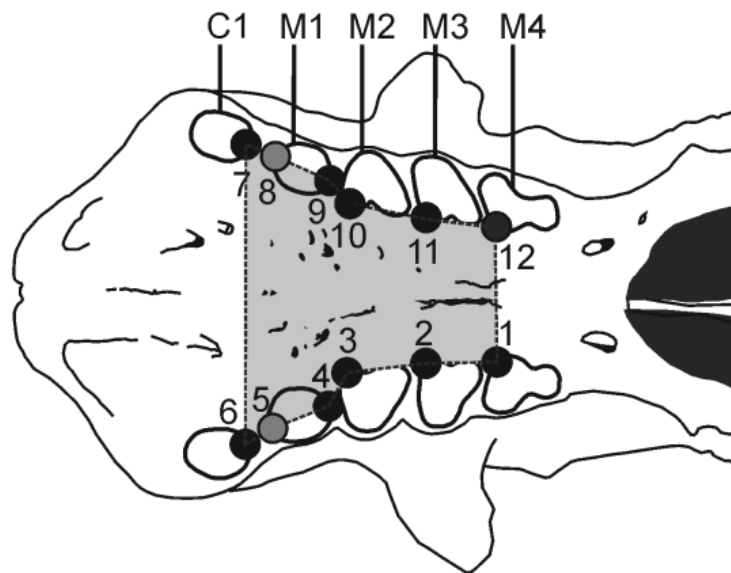


FIGURA 26. Mandíbula de *O. wegneri*. A, vista lateral de la hemimandíbula izquierda MECN 357; B, vista oclusal MECN 357; C, fragmento de hemimandíbula izquierda MECN 358; D, EPNV-5260, mandíbula completa en vista oclusal.

Las muestras de *O. wegneri* se encuentran tanto en valores positivos como negativos de PC2 principalmente debido a la variabilidad en el tamaño del diastema entre C1 y M1, así como por la separación de las filas de dientes a nivel de M3 y M4. Los milodóntidos del Mioceno y Plioceno se localizan en los valores más bajos de PC2, caracterizados por hileras de dientes divergentes en la región anterior del paladar, estrecho espacio entre ellas a nivel de M3-M4 y un diastema entre C1 y M1 que varía entre moderado y no existente.

A



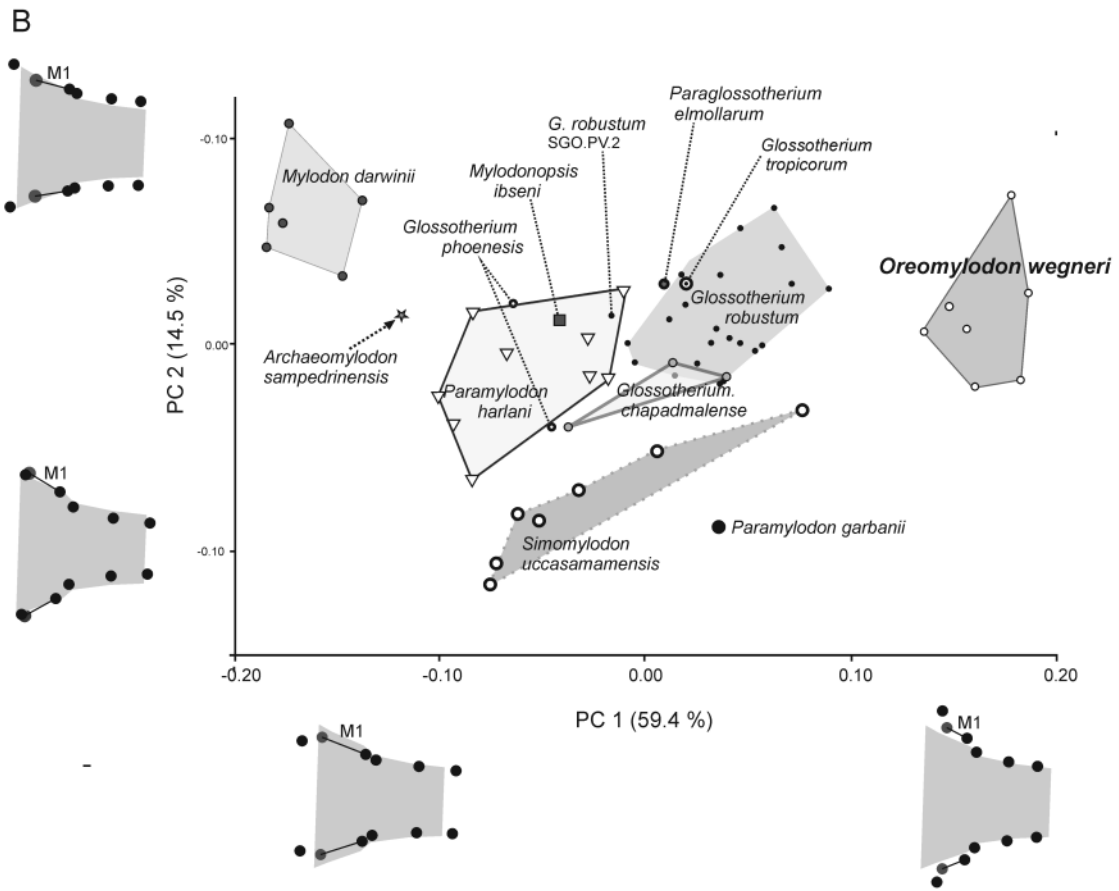


FIGURA 27. Análisis Morfogeométrico de los paladares de los Mylodontes Plio-Pleistocénicos. A, configuración de los puntos de referencia. B, PCA de los puntos de referencia coordinados.

6.2.1.3. Análisis Filogenético.

En el análisis filogenético se obtuvo un solo árbol que incluyó a los mylodontinos del Mioceno-Pleistoceno y otros xenartros como grupo externo (TL = 764, CI = 652, RI = 928) (Figura 28). El árbol fue similar al obtenido por Brambilla e Ibarra (2019). Aunque *O. wegneri* se encontraba en una posición intermedia entre *M. darwinii*, *A. sampedriniensis* y *P. harlani*, los valores de soporte de Bremer y bootstrap indican que está filogenéticamente más cerca de *P. harlani* que de los milodontidos

anteriores. También se observa que no se ubicó en el árbol filogenético como grupo hermano de *G. robustum*.

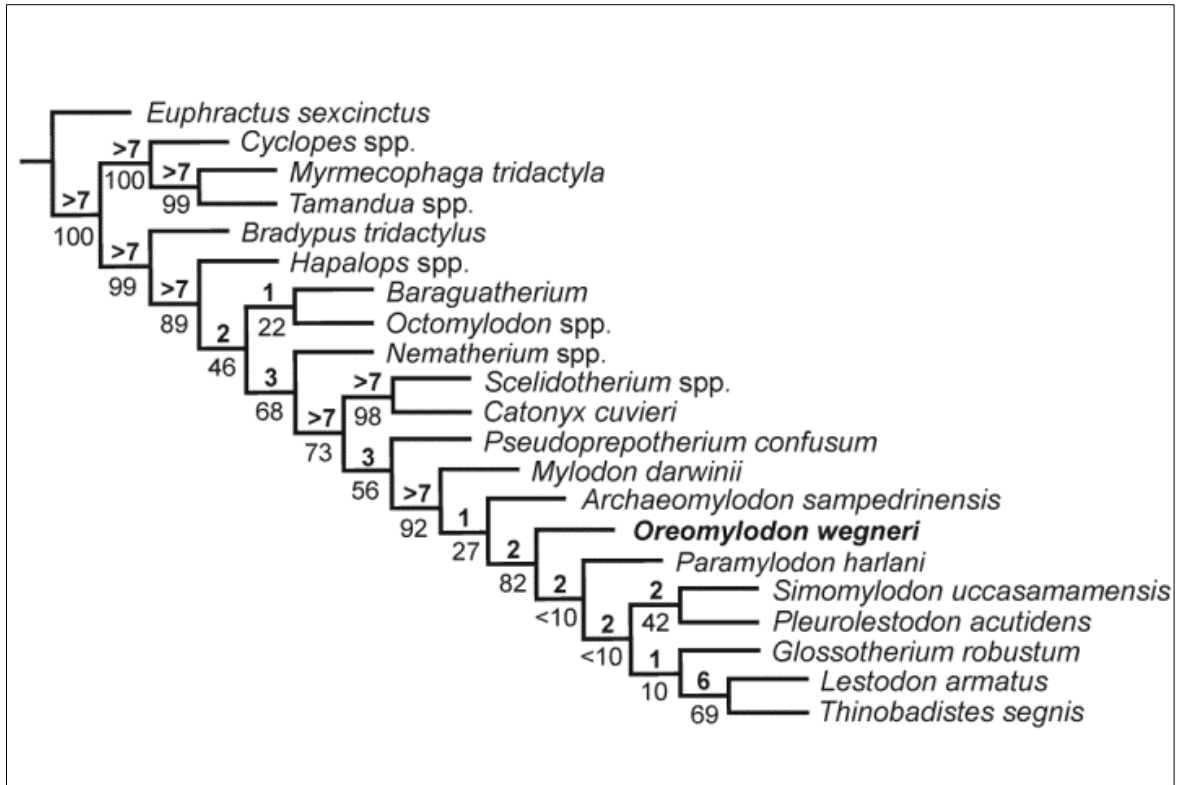


FIGURA 28. Árbol Filogenético obtenido con la matriz de datos craneales de Gaudin (2004), incluyendo *Oreomyodon wegneri*.

6.2.1.4. Comentarios ontogenéticos

El ejemplar EPN V-5298 (Figura 29) es un juvenil de *O. wegneri* que se encontró entre los restos de otros ejemplares adultos. Las características más relevantes de la especie, como nasales más altas que frontales, nasales más largas que el maxilar, filas dentales divergentes y muy separadas ya están presentes. La región preorbitaria es comparativamente más corta que los especímenes adultos. En vista anterior la región nasal es triangular y el meato dorsal también está muy desarrollado como en los adultos. En el maxilar se conservan C1, M1 y M2 y, al igual que los dientes de la mandíbula, presentan poco desgaste, en menor medida en C1 / c1 y M1 / m1. La región occipital

muestra signos claros asociados con la etapa juvenil, como las débiles marcas de inserción de los músculos y cóndilos occipitales incluso en formación que es evidente por la superficie rugosa que denota la presencia de cartílago sobre ella, como es común en otros milodontinos (Brambilla e Ibarra, 2018).

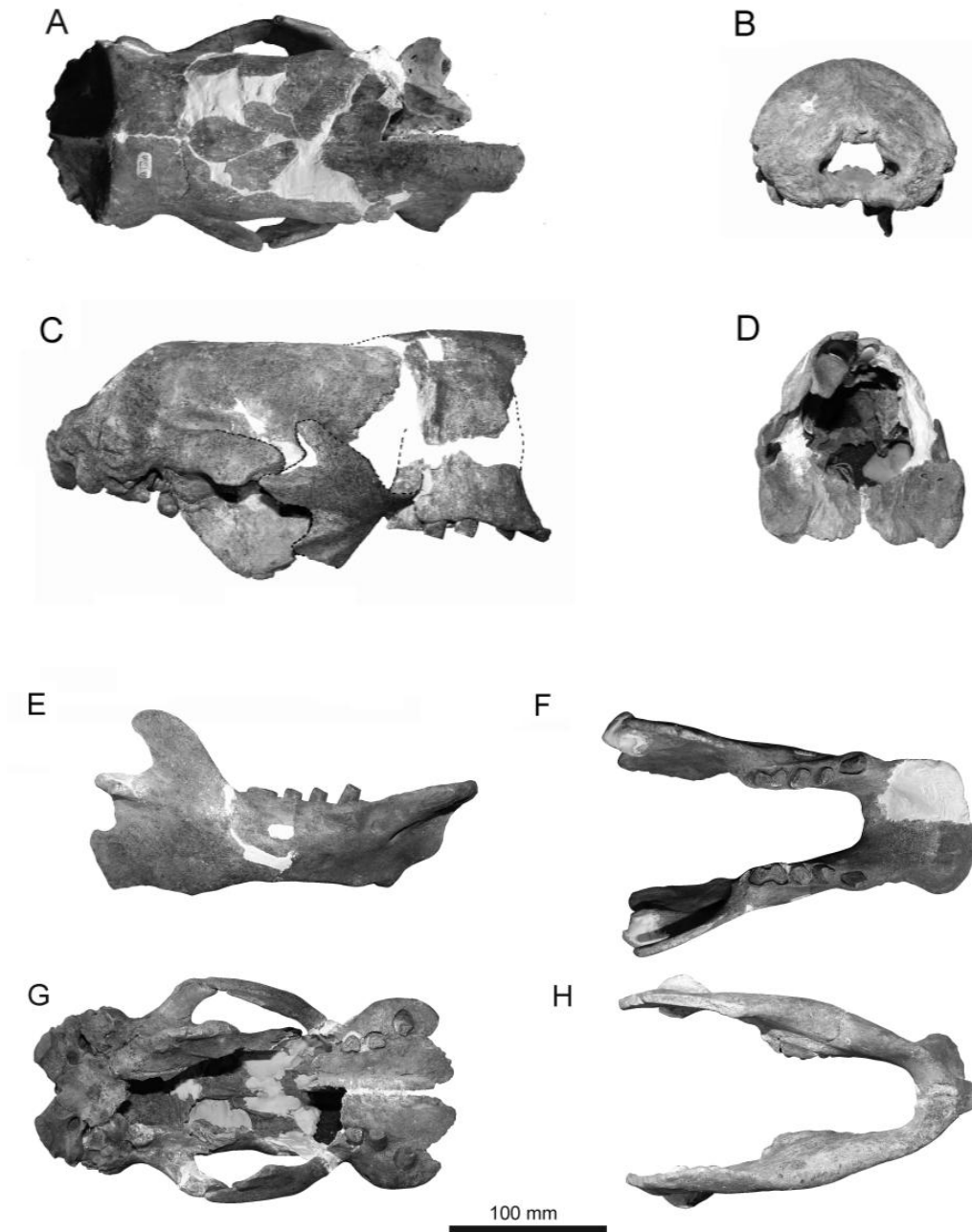


FIGURA 29. Cráneo juvenil de *Oreomyodon wegneri* EPN V-5298. A, vista dorsal; B, vista occipital; C, vista lateral; D, vista anterior; E, vista lateral derecha de la mandíbula; F, vista oclusal de la mandíbula, G, vista ventral del cráneo; H, vista ventral de la mandíbula.

6.2.1.5. Variación intraespecífica

La torsión del C1, la torsión y alineación de M1 con el resto de la hilera de dientes que se describieron anteriormente son sin duda los puntos de mayor variabilidad intraespecífica en *O. wegneri*. También en el maxilar algunos ejemplares (EPNV-5202 y EPNV-5213) presentan desde la vista ventral una depresión en el diastema entre C1 y M1 (Figura 24B y G). Al mismo tiempo, en vista lateral, un pliegue del maxilar rodea la raíz de C1 y la región anterior de la fosa buccinadora está debajo del pliegue de C1. Esto podría ser producto de un desarrollo heterocrónico del maxilar que no se observa en ningún otro milodontoide.

Por otro lado, la cresta sagital muestra anchos variables aunque generalmente es ancha, mientras que en *G. robustum* la variación del ancho de la cresta sagital es más evidente (Figura 30). La región occipital está comprimida dorsoventralmente (Figura 23) como en *G. robustum* (Brambilla e Ibarra 2018) y ligeramente más alta en EFM 01, a diferencia de los occipitales más redondeados de *M. darwinii*, *P. harlani*, *G. phoenesis* y *G. tropicorum*. El tamaño del foramen magnum es variable como se observó previamente en otros milodontos cuaternarios (Brambilla e Ibarra, 2018).

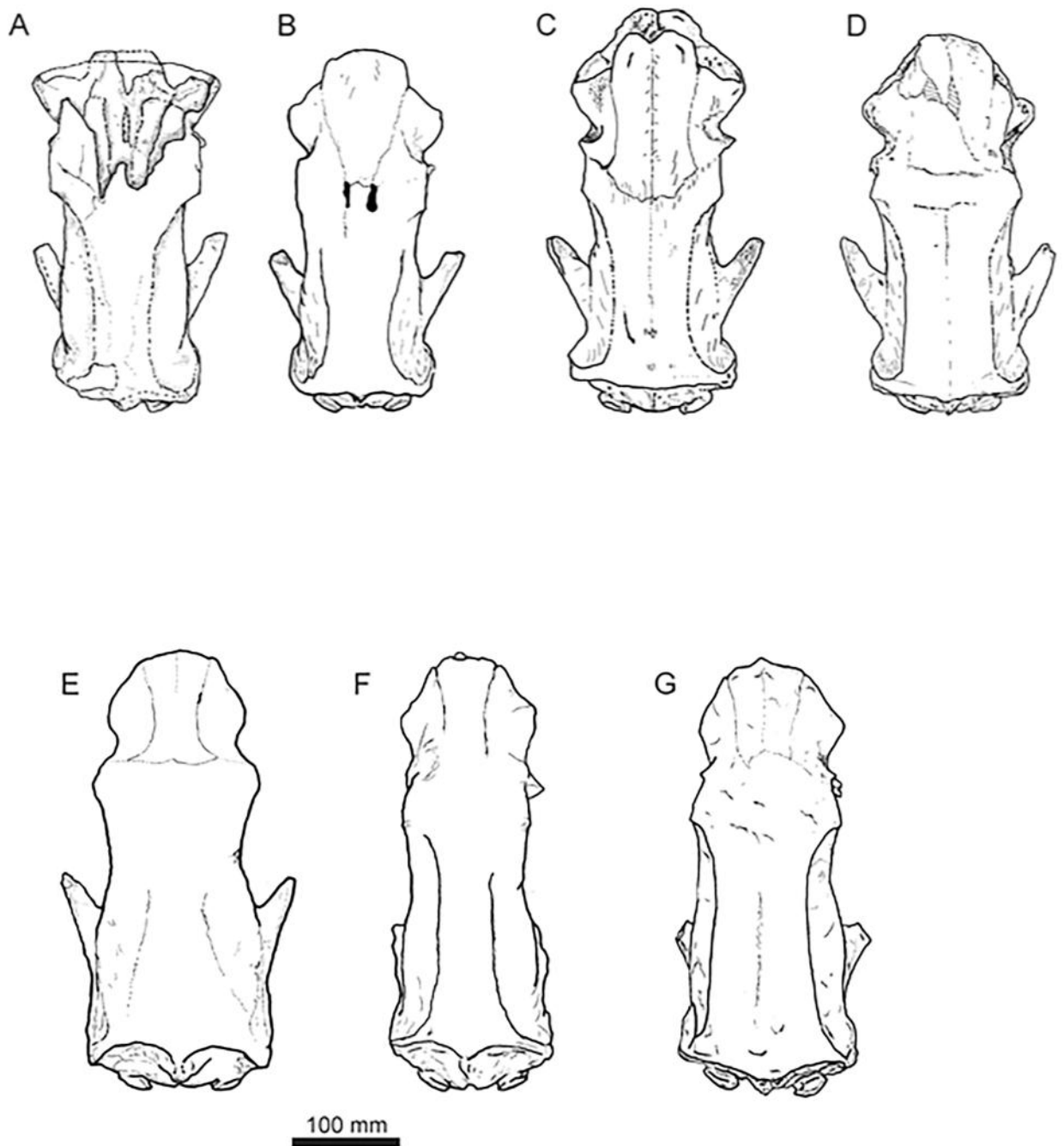


FIGURA 30. Vista dorsal de cráneos de Mylodontinos, A-D, *Oreomylodon wegneri*. A, MECN-417; B, EFM 01; C, EPNV-120; D, EPNV-5213; E-F, *Glossotherium robustum*, E, MLF 442; F, MLF 420; G, MARC 15675.a.2/244.

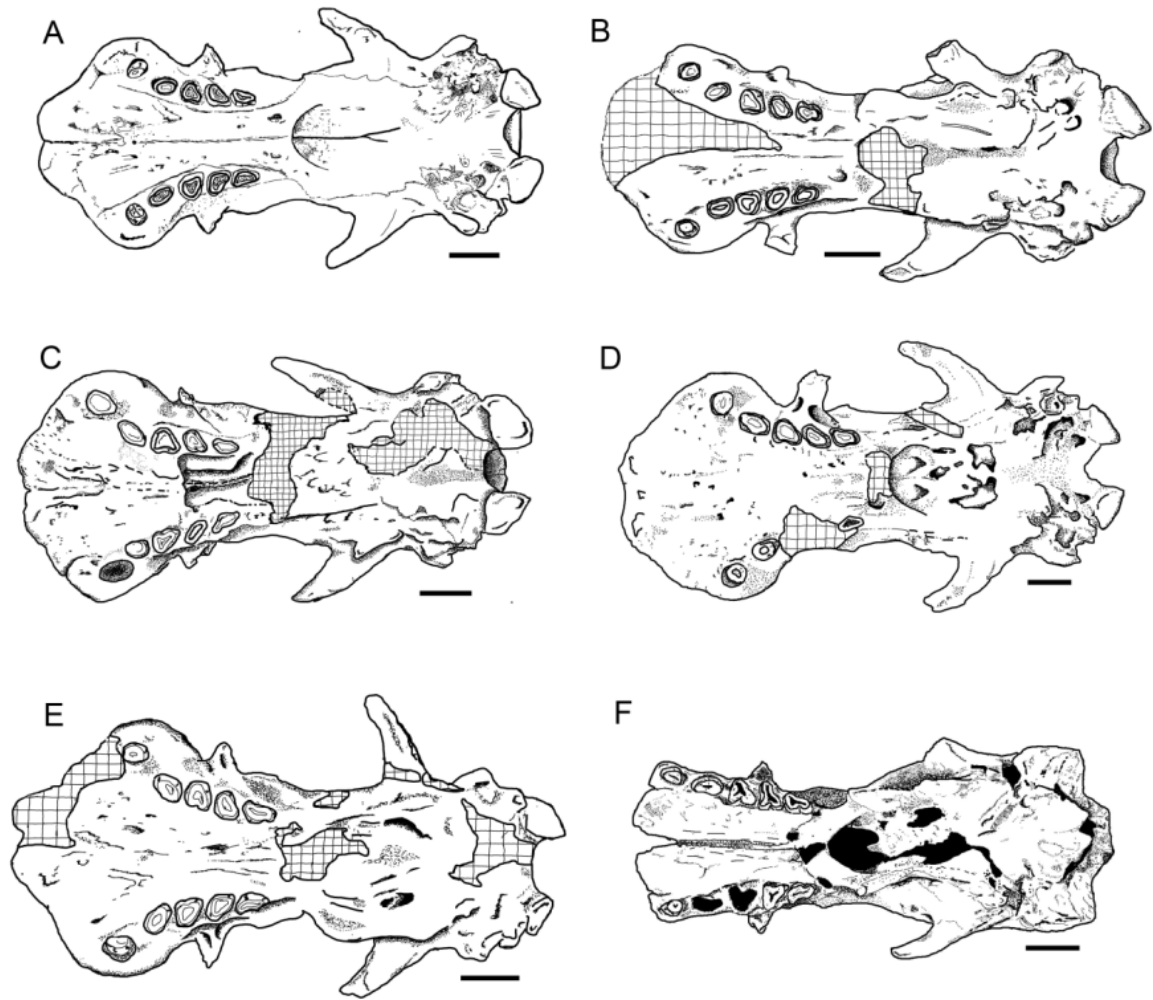


FIGURA 31. Vista ventral de cráneos de mylodontinos A-E, *Oreomylodon wegneri*. F, *Glossotherium tropicorum* ROM 3146.

6.2.2. Megalonychidae del Pleistoceno del Ecuador

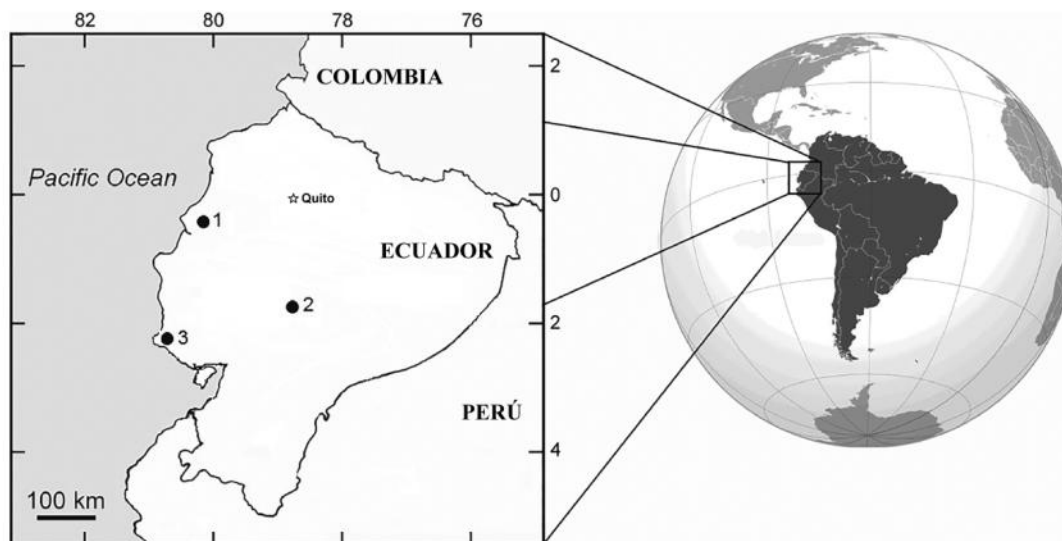


FIGURA 32 Mapa de ubicación de las localidades con registros de Megalonychidae en Ecuador. 1: río Briceño, provincia de Manabí; 2: Quebrada Grande, Punín, provincia de Chimborazo; 3: La Carolina, provincia de Santa Elena.

Abreviaturas institucionales—EFM: Herbario-Museo Universidad Central del Ecuador (Quito, Ecuador); EPNV: Colección de Paleontología, Escuela Politécnica Nacional (Quito, Ecuador); MCL: Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (Belo Horizonte, Brasil); MD: Museo Darwin (Punta Alta, Buenos Aires, Argentina); MECN: Instituto Nacional de Biodiversidad (Quito, Ecuador).

Abreviaturas Anatómicas: bo, basioccipital; bs, basiesfenoides; c, corneta; cf, foramen carotídeo; eam, meato auditivo externo; ect, ectotimpánico; egp, proceso entoglenoide; et, hueso etmoides; f, frontal; fm, foramen magnum; fo, foramen oval; fr, foramen rotundo; gf, fosa glenoidea; hf, agujero hipogloso; jf, agujero yugular; lc, placa cribiforme; mm, meato medio; oc, occipital; occ, cóndilo occipital; occr, cresta occipital; opf, foramen óptico; p, parietal; pbo, protuberancia basioccipital; pbs, protuberancia de basesfenoides; pcp, proceso paracondilar del exoccipital; popp,

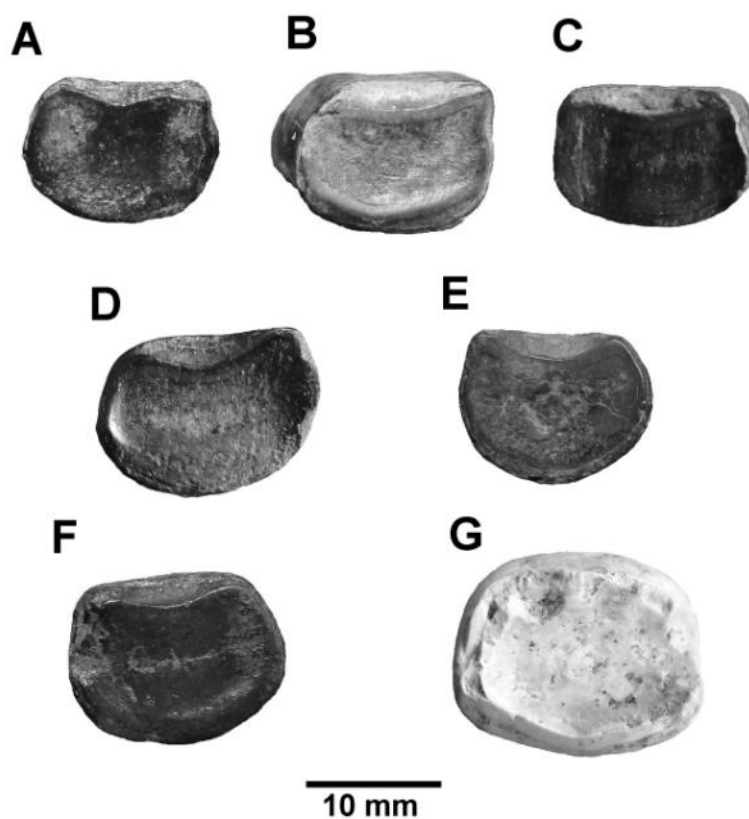
proceso paroccipital de petrosal; pt, pterigoideo; ptps, proceso posttimpánico de escamosa; shf: fosa estilohial; spnf, seno paranasal frontal; sq: escamosa; tn, tabique nasal; stmf, foramen estilomastoideo, zpsq: apófisis cigomática del escamoso. Endocast: cl. Coronolateral; es, surco entolateral; h, hipófisis; si, fisura longitudinal; lg, circunvolución lateral; ls, surco lateral; ob, bulbo olfatorio; og, circunvolución occipital; pl, lóbulo piriforme; ro, ramificación del nervio olfatorio; sg, circunvolución suprasilviana; ss, surcus suprasilviano; tl, lóbulo temporal.

6.2.2.1. Procedencia Geográfica y Estratigráfica — Los lugares de recolección se muestran en la figura 32. En la región Litoral: San Vicente, provincia Río Briceño Manabí (1): terrazas indiferenciadas y depósitos aluviales cubren las cuencas hidrográficas actuales, están formadas por grava, arena y limo. En el mismo nivel se encontraron fósiles de *Notiomastodon platensis* y *Eremotherium laurillardii*, asignando este nivel al Pleistoceno Superior (Román-Carrión, 2012c). La Carolina, provincia de Santa Elena (3), cerca del afloramiento costero de la Formación Tablazo, que alcanza un espesor de hasta 40 m., Está compuesta por areniscas calcáreas, arenas, calizas arenosas y conglomerados finos con abundantes gasterópodos, bivalvos, percebes, y fósiles de equinoides que a menudo se encuentran en “lechos” monotípicos. Trabajos paleontológicos previos en esta localidad publicados por Spillmann (1931, 1941, 1942, 1948), Hoffstetter (1948, 1952), Edmund (1965) y Ficarelli et al., (2003) han producido numerosos fósiles de mamíferos, tanto en contextos asfálticos como no asfálticos (Lindsey y López, 2015). Las fechas de radiocarbono obtenidas hasta el momento de Tanque Loma (mismo nivel geológico) indican que el principal depósito fosilífero data aproximadamente del Último Máximo Glacial. Tres dataciones de AMS obtenidas en colágeno ultrafiltrado de huesos de *Eremotherium* y *Notiomastodon*

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

oscilan entre 18.000 y 23.000 años de radiocarbono antes del presente (BP) (Lindsey y López, 2015; Lindsey et al., 2020).

En los Andes: localidad Quebrada Chalan (2), provincia de Chimborazo, afloramiento de la Formación Cangagua, compuesta principalmente por duras cenizas volcánicas de origen eólico, adscritas al Pleistoceno tardío (Sauer, 1950), y en base a la composición faunística equivalente a la edad Mamífero Lujanense (SALMA)(Sánchez et al., 2013; Moreno y Román-Carrión, 2017). Se han obtenido cuatro fechas AMS en muestras de esmalte dental de *Equus andium* de Quebrada Chalan y Quebrada “El Colegio”, el primero de los niveles inferiores es $40,630 \pm 410$ (Moreno y Román-Carrión, 2017) y tres de los niveles superiores en un rango entre 17.000 a 21.000 años antes del presente (BP).



Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

FIGURA 33. Megalonychidae indet. Molariformes: A-F: La Carolina, Santa Elena. A, EPNV-1218; B, EPNV-1214; C, EPNV-1217; D, EPNV-1216; E, EPNV-1213; F, EPNV-1215; G, Río Briceño, San Vicente, Manabí. EPNV-6378.

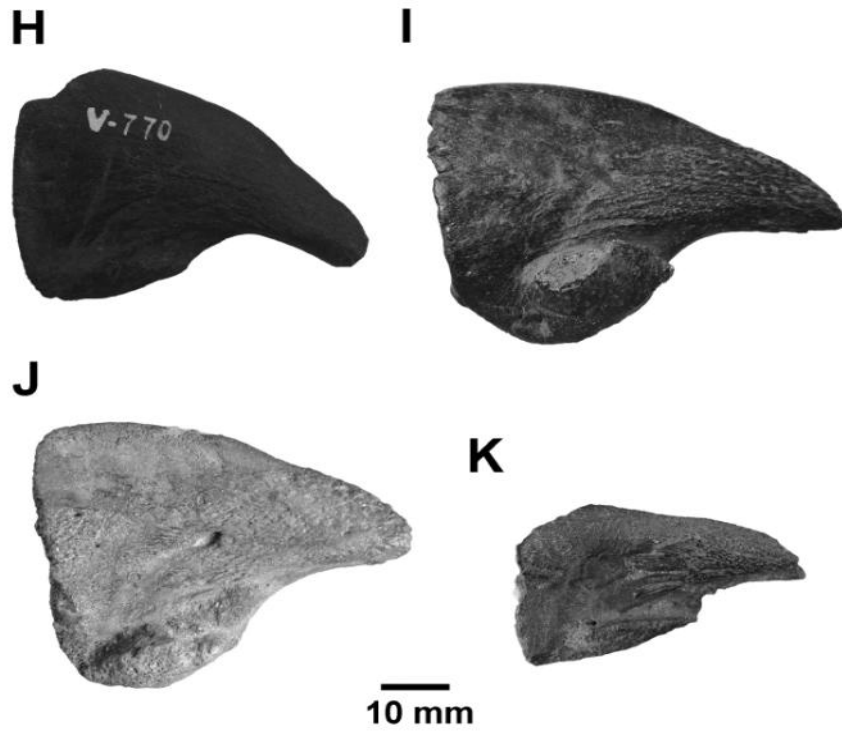


FIGURA 34. Megalonychidae indet. Vistas laterales derechas de Falanges ungueales: H, EPNV-770; I, EPNV-733; J, EPNV-769; K, EPNV-775.



FIGURA 35. Megalonychidae indet. Río Briceño, provincia de Manabí. Fémur parcial, A: vista lateral y B: vista medial.

6.2.2.2. Sistemática Paleontológica

XENARTHRA Cope, 1889

PILOSA, Flower 1883

FOLIVORA Delsuc et al., 2001

MEGALONYCHIDAE

MEGALONYCHIDAE indet.

Sinonimia—*Megalonychidarum* sp. Hoffstetter, 1952.

Material referido—La Carolina (Santa Elena): EPNV-733, EPNV-769, EPNV-770, EPNV-775. EPNV-1213, EPNV-1214, EPNV-1215, EPNV-1216, EPNV-1217, EPNV-1218, EPNV-4189 (Tipo de *Megalonychidarum* sp.). San Vicente (Manabí): EPNV - 6376; EPNV-6377; EPNV-6378.

Dientes Molariformes — En total presentamos siete molariformes (Figura 33), seis recolectadas en La Carolina (provincia de Santa Elena) y una de Río Briceño, San Vicente (provincia de Manabí), todos son dientes aislados, cinco de ellos superiores debido a su cuerpo ligeramente curvado, mientras que dos son inferiores por su cuerpo recto. Hoffstetter (1952) describió los fósiles de La Carolina como superiores (tres izquierdos y tres derechos). En la mayoría de los casos tienen una sección sub oval. Los cinco fósiles superiores de La Carolina tienen un borde frontal aplanado, mientras que EPNV-1215 (La Carolina) y EPNV-6378 (San Vicente) son más redondeados. El desgaste dental es oblicuo hacia atrás y hacia arriba y la superficie central es un poco cóncava. La longitud mesiodistal de las piezas oscila entre 10,6 y 13,8 mm, mientras que la anchura labiolingual oscila entre 15,3 y 18,3 mm.

Falanges distales — Hoffstetter (1952) recogió cuatro ejemplares juveniles (Figura 34) que han perdido su porción articular, el ejemplar más grande alcanza los 80 mm de longitud máxima y en vista frontal son altos, por lo que el autor los asignó a *Megalonychidarum* sp.

Fémur — Fémur parcial, que corresponde a un individuo adulto porque no se observa sutura de la epífisis distal con la diáfisis. Se conserva la cabeza, que es

semiesférica y proyectada proximalmente. Buena parte de la diáfisis se conserva y se destaca el trocánter menor, débilmente desarrollado. El hueso es relativamente alargado y estrecho con un contorno cercano a un paralelogramo en la vista anterior, parecido al de *Ahytherium aureum*. La longitud medial-lateral de la cabeza es de 53,1 mm y la longitud anteroposterior es de 54 mm. La distancia desde la base de la cabeza al trocánter menor es de 35 mm y la distancia medial-lateral al nivel de la base del trocánter menor es de 82,4 mm.

6.2.2.3. Sistemática Paleontológica

MEGALONYCHIDAE Gervais, 1855

AHYTHERIUM Cartelle et al., 2008

AHYTHERIUM sp.

Material referido: cráneo parcialmente conservado en la región posterior (EPNV-4189).

Localidad — Quebrada Grande-Punín - provincia de Chimborazo.

Cráneo: porción posterior con buena preservación de la región ventral pero pobremente preservada dorsalmente (Figura 36), la mitad de la porción posterior izquierda del alvéolo M4 está preservada, su pared está aplanada y la distancia al alvéolo opuesto es de 36,7 mm. El ancho del bimastoide (ancho del cráneo al nivel del proceso paroccipital del petroso) es de 126,2 mm; más pequeño que el de otros megalonyquidos del Pleistoceno tardío como *Megalonyx jeffersonii*, *Xibalbaonyx microcaninus* y *Megistonyx oreobios*, y es ligeramente más grande que el cráneo del megalonyquido del Mioceno-Plioceno *Pliometanestes protistus*.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

En vista ventral, los cóndilos occipitales son sésiles como los observados en el antiguo megaloníquido *Eucholeops ingens* (Mioceno tardío), a diferencia de los cóndilos posteriormente más proyectados en *Megalonyx jeffersonii*, *Xibalbaonyx microcaninus*, *Ahytherium aureum* y *Australonyx aquae*. La distancia condilar externa es de 82,1 mm y la distancia condilar interna es de 42,4 mm. Al mismo tiempo, la base de los cóndilos occipitales está más separada (76 mm) que los cóndilos de *Ahytherium aureum* y *Australonyx aquae*. El proceso paroccipital de petrosal es redondeado y menos prominente que en *Ahytherium aureum* y *Australonyx aquae*.

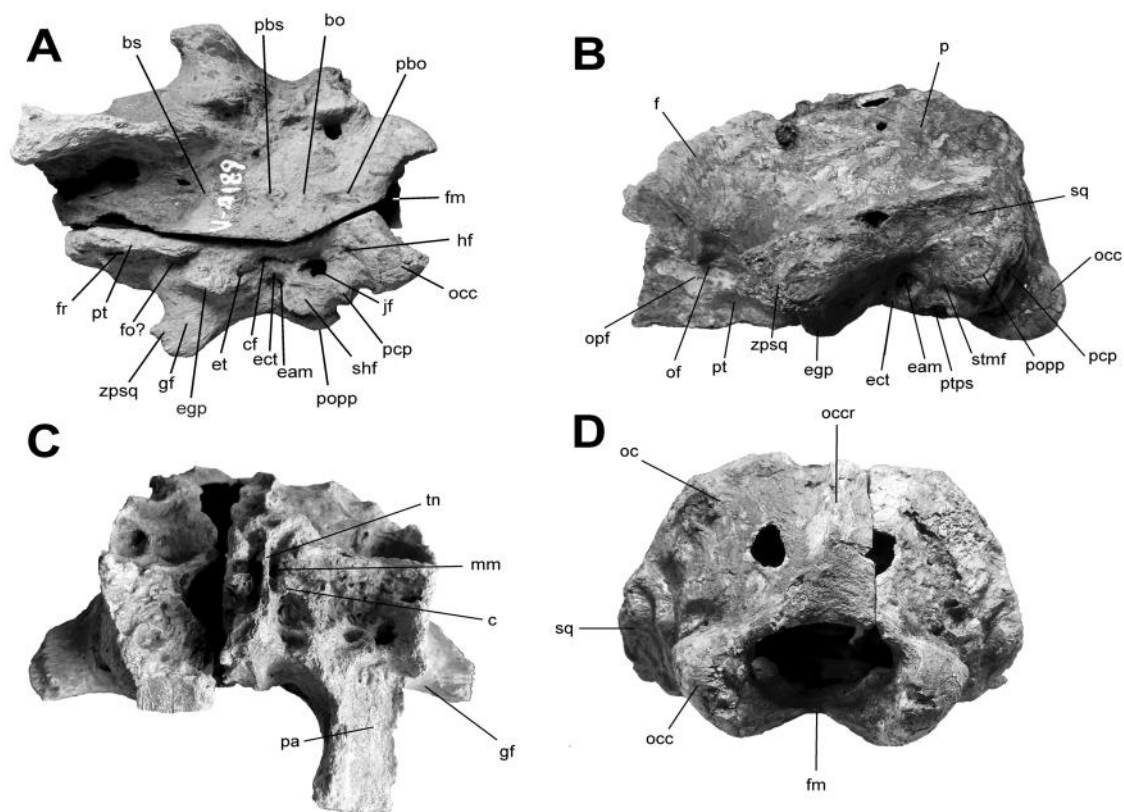
La fosa estilohial se alarga anteroposteriormente y se encuentra al lado y al mismo nivel que el agujero yugular. El agujero yugular es más grande que el agujero hipogloso que se encuentra cerca de los cóndilos occipitales y es tan pequeño como en otros megaloníquidos como *Xibalbaonyx microcaninus*, *Ahytherium aureum* y *Australonyx aquae*. En nuestro ejemplar (EPNV-4189) se destaca la presencia de un proceso entoglenoide robusto. Se separa de los pterigoideos y se ensancha hacia su borde posterior. La distancia entre las apófisis entoglenoides es de 75,8 mm. Esta característica se asemeja a *Ahytherium aureum*, que tiene un claro desarrollo del proceso entoglenoide del alisfenoide como se observa en su holotipo (Cartelle et al., 2008). Una de las características más claras del cráneo en vista oclusal es el ensanchamiento de la fosa glenoidea, que, como señalaron Patterson et al., (1992) y Gaudin (1995) es una característica que diferencia a Megalonychidae de Mylodontidae. También es notoria la presencia de proceso entoglenoideo (egp), que lo separa del porus acusticus. Se observa una protuberancia basofenoidal en el medio de la base fenoide en la unión con el basioccipital como en *A. aureum* y *A. aquae*.

Aunque el parietal está mal conservado, esto muestra que desde una vista posterior el occipucio describe un perímetro elevado y descomprimido como en el

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

Mylodontidae *Oreomyodon wegneri* (Román-Carrión y Brambilla, 2019). La cresta occipital no es muy prominente y es difusa cerca del foramen magnum, que es proporcionalmente más grande que en *Xibalbaonyx oviceps* y comparable en tamaño relativo a *A. aureum* y *M. jeffersonii*. Los cóndilos occipitales están más alargados dorsoventralmente que lateralmente como en *A. aureum*. La constricción premastoidea mide 115,3 mm.

El hueso etmoidal ocupa un gran espacio dentro de la cavidad nasal (Figura 36 E, F). El proceso Cristagalli mide aproximadamente 40 mm de largo y las láminas cribiformes se muestran con una inclinación de 60° con respecto al basicranium desde la base anterior de la cavidad cerebral. Cada placa cribiforme presenta un número considerable de agujeros para el paso de los nervios olfatorios hacia las masas laterales. Su superficie es incluso mayor que la observada en *O. wegneri*, y forman dos filas de



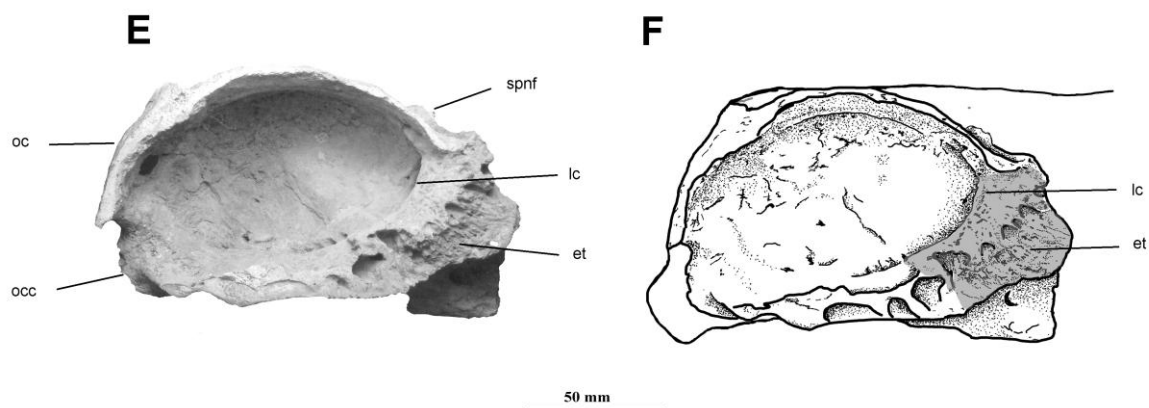


FIGURA 36. Cráneo de *Ahytherium* sp. (EPNV-4189). A, Basicranium; B, vista lateral; C, vista nasal; D, vista occipital. E y F, Detalle de la bóveda craneal.

agujeros paralelos a Cristagalli que conectan directamente con las turbinas etmoidales (Fig. 36 F). La apófisis de crista galli se extiende hasta el techo de la cavidad.

Molde endocraneal: el modelo está completo (Figura 37) y es bastante globoso en comparación con el género *Choloepus*, *Bradypus* y *Catonyx* (Boscaini et al., 2020a, 2020b). En vista lateral, ambos hemisferios están fuertemente arqueados dorsalmente con el punto más alto a la altura del lóbulo temporal. Se inclina fuertemente hacia adelante, notando una fuerte diferenciación de los lóbulos olfatorios. Este aspecto difiere del milodonto *Oreomylodon wegneri* (Dechaseaux, 1971).

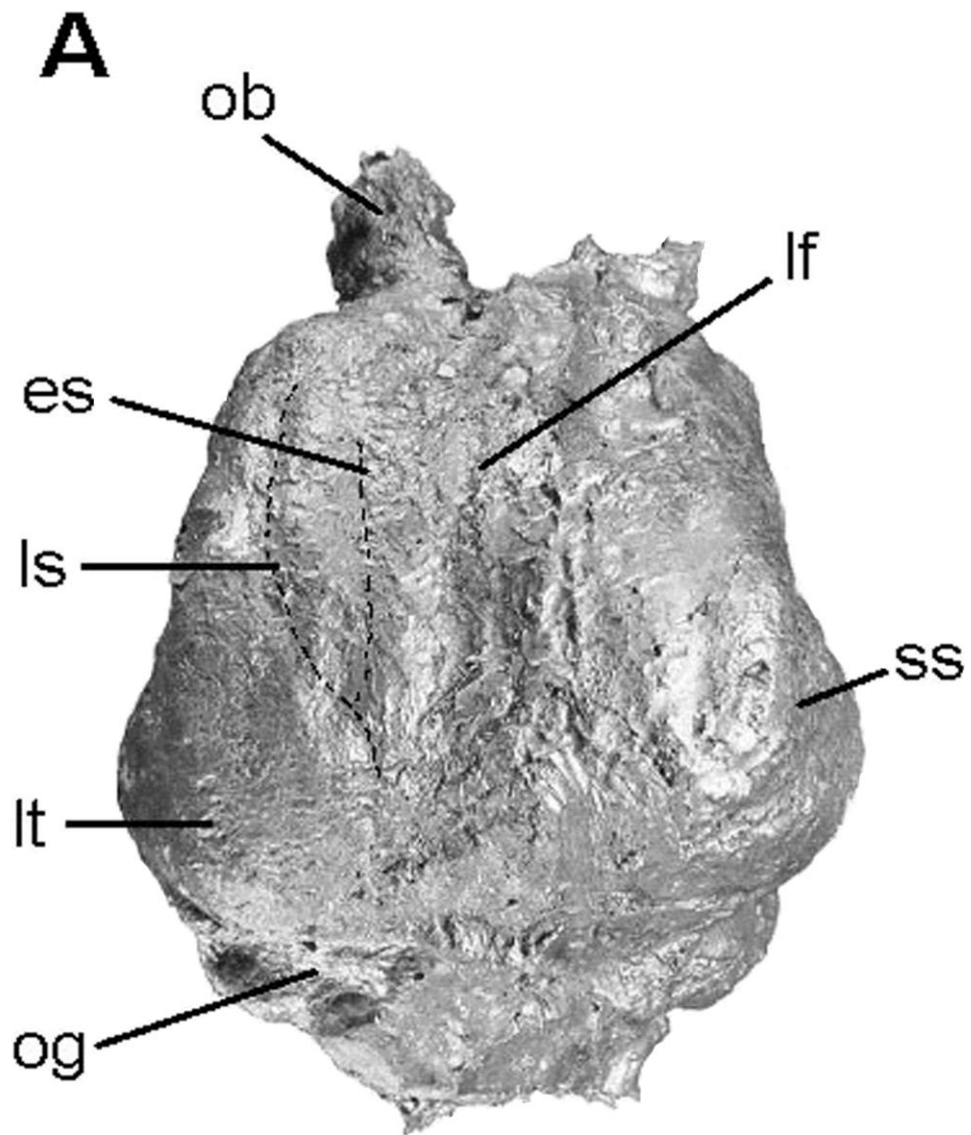
En vista dorsal, los hemisferios cerebrales son bastante globosos con su punto más prominente también en el lóbulo temporal. El cerebelo está poco diferenciado y se acentúa a la altura de la fisura transversal, se asemeja a *O. wegneri* (ver: Dechaseaux, 1971) y se diferencia de *Glossotherium*, *Choloepus* y *Bradypus* (Boscaini et al., 2020a). Ambos hemisferios están separados por una fisura longitudinal poco profunda pero ancha, especialmente en la parte anterior donde se separa aún más que en

Glossotherium. El surco lateral y el surco entolateral se dibujan paralelos en la parte anterior y se encuentran en la parte posterior. El surco lateral presenta una desviación mientras que el surco entolateral es casi paralelo a la fisura longitudinal. Esta característica parece acortar la circunvolución suprasilviana, que es posterior a la circunvolución lateral.

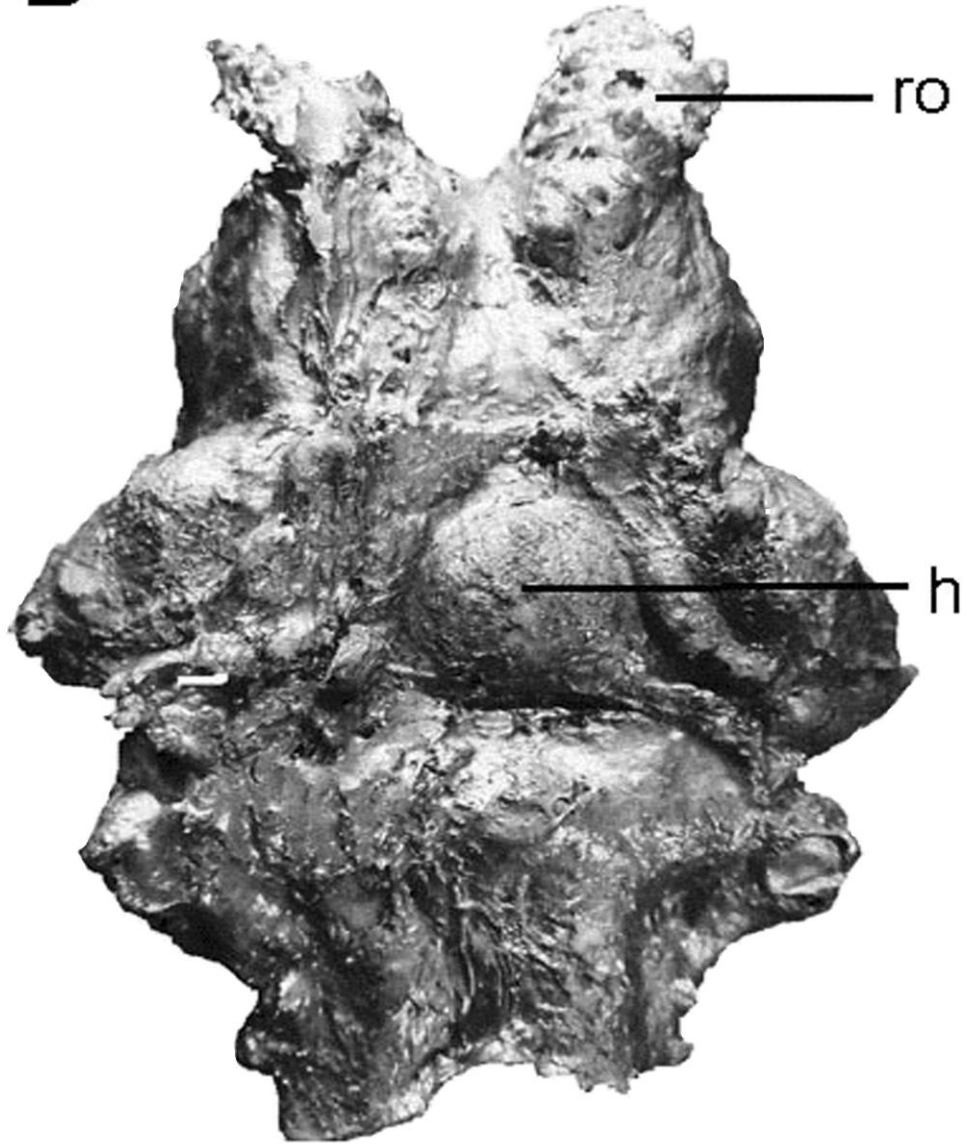
El surco entolateral divide la circunvolución lateral anteroposteriormente en porciones medial y lateral como en *Glossotherium* y *Choloepus*. Está ausente en *Bradypus* como señalaron Boscaini et al., (2020a), mientras que el surco lateral está ausente en *O. wegneri*. El cerebelo de nuestro espécimen es corto con ambos hemisferios cerebelosos expandidos lateralmente al nivel de la suprasilvia y lejos del nivel del lóbulo temporal. El vermis no sobresale hacia la parte posterior del endocast y la fisura transversal está más marcada en los hemisferios que en el vermis.

En vista anterior, los bulbos olfatorios son prominentes y divergentes, siendo comparables a *Glossotherium* pero no a *O. wegneri* en el que los bulbos son aún más divergentes.

En vista ventral, destaca el tamaño de la hipófisis, que está muy inflada y ubicada en el centro mismo del endocast. Además, se puede notar la divergencia de los bulbos olfatorios y la gran cantidad de ramificaciones del nervio olfatorio. El abultamiento anular es corto debido al tamaño de la hipófisis, esto lo diferencia de *Glossotherium*, *Oreomyiodon*, *Choloepus*, *Bradypus* y *Catonyx* (ver Boscaini et al., 2020a, 2020b; Dechaseaux, 1971). También se observan un foramen yugular prominente y una fuerte reducción del agujero hipoglosal. Alrededor de la hipófisis, en sus lados, se distinguen el foramen óptico, la fisura esfenorbitaria y el surco del foramen oval.



B



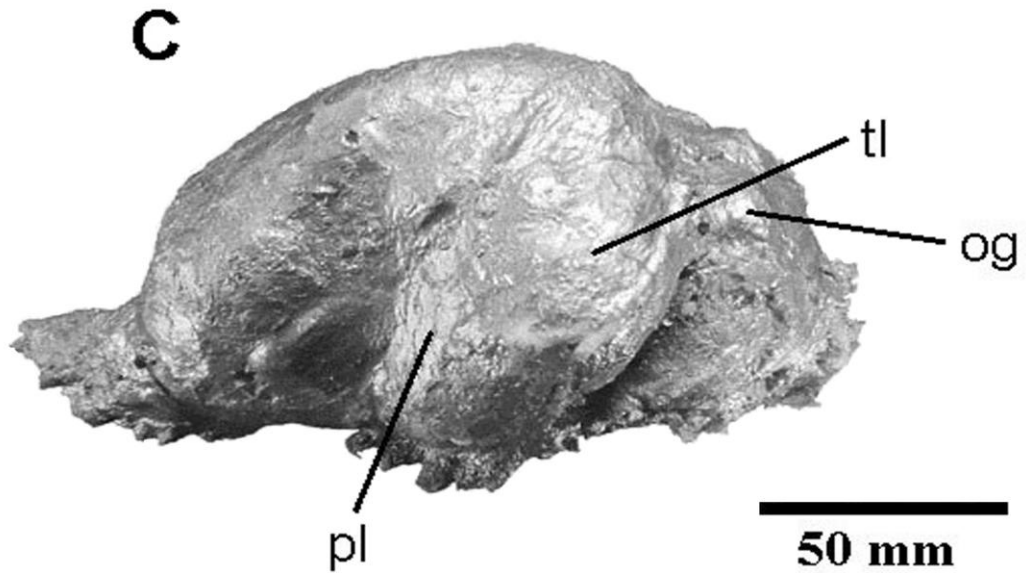


FIGURA 37. Molde endocraneal de *Ahytherium* sp. A: vista superior; B, vista ventral; C, vista lateral.

Morfometría geométrica

Los basicranium de megaloníquidos ocupan casi todo el morfoespacio descrito por PC1 y PC2 (figura 38) sin alcanzar los valores más negativos de PC1. Allí se encuentra exclusivamente el mylodontino *O. wegneri*, que es diferente del basicranium de los megalonychidos. Por el contrario, *D. nordenskioldi* no se separó de los Megalonychidos. El espécimen EPNV-4189 comparte características similares a los géneros norteamericanos como *Pliometanastes* y *Megalonyx*, mientras que entre los géneros sudamericanos se parece a *Ahytherium*.

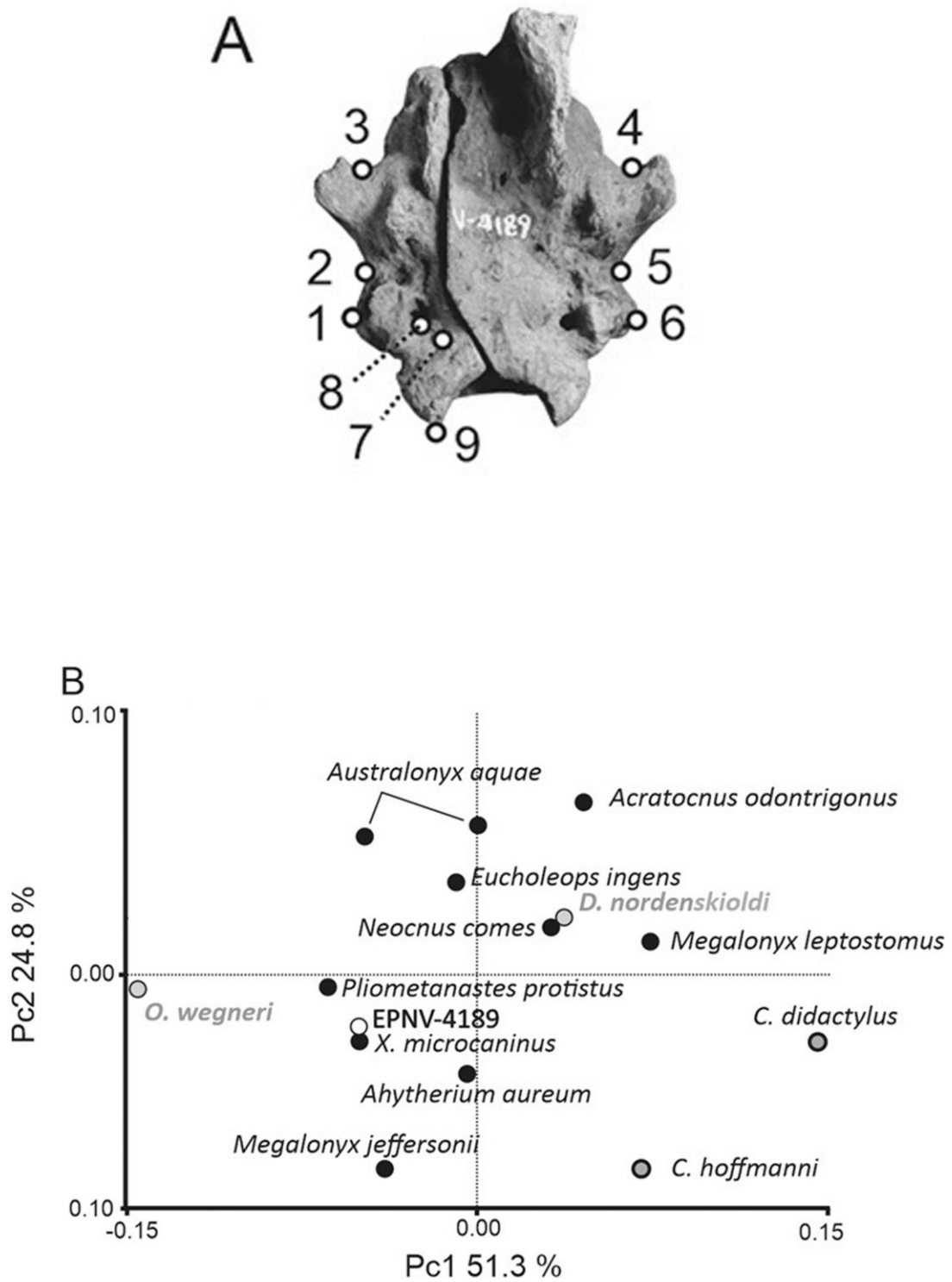


FIGURA 38. Análisis morfométrico geométrico sobre el basicranium de perezosos. A, distribución de puntos de referencia; B, Análisis de componentes principales. Los megalonychidae se indican en negro, en gris un Mylodontidae: *O. wegneri* y un Nothrotheriidae *D. nordenskioldi*.

CAPÍTULO 7

DISCUSIÓN

7. DISCUSIÓN

7.1. XENARTHRA PILOSA DEL MIOCENO DEL SUR DEL ECUADOR

En un contexto cronológico, este estudio muestra que la datación por fusión total láser monocristalino $^{40}\text{Ar} / ^{39}\text{Ar}$ para el Grupo Nabón reportada aquí es analíticamente robusta, estratigráficamente consistente y confirma que: 1) la depositación de la Formación Letrero fue relativamente rápida, entre alrededor de 11-9 Ma; 2) la Formación Letrero, portadora de mamíferos, es aproximadamente similar en edad a la Formación Mangán en la cuenca de Cuenca, siendo parcialmente congruente con los resultados de fisión combinada de circon (ZFT) y los datos paleomagnéticos proporcionados por Hungerbühler et al., (1995) que arrojaron $9 \text{ Ma} \pm 1,4 \text{ Ma}$ para la Formación Letrero, a pesar de la falta de contexto estratigráfico.

En cuanto al contexto paleoambiental, los datos preliminares de polen y esporas de la serie de la cuenca del Nabón sugieren la presencia de un bosque lluvioso montano con una paleoaltitud entre 1000 y 1500 msnm en ca. 8 Ma (Schatz, 1994; Hungerbühler, 1997). Estos datos también sugieren que, entre los 9 y 11 Ma, debió haber existido un refugio boscoso de fauna, libre de la actividad volcánica que se estaba produciendo en la parte norte del Ecuador. La relación directa del tipo de vegetación de este bosque con la cuenca del Amazonas posterior también fue propuesta por Kowalski (2001), apoyada además por la eventual conexión entre la cuenca del Amazonas y el Océano Pacífico en el Mioceno medio-tardío (Hoorn et al., 1995; Hungerbühler, 1997; Hoorn, 2006; Hoorn y Wesselingh, 2010).

Hungerbühler (1997) registró alguna actividad volcánica entre 19 y 8.5 Ma en el sur de Ecuador, pero una fuerte agitación local pudo haber causado una erosión significativa de los volcanes contemporáneos. Sin embargo, la existencia de humedales

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

(ríos trezados y especialmente lagunas) facilitó la presencia de especies que sufrieron un cierto aislamiento geográfico hasta que se reactivó la actividad volcánica, seguida de un fuerte pulso ascendente de los Andes durante el Mioceno-Plioceno (Posadas y Ortiz-Jaureguizar, 2011).

Por su parte, las contribuciones sobre Mylodontidae Mylodontinae del Neógeno tardío de América del Sur han aumentado significativamente en los últimos años (Carlini et al., 2006b; Rinderknecht et al., 2007, 2010; Rincón et al., 2015, Boscaini et al., 2019).

El conjunto de perezosos Mylodontinae del Mioceno medio de latitudes bajas como La Venta (Colombia) está representado por los siguientes taxones: *Pseudopreotherium confusum*, *Glossotheriopsis pascuali* y *Brievabradys laventensis* (Hirschfeld, 1985; McDonald, 1997; Villarroel, 2000). *P. confusum* y *B. laventensis* hasta ahora solo se registran en el Mioceno medio de Colombia. Sin embargo, *Glossotheriopsis pascuali* se comparte con unidades temporalmente equivalentes de Argentina. Cabe señalar que no se han publicado reseñas modernas sobre los Mylodontinae de La Venta, además de los aportes de Hirschfeld (1985), McDonald (1997) y Villarroel (2000).

Los taxones del Mioceno tardío en particular de Argentina (por ejemplo, *Pleurolestodon*, *Ranculus* y *Sphenotherus*, entre otros) y Uruguay (por ejemplo, *Kiyumylodon*) solo están representados por sus materiales tipo y no se han estudiado en profundidad desde sus descripciones originales, en la mayoría de los casos basadas en elementos muy fragmentarios. Además, es necesario revisar y redefinir algunos taxones (Oliva y Brandoni, 2012).

Los materiales de los perezosos estudiados aquí son fragmentarios (por ejemplo, mandíbulas); esto evita mayores comparaciones para mejorar sus asignaciones. Solamente el Astrágalo tiene fuertes similitudes con el astrágalo de

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

Pseudopreotherium confusum descrito por Hirschfield del Mioceno medio colombiano (1985). Sin embargo, hasta que se disponga de más elementos, la siguiente combinación de caracteres de las mandíbulas EPNV-5557 y EPNV-5563 permiten referirlos a los perezosos Mylodontinae: 1) presencia de caniniformes, 2) morfología dental con caracteres compartidos con varios Mylodontinae neógenos y 3) el mf3 es bilobulado y está unido por un istmo. La importancia de estos restos Mylodontinae radica en ser los primeros registros para el Mioceno tardío de Ecuador, aumentando así la diversidad de perezosos en latitudes bajas. En resumen, no se descarta la posibilidad de que estos restos puedan corresponder a nuevos taxones, pero hasta que se encuentren ejemplares más completos, que permitan realizar comparaciones detalladas con Mylodontinae Neógenos conocidos a partir de unidades equivalentes, se prefiere asignarlos a Mylodontinae indet.

7.2. XENARTHRA PILOSA DEL PLEISTOCENO DEL ECUADOR

7.2.1. Estudio de la Osteología Comparativa del cráneo de *Oreomylodon wegneri* (Xenarthra, Mylodontinae), estado taxonómico.

La diversidad alcanzada por los Xenarthra – Pilosa durante el Pleistoceno ha sido subestimada en el pasado. La presente Tesis Doctoral muestra los resultados del estudio de la osteología comparativa del cráneo de *Oreomylodon wegneri* (Xenarthra, mylodontinae) con el objetivo de definir su estado taxonómico. Esta especie es ahora conocida como el único Milodontido endémico de Ecuador, ha sido considerado tanto una especie de *Glossotherium* como sinónimo de *Glossotherium robustum*. El presente trabajo proporciona una descripción detallada de abundante material craneal de *O. wegneri* y se lo compara con material de *G. robustum* de Argentina y otros milodontidos. Muestra además que *O. wegneri* era un milodonte con una morfología

craneal singular, especialmente en el paladar y la región nasal y posiblemente está más cerca evolutivamente de *Paramylodon harlani* que de *G. robustum* más meridional.

La condición plesiomórfica en la sutura frontonasal en Mylodontinae es la condición en forma de “u” o “v” (borde posterior de las nasales en forma de punta roma) como se observa en *O. wegneri* o *M. darwinii*. Sin embargo, una novedad evolutiva en la forma posterior de los nasales es la “cola de pez” que solo está presente en el linaje de *Glossotherium* de la región sur de América del Sur al menos desde el Plioceno como se ve en *Glossotherium chapadmalense* y continuó en *Glossotherium robustum* hasta el Pleistoceno tardío. La presencia de este carácter solo en el *Glossotherium* austral nos permite especular que *G. chapadmalense* no es el ancestro común del género norteamericano *Paramylodon* que conserva la forma típica del borde posterior de las nasales. Por esta razón, habría otros posibles linajes presentes fuera de la región sur de América del Sur que habrían migrado a América del Norte. Siguiendo este razonamiento *G. chapadmalense* no sería el antepasado de otros milodontinos como *O. wegneri* o *G. tropicorum* Hoffstetter, 1952 que también presentan la condición plesiomorfa de la región nasal posterior.

En cuanto a la dentición, *O. wegneri* posee los cinco dientes en el maxilar que poseen las formas típicas de otros perezosos terrestres como *G. robustum* o *P. harlani*, y los géneros Mioceno-Plioceno como *Pleurolestodon* y *Simomylodon*. En el que el primer diente se modifica en caniniforme y los dientes posteriores son molariformes. Sin embargo, la dentición de *O. wegneri* tiene diferencias en la forma y posición de los molariformes que los distinguen de los otros Mylodontinae. Los dos primeros dientes (C1 y M1) merecen una atención especial en cuanto a su posición y orientación. Los M1 de las especies relacionadas con *O. wegneri* como *P. harlani*, *G. robustum* y *M. darwinii* se alargan anteroposteriormente y su eje mayor está orientado siguiendo la

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

divergencia de las filas de dientes. Sin embargo, *O. wegneri* es el único taxón que tiene un M1 con el eje mayor en orientaciones variables entre los especímenes, a menudo no alineado con la divergencia de la fila de dientes. En algunos especímenes de *O. wegneri*, el M1 se encuentra fuera de la línea descrita por la fila de dientes y el eje mayor está muy oblicuo al anteroposterior anterior del cráneo, mientras que en otros el borde anterior del M1 está orientado labialmente. De manera similar, C1 se rota en el maxilar en varias muestras de *O. wegneri*, una condición única dentro de mylodontinae.

Análisis morfogeométrico del paladar- El análisis morfogeométrico ha demostrado que *O. wegneri* tiene la configuración de paladar más distintiva de todos los perezosos terrestres analizados. El grado de divergencia morfológica solo lo alcanza *M. darwinii* ubicado en el otro extremo de la variación. El maxilar de *O. wegneri* se parece al de *Lestodon* debido a la enorme apertura anterior de las filas de dientes, sin embargo, la ausencia en *O. wegneri* de un diastema exagerado entre C1 y M1 los diferencia fácilmente. Los milodontinos del Mio-Plioceno *P. garbanii*, *G. chapadmalense*, *S. uccasamamensis* se agrupan en un sector definido del morfoespacio que nos permite reconocer dos características primitivas compartidas por estas tres especies: 1) filas de dientes en la parte anterior muy divergente pero muy estrecha hacia M3 -M4 y un pequeño diastema entre C1 y M1.

Por otro lado, las diferencias morfológicas del paladar de *G. robustum* de la región pampeana y *P. harlani* en Norteamérica los separan por completo excepto por un espécimen de *G. robustum* SGO.PV.2 de Chile (Püschel et al., 2017) que se encuentran dentro del morfoespacio ocupado por *P. harlani*. Este ejemplar tiene hileras de dientes divergentes pero cada una de ellas forma una hilera de dientes casi recta, a diferencia de las hileras de dientes arqueadas a nivel del M2 de *G. robustum* de la región pampeana. De igual forma, el holotipo y paratipo de *G. phoenesis* (Cartelle et al., 2019) se

encuentran dentro de los límites de la variación de *P. harlani* y lejos de *G. robustum*. Cada fila de dientes de *G. phoenesis* está casi alineada como en *G. robustum* de Chile. Además, no solo la configuración de los dientes en el maxilar es compartida por *G. phoenesis* y *P. harlani*, sino también la forma redondeada de los occipitales de ambas especies.

La región nasal de *O. wegneri* es una de las características más distintivas entre todos los milodontidos. El aumento de tamaño de los turbinales dorsales y del meato dorsal también podría indicar un aumento del epitelio olfativo. El meato dorsal está bien delimitado ventralmente en *O. wegneri* como consecuencia del desarrollo ventral del turbinal nasal dorsal, a diferencia de *G. robustum*, donde el meato dorsal y el meato medio están conectados abiertamente. Esta notable delimitación de áreas en la región vestibular indica vías de flujo de aire respiratorio y olfativo separadas en *O. wegneri*. Debido al tamaño del meato dorsal, es posible que un mayor porcentaje del aire inspirado fuera dirigido a constituir el flujo de aire olfativo que es conducido a la región quimiosensorial en comparación con *G. robustum*.

Además, la forma cónica del meato dorsal podría ser una adaptación para concentrar moléculas olorosas en el aire capturándolas anteriormente y conduciéndolas hacia el epitelio olfativo en la región etmoturbinada (Bargo et al., 2006). De esta manera, el desarrollo único de la región dorsal, solo observado en *O. wegneri*, tendría un impacto positivo en la capacidad olfativa. El gran tamaño de la región vestibular y del atrio nasal podría estar relacionado con el hábitat de gran altitud de *O. wegneri*, siendo estos una ventaja adaptativa para regular la temperatura corporal, filtración y humidificación del aire.

Bargo et al., (2006) consideraron que *G. robustum* tenía un hocico ancho y semicuadrado, relacionado con un herbívoro de pastoreo menos selectivo que otros

milodontidos como *S. leptcephalum* o *M. darwinii*. Debido al hocico más ancho de *O. wegneri* se podría suponer que también se alimentaba a granel similar a *G. robustum*.

El análisis filogenético permite realizar novedosas especulaciones evolutivas sobre *O. wegneri*. El análisis mostró que *O. wegneri* tiene una posición mucho más cercana a *P. harlani* que a *G. robustum*. Esto desafía la hipótesis previa de *O. wegneri* como sinónimo de *G. robustum* o incluso como miembro del género *Glossotherium*. Por tanto, su relación más estrecha con otros géneros justifica la asignación a un subgénero diferente realizada por Hoffstetter (1949, 1952) y seguida por Dechaseaux (1971). La posición cercana de *O. wegneri* y *P. harlani* en el análisis filogenético y la forma del borde posterior de las nasales de *O. wegneri*, sugieren que las especies de la región más septentrional de América del Sur y las de América del Norte comparten un origen común más cercano entre sí que con las especies australes de América del Sur como *G. robustum* y *G. chapadmalense*.

7.2.2. Los Megalonychidae del Pleistoceno Ecuatoriano

La taxonomía de Megalonychidae reportada para Ecuador es difícil de interpretar debido a su registro escaso y fragmentario. Hoffstetter (1952) propuso el género *Megalonychidarum* para las escasas piezas encontradas en la localidad de La Carolina (Salinas - provincia de Santa Elena), las cuales fueron asignadas al Pleistoceno Superior. Este autor describió seis dientes, tres izquierdos y tres derechos, además de cuatro falanges ungueales. Este género no ha sido reconocido por ningún autor en posteriores revisiones taxonómicas.

Un nuevo trabajo de campo resultó en nuevo material de un perezoso pequeño, muy incompleto y mal conservado en Río Briceño, provincia de Manabí. El material consistía en un diente de características similares a los recogidos por Hoffstetter, un

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

fémur incompleto que a juzgar por las soldaduras óseas se reconoce como adulto. La cabeza es semiesférica y buena parte de la diáfisis, donde destaca el trocánter menor, está poco desarrollada. El hueso en general es parecido al de *Ahytherium aureum*. Debido a que el material fósil es muy escaso y fragmentario, no es posible asignarlo a un taxón en particular.

Por otro lado, en las colecciones de la Escuela Politécnica Nacional se reevaluó un cráneo parcial, asignado con el número EPNV-4189 a la especie *Oreomylodon wegneri*. El cráneo parcial no tuvo más datos de recolección excepto su recolector (Sr. Claudio Reyes), la localidad (Quebrada Grande, Punín, provincia de Chimborazo) y que fue recolectado entre las décadas de 1950 y 1960. Una de las características más claras del cráneo es el ensanchamiento de la fosa glenoidea (en vista oclusal), que como señalan Patterson et al (1992) y Gaudin (1995) es una característica que diferencia a Megalonychidae de Mylodontidae. Si se evalúa a partir del ancho del bimastoide, el tamaño del espécimen es menor que el de otros megaloníquidos del Pleistoceno tardío como *Megalonyx jeffersonii*, *Xibalbaonyx microcaninus*, *Ahytherium aureum*, *Australonyx aquae* y *Megistonyx oreobios*, y es ligeramente más grande que el cráneo del Megaloníquidos del Mioceno-Plioceno *Pliometanestes protistus*.

Desde la vista ventral, los cóndilos occipitales son sésiles a diferencia de los cóndilos posteriormente más proyectados en *Megalonyx jeffersonii* y *Xibalbaonyx microcaninus*. Al mismo tiempo, los cóndilos occipitales están más separados que los cóndilos de *Ahytherium aureum* y *Australonyx aquae*. La fosa estilohial se alarga anteroposteriormente y se encuentra al lado y al mismo nivel que el agujero yugular. El agujero yugular es más grande que el agujero hipogloso que se encuentra cerca de los cóndilos occipitales y es pequeño como en otros megaloníquidos como *Xibalbaonyx microcaninus*, *Ahytherium aureum* y *Australonyx aquae*. Destaca la presencia de un

robusto proceso entoglenoideo que se separa de los pterigoideos y se ensancha hacia su borde posterior. Esta característica se asemeja a *Ahytherium aureum*, que tiene un claro desarrollo de proceso entoglenoideo como se observa en su holotipo (Cartelle et al., 2008).

El hueso etmoidal en Megalonychidae está completo y su superficie es incluso mayor que la observada en *O. wegneri*. El corte realizado inicialmente para examinar el interior de la cavidad craneal permitió obtener el endocast de la misma. El modelo es completo y bastante globoso en comparación con los géneros *Choloepus*, *Bradypus* y *Catonyx* (ver Boscaini et al., 2020a, 2020b). En vista lateral, ambos hemisferios están fuertemente arqueados dorsalmente.

El molde parcial del cráneo y el cerebro de la Quebrada Chalán muestra un individuo adulto, que difiere claramente de los grupos descritos anteriormente para el noroeste de América del Sur. Los hemisferios cerebrales también son bastante globosos en vista dorsal, con su punto más prominente también en el lóbulo temporal. El cerebelo está poco diferenciado y se acentúa a la altura de la fisura transversal. Esta característica lo asemeja a *Oreomylodon* (Dechaseaux, 1971) y lo diferencia de *Glossotherium*, *Choloepus* y *Bradypus* (Ver: Boscaini et al., 2020a). Ambos hemisferios están separados por una fisura longitudinal poco profunda pero ancha, especialmente en la parte anterior. El surco lateral y el surco entolateral se dibujan paralelos en la parte anterior y se encuentran en la parte posterior. Esta característica parece acortar la circunvolución suprasilviana, que es posterior a la circunvolución lateral.

El cerebelo es corto, con ambos hemisferios cerebelosos expandidos lateralmente hasta el nivel de la suprasilvia y alejándose del nivel del lóbulo temporal. El vermis no sobresale hacia la parte posterior del endocast y la fisura transversal está más marcada en los hemisferios que en el vermis. En vista anterior, los bulbos olfatorios

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

son prominentes y divergentes. Siendo comparable a *Glossotherium*, pero no a *Oreomyodon* en el que son aún más divergentes. En vista ventral destaca el tamaño de la hipófisis, que además está muy inflada alcanzando un volumen relativo que no se parece a ningún otro perezoso publicado hasta ahora. Esta característica no parece estar directamente relacionado con el mayor tamaño de los perezosos porque esta glándula no es muy voluminosa en *Megatherium* o *Glossotherium*, pero sí en nuestro espécimen, en *Choloepus* y por lo tanto parece una característica más notoria de Megalonychidae.

Además, se puede observar la divergencia de los bulbos olfatorios y el gran número de ramificaciones del nervio olfatorio como característica destacada del ejemplar estudiado. El abultamiento anular es corto debido al tamaño de la hipófisis, esto se diferencia de *Glossotherium*, *Oreomyodon*, *Choloepus*, *Bradypus* y *Catonyx* (ver Boscaini et al., 2020a, 2020b; Dechaseaux, 1971).

El análisis morfogeométrico también apoya la asignación de EPNV-4189 como miembro de Megalonychidae con afinidad morfológica a *P. protistus* y *M. jeffersoni* de América del Norte, mientras que también tiene una morfología similar a la de *A. aureum* de América del Sur. Con este último, también coincide temporalmente al final del Pleistoceno, comparte un tamaño similar y ambos proceden de América del Sur. Estas razones nos hacen pensar que EPNV-4189 está más relacionado con *Ahytherium* que con cualquier otro género conocido hasta ahora. A la evidencia morfogeométrica y de tamaño se suma que el ejemplar comparte características anatómicas discretas como el fuerte proceso entoglenoideo, el pequeño foramen hipogloso y la protuberancia basofenoidal que nos lleva a asignar el ejemplar EPNV-4189 como *Ahytherium* sp.

CAPÍTULO 8
CONCLUSIONES

8. CONCLUSIONES

Los registros de *Xenarthra-Pilosa* del Mioceno del sur del Ecuador son muy fragmentarios, pero al menos dos especies de similares proporciones han co-existido en el Mioceno Superior (formación Letrero) de la cuenca de Nabón, que hasta la fecha, es la única localidad en la que han sido registrados. Los fósiles registrados en el sur del Ecuador son claramente diferentes anatómicamente a las especies registradas en localidades como La Venta (Colombia), Quebrada Honda (Bolivia), Anzoátegui and Urumaco (Venezuela), esto a pesar de su cercanía. A todas las separa además un espacio temporal que no debe ser despreciado.

Gracias a los aportes de la paleobotánica es posible inferir que las cuencas miocénicas del sur del Ecuador, en el rango comprendido entre los 9 y 11 ma. presentaban ecosistemas más relacionados a las tierras bajas de la actual cuenca Amazónica, con presencia de grandes cuerpos de agua que poco a poco habrían sido rellenados por los sedimentos provenientes del levantamiento de la cordillera oriental de los Andes.

En este contexto, el Plioceno está representado por depósitos volcánicos de potencias considerables en el que hasta la fecha no ha sido posible registrar vertebrados fósiles.

El Pleistoceno, por el contrario, es mejor conocido sobre todo en su fase más reciente. En el presente trabajo hemos logrado obtener fechados entre los 40.000 y los 9.000 años que al tomar en cuenta el registro de la fauna permite incluso hacer inferencias paleoambientales.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

Los Mylodontidos han sido los grupos de Pilosos más frecuentes dentro de los depósitos pleistocénicos del norte de los valles interandinos. Registrados principalmente en tres localidades: Provincias de Carchi, Pichincha y Chimborazo. Tanto los fósiles depositados en la colecciones revisadas, como los nuevos registros de campo, nos permiten ahora abandonar la idea de algunos autores de asignarlo a la especie *Glossotherium robustum* y defender el punto de vista de otros al mantenerlos dentro del género *Oreomylodon*, lo que apoyaría además la idea de su relación directa con los grupos de Milodontes que migrarían hacia Norteamérica. Si bien, no es posible distinguir la existencia de dimorfismo sexual en los cráneos analizados, si es posible inferir por su anatomía nasal la posible adaptación a ambientes fríos y secos y a un tipo de alimentación menos selectiva.

Queda claro también, al analizar los registros, que *Oreomylodon wegneri* fue una especie endémica de la parte noroccidental de Sudamérica, su distribución geográfica pudo abarcar desde el sur de la cuenca del río Magdalena (Colombia), hasta el sur de la cuenca del río Chambo (Ecuador); pues hasta ahora no existe ningún dato que nos permita pensar en su presencia más hacia el sur de este punto.

Por su parte los registros de los Megalonychidos del Litoral ecuatoriano son aun demasiado fragmentarios, pero al menos una especie ha vivido en el corredor comprendido entre las provincias de Manabí y Santa Elena. Este perezoso ha compartido su hábitat con megaterios, mastodontes y caballos lo que permite asignarlo al Pleistoceno Superior.

Por otro lado, al menos en una localidad del pleistoceno superior de los Andes ecuatorianos (Quebrada Chalán, Chimborazo) han co-existido dos perezosos de similares proporciones, un Mylodontino y un Megalonychido, este último asignado a

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

este grupo a partir de un solo cráneo incompleto colectado varias décadas atrás, pero que al analizar la morfología del basicranium presenta suficientes características para asignarlo al género *Ahytherium*. Como material de apoyo se pudo obtener un molde interno de su bóveda craneana, y describir las principales características anatómicas.

El análisis morfogeométrico también apoya la asignación de EPNV-4189 como miembro del género *Ahytherium* (Megalonychidae) con afinidad morfológica a *P. protistus*, *M. jeffersoni* de América del Norte y *Ahytherium aureum* de América del Sur. Con este último, también coincide temporalmente al final del Pleistoceno y comparte un tamaño similar. A la evidencia morfogeométrica y de tamaño se suma que el ejemplar EPNV-4189 comparte características anatómicas discretas como el fuerte proceso entoglenoideo, el pequeño foramen hipogloso y la protuberancia basofenoidal que nos lleva a asignarlo a *Ahytherium* sp.

REFERENCIAS

REFERENCIAS

- Albuja L., Aguirre Z., Román-Carrión J., Montalvo D., Cevallos G., Arguero A., Almendáriz A., Brito J., & Troya A. 2011. *Biodiversidad terrestre actual y pasada de los últimos remanentes de vegetación de los valles secos Interandinos del Ecuador*. Escuela Politécnica Nacional. Quito-Ecuador.
- Albuja, L., A. Almendáriz, R. Barriga, D. Montalvo, F. Cáceres, and J. Román-Carrión (eds.). 2012. *Fauna de Vertebrados del Ecuador*. Instituto de Ciencias Biológicas. Escuela Politécnica Nacional. Quito, Ecuador, 490 pp.
- Ameghino, F. 1883. Sobre una nueva colección de mamíferos fósiles recogidos por el Profesor Scalabrini en Las Barrancas del Paraña. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 5:55-104
- Ameghino, F. 1889. Contribuciones al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6:1–1027.
- Ameghino, F. 1891. Mamíferos y Aves fósiles argentinos. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 240–259.
- Anthony H. 1922. A new fossil rodent from Ecuador. *American Museum Novitates*. 35:1-4.
- Baldock J. 1982. *Geología del Ecuador, Boletín de la Explicación del Mapa Geológico de la República del Ecuador, Escala 1:1,000.000*. Ministerio de Recursos Naturales y Energéticos, Dirección General de Geología y Minas Quito-Ecuador / Instituto de Ciencias Geológicas Consejo de Investigación del Medio Ambiente Natural, Londres, Reino Unido. Pp:66.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

- Bargo, M. S., G. De Iuliis, and S. F. Vizcaíno. 2006. Hypsodonty in Pleistocene ground sloths. *Acta Palaeontologica Polonica* 51:53–61.
- Barragán R., Baudino R. & Marocco R. 1996. *Geodynamic Evolution of the Neogene Intermontane Chota Basin, Northern Andes of Ecuador*. *Journal of South American Earth Sciences*. Vol.9. no.5-6. Pp. 309-319. Pergamon.
- Bergqvist, L., É. Abrantes, and L. Avilla. 2004. The Xenarthra (Mammalia) of São José de Itaboraí Basin (Upper Paleocene, Itaboraian), Rio de Janeiro, Brazil. *Geodiversitas* 26:323–337.
- Benton, M. J., 1995. *Paleontología y Evolución de los Vertebrados*. Ed. Perfils. 370 pp.
- Bersosa F. & Román-Carrión. 2012. Registro de insectos fósiles en la Formación San José (Mioceno Superior) del valle de Malacatos, Loja. *Revista Politécnica*. 30: 214-217
- Berry E. 1945. Fossil floras from southern Ecuador: Johns Hopkins Univ. *Stud. Geol.*, 14:93-150.
- Boscaini, A., A. D. Iurino, G. Billet, L. Hautier, R. Sardella, G. Tirao, T. J. Gaudin and F. Pujos. 2018. Phylogenetic and functional implications of the ear region anatomy of *Glossotherium robustum* (Xenarthra, Mylodontidae) from the Late Pleistocene of Argentina. *The Science of Nature* 105:28 <https://doi.org/10.1007/s00114-018-1548-y>
- Boscaini, A., T. Gaudin, B. Mamani-Quispe, P. Münch, P. Antoine, and F. Pujos. 2019. New well-preserved craniodental remains of *Simomylodon uccasamamensis* (Xenarthra: Mylodontidae) from the Pliocene of the Bolivian Altiplano: phylogenetic, chronostratigraphic and palaeobiogeographical implications. *Zoological Journal of the Linnean Society* 185: 459–486.
- Boscaini, A., D. Lurino, R. Sardella, G. Tirao, T. Gaudin, and F. Pujos. 2020a. Digital Cranial Endocast of the Extinct Sloth *Glossotherium robustum* (Xenarthra, Mylodontidae) from

the late Pleistocene of Argentina: Description and Comparison with the Extant Sloth.

Journal of Mammal Evolution 27:55–71. doi: 10.1007/s10914-018- 9441-1

Boscaini, A., D. Lurino, B. Mamani Quispe, R. Andrade Flores, R. Sardella, F. Pujos, and T.

Gaudin. 2020b. Cranial Anatomy and Paleoneurology of the Extinct Sloth *Catonyx tarijensis* (Xenarthra, Mylodontidae) from the Late Pleistocene of Oruro, Southwestern

Bolivia. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8:69. doi:10.3389/fevo.2020.00069

Boscaini, A., N. Toledo, B. Mamani, R. Andrade, M. Fernandez, L. Marivaux, P. Antoine, P.

Münch, T. Gaudin, and F. Pujos. 2021. Postcranial Anatomy of the Extinct Terrestrial Sloth *Simomylon uccasamamensis* (XENARTHRA, MYLODONTIDAE) From the

Pliocene of the Bolivian Altiplano, and its Evolutionary Implications. *Papers in Palaeontology* pp. 1–27.

Bourgeois, J., A. Egüez, J. Betterlin, and P. Wever. 1990. Évolution géodynamique de la

Cordillère occidentale des Andes d'Équateur: la découverte de la formation éocène d'Apagua. *Comptes Rendus Geosciences* 311(Série 2):73–180.

Brambilla, L., and D. A., Ibarra. 2018. The occipital region of late Pleistocene Mylodontidae of

Argentina. *Boletín del Instituto de Fisiografía y Geología* 88:1–9.

Brambilla, L., and D. A. Ibarra. 2019. *Archaeomylon sampedrinenensis* gen. et sp. nov., a new

Mylodontine from the Middle Pleistocene of the Pampean Region, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* [DOI: 10.1080/02724634.2018.1542308].

Brandoni, D. 2011. The Megalonychidae (Xenarthra, Tardigrada) from the late Miocene of

Entre Ríos Province, Argentina, with remarks on their systematic and biogeography. *Geobios* 44:33–44.

Brandoni, D. 2013. Los Tardigrada (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno Tardío de Entre Ríos,

Argentina. *Publicación Especial, Asociación Paleontológica Argentina*, 14:135–144.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

- Branco, W. 1883. Über Eine Fossile Säugethier-Fauna von Punin bei Riobamba in Ecuador. Beschreiburg der Fauna. Geologische und Paläontologische Abhandlungen 1:57–204.
- Bristow, C. 1976. On the age of the Nabón Formation Ecuador. Newsletter Stratigraphy 5:104–107.
- Bristow, C. and R. Hoffstetter. 1977. Lexique Stratigraphique International, Volume V Amérique Latine, Fascicule 5 a 2 Ecuador. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 410 p.
- Bristow, R., Cevallos, L., Longo, R., Masin, M., 1980. Mapa geológico del Ecuador. Hoja 84-SW Sangolquí. Quito.
- Bristow, C., and J. Parodiz. 1982. The Stratigraphical Paleontology of the Tertiary non-marine sediments of Ecuador. Bulletin Carnegie Museum of Natural History 19: 1–53.
- Burnham R. 1995. A new species of winged fruit from the Miocene of Ecuador: *Tipuana ecuatoriana* (Leguminosae): *American journal of Botany*. 82:1599-1607.
- Burnham R. y N. Carranco. 2004. *Miocene winged fruits of Loxopterygium (Anacardiaceae) From the Ecuadorian Andes*. *American Journal of Botany*. 91: Pp: 1767-1773.
- Cadena, E., and J. L. Román-Carrión. 2018. A review of the fossil record of Ecuador, with insights about its challenges and future development. *Ameghiniana* 55:571–591.
- Carlini, A., and G. Scillato-Yané. 2004. The oldest Megalonychidae (Xenarthra: Tardigrada): phylogenetic relationships and anemended diagnosis of the family. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 233:423–443.
- Carlini, A., D. Brandoni, R. Sánchez. 2006a. First megatheriinae (Xenarthra, Phyllophaga, Megatheriidae) from the Urumaco (late Miocene) and Codore (Pliocene) formations, Estado Falcón, Venezuela. *J Syst Palaeontol* 4:269–278

- Carlini A., G. Scillato-Yané, R. Sánchez. 2006b. New Mylodontoidea (Xenarthra: Phyllophaga) from the middle Miocene-Pliocene of Venezuela. *J Syst Palaeontol* 4:255–267
- Carlini, A., M. Ciancio, and G. Scillato-Yané. 2010. Middle Eocene-early Miocene Dasypodidae (Xenarthra) of southern South America, successive faunas in Gran Barranca, biostratigraphy and palaeoecology. In: R.H. Madden, A.A. Carlini, M.G. Vucetich, and R.F. Kay (eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia* 106-129. Cambridge University Press, Cambridge.
- Carlini, A., M. Castro, R. Madden, and G. Scillato-Yané. 2013. A new species of Dasypodidae (Xenarthra: Cingulata) from the late Miocene of northwestern South America: implications in the Dasypodini phylogeny and diversity. *Historical Biology* 26: 728–736. doi: 10.1080/08912963.2013.840832.
- Cartelle, C., G. De Iuliis, and F. Pujos. 2008. A new species of Megalonychidae (Mammalia, Xenarthra) from the quaternary of Poço Azul (Bahia, Brazil). *Comptes Rendus Palevol* 7:335-346.
- Cartelle, C., G. De Iuliis, A. Boscaini, and F. Pujos. 2019. Anatomy, possible sexual dimorphism, and phylogenetic affinities of a new mylodontine sloth from the late Pleistocene of intertropical Brazil. *Journal of Systematic Palaeontology* 1–32.
- Camp, Ch. & Hanna, G.D., 1937. *Methods in Paleontology: A manual of field and laboratory methods in the collection and preparation of vertebrate and invertebrate material.* Generously illustrated. University of California Press. 151 pp.
- Castro, M., A. Carlini, R. Sánchez, and M. Sánchez-Villagra. 2014. A new Dasypodini armadillo (Xenarthra: Cingulata) from San Gregorio Formation, Pliocene of Venezuela: affinities and biogeographic interpretations. *Naturwissenschaften* 101:77–86.

- Ciancio M., E. Vieytes, A. Carlini. 2014. When xenarthrans had enamel: insights on the evolution of their hypsodonty and paleontological support for independent evolution in armadillos. *Naturwissenschaften*, 101:715-25.
- Cione, L., G. Gasparini, E. Soibelzon, L. Soibelzon, and E. Tonni. 2015. The great American biotic interchange: a South American perspective. *Springer Briefs in Earth System Sciences Series*. Springer Netherlands, Dordrecht 164 pp.
- Cohen, K., S. Finney, P. Gibbard, J. Fan. The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes*, 36:199–204. doi:10.18814/epiiugs/2013/v36i3/002.
- Clapperton, C., Vera, R., 1986. The Quaternary glacial sequence in Ecuador, a reinterpretation of the work of W. Sauer. *Journal of Quaternary Science* 1, 45–56.
- Clapperton, C. M. 1987. Glacial geomorphology. Quaternary glacial sequence and paleoclimatic inferences in the Ecuadorian Andes. In: *International Geomorphology 1986, Part II* (edited by V. Gardiner). Wiley, London, 843–870.
- Clavery, E. 1925. A propos de la découverte d'ossements de Mylodon Cotocollao (Équateur). *La Nature*, n.2689, Paris, p. 244–245.
- Collins, Ch., 1995. *Care and Conservation of Paleontological Material (Conservation and Museology Series)* 139 pp.
- Coltorti, M., G. Ficarelli, H. Jahren, M. Moreno-Espinosa, L. Rook, and D. Torre. 1998. The last occurrence of Pleistocene megafauna in the Ecuadorian Andes. *Journal of South American Earth Sciences* 11:581–586.
- Cope, E. D. 1889. The Edentata of North America. *American Naturalist* 23:657–664.
- Croft, D.A. 2016. *Horned Armadillos and Rafting Monkeys: the Fascinating Fossil Mammals of South America*. Indiana University Press, Bloomington, Indiana, 320 pp. [ISBN: 978-0-253-02084-0]

- Czerwonogora, A., and R. A. Fariña. 2012. How many Pleistocene species of *Lestodon* (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada)? *Journal of Systematic Palaeontology* 11:251–263.
- Dechaseaux, C. 1971. *Oreomyiodon wegneri*, Edente gravigrade du Pleistocene de l'Equateur - crane et moulage endocranien. *Annales de Paleontologie* 57:243–285.
- De Iuliis, G., F. Pujos, and C. Cartelle. 2009. A new ground sloth (Mammalia: Xenarthra) from the Quaternary of Brazil. *Comptes Rendus Palevol* 8:705–715.
- De Iuliis, G., T. J. Gaudin, and M. J. Vicars. 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., C. Cartelle, H. G. McDonald, and F. Pujos. 2017. The mylodontine ground sloth *Glossotherium tropicorum* from the late Pleistocene of Ecuador and Peru. *Papers in Palaeontology* 3:613–636.
- De Iuliis G., Boscaini A., Pujos F., McAfee R. K., Cartelle C., Tsuji L. J. S. & Rook L. 2020. On the status of the giant mylodontine sloth *Glossotherium wegneri* (Spillmann, 1931) (Xenarthra, Folivora) from the late Pleistocene of Ecuador. *Comptes Rendus Palevol* 19: 215-232. <https://doi.org/10.5852/cr-palevol2020v19a12>
- Delsuc, F., F. M. Catzeflis, M. J. Stanhope, and E. J. P. Douzery. 2001. The evolution of armadillos, anteaters and sloths depicted by nuclear and mitochondrial phylogenies: implications for the status of the enigmatic fossil Eurotamandua. *Proceedings of the Royal Society of London B* 268:1605-1615.
- Delsuc, F., M. Scally, O. Madsen, M. Stanhope, W. de Jong, F. Catzeflis, S. Springer, and E. Douzery. 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.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

- Delsuc, F., S. Vizcaíno, and E. Douzery. 2004. Influence of Tertiary paleoenvironmental changes on the diversification of South American mammals: a relaxed molecular clock study within xenarthrans. *Evolutionary Biology* 4:11.
- Delsuc, F. and Douzery E. 2008. Recent advances and future prospects in xenarthran molecular phylogenetics. 11–23. En Vizcaíno, S.F. y Loughry, J. (Eds.), *The Biology of the Xenarthra*. University Press of Florida, Gainesville
- Edmund, G. 1965. A Late Pleistocene fauna from the Santa Elena, Peninsula, Ecuador. Contribution n. 63. Life Sciences Royal Ontario Museum University of Toronto, 40 pp.
- Engelmann, G. 1985. The phylogeny of the Xenarthra. In: Montgomery GG, ed. *The ecology and evolution of armadillos, sloths, and vermilinguas*. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 51–64.
- Esteban, G. I. 1996. Revisión de los Mylodontinae cuaternarios (Edentata-Tardígrada) de Argentina, Bolivia y Uruguay. Sistemática, filogenia, paleobiología, paleozoogeografía y paleoecología. Unpublished PhD thesis, Universidad Nacional de Tucumán, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Tucumán, Argentina, 314 pp.
- Feininger, T., and C. Bristow. 1980. Cretaceous and Paleogene geologic history of coastal Ecuador. *Geologische Rundschau* 69:849–874. doi.org/10.1007/BF02104650
- Feldmann R., R. Chapman, J. Hannibal. 1989. *Paleotechniques*. The Paleontological Society Special Publication No.4. Randall Spencer Series Editor. 359 pp.
- Feldmann R., Chirino-Galvez L., Mason G., Anderson J., Duncan P., Ward R., & Salem d. 1993. Fossil Panaeidae (Crustacea: Decapoda) from the Loyola Formation, Ecuador. *Annals of the Carnegie Museum*. 62:229-243.
- Fernicola, J., A. Rinderknecht, W. Jones, S. Vizcaíno and K. Porpino. 2018. A New Species of *Neoglyptatelus* (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the late Miocene of Uruguay

provides new insights on the evolution of the dorsal armor in Cingulates. *Ameghiniana* 55: 233-252.

Ficcarelli, O., Azzaroli, A., Borselli, V., Coltorti, M., Dramis, E., Fejfar, O., Hirtz, A., Torre, D., 1992. Stratigraphy and paleontology of upper Pleistocene deposits in the Interandean Depression, Northern Ecuador. *Journal of South American Earth Sciences* 6, 145–150.

Ficcarelli G., Borselli V., Moreno Espinosa M., & Torre D. 1993. *New Haplomastodon finds from the Late Pleistocene of Northern Ecuador*. *Geobios*, 26, 2: 231-240

Ficcarelli G., Borselli V., Herrera G., Moreno Espinosa M., & Torre D. 1995. *Taxonomic remarks on the South American Mastodons referred to Haplomastodon and Cuvieronius*. *Geobios*, 28, 6 : 745-756.

Ficcarelli, G., A. Azzaroli, A. Bertini, M. Coltorti, P. Mazza, C. Mezzabotta, and D. Torre. 1997. Hypothesis on the cause of extinction of the South American mastodonts. *Journal of South American Earth Sciences* 10:29–38.

Ficcarelli, G., M. Coltorti, M. Moreno-Espinosa, P. L. Pieruccini, L. Rook, and D. Torre. 2003. A model for the Holocene extinction of the mammal megafauna in Ecuador. *Journal of South American Earth Sciences* 15:835–845.

Flower, W. H. 1883. On the arrangement of the orders and families of existing Mammalia: *Proceedings of the Zoological Society of London* 51:178–186.

Gaudin, T. J. 1995. The ear region of edentates and the phylogeny of the Tardigrada (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology* 15:672–705.

Gaudin, T. J. 2004. Phylogenetic relationships among sloths (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada): the craniodental evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 140:255–305.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

- Gardner, A. 2007. Mammals of South America. Vol 1, Marsupials, Xenarthrans, Shrews and Bats. The University of Chicago Press, 690 pp.
- Gaudin, T., and G. McDonald. 2008. Morphology-based investigations of the phylogenetic relationships among extant and fossil xenarthrans pp. 23–36 in: The Biology of the Xenarthra, Vizcaino, S.F. and W.J. Loughry (eds.) University Press of Florida.
- Gaudin, T., and D. Croft. 2015. Paleogene Xenarthra and the evolution of South American mammals. *Journal of Mammalogy* 96: 622–634.
- Gervais, P. 1855. Recherches sur les mammifères fossils de l'Amérique méridionale. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie* 3:330–338.
- Gibb, G., F. Condamine, M. Kuch, J. Enk, N. Moraes-Barros, M. Superina, H. Poinar, and F. Delsuc. 2016. Shotgun mitogenomics provides a reference phylogenetic framework and timescale for living xenarthrans. *Molecular Biology and Evolution* 33:621–642. doi:10.1093/molbev/msv250
- Gill, T. 1872. Arrangements of the families of mammals, with analytical tables. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 11:1–98.
- Goloboff, P., J. Farris, and K. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774–786.
- Hall, M., Mothes, P., 1997. El origen y edad de la Cangahua superior, valle de Tumbaco, Ecuador. In: Zebrowski, C., Quantin, P., Trujillo, G. (Eds.), *Suelos volcánicos endurecidos*, Memoire III Symposium International ORSTOM, Quito, pp. 19–28.
- Hay, O. 1919. Descriptions of some mammalian and fish remains from Florida of probably Pleistocene age. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 56:103-112.
- Herrera M. & J. Román-Carrión. 2012. Registro de camarones de río en el Mioceno Superior del sur del Ecuador. *Revista Politécnica*. 30(3): 211-213

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

- Hirschfeld S. 1985. Ground sloths from the Friasian La Venta Fauna, with additions to the Pre-Friasian Coyaima Fauna of Colombia, South America. Univ Calif Publ Geol Sci 128:1–91
- Hoffstetter, R. 1948. Nota preliminar sobre los edentata xenarthra del Pleistoceno ecuatoriano: Boletín de Informaciones Científicas Ecuatorianas 2:19–42.
- Hoffstetter, R. 1949. Nuevas observaciones sobre los Edentata del Pleistoceno Superior de la Sierra ecuatoriana: Boletín de Informaciones Científicas Ecuatorianas 3:67–99.
- Hoffstetter, R., 1952. Les Mammifères Pléistocènes de la République de L'Equateur. Memoires de la Société Géologique de France. Nouvelle Série-Tome XXXI-Fasc. 1-4.
- Hoffstetter, R. 1958. *Un Serpent Marin Du Genre Pterosphenus (Pt. Sheppardi nov sp.) Dans L'Eocène Supérieur De L'Equateur (Amérique Du Sud)*. Bulletin de la Société Géologique de France. 6. Serie - tome VIII. P. 45-51.
- Horn, C., J. Guerrero, G. Sarmiento, and M. Lorete. 1995. Andean Tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene Northern South America. *Geology* 23:237–240.
- Horn, C. 2006. Mangrove forest and marine incursions in neogene Amazonia (lower Apaporis River, Colombia). *Palaios* 21:197–209.
- Horn, C., and F. Wesselingh. 2010. Amazonia: landscape and species evolution. Wiley & Blackwell. 482 pp.
- Hungerbühler D., Steinmann M., Winkler W., Seward D., Egüez A., Heller F. & Ford M. 1995. *An integrated Study of Fill and Deformation in the Andean Intermontane Basin of Nabón (Late Miocene), Southern Ecuador*. *Sedimentary Geology*. Pp. 257-279. Elsevier.
- Hungerbühler D. 1997. *Neogene basins in the Andes of southern Ecuador: evolution, deformation and regional tectonic implications*. A dissertation submitted to the Swiss

Federal Institute of Technology Zurich for the degree of Doctor of Natural Sciences. Pp: 182.

Hungerbühler D. Steinmann M., Winkler W., Seward D., Egüez A., Peterson D., Helg U. & Hammer C. 2002. Neogene Stratigraphy and Andean Geodynamics of Southern Ecuador. *Earth-Science Reviews*. Pp. 75-124. No. 57. Elsevier.

Jaillard E. P. Bengtson y A. Dhondt. 2005. *Late Cretaceous Transgressions in Ecuador and Northern Peru: A Refined Stratigraphic Framework*. *Journal of South American Earth Sciences*. 19. 307 – 323.

Kay R., Madden R., Cifelli R. & Flynn J. 1997. *Vertebrate Paleontology in the Neotropics, The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press.

Kennerley J. y L. Almeida. 1973. Mapa Geológico del Ecuador, hoja Cariamanga (39), escala 1:100.000. Instituto Geográfico Militar (IGM), Ministerio de Recursos Naturales y Energéticos (MRNE), Dirección General de Geología y Minas (DGGM), Institute of Geological Sciences London (IGS).

Kowalski, E. 2001. Middle to Late Miocene Environments of Southern Ecuador: Temperature, Elevation, and Fossil Plants of the Nabón Basin. Ph.D. unpublished Thesis. University of Michigan. 450 pp.

Kraglievich, L. 1925. Cuatro nuevos gravígrafos de la fauna Araucana Chapadmalalense. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 33:215–235.

Lavenu, A., 2006. Neotectónica de los Andes entre 1°N y 47°S (Ecuador, Bolivia y Chile): una revisión. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 61, 504–524.

Lebrat, M., F. Megard, T. Juteau, and J. Calle. 1985. Pre-orogenic volcanic assemblages and structure in the Western Cordillera of Ecuador between 10 40' and S 2020'S. *Geologische Rundschau* 74:343–351.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

- Leiggi P. and P. May. 1994. Vertebrate Paleontological Techniques Volume 1. Cambridge University Press. 344 pp.
- Linares, O. 2004. Nuevos restos del Género *Lestodon* Gervais, 1855 (Xenarthra, Tardígrada, Mylodontidae), del Mioceno tardío y Plioceno temprano de Urumaco (Venezuela), con descripción de dos nuevas especies. *Paleobiología Neotropical*. No. 2
- Lindsey, E., and E. López. 2015. Tanque Loma, a new late-Pleistocene megafaunal tar seep locality from southwest Ecuador. *Journal of South American Earth Sciences* 57:61 - 82.
- Lindsey, E., E. López, G. Matzke, K. Rice, and G. McDonald. 2020. A monodominant late-Pleistocene megafauna locality from Santa Elena, Ecuador: Insight on the biology and behavior of giant ground sloths. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 544:109599.
- Lydekker, R. 1895. Contributions to a Knowledge of the Fossil Vertebrates of Argentina 2. The Extinct Edentates of Argentina. *Anales del Museo de La Plata, Paleontología Argentina* 3:1–118.
- Lo Coco, G; F, Agnolín y J. Román-Carrión. 2020. Late Pleistocene owls (Aves, Strigiformes) from Ecuador, with the description of a new species. *Journal of Ornithology*. <https://doi.org/10.1007/s10336-020-01756-x>
- Madden, R; R. Kay; J. Lundberg y G. Scillato-Yane. 1989. *Stratigraphy, and Biochronology of the Miocene of Southern Ecuador*. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 9(3).
- Mcafee, R. K. 2009. Reassessment of the cranial characters of *Glossotherium* and *Paramylodon* (Mammalia: Xenarthra: Mylodontidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 155:885–903.
- McDonald, G. 1997. *Xenarthrans: Pilosans*. In Kay, R., Madden, R., Cifelli, R. & Flynn, J. (edit.) *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press. P. 233-245.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

- McDonald, H. G. 2005. Paleocology of extinct xenarthrans and the Great American Biotic Interchange. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 45:313–333.
- McDonald, H. G., and G. De Iuliis. 2008. Fossil history of sloths. *The biology of the Xenarthra* 39–55.
- Meléndez, B. 1990. *Paleontología 3; Mamíferos 1^{ra} parte*. Paraninfo-Madrid. 383 p.
- Montellano-Ballesteros, M., and J. L. Román-Carrión. 2011. Redescubrimiento de material tipo depositado en la colección del Museo de Historia Natural "Gustavo Orcés V." del Instituto de Ciencias Biológicas, Escuela Politécnica Nacional, Quito, Ecuador. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 63:379–392.
- Moreno-Cárdenas, P. A., and J. L. Román-Carrión. 2017. Musarañas del género *Cryptotis* (Eulipotyphla: Soricidae) en el Pleistoceno Tardío de los Andes Ecuatorianos. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 69:421–432.
- Noblet C., A. Lavenue y F. Schneider. 1988. Étude géodynamique d'un bassin intramontagneux tertiaire sur décrochements dans les Andes du sud de l'Equateur: L'exemple du bassin de Cuenca. *Géodynamique* 3, 117-138.
- Nutall, C. 1990. A review of the Tertiary non-marine molluscan faunas of the Pebasian and other inland basins of north-western South America. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Geology)* 45:165–371.
- Oliva, C., and D. Brandoni. 2012. Primer registro de Mylodontinae (Tardígrada, Mylodontidae) en el Huayqueriense (Mioceno tardío) de la provincia de Buenos Aires, Argentina *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 14:325–332.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

- Ortiz-Jaureguizar, E., and G. Cladera, 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66:498–532.
- Owen, R. 1842. Description of the skeleton of an extinct gigantic sloth, *Mylodon robustus*, OWEN, with observations on the osteology, natural affinities, and probable habits of the megatherioid quadruped in general. R. and J. E. Taylor, London. 176. pp.
- Pascual, R. 2006. Evolution and geography: The biogeographic history of South American land mammals. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93: 209–230.
- Patterson, B., W. Segall, W. Turnbull, and T. Gaudin. 1992. The Ear Región in Xenarthrans (=Edentata: Mammalia) Part II Pilosa (Sloths Anteaters), Palaeodonta, and a miscellany. *Fieldiana. Geology new Series* 24. 99 p.
- Pennington, W. 1981. Subduction of the Eastern Panama Basin and seismotectonic of northwestern south America. *Journal of Geophysical Research* 86:10753–10770.
- Pitana, V. G., G. I. Esteban, A. M. Ribeiro, and C. Cartelle. 2013. Cranial and dental studies of *Glossotherium robustum* (Owen, 1842) (Xenarthra: Pilosa: Mylodontidae) from the Pleistocene of southern Brazil. *Alcheringa* 37:147–162.
- Porter, S.C. 1981. Pleistocene glaciation in the southern Lake District of Chile. *Quaternary Research* 24:269–292.
- Posadas, P., and E. Ortiz-Jaureguizar. 2011. Evolucao da Regiao Andina da América Do Sul, In *Biogeografia da América Do Sul*. Editora Roca, Sao Paulo, pp. 175– 188.
- Presslee, S., G. Slater, F. Pujos, A. Forasiepi, R. Fischer, K. Molloy, M. Mackie, J. Olsen, A. Kramarz, M. Taglioretti, F. Scaglia, M. Lezcano, J. Lanata, J. Southon, R. Feranec, J. Bloch, A. Hajduk, F. Martin, R. Salas Gismondi, M. Reguero, C. de Muizon, A. Greenwood, B. Chait, K. Penkman, M. Collins, R. MacPhee. 2019. Palaeoproteomics

resolves sloth relationships. *Nat Ecol Evol* 3, 1121–1130.
<https://doi.org/10.1038/s41559-019-0909-z>.

Pujos, F., and 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* 27:132144.

Pujos, F., M. Ciancio, A. Forasiepi, M. Pujos, A. Candela, B. Vera, M. Reguero, A. Combina, and E. Cerdeño. 2021. The Late Oligocene Xenarthran Fauna of Quebrada Fiera (Mendoza, Argentina) and its implications for Sloth Origins and the Diversity of Palaeogene Cingulates. *Papers in Palaeontology* 1–44.

Püschel, H. P., T.A. Püschel, and D. Rubilar-Rogers. 2017. Taxonomic comments of a *Glossotherium* specimen From the Pleistocene of central Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 66:223–262.

Repetto F. 1977. Un mamífero fósil nuevo en el terciario del Ecuador (Azuay-Cañar). *Tecnológica. Escuela Politécnica del Litoral, Guayaquil* 1:33-38.

Rincón, A., G. McDonald, A. Solórzano, M. Núñez-Flores, and D. Ruiz-Ramoni. 2015. A new enigmatic Late Miocene mylodontoid sloth from northern South America. *Royal Society Open Science* 2(2):140256.

Rincón, A., A. Solórzano, G. McDonald, and M. Nuñez-Flores. 2017. *Baraguatherium takumara*, gen. et sp. nov., the Earliest Mylodontoid Sloth (Early Miocene) from Northern South America. *Journal Mammalian Evolution* 24:179–191.

Rinderknecht, A., D. Perea, and G. McDonald. 2007. A new Mylodontinae (Mammalia, Xenarthra) from the Camacho Formation (Late Miocene), Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(3):744–747.

Rinderknecht, A., E. Bostelmann, D. Perea, and 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* 30:899–910.
- Rivera R. 1980. Técnicas en Paleontología de Vertebrados (Prospección, Preparación, Duplicado y Catálogo). Tesis Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de Mexico. 114 pp.
- Robertson, J. S. 1976. Latest Pliocene mammals from Haile XV A, Alachua County, Florida: Bulletin of the Florida State Museum.
- Román-Carrión, J. L. 2007. Nuevos datos sobre la distribución geográfica de los “perezosos gigantes” del Pleistoceno del Ecuador. *Politécnica* 27:111–124.
- Román-Carrión, J. L. 2012a. Hallazgo de megafauna pleistocénica en el centro histórico de Quito. *Revista Politécnica* 30:136–146.
- Román-Carrión, J. L. 2012b. Registro de fauna pleistocénica en Caraburo, nor-oriente de Quito. *Revista Politécnica* 30:205–210.
- Román-Carrión, J. 2012c. Nuevo registro de un mastodonte (*Stegomastodon waringi*) en San Vicente, provincia de Manabí – Ecuador. *Revista Politécnica* 30:147–154
- Román-Carrión, J. 2015. El registro de vertebrados en el Mioceno de los Andes ecuatorianos. Libro del V Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados Abriendo Fronteras. Colonia de Sacramento Uruguay. 21 – 23 de septiembre 2015.
- Román-Carrión J., A. Mesías and P. Moreno. 2016. Rodents from the Upper Pleistocene of Quebrada Chalán and their paleoecological context. Abstract book, 96th. Annual Meeting of the American Society of Mammalogists. 24-28 June. University of Minnesota. Minneapolis-Minnesota.
- Román-Carrión, J., and L. Brambilla. 2019. Comparative skull osteology of *Oreomylodon wegneri* (Xenarthra, Mylodontinae): defining the taxonomic status of the Ecuadorian endemic mylodontid, *Journal of Vertebrate Paleontology* 39:4, e1674860

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 25:1– 247.
- Saint-André, P., F. Pujos, C. Cartelle, G. De Iuliis, T. Gaudin, G. McDonald and B. Mamani Quispe. 2010. Nouveaux paresseux terrestres (Mammalia, Xenarthra, Mylodontidae) du Néogène de l'Altiplano bolivien. *Geodiversitas* 32: 255-306.
- Sánchez, V., J. Genise, E. Bellosi, J. Román-Carrión, and L. Cantil. 2013. Dung beetle brood balls from Pleistocene highland palaeosols of Andean Ecuador: A reassessment of Sauer's *Coprinisphaera* and their palaeoenvironments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 386:257–274.
- Sauer, W. 1950. *Contribuciones para el conocimiento del Cuaternario del Ecuador*. Anal. Univ. Centr., t.LXXVII, n.328. Quito.
- Sauer, W. 1965. *Geología del Ecuador*. Editorial del Ministerio de Educación. Primera edición castellana. 383 pp.
- Schatz, W. 1994. Analyse des Nördlichen Nabónbeckens (Ob. Miozan; Sudecuador). Diplomarbeit an der Universität Zürich Philosophische facultät II. P.214.
- Scillato-Yané, G. 1976. El más antiguo Mylodontinae (Edentata, Tardígrada) conocido: *Glossotheriopsis pascuali* n. gen., n. sp., del "Colloncurensis" (Mioceno superior) de la Provincia de Río Negro (Argentina). *Ameghiniana* 13:333-334
- Scillato-Yané, G. 1981. Nuevo Mylodontinae (Edentata, Tardígrada) del "Mesopotamiense" (Mioceno Tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos. *Ameghiniana* 18: 29–34.
- Scott, W. 1903–1904. Mammalia of the Santa-Cruz beds. Part I. Edentata. Reports of the Princeton Expeditions to Patagonia 5:1–364.
- Simmons J. y Muñoz-Saba Y. 2005. Cuidado, manejo y conservación de las colecciones biológicas. *Conservación Internacional, Serie manuales para la Conservación* 1. Universidad Nacional de Colombia. 287 pp.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

- Simpson, G. G. 1948. *The beginning of the age mammals in South America. Part 1. Introduction. Systematics: Marsupialia, Edentata, Condylarthra, Litopterna, and Notioprogonia.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. 91, pp 1-232.
- Soibelzon, E., A. Miño-Boilini, A. Zurita, and C. Krmpotic. 2010, Los Xenarthra (Mammalia) del Ensenadense (Pleistoceno inferior a medio) de la Región Pampeana (Argentina): *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27:449–469.
- Spillmann F. 1931. Die Säugetiere Ecuadors im Wandel der Zeit. Universidad Central. 107 pp.
- Spillmann, F. 1938. Die fossilen Pferde Ekuadors der Gattung Neohippus. *Palaeobiológica*, Bd. 6, p. 372-393, Vienne.
- Spillmann, F. 1941. Über einen neuen hydrochoeren Riesennager aus dem Pleistozän von Ekuador. *Transactions of the Paleontological Society of Japan* 121:196–201.
- Spillmann, F. 1942. *Contribución de los fósiles nuevos de la avifauna Ecuatoriana en el pleistoceno de Santa Elena.* Proc. 8th Amer. Sc. Congr., vol.4, p.375-389. Washington.
- Spillmann, F. 1948. Beiträge zur Kenntnis eines neuen gravigraden Riesensteppentieres (*Eremotherium carolinense*, gen. et sp. nov.) seines Lebensraumes und seiner Lebensweise. *Palaeobiologica* 8:231–279.
- Steinmann M. 1997. *The Cuenca basin of southern Ecuador: tectono-sedimentary history and the Tertiary Andean evolution.* A dissertation submitted to the Swiss Federal Institute of Technology Zurich for the degree of Doctor of Natural Sciences. Pp: 176.
- Stock, C. 1907. Further observations on the skull structure of mylodont sloths from Rancho La Brea. University of California Press. *Bulletin of the Department of Geology* 10: 165–178.
- Tello, L. 2010. Presencia de *Stegomastodon* (Proboscidea, Gomphotheriidae) en el Pleistoceno de Gonzanamá, Provincia de Loja (Ecuador). Libro de resúmenes del X Congreso

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

- Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología, La Plata, Argentina del 20-24 de septiembre 2010. 238 p. ISBN 978-987-95849-7-2
- Tito, G. 2008. New remains of *Eremotherium laurillardi* (Lund, 1842) (Megatheriidae, Xenarthra) from the coastal region of Ecuador. *Journal of South American Earth Sciences* 26: 424-434
- Van der Hammen, T. 1983. Palaeocology and palaeogeography of savannas. In: *Ecosystems of the world* n. 13 (edited by F. Bourliere), Elsevier Science Publication Company, 19–35.
- Van der Hammen, T., and M. L. Ahsy. 1994. Amazonia during the last glacial. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* 109:247–261.
- Varela, S., G. Tambusso, G. McDonald, and R. Fariña. 2019. Phylogeny, Macroevolutionary Trends and Historical Biogeography of Sloths: Insights From a Bayesian Morphological Clock Analysis. *Systematic Biology* 68:204–218.
- Vera, R. 2013. *Geology of Ecuador*. Gráficas Iberia, Quito, 151 p.
- Verdesoto, P. 2006. Levantamiento Geológico del sector comprendido entre las latitudes 2° 37' S y 2° 50', provincias de Cañar y Azuay, con especial enfoque sobre las secuencias Miocénicas. Tesis Escuela Politécnica Nacional. 144 pp.
- Villarroel, C. 1998. Los Nothrotheriinae (Megatheriidae, Gravígrada) del Mioceno de La Venta (Colombia). Descripción de *Huilabradys magdaleniensis*, nuevo género y especie. *Rev Acad Colomb CiExact* 22(85):497–506.
- Villarroel, C. 2000. Un Nuevo Mylodontinae (Xenarthra, Tardígrada) en la Fauna de La Venta, Mioceno de Colombia: el estado actual de la familia Orophodontoidae. *Rev Acad Colomb Ci Exact* 24:117–127
- Vizcaíno, S., and W. Loughry. 2008. *The Biology of the Xenarthra*. University Press of Florida. 393 p.

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

- Vizcaíno, S., and S. Bargo, 2014. Loss of ancient diversity of xenarthrans and the value of protecting extant armadillos, sloths and anteaters. *Edentata* 15:27–38.
- Wagner, A. 1860. Ueber fossile Säugthierknochen am Chimborasso. Sitz. Koen. Bayer. Ak. Wiss. München, p. 330-338, Munich.
- Webb, S. 1989. Osteology and relationships of *Thinobadistes segnis*, the first mylodont sloth in North America pp. 469–532 in K. H. Redford, and J. F. Eisenberg (Eds.), *Advances in Neotropical Mammalogy*. Gainesville, FL: Sandhill Crane Press.
- White E. 1927. *On fossil Cyprinodont from Ecuador*. The Annals and Magazine of Natural History 20 (Serie 9), 519-522.
- Winkler, W., A. Egüez, D. Seward, M. Ford, F. Heller, D. Hungerbühler, and M. Steinmann. 1993. A short-lived compression related sediment fills in the Andean intermountain basin of Nabón (Late Miocene, southern Ecuador). Second ISAG, Oxford (UK) 21-23/9/1993.
- Wolf, T. 1876. Briefliche Mittheilungen: 1. Herr Th. Wolf and Herrn G. vom Rath. Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft 28 (1), 391-394.
- Woodburne, M. 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17(4):245–264.
- Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas, and K. Billups. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65Ma to present. *Science* 292:686–693.
- Zunino, M. 2013. The first dung beetle retrieved from Coprinisphaeridae ichnofossils: *Phanaeus violetae* n. sp. (Coleoptera: Scarabaeinae) from Ecuadorian cangahua balls. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 29(1): 219-226.

ANEXOS

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

ANEXO 1. Taxonomía de Xenarthra – Pilosa, con referencias y su respectiva edad.

FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE	REFERENCIA	ACTUAL REFERENCIA TAXONÓMICA	EDAD
Bradypodidae					
	<i>Bradypus</i>				
		<i>B. tridactylus</i>	Linnaeus, 1758	Gaudin, 2004 / Varela et al., 2019	actual
		<i>B. variegatus</i>	Schinz, 1825	Gaudin, 2004 / Varela et al., 2019	actual
		<i>B. pygmaeus</i>	Anderson & Handley, 2001	Gaudin, 2004 / Varela et al., 2019	actual
		<i>B. torquatus</i>	Illiger, 1811	Gaudin, 2004 / Varela et al., 2019	actual
Megatheriidae					
	<i>Anisodontherium</i>				
		<i>A. halmyronomum</i>	Brandoni & De Iuliis 2007		Mioceno
	<i>Eomegatherium</i>		Kraglievich, 1926	Carlini, 2002	
		<i>E. nanum</i>	Burmeister, 1892	Brandoni, 2013	Mioceno - Plioceno
		<i>E. andinum</i>	Kraglievich, 1930	Carlini, 2002	
		<i>E. cabrerai</i>	Kraglievich, 1930	Carlini, 2002	Mioceno
	<i>Eremotherium</i>		Spillmann, 1948	C. Cartelle and G. De Iuliis, 1995	
	bosques tropicales	<i>E. laurillardii</i>	Lund, 1842	C. Cartelle and G. De Iuliis, 1995	pleistoceno
		<i>E. eomigrans</i>	De Iuliis & Cartelle, 1999	De Iuliis & Cartelle, 1999	Plioceno
		<i>E. mirabile</i>			
		<i>E. sefvei</i>	De Iuliis & St-Andre, 1997	De Iuliis & St-Andre, 1997	Mioceno
	<i>Megathericulus</i>		Ameghino, 1904	Carlini, 2002	
		<i>M. patagonicus</i>	Ameghino, 1904	Carlini, 2002	Mioceno
		<i>M. primaevus</i>	Cabrera, 1939	Carlini, 2002	Mioceno
	<i>Megatheridium</i>		Cabrera, 1928	Carlini, 2002	
		<i>M. annectens</i>	Cabrera, 1928	Carlini, 2002	Plioceno
	<i>Megatheriops</i>		Ameghino & Kraglievich, 1921	Carlini, 2002	

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

		<i>M. rectidens</i>	Rovereto, 1914	Carlini, 2002	Mioceno
	<i>Megatherium</i>		Cuvier, 1796	Owen, 1860	
		<i>M. altiplanicum</i>	Saint-André & De Iuliis, 2001	Saint-André & De Iuliis, 2001	Plioceno
		<i>M. americanum</i>	Cuvier, 1796	Owen, 1860	Pleistoceno
		<i>M. medinae</i>	Philippi, 1893		extinct
		<i>M. elenense</i>	Hoffstetter, 1949	Pujos & Salas, 2004	Pleistoceno
		<i>M. gallardoi</i>	Brandoni, 2008	Brandoni, 2008	Pleistoceno medio - inf
		<i>M. sundti</i>	Philippi, 1893		
		<i>M. celendinense</i>	Pujos, 2006	Pujos, 2006	
		<i>M. tarijense</i>	Gervais & Ameghino, 1880		
		<i>M. antiquum</i>	Ameghino, 1885	Brandoni, 2005	Mioceno
		<i>M. urbinai</i>	Pujos & Salas, 2004	Pujos & Salas, 2004	Pleistoceno
		<i>M. uquiense</i>	Kraglievich, 1930	Carlini, 2002	
		<i>M. istilarti</i>	Kraglievich, 1925	Carlini, 2002	Plioceno
	<i>Paramegatherium</i>				
	<i>Parapelecycodon</i>				
		<i>P. gracilis</i>	Scillato-Yané, 1981	Scillato-Yané, 1981	Mioceno temprano
	<i>Planops</i>				
	<i>Plesiomegatherium</i>		Roth, 1911	Carlini, 2002	
		<i>P. halmyronomum</i>	Cabrera, 1928	Carlini, 2002	Mioceno
		<i>P. hansmeyeri</i>	Roth, 1911	Carlini, 2002	Plioceno
		<i>P. gaudryi</i>	Moreno, 1888	Carlini, 2002	
	<i>Pliomegatherium</i>		Kraglievich, 1930	Carlini, 2002	
		<i>P. paranensis</i>	Kraglievich, 1930	Brandoni, 2005	Mioceno - Plioceno
		<i>P. lelongi</i>	Kraglievich, 1930	Brandoni, 2013	Mioceno - Plioceno
	<i>Proeremotherium</i>				
		<i>P. eljebe</i>			Plioceno

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

	<i>Promegatherium</i>		Ameghino, 1883	Carlini, 2002	
		<i>P. parvulum</i>	Ameghino, 1891	Carlini, 2002	Mioceno - Plioceno
		<i>P. smaltatum</i>	Ameghino, 1883	Brandoni, 2013	Mioceno - Plioceno
		<i>P. remulsum</i>	Ameghino, 1886	Carlini, 2006	Mioceno - Plioceno
	<i>Pseudototherium</i>				
		<i>P. australis</i>	Scillato-Yané, 1981	Scillato-Yané, 1981	Mioceno temprano
	<i>Pyramiodontherium</i>		Rovereto, 1914	Brandoni, 2013	Mioceno - Plioceno
		<i>P. bergi</i>	Moreno & Mercerat, 1891	Brandoni, 2005	Mioceno
		<i>P. scillatoyanei</i>		Brandoni, 2005	Plioceno
		<i>P. brevirostrum</i>		Carlini, 2002	Mioceno
		<i>P. dubium</i>		Carlini, 2002	
		<i>P. carlesi</i>	Kraglievich, 1930	Carlini, 2002	
	<i>Schismotherium</i>		Ameghino, 1887		
		<i>S. fractum</i>			Mioceno
		<i>S. rectangularis</i>			Mioceno
	<i>Urumaquia</i>				Mioceno
		<i>U. robusta</i>	Carlini, 2006	Carlini, 2006	Mioceno
Mylodontidae	<i>Analcitherium</i>				
		<i>A. antarticum</i>	Ameghino, 1891	Ameghino, 1891	Eoceno
	<i>Bolivartherium</i>				
		<i>B. urumaquensis</i>	Linares, 2004	Carlini et al., 2006	Mioceno
		<i>B. codorensis</i>	Linares, 2004	Linares, 2004	Mioceno
	<i>Brievabradys</i>				
		<i>B. laventensis</i>	Villarroel, 2000	Villarroel, 2000	Mioceno sup, Laventense

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

	<i>Catonyx</i>		Ameghino, 1891	Corona et al., 2013	
		<i>C. cuvieri</i>	Lund, 1839	Corona et al., 2013	
		<i>C. tarinjensis</i>		De Iuliis, 1994	Pleistocene
	<i>Chubutherium</i>				Oligoceno Mioceno
		<i>C. ferelloi</i>	Cattoi, 1962	Cattoi, 1962	Deseadense
	<i>Eionaletherium</i>				
		<i>E. tanycnemius</i>	Rincon, 2015	Rincon, 2015	Miocene
	<i>Elassotherium</i>				
	<i>Glossotheridium</i>				
		<i>G. chapadmalense</i>	Kraglievich, 1925	Kraglievich, 1925	Plioceno
	<i>Glossotheriopsis</i>				
		<i>G. pascuali</i>	Scillato-Yané, 1976	Scillato-Yané, 1976	Mioceno medio
	<i>Glossotherium</i>		Owen, 1839	McAfee, 2009	
		<i>G. robustum</i>	Owen, 1842	McAfee, 2009	
		<i>G. myloides</i>		Carlini, 2006	Pleistoceno
		<i>G. tropicorum</i>	Hoffstetter, 1952	Hoffstetter, 1952	Pleistoceno
		<i>G. lettsomi</i>			Pleistoceno
		<i>G. emmersoni</i>	Esteban, 1988	McDonald, 2006	Pleistoceno
		<i>G. domesticum</i>	Roth, 1900	McDonald, 2006	
		<i>G. garbanii</i>	Montellano, 1986	Montellano, 1986	Plioceno tardío
		<i>G. giganteum</i>	Lund, 1838	McDonald, 2006	Pleistoceno
	<i>Kiyumylodon</i>				
		<i>K. lecuonai</i>	Rinderknecht et al., 2007	Rinderknecht et al., 2007	Mioceno superior
	<i>Lestobradys</i>				
		<i>L. sprechmanni</i>	Rinderknecht et al, 2010	Rinderknecht et al, 2010	Miocene superior

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

	<i>Lestodon</i>		Gervais, 1855	Gaudin, 2004	
		<i>L. trigonidens</i>	Gervais, 1873	Carlini, 2006	
		<i>L. armatus</i>	Gervais, 1855	Czerwonogora & Fariña, 2012	Pleistoceno
	<i>Megabradys</i>				
		<i>M. darwini</i>	Scillato-Yané, 1981	Brandoni, 2013	Mioceno superior
	<i>Mirandabradys</i>				
		<i>M. socorrensis</i>	Carlini, 2006	Carlini, 2006	Mioceno
		<i>M. urumaquensis</i>	Rincon, 2015	Carlini, Brandoni & Sánchez-Villagra, 2006	
		<i>M. zabasi</i>	Carlini, 2006	Carlini, 2006	Mioceno
	<i>Myloodon</i>		Owen, 1839	Kraglievich, 1928	
		<i>M. darwini</i>	Owen, 1839	Brandoni et al., 2010	Pleistoceno
		<i>M. harlani</i>	Quaintance, 1966		Pleistoceno
		<i>M. listai</i>	Ameghino, 1898	Ameghino, 1898	
		<i>M. zeballozi</i>		Brandoni, 2010	Pleistoceno
		<i>M. insigne</i>		Brandoni, 2010	Pleistoceno
	<i>Mylodontopsis</i>		Cartelle, 1991	Cartelle, 1991	
		<i>M. ibseni</i>	Cartelle, 1991	Cartelle, 1991	
	<i>Nematherium</i>		Ameghino, 1887	Gaudin, 2004	
		<i>N. angulatum</i>	Ameghino, 1887	Ameghino, 1894	Mioceno
		<i>N. birdi</i>	Simpson, 1941	Simpson, 1941	Mioceno
		<i>N. longirostris</i>	Ameghino, 1891		
		<i>N. sinuatum</i>	Ameghino, 1887	Ameghino, 1894	Eoceno
	<i>Neonematherium</i>		Ameghino, 1904		Mioceno
		<i>N. flabellatum</i>	Ameghino, 1904		Mioceno
	<i>Ocnotherium</i>		Lund, 1842	Cartelle, 1999	
		<i>O. giganteum</i>	Lund, 1842	Cartelle, 1999	

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

	<i>Octodontotherium</i>		Ameghino, 1894		Oligoceno - Mioceno
		<i>O. grande</i>	Ameghino, 1895	Ameghino, 1895	Deseadense
	<i>Octomylodon</i>		Ameghino, 1904	Engelmann, 1985	Mioceno
		<i>O. aversus</i>			
	<i>Oreomylodon</i>				
		<i>O. wegneri</i>	Spillmann, 1931	Hoffstetter, 1952; Roman-Carrion y Brambilla, 2019	Pleistoceno superior
	<i>Orophodon</i>				
		<i>O. hapaloides</i>		Villarroel, 2000	
	<i>Paraglossotherium</i>		Esteban, 1993	Esteban, 1993	
		<i>P. elmollarum</i>	Esteban, 1993	Esteban, 1993	
	<i>Paramylodon</i>		Brown, 1903	Brown, 1903	Pleistoceno
		<i>P. nebrascensis</i>	Brown, 1903	Brown, 1903	Pleistoceno
		<i>P. garbanii</i>	Montellano, Carranza, 1986	Boscaini, 2018	
		<i>P. harlani</i>	Owen, 1840	McAfee, 2009	Pleistoceno
	<i>Paroctodontotherium</i>				
		<i>P. calleorum</i>	Shockey, 2010	Shockey, 2010	Oligoceno Deseadense
	<i>Pleurolestodon</i>				
		<i>P. dalenzae</i>	Saint-André, 2010	Saint-André, 2011	Mioceno - Plioceno
		<i>P. acutidens</i>	Rovereto, 1914	Rovereto, 1914	
	<i>Prolestodon</i>		Kraglievich, 1932		
		<i>P. antiquus</i>	Ameghino, 1885	Cione et al., 2000	Mioceno
		<i>P. paranensis</i>	Ameghino, 1889	Cione et al., 2000	Mioceno
	<i>Promylodon</i>				
		<i>P. paranensis</i>	Ameghino, 1883	Brandoni, 2013	Mioceno - Plioceno

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

	<i>Proscelidodon</i>				
		<i>P. patrius</i>		De Iuliis, 1994	Pleistoceno
	<i>Pseudopreotherium</i>				Mioceno
		<i>P. confusum</i>	Hirschfeld, 1985	Hirschfeld, 1985	Mioceno
		<i>P. venezuelanum</i>	Hoffstetter, 1861		Mioceno
	<i>Ranculus</i>				
		<i>R. scalabrinianus</i>	Ameghino, 1891	Brandoni, 2013	Mioceno
	<i>Scelidodon</i>				
		<i>S. capellini</i>	Scillato-Yané, 1995		Pleistoceno
		<i>S. copei</i>	Vizcaino, 2004	Vizcaino, 2004	Barrancalobense
		<i>S. chilensis</i>	Lydekker, 1886	McDonald & Perea, 2002	Pleistoceno
		<i>S. piauiense</i>	Guerin & Faure, 2004	Guerin & Faure, 2004	Pleistoceno
		<i>S. tarijense</i>			Pleistoceno
	<i>Scelidotheridium</i>				
		<i>S. parodi</i>	Scillato-Yané, 1995		Pleistoceno
	<i>Scelidotherium</i>				
		<i>S. bravardi</i>	Lydekker, 1886	Soibelzon, 2010	Ensenadense
		<i>S. leptcephalum</i>	Owen, 1839	Miño-Bolini et al., 2014	Pleistoceno
		<i>S. magnum</i>	Owen, 1839	Miño-Bolini et al., 2014	Pleistoceno
	<i>Simomylodon</i>				
		<i>S. uccasamamensis</i>	Saint-André et al., 2010	Boscaini, 2019	Mioceno - Plioceno
	<i>Sphenotherus</i>		Ameghino, 1891		
		<i>S. zabaletianus</i>	Ameghino, 1891	Esteban, 1999	Mioceno
	<i>Stenodon</i> (<i>Acremylodon</i>)		Mones, 1986	Mones, 1986	Mioceno tardío
		<i>S. campbelli</i>	Mones, 1986	Mones, 1986	Mioceno tardío

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

		<i>S. obtusicavus</i>			
	<i>Strabasodon</i>				
		<i>S. acuticavus</i>	Favotti et al., 2015	Favotti et al., 2015	Mioceno
	<i>Thinobadistes</i>				
		<i>T. segnis</i>	Hay, 1919	Webb, 1989	Mioceno superior
		<i>T. wetzeli</i>	Webb, 1989	Engelmann, 1985	Mioceno
	<i>Urumacotherium</i>			Carlini 2006	mioceno
		<i>U. garciai</i>	Rincon, 2015	Bocquentin-Villanueva, 1984	Mioceno
	<i>Valgipes</i>		Gervais, 1874	Cartelle et al., 2009	
		<i>V. bucklandi</i>	Lund, 1839	Cartelle et al., 2009	
		<i>V. gracilis</i>			
Nothrotheriidae	<i>Aymaratherium</i>			Barandoni, 2019	Plioceno
	<i>Chasicobradys</i>				
		<i>C. intermedius</i>	Scillato-Yané, 1987	Scillato-Yané, 1987	Mioceno tadío
	<i>Diheterocnus</i>		Scillato-Yané, 1995		Pleistoceno
		<i>D. sanmartini</i>	Viscaino, 2004	Vizcaíno, 2004	Chapadmalense
	<i>Huilabradys</i>				
		<i>H. magdaleniensis</i>	Villarroel, 1998	Villarroel, 1998	Mioceno
	<i>Lakukullus</i>			Brandoni, 2019	Mioceno medio
	<i>Mionothropus</i>				Mioceno
		<i>M. cartelli</i>	De Iuliis et al., 2011	De Iuliis et al., 2011	Mioceno
	<i>Neohapalops</i>				Mioceno - Plioceno

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

		<i>N. rothi</i>		Brandoni, 2013	
	<i>Nothropus</i>				
		<i>N. priscus</i>	Burmeister, 1882		Pleistoceno
		<i>N. tarijensis</i>			
		<i>N. carcaranensis</i>	Bordas 1942		Pleistoceno
	<i>Nothrotheriops</i>				Pleistoceno
		<i>N. texanus</i>	Hay, 1916		Pleistoceno
		<i>N. shastensis</i>	Sinclair, 1905		Pleistoceno
	<i>Nothrotherium</i>		Lydekker, 1889	Lydekker, 1889	Pleistoceno Superior
		<i>N. maquinense</i>	Lund, 1839	Hoffstetter, 1954	
		<i>N. torresi</i>	Kraglievich, 1926		Pleistoceno
	<i>Pronothrotherium</i>				
		<i>P. typicum</i>	Ameghino, 1907	Brandoni, 2017	Mioceno - Plioceno
		<i>P. mirabilis</i>	Kraglievich, 1925	Brandoni, 1013	
	<i>Thalassocnus</i>			Canto, 2008	Mioceno
		<i>T. antiquus</i>	Muizon et al., 2003	Canto, 2008	Mioceno
		<i>T. natans</i>	Muizon & McDonald, 1995	Canto, 2008	Mioceno
		<i>T. littoralis</i>	McDonald & Muizon, 2002	Canto, 2008	Plioceno
		<i>T. carolomartini</i>	McDonald & Muizon, 2002	Canto, 2008	Plioceno
		<i>T. yaucensis</i>	Muizon et al., 2004	Canto, 2008	Plioceno
	<i>Xyophorus</i>			Brandoni, 2019	Mioceno
		<i>X. bondesioi</i>	Scillato-Yané, 1979		
Orophodontidae	<i>Octodontobradys</i>				
		<i>O. puruensis</i>	Santos et al. 1993		Mioceno
	<i>Octodontotherium</i>		Ameghino, 1895		

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

	<i>Orophodon</i>		Ameghino, 1894		Oligoceno
		<i>O. hapaloides</i>	Ameghino, 1895	Ameghino, 1895	Deseadense
Megalonychidae	<i>Acratocnus</i>		Anthony, 1916		Pleistocene
	climbing	<i>A. ondontrigonus</i>	Anthony, 1916		pleistocene
		<i>A. antillensis</i>	Matthew, 1931		pleistocene
		<i>A. ye</i>	MacPhee, White & Woods, 2000		Holoceno
		<i>A. simorhynchus</i>	Rega, 2002	Rega, 2002	Pleistocene
	<i>Ahytherium</i>				
		<i>A. aureum</i>	Cartelle et al., 2008	Cartelle et al., 2008	Pleistoceno
	<i>Amphihapalops</i>		Ameghino, 1891		Eoceno inferior
		<i>A. cadens</i>	Ameghino, 1891		Eoceno inferior
		<i>A. congermanus</i>	Ameghino, 1891		Eoceno inferior
		<i>A. gallaicus</i>	Ameghino, 1891		
	<i>Amphiocnus</i>				mio - plioceno
		<i>A. paranense</i>	Kraglievich, 1922	Brandoni, 2013	Eoceno inferior
	<i>Analcimorphus</i>		Ameghino, 1891		Eoceno inferior
		<i>A. giganteus</i>	Ameghino, 1894		Eoceno inferior
		<i>A. inversus</i>	Ameghino, 1891		
	<i>Australonyx</i>				
		<i>A. aquae</i>	De Iuliis, Pujos & Cartelle, 2009	De Iuliis, Pujos & Cartelle, 2009	Pleistoceno
	<i>Choloepus</i>				
		<i>C. didactylus</i>	Linnaeus, 1758	Varela et al., 2019	actual
		<i>C. hoffmanni</i>	Peters, 1858	Varela et al., 2019	actual
	<i>Deseadognathus</i>				Oligoceno
		<i>D. riggsi</i>	Carlini and Scillato-Yané, 2002	Carlini and Scillato-Yané, 2002	Deseadense / Oligoceno

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

	<i>Diabolotherium</i>				
	climbing	<i>D. nordenskioldi</i>	Pujos et al., 2007	Pujos et al., 2007	Pleistoceno
	<i>Diheterocnus</i>		Kraglievich, 1928		Plioceno
	<i>Eucholoeops</i>		Ameghino, 1887		
		<i>E. ingens</i>	Ameghino, 1887	De Iuliis, 1994	Mioceno
		<i>E. titan</i>			
		<i>E. curtus</i>	Ameghino, 1894		
		<i>E. externus</i>	Ameghino, 1891		
		<i>E. fronto</i>	Ameghino, 1891		
		<i>E. infernalis</i>	Ameghino, 1887		
		<i>E. latirostris</i>	Ameghino, 1891		
		<i>E. litoralis</i>	Ameghino, 1891		
	<i>Galerocnus</i>				
		<i>G. jaimezi</i>		Arredondo, 2000	Pleistoceno
	<i>Habanocnus</i>			Arredondo, 2000	Pleistoceno
		<i>hoffstetteri</i>	Mayo, 1978		Pleistoceno
		<i>paulacoutoi</i>	Mayo, 1978		Pleistoceno
	<i>Hapaloides</i>		Ameghino, 1902		
		<i>H. ignavus</i>	Ameghino, 1902		
		<i>H. laeviusculus</i>	Ameghino, 1902		
		<i>H. ponderosus</i>	Ameghino, 1902		
	<i>Hapalops</i>				
	climbing	<i>H. adteger</i>			
		<i>H. angustipalatus</i>	Ameghino, 1895		Mioceno
		<i>H. antistis</i>	Ameghino, 1895	Ameghino, 1895	Deseadense
		<i>H. brachycephalus</i>			
		<i>H. brevipalatus</i>	Ameghino, 1891		
		<i>H. cilindricus</i>			
		<i>H. crassidens</i>			
		<i>H. crassignathus</i>	Ameghino, 1891		

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

		<i>H. depressipalatus</i>			
		<i>H. diverssidens</i>	Ameghino, 1891		
		<i>H. ellipticus</i>	Ameghino, 1887		
		<i>H. elongatus</i>	Ameghino, 1891		Mioceno
		<i>H. gracilidens</i>	Ameghino, 1891		Mioceno
		<i>H. indifferens</i>	Ameghino, 1887		Mioceno
		<i>H. longipes</i>			
		<i>H. longipalatus</i>	Ameghino, 1891		
		<i>H. minutus</i>			
		<i>H. robustus</i>	Ameghino, 1891		
		<i>H. ruetimeyeri</i>			
	<i>Hyperleptus</i>		Ameghino, 1891		
		<i>H. garzonianus</i>	Ameghino, 1891		Mioceno
		<i>H. schissognathus</i>	Ameghino, 1891		Mioceno
		<i>H. sectus</i>	Ameghino, 1891		Mioceno
	<i>Imagocnus</i>				
		<i>I. zazaе</i>	MacPhee & Iturralde-Vinent, 1994	MacPhee, 1994	Mioceno
	<i>Iporangabradys</i>				
		<i>I. colecti</i>		Cartelle, 2000	
	<i>Megistonyx</i>		McDonald et al., 2013	McDonald et al., 2013	extinct
		<i>M. oreobios</i>	McDonald et al., 2013	McDonald et al., 2013	Pleistoceno
	<i>Megalocnus</i>				
		<i>M. intermedius</i>		Arredondo, 2000	Pleistoceno
		<i>M. rodens</i>	MacPhee, 2007	Arredondo, 2000	Holoceno
		<i>M. zile</i>	MacPhee, 2000		
	<i>Megalonychops</i>				Mioceno - Plioceno
		<i>M. Carlesi</i>	Scillato-Yané, 1995		Pleistoceno

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

		<i>M. primigenius</i>		Brandoni, 2013	
	<i>Megalonychotherium</i>		Scott, 1904		
	<i>Megalonyx</i>		Harlan, 1825		Mioceno superior
		<i>M. curvidens</i>	Matthew, 1924		
		<i>M. gigas</i>	Matthew, 1924		
		<i>M. gracilis</i>	Lund, 1893		Pleistoceno
		<i>M. jeffersonii</i>	Desmarest, 1822		Plioceno- Pleistoceno
		<i>M. leptostomus</i>	Cope, 1893		Mioceno superior
		<i>M. mathisi</i>	Hirschfeld and Webb, 1968		Pleistoceno
		<i>M. obtusidens</i>	Webb and Perrigo, 1985		Plioceno- Pleistoceno
		<i>M. wheatleyi</i>	Cope, 1871		
		<i>M. laqueatus</i>	Harlan, 1825		
	<i>Menilaus</i>		Ameghino, 1891		
	<i>Mesocnus</i>				
		<i>M. torrei</i>	Paula Couto, 1967	Arredondo, 2000	Pleistoceno
		<i>M. browni</i>	Paula Couto, 1967	Arredondo, 2000	Pleistoceno
		<i>M. herrerae</i>		Arredondo, 2000	Pleistoceno
	<i>Meizonyx</i>		Webb and Perrigo, 1985		Cuaternario
		<i>M. salvadorensis</i>	Webb & Perrigo 1985		Pleistoceno
	Microcnus				
		<i>M. gliriformis</i>	Paula Couto, 1967		Pleistoceno
	<i>Miocnus</i>				
		<i>M. antillensis</i>	Paula Couto, 1965	Arredondo, 2000	Pleistoceno
	<i>Neocnus</i>				

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

		<i>N. major</i>		Arredondo, 2000	Pleistoceno
		<i>N. gliriformis</i>		Arredondo, 2000	Pleistoceno
		<i>N. dousman</i>	MacPhee, 2000	MacPhee, 2000	Pleistoceno
		<i>N. toupiti</i>	MacPhee, 2000	MacPhee, 2000	Pleistoceno
	<i>Neomesocnus</i>			Arredondo, 2000	Pleistoceno
		<i>N. brevirostris</i>	Arredondo, 1961		Pleistoceno
	<i>Nohochichak</i>				
		<i>N. xibalbahkah</i>	McDonald, 2017	McDonald, 2017	Pleistoceno superior
	<i>Nothropus</i>				
		<i>N. priscus</i>	Burmeister, 1882		
	<i>Ocnopus</i>		Reinhardt, 1875		Cuaternario
		<i>O. gracilis</i>	Lund, 1840		Pleistoceno
	<i>Ortotherium</i>				mio - plioceno
		<i>O. laticurvatum</i>	Ameghino, 1885	Brandoni, 2013	Mioceno
	<i>Paramiocnus</i>				
		<i>P. riveroi</i>		Arredondo, 2000	Pleistoceno
	<i>Parocnus</i>				
		<i>P. serus</i>	Paula Couto, 1965		Pleistoceno
	<i>Paulocnus</i>		Hooijer, 1962		
		<i>P. petrifactus</i>	Hooijer, 1962		Plioceno
	<i>Pliometanastes</i>				mio - plioceno
		<i>P. galushai</i>	Hirschfeld & Webb 1968		Neogeno
		<i>P. protistus</i>	Hirschfeld & Webb 1968		Neogeno
	<i>Pliomorphus</i>				
		<i>P. mutilatus</i>	Ameghino, 1885	Brandoni, 2013	Mioceno
		<i>P. robustus</i>	Ameghino, 1885		Mioceno -

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

					Plioceno
	<i>Proplatyarthus</i>				
		<i>P. longipes</i>	Ameghino, 1905		Eoceno
	<i>Proschismotherium</i>				
		<i>P. oppositum</i>	Ameghino, 1902		
	<i>Protomegalonyx</i>				Mioceno tardío
		<i>P. chasicoensis</i>	Scillato-Yané, 1977		Mioceno - Plioceno
		<i>P. doellojuradoi</i>	Kraglievich, 1925	Brandoni, 2013	Mioceno - Plioceno
		<i>P. praecursor</i>	Kraglievich, 1925	Brandoni, 2014	Mioceno
	<i>Paranabradys</i>				
		<i>P. vucetichae</i>	Scillato-Yané, 1980	Brandoni, 2013	Mioceno - Plioceno
	<i>Synhapalops</i>		Kraglievich, 1930		
	<i>Synocnus</i>				actual
		<i>S. comes</i>	Miller, 1929		Pleistoceno-Holoceno
	<i>Torcellia</i>				
		<i>T. paranense</i>	Kraglievich, 1923	Brandoni, 2013	Mioceno - Plioceno
	<i>Pelecycodon</i>				
INSERTAE SEDIS	<i>Schismotherium</i>		Ameghino, 1887		
	<i>Pseudoglyptodon</i>	<i>P. chilensis</i>	McKenna et al., 2006	McKenna et al., 2006	Oligoceno
		<i>P. sallaensis</i>	Engelmann, 1987	Engelmann, 1987	Cenozoico
	<i>Diellipsodon</i>		Berg, 1899	Carroll, 1988	
	<i>Rathymotherium</i>		Ameghino, 1904	McKenna & Bell, 1997	Mioceno-Plioceno

ANEXO 2. Lista de cartas geológicas utilizadas en las diferentes campañas de campo.

NUMERO	NOMBRE	ESCALA	AÑO
1	Mapa Geológico de la República del Ecuador	1:1.000.000	1982
2	Riobamba	1:100.000	1978
3	Otavalo	1:100.000	1980
4	San Gabriel	1:100.000	1986
5	Bahía de Caraquez	1:100.000	1980
6	Guayllabamba	1:25.000	1982
7	Santa Elena	1:100.000	1974
8	El Quinche	1:25.000	1982
9	Quito	1:50.000	1978
10	El Quinche	1:50.000	1980
11	San Antonio de Pichincha	1:25.000	1982
12	Quito	1:100.000	1980
13	Chaupicruz	1:25.000	1982
14	Azogues	1:100.000	1980
15	Loja	1:100.000	1975
16	Latacunga	1:100.000	1980
17	Gualaceo	1:50.000	1974
18	Gonzanamá	1:100.000	1975
19	Cariamanga	1:100.000	1973
20	Cuenca	1:100.000	1980
21	Cañar	1:100.000	1975
22	Girón	1:100.000	1974

<https://www.geoenergia.gob.ec/mapas-geologicos/>

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

ANEXO 3. Lista de localidades georeferenciadas

Cantón	Nivel Geológico	Localidad	Latitud	Longitud	Lat UTM	Long UTM
Azogues	Mioceno	RJB 950a	2°44'27,6"S	78°50'41,99"W	739581,6436080	9696819,2853700
Nabón	Mioceno / Fm. Nabón	Nabón	3°20'16,8S	79°3'53,9"W	760778,6986360	9804749,4819300
Nabón	Mioceno \ Fm Letrero	Puente sobre Quebrada Dumapara	3°20'16,8"S	79°3'46,8"W	9630831,7000000	715119,5300000
Mangan	Mioceno \ Fm Mangán	San Nicolás	2°42'43,2"S	78°56'23,99"W	729020,8601060	9700045,4016200
Biblián	Mioceno \ Fm. Biblián	Quebrada de Shunshi	2°42'39,599"S	78°53'20,399"W	734693,5282980	9700146,2356400
Biblián	Mioceno \ Fm. Biblián	Biblián	2°42'39,59"S	78°53'20,39"W	734693,5282980	9700146,2356400
Catamayo	Mioceno \ Fm. Catamayo	Catamayo, cuartel artillería, vía a la costa.	3°59'16,8"S	79°21'35,9"W	682076,7998030	9559017,7683600
Azogues	Mioceno \ Fm. Guapan	Toray	2°40'55'.10"S	78°49'51,6"W	741150,5265720	9703342,5795000
Nabón	Mioceno \ Fm. Letrero	Tambo Viejo	3°21'35"S	79°4'30"W	9628312,0000000	713785,0000000
Cuenca	Mioceno \ Fm. Loyola	Agua Sucia	2°54'17,99"S	79°2'2,4"W	718530,6659420	9678938,5825500
Loja	Mioceno \ Fm. San José	Malacatos, vía Malacatos-Catamayo	4°13'11,99"S	79°15'32,4"W	693237,5976010	9533338,6541300
Riobamba	Pleistoceno	Quebrada Colorada \ Quebrada Chalán	1°46'45,9"S	78°39'2,8"W	761444,6313810	9803199,8945000
Quito	Pleistoceno	Tumbaco Alto	0°12'46,79"S	78°24'10,8"W	789078,7608640	9976432,7311900
Quito	Pleistoceno	La Floresta	0°12'34,55"S	78°29'6,51"W	780390,6753410	9976544,8118300
Quito	Pleistoceno	Jerusalén-Guayllabamba	0°0'14,94"S	78°23'9,5"W	791085,7840220	9999557,4158300
Quito	Pleistoceno	Nayón	0°9'9"S	78°25'33"W	786618,8031240	9943351,0183500
Quito	Pleistoceno	Río Inga (junto al puente Gortaire)	0°18'39,6"S	78°21'43,19"W	9965556,0000000	793571,0000000
Quito	Pleistoceno	Quebrada Tanda, Guayllabamba	0°0'10,8"N	78°19'40,8"W	9999625,0000000	797329,0000000
Riobamba, Punín	Pleistoceno	Quebrada de Guanlur	1°45'53,99"S	78°39'21,6"W	760778,6986360	9804749,4819300
Quito	Pleistoceno	Llano chico	0°7'39"S	78°25'38"W	786406,7101620	9985948,4221400
La Libertad	Pleistoceno	La Carolina (orilla del mar)	2°13'20,16"S	80°55'6,19"W	509117,7352460	9754400,7485700
Quito	Pleistoceno	Río "San Pedro"-Conocoto	0°17'34,79"S	78°28'37,2"W	780834,4660270	9967583,0583500
Quito	Pleistoceno	Calderón	0°5'34,8"S	78°25'40,79"W	786291,5110000	9989765,8370000
Salcedo	Pleistoceno	Cusubamba	1°4'12"S	78°42'0"W	9881599,9400000	755948,9200000
Quito	Pleistoceno	El Batán	0°10'40"S	78°29'10"W	781727,8533160	9980416,9487700
Riobamba, Punín	Pleistoceno	Quebrada El Colegio	1°45'53,99"S	78°28'37,2"W	760778,6986360	9804749,4819300
Riobamba \ Licto	Pleistoceno	Quebrada Chalán	1°46'10"S	78°38'37"W	760778,6986360	9804749,4819300
Latacunga	Pleistoceno	Latacunga	0°55'58,8"S	78°37'12"W	764876,1919880	9896785,7570100
Quito	Pleistoceno	Quebrada Callihuaico, Alangasí-La Merced	0°18'0"S	78°24'43,2"W	9966738,0000000	788042,0000000
Quito	Pleistoceno	Puente Gortaire. La Merced	0°18'45,78"S	78°22'5,51"W	792975,1364030	9965477,9593000
Ambato	Pleistoceno	Calhua (20 km.N. de Ambato)	1°7'26,4"S	78°35'24"W	768200,9745700	9875653,3711800
Quito	Pleistoceno	San Antonio de Monteserrín-Oeste de Quito	0°9'24,38"S	78°27'44,69"W	782507,8414850	9982740,2677500
La Libertad	Pleistoceno	La Libertad	2°13'4,79"S	80°53'41,99"W	511675,1827360	9754842,7143500
	Pleistoceno	Engabao de Chanduy	2°24'21,6"S	80°40'40,79"W	9734006,7400000	535788,1500000

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

Quito	Pleistoceno	Proximidades de Llano Chico	0°9'24,38"S	78°27'44,69"W	782507,8414850	9982740,2677500
Quito	Pleistoceno	Quebrada de Oton	0°1'33,59"W	78°15'28,79"S	805233,2373080	9997122,9025300
	Pleistoceno	El Corralito	2°13'36,41"S	80°51'33,92"W	515678,0252360	9753958,1253700
Riobamba, Punín	Pleistoceno	Quebrada Mañatul	1°45'53,99"S	78°39'21,6"W	784735,9680520	9986612,4343300
	Pleistoceno	Isla Puna	2°55'48"S	80°15'32,4"W	582318,0300000	9676008,4500000
Quito	Pleistoceno	Quebrada Los Milagros, LLano Chico	0°7'15,59"S	78°26'31,19"W	784735,9680520	9986612,4343300
Quito	Pleistoceno	Carapungo=Calderón	0°15'24,72"S	78°32'24,21"W	773818,3989970	9971678,0299900
Quito	Pleistoceno	Quebrada La Tola, Tumbaco(cerca del puente colgante)	0°13'6,41"S	78°22'9,35"W	792865,9553810	9975878,8509800
Quito	Pleistoceno	San Vicente-Checa	0°7'48"S	78°18'32,39"W	799551,0507570	9985615,1241000
Riobamba, Punín	Pleistoceno	Punin	1°45'53,9S	78°39'21,6W	760778,6986360	9804749,4819300
Quito	Pleistoceno	Peña del Colegio 24 de mayo	0°10'33,9"S	78°28'25,40"W	781282,3337540	9980527,6479300
Quito	Pleistoceno	Quebrada Basarumi, norte de Alangasí	0°18'25,19"S	78°24'39,6"W	788185,5146350	9966032,3673500
Cayambe	Pleistoceno	Cangahua	0°3'32,4"S	78°0'8,39"W	815148,3777290	9993470,7049200
	Pleistoceno	Pulura (Flores)	1°48'53,9"S	78°38'34,8"W	762218,7032190	9799216,3940000
Riobamba, Punín	Pleistoceno	Pacchahuaico	1°45'53,99"S	78°28'37,2"W	760778,6986360	9804749,4819300
Quito	Pleistoceno	Quebrada Michica, Alangasí	0°18'25,19"S	78°24'39,6"W	787778,2305850	9660321,1058500
Quito	Pleistoceno	Quebrada Santa Ana, La Merced	0°17'45,59"S	78°23'56,4"W	789522,4659730	9967249,1358500
Quito	Pleistoceno	Ilaló	0°14'52,79"S	78°24'43,2"W	9972547,1100000	787988,5700000
Quito	Pleistoceno	Guápulo	0°12'1,29"S	78°28'35,81W	780947,7996260	9977872,3784700
Quito	Pleistoceno	La Floresta (camino a Guápulo)	0°12'43,31"S	78°28'52,03"W	780390,6753410	9976544,8118300
Quito	Pleistoceno	Quebrada de Calderón	0°5'58"S	78°24'50"W	787966,4232900	9989046,2864500
Riobamba \ Licto	Pleistoceno	Chalan	1°46'10"S	78°38'37"W	763228,3754520	9805299,5091300
Quito	Pleistoceno	Tababela	0°11'5,99"S	78°20'31,19"W	795874,1784930	9979529,7692500
Pujilí	Pleistoceno	La Victoria			754221	9898211
Quito	Pleistoceno / Fm. Cangagua	Catequilla, San Antonio de Pichincha	0°0'29,60"S	78°26'42,45"W	784402,4371300	9999114,8737800
Pedernales	Pleistoceno Inferior / Fm. Borbon	Playa Pedernales				
Ambato	Pleistoceno Medio	Ambato	1°16'58,79"S	78°37'47,9"W	763710,4900000	9858062,5000000
Quito	Pleistoceno Medio	Río Chiche	0°12'28,79"S	78°22'12"W	9976969,9000000	792747,5200000
Quito	Pleistoceno Superior	Basarumi Sur-Alangasí	0°18'32"S	78°24'37"W	788296,8756530	9965921,6965000
Montúfar	Pleistoceno Superior	H. Tesalia-N.de la Paz	0°32'37"N	77°51'10"W	850455,4817400	10060109,1432000
Montúfar	Pleistoceno Superior	Los Socabones	0°31'22,8"N	77°51'35,99"W	849565,1009160	10057894,7305000
La Paz	Pleistoceno Superior	Quesaca-O de La Paz	0°32'21"N	77°52'39"W	847669,7618290	10059664,9144000
Bolivar	Pleistoceno Superior	Quebrada Pistud	0°31'56,40"N	77°53'44,10"W	845664,3121470	9941110,9682200
Guamote	Pleistoceno Superior	Guamote 8 Km. N.E. de	1°55'58,8"S	78°42'28,79"W	9786134,9800000	754881,4800000
Quito	Pleistoceno Superior	Quebrada Barrotieta, La Merced	0°18'43,19"S	78°22'4,79"W	9965453,0000000	792950,0000000
Quito	Pleistoceno Superior	Quebrada Santa Rosa - Caraburo	0°5'59,67"S	78°22'0,20"W	815148,0759030	9989044,0641300
Quito	Pleistoceno Superior	Caraburo	0°5'58,67"S	78°22'0,20"W	815148,0759030	9989044,0641300
Quito	Pleistoceno Superior	Río Guayllabamba - Caraburo	0°5'58,67"S	78°22'0,20"W	815101,7381610	9890440,5594900

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

San Vicente	Pleistoceno Superior	Río Briceño	0°29'13'' S	80°21'43.5' W		
Quito	Pleistoceno Superior	La Cocha-La Merced	0°18'57,6"S	78°24'7,2"W	9964953,0000000	789154,0000000
Quito	Pleistoceno Superior	La Magdalena	0°14'27,59"S	78°31'26,4"W	9973237,6700000	775592,7700000
Quito	Pleistoceno Superior	Hacienda Santa Ana, La Merced	0°17'1"S	78°23'20"	790748,0820400	9968687,2430800
Salcedo	Pleistoceno Superior	Río California, Cuzubamba	1°3'46,79"S	78°41'9,6"W	757480,0000000	757480,0000000
Riobamba, Punín	Pleistoceno Superior / Fm. Cangagua	Quebrada Grande	1°45'53,99"S	78°39'21"W	760778,6986360	9804749,4819300
Quito	Pleistoceno Superior / Fm. Cangagua	La Merced	0°17'45,59"S	78°23'56,4"W	780390,6753410	9976544,8118300
Quito	Pleistoceno Superior / Fm. Cangagua	La Ronda	0°13'28,33"S	78°30'51,55"W	747216,9997440	9676230,6336300
Pedro Moncayo	Pleistoceno Superior / Fm. Cangagua	Malchinguí, cerro "El Campanario"	0°3'25,19"S	78°20'24"W	796098,3583890	10006307,0542000
Quito	Pleistoceno Superior / Fm. Cangagua	Tanda, Guayllabamba	0°0'7,2"S	78°20'27,59"W	795874,1784930	9979529,7692500
Punín	Pleistoceno Superior / Fm. Cangagua	Quebrada Punín / Quebrada Colorada	1°45'25,19"	78°38'41,9"W	761909,0000000	9805548,0000000
Quito	Pleistoceno Superior / Fm. Cangagua	La Armenia / Conocoto	0°16'13,83"S	78°28'10,25W	781726,0791190	9970127,5479500
Quito	Pleistoceno Superior / Fm. Cangagua	Ilalo, la Merced	0°17'05"S	78°23'31"W	31503.2	209691.3
Santa Elena	Pleistoceno Superior / Fm. Tablazo	Atahualpa Quebrada Tiburon	2°0'0,0"S	80°45'4,86"W	9744287	527646

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

ANEXO 4. Lista de medidas anatómicas tomadas en los ejemplares estudiados

CRÁNEO
Largo total, desde la extremidad posterior del cóndilo occipital hasta el borde anterior del Premaxilar
Largo cóndilo-maxilar desde el mismo punto, hasta el borda anterior del maxilar
Largo del rostro, desde el borde anterior de la órbita, hasta el extremo del maxilar
Largo del paladar, desde el borde anterior del maxilar, hasta la cima de la escotadura post-palatina (LP)
ancho máximo del nasal, sin la protuberancia maxilar
longitud de la hilera dental superior (LUDR)
Distancia entre los bordes alveolares externos del primer par de dientes.
Ancho del paladar, entre los bordes alveolares internos del primer par de dientes (WM1)
Ancho del paladar, entre los bordes alveolares internos del segundo par de dientes (WM2)
Ancho del paladar, entre los bordes alveolares internos del tercer par de dientes (WM3)
Ancho del paladar, entre los bordes alveolares internos del cuarto par de dientes (WM4)
Ancho del paladar, entre los bordes alveolares internos del quinto par de dientes (WM5)
Distancia mínima entre el último diente y la cima de la escotadura post-palatina
Diámetro de la constricción del nasal delante de la apófisis zigomática del maxilar
Diámetro bi zigomático (WZA)
Diámetro mínimo de la constricción post-orbitaria del frontal
Diámetro bi mastoidea
Diámetro mínimo de la constricción pre mastoideo
Diámetro transversal bi condilar externa
Diámetro transversal del Foramen Magnum
Altura vertical del cráneo, desde le plan del Basioccipital hasta la unión
Altura vertical del cráneo desde el plan del paladar, hasta la parte anterior del nasal
Largo de las series dentarias superiores y sus alveolos (-s-)
Largo de las series dentarias superiores y sus alveolos (-d-)
Largo del espacio ocupado por los cuatro últimos dientes y sus alveolos (-s-)
Largo del espacio ocupado por los cuatro últimos dientes y sus alveolos (-d-)
MANDÍBULA
longitud desde el cóndilo hasta la sínfisis
longitud de la rama horizontal de la mandíbula (LHR) (Pitana)
longitud de la serie dentaria sobre los alveolos (LLDR)
longitud de la parte pre dentaria
ancho del borde incisivo
longitud de la sínfisis
alturas medidas perpendicularmente al plano formado por los bordes alveolares sobre el lóbulo posterior de m4
alturas medidas perpendicularmente al plano formado por los bordes alveolares entre m2 y m3
alturas medidas perpendicularmente al plano formado por los bordes alveolares sobre m1
longitud de la mandíbula desde m2 a m4 (Lm2-4)
altura de la rama horizontal de la mandíbula entre m1 y m2 (Hm1-2)
altura de la rama horizontal de la mandíbula entre m2 y m3 (Hm2-3)
altura de la rama horizontal de la mandíbula entre m3 y m4 (Hm3-4)
HÚMERO
longitud total (C)

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

longitud desde el troquinter hasta el cóndilo radial
longitud desde la cabeza articular hasta la garganta de la articulación distal
ancho proximal, del troquinter al troquin (DLMP)
distancia del troquinter a la extremidad de la protuberancia deltoide
ancho máximo distal del epicóndilo a la epitroclea (DLMD)
ancho de la articulación distal (DLMT)
diámetro latero medial de la diáfisis (DLMCR)
diámetro antero posterior de la diáfisis (DAPCR)
diámetro antero posterior del capitulum (DAPCA)
diámetro antero posterior de la faceta ulnar (DAPUL)
RADIO
longitud máxima (oblicua) desde el borde cubital de la cúpula proximal a la extremidad del proceso styloides (C)
anchura proximal máxima (DLMP)
espesor proximal perpendicular (DAPP)
anchura distal máxima (DLMD)
espesor distal máximo (DAPD)
FÉMUR
longitud total, desde la cabeza articular al cóndilo interno (C)
longitud desde el gran trocánter al cóndilo externo
diámetro de la cabeza (DC)
ancho proximal
ancho mínimo de la diáfisis (DLMCR)
anchura distal sobre los epicóndilos
anchura de la superficie articular distal (DLMD)
diámetro latero medial de la tróclea femoral (DLMTF)
diámetro latero medial del cóndilo medial (DLMCM)
altura del cóndilo medial (ACM)
diámetro latero medial del cóndilo lateral (DLMCL)
altura del cóndilo lateral (ACL)
diámetro latero medial de la fosa intercondilar (DLMFI)
TIBIA
longitud total (C)
diámetro latero medial de la extremidad proximal (DLMP)
diámetro anteroposterior de la faceta para el cóndilo femoral medial (DAPCM)
diámetro anteroposterior de la faceta para el cóndilo femoral lateral (DAPCL)
diámetro latero medial de la faceta para el cóndilo femoral medial (DLMCM)
diámetro latero medial de la faceta para el cóndilo femoral lateral (DLMCL)
diámetro antero posterior del cuerpo (DAPCR)
diámetro latero medial del cuerpo (DALCR)
diámetro antero posterior de la extremidad distal (DAPD)
diámetro latero medial de la extremidad distal; sin la faceta fibular (DLMD)
ASTRÁGALO
altura (dorsoplanar) máxima (incluido proceso odontoides) (AM)
longitud dorsoplanar, hasta la faceta discoide (ADP)
diámetro anteroposterior máximo (medio tomada en la faceta lateral incluido la faceta para el navicular (DAPM)
diámetro latero medial de la faceta discoide (DLMFD)
diámetro anteroposterior de la faceta discoide (DAPFD)
diámetro latero medial de la faceta para el navicular (DLMFN)
altura de la faceta para el navicular (AFN)
diámetro antero posterior de la faceta fibular (DAPFF)

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

longitud dorsoplanar de la faceta fibular (AFF)
diámetro latero medial de la faceta para el cuboide (DLMFC)
altura (dorsoplanar) de la faceta para el cuboide (AFC)

ANEXO 5. Taxones y material utilizado para las comparaciones. Los números de colección se refieren a materiales consultados en colecciones. Las citas bibliográficas en la columna de la derecha son fuentes de descripciones.

Familia	Taxon	Material usado para comparaciones, origen geográfico, edad y referencias asociadas
Mylodontidae	<i>Bolivartherium urumaquensis</i> Linares, 2004	MCN-170-7 type, Venezuela, late Miocene, Carlini et al. (2006)
Mylodontidae	<i>Brievabradys laventensis</i> Villarroel, 2000	LV-4-12 type, Colombia, middle Miocene, Villarroel (2000)
Mylodontidae	<i>Glossotheridium chapadmalense</i> Kraglievich, 1925	MACN 8675 type, Argentina, late Pliocene, Kraglievich (1925)
Mylodontidae	<i>Glossotherium tropicorum</i> Hoffstetter, 1952	EPNV-759, Ecuador, late Pleistocene, Hoffstetter (1952)
Mylodontidae	<i>Glossotheriopsis pascuali</i> Scillato-Yané, 1976	MLP 76-VIII-30-1 type, Argentina, middle Miocene, Scillato-Yané (1976)
Mylodontidae	<i>Kiyumylodon lecuonai</i> Rinderknecht, Perea and McDonald, 2007	FCDPV 1829 type; Uruguay, late Miocene, Rinderknecht et al. (2007, 2010)
Mylodontidae	<i>Lestobradys sprechmanni</i> Rinderknecht, Bostelmann, Perea and Lecuona, 2010	FCDPV 1826b, Uruguay, late Miocene, Rinderknecht et al. (2010)
Mylodontidae	<i>Megabradys darwini</i> Scillato-Yané, 1981	MLP 3-733 type, Argentina, late Miocene, Brandoni (2013)
Mylodontidae	<i>Oreomylodon wegneri</i> Spillmann, 1931	EPNV-1498, EPNV-5786, MECN489, Ecuador, late Pleistocene, Hoffstetter (1952)
Mylodontidae	<i>Pleurolestodon acutidens</i> Rovereto, 1914	FMNH P14495, Argentina, late Miocene, Rovereto (1914)
Mylodontidae	<i>Pseudopreotherium confusum</i> Hirschfeld, 1985	UCMP 38006, Colombia, middle Miocene, Hirschfeld (1985)

Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

Mylodontinae	<i>Promylodon paranensis</i> Ameghino, 1883	MACN Pv 4968, Argentina, late Miocene, Brandoni (2013)
Mylodontidae	<i>Ranculus scalabrinianus</i> Ameghino, 1891	MACN Pv 8881, Argentina, late Miocene, Brandoni (2013)
Mylodontidae	<i>Simomylon uccasamamensis</i> Saint-André, Pujos, Cartelle, De Iuliis, Gaudin, McDonald and Mamani Quispe, 2010	MNHN-Bol V 3726, Bolivia, latest Miocene–Pliocene, Boscaini et al. (2019)
Mylodontidae	<i>Sphenotherus zavaletianus</i> Ameghino, 1891	MACN 802 type, Argentina, late Miocene, Esteban (1999)
Mylodontidae	<i>Thinobadistes segnis</i> Hay, 1919	UF 21509, EEUU, late Miocene, Webb (1989)



Xenarthra Pilosa del Neógeno del Ecuador

ANEXO 6

Artículo publicado: Comparative skull osteology of *Oremylodon wegneri* (Xenarthra, Mylodontinae): defining the taxonomic status of the Ecuadorian endemic mylodontid. *Journal of Vertebrate Paleontology*.

<https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/02724634.2019.1674860>

COMPARATIVE SKULL OSTEOLOGY OF *OREOMYLODON WEGNERI* (XENARTHRA, MYLODONTINAE): DEFINING THE TAXONOMIC STATUS OF THE ECUADORIAN ENDEMIC MYLODONTID

JOSÉ LUIS ROMÁN-CARRIÓN ^{1,2} and LUCIANO BRAMBILLA ^{*3,4,5}

¹Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Escuela Politécnica Nacional (Quito, Ecuador), Casilla 17-01-2759, Ecuador, joseluis.roman@epn.edu.ec; smilotun@yahoo.com;

²Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas (UCM) C/ Jose Antonio Novais 2, E-28040, Madrid;

³Facultad de Ciencias Bioquímicas y Farmacéuticas, Universidad Nacional de Rosario, Suipacha 531, S2002LRK Rosario, Argentina, lbrambilla@fbioyf.unr.edu.ar;

⁴Consejo de Investigaciones de la Universidad Nacional de Rosario (CIUNR), Rosario, Argentina;

⁵Centro de Estudios Interdisciplinarios de la Universidad Nacional de Rosario (CEI-UNR), Maipú 1065, S2000CGK, Rosario, Argentina

ABSTRACT—The diversity reached by the mylodontids during the Pleistocene has been underestimated in the past. *Oreomyodon wegneri*, the endemic mylodontid of Ecuador, has been considered both a species of *Glossotherium* and a synonym of *Glossotherium robustum*. In this work, we provide a detailed description of abundant *O. wegneri* material and compare it with material of *G. robustum* from Argentina and other mylodontids. The study presented here shows that *O. wegneri* was a mylodontid with a singular cranial morphology, especially in the palate and nasal region and is possibly closer evolutionarily to *Paramyodon harlani* than to the more southern *G. robustum*.

Citation for this article: Román-Carrión, J. L., and L. Brambilla. 2019. Comparative skull osteology of *Oreomyodon wegneri* (Xenarthra, Mylodontinae): defining the taxonomic status of the Ecuadorian endemic mylodontid. *Journal of Vertebrate Paleontology*. DOI: 10.1080/02724634.2019.1674860.

INTRODUCTION

The Xenarthra are a group of placental mammals of South American origin that presents special evolutionary characteristics (Hoffstetter, 1982; Pascual et al., 1985). The Xenarthra fossil record dates to the Paleocene (Delsuc et al., 2001); however, the actual diversity of fossil taxa is very poorly known for sloths, armadillos, and anteaters.

The Xenarthra-Folivora are grouped in six families: Bradypodidae, Megatheriidae, Megalonychidae, Nothrotheriidae, Mylodontidae, and Orophodontidae (Scillato-Yané, 1977; Gaudin, 2004), but other authors have considered only Megalonychidae, Mylodontidae, Nothrotheriidae, Megatheriidae, and Bradypodidae as valid families (McDonald and De Iuliis, 2008; Slater et al., 2016).

Mylodontidae is the most common and diverse family within the Folivora, with records from late Oligocene to late Pleistocene. Some authors recognize four subfamilies, Mylodontinae, Lestodontinae, Urumacotheriinae, and Scelidotheriinae, whereas others also recognize Nematheriinae and Octomylodontinae (Rinderknecht et al., 2010).

The first remains of Ecuadorian mylodonts were reported by M. Wagner (1860) in the highlands of Sisgun, Chimborazo Province, and were assigned to *Callistrophus priscus* Branco, 1883. Later, Clavery (1925) reported the discovery of a *Myodon* skeleton in the Cangagua Formation of Cotacollao, north of Quito. Franz Spillmann in 1931 created the species *Myodon wegneri* and the subspecies *Myodon robustus punini* based on fossil material collected in ‘Quebrada de Chalán’ (Fig. 1), next to Riobamba-Chimborazo

(Hoffstetter, 1952). Spillmann also reported the presence of many mylodont remains in the eastern valleys of Quito and from the Santa Elena peninsula on the coast (Spillmann, 1931).

In 1952, Hoffstetter transferred *Myodon wegneri* to *Glossotherium wegneri*, and to the subgenus *Oreomyodon*, which he had established in 1949. Hoffstetter clarified that both Branco’s and Clavery’s animals belong to *Glossotherium* and that both *Myodon wegneri* and *Myodon robustus punini* were poorly described by Spillmann because the first was described from juvenile specimens and the latter from adult material of mylodontids similar to *Glossotherium*. Hoffstetter (1952) noted that all other remains collected by him in the inter-Andean valleys were found only in late Pleistocene strata (Cangagua Formation).

More recently, Dechaseaux (1971) raised Hoffstetter’s (1949) subgenus, *Oreomyodon*, to genus status without further justification. The generic status of *Oreomyodon* was followed by Esteban (1996), McDonald (2005), and De Iuliis et al. (2017), but these studies also lack a formal analysis of the genus. Dechaseaux (1971) also recognized that the North American mylodontids should not be included in the genus *Glossotherium*, which was recently supported by McAfee (2009), Ficarelli et al. (1997, 2003) and Coltorti et al. (1998) assign to the species *G. wegneri* the fossils of mylodontids found in Cangaguas associated with *Haplomastodon waringi* (= *Notimastodon platensis*), *Mazama*, and *Smilodon*.

In 2009, McAfee synonymized *Glossotherium robustum* Owen, 1842, and *G. wegneri* Spillmann, 1931, but recent studies such as Montellano and Román-Carrión (2011) reevaluated the neotype of *O. wegneri* in the paleontology collection of the Colección de Paleontología along with new specimens of *G. wegneri* found in the historic center of Quito and the valley of Chillós (Román-Carrión 2012a, 2012b). The need for an in-depth revision of that synonymy and validation of the genus was recognized.

*Corresponding author.

Both authors contributed equally to this manuscript