



Estado del arte de las bolas de cría de escarabajos peloteros del Pleistoceno de los Andes ecuatorianos (*Coprinisphaera*)

José Luis Román Carrión Escuela Politécnica Nacional, Quito, Ecuador joseluis.roman@epn.edu.ec

STRATA, 01-06/ 2024, vol. 2, nro. 1, e15 https://doi.org/10.5281/zenodo.12208381 Periodicidad: semestral - continua



Resumen

Este trabajo presenta el estado del arte de las bolas de cría fósiles usuales en la Formación Cangagua (o Cangahua), comúnmente conocidas como "bolas de cangagua", reconocidas como fósil guía del Pleistoceno superior de los Andes ecuatorianos. En el país existen dos especies: *Coprinisphaera murguiai* (Roselli, 1939), sinónimo de *Coprinisphaera ecuadoriensis* (Sauer, 1955), y en 2013 se describió una nueva icnoespecie, *Coprinisphaera kitu*, representada por una cámara esférica a subesférica con una pared discreta y una corona compuesta por una estructura semiesférica en un polo. Ambas icnoespecies, *C. kitu* y *C. murguiai*, pueden constituir dos estadios (bolas cerradas y emergidas, respectivamente) de una única morfología original (*C. kitu*). El escarabajo productor de *C. kitu* sería el fósil Phanaeini *Phanaeus violetae*. Teniendo en cuenta el registro fósil de vertebrados de la Formación Cangagua, perezosos terrestres, mastodontes y caballos podrían haber sido los proveedores de estiércol. Además, los registros de fitolitos extraídos de los rellenos de las esferas revelaron que las Poaceae estaban incluidas mayoritariamente en la dieta de los herbívoros que producían este estiércol. Dentro del valle de Quito se ha logrado establecer un primer modelo de distribución geográfica de bolas *in situ* y con señal de arrastre, que a su vez concuerda con los depósitos de cangagua eólica y cangagua lacustre, respectivamente.

Palabras clave: Andes, Formación Cangagua, escarabajo pelotero, icnofósil, Pleistoceno.

Abstract

State of the art of the Pleistocene dung beetle brood balls of the Ecuadorian Andes (Coprinisphaera)

State of the art of fossil brood balls common in the Cangagua Formation (or Cangahua) commonly known as "cangagua's ball", are recognized as a guide fossil from the Upper Pleistocene of the Ecuadorian Andes. There are two species in Ecuador: Coprinisphaera ecuadoriensis (Sauer, 1955) which is synonymous with Coprinisphaera murguiai (Roselli, 1939). In 2013 a new ichnospecies was described: Coprinisphaera kitu, it is represented by a spherical to subspherical chamber having a discrete wall, with a crown composed of a hemispherical structure at one pole. Both ichnospecies: C. kitu and C. murguiai may represent two stages (closed and emerged balls, respectively) of a single original morphology (C. kitu). The C. kitu-producing beetle would be the fossil Phanaeini, Phanaeus violetae. Considering the vertebrate fossil record of the Cangagua Formation, ground sloths, mastodons and horses could have been the dung providers, and phytolith records extracted from the sphere fills revealed that Poaceae were mostly included in the diet of the dung-producing herbivores. Within the Quito valley we have been able to establish a first model of geo-graphic distribution of "in situ" and drag-signal balls, which in turn agrees with the deposits of aeolian and lacustrine cangagua, respectively.

Keywords: Andes, Cangagua Formation, dung beetle, ichnofossil, Pleistocene.

1. Introducción

Las bolas de cría fósiles de escarabajos peloteros, descritas por primera vez en Argentina y más tarde en Ecuador, representan las trazas fósiles más abundantes en los paleosuelos de Sudamérica. Se han registrado también en Uruguay y Chile desde el Eoceno hasta el Pleistoceno (Genise, 2004; Sánchez, 2009; Sánchez et al., 2010, 2013; Zunino, 2013), además de un caso dudoso en Brasil (Cantil, 2016). Particularmente en el Ecuador, son conocidas en el norte del callejón interandino como "bolas de cangagua", están incluidas en el icnogénero *Coprinisphaera* y son consideradas como un "fósil guía" del tercer interglacial (Sauer, 1950, 1955, 1956; Hoffstetter, 1952), teniendo además una icnofacies dedicada a ellos (Genise et al., 2000).

A lo largo de las últimas décadas, investigadores nacionales y extranjeros han publicado trabajos que han aportado al conocimiento y registro de localidades y nuevas formas taxonómicas, sin embargo, aún queda mucho trabajo por hacer, puesto que las zonas mejor estudiadas son la cuenca del Guayllabamba (provincia de Pichincha) y el sitio Quebrada Chalán (provincia de Chimborazo). Por su parte, la colección de paleontología de la Escuela Politécnica Nacional (EPN) alberga una importante subcolección de Icnología, con ejemplares recogidos a lo largo de décadas, muchos de ellos sin datos de recolección. Esta incluye los posibles ejemplares "Tipo" descritos por W. Sauer y otros ejemplares donados. En los últimos años, se ha venido realizando un esfuerzo por registrar los afloramientos de Coprinisphaera para determinar un posible patrón y su significado geológico.

El objetivo de este trabajo es repasar el estado actual del conocimiento del icnofósil más común en el Pleistoceno ecuatoriano, su taxonomía, bioestratigrafía y paleoambientes relacionados. Además, suma los datos biogeográficos obtenidos en los diferentes trabajos publicados (incluyendo tesis de pregrado) y en los ejemplares de la colección icnológica de la EPN. Con esto, se espera despertar el interés de nuevos estudios en el resto del país.

2. Materiales y métodos

La información aquí presentada corresponde a una revisión de los trabajos más relevantes publicados en los últimos 100 años, donde se registra la presencia de las bolas de cangagua. Se ha realizado una exhaustiva revisión de antigua bibliografía, notas de campo, además de los avistamientos y comunicaciones personales de colegas y amigos que han aportado para determinar su bioestratigrafía. También se repasa la actualización taxonómica de acuerdo a las propuestas más modernas. Solo se han tomado en cuenta las tesis de pregrado que presentan datos de colección claros, con descripciones y fotografías que permiten aportar a la taxonomía y distribución geográfica de los grupos.

Por otro lado, cada ejemplar depositado en la colección de la EPN ha pasado por una fase de limpieza y restauración, además de ser medido y etiquetado. Algunos especímenes completos fueron cortados en secciones longitudinales, que abarcaban el orificio mediano o la corona, para medir y observar los caracteres internos, importantes para determinar si se ubican como *in situ* o rodados. Los ejemplares han sido georreferenciados con

Figura 1 Cangagua eólica con nivel de bolas

el programa *ArcView* 3.2 y, en el caso de los que carecían de datos de colección, se georreferenció la localidad más cercana con ayuda de *Google Earth Pro*.

3. Resultados y discusión

3.1. Línea de tiempo en el estudio de las bolas de cangagua

Las menciones iniciales de las "bolas de cangagua" en el país las realizaron Estrada (1941) y Bruet (1950), pero la primera descripción detallada de este icnofósil del Pleistoceno ecuatoriano la realizó el Dr. Walter Sauer en el año 1955 (figura 1). La descripción del material Tipo dice textualmente:

> Las esferas (bolas) se encuentran irregularmente diseminadas en un horizonte de uno a dos metros de espesor, en medio de la cangagua. Como son algo más resistentes que la cangagua, fácilmente pueden ser sacadas de la masa circundante y muestran formas esféricas muy exactas. Su diámetro exterior escila ente 5 y 8 cm, predomina el de 6 a 7 cm. Las esferas fueron originalmente huecas, con espesor del manto de 8 a 12 mm, según el tamaño de la esfera. La mayoría de las esferas tiene un hueco redondo en el manto de cerca de 2 cm de diámetro (p. 125).

Al principio, sin tener claro su verdadero origen, la bautizó como *Coprinisphaera ecuadoriensis*, mencionando además que el escarabajo constructor debe estar emparentado con el género *Copris*. Más adelante (Sauer, 1956) menciona un posible precursor y se refiere a un escarabajo pelotero de la subfamilia Coprinae, de la familia Scarabaeidae.

La localidad Tipo de las bolas de cangagua está situada en la calle Vargas, en el centro histórico de Quito (figura 1), el primer sitio con relevancia del patrimonio paleontológico de la ciudad, hoy cubierto por el urbanismo.

En la hoya del río Guayllabamba, Vera (1977) observó la presencia de esferas alóctonas en el sector de la Av. Amazonas y Naciones Unidas (cerca del parque



Nota. Calle Vargas, centro de Quito (localidad Tipo). Tomado de Sauer, 1950.

La Carolina y antigua laguna de Iñaquito) y determinó que el origen del material se encontraría en el sector occidental de la cuenca, a la altura de la Av. América. Estableció además un segundo nivel de bolas autóctonas en la Av. 6 de Diciembre e Interoceánica. Al final, Vera y López (1986) sugieren que *C. ecuadoriensis* es un icnofósil común en la cangagua tipo 4 de desarrollo pedogenético, siendo un depósito secundario de las cangaguas tipo 1, 2 y 3 que, por la presencia de material orgánico, presenta un endurecimiento marcado. En síntesis, el período de formación de la cangagua coincide con las glaciaciones en las cordilleras y en condiciones de clima frío, seco y ventoso (Hall y Mothes, 1997).

3.2. Marco geológico común de las localidades portadoras de *Coprinisphaera*

A. Estrada (1941) y más tarde W. Sauer (1950) fueron los primeros en notar la presencia de bolas de cría fósiles de escarabajos peloteros en la Formación Cangagua, una sucesión volcaniclástica cuaternaria con abundantes vertebrados fósiles y ampliamente expuesta en la depresión o valle interandino Neógeno. Esta cuenca intraarco, orientada de norte a sur, está situada en la mitad norte del Ecuador central y en la parte sur de Colombia, entre la cordillera Occidental y la cordillera Real (figura 2). Coincide con la Zona Volcánica Norte, que incluye numerosos estratovolcanes de edad Plioceno-Cuaternario, y se desarrolló desde el Mioceno tardío

Figura 2

Mapa de distribución de la Formación Cangagua en la depresión interandina



Nota. A: Formación Cangagua (área en grises). B: detalle del área de Quito. Principales volcanes (triángulos) y localidades estudiadas (círculos). QCh: Qubrada Chalán. EPN: Escuela Politécnica Nacional. Adaptado de Sánchez et al., 2013.

(Ficcarelli et al., 1992) como una cuenca compresiva de tipo *push-down*, delimitada por fallas inversas (Lavenu, 2006; Sánchez et al., 2013).

Los restos de mamíferos son los mejor conocidos. Esta fauna fósil se compone principalmente de Proboscidea (mastodontes), Pilosa (milodóntidos), Equidae (caballos) y una proporción menor de cérvidos, camélidos, carnívoros, roedores y lagomorfos (Spillman, 1931; Hoffstetter, 1952; Ficcarelli et al., 1992, 1995, 1997; Román y Lara, 2011; Román, 2012a, b; Moreno y Román, 2017; Mothé et al., 2017; Román y Brambilla, 2019; LoCoco et al., 2020; Román y Lara, 2020). Este conjunto de vertebrados fue asignado a la Edad Mamífero Lujanense de Sudamérica (SALMA, por sus siglas en inglés) (Ficcarelli et al., 1992; Coltorti et al., 1998). De acuerdo con su contenido fósil, la datación isotópica indica una edad entre el Pleistoceno medio superior y el Pleistoceno tardío para la Formación Cangagua. Bristow et al. (1980) reportaron una edad mayor a 48,8 ka obtenida de un fragmento de madera, al este del volcán Ilaló. Considerando los microlitos y la datación termoluminiscente, Clapperton y Vera (1986) propusieron una edad de entre 100 y 13 ka para la región de Sangolquí (cerca de Quito). Un rango cronológico entre 260 y 20 ka fue postulado por Hall y Mothes (1997), según un flujo de ceniza fechado en 211 ka en el área del Cotopaxi. Por su parte, Moreno y Román (2017) reportaron una datación de 40 630 a. p. (±410) en esmalte de dentina de équidos de Quebrada Chalán, Chimborazo. Finalmente, en el año 2015, la Dra. Emily Lindsey de la Universidad de California obtuvo edades entre 21 900 y 16 640 a. p. (\pm 110) de muestras de caballos fósiles de Chalán y 19 380 a. p. (\pm 870) de La Ronda, Quito (comunicación personal, 2015).

El espesor de la Formación Cangagua disminuye paulatinamente hacia el sur (Ficcarelli et al., 1997), desde unos 100 m en la provincia de Carchi (Baldock, 1982) hasta 22 m en la de Chimborazo. Más localmente, el espesor es variable porque la Formación constituve el relleno de una topografía irregular que cubre una discordancia erosiva regional. En la región de Sangolquí-Quito-Guayllabamba cubre depósitos volcaniclásticos y conglomerados de la Formación Chiche del Pleistoceno (Clapperton y Vera, 1986). En las ciudades de Ambato-Latacunga (100 km al sur de Quito) yace sobre tobas datadas en 1,21 Ma (Barberi et al., 1988), correspondientes a la Formación Chalupas del Pleistoceno inferior (Lavenu, 2006). Finalmente, en la región de Alausí-Riobamba cubre conglomerados y piroclásticos de la Formación Palmira del Pleistoceno. El tope de la Formación Cangagua está generalmente erosionada y cubierta por depósitos o suelos recientes (Sánchez et al., 2013). La última fase tectónica comenzó a finales del Pleistoceno y sigue activa en el norte de los Andes ecuatorianos (Tibaldi y Ferrari, 1992).

Sánchez et al. (2013) concluyen que los sedimentos de cangagua se acumularon en un entorno volcaniclástico intermontano situado en los Andes centrales de Ecuador, a una altura de 2500-2900 m s. n. m. y bajo condiciones sinérgicas fluctuantes. De forma puntual, se depositaron en los alrededores de la laguna de origen glacial que durante el Pleistoceno superior se ubicaba en lo que hoy es el sector centro y norte de Quito, siendo arrastrados después a su interior por procesos erosivos.

Finalmente, en el trabajo de Pillajo y Zapata (2023), se realiza una exhaustiva observación de la forma de depósito de las tres principales unidades de cangagua portadoras de fósiles de megafauna en la localidad de Quebrada Chalán, utilizando para ello los criterios de depositación de las bolas de este estudio.

3.3. Sistemática icnológica

La historia taxonómica de este grupo fue detallada en el trabajo de Sánchez y colaboradores en 2013. En este mismo aporte, otros trabajos de campo y la revisión de las colecciones icnológicas locales revelaron la presencia de una nueva morfología de bola de cría que constituye una nueva icnoespecie: *Coprinisphaera kitu* (Sánchez et al., 2013).

Icnofamilia Coprinisphaeridae Icnogénero *Coprinisphaera* (Sauer, 1955)

Diagnóstico: cámaras esféricas, subesféricas, en forma de pera y biesféricas con una pared discreta, que puede estar completamente perforada por un agujero de tamaño medio (aprox. ¼ de su diámetro) o pueden presentar una cámara secundaria más pequeña conectada con la principal por un estrecho pasaje. Las cavidades internas contienen en su mayoría rellenos pasivos o, en algunos casos, están vacías. Las cámaras se encuentran aisladas, en contacto con la matriz rocosa o rodeadas por una cavidad (Sánchez et al., 2013).

Coprinisphaera murguiai (Roselli, 1939; Sánchez et al., 2013) (= *C. ecuadoriensis*, Sauer, 1955)

Coprinisphaera ecuadoriensis (Bellosi et al., 2010; Sánchez et al., 2010; Román-Carrión, 2010; Bellosi et al., 2012)

Diagnóstico: cámaras aisladas de esféricas a subesféricas que presentan una pared discreta (figura 3). En uno de sus polos, la pared está completamente perforada por un orificio de tamaño medio (aprox. ¼ de su diámetro) que muestra contorno cilíndrico en sección longitudinal. No hay restos de una cámara secundaria ni de estructuras adicionales alrededor del agujero. El relleno pasivo es la norma (Sánchez et al., 2013).

En 1955, Sauer creó *Coprinisphaera ecuadoriensis* para incluir un número indeterminado de especímenes de bolas de cría fósiles de escarabajos peloteros de la Formación Cangagua de Ecuador. Él no designó ningún holotipo y ningún espécimen fue etiquetado como tal

Figura 3 Coprinisphaera murguiai (= C. ecuadoriensis)



Nota. A: lectotipo MEPNIcn-002 (Tomado de Sánchez et al., 2013). B: fotografía del ejemplar Tipo (Tomado de Sauer, 1955). C: ejemplar MEPNIcn-186.

en la colección. En su trabajo (2013), Sánchez y colaboradores designaron lectotipo de *C. ecuadoriensis* a un espécimen de un lote antiguo que muestra caracteres diagnósticos (figura 3A), que se parece al espécimen ilustrado por Sauer (figura 3B, EPN-Icn 002). Los paralectotipos, algunos de los cuales carecen de caracteres diagnósticos de esta icnoespecie, son quince (Sánchez et al., 2013, EPN-Icn 007-021, 182). *C. murguiai* (Roselli, 1939) y *C. ecuadoriensis* (Sauer, 1955) comparten todos los caracteres diagnósticos. En consecuencia, *C. ecuadoriensis* se convirtió en sinónimo subjetivo de *C. murguiai*, que sigue siendo la icnoespecie tipo del icnogénero.

Coprinisphaera kitu (Sánchez et al., 2013)

Icnofósil descrito en 2013 con materiales registrados dentro del casco urbano de Quito (figura 4), en especial en su centro histórico y los hallados de forma casual en la construcción de un edificio del campus de la EPN. Etimológicamente fue dedicada a la cultura Quitu que habitó la capital desde el 500 a. C.

Holotipo: un espécimen (EPN-Icn 003, figura 4G, H) del Pleistoceno de la Formación Cangagua, La Ronda, Quito (Pichincha), conservado en la colección de icnología de la EPN, en la misma ciudad.

Figura 4 Holotipo y paratipos de Coprinisphaera kitu



Nota. Holotipo (G, H) y paratipos (I–L). G, H: MEPNIcn-003, I: MEPNIcn-001, J: MEPNIcn-004, K: MEPNIcn-005, L: MEPNIcn-006. Tomado de Sánchez et al., 2013. Se conserva la ubicación original de la lámina.

Paratipos: cuatro especímenes (figura 4I-L) de la Formación Cangagua del Pleistoceno, campus de la EPN (EPN-Icn 001) y La Ronda (EPN-Icn 004-006), Quito (Pichincha), alojados en la colección de icnología de la EPN, en la misma ciudad.

Diagnóstico: cámaras aisladas de esféricas a subesféricas que tienen una pared discreta y, por lo común, una superficie plana en un polo. El opuesto presenta una estructura semiesférica, cóncava, parcialmente incluida en la pared, rodeada por un reborde externo. El centro de la concavidad puede mostrar un pasaje abierto, algo pequeño, que conecta esta estructura con la cámara principal. Los especímenes con superficie plana en un polo muestran la estructura semiesférica ligeramente desplazada del polo opuesto. El relleno pasivo es la norma.

La corona y la pared de algunos especímenes (figura 4K) están perforadas por agujeros diminutos (aprox. 1 mm de diámetro), interpretados como probables especímenes de *Tombownichnus plenus* (Mikuláš y Genise, 2003; Sánchez et al., 2013).

Coprinisphaera ispp.

Sánchez et al. (2013) consideraron como *Coprinisphaera* ispp. los especímenes que carecen de caracteres diagnósticos para ser incluidos en una icnoespecie definida (figura 5G, H).

De manera especial, Sánchez et al. destacan la presencia de otros icnofósiles en muchos individuos de las especies arriba descritas, es el caso de: 1. Un espécimen completo (EPN-Icn 122, figura 5G) que muestra un agujero excavado en la pared que está conectado a una galería interna en el relleno compatible con Lazaichnus fistulosus, atribuible a lombrices de tierra (Mikuláš y Genise, 2003; Sánchez y Genise, 2009; Sánchez et al., 2013). 2. Un Coprinisphaera parcialmente roto (EPN-Icn 058, figura 5H) conserva en su interior otra traza fósil atribuida a lombrices de tierra, Castrichnus incolumis, que representa una cámara de aestivación (Verde et al., 2007). 3. La mayoría de los Coprinisphaera ispp., tanto completos o fragmentarios, muestran la pared perforada por pequeños orificios de 3 mm a 14 mm compatibles con Tombownichnus plenus (Mikuláš y Genise, 2003), que podrían haber sido realizados por organismos invasores.

Sánchez et al. (2013) mencionan además que en todas las formas de *Coprinisphaera* registraron *Tombownichnus plenus*, *Lazaichnus fistulosus* y *Castrichnus incolumis*, icnofósiles que sugieren la presencia de cleptoparásitos y detritívoros, como moscas, otros escarabajos peloteros y lombrices de tierra, que componen la comunidad de excrementos de esos paleoecosistemas.

3.4. Distribución geográfica de las especies de *Coprinisphaera* y su posible origen

En la cuenca del Guayllabamba

Es la región mejor conocida. Tomando como punto de partida las observaciones de Vera (1977) y las nuestras posteriores en el centro y norte de Quito, se observa en las partes altas de la cuenca que los registros pertenecen a bolas *in situ*, es decir, que muestran ninguna o pocas señales de arrastre o redepositación, con su cámara interna presente o poco alterada. Mientras que en las partes bajas de la cuenca, lo que habría formado la laguna glacial pleistocénica, las bolas registradas presentan huellas de redepositación, esto es, con un relleno diferente al original, con paredes irregulares y sin la cámara interna. Este mismo patrón lo podemos

Figura 5 Variedad de especímenes de Coprinisphaera kitu



Nota. A, B: C. kitu (EPN-Icn 029) mostrando una cámara de pupación en forma de pera conservada en su interior. C, D: dos C. kitu (EPN-Icn 029, 187) que muestran una cámara de pupación seccionada conservada en su interior. E: sección longitudinal de un paratipo de C. kitu (EPN-Icn 004) sin orificios y con la disposición original conservada en el interior. Nótese la textura porosa del relleno, la superficie plana en la base (flecha) y la estructura semiesférica desplazada en el polo opuesto (flecha). F: C. kitu (EPN-Icn 168) mostrando un *Tombownichnus plenus* cerca de la corona (flecha) y un agujero en el centro de la corona probablemente realizado por la larva desde el interior o por invasores. G: C. ispp. (EPN-Icn 122) mostrando Lazaichnus fistulosus. H: detalle de Castrichnus incolumis, una cámara de aestivación de lombrices conservada en el interior del relleno (EPN-Icn 058). Tomado de Sánchez et al., 2013.

corroborar al revisar las hojas geológicas Quito 1:50000, Quito 1:100000, Sangolquí 1:50000, El Quinche 1:50000 y Chaupicruz 1:25000, donde se observa la presencia de "depósitos lagunares de ceniza" (cangagua lacustre) en las partes bajas de la cuenca, atribuidos a la parte superior de la Formación Cangagua y que constituiría

Figura 6 Registros de Coprinisphaera en el área urbana de Quito



Nota. En amarillo: registros *in situ* en cangagua eólica. En gris: registros con señales de arrastre en cangagua lacustre. 1: complejo volcánico Pichincha, 2: volcán Casitagua, 3: centro histórico de Quito, 4: sur de Quito, 5: parque La Carolina, *6*: parque Bicentenario, 7: meseta de Calderón, 8: Llano Chico, 9: Nayón, *10*: parque Metropolitano. *****: cerro Panecillo.

sedimento redepositado con la presencia de bolas igualmente redepositadas. Mientras que alrededor de los depósitos lacustres se ubica la cangagua eólica con registros de bolas *in situ* (figura 6).

Tomando en cuenta la descripción original, asumimos que este mismo patrón presentaron los registros originales de W. Sauer (1955) en la calle Vargas, centro de Quito, cuando menciona: "las esferas fueron originalmente huecas". Es decir, él no observó en su interior ningún tipo de cámara interna. Cabe mencionar además que, en la parte sur de la ciudad, a partir del barrio La Magdalena, los registros de *Coprinisphaera* son escasos hasta llegar a desaparecer por completo, tanto en la cangagua eólica como en la cangagua lacustre. Cabe mencionar que, para la elaboración del presente trabajo, no fue posible tomar en cuenta los informes y registros de la construcción del Metro de Quito. Hay que considerar que detallar la correlación estratigráfica aumentaría de sobremanera el valor científico del tema, algo que podría considerarse para nuevas tesis y que, por supuesto, necesitaría otros trabajos de difusión.

Por otro lado, niveles con abundante *Coprinisphaera* también han sido registrados en los valles orientales de la ciudad de Quito, especialmente alrededor del volcán Ilaló (Alangasí, La Merced, Tumbaco, Cumbayá, río Chiche, Conocoto) y hacia el norte (Guayllabamba, El Quinche, Tababela, Nayón, Llano Chico, Zámbiza, Calderón, San Antonio de Pichincha, Pomasqui) (Noroña, 2021; Chamba, 2022; registros colección icnología EPN).

Otras localidades del callejón interandino

Carchi: los trabajos de Ficcarelli et al. (1992, 1995, 1997) y Coltorti et al. (1998) registraron niveles de bolas en las localidades de quebrada Pistud y San Ga-

Figura 7 Cabeza de Phaneus violetae (Coleoptera: Scarabaeinae)



Nota. Según Zunino, 2013. Fotografía gentileza de Adrián Troya (EPN).

briel, resaltando su importancia en el reconocimiento de los interglaciares. Un ejemplar en la colección de icnología EPN de Alor, cantón Bolívar.

Imbabura: en el trabajo de Sanhueza (2019) se reporta presencia de estratos de cangagua superficial con presencia de bolas en los alrededores de San Pablo y en la colección EPN ejemplares del Río Mira.

Cotopaxi: en la colección de icnología de la EPN, encontramos localidades al nororiente de la ciudad de Latacunga y de Pujilí.

Tungurahua: los trabajos de Lozada (2019) y Sanhueza (2019) reportan *Coprinisphaera* cerca de Píllaro con un destacado registro de palinomorfos del interior de las esferas (Sanhueza, 2019).

Chimborazo: existe un sustancial registro de *Coprinisphaera* en años anteriores (Hoffstetter, 1952; Sauer, 1950; Mancheno, 1950; Román y Lara, 2011), pero más detalles de la geología de los depósitos en Quebrada Chalán se presenta en los trabajos de Sánchez et al. (2013) y Pillajo y Zapata (2023). Constituyen aportes significativos a la comprensión del proceso de depositación de los niveles portadores de fósiles de megafauna. En la colección EPN existen también ejemplares de la localidad de Punín.

Algunas de las localidades arriba mencionadas no presentan mayores datos de colección por ser material donado, pero dejan la necesidad de nuevas investigaciones. A esto se debe confirmar la posible presencia de *Coprinisphaera* en el Cuaternario de la provincia del Azuay.

Acerca de su origen: Sauer (1956) comparó las bolas de cría fabricadas por *Oxysternon conspicillatum* (como *Phanaeus conspicillatus F.*, Phanaeini) de Ecuador con *Coprinisphaera murguiai*. Sin embargo, Zunino (2013) reportó una cabeza de un adulto, que denominó *Phanaeus violetae* (Phanaeini), dentro de un ejemplar de *C. murguiai* de la Formación Cangagua. Si *C. murguiai* representa especímenes emergidos de *C. kitu*, entonces el productor de esta última icnoespecie sería *Phanaeus violetae* (Figura 7). Mientras que el estudio del tamaño de las esferas concluye que herbívoros que proporcionaron el estiércol utilizado para el aprovisionamiento podrían haber sido perezosos terrestres, mastodontes y caballos (Sánchez et al., 2013).

3.5. Inferencias paleoambientales a partir de los datos de *Coprinisphaera*

La depositación de la cangagua está fuertemente ligada a los cambios climáticos y a la fuerte actividad volcánica del Cuaternario en el Ecuador. Su período de formación coincide con las glaciaciones en las cordilleras y en condiciones de clima frío, seco y ventoso (Hall y Mothes, 1997; Pillajo y Zapata, 2023). El registro de megafauna, pero sobre todo los de micromamíferos fósiles del Pleistoceno superior realizados en los últimos años (Román-Carrión, 2012a; Mesías, 2012; Román-Carrión et al., 2016; Moreno y Román, 2017) revelan un ecosistema de páramo en lo que hoy es el centro y norte de los valles interandinos.

Sánchez et al. (2013) lograron obtener fitolitos del interior de *C. kitu* los cuales revelaron que, entre las plantas fitolíticas, las Poaceae dominaban la dieta de la megafauna. Por su parte Sanhuesa (2019) obtuvo palinomorfos del interior de *Coprinisphaera* sugiriendo en ambos casos la presencia de especies vegetales presentes hoy en día en el alto andino ecuatoriano.

Figura 8

Reconstrucción del ecosistema pleistocénico de los valles interandinos del Ecuador



Nota. Ilustración por Pablo Lara. Tomado de Sánchez et al., 2013.

4. Conclusiones

Las bolas de cría de escarabajos peloteros son las trazas fósiles más abundantes en los paleosuelos del norte y centro del callejón interandino del Ecuador y son consideradas como fósiles guía del Pleistoceno superior.

Existen dos icnoespecies válidas en la Formación Cangagua del país: *Coprinisphaera murguiai* (Roselli, 1939), que se considera ahora como sinónimo subjetivo sénior de *Coprinisphaera ecuadoriensis* (Sauer, 1955), y una nueva icnoespecie, *Coprinisphaera kitu* (Sánchez et al., 2013), que se distingue de las otras por una estructura semiesférica, cóncava, parcialmente incluida en la pared de un polo y rodeada por un borde.

Sánchez et al. (2013) señalan que *C. kitu* y *C. murguiai* podrían representar dos estadios (bolas cerradas y emergidas, respectivamente) de una única morfología original (*C. kitu*), fabricada por un único productor que sería la especie fósil *Phanaeus violetae* descrita por Zunino en 2013.

Hasta ahora se ha logrado obtener valiosa información acerca de la paleontología de este grupo, sin embargo, aún quedan muchas preguntas por contestar en todo nivel, en especial en los valles orientales de Quito y en localidades fuera de la cuenca del Guayllabamba. Definitivamente son necesarias nuevas investigaciones, tanto locales como regionales, por lo que desde las universidades pedimos el apoyo a las diferentes entidades que coordinan y gestionan el patrimonio paleontológico del país para que los años venideros sean prósperos en estudios científicos en este campo.

Fecha de recepción: 16 de abril de 2024 Fecha de aceptación: 12 de junio de 2024

5. Agradecimientos

Por el apoyo infinito a Ramón Vera, Adrián Troya, Pablo Lara, María Soledad Solórzano, María José Calderón, Samuel Román, Alejandro Mesías, Juan Vizuete, José Aguirre, Pablo Moreno, Victoria Sánchez, Jorge Genise, Liliana Cantil, Eduardo Bellosi, Ana Cabero, Roxana Lasluisa, Katherine Moreno, Paul Gamboa, Leidy Zapata, Evelyn Pillajo, Damon Bell, Byron Rodríguez, Isaac Llulluna, Eliana Jiménez, Eliana Noroña, Esteban Benalcázar, Estefanía Mejía, Daniel Chamba, Camilo Zapata, Sebastián Padrón, Vladimir Carvajal, Camila Bustamante y Emilio Bustamante.

6. Referencias

- Baldock, J. W. (1982). Geología del Ecuador. Boletín de la explicación del mapa geológico de la República del Ecuador. Dirección de Investigación Geológico-Minera.
- Barberi, F., Coltelli, M., Ferrara, G., Innocenti, F., Navarro, J. M. y Santacroce, R. (1988). Plio-Quaternary volcanism in Ecuador. *Geological Magazine*, 125(1), 1-14. <u>https://doi.org/10.1017/S0016756800009328</u>
- Bellosi, E. S., Laza, J. H., Sánchez, M. V. y Genise, J. F. (2010). Ichnofacial analysis of the Sarmiento Formation (Middle Eocene-Lower Miocene) at Gran Barranca, Central Patagonia. En R. Madden, A. Carlini, M. G. Vucetich y R. Kay (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia* (pp. 306-316). Cambridge University Press.
- Bellosi, E., Genise, J., Sánchez, M. V., Román-Carrión, J.
 L. y Cantil, L. (2012). Paleosuelos y trazas fósiles de la Formación Cangagua (Pleistoceno): reconstrucción de un sistema volcaniclástico intermontano en los Andes centrales de Ecuador. Libro de Resúmenes 13^a Reunión Argentina de Sedimentología, Salta.
- Bristow, R., Cevallos, L., Longo, R. y Masin, M. (1980). Mapa geológico del Ecuador. Hoja 84-SW Sangolquí. Dirección General de Geología y Minas. Quito.

- Bruet, E. (1950). Le loess de la République de l'Equateur et ses nids fossiles des insects. *Revue Française d'Entomologie*, *17*(4), 280-283.
- Cantil, L. (2016). Bolas de cría actuales y fósiles de escarabajos necrófagos. Rastreando la aparición y evolución de la necrofagia en Scarabaeidae a través de la icnología (Tesis doctoral). Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. <u>https://hdl.handle.net/20.500.12110/tesis</u> <u>n6128_Cantil</u>
- Chamba, D. (2022). Zonificación de la amenaza por movimientos en masa en 1.5 km de la quebrada Carreteras, parroquia Carcelén, Distrito Metropolitano de Quito (Tesis pregrado). Escuela Politécnica Nacional.
- Clapperton, C. y Vera, R. (1986). The Quaternary glacial sequence in Ecuador, a reinterpretation of the work of W. Sauer. *Journal of Quaternary Science*, 1(1), 45-56. <u>https://doi.org/10.1002/</u> jqs.3390010106
- Coltorti, M., Ficcarelli, G., Jahren, H., Moreno, M., Rook, L. y Torre, D. (1998). The last occurrence of Pleistocene megafauna in the Ecuadorian Andes. *Journal of South American Earth Sciences*, *11*(6), 581-586. <u>https://doi.org/10.1016/S0895-9811(98)00037-6</u>
- Estrada, A. (1941). Contribución geológica para el conocimiento de la cangagua de la región inter-andina y del Cuaternario en general del Ecuador. *Anales de la Universidad Central del Ecuador*, (66), 405-488.
- Ficcarelli, O., Azzaroli, A., Borselli, V., Coltorti, M., Dramis, E., Fejfar, O., Hirtz, A. y Torre, D. (1992). Stratigraphy and paleontology of upper Pleistocene deposits in the Interandean Depression, Northern Ecuador. *Journal of South American Earth Sciences*, 6(3), 145-150. <u>https://doi.org/10.1016/0895-9811(92)90004-I</u>
- Ficcarelli, G., Borselli, V., Herrera, G., Moreno Espinosa, M. y Torre, D. (1995). Taxonomic remarks on the South American Mastodons referred to *Haplomastodon* and *Cuvieronius*. *Geobios*, 28(6), 745-756. <u>https://doi.org/10.1016/S0016-6995(95)80071-9</u>

- Ficcarelli, G., Azzaroli, A., Bertini, A., Coltorti, M., Mazza, P., Mezzabotta, C., Moreno Espinosa, M., Rook, L. y Torre, D. (1997). Hypothesis on the cause of extinction of the South American Mastodonts. *Journal of South American Earth Sciences*, 10(1), 29-38. <u>https://doi.org/10.1016/S0895-9811(97)00003-5</u>
- Genise, J. F., Mángano, M. G., Buatois, L. A., Laza, J. H. y Verde, M. (2000). Insect trace fossil associations in paleosols: the *Coprinisphaera* ichnofacies. *Palaios*, 15(1), 49-64. <u>https://doi.org/10.1669/088</u> <u>3-1351(2000)015<0049:ITFAIP>2.0.CO;2</u>
- Genise, J. F., Bellosi, E. S. y González, M. (2004). An approach to the description and interpretation of ichnofabrics in paleosols. En D. McIlroy (Ed.), *The Application of the Ichnology to the Palaeoenvironmental and Stratigraphic Snalysis*. Geological Society Special Publication 228.
- Hall, M. y Mothes, P. (1997). El origen y edad de la Cangagua superior, valle de Tumbaco, Ecuador. En C. Zebrowski, P. Quantin y G. Trujillo (Eds.), *Suelos volcánicos endurecidos* (pp. 19-28). Memorias del III Symposium International Orstom, Quito.
- Hoffstetter, R. (1952). Les mammiferes Pleistocenes de la République de l'Equateur. *Mémoires de la Société géologique de France*, *31*(1-4), 1-391.
- 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(4), 504-524.
- Lo Coco, G., Agnolín, F. y Román-Carrión, J. (2020). Late Pleistocene owls (Aves, Strigiformes) from Ecuador, with the description of a new species. Journal of Ornithology, 161, 713-721. https://doi. org/10.1007/s10336-020-01756-x
- Lozada, J. (2019). Análisis de la estratigrafía del Neógeno de la cuenca Latacunga-Ambato, secciones en los Valles del Río Nagsiche y Río Yanayacu (Tesis pregrado). Escuela Politécnica Nacional.
- Mancheno, E. (1950). *Estudio geológico de Chalán* (Tesis pregrado). Escuela Politécnica Nacional.
- Mesías, A. (2012). *Registro y distribución de roedores f*ósiles pertenecientes al Pleistoceno de Ecuador (Tesis pregrado). Universidad Central del Ecuador.

- Mikuláš, R. y Genise, J. F. (2003). Traces within traces. Holes, pits and galleries in walls and fillings of insect trace fossils in paleosols. *Geologica Acta*, 1(4), 339-348.
- Moreno, P. y Román-Carrión, J. L. (2017). Musarañas del género *Cryptotis* (Eulipotyphla: Soricidae) en el Pleistoceno Tardío de los Andes Ecuatorianos. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, *69*(2), 421-432. <u>https://doi.org/10.18268/bsgm2017v69n2a7</u>
- Mothé, D., Avilla, L. S., Asevedo, L., Borges-Silva, L., Rosas, M., Labarca-Encina, R., Souberlich, R., Soibelzon, E., Román-Carrión, J. L., Ríos, S. D., Rincon, A. D., Oliveira, G. C. y Lopes, R. P. (2017). Sixty years after 'The mastodonts of Brazil': The state of art of South American proboscideans (Proboscidea, Gomphotheriidae). Quat. Int., 443A, 52-64. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.08.028
- Noroña, E. (2021). Modelo geológico del macromovimiento en masa Conocoto-La Armenia, asociado al sistema de fallas Quito, DMQ (Tesis pregrado). Escuela Politécnica Nacional.
- Pillajo, E. y Zapata, L. (2023). Caracterización geológica de la Quebrada Chalán (Chimborazo) a escala 1:25000 (Tesis pregrado). Escuela Politécnica Nacional.
- Román-Carrión, J. L. (2010). Reanudación de investigaciones paleontológicas en el yacimiento pleistocénico de Punín, Quebrada de Chalán, provincia de Chimborazo, Ecuador. X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología, La Plata, Argentina.
- Román-Carrión, J. y Lara, P. (2011). *La fauna fósil de Quebrada Chalán*. Ecuador Fósil Nº1. Escuela Politécnica Nacional.
- Román-Carrión, J. (2012a). Registro de fauna pleistocénica en Caraburo, nororiente de Quito. *Revista Politécnica*, *30*(3), 205-210.
- Román-Carrión, J. (2012b). Hallazgo de megafauna pleistocénica en el centro histórico de Quito. *Revista Politécnica*, *30*(3), 136-146.

- Román-Carrión, J., Mesías, A. y Moreno, P. (junio, 2016). Rodents from the Upper Pleistocene of Quebrada Chalán and their paleoecological context. Abstract Book 96th Annual Meeting of the American Society of Mammalogists. University of Minnesota.
- Román, J. L. y Brambilla, L. (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. <u>https:// doi.org/10.1080/02724634.2019.1674860</u>
- Román, J. L. y Lara, P. (2020). *La fauna fósil del valle de Quito*. Ecuador Fósil Nº 2. Escuela Politécnica Nacional.
- Roselli, F. L. (1939). Apuntes de geología y paleontología uruguaya. Sobre insectos del Cretácico del Uruguay o descubrimiento de admirables instintos constructivos de esa época. Boletín de la Sociedad Amigos de las Ciencias Naturales "Kraglievich- Fontana", 1, 72-102.
- Sánchez, M. V. y Genise, J. F. (2009). Cleptoparasitism and detritivory in dung beetle fossil brood balls from Patagonia (Argentina). *Palaeontology*, 52(4), 837-848. <u>https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2009.00877.x</u>
- Sánchez, M. V., Laza, J. H., Bellosi, E. S. y Genise, J. F. (2010). Ichnostratigraphy of middle Cenozoic Coprinisphaera from central Patagonia: Insights into the evolution of dung beetles, herbivores and grass-dominated habitats. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 297*(3-4), 633-648. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2010.09.013
- Sánchez, M., Genise, J., Bellosi, E., Román-Carrión, J. y Cantil, L. (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. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.05.028

- Sanhueza, P. (2019). Riqueza de palinomorfos en el contenido de Coprinisphaera en cuatro localidades de las provincias de Imbabura y Tungurahua y su distribución potencial en Ecuador (Tesis de licenciatura). Universidad Central del Ecuador.
- Sauer, W. (1950). Contribuciones para el conocimiento del Cuaternario en el Ecuador. *Anales de la Universidad Central del Ecuador*, (77), 327-364.
- Sauer, W. (1955). Coprinisphaera ecuadoriensis, un fósil singular del Pleistoceno. Boletín del Instituto de Ciencias Naturales del Ecuador, (1), 123-132.
- Sauer, W. (1956). *Coprinisphaera ecuadoriensis* (bola de cangagua) y las esferas elaboradas actualmente por escarabajos de la familia Scarabaeide. *Boletín de Informaciones Científicas Nacionales*, (75), 550-555.
- Spillmann, F. (1931). *Die Säugetiere Ecuadors imWandel der Zeit* (1.ª parte). Universidad Central del Ecuador.
- Tibaldi, A. y Ferrari, L. (1992). Latest Pleistocene-Holocene tectonics of the Ecuadorian Andes. *Tectonophysics*, 205(1-3), 109-125. <u>https://doi.org/10.1016/0040-1951(92)90421-2</u>
- Vera, R. (1977). Esferas de cangagua alóctonas. *Escuela Politécnica Nacional* (Boletín), 85-88.
- Vera, R. y López, R. (1986). El origen de la Cangagua. Centro Panamericano de Estudios e Investigaciones Geográficas (Cepeige) (Boletín), 16, 21-28.
- Verde, M., Jiménez, J. J., Ubilla, M. y Genise, J. F. (2007). A new earthworm trace fossil from paleosols: aestivation chambers from the late Pleistocene Sopas Formation of Uruguay. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 243*(3-4), 339-347. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.08.005
- Zunino, M. (2013). The first dung beetle retrieved from Coprinisphaeridae ichnofossils: *Phanaeus violetae* n. sp. (Coleoptera: Scarabaeinae) from Ecuadorian Cangagua balls. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 29(1), 219-226.