

Federico L. Agnolin, Agustín M. Agnolin y Elián L. Guerrero

TRAS LAS HUELLAS DEL MEGATERIO

*Plantas y animales
que la última
gran extinción
olvidó*



TRAS LAS HUELLAS DEL MEGATERIO

*Plantas y animales que la última
gran extinción olvidó*

Federico L. Agnolin

Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Av. Ángel Gallardo 470, C1405DJR, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. CONICET.
Fundación de Historia Natural "Félix de Azara", Universidad
Maimónides. Hidalgo 775 Piso 7 (C1405BDB), Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. fedeagnolin@yahoo.com.ar.

Agustín M. Agnolin

Instituto Nacional de Antropología y Pensamiento Latinoamericano, 3 de Febrero 1378, C1426BJN, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. CONICET. agusagnolin@yahoo.com.ar.

Elián L. Guerrero

División Plantas Vasculares, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900, La Plata, Buenos Aires, Argentina. CONICET. eguerrero@fcnym.unlp.edu.ar

TRAS LAS HUELLAS DEL MEGATERIO

*Plantas y animales que la última
gran extinción olvidó*

Autores: Federico L. Agnolin, Agustín M. Agnolin, Elián L. Guerrero

Diseño gráfico: Mariano Masariche.

Ilustración de tapa: Gabriel L. Lio.

Ilustración de contratapa: Sebastián Rozadilla.

AZARA
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

Fundación de Historia Natural Félix de Azara

Centro de Ciencias Naturales, Ambientales y Antropológicas

Universidad Maimónides

Hidalgo 775 P. 7º - Ciudad Autónoma de Buenos Aires

(54) 11-4905-1100 int. 1228 / www.fundacionazara.org.ar

Se ha hecho el depósito que marca la ley 11.723. No se permite la reproducción parcial o total, el almacenamiento, el alquiler, la transmisión o la transformación de este libro, en cualquier forma o por cualquier medio, sea electrónico o mecánico, mediante fotocopias, digitalización u otros métodos, sin el permiso previo y escrito del editor. Su infracción está penada por las leyes 11.723 y 25.446.

El contenido de este libro es responsabilidad de sus autores

Agnolín, Federico

Tras las huellas del megaterio : plantas y animales que la última gran extinción olvidó / Federico Agnolín ; Agustín M. Agnolin ; Elián Guerrero. - 1a ed. - Ciudad Autónoma de Buenos Aires : Fundación de Historia Natural Félix de Azara ; Universidad Maimónides, 2021.

Libro digital, PDF

Archivo Digital: descarga y online

ISBN 978-987-3781-63-6

1. Botánica. 2. Paleontología. I. Agnolin, Agustín M. II. Guerrero, Elián. III. Título.
CDD 580.9

Fecha de catalogación: febrero de 2021

INDICE

Prólogo	7
Introducción	9
Una brevísima presentación	11
¿Cómo se dispersan las plantas?	12
¿Qué pasa cuando comemos una fruta?	17
¿Cómo identificamos una planta prehistórica?	22
Zapallos y zapallitos	34
Pastos y otras yerbas	36
Los algarrobos	38
Tunales	41
Espinas, púas y venenos: armamento contra los megaherbívoros	43
Tortugas gigantes, tomates pequeños	49
Hongos, insectos y pájaros: anacronismos por fuera de los vegetales	52
Ecosistemas anacrónicos y decadentes: ¿necesitamos de vuelta a la megafauna?	58
La Pampa: un ecosistema frankenstein	59
El Espinal del chaco: ¿un neoecosistema?	62
Palabras finales	65
Agradecimientos	66
Bibliografía	67

Prólogo

Existen dos caminos por los cuales una disciplina científica adquiere un propósito y una identidad: o se define a sí misma en términos de un método en particular, o se define en términos del objeto de estudio. Cualquier intento de definir la historia natural en términos de un método está destinado al fracaso. La historia natural sólo se puede definir por su objeto de estudio: la diversidad de la vida en todas sus formas y en todos sus niveles de organización.

La historia natural como medio de conocer el mundo que nos rodea puede rastrear-se hasta el mismo origen de la humanidad donde, sin lugar a dudas, fue instrumento de la supervivencia. En el transcurso de la historia de la humanidad uno de los hitos más importantes fue la domesticación de plantas y animales. La civilización habría sido imposible sin la agricultura, y la agricultura hubiera sido imposible sin algún conocimiento de historia natural.

Sin embargo, lo que hoy llamamos "historia natural científica" tiene sus raíces en los antiguos griegos, y se fue consolidando a partir del siglo XVIII a través del aporte teórico y práctico de figuras como: Carl Linnaeus, Félix de Azara, Georges Louis Leclerc de Buffon, Alexander von Humboldt, Alphonse de Candolle, Charles Darwin, Gregor Mendel, Ernst Haeckel, Nicolai Vavilov, Ernst Mayr, George G. Simpson, Theodosius Dobzhansky y George L. Stebbins, entre muchos otros. La República Argentina tuvo grandes naturalistas, entre ellos: Florentino Ameghino, Eduardo Holmberg, María Hylton Scott, Rosendo Pascual, Ángel L. Cabrera, Raúl A. Ringuelet, José Bonaparte, Alberto Soriano, Jorge Morello, Enrique Sívori, Abraham Willink, Alfredo Cocucci, Fidel Roig, Genoveva Dawson, Noemí Correa y Julio R. Contreras.

Lo aportes conceptuales que los naturalistas han realizado a la biología han sido numerosos y de una importancia superlativa. Un solo ejemplo sostiene esta afirmación: la teoría de la evolución, sin la cual la biología moderna pierde su base fundamental, es el resultado de la labor de Charles Darwin, el naturalista por antonomasia.

No obstante los enormes aportes de la historia natural a la biología, a fines del siglo XX y principios del siglo XXI, fue tratada de forma peyorativa a través de falsas oposiciones binarias, donde paradigmas dominantes establecieron límites entre lo central y lo marginal, entre lo importante y lo superficial: Campo *vs.* Laboratorio, Observación *vs.* Experimentación, Organismos *vs.* Moléculas; donde la segunda opción era la base del paradigma dominante y marginaba a la historia natural definida (mal, por cierto) por el primer término. Estas falsas dicotomías fracasan, pues los dos términos son complementos no opuestos.

La marginación de la historia natural en la biología moderna impediría practicar la biología. Por ejemplo, es imposible llevar a cabo un experimento en un ser vivo sin el nombre científico del organismo y sin el sistema de referencia que el nombre provee. Nombre y sistema de referencia que son el producto de los estudios de la historia natural.

Tal vez convenga preguntarse ¿qué es un naturalista? El naturalista tiene un profundo conocimiento de un grupo o grupos de organismos, de sus poblaciones o de uno o más ecosistemas y su funcionamiento. Se mueve cómodamente con conocimiento a lo largo de toda la diversidad orgánica. Su eje de trabajo se centra en algunas de estas disciplinas (lista no exhaustiva): evolución, filogenia, conservación, sistemática, paleon-

tología, ecología, botánica, zoología, etología, fisiología, morfología. En su trabajo propone hipótesis y diseña observaciones o experimentos para contrastarlas. En lo personal, ama la naturaleza y está fascinado por la diversidad de la vida. Todos los niveles jerárquicos de la biodiversidad tienen la misma importancia científica para él/ella. Finalmente, los organismos, las poblaciones, y los ecosistemas, no son sólo objeto de estudio, sino eslabones indispensables de la supervivencia de la humanidad.

Esta definición del naturalista cabe perfectamente para los autores de este libro, cuyo principal objetivo es la búsqueda de una explicación adaptativa de un fenómeno fascinante de coevolución entre plantas y animales. La narración del fenómeno cautivará el interés del lector, no sólo por el extraordinario fenómeno en sí mismo, sino también por la atractiva manera en que se lo narra.

No es casual que sean Federico L. Agnolin, Agustín M. Agnolin y Elián L. Guerrero quienes hayan ejecutado tan bella tarea, pues son representantes genuinos del naturalista de nuestro tiempo que, basado en la tradición, aplica modernas visiones al modo de conocer el mundo que nos rodea. Por otro lado, Federico, Agustín y Elián construyen con esta obra valiosos puentes entre disciplinas como la paleontología, la botánica, la evolución, la ecología y la zoología, y en esa construcción nos conmueven por su pasión sin límites por la biodiversidad.

La publicación de un libro sobre plantas y animales que la última gran extinción olvidó, es un canto de esperanza para aquellos que creen que la historia natural es el ineludible fundamento de la biología.

Por ello, el libro que nos ocupa, ejecutado con brillantez, rigor y amor, merece plenamente nuestro aplauso y nuestra gratitud conmovida.

Jorge V. Crisci

2 de febrero de 2021

Introducción

Mientras estamos haciendo compras en la verdulería, es inevitable que nos llamen la atención las distintas formas de muchos frutos, sus olores, colores y tamaños. ¿Por qué una sandía es tan grande? ¿Por qué la palta tiene una sola y enorme semilla en su centro? o ¿Por qué la descomunal papaya tiene decenas de semillas amargas? Todas estas preguntas son difíciles de contestar si no las interpretamos a la luz de lo que ha ocurrido en los últimos miles de años. Tal vez el lector se sorprenda tanto como nosotros al enterarse que esas frutas fueron el alimento de grandes mamíferos hoy en día extintos y con los que evolucionaron codo a codo.

Para comenzar esta historia, imaginemos por un momento que estamos parados en plena ciudad de Buenos Aires hace unos 20.000 años antes del presente. En aquel entonces, el mundo era muy diferente al que conocemos hoy en día. Las selvas y bosques húmedos eran escasos y grandes pastizales y arbustales secos se extendían a lo largo de todo el globo. Estas interminables planicies estaban cubiertas por manadas de enormes animales herbívoros de formas y figuras estafalarias. Estos eran asediados a su vez por grandes mamíferos carnívoros, que hacen del león una miniatura. Allí, en aquellos paisajes remotos nos encontramos con antiguos grupos humanos que tuvieron que vérselas durante mucho tiempo con esas enormes bestias. Sin embargo, hace unos 10.000 años antes del presente, todo esto cambió. Las secas estepas y pastizales abiertos fueron cada vez más húmedos, y los grandes casquetes helados y glaciares se retrajeron, dando fin a la “Era del Hielo”. En este momento de cambios abruptos los grandes mamíferos desaparecieron de la faz de la tierra casi sin dejar rastros, solo algunos de esos gigantes sobreviven hoy en día: escasos rinocerontes, elefantes, búfalos y ji-

rafas existen aún en África y parte de Asia, como testigos de aquellos tiempos.

Estos animales se alimentaban de plantas con las que habían convivido durante mucho tiempo; como resultado de esta interacción aquellas plantas desarrollaron características en sus frutos, semillas, formas de dispersión, de crecimiento, olores y otros aspectos. Estas características anatómicas o de comportamiento que no son ecológicamente efectivas hoy en día, pero que lo fueron en el pasado son conocidas como anacronismos. En el caso de las plantas, esto significa que aquellas que dependían de los mamíferos para dispersarse, o que tenían espinas, venenos y otros armamentos para alejarlos de su follaje, aún hacen lo que siempre hicieron. La edad de los grandes mamíferos pudo haber terminado, pero las plantas no se han dado cuenta.

Los científicos tratan a los anacronismos como curiosidades aisladas o anomalías más que como componentes frecuentes y esperados en cualquier ecosistema. Sin embargo, no hace falta viajar al Océano Índico o a las selvas inhóspitas del Sudeste Asiático para poder ver a los sobrevivientes de aquel pasado. De hecho, el lado de las plantas de esta historia puede verse en cualquier supermercado o verdulería. Frutas tales como los cítricos, el mango, la papaya, la palta, melones, peras, manzanas, duraznos y otros forman parte de esta historia (Figura 1).

Muchas de las plantas que consumimos a diario desarrollaron frutos demasiado grandes para que un pájaro dispersara sus semillas. La evidencia genética y fósil demuestra que estos grandes frutos evolucionaron mucho antes que las personas comenzaran a cultivarlos, por lo cual su único medio de dispersión en el pasado era a través de la megafauna. Como resultado, luego de la



Figura 1. Frutas en una verdulería. Muchas de estas frutas como la papaya, granadas, higos, jaca, membrillos y otros fueron posiblemente alimento de los grandes megaherbívoros del Pleistoceno.

gran extinción, estas plantas vieron afectada gravemente su posibilidad de dispersión. Afortunadamente, a falta de otros grandes mamíferos, los humanos mediante cultivo y traslado comenzaron a dispersarlas nuevamente a lo largo de Eurasia, y luego del Nuevo Mundo.

Debemos sentirnos afortunados cuando comemos alguno de estos frutos que deberían haber desaparecido hace miles de años. Tenemos la buena suerte de degustar sabores que disfrutaron los grandes animales del pasado. En este sentido, son una especie de reliquias de tiempos pretéritos.

En las páginas que siguen vamos a introducirnos en el mundo de los anacronismos. Vamos a enfocarnos en plantas que no se extinguieron cuando sus agentes de dispersión fueron removidos, y que constituyen “cronopios o fantasmas evolutivos”. El misterio de muchas plantas con frutas y adaptaciones extrañas desaparece cuando se interpretan a la luz de la extinta megafauna del Pleistoceno. Luego haremos extensiva esta línea de pensamiento hacia animales, hongos, e incluso otros niveles de organización ecológica, para explicar las características atípicas de varios ecosistemas.

Una brevísima presentación

Seguramente uno de los retos más importantes que tenemos entre nosotros es el entender la dimensión temporal de todas las cosas. Los científicos también son seres humanos, y al igual que a todos nosotros se les dificulta internalizar que las especies y ecosistemas vivientes son el producto de miles de millones de años de evolución. Para comprender un ecosistema, o incluso los vegetales que nos rodean es imprescindible entender que cada uno de ellos nos cuenta una historia de miles de años.

Como dijimos más arriba, a finales de la Época conocida como Pleistoceno (parte del Período Cuaternario), unos 10.000 años antes del presente, ocurrió la extinción de los enormes mamíferos que caracterizaron la Era del Hielo. En nuestras pampas desaparecieron los enormes gliptodontes (similares a armadillos del tamaño de un auto) y perezosos terrestres, cantidades de ungulados (animales con pezuñas), mastodontes (parientes de los elefantes), caballos, y sus depredadores, incluyendo osos, lobos, y el famoso *Smilodon* o tigre dientes de sable. Todos ellos son abarcados dentro del término “megafauna”, que se reserva exclusivamente para mamíferos de más de 100 kilogramos de peso (Figura 2). En otros



Figura 2. Representantes de la megafauna del Pleistoceno. De izquierda a derecha, de arriba a abajo: el gliptodonte *Neosclerocalyptus ornatus* (Glyptodontidae), el mastodonte *Notiomastodon platensis* (Gomphotheriidae), la macrauchenia *Macrauchenia patachonica* (Macraucheniiidae), y el toxodonte *Toxodon platensis*. Ilustraciones por Sebastián Rozadilla.

continentes, algunos ejemplos de la megafauna viviente más conocida son los elefantes, jirafas, los grandes felinos, rinocerontes, hipopótamos, bisontes, y hasta animales tan comunes como vacas y caballos.

El gran naturalista Alfred Wallace, fue el primer científico en reconocer el profundo impacto que debe haber tenido la extinción de la megafauna en el pasado más reciente. Wallace nos dice “vivimos en un mundo zoológicamente empobrecido, del cual los más grandes, los más fieros y los más extraños han desaparecido recientemente” (Wallace, 1876). Dicho de otra manera, vivimos en una época muy extraña: todos los grandes herbívoros y depredadores han desaparecido o son increíblemente escasos.

Es bien sabido que la extinción de una especie casi siempre trae aparejada la desaparición de las interacciones ecológicas en las que dicha especie participa. Sin embargo, esto no es universal; el ciclo de vida entero de muchas plantas es un relicto de procesos y ambientes impulsado por grandes mamíferos largo tiempo atrás, y que hoy en día están extintos.

Investigaciones indican que en varias áreas del neotrópico más del 90% de las especies arbóreas son dispersadas por vertebrados. Un trabajo encabezado por Mauro Galetti y colaboradores llegó a contabilizar que a lo largo del globo al menos 80 familias, 295 géneros y 643 especies de árboles realizan su dispersión mediante la megafauna, mientras que en Sudamérica se cuentan 50 familias, 39 géneros y 77 especies (Galetti et al., 2018). A pesar de estos números altos, y que existe una vasta literatura sobre los cambios ambientales en el Pleistoceno, los efectos que tuvo la extinción de la megafauna en los ambientes sudamericanos ha sido poco estudiada. Esto es especialmente llamativo en Argentina, donde la temática no ha sido tratada por casi ningún investigador. Una excepción la constituye el ecólogo argentino Enrique Bucher, quien en 1987 llevó adelante un trabajo en el que comparaba los patrones observados

en América del Sur, con los ambientes mejor estudiados de América del Norte. Bucher notó que algunas características ambientales anómalas podían endilgarse a la escasez de los grandes herbívoros, incluyendo una gran abundancia y diversidad de hormigas cortadoras de hojas, y numerosas plantas que muestran adaptaciones contra la depredación y para la dispersión por grandes herbívoros. Luego de Bucher, casi ningún investigador ha tratado la temática, a excepción de López Anido (2013) que realizó una breve disertación sobre esta temática en un congreso especializado.

¿Cómo se dispersan las plantas?

La dispersión de la progenie tiene muchas ventajas. La más importante es que si una especie no se dispersa y todos sus individuos viven amontonados en un pequeño territorio, se exponen al peligro de que cualquier disturbio que sufra su tierra pueda conducir a su extinción total. En cambio, en el caso de una especie con buena capacidad de dispersión y una ocupación territorial más grande, por más de que un sector del área en la que se distribuye fuera afectado, parte de la población total puede sobrevivir. Las plantas tienen una gran desventaja con respecto a los animales a la hora de reproducirse y de dispersarse. Piénselo bien lector: en primer lugar, la incapacidad de desplazarse hace dificultosa la reproducción para muchos vegetales (excepto aquellos con reproducción asexual, o las especies hermafroditas), y para colmo, luego de reproducirse, algo tiene que echarle una mano para poder dispersar las semillas. En estos aspectos, el agua, el viento y la fuerza de gravedad son aliados y los factores de dispersión de semillas más habituales. Cada tipo de semilla está adaptada a su dispersor: las que son ligeras y parecen tener alas son alejadas del árbol progenitor por

el viento, las que son impermeables y flotan suelen ser transportadas por el agua, y otras son pesadas y resistentes para llegar al suelo sin romperse.

Pero el tipo de interacción que más nos interesa ahora es el traslado por parte de los animales. Muchas lo hacen adheridas al pelo o las patas de mamíferos y aves. Este tipo de desplazamiento se conoce como dispersión epizocórica. Hay muchas especies y géneros que tienen la capacidad de “engancharse” para viajar “de colado”, pero en los pastizales de Argentina son frecuentes algunas especies de gramíneas del género *Cenchrus* (llamada cadillo), rosáceas del género *Acaena*, varias compuestas como *Acanthospermum*, *Bidens* y *Xanthium*, y malváceas como *Pavonia sepium* (Figura 3). También hay especies invasoras muy comu-

nes de tréboles del género *Medicago* (de la familia de las leguminosas), o la zygotilácea *Tribulus terrestris*. Estos vegetales tienen semillas cubiertas por espinas ganchudas o pelos pegajosos que se prenden de pelos y ropa y así la semilla polizante nos utiliza como transporte (en ocasiones por muy largas distancias). Seguramente lector, en alguna ocasión que se adentró en algún terreno con pasto crecido se ha enfrentado a los molestos abrojos. Un abrojo común es el Cepa-Caballo (*Xanthium spinosum*), con frutos del tamaño de una almendra y que contienen dos semillas (Figura 4). La superficie de estos frutos está cubierta de espinas en forma de gancho, que fueron utilizadas como modelo para la creación del sistema de cierre conocido como velcro. El abrojo se engancha comúnmente en las colas de ca-



Figura 3. Abrojos de diferentes especies herbáceas. A la izquierda: Abrojo (*Tribulus terrestris*), en el centro: Cadillo (*Cenchrus echinatus*), y a la derecha: Roseta (*Cenchrus pauciflorus*).



Figura 4. Campo invadido por el Abrojo Macho (*Xanthium cavanillesii*), y detalle de la planta. Es una especie muy frecuente en ambientes modificados por el hombre.

ballos, vacas y ovejas. Las semillas quedan enganchadas hasta que los pelos de los animales se terminan cayendo. Estas molestas semillas existen desde hace más de 10.000 años, y fueron encontradas como fósiles en el Río Luján.

Las tunas (especies del género *Opuntia*) y otros cactus también se trasladan enganchándose en el pelaje de los mamíferos (Figura 5). Debido a que estas especies se reproducen asexualmente, no necesitan trasladar sus semillas, sino solo partes de la misma planta (Barlow, 2008). Por ejemplo, en la actualidad, las vacas asilvestradas en el sur de Entre Ríos son el principal el único agente de dispersión de una especie de cactus endémica de los bosques secos de esa zona, la tuna *Opuntia aurantiaca*, y otro tanto ocurre con un endemismo de Sierra de la Ventana, en el sur de la provincia de Buenos Aires: *Opuntia ventanensis*.

Otras plantas, como el caso de las especies conocidas como Amor del Hortelano (unas 400 especies del género *Galium*) poseen abundantes pelos pegajosos no solo en sus semillas, sino también en su tallo y hojas (Figura 6). Estas hierbas pegadizas se adhieren al cuerpo de los mamíferos herbívoros, e incluso en nuestra ropa, convirtién-



Figura 5. Tuna (*Opuntia aurantiaca*) adherida a ropa de algodón mostrando su efectividad como medio de transporte.

dose realmente en algo molesto cuando nos aventuramos dentro de un pastizal.

Estos vegetales ¿Cómo se dispersaban antes de la llegada de las vacas y caballos traídos por los españoles? ¿Bastaban únicamente los pequeños ciervos o guanacos para dispersarlas? Es posible que estas plantas hayan sido dispersadas de manera



Figura 6. Pega-pega (*Galium aparine*). Se observa detalle de los pelos que permiten adherirse al pelaje o la ropa. Fotos gentileza de Hernán Tolosa.

exclusiva por los grandes mamíferos del Pleistoceno, que luego de desaparecidos, fueron reemplazados en su labor por el ganado español.

Existen hoy en día al menos dos familias de plantas, Pedaliaceae en África y Marty-

niaceae en América que han desarrollado grandes frutos epizoocóricos. Entre las martiniáceas se cuentan varias especies de los géneros *Martynia*, *Proboscidea*, e *Ibicella*. Todas ellas producen duros frutos que requieren a los grandes mamíferos para dispersar



Figura 7. Cuerno del diablo (*Ibicella lutea*). A la izquierda el fruto seco adherido a la pierna de un naturalista, así la planta logra dispersarse a largas distancias. A la derecha detalles de la fruta. Fotos de la derecha gentileza de Germán Roitman.

sus semillas (Galetti et al., 2018). La especie más frecuente en las Pampas es *Ibicella lutea*, conocida en el campo bajo el nombre de “Cuerno del Diablo” (Figura 7). Esta planta tiene unos frutos duros de aproximadamente 7 centímetros de largo erizados de espinas y provistos de dos largos “cuernos” curvos. Estos largos cuernos (de los que deriva su nombre vernáculo) se enganchan a las patas de mamíferos como vacas y caballos. Además, la superficie está cubierta por pelos glandulares pegajosos que refuerzan el agarre. Estas semillas, como bien lo sospechó la sagaz divulgadora científica y periodista norteamericana Connie Barlow (2008), habrían sido trasladadas por integrantes de la megafauna hoy extintos. Luego de su desaparición, el traslado de estas semillas quedó a cargo del ganado actual, e incluso de nosotros mismos. Cualquier persona acostumbrada a caminar por el campo ha seguramente trasladado más de una vez, de forma accidental, los “cuernos del diablo”.

La dispersión epizoocórica no es la única, ni siquiera la más importante de la disper-

sión debida a la actividad animal. Cuando los animales comen una fruta, junto con la dulce pulpa, tragan también las semillas, las cuales pueden tener una cubierta resistente a la actividad del jugo gástrico. Estas semillas son luego eliminadas con las deyecciones en un lugar lejano al del consumo. Este tipo de dispersión es conocida como endozoocórica.

Con la llegada de los conquistadores europeos a partir de 1492 al continente americano, arribaron también vacas, caballos, ovejas y otros. El retorno de los équidos y el ingreso de los bóvidos al Nuevo Mundo fue un regalo de los españoles para la paleoecología. Vacas, caballos, burros, ovejas y cabras consumen frutos de cactus, yucas, algarrobos y acacias, y las dispersan de manera semejante a como lo hacía la megafauna del Pleistoceno (Janzen, 1986). Es así, que el ganado introducido ha formado una suerte de reemplazo parcial de los grandes mamíferos pleistocénicos, que por aquel entonces estaban totalmente ausentes (salvo excepciones como el tapir, el ciervo de los pantanos, el huemul

o el guanaco) en todo Latinoamérica. Las grandes modificaciones llevadas adelante por el ganado sobre los ambientes y las plantas emulan de alguna manera tiempos pretéritos y constituyen un experimento natural que permite a los investigadores reconocer qué vegetales son dispersados de manera efectiva por grandes mamíferos y qué cambios producen sobre la fisonomía ambiental.

¿Qué pasa cuando comemos una fruta?

Siguiendo lo dicho más arriba, el modo más interesante en el que los mamíferos trasladan las semillas es en su estómago. Son innumerables las especies animales que consumen semillas, incluyendo herbívoros y omnívoros, tanto vertebrados (reptiles, aves, mamíferos) como insectos. Esto no es de extrañar, porque es la parte más nutritiva de las plantas. Las semillas tienen muchas proteínas y reservas que necesitan los embriones para poder desarrollarse. Sin embargo, debido a que las capas de tejido que envuelven las semillas están compuestas mayoritariamente por fibras de celulosa y lignina que cuestan digerir, los animales herbívoros necesitan bacterias en el tubo digestivo que rompan estas moléculas para consumirlas.

Muchas plantas tienen una cubierta atractiva que contiene a la semilla: el fruto. Gran parte de los frutos están hechos de un material muy digestible y nutritivo, así que los animales los buscan para comérselos. Al hacerlo, tragan también accidentalmente las semillas, que usualmente están bien protegidas para que el animal no las destruya. Como los frutos con sus semillas tardan en pasar a lo largo del sistema digestivo de los animales, los consumidores van dispersando paulatinamente semillas a lo largo de su recorrido por el campo. A pesar de la eficacia de este sistema, muchas semillas se dañan en el camino y esto depende en parte

del animal que los consume y la forma de su sistema digestivo.

Muchos vertebrados consumen de manera habitual una importante cantidad de frutas, de hecho, aproximadamente el 20 % de los mamíferos son frugívoros, por lo que se considera un tipo de alimentación común. Es más, se calcula que entre el 70 y el 90% de las especies de árboles de las selvas tropicales son dispersados por vertebrados (Fleming et al. 1987; Jordano, 2000) y esto ocurre al menos en un 66% del total de las plantas. Las frutas consumidas por vertebrados tienen un tejido acuoso rico en nutrientes, pericarpio y pulpa modificados y engrosados, así como arilo (este en realidad es un tejido originado por la semilla; Howe y Smallwood 1982). En Sudamérica los tapires, grandes primates y ñandúes son los mayores dispersores de frutas, mientras que diversos roedores medianos actúan como dispersores secundarios (Galetti et al., 2018). De hecho, se han registrado 300 especies de plantas, pertenecientes a no menos de 71 familias cuyos frutos son consumidos por el tapir (Giombini, 2013). Para cada tipo de vertebrado existe una serie de rasgos únicos que los atrae; por ejemplo, las frutas dispersadas por las aves tienen una cubierta débil y delgada, son de colores rojos, azul oscuro, negras o púrpura, mientras que las frutas consumidas por mamíferos son fibrosas y aromáticas y de colores verdes, rojizos, amarillos o blancos (van der Pijl, 1969; Guimarães et al., 2008). Estas características son acordes a lo que las diferentes especies prefieren o pueden consumir. Por ejemplo, las aves generalmente carecen de cámaras de fermentación en el estómago o intestinos y en consecuencia no aprovechan el valor alimenticio de la fruta con pulpa fibrosa, a diferencia de los mamíferos.

Tal como ocurre hoy en día, los mastodontes, caballos, perezosos gigantes y otros enormes animales encontraban muy apetitosos muchos de esos frutos, y engullían de un bocado a las frutas y sus semillas. Luego transportaban a las semillas de un lugar a otro mientras cruzaban su sistema digestivo.

vo, para depositarlas a kilómetros de distancia incluidas en su bosta, la que actuaba como fertilizante después de completar la digestión. La importancia de estas formas de dispersión se refleja en que de acuerdo a cálculos realizados por investigadores brasileros (Guimarães et al. 2009), en algunos casos un 30% de las frutas neotropicales pudieron haber sido dispersadas por la megafauna.

La dispersión de semillas tiene una importantísima influencia sobre las poblaciones y comunidades vegetales, la expansión de plantas invasoras y conquistadoras de nuevos hábitats y mantenimiento de la diversidad. A su vez, el consumo de frutas por vertebrados influye sobre la distribución de insectos y otros invertebrados frugívoros lo cual a su vez produce efectos positivos sobre las plantas. Esto resulta en enormes beneficios para las plantas y los ecosistemas.

Mariano Giombini (2013) estudió en gran detalle la relación entre las palmeras pindó (*Syargus romanzoffiana*) y su principal dispersor viviente: el tapir (*Tapirus terrestris*), el mayor mamífero terrestre nativo que se encuentra actualmente en Sudamérica. Giombini resumió los beneficios que le brindaban a la palmera la dispersión de las semillas y consumo de los frutos por parte del tapir. El tapir no solo puede dispersar a las semillas por largas distancias (se mueve alrededor de unos 5 km diarios, e incluso unos 20 km en línea recta), sino que hace que algunas de ellas puedan llegar de forma impredecible a sitios particulares, escasos o efímeros. Pero además del beneficio directo de trasladar las semillas por largas distancias existen otros más difíciles de reconocer.

La dispersión permite que plantas de diferentes lugares se mezclen entre sí. Esto resulta en una mayor variabilidad genética en las poblaciones de plantas (en este caso de la palmera pindó). Giombini (2013) nos dice que en áreas con tapires, los retoños de pindó que crecían en las concentraciones de bosta de estos animales no estaban emparentados entre sí, ni siquiera con la palmera adulta más cercana. Por el contrario, en las áreas sin tapi-

res los individuos que crecían debajo de las palmeras adultas tenían una riqueza genética mucho menor, lo que limita la capacidad de una población para responder a los cambios del entorno.

Más aún, es bien sabido por los ecólogos que, en muchos casos, mientras más lejos de la planta progenitora llegue su hijo, más posibilidades tiene de sobrevivir. Janzen (1970; Janzen et al. 1985) indica que alejarse del progenitor sirve no solo para conquistar nuevos ambientes sino también para impedir competencia entre generaciones de plantas por algún recurso (sol, agua, nutrientes). Además, cuando las frutas no son consumidas por ningún herbívoro, estas se acumulan en la base de los árboles progenitores (Figura 8). Estos grandes parches llaman la atención de los predadores como insectos y roedores que consumen y destruyen las semillas. Si estas semillas germinan bajo su planta madre, forman un parche denso de individuos con una carga genética similar, que responden de manera semejante ante los patógenos como virus y hongos. Si un solo individuo decae ante una enfermedad, con el tiempo se contagiarán todos los de alrededor. Estas causas son las que han hecho que muchas plantas posean adaptaciones orientadas a lograr la mayor dispersión posible de su progenie.



Figura 8. Palmera Pindó (*Syargus romanzoffiana*). Frutos secos acumulados al pie del estípite; un rasgo típico de plantas anacrónicas cuyos frutos no son consumidos ni dispersados por grandes mamíferos.

Luego que el fruto es tragado, una semilla debe sobrevivir al pasaje a través del tracto digestivo y a sus varias enzimas y fermentación microbiana. En este caso la cubierta de la semilla tiene que ser capaz de tolerar durante varios días el ataque de los ácidos del estómago e intestino. Como se mencionó más arriba, a pesar de que el pasaje por un tracto digestivo puede ser perjudicial para una semilla (de hecho, allí ocurre una alta mortandad), se beneficia en que puede abrir las capas impermeables, y liberarlas con más chances de germinar (Campos et al., 2011). De hecho, existen muchas especies vegetales, como la palta o el mango, que deben sí o sí ser escarificadas para poder germinar. Es decir,

su dura cubierta debe ser fisurada, así el agua puede penetrar y “despertar” al embrión, comenzando el proceso de germinación. Otra manera de escarificar las semillas consiste en hervirlas en agua, meterlas en ácido sulfúrico o incluso por medios mecánicos, lo cual raramente ocurre en la naturaleza. Como ejemplo citemos a la norteamericana Acacia Negra (*Gleditsia triacanthos*; esta planta será tratada en mayor detalle más abajo), asilvestrada en nuestro país, cuyas semillas escarificadas luego de pasar por el sistema digestivo de una vaca, tardan solo 60 días en germinar, mientras que sin ser escarificadas tardan hasta 3 años (Fleming et al. 1987; Jordano, 2000; Figura 9). Dicho de otra manera, aun-



Figura 9. Espinas de Acacia negra (*Gleditsia triacanthos*) y chauchas indehiscentes de Espina de cristo (*Gleditsia amorphoides*). Las especies de este género son consideradas un ejemplo clásico de plantas anacrónicas, con frutos y espinas defensivas que habrían coevolucionado junto a grandes mamíferos herbívoros.

que todos comemos mango y palta, nuestro pequeño tamaño en comparación con otros animales hace que seamos incapaces de tragar sus semillas, por lo que las desecharnos. Esto resulta perjudicial para estas plantas, que al no ser escarificadas tardan mucho tiempo en germinar (o no germinan en absoluto).

El pasaje por ácidos estomacales no solo escarifica a la semilla, sino que también la libera de parásitos y larvas de insectos que son sus principales enemigos. Incluso se limpia a la semilla de infecciones. Janzen (1986) afirma que el consumo por parte del ganado vacuno de algarrobos en Argentina salva muchísimas semillas, puesto que si no son comidas, hasta el 95% de las semillas pueden ser infectadas por escarabajos predadores de la familia Bruchidae, que las destruyen.

Vale la pena resaltar que las semillas no solo tienen la dificultad de sobrevivir a los ácidos estomacales, sino que también deben evitar ser masticadas y destruidas por el herbívoro que consume el fruto. Sabemos que mientras mayor es el animal, más grande es la semilla que puede ser tragada entera. En la actualidad la lista de los animales que ingieren mayor cantidad de semillas enteras se encuentra encabezada por los elefantes y por las aves australianas conocidas como casuarios (Janzen, 1986). En el pasado, un solo elefante, gliptodonte o perezoso terrestre pudo tragar una cantidad de frutas de *Opuntia*, *Vachelia* (también conocida como *Acacia*) o *Prosopis* equivalente a entre 5 o 10 caballos. El ecólogo James Janzen (1986) dice que los molares de estos enormes mamíferos eran muy grandes y seguramente permitían la supervivencia de numerosas semillas durante la masticación, que quedarían depositadas entre los recovecos de la boca. Sin embargo, en el caso de los gliptodontes, es posible que esto no fuera así. Su batería dentaria se encontraba muy especializada, formando empalizadas continuas que molerían las semillas junto con los restos vegetales disponibles (Figura 10).



Figura 10. Dientes de megaherbívoros en vista masticatoria. A la izquierda se observa los dientes complicados y formando una empalizada continua de un gliptodonte, a la derecha los dientes espaciados y más simples de un perezoso terrestre. Fotos gentileza de Nicolás R. Chimento.

Además, las tasas de germinación de semillas tragadas y defecadas por mamíferos incrementan junto a la talla corporal, debido a que las semillas pasan más tiempo dentro del tracto digestivo y son escarificadas más efectivamente (Bodmer y Ward, 2006).

Todo muy interesante, pero: ¿cómo es que las plantas no se dieron cuenta de que sus depredadores y dispersores ya no existen más desde hace unos 10.000 años? Si bien para nosotros es muchísimo tiempo, pensemos que un árbol puede tranquilamente vivir unos 250 años, por lo que en ese tiempo cumple solo 52 generaciones. Muchas plantas con una gran posibilidad de propagación vegetativa, de rebrote vigoroso, o de larga vida, y también aquellas

capaces de crecer debajo de su planta progenitora, pudieron sobrevivir hasta nuestros días. Y aunque su estrategia no sea óptima, estas plantas se las arreglaron siendo dispersadas (aunque de manera menos eficiente) por el agua, pequeños roedores, y especialmente nosotros, el hombre.

En este sentido, los biólogos David Zaya y Henry Howe (2009) de la Universidad de Chicago se preguntaron cómo el Árbol de Café de Kentucky (*Gymnocladus dioicus*) sobrevivió tanto tiempo. Ellos encontraron que las semillas tienen una cáscara increíblemente dura que las protege durante años de patógenos, están libres de ser predadas por comedores de semillas y resisten la pudrición durante años. Este tipo de semilla se la conoce como “descendencia indestructible” (Howe, 1985), y habría sido vital para permitir la supervivencia de estas antiguas plantas en los estómagos y bocas de los enormes animales del pasado.

Tanto la Araucaria o Pehuén (*Araucaria araucana*) de Patagonia, como el Pino Paraná (*Araucaria angustifolia*) de la selva misionera tienen semillas que pueden ser catalogadas como “descendencia indestructible” debido a las duras y gruesas capas de tejido que las protegen (Figura 11). Las araucarias son enormes árboles de antigua raigambre Sudamericana, que también pueden encontrarse en Nueva Caledonia,

Australia y Nueva Guinea. Los conos de ambas araucarias argentinas, tienen grandes semillas conocidas como piñones que fueron consumidas en abundancia por las poblaciones locales, y en el caso de los grupos llamados “pehuenches”, constituían parte vital de su alimentación. Es posible que estas araucarias, que no son dispersadas de manera efectiva por ningún mamífero o ave, puedan ser consideradas ana-crónicas.

Muchas otras especies vegetales habrían carecido de esas ventajas y ante la desaparición de la megafauna se habrían extinguido. Muchas otras redujeron su distribución geográfica e incluso su diversidad genética, mientras que otras se encontrarían hoy en día en serio peligro de desaparecer.

En este sentido, es importante remarcar la diferencia entre la dispersión simple (sin escarificación) y la dispersión con escarificación. Una planta con dispersión simple, si pierde al animal que dispersaba sus semillas, solo pierde su capacidad de expansión, y en última instancia, sus poblaciones se aíslan entre sí. En cambio, en el caso de una planta que precisa de la dispersión con escarificación para provocar la germinación, cuando el animal que la consumía desaparece, posiblemente la planta se vuelva muy escasa o se extinga.



Figura 11. *Araucaria araucana* con sus piñones y semillas. Foto a la izquierda gentileza de Martin Coluccio y la de la derecha por Claudia Gatti.

¿Cómo identificamos una planta prehistórica?

¿Cómo saber cuándo una fruta era consumida por los grandes mamíferos del pasado? ¿Cómo podemos saber qué frutas degustaban bestias prehistóricas de las cuales solo quedan los huesos? Los investigadores estadounidenses Dan Janzen y Paul Martin se dieron cuenta que analizando las características particulares de las frutas que consumen hoy en día los rinocerontes y elefantes africanos y asiáticos, podríamos extrapolar y saber cuáles habrían sido las frutas consumidas por los antiguos mamíferos gigantes del Cuaternario. Las frutas típicas consumidas por elefantes son grandes, muy aromáticas, de pulpa fibrosa y rica en azúcares, aceites o nitrógeno, indehiscentes (que no se abren para liberar sus semillas), de cáscara gruesa, de colores apagados (verdosos, marrones, rojizos o amarillentos), y con semillas que se defienden mecánica o químicamente de la digestión (Baskin y Baskin, 1998). El botánico francés D. Alexandre en 1978 determinó los rasgos principales de las frutas consumidas por elefantes: todas son mayores a los 5 centímetros de diámetro, pueden tener una sola semilla (o hasta cinco) de cubierta muy dura, o pueden ser incluso de mayor tamaño, pero con numerosas semillas (más de 100) y sin protección dura. Estudios recientes muestran que, al menos en el caso de las palmeras, el tamaño del fruto se relaciona íntimamente al tamaño de su consumidor, y que hoy en día debido a la extinción de gran parte de la megafauna y a la escasez de grandes herbívoros, las palmeras con frutas de mayor tamaño son cada vez más escasas. Incluso la tendencia parece ser que en un futuro predominarán las especies e individuos de frutas más pequeñas (Lim et al., 2020). Los elefantes también consumen grandes chauchas leñosas, cuyas semillas solo reciben agua cuando las chauchas son raspadas. Sin la llegada de agua, la semilla no podrá germinar.

Las legumbres indehiscentes son los candidatos anacrónicos más obvios. En este sentido, la típica fruta consumida por el ganado actual consiste en legumbres largas, secas, elongadas e indehiscentes de color negruzco o marrón oscuro (Miceli-Méndez et al., 2008). Numerosas leguminosas en nuestro país poseen este tipo de chauchas, como ser acacias (*Vachelia* spp., *Senegalia* spp., *Parasenegalia* spp., etc), algarrobos (*Prosopis* spp.), sen de campo (*Senna corimbosa*), el cebil (*Anadenanthera colubrina*), guanacastes u orejas de negro (*Enterolobium cyclocarpum* y *E. contortilisiquum*), yatobá o algarrobo criollo (*Hymenaea martiana*) y ojos de buey (*Dioclea burkartii* y *Dioclea virgata*) (Figuras 12-15). De estas, las especies de *Enterolobium* y *Dioclea* tienen chauchas de gran tamaño e incapaces de germinar por sí solas, a menos que pasen por el tracto digestivo de algún gran mamífero herbívoro o reposen en agua durante mucho tiempo (Figura 15). El sen de campo (*Senna corimbosa*) también posee vainas indehiscentes y semillas que tardan en germinar; esta especie se encuentra restringida en su distribución en bordes de ríos y arroyos (Figura 12). En la gran mayoría de los casos, las chauchas son consumidas frecuentemente por los ganados vacuno y caballar, mientras que *Enterolobium cyclocarpum* es también alimento frecuente del tapir.

Gautier-Hion y colaboradores (1985) detectaron en algunas selvas africanas que la falta de elefantes resulta en que varios árboles no puedan ser dispersados, y debido a las cubiertas duras de sus semillas estas germinan dificultosamente. Estas frutas en general caen al piso apenas maduran o incluso antes de madurar, y esto las pone inmediatamente a disposición de grandes frugívoros que serían capaces de tomarlas del suelo. Como hoy en día esos herbívoros no existen, se producen grandes acumulaciones de frutos debajo de los árboles, lo cual es frecuentemente observado en palmeras (Figura 8). Estas frutas caídas son ávidamente consumidas por caballos, cerdos y vacas.



Figura 12. Vainas indehiscentes de Sen de Campo (*Senna corymbosa*) consumidas por insectos, posiblemente coleópteros de la familia Bruchidae.



Figura 13. Varias chanchas indehiscentes. De izquierda a derecha, de arriba abajo: Acacia negra (*Gleditsia triacanthos*), Sen (*Senna pendula*), Angico (*Parapiptadenia rigida*), Corona de Cristo (*Gleditsia amorphoides*) y Algarrobo (*Prosopis* sp.).

Otro rasgo distintivo de las frutas consumidas por la megafauna es su toxicidad. Aunque este rasgo no es exclusivo ni demasiado común, muchas frutas que hoy en día ingieren elefantes, rinocerontes y otros grandes mamíferos son tóxicas para animales de menor tamaño. De hecho, en África los rinocerontes consumen plantas del género *Euphorbia* que son totalmente impalatables para otros mamíferos (Heilmann et al., 2006). En general, mientras mayor es el animal, mayor es el número, diversidad y volumen de bacterias desintoxicantes que posee en el organismo. Incluso hasta los grandes mamíferos pueden necesitar desintoxicar su sistema digestivo ingiriendo arcillas, un hábito frecuente en los elefantes.

Algunas frutas del Nuevo Mundo que posiblemente fueron consumidas por la mega-



Figura 14. Chanchas comestibles de "poroto" (*Phaseolus vulgaris*).

fauna conservan aún su gran toxicidad, lo que impide a muchos mamíferos, incluyen-

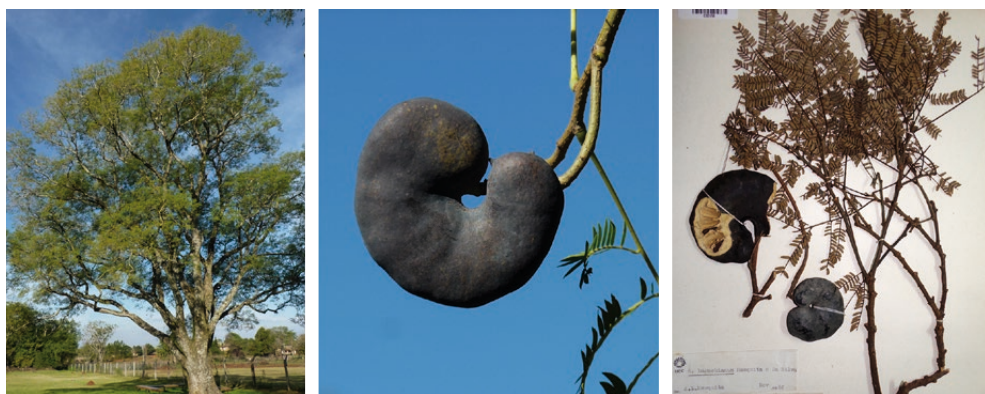


Figura 15. Timbó (*Enterolobium contortisiliquum*). Fotografías de la derecha y centro gentileza de Eduardo Haene.

do el ganado vacuno, consumirlas hoy día. Un caso es el del árbol de Café de Kentucky, cuya cáscara y pulpa es venenosa para el ganado (Zaya y Howe, 2009). En Argentina, algunas especies de zapallos silvestres o sacha-melones (*Cucurbita* spp.), entre otros, tampoco pueden ser consumidas debido a su toxicidad.

Además de las características propias de los frutos, los vegetales consumidos por la megafauna tienen una serie de atributos ecológicos que permiten distinguirlas de otras plantas. Connie Barlow resumió estos rasgos de manera magistral. Las plantas anacrónicas se caracterizan porque sus frutos maduros germinan donde caen (como ya explicamos más arriba, no son dispersados por mamíferos ni otros animales actuales) o son pobremente diseminados. De hecho, Guimaráes y colaboradores (2008) sostienen que tampoco son atractivas para mamíferos arborícolas o aves frugívoras. Las semillas germinan en cualquier parte cuando son plantadas, pero naturalmente solo son frecuentes en terrenos bajos e inundables. Esto se debe a que solo el agua puede hacerlas germinar luego de mucho tiempo.

Como también indicamos más arriba, casi todas las frutas de la megafauna exhiben un nivel de consumo humano, e incluso, son más comunes cuando hay ganado vacuno o caballo.

Otro rasgo que distingue a estas plantas

es su distribución fragmentaria. Debido a la falta de dispersores, las plantas sobrevivientes fueron aislándose cada vez más hasta conformar pequeños parches de individuos, o incluso individuos solitarios separados unos de otros en ocasiones por grandes distancias. La dispersión de estos vegetales se ha visto terriblemente afectada por la desaparición de la megafauna que ya no puede llevarlas a grandes distancias (Pires et al., 2018).

Además, estos vegetales estarían perfectamente adaptados al disturbio constante que generan las grandes manadas de megamamíferos en el ambiente. Hoy en día, los grupos de elefantes destruyen enormes parches de bosques y selvas en África y dejan amplios espacios abiertos, en donde algunas especies vegetales prosperan y se reproducen. Al igual que hoy en día, los vegetales anacrónicos vivían hace miles de años en un mundo en constante estado de cambio. Como resultado, algunos de ellos desarrollaron adaptaciones especialmente útiles para estos parches abiertos y perturbados: habitaban en cualquier lugar donde hubiera un ambiente disturbado, eran (y son) de poca tolerancia a las sombras, tienen una gran resistencia a insectos y patógenos, y al ser poco palatables o sabrosos para mamíferos podrían ser, en palabras de Zaya y Howe (2009) “árboles vencedores de la megafauna”. Estos árboles podrían haber

crecido en grupos pobremente dispersos donde la condición dioica no es perjudicial, sino una ventaja, y donde la clonación y generación vegetativa podría haber sido ventajosa para resistir en esos ambientes en constante cambio. En todos estos rasgos entran algunos árboles como la rara especie de la Patagonia Chilena conocida como Queuele (*Gomortega keule*; Muñoz-Concha et al., 2020). Otros árboles conocidos como Shachamanguas y pertenecientes al género *Grias* (Figura 16) son un ejemplo típico de un árbol anacrónico, aunque han sido pasados por alto por la mayor parte de los investigadores. Habitan las selvas desde Brasil al norte de Sudamérica; son escasos y solitarios y tienen los sexos por separado. Sus hojas son grandes y amplias, y sus frutos comestibles son carnosos y de hasta 15 centímetros de longitud. Poco se sabe acerca de sus interacciones ecológicas aunque ningún mamífero silvestre parece dispersar estos arbolitos con gran éxito.

Además de defenderse de los megaherbívoros, las plantas debieron tener la capacidad de recuperarse luego del ramoneo o del pisoteo de estos animales. Es posible que luego del paso de los grandes megaterios, o de manadas de mastodontes, los árboles caídos y derribados de los bosques del Pleistoceno hayan podido sobrevivir gracias a su sobresaliente capacidad de rebrote. Esta característica se observa en muchos árboles y arbustos del centro de Argentina, como ser el tala (*Celtis ehrenbergiana*) y el coronillo (*Scutia buxifolia*), que son ejemplos extremos de esta habilidad para recuperarse luego de un disturbio. Ambas son dominantes en los bosques del nordeste de la provincia de Buenos Aires. En esta zona son explotados por su leña de gran poder calórico. Luego de ser talados, los tocones producen numerosos rebrotes y como resultado los bosques que sufren explotación tienen un aspecto sombrío, enmarañado e impenetrable, debido a la gran cantidad de ramas que brotan desde la base de los árboles talados (Figura 17).



Figura 16. Sancha Mangua (*Grias theobromicarpa*), ejemplar sostenido por el botánico que la descubrió para la ciencia. Fotografía gentileza de Xavier Cornejo.

En Argentina, existen numerosísimas especies vegetales que parecen compartir estos rasgos anacrónicos y haber sido olvidadas por la última gran extinción (Figuras 18 a 22). La gran mayoría de ellas se encuentran distribuidas en las selvas del norte o en los bosques chaqueños, aunque existen también varios ejemplos de vegetales anacrónicos en la ribera rioplatense, así como en las sierras centrales o la Patagonia.

Las especies del género *Capparis* conocidas comúnmente como Sacha naranja (*Capparis speciosa*) y Sacha sandía (*Capparis salicifolia*) son pequeños árboles o arbustos leñosos con frutas de unos 5 centímetros de diámetro de abundantes semillas. Ambos crecen en ambientes altamente disturbados y peladales o espacios abiertos en los bosques (Figura 18). Sus frutos son muy venenosos cuando están inmaduros, e incluso en la antigüedad eran utilizados por algunos pueblos originarios chaqueños para quitarse la vida. Estos grupos también



Figura 17. Interior de un bosque de tala enmarañado. En la fotografía inferior se observa el crecimiento de las ramas desde la base de un tocón producto del talado previo.

consumían los frutos, si bien se veían obligados a hervirlos varias veces cambiando el agua para eliminar sus toxinas. Debido a esto, los frutos eran guardados como reaseguro para consumirlos sólo ante la escasez de otros alimentos. Si bien al madurar los frutos pierden parte de su toxicidad, sus semillas resultan venenosas si son consumidas. De manera semejante, el Ubajay (*Hexachlamys edulis*; Figura 19) tiene un fruto jugoso, pero de sabor agrio, de unos 5 centímetros de diámetro y de aspecto semejante al de un durazno, con una sola semilla muy dura.

Un caso particular lo constituye la Morera Silvestre (*Morus insignis*), un gran árbol frecuente en ambientes disturbados que produce una enorme cantidad de látex. Sus frutos son pequeños, de color rojizo



Figura 18. Sacha naranja (*Capparis speciosa*). Fotografía gentileza de Eduardo Haene.

y comestibles. Hoy en día no cuenta con dispersores efectivos, de hecho, los tapires suelen consumir sus frutos, aunque destruyen las semillas, lo que impide la dispersión de la planta.

El Yacaratiá (*Jacaratia spinosa*) es un árbol de hasta 30 metros de altura. Produce abundante látex y tanto sus ramas como su tallo están armados de espinas. Su madera es comestible, si bien las espinas en su tronco impiden su acceso a los predadores. Su fruto es una baya amarillenta de hasta 12 centímetros de longitud con numerosísimas semillas. El tapir suele consumirla y sería su principal dispersor.

Janzen y Martin en su clásico trabajo de 1982 listaron entre las especies anacrónicas de Costa Rica al árbol conocido científicamente como *Genipa americana*. Esta especie se distribuye a lo largo de las selvas sudamericanas, alcanzando el norte de Argentina donde se la conoce como Yaguaratiá. Se trata de un árbol mediano, con grandes hojas lustrosas. Sus frutos son grandes bayas



Figura 19. Ubajay (*Hexachlamys edulis*). Fotografía gentileza de Miguel Angulo.

de color castaño de gruesa cáscara tóxica. Los pobladores locales consumen sus frutos de diferentes maneras, incluso fermentados en bebidas alcohólicas. Al igual que otras especies anacrónicas es de crecimiento muy

rápido y es muy frecuente en ambientes disturbados.

Las Guayabas son unas 100 especies de pequeños árboles frutales del género *Psidium* spp. En Argentina cuentan con unas

siete especies diferentes, con frutos de hasta 10 centímetros de diámetro y comestibles, con numerosas semillas duras y un fuerte aroma. De hecho, se trata de una fruta muy apetecida hoy en día, y consumida frecuentemente en toda América. De manera semejante, las Chirimoyas del género *Annona*, que en Argentina están representadas en el NOA y Misiones por las especies *Annona rugulosa*, *Annona neosalicifolia* y *Annona emarginata*, cuyos frutos de rico sabor contienen numerosísimas semillas pequeñas, y sobrepasan fácilmente los 4 centímetros de diámetro.

Posiblemente, uno de los más característicos vegetales anacrónicos sea la Papaya (*Carica papaya*), y en este sentido los investigadores coinciden en que fue consumida en la antigüedad por los grandes mamíferos del Pleistoceno (Figura 20). Se trata de un árbol pequeño, de unos 2 metros y medio de altura, sus hojas y tallos producen abundante látex, y sus frutos son desproporcionadamente grandes, al punto tal que pueden pesar hasta 9 kilogramos. Son de sabor dulce y pulpa gruesa, con infinitas semillas negras de sabor amargo. Es un arbolito que es frecuente, e incluso abundante en ambientes muy modificados.

Como fue indicado antes, las palmeras cuentan con varias especies anacrónicas. Por ejemplo, la palmera Yatay (*Butia yatay*) hoy en día en grave peligro de extinción, y cuyas mayores concentraciones se encuentran dentro del Parque Nacional El Palmar, en la provincia de Entre Ríos (Figura 23). Genera abundantes frutos comestibles de color anaranjado y pulpa dulce y fibrosa, que se disponen en grandes racimos. Sus frutos son consumidos y dispersados por el ganado vacuno introducido, y en el caso de la palmera pindó, también son alimento de los tapires, los que dispersan las semillas de manera efectiva. En áreas donde el ganado vacuno o grandes herbívoros no están presentes o son escasos (como ocurre en parques y plazas de grandes ciudades), los frutos producidos por estas palmeras se



Figura 20. Frutos frecuentes en verdulerías y que seguramente fueron alimento de la megafauna. Arriba: Palta (*Persea americana*), Mango (*Mangifera indica*), Cayote (*Cucurbita ficifolia*), Papaya (*Carica papaya*), Ananá (*Ananas comosus*) y Zapallo (*Cucurbita maxima*). Centro: detalle de Palta cortada al medio. Abajo: detalle de Papaya cortada por la mitad

acumulan debajo, formando con el tiempo cúmulos de frutos en descomposición. Estos frutos en general no germinan y representan un gran desperdicio de energía para



Figura 21. Diversos frutos de mirtáceas de la selva misionera y sur de Brasil. De izquierda a derecha, de arriba a abajo: En la imagen izquierda Cerella (*Eugenia involucrata*), Ubajay (*Hexachlamys edulis*), abajo Pitanga (*Eugenia uniflora*); A la derecha: Uvaia (*Eugenia pyriformis*) y Guaviyú (*Myrcianthes pungens*). Fotografías gentileza de Leo Martin.



Figura 22. Mistol (*Ziziphus mistol*), un árbol bajo de frutos con semilla relativamente grande común en las regiones del noroeste y chaco argentinas. La especie es frecuentemente consumida por el ganado, y es posible que haya sido alimento de los megaherbívoros del Pleistoceno. Fotografía gentileza de por Bruno Bonardi.

la planta madre. Otras palmeras del género *Butia* tienen sus frutos a una altura adecuada para el consumo directo de los grandes mamíferos. El caso muy llamativo es el de *Butia poni*, ya que se trata de una palmera enana que no sobrepasa el metro de altura, presenta los racimos repletos de frutos

entre su corona de hojas que terminan en punta, y su dispersión es tan ineficiente en la actualidad que su distribución ha quedado restringida a un pequeño sector de sabanas en el borde del Parque Provincial Teyú Cuaré en el suroeste de Misiones.

Una de las plantas más llamativa de la selva misionera es el Guembé o Costilla de Cristo (*Philodendron bipinnatifidum*; Figura 24). Esta es una epífita de enormes hojas de hasta 70 centímetros de diámetro y abundantes raíces aéreas. Su fruta es una infrutescencia compuesta por bayas carnosas, que posee un eje comestible, mientras que la cubierta externa es impalatable. La planta emite un olor repulsivo a los predadores mediante órganos especiales conocidos como osmóforos.

Janzen y Martin (1982), así como Guimarães y colaboradores (2009) incluyeron entre los anacronismos a varias especies de bromeliáceas, la familia que incluye a los ananás, piñas y sus parientes (Figura 25). Entre ellos, las especies del noreste argentino *Ananas bracteatus* y *Pseudananas sagenarius* pueden ser consideradas como anacronismos (Figura 26). Son plantas herbáceas de hojas rígidas y márgenes muy espinosos que conforman una especie de corona rodeando a un gran fruto central dulce y sabroso protegido por una cáscara



Figura 23. Palmar y frutos de palmera Yatay (*Butia yatay*). Fotografías gentileza de Eduardo Haene.



Figura 24. Costilla de Adán (*Philodeondron bipinnatifidum*), planta completa y detalle de su infrutescencia.

dura e impalatable. Este fruto es científicamente denominado como “infrutescencia” puesto que se forma debido a la fusión de montones de frutos más pequeños. Las espinas y la gruesa cáscara alejan a la mayor parte de los mamíferos herbívoros, que usualmente no consumen el fruto y en consecuencia, no dispersan sus semillas. Sus

peculiaridades fueron aprovechadas por los guaraníes y otros grupos nativos, que domesticaron y cultivaron esta especie.

Otras plantas argentinas cuyos frutos podrían ser anacrónicos incluyen al Cerezo criollo (*Bunchosia palleescens*), higueras e higueros criollos (unas seis especies del género *Ficus* incluyendo al higuero



Figura 25. Diferentes tipos de bromelias, conocidas como Caraguatães o ananás. La especie de la derecha es *Bromelia serra*, y al medio y a la derecha *Pseudananas*, seguramente *P. sagenarius*. Foto Flor Dosil.



Figura 26. Infrutescencia de Ananá (*Ananas comosus*).

bravo *Ficus luschnatiana*), Jazmín de Uruguay (*Guettarda uruguensis*), Albariño (*Ximenia americana*), Caqui silvestre (*Diospyros inconstans*), Limoneros de monte (*Randia ferox*, *Randia micrantha*), los Aguai (4 especies del género *Pouteria*, incluyendo la llamativa *Pouteria fragrans*) y los Ubajai (varias

especies del género *Eugenia*, de las cuales la mejor conocida es *Eugenia anomala*).

Una planta que merece la pena destacar es el ombusillo (*Phytolacca tetramera*). Se trata de un pariente enano del ombú (no supera el metro y medio de altura) endémico de suelos arenosos, secos y bien drenados en la



Figura 27. Ombusillo (*Phytolacca tetramera*). Una planta endémica de la ribera rioplatense, sus frutos no son consumidos por ningún animal y sus poblaciones son fragmentarias y en vías de desaparición.

región ribereña de la provincia de Buenos Aires (Figura 27). Bien adaptada a la sequía, posee un órgano subterráneo grueso que se asemeja a un rizoma en donde acumula agua. Es dioica y excesivamente tóxica tanto en sus hojas como en sus frutos, los cuales no son consumidos y la gran mayoría se seca o se pudre en la planta. Todos los ejemplares femeninos conocidos tienen más de 50 años (algunos, en La Plata y Magdalena, tienen más de 90 años; y un ejemplar centenario, cultivado en 1917 en la facultad de Agronomía de Buenos Aires, aún sigue vivo). Aunque son plantas longevas y fructifican todos

los años, jamás nadie encontró renovales en el campo, lo que de alguna manera muestra el envejecimiento de sus poblaciones. Se distribuye en unos pocos parches poblacionales separados y compuestos por pocos individuos al borde de la desaparición en Magdalena, Punta Indio, Chascomús y Castelli, por lo que se la considera como “especie en peligro crítico de extinción”. La mayoría de sus poblaciones se encuentran al borde de rutas y caminos, en banquetas con disturbios periódicos como tránsito vehicular, desmalezamiento e incendios. El órgano subterráneo de resistencia permite

que la planta rebrote al final de la próxima primavera. Por todas estas características, el ombusillo puede ser considerado como una especie “anacrónica”.

En suma, muchas de las especies vegetales que se distribuyen a lo largo de nuestro territorio, en especial aquellas de grandes frutos, parecen haber evolucionado durante miles de años codo a codo con la megafauna. Luego de su extinción, estas plantas tuvieron que arreglárselas con dispersores y consumidores secundarios. Es así que cuando paseamos por el campo, o incluso visitamos una verdulería, no encontramos con una enorme cantidad de frutos que fueron consumidos por gigantes del pasado.

Zapallos y zapallitos

Un caso emblemático de vegetales anacrónicos lo constituyen las varias especies de la familia Cucurbitaceae, el grupo que incluye a los zapallos, melones, sandías, pepinos, sandiyejas y calabazas (Figura 28). En general, estas plantas producen toxinas conocidas como cucurbitacinas, con sabor amargo y efecto purgante o abortivo. Esto excluye por supuesto a las variedades domesticadas, donde la pulpa es sabrosa y dulce. Connie Barlow (2000), en el caso de la especie norteamericana *Cucurbita foetidissima* se preguntaba por qué la planta gastaba tanta energía en frutas que nadie consumía ni dispersaba? Sus frutos no se dispersan y su aroma cuando madura es como el de un zorrino (de ahí su nombre científico). Son muy amargas (tienen mucha saponina, esteroides y taninos) y tóxicas para el hombre; el ganado si la consume en demasía puede morir. Puesto que frutas semejantes son consumidas de manera abundante hoy en día por elefantes africanos, esta autora concluyó que al menos este zapallito sería una planta anacrónica.

En este sentido, el investigador Logan

Kistler y colaboradores (2015) trataron en detalle la distribución de las cucurbitáceas, en especial los linajes domésticos y su relación con la extinción de la megafauna. Ellos vieron que los zapallos y zapallitos (plantas del género *Cucurbita*) se encontraban ampliamente distribuidos en el pasado, pero han luego declinado hasta el punto de casi desaparecer.

Estos investigadores descubrieron que la extinción de la megafauna impactó de manera profunda sobre los zapallos. Sabemos, sobre la base de análisis de estiércol fósil en Florida (EE.UU.), que los grandes mastodontes consumían abundantemente zapallos silvestres hace miles de años. Con la extinción de la megafauna y debido a que estas plantas son demasiado amargas para humanos, el ganado, y animales pequeños, los zapallos silvestres se habrían quedado sin dispersores.

Indirectamente, la megafauna también mantuvo el ambiente en tipo mosaico disturbado que es muy beneficioso para las cucurbitas, las cuales se comportan como malezas. El surgimiento de los ambientes antropogénicos y la domesticación reciente ayudaron a la amplia dispersión y abundancia de las especies generalistas de *Cucurbita*, mientras que gran parte de las especies silvestres no adaptadas a esos cambios se encuentran hoy en grave peligro de extinción.

El zapallo criollo, *Cucurbita maxima* es una de las especies que resultó beneficiada por el accionar humano. A esta pertenecen las variedades de enormes calabazas utilizadas en los concursos de tamaño, y la variedad “zapallito” (*Cucurbita maxima* var. *zapallito*) que es consumida inmadura como verdura de estación. También tiene una variedad silvestre conocida como zapallito amargo (*Cucurbita maxima* var. *andreaana*) que crece en suelos modificados como ser terraplenes, cultivos, antiguas taperas y corrales, así como vizcacheras abandonadas. Su calabacita tiene una cáscara endurecida, y un interior seco y fibroso, de un sabor amargo y tóxico que no es digerible por ningún animal



Figura 28. Cucurbitáceas consumidas por el hombre: Cayote (*Cucurbita ficifolia*) y Zapallo (*Cucurbita maxima*).

en la región. López Anido (2013) propuso que debido a que no se han encontrado agentes primarios de dispersión, aquéllos para quienes estaba adaptado el fruto, es muy probable que estos hayan sido integrantes de la megafauna. Hoy en día los frutos de las diferentes especies de zapallos silvestres al madurar se mantienen en su sitio hasta que con el tiempo la cáscara se rompe

y las semillas germinan en el mismo lugar en que se formó el fruto (algunas semillas podrían ser dispersadas por vizcachas), y ocasionalmente transportada unos pocos metros mediante agua de lluvia. Todas estas plantas tienen además una distribución profundamente fragmentaria e irregular. Sin embargo, a pesar de su toxicidad y mal sabor, cuando son procesados, pueden ser

consumidos sin dificultad. De hecho, el arte culinario indígena poseía unas mil recetas para hacer palatables frutos, semillas y raíces de estos vegetales. En el mismo sentido, la hierba rastrera conocida como Sandía de Zorra (*Cucurbitella asperata*), muy frecuente en zonas áridas y semiáridas de nuestro país, exhibe frutos de unos 4 centímetros de diámetro que recuerdan en aspecto a diminutas sandías (Figura 29). Estas frutas son muy tóxicas y de peligroso efecto purgante. Asimismo, otros zapallos que suelen cultivarse en Argentina, como ser la Calabaza (*Cucurbita argyrosperma*), el Zapallo Anco (*Cucurbita moschata*) y el Cayote o Alcayota (*Cucurbita ficifolia*) son en todos sus rasgos coincidentes con frutos anacrónicos.



Figura 29. Sandía de zorra (*Cucurbitella asperata*).

Pastos y otras yerbas

James Janzen (1984), llevó adelante un estudio bastante disruptivo. Este gran ecólogo pensó que no solo las grandes plantas con frutos llamativos se habrían visto afectadas por la desaparición de la megafauna. El sospechó que luego de la gran extinción del Pleistoceno las pequeñas plantas herbáceas que eran consumidas por los enormes herbívoros pastadores habrían experimentado importantes cambios en su estructura poblacional y distribución geográfica, e incluso algunas podrían haberse extinguido. En efecto, a pesar de que muchas de estas plantas pequeñas pueden dispersarse de manera efectiva hoy en día mediante aves, roedores, hormigas e incluso el viento, deberíamos imaginarnos su capacidad de dispersión cuando grandes manadas de herbívoros recorrían las praderas.

Es bien sabido que las pequeñas semillas de dicotiledóneas herbáceas y pastos consumidos como parte de la ingesta de hojas y forrajeo pueden sobrevivir el pasaje por el interior del animal y germinar en sus deyecciones. Henry Ridley (1930) indicó que solo cuando hacemos una lista de las plantas consumidas por un gran herbívoro podemos darnos cuenta de cuantas especies de plantas pequeñas con frutos secos y semillas en cápsulas son dispersadas por estos animales. Por otro método las semillas se desplazarían solo a lugares muy cercanos mediante vuelos cortos o el agua de lluvia. Esto es especialmente evidente en pequeñas especies de las familias Scrophulariaceae, Apiaceae, y Fabaceae, y Rubiaceae.

Janzen estableció una serie de características esperables en las plantas herbáceas anacrónicas: los frutos deben estar entremezclados en el follaje, y así ser consumidos accidentalmente por el herbívoro dispersor. Con el mismo fin, las semillas maduras deben ser retenidas en la planta y no caer al suelo. Las semillas tienen que ser también pequeñas, duras e inconspicuas, tanto para escapar de

la masticación como para evitar escupidas. Y finalmente, la cubierta de las semillas tiene que ser capaz de resistir la digestión durante días e incluso meses. En este aspecto, los elefantes pueden retener pequeñas semillas viables de plantas herbáceas durante unos tres años (Preston, 1983). Finalmente, las semillas deben ser protegidas de predadores convencionales como los roedores y los insectos mediante toxinas severas que no afecten a los grandes herbívoros.

Archibald y Bond (2003) indican que los herbívoros en África seleccionan a las plantas herbáceas de crecimiento lento y hacen que sobrevivan las de crecimiento rápido o aquellas que crecen en ambientes que son físicamente inaccesibles para herbívoros, como ser riscos o pedregales. Del mismo modo, los pastos cespitosos y en forma de mata son más susceptibles a ser afectados por la actividad ganadera, y es posible que lo fueran también por los megaherbívoros. Otros pastos, como la Espiguilla (*Poa pratensis*), se encuentran bien adaptados a soportar el sobrepastoreo. Este pasto se caracteriza por su baja estatura y cortas hojas, su tolerancia a ser cubierto por barro, la presencia de escasas flores y alta reproducción vege-

tativa, rizomas subterráneos, y brotes ubicados cerca del nivel del suelo (Mack y Thompson, 1982). Además, plantas anuales como la Cebadilla criolla (*Bromus unioloides*) toleran bien la presión de forrajeo y tienen una tasa de crecimiento muy rápido (Figura 30). En este sentido, la introducción de ganado y ovejas al oeste de las Montañas Rocallosas (EEUU) transformaron en pastizales a una vegetación previamente dominada por dicotiledóneas anuales de invierno, reforzando la hipótesis de que grandes vertebrados determinan la distribución relativa de los modos de crecimiento de las plantas en algunos ecosistemas, favoreciendo en muchos casos a las especies de rápido crecimiento y resistentes al pastoreo (Mack y Thompson, 1982; Galetti et al., 2018). La mayor parte de las gramíneas de los pastizales del globo tienen lo que se conoce como “crecimiento compensatorio”: cuando un animal pastador consume sus hojas en la estación adecuada, la planta responde creciendo más vigorosamente desde yemas ubicadas en su base. Sobre esta base no es improbable pensar que los pastizales de hierbas rizomatosas, capaces de reproducirse asexualmente, hayan coexistido con megamamíferos herbívoros.



Figura 30. Pastos (Poaceae) posiblemente relacionados a la megafauna. A la izquierda Cebadilla criolla (*Bromus unioloides*) y a la derecha Espiguilla (*Poa pratensis*).

A modo de resumen, podemos ver que no solo las plantas que portan enormes frutos son anacrónicas, sino también hierbas pequeñas e incluso pastos comunes, desarrollaron sus principales características producto de la coevolución con grandes mamíferos pastadores hoy desaparecidos.

Los algarrobos

En su trabajo clásico, Janzen y Martin (1982) observaron que las vainas indehiscentes son las más obvias candidatas a ser dispersadas por la megafauna. Estas vainas son las frutas predominantes dentro de la familia de las leguminosas o Fabaceae, que incluye entre otros a algarrobos, ceibos y acacias, y que en nuestro país cuenta con unos 101 géneros nativos, 14 exóticos y unas 580 especies distintas (Figura 31).

Aparentemente, los miembros de esta familia poseedores de grandes chauchas indehiscentes son nativos de América del Sur, y habrían migrado hacia el norte hace varios millones de años durante el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI). Estas chauchas, según Barlow (2000) habrían entonces coevolucionado junto con ungulados nativos sudamericanos o perezosos terrestres, que habrían sido sus dispersores naturales. El análisis de bosta de perezosos fósiles en Norteamérica, así como el *Mylodon* de nuestra Patagonia demuestra que estos animales consumían de manera abundante frutos de algarrobos del género *Prosopis*.

Las especies más llamativas de Fabaceae en nuestro territorio se agrupan entre los algarrobos (género *Prosopis*) y las acacias (género *Vachelia*, *Senegalia* y *Parasenegalia*, antes conocidos como *Acacia*; Figura 32). Ambos son dispersados ocasionalmente por aves y hormigas (las hormigas podadoras del



Figura 31. Planta y espinas de Algarrobo blanco (*Prosopis alba*), chauchas indehiscentes de *Prosopis* sp., hacia la derecha.



Figura 32. Árbol y ramas con espinas de Acacia (*Vachelia caven*).

género *Acromyrmex*), y los algarrobos de manera secundaria por maras y zorros. Las frutas de las leguminosas son abundantes y de alto valor nutritivo, las chauchas son tan deliciosas que muchos grupos nativos las hicieron uno de sus principales recursos y fueron utilizadas para confeccionar bebidas (chicha) y distintos tipos de alimento (patay, arrope, harina tostada). Su abundancia es tal, que se ha calculado en algunos lugares una producción por hectárea de alrededor de 1000 kg, lo que les permite a muchas familias obtener en unas pocas horas suficientes frutos para subsistir por varios meses (Figueroa y Dantas 2006). Muchas leguminosas debido al gran tamaño de las semillas y la falta de una cubierta carnosa que las rodee son incompatibles con la dispersión ornitócora (mediada por aves); de hecho, poseen poca agua, lo que las hace poco atractivas para las aves frugívoras.

Entre las fabáceas (también conocidas como leguminosas), Janzen y Martin (1982) y Bucher (1987) concluyeron que los candidatos más obvios para ser considerados anacrónicos son los algarrobos y sus parientes, todos ellos incluidos dentro del género *Prosopis*. Se conocen más de 40 especies y en muchos ambientes son las plantas dominantes. El género *Prosopis* juega un importante rol en la organización de las comunidades

bióticas, ayuda a modificar características ambientales extremas y mantiene la complejidad de los ecosistemas, siendo un valorable recurso espacial y alimentario para los animales (Mares et al., 1977).

Es bien conocido el efecto beneficioso que produce el ganado vacuno sobre diferentes especies de *Prosopis* (Fisher, 1977). Campos y Ojeda (1997) han demostrado que las semillas de *Prosopis* tienen una cáscara muy resistente que retrasa la germinación pero que las previene de ser destruidas al pasar a través del tracto digestivo de los animales herbívoros. Grandes cantidades de chauchas han sido halladas en bosta de ganado y muchas de esas semillas permanecieron viables, es decir capaces de germinar, después de haber atravesado el tracto del animal. Brown y Archer (1989) indican que la alta densidad de plántulas en áreas con ganado, en contraste con la ausencia de plántulas en áreas sin ganado, sugiere que las tasas de invasión de pastizales por algarrobos se habrían incrementado substancialmente siguiendo la introducción y dispersión del ganado (Figura 33). En concordancia, Campos y colaboradores (2011) indican que el ganado es un exitoso dispersor de *P. flexuosa*, *P. caldenia*, y *P. ruscifolia*, mientras que Vélez (2013) muestra que es el principal dispersor de Algarrobo dulce (*P.*



Figura 33. Pastizal invadido por Aromillo (*Vachellia caven*) debido a dispersión por ganado ovino, en la localidad de San Pedro, provincia de Buenos Aires. Fotografía cedida gentilmente por José Luis Aguilar.

flexuosa) y Algarrobo chileno (*P. chilensis*) en Córdoba. En este sentido, estudios recientes en bosques protegidos de *P. flexuosa* en los cuales no se permite entrar al ganado, revelan una densidad de plántulas y una tasa de supervivencia muy bajas en relación con la producción de semillas, adjudicando esta discordancia a una limitación en la dispersión debida a la falta de grandes mamíferos dispersores.

De hecho, Rolando León y David Anderson (1983) consideran que, en algunos casos, como ser el Occidente de la Región Pampeana, la colonización por parte del género *Prosopis* en el pastizal se debería a que el ganado vacuno los dispersó con sus fecas. En este sentido, Di Iorio y Turienzo (2015) registran *Prosopis affinis* para el talar de Barranca en Campo de Mayo, una especie que Burkart (1967) señaló como excepcional en norte de la provincia de Buenos Aires, y que aparentemente fue introducida desde el norte con antiguos arreos de vacunos.

Brown y Archer (1987) han entendido que la pérdida de la megafauna en el Nuevo Mundo podría haber restringido la dispersión de *Prosopis* y otros árboles y arbustos leñosos en los pastizales. Debido a esto, durante gran parte del Holoceno, la ausencia de megamamíferos resultó en la paulatina desaparición de estas especies arbóreas (acacias y algarrobos) en los pastizales y otros ambientes abiertos. Luego, con la introducción del ganado doméstico por parte de los conquistadores españoles, estos árboles habrían recommenzado a prosperar y dispersarse nuevamente hasta el día de hoy.

En Argentina, es muy común la fabácea invasora conocida como Acacia Negra (*Gleditsia triacanthos*), originaria de Estados Unidos. Es un árbol de crecimiento rápido que puede llegar hasta unos 30 metros de altura en menos de 40 años y tiene gran capacidad de regeneración, tolerando bien las podas y cortes. Sus tallos están cubiertos por múltiples y agudas espinas defensivas de hasta

20 centímetros de longitud y sus frutas son legumbres comprimidas de color marrón oscuro, negruzcas, indehiscentes y de hasta 50 centímetros de longitud (Figuras 10 y 13). Estas chauchas permanecen varios meses sobre las plantas para luego caer al suelo. Cuando la planta crece en tierras bajas inundables los frutos caídos se descomponen y se establecen plántulas rápidamente.

Sin embargo, alejada del agua, es un invasor común en nuestros pastizales pampeanos, ya que el ganado gusta de sus legumbres y dispersa las semillas; la germinación ocurre en las respectivas deyecciones. Di Iorio y Turienzo (2015) observaron en Campo de Mayo, pleno conurbano bonaerense, una gran expansión de este árbol en los últimos 15 años. Sin lugar a dudas, el ganado es el gran responsable de su rápida dispersión.

Tunales

Los tunales son agrupaciones densas, casi monoespecíficas, de cactus del género *Opuntia*, salpicadas con algunos individuos de acacias y algarrobos, especialmente frecuentes en el noroeste argentino. Formaciones muy semejantes existen en México, y son conocidas como "Nopaleras". Estas agrupaciones fueron estudiadas por Janzen (1986) quién las consideró anacrónicas en todo sentido. Janzen (1986) nos dice que los ecólogos se olvidan del rol central que debió haber tenido la megafauna en la evolución de las características únicas y particulares de estos tunales.

No es casual que la mayor parte de las plantas perennes de los tunales (y otras plan-



Figura 34. Hacia la izquierda y abajo a la derecha Tuna (*Opuntia* sp.), arriba a la derecha un cactus Candelabro (*Cereus forbesii*). Fotografía de la izquierda cedida por Florencia Dosil, las de la derecha cedidas gentilmente por Bruno Bonardi.



Figura 35. Paisaje con Cardones (*Trichocereus pasacana*). Es posible que estas enormes plantas suculentas cubiertas de espinas y con grandes frutos ubicados muy alejados del suelo pudieron haber sido alimento de la megafauna.

tas de desiertos) tengan grandes frutos carnosos (Figuras 34 y 35). Las tunas tienen frutas con la misma cantidad de agua y azúcar que un melón o un pepino e incluso huelen parecido. También llama la atención que las tunas tengan frutos bien alejados del suelo, en el margen superior de cada “paleta”. Estas serían fáciles de alcanzar para un mamífero de gran tamaño, pero inaccesibles para animales más pequeños o medianos. A pesar de eso, los zorros y las tortugas consumen los frutos de las tunas, y posiblemente fueron vitales para la supervivencia de los tunales luego de la extinción de la megafauna.

Sin embargo, es el ganado vacuno y caballar introducido esel que consume grandes cantidades de frutas de cactus caídos y las dispersan lejos (Morello y Saravia Toledo,

1959). En este sentido, Bucher (1987) muestra que la especie *Opuntia quimilo* incrementa su presencia en zonas fuertemente pastoreadas, y tiende a desarrollar un círculo alrededor de las casas en donde el pastoreo por cabras y ganado es intensivo. Finalmente, en la bosta de perezosos terrestres norteamericanos los restos y espinas de *Opuntia* son muy frecuentes, mientras que el Patagonia, la bosta de los milodontes arrojó numerosos rastros del cactus *Maihuenia*, lo cual corrobora de alguna manera la cercana asociación entre cactus y megafauna.

Los tunales o cactales son acompañados a lo largo de los Andes y en Centro y Norteamérica por plantas parientes de yucas y agaves, todas ellas con grandes espinas y frutas ubicadas a gran altura (Figura 36).



Figura 36. Agave (*Agave americana*), planta y detalle de las espinas en sus hojas.

En este sentido, la abundancia de restos de estas plantas en la bosta de perezosos fósiles norteamericanos sostiene el consumo de estos vegetales por parte de la fauna extinta.

Siguiendo a Janzen, no es improbable que numerosas cactáceas (tal vez casi todas ellas) hayan coevolucionado con la megafauna hoy día extinta. Un reciente estudio muestra que casi el 30% de las especies de cactáceas están en grave peligro de extinción, especialmente debido a la modificación ambiental y la extracción de individuos silvestres por parte de los coleccionistas (Goettsch et al. 2015). No es descabellado pensar, que además de dichas amenazas, muchas de estas especies que hoy en día se encuentran en peligro sufran el daño irreparable de haber perdido sus principales dispersores hace miles de años.

Espinas, púas y venenos: armamento contra los megaherbívoros

Una de las formas que tienen las plantas para repeler a los herbívoros son las espinas, púas y otras estructuras defensivas.

Ante la ausencia de grandes herbívoros, los botánicos han intentado explicar la existencia de espinas en plantas de ambientes áridos, como nuestra Patagonia o Monte, en el contexto de su interacción con el ambiente físico. Según estos investigadores, las espinas en las plantas de desiertos donde los grandes mamíferos ramoneadores son escasos o mayormente ausentes se habrían desarrollado para evitar la pérdida de humedad y la incidencia del sol (Buxton, 1923). Sin embargo, los investigadores no habían pensado que, en áreas hoy desprovistas de grandes herbívoros, las espinas pudieron ser útiles en tiempos pasados, cuando los megamamíferos ramoneaban sobre estos vegetales. Es decir, características vegetales sin función hoy en día, son estructuras que fueron alguna vez defensivas.

Un factor que hizo pensar a los investigadores que la existencia de espinas en las plantas era el resultado de un clima árido y que su presencia no sería defensiva, se debe a que en África las plantas espinosas son consumidas abundantemente por camellos y jirafas; esto reforzó la idea de que su presencia no era suficiente para desalentar a los herbívoros. Janzen (1986) enfrentó de manera astuta esta aparente contradicción. En primer lugar, si bien los mamíferos ra-

moneadores comen plantas espinosas, se cuidan bien de consumir especialmente ramas con espinas escasas o ausentes. En segundo lugar, las plantas que son atacadas por estos herbívoros son solo aquellas que se encuentran hacia los márgenes de las comunidades, mientras que las plantas que están hacia el interior están a salvo debido a que los mamíferos no penetran en arbustales o arboledas donde la mayor parte de las plantas son espinosas. Las espinas en muchas de esas plantas se ubican en la zona superior, que es donde las jirafas y grandes herbívoros ramonean, mientras que en partes bajas son mucho más escasas. Yucas, acacias, algarrobos y nopales son muy altos, pero tienen defensas especialmente ubicadas en la parte superior de las plantas, en lugares que únicamente se encuentran al alcance de la megafauna (Barlow, 2008).

La abundancia de espinas hace a estas plantas menos palatables y poco nutritivas, por lo que nunca son las especies preferidas por los grandes herbívoros. La eficiencia de las espinas ha sido demostrada en varios estudios, que indican que las hojas y tallos espinosos sufren menos el ramoneo que las partes que están desarmadas (Cooper y Owen Smith, 1986). Más aún, existen plantas que cambian su forma de crecimiento a través del tiempo. Cuando superan la altura inferida de sus consumidores, dejan de tener espinas y otras estructuras defensivas (vease Johnson, 2009). Un ejemplo local de esta estrategia es el árbol conocido como Mora amarilla (*Maclura tinctoria*).

Hay que tener en cuenta que la generación de espinas insume un costo energético importante para la planta debido a que debe invertir energía en estructuras que no sirven para reproducción o crecimiento (Goldel et al., 2016). En concordancia con esto, y teniendo en cuenta que la existencia de espinas en las plantas es mayormente defensiva, en zonas donde no hay ganado, los vegetales tienen menor cantidad de espinas. Esto fue comprobado en varios estudios. Gödel y colaboradores (2016) observaron que en todas

las especies de palmeras espinosas la longitud de las espinas de las hojas, así como su densidad se incrementaron ante la presencia de ganado, y lo mismo ocurre con varias especies africanas de acacias que reducen el tamaño y cantidad de espinas ante la ausencia de herbívoros (Young et al., 2003). Finalmente, en zonas donde no hay (ni hubo) megaherbívoros, como ser islas oceánicas alejadas, las plantas suelen carecer de espinas (Burns, 2014). Incluso, Bucher (1987) indicó que tanto en el Neotrópico como en África las acacias poseen grandes espinas, mientras que, en Australia, donde no hay grandes herbívoros autóctonos, las espinas están ausentes.

Ejemplos sobresalientes de plantas espinosas son los vinales y alpatacos como *Prosopis vinal* y *P. kuntzei*, en ambas las espinas superan los 30 cm. de longitud y *P. alpataco* con espinas abundantísimas de más de 6 centímetros de longitud (Figuras 37 y 38). Bucher (1987) refirió que esta defensa parece excesiva para los pocos herbívoros que sostienen las Regiones Chaqueña y Monte, y parece estar en lo cierto.

Otro caso de notable espinescencia son los palos borrachos *Ceiba speciosa* y *C. insignis* (Figura 38). Bucher afirmó que su médula guarda mucha agua, y cuando las espinas son removidas, el ganado aprovecha y ávidamente consume la madera del árbol. En este caso, las espinas habrían disuadido a los grandes mamíferos de consumir el tronco, lo cual resultaría fatal para la planta.

La madera de consistencia excesivamente dura también impediría el descortezamiento (López Anido, 2013), como es el caso de varias especies de quebrachos (*Schinopsis balansae*, *S. lorentzii*, *S. marginata*). Su nombre vernáculo significa quiebra-hacha y son bien conocidos por la notable dureza de sus maderas. Su madera está también impregnada de taninos, que la hacen notablemente tóxica, y su tronco suele portar ramas espinosas defensivas. Tales defensas parecen ideales para mantener a raya animales que consumen corteza o madera, aunque actual-



Figura 37. Plantas con ramas cubiertas por enormes espinas defensivas; arriba: *Prosopis alpacato*, abajo izquierda: Huaschilla (*Prosopis sericantha*), abajo derecha: Palo Mataco (*Prosopis kuntzei*).



Figura 38. De izquierda a derecha: Prosopis alpataco, Tambetari (*Zanthoxylum fagara*) y Palo Borracho (*Ceiba speciosa*).

mente no existen herbívoros con esas adaptaciones en el área.

Janzen y Martin (1982) citan varias plantas con características defensivas anti-megaherbívoros: las palmeras espinosas *Bactris*, *Acrocomia* (en Argentina representada por *Acrocomia aculeata*, también conocida como Nuez del Paraguay; Figura 39) y *Astrocaryum*, los árboles con espinas en sus troncos *Hura crepitans*, *Bombacopsis quinata*, *Zanthoxylum rhoifolium*, *Zanthoxylum fagara* (ambas especies

de *Zanthoxylon* están presentes en Argentina, junto al Sacha limón *Zanthoxylum petiolare*) y espinas recurvadas en ramas y hojas de *Sphinga platyloba* y varias especies de *Mimosa* y *Vachelia*. Otros ejemplos los constituyen el Coronillo blanco (*Xylosoma pubescens*) cuyos troncos poseen ramilletes de grandes espinas, la espinosa sacha rosa (*Pereskia sacharosa*) y la palmera conocida como “Caranday” (*Trithrinax campestris*) que protege sus cogllos con coronas de espinas agudas.



Figura 39. Estípote de la Palmera espinosa o Nuez del Paraguay (*Acrocomia aculeata*). Fotografía gentileza de Eduardo Haene.

Barlow (2008) indica que los espinos del género *Crataegus*, tienen características defensivas contra el ataque de herbívoros. Se trata de árboles bajos con espinas largas y rectas en ramas enredadas y en zig-zag con hojas simples de márgenes espinosos. Estos rasgos existen en numerosos árboles y arbustos, incluyendo especialmente al “Sombra de Toro” (*Jodina rhombifolia*). Se trata de un árbol bajo, de unos 5 metros de altura, muy espinoso (Figura 40). Cada hoja es de contor-

no romboidal y cada uno de sus tres vértices libres se ve rematado por una espina aguda.

En resumen, todas estas plantas tienen armas defensivas contra animales que ya no están y que llevan 10.000 años desaparecidos. Esto también llamó la atención del paleontólogo Fernando Novas (2006) quien consideró que las espinas de los algarrobos y parientes seguramente serían una defensa útil para alejar a los megaherbívoros.

Finalmente, algunas plantas aromáticas



Figura 40. Sombra de Toro (*Jodina rhombifolia*) y detalle de sus hojas con espinas en las esquinas.



Figura 41. Jarilla macho (*Larrea cuneifolia*).



Figura 42. Sacha-col (*Synandropadix vermitoxicus*), planta completa y detalle de fructificación. Fotografía cedida gentilmente por Sebastián Santeccchia y la de la derecha por Hormi Olibel.

como la Jojoba (*Simmondsia chinensis*), las jarillas (*Larrea* spp.; Figura 41), la Brea (*Cercidium praecox*), el abrojo *Xanthium spinosum* y varias especies de *Solanum*, así como diversos arbustos de las familias Asteraceae y Asclepiadaceae tienen resinas y químicos que no pueden explicarse adecuadamente si no es a la luz de evitar la predación por megaherbívoros (Janzen, 1986).

En este respecto, el Sacha Col (*Synandropadix vermitoxicus*) es un ejemplo en el que vale la pena detenerse. Se trata de una hierba que alcanza cerca de 1 metro de altura y con una flor llamativa de color rojo carne y bayas coloradas. Es nativa del Gran Chaco (Bolivia, Paraguay y Argentina) y regiones aledañas; es escasa y está distribuida en parches en suelos secos y arcillosos (Figura 42). El gran botánico Carlos Spegazzini (1896) describe que “las inflorescencias y las espigas fructíferas despiden un olor pesado,

repugnante, viroso, y al podrirse lo cambian en olor de conicina muy fuerte y característico”. Es venenosa y picante, profundamente tóxica, y solo puede ser consumida luego de ser cocida o preparada adecuadamente. Esta planta es utilizada por numerosos grupos indígenas, especialmente en el pasado, tal como lo describe en detalle el investigador Pastor Arenas (Arenas, 2016).

En resumen, podemos pensar que muchas plantas aromáticas o tóxicas utilizaron en el pasado su arsenal químico para espantar antiguos mamíferos ramoneadores. Hoy en día somos testigos de numerosas plantas que no solo utilizan su arsenal físico, sino también defensas químicas para protegerse de herbívoros que dejaron de existir hace 10.000 años. Sin embargo, estas defensas han vuelto a ser útiles para defenderse del ganado exótico introducido por los europeos hace unos 500 años.

Tortugas gigantes, tomates pequeños

Durante el Pleistoceno, la mayor parte de la megafauna estaba conformada por grandes mamíferos. Sin embargo, en regiones como la Mesopotamia y el noreste de la provincia de Buenos Aires eran frecuentes grandes tortugas terrestres de hasta 1,5 metros de longitud (Figura 43). Estas tortugas gigantes, pertenecientes al género *Chelonoidis* fueron muy diversas y en algunos yacimientos llegaron a ser abundantes.

Si bien es difícil hacerse una idea del rol ecológico de estos animales, podemos explorar la forma en que especies similares afectan sus ambientes hoy en día. Las 7 especies de tortugas gigantes de las Islas Galápagos (complejo "*Chelonoidis nigra*") son reconocidas como grandes modeladoras del paisaje y la vegetación. Estas tortugas insulares constituyen una valiosa fuente de información para conocer las plantas que se relacionan a estos reptiles. En este aspecto, Janzen (1986) indica que estos quelonios habrían sido uno de los principales factores modificadores y dispersores de los tunales en las Islas Galápagos. Por otra parte, estudios llevados adelante en Argentina muestran que las tortugas terrestres actuales, de mucho menor tamaño que las extintas,

ayudan a la dispersión y germinación de las tunas (*Opuntia*), y la relación entre ambas puede considerarse casi simbiótica (Richard, 1999). De este modo, es posible que tunales y nopaleras se hayan visto afectados negativamente luego de la extinción de las tortugas gigantes hacia fines del Pleistoceno. No es improbable que los tunales dispersos que se encuentran en el litoral argentino y región pampeana hoy en día, en zonas donde no existen quelonios terrestres, constituyan también anacronismos.

Pero no sólo las tunas habrían sido afectadas por la desaparición de estas tortugas gigantes. Una clave acerca de las otras especies que pudieron sufrir el impacto de la extinción de estos animales nos la da el estudio de Rick y Bowman (1961). Estos autores analizaron la estrecha relación entre los tomates silvestres y las tortugas gigantes de Galápagos. El tomate silvestre *Solanum esculentum* y sus formas emparentadas muestran como característica única la gran capacidad de latencia de la semilla, por lo que menos del uno por ciento de sus semillas germinan sin ningún tipo de tratamiento. Sin embargo, luego de su ingesta por tortugas, hasta el 80% germinan rápido y bien. Entonces, es posible que este tomate haya coevolucionado junto a las tortugas gigantes. En este sentido, Barlow (2008) analizó *Solanum elaeagnifolium*, una planta distribuida en el norte y centro de Argentina y conocida



Figura 43. Reconstrucción y caparazón fosilizado de Tortuga gigante (*Chelonoidis* sp.) del Pleistoceno de la provincia de Entre Ríos. Fotografía gentileza de Adrián Giacchino.



Figura 44. Detalle de duraznillo (*Solanum glaucophyllum*). Fotografía cedida por Julio A. Milat.

vulgarmente como melonillo o tomatillo de campo. Esta especie contiene alcaloides tóxicos para el ganado que impiden su dispersión por mamíferos, pero no así por reptiles. Los reptiles son repelidos por taninos, pero sobrepasan ampliamente a los mamíferos en la tolerancia a estos alcaloides. Los frutos de esta planta son amarillos o rojizos, colores típicos de las especies consumidas por quelonios, por lo que es muy probable que haya sido un alimento para estas enormes tortugas.

Otras especies del género *Solanum*, como el Duraznillo (*Solanum glaucophyllum*) pudieron haberse visto afectadas por la extinción de los grandes quelonios. El Duraznillo es una especie típica de la región pampeana y el Chaco húmedo en Argentina (Figura 44). La planta consta de un tronquito o “varilla” (por lo cual en la Mesopotamia se conoce a las agrupaciones de esta planta como

varillales) de uno o dos centímetros de diámetro y poco más de un metro de alto, poco ramificado, con algunas hojas alargadas y flores en la parte superior. Es muy tóxica para el ganado y sus frutos no son comidos frecuentemente por aves o mamíferos, a excepción de la cotorra común (*Myiopsitta monacha*) que parece consumirlos con cierta frecuencia, y al igual que otros psittácidos, su tolerancia a las toxinas es bien conocida. Las semillas del Duraznillo germinan luego de estar un tiempo en el agua. Los frutos maduran en lo alto de la planta, pero caen al suelo en verano, cuando el nivel de las lagunas en donde crecen se encuentra en el punto más bajo. Debido a esto, su distribución ocurre en parches densos relacionados a zonas temporalmente inundables, que resultan principalmente de la multiplicación vegetativa gracias a sus rizomas gemíferos. Al igual que sus parientes es posible que esta planta se hubiera beneficiado por el consumo de sus frutos y dispersión de semillas por parte de grandes quelonios.

Otras especies que pudieron ser dispersadas por las tortugas gigantes extintas son los Farolitos pertenecientes al género *Physalis* (Figura 45). Son también solanáceas con una gran cantidad de alcaloides y frutos amarillentos o anaranjados. Hoy en día son comidos y dispersados de manera exitosa por tortugas terrestres (Barlow, 2000), mientras que no son consumidos por mamíferos o aves. Si bien estas especies de *Physalis* y *Solanum* seguramente no dependen de manera exclusiva de las tortugas para su dispersión (es probable que otros reptiles como lagartos overos, o incluso algunas aves las consuman), la desaparición de los quelonios posiblemente haya afectado negativamente la capacidad de propagación de dichas plantas.

Como fue mencionado más arriba, las tortugas se alimentan de manera frecuente de plantas muy tóxicas. En su dieta incluyen vegetales de la familia Aristolochiaceae conocidas como Papas de Monte (*Prosopanche americana*, *P. bonacinae*). Estas plantas son de



Figura 45. Camambú (*Physalis viscosa*), detalle del fruto.

aspecto único: mayormente subterráneas, polinizadas por escarabajos nocturnos, y parásitas obligadas de raíces de otras plan-

tas (Figura 46). Sus frutos subterráneos son duros y olorosos y son tóxicos y letales al ganado y otros mamíferos (Ragonese y Milano, 1984). Las tortugas buscan estos frutos y los detectan mediante el olfato; luego de consumirlos dispersan sus semillas (Richard, 1999). Estos vegetales se distribuyen en varias provincias argentinas, siempre en relación con la distribución de quelonios. Sin embargo, también se encuentran poblaciones de estas plantas por fuera de esa distribución, en las provincias de Corrientes y Buenos Aires. Otro *Prosopanche* recientemente descubierto en Brasil, *Prosopanche demogorgoni*, solo vive en una pequeña localidad del Estado de Santa Catarina. Tanto la planta a la que parasita, *Baccharis ulicina*, como el tipo de vegetación entre la que crece (llamado Vassoural) y el clima de esa localidad, ocurren en muchas partes de este Estado y en los estados vecinos. Sin embargo, la planta no se distribuye más allá que unos cientos de metros cuadrados. Es evidente que la dispersión de esta planta

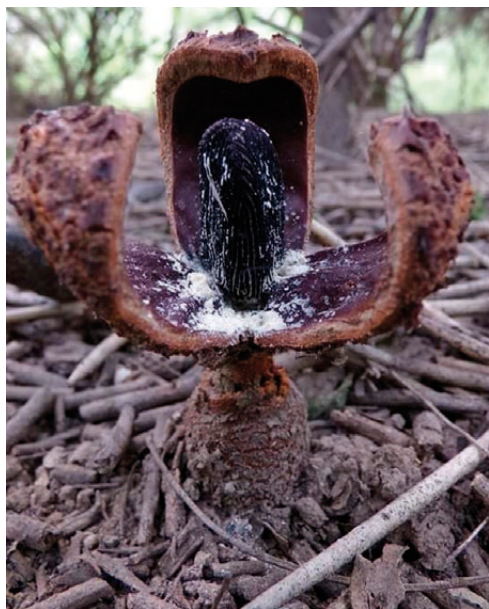


Figura 46. Papa de Monte (*Prosopanche americana*), planta parásita apetecida especialmente por tortugas terrestres. A la izquierda detalle de su floración, a la derecha la planta con su fruto subterráneo. Fotografía de la izquierda gentileza de Bruno Bonardi, a la derecha fotografía por Miriam Nielsen.

está siendo limitada por algún componente faltante. No es improbable que estas poblaciones (en clara retracción) puedan constituir relictos de una más amplia geonemia en el pasado, hoy en día fragmentada debido a la extinción de los enormes quelonios que fueron sus dispersores.

Hongos, insectos y pájaros: anacronismos por fuera de los vegetales

Hasta ahora nos hemos referido de manera casi exclusiva a los anacronismos vegetales. Como dijimos antes, en la mayor parte de los casos, las plantas tardan más que los animales en responder a los grandes cambios ambientales. Los animales tienen una respuesta mucho más rápida y existen en una compleja red de relaciones ecológicas. La desaparición de una especie animal genera un efecto cascada en muchas otras con las cuales interactúa; de hecho, aproximadamente el 80% de las extinciones se relacionan solo de manera indirecta a las especies animales desaparecidas. Es por esto que el reconocimiento de anacronismos en animales aún es complicado y no ha sido estudiado en gran detalle.

La huella que dejaron las extinciones de los grandes mamíferos en la fauna de nuestro continente aún está por definirse. Cristoffer y Peres (2003) en un trabajo excepcional indican que las principales diferencias entre las faunas de África y de América del sur radican especialmente en la falta de grandes mamíferos herbívoros en esta última. Esta ausencia ha sido solventada por herbívoros de menor tamaño, incluyendo caracoles, iguanas, mariposas, roedores y hormigas cortadoras de hojas. Grandes cantidades de estos pequeños herbívoros serían los responsables de "balancear" el ecosistema en ausencia de grandes mamíferos herbívoros. La abundancia de mesocarnívoros como

zorros, zorrinos y hurones, sería otro factor relacionado a la pérdida de la megafauna. Lo mismo ocurre con los mamíferos herbívoros como guanacos y ciervos, los que son muy poco diversos, pero ampliamente distribuidos. Estos generalistas se habrían expandido rápidamente, sufriendo una explosión demográfica y habrían ocupado todos los nichos abandonados por los grandes herbívoros luego de su extinción. Esta serie de rasgos, como ser abundancia de mesocarnívoros (Taylor et al., 2016), y un gran incremento de roedores herbívoros y granívoros (Dirzo et al., 2007) es comparable a la de regiones en África donde ocurrió la defaunación de herbívoros grandes, ya sea por caza indiscriminada o pérdida del hábitat.

Recientemente, los investigadores Desbiez y Kluyber (2013) estudiaron en detalle el rol del Tatú Carreta (*Priodontes maximus*) como un ingeniero de ecosistemas. El Tatú Carreta es un enorme armadillo de metro y medio de longitud que supera los 50 kilogramos de peso. Con sus grandes garras de hasta 20 centímetros puede excavar enormes madrigueras que alcanzan los 6 metros de profundidad y que afectan en gran medida en paisaje circundante. Estas madrigueras resultan en hábitats novedosos y sirven de refugio para una gran cantidad de vertebrados y artrópodos (Di Blanco et al., 2020). En este sentido Pitman y colaboradores (2004) han indicado que el escasísimo Zorro de Orejas Cortas (*Atelocynus microtis*) depende de manera casi exclusiva de las grandes madrigueras abandonadas de Tatú Carreta para establecer su nidad. Este zorro es uno de los mamíferos más raros de Sudamérica, y se lo encuentra sólo en algunos bosques al sur del Amazonas. Es bien sabido que los grandes perezosos e incluso algunos gliptodontes fueron capaces de excavar gigantescas cuevas, que aún subsisten en varias localidades de Argentina y Brasil. Estas grandes cavernas, que fueron muy frecuentes en el Pleistoceno, pudieron haber sido un ambiente propicio para este zorro, que hoy en día debe contentarse con las



Figura 47. Dos escarabajos peloteros (*Eucranium* sp.) acarreado bosta de caballo para su nido. Fotografía gentileza de Julia D'Angelo.

cuevas del poco numeroso y esquivo Tatú Carreta. No es descabellado pensar que la escasez del Zorro de Orejas Cortas se rela-

cione a la exigüidad de madrigueras disponibles para criar su prole.

El investigador brasileiro Carlos Yamashita (1997) llevó adelante una hipótesis de gran interés. Este autor es un reconocido especialista en los grandes papagayos del género *Anodorhynchus*. Estos papagayos con sus afilados picos son capaces de abrir y consumir los duros frutos de grandes palmeras (Figura 48). Hoy en día son muy escasos y se encuentran en grave peligro de extinción. Yamashita observó durante años a estos papagayos en su ambiente natural. El vio que estas aves seguían al ganado vacuno; las vacas consumen los frutos de las palmeras y regurgitan o defecan las nueces limpias, sin su cubierta carnosa. Los papagayos bajan al suelo, toman estas nueces ya limpias y las consumen. Para Yamashita, este comportamiento es un relictos de las épocas en las cuales los guacamayos seguían las grandes manadas de megamamíferos que consumían las frutas tal como hoy lo hacen las vacas y caballos. También se verían beneficiados



Figura 48. Guacamayo Jacinto (*Anodorhynchus hyacinthinus*). Fotografía cedida gentilmente por Ramón Moller Jensen.

por los grandes parches abiertos que estos mamíferos generaban entre los bosques o selvas, debido a que estas aves suelen consumir sales o minerales cuando hay suelo libre. Esto es compartido por numerosos otros psitácidos, que utilizan los espacios abiertos en busca de minerales y sales, las cuales resultan fundamentales para su nutrición. Es posible que la retracción de algunas especies de guacamayos, e incluso su desaparición en territorio argentino se deba también a la desaparición de la megafauna pleistocénica (Giraudó, 2009).

Hace miles de años, durante el Pleistoceno, los megamamíferos morían, tal como ocurre hoy en día, y sus carcasas quedaban expuestas para ser consumidas por mamíferos y aves carroñeras. Entre estas últimas, eran especialmente abundantes y diversos los cóndores (Figura 49). Estas aves, pertenecientes a la familia Cathartidae se caracterizan por su gran tamaño y un pico fuerte, con el que pueden abrir el cuero duro de grandes cadáveres y así poder acceder a la carne. Tal habilidad no es compartida por otros carroñeros como los jotes, un ave sudamericana similar a los buitres, que son incapaces de abrir y consumir grandes carcasas debido a su pico más débil. Aunque en el pasado los cóndores fueron diversos, luego de la extinción de la megafauna, solo dos especies lograron sobrevivir en América: el Cóndor Californiano (*Gymnogyps californianus*) y el Cóndor Andino (*Vultur gryphus*). Ambas se encuentran en grave peligro de extinción, son escasos, y su rango geográfico es restringido. Emslie (1987) propuso que el Cóndor Californiano es una especie de relictos pleistocénico, y lo mismo fue propuesto para nuestro Cóndor Andino por Tonni y Noriega (1998). Nuestro cóndor habría tenido en el pasado una distribución mucho más amplia y hoy en día se habría refugiado en la región andina, luego de la extinción de los mamíferos que constituían su principal fuente de alimento. Es muy probable, tal como opina Martín (1990) que la introducción del ga-

nado vacuno y ovino haya sido beneficiosa para esta ave, que tendría nuevamente a su disposición una gran cantidad de carroña para consumir.

Otras aves que tal vez se vieron afectadas por la extinción de la megafauna y que pudieron haberse beneficiado por la introducción del ganado español son todas aquellas que se encargan de limpiar ectoparásitos de mamíferos, o las que siguen los rebaños en busca de los insectos o pequeños vertebrados que dejan al descubierto mientras caminan (Figura 50). Tal es el caso del Jote Cabeza Negra (*Coragyps atratus*), Anó chico (*Crotophaga ani*), Hornero (*Furnarius rufus*), Tordo Renegrido (*Molothrus bonariensis*), Jacana (*Jacana jacana*), Picabuey (*Machetornis rixosus*), Chimango (*Milvago chimango*) y Carancho (*Caracara plancus*). Además, las aves que se alimentan en las heces del ganado (como el tordo renegrido) o que utilizan las heces como material de construcción para el nido (como el caso de las chuñas; Sick, 1997) también se habrían visto afectadas por la extinción pleistocénica.

Otro tanto se habrían perjudicado las especies que utilizan los ambientes abiertos y el suelo desnudo para llevar adelante la construcción de sus nidos. Es bien sabido que el hornero confecciona sus nidos exclusivamente con barro y que se ve beneficiado cuando existen amplios parches de tierra desnuda o barriales. Los grandes mamíferos con su paso suelen dejar amplias superficies de suelo descubierto, lo que podría ser beneficioso para el hornero y otras aves.

Es obvio que la extinción de la megafauna tuvo que necesariamente afectar de manera negativa a grandes cantidades de especies de insectos y arácnidos picadores y parásitos, como tábanos, mosquitos, moscas, jejenes, piojos, pulgas y garrapatas. Pero también a los insectos cuya alimentación dependía de sus cadáveres y carcasas (fauna cadavérica mayormente carroñera) así como de sus excrementos (como es el caso de los escarabajos peloteros). Entre



Figura 49. Reconstrucción de *Pampagyps imperator*, cóndor extinto de Pleistoceno de la provincia de Buenos Aires. Ilustración por Gabriel Lio. Debajo, un Cóndor Andino (*Vultur gryphus*). Fotografía gentileza de Gastón Lo Coco.

estas especies, los escarabajos estercoleros se distinguen del resto de los coleópteros porque desarrollan su ciclo de vida exclusivamente dependiendo del estiércol. Confeccionan grandes bolas de excremento en las cuales colocan sus huevos y entierran en un túnel en el suelo. Allí, sus crías se ali-

mentarán y luego de juntar energía podrán emerger como adultos, para recomenzar su ciclo.

El entomólogo estadounidense William P. Hayes (1927) es el primer investigador en proponer que los escarabajos estercoleros (científicamente conocidos como coprófa-



Figura 50. Arriba a la derecha Picabuey (*Machetornis rixosus*), arriba a la izquierda Tordo renegrado (*Molothrus bonariensis*). Estas aves hoy en día se encuentran frecuentemente asociadas al ganado vacuno. Es posible que durante el Pleistoceno fueran fauna acompañante a las manadas de megaherbívoros. Fotografías cedidas por Nicolás Chimento.

gos) se habrían visto severamente afectados por la extinción de los grandes mamíferos, y que habrían logrado sobrevivir y tener una nueva era de prosperidad utilizando la bosta del ganado vacuno introducido

por los conquistadores. En apoyo a esta observación, Sandom et al. (2014) indican que en Europa los escarabajos peloteros estaban mejor representados durante el Último Interglacial (130-110.000 años antes

del presente) que en el Holoceno temprano. Grandes escarabajos peloteros fueron descritos para Ecuador, incluyendo sus enormes bolas de nidificación en sedimentos de varias decenas de miles de años de antigüedad (Sánchez et al., 2013). En esta línea, Janzen (1983) indica para Costa Rica que el comportamiento de los escarabajos peloteros que hoy en día se alimentan de la bosta de caballos y vacas no es más que una respuesta reciente, estos insectos han sido flexibles para poder sobrevivir a la extinción de la megafauna y luego retomar “sus viejos hábitos”.

Lo mismo puede afirmarse para la inusitada diversidad de escarabajos estercoleros en Argentina. Existen muestreos que indican diversidades altas de escarabajos coprófagos, entre 18 y 29 especies coexistiendo en una misma localidad (Rueda et al., 2015; Gómez-Cifuentes et al., 2015). Este es un número increíblemente alto para ambientes en donde los mamíferos nativos son escasos y de tamaño mayormente pequeño o mediano, incapaces de producir números importantes de bosta (Figura 47). De hecho, estos escarabajos se ven beneficiados positivamente en zonas donde el ganado vacuno o caballar está presente. Es posible que estos escarabajos, al igual de lo que fue propuesto por Janzen para Costa Rica, fueran lo suficientemente hábiles para sobrevivir a la extinción de la megafauna consumiendo excremento de mamíferos pequeños y medianos, y volverse abundantes más tarde, con la llegada del ganado español. Los escarabajos sobrevivieron todo este tiempo hasta tener nuevamente packs de 1-2 kg de bosta disponible en grandes números.

En suma, es posible que la gran diversidad de escarabajos coprófagos actuales sea solo un mero espejo de la diversidad del Pleistoceno, y que su actual abundancia

haya sido alcanzada gracias a la introducción del ganado español.

Otro tanto puede inferirse con los hongos coprófagos. Hoy en día en la Región Pampeana se cuenta con unas 15 especies de hongos con laminillas coprofílicas, es decir asociados a bosta animal. Esta es una gran diversidad para un área donde los mamíferos grandes estuvieron ausentes durante todo el Holoceno, a excepción del pequeño Venado de las Pampas (*Ozotoceros bezoarticus*). Es posible que la diversidad de hongos coprofílicos también refleje su abundancia durante el Pleistoceno.

La relación entre estos hongos y la megafauna ha sido demostrada con los estudios del hongo *Sporormiella*. Este pequeño hongo crece y se reproduce exclusivamente en la bosta de animales herbívoros. El estudio de la abundancia de sus esporas a lo largo del tiempo da una idea aproximada de su abundancia; así, los estudios del *Sporormiella* se han vuelto en una herramienta importante para registrar de manera indirecta la presencia de megaherbívoros. Estudios llevados adelante en Brasil muestran que el *Sporormiella* hace unos 11.500 años era tan escaso que seguramente la megafauna ya se habría prácticamente extinguido (Raczka et al. 2018). Luego, las esporas de este hongo continúan siendo escasísimas hasta hace unos 500 años antes del presente, cuando los conquistadores arribaron al continente e introdujeron al ganado vacuno y caballar. Desde entonces, *Sporormiella* ha vuelto a ser abundante y alcanzar valores comparables a los que tenía durante el Pleistoceno.

Todos estos indicios y especulaciones son sugerentes, aunque no definitivos. No es improbable que todas las especies que fueron enumeradas más arriba pudieron verse afectadas por la extinción de la megafauna.

Ecossistemas anacrónicos y decadentes: ¿necesitamos de vuelta a la megafauna?

Casi ningún autor pone en duda la importancia del rol jugado por los grandes mamíferos herbívoros en la organización de los ambientes. Sin embargo, este rol es generalmente discutido al pasar, y no como un factor de gran importancia que pudo haber sido fundamental en el armado de los ambientes pasados y presentes. Los atributos del paisaje vegetal son usualmente considerados como el resultado único de la interacción entre las plantas, el suelo y el clima.

Por ejemplo, Raven y Axelrod en su clásico trabajo de 1974 consideran al clima seco como el mecanismo más importante que mantiene la diversidad en ambientes arbóreos tropicales. Por ejemplo, en el Amazonas, en donde durante todo el Pleistoceno las selvas se encontraban en clara retracción, separadas en parches por arbustales y pastizales. De hecho, la hipótesis de refugios del Pleistoceno ha sido usada para explicar la riqueza de varios grupos animales y vegetales (Haffer, 1969), planteando que la retracción de la selva amazónica durante los períodos secos del Pleistoceno y Holoceno generó un paisaje fragmentado de parches selváticos separados.

No es descabellado pensar que las grandes manadas de megaherbívoros que pululaban entre los parches de selva en el Amazonas habrían sido no solo un factor heterogeneizandor del paisaje, sino también un aspecto decisivo en la formación de los parches. En este sentido, es bien sabido que los espacios libres dentro de las selvas son mantenidos de manera casi exclusiva por grandes herbívoros. De hecho, estudios llevados adelante en el Pantanal indican cambios importantes en la flora en los últimos 200 años a partir de la introducción de ganado exótico, especialmente una

mayor heterogeneidad ambiental (Desbiez et al., 2011).

Norman Owen Smith (1987) es uno de los autores que más detalladamente ha tratado las modificaciones que la megafauna es capaz de producir en los ambientes. Este ecólogo indicó que la megafauna satura sus hábitats causando una enorme destrucción, al punto tal que las selvas terminan siendo transformados en arbustales o en pastizales. Estos hábitats altamente disturbados fueron nominados por Zaya y Howes (2009) como “disclímax megafaunísticos”. Hoy en día los elefantes, rinocerontes y bisontes son bien conocidos por generar ambientes abiertos, suprimiendo la regeneración de bosques y creando espacios dentro de ambientes arbóreos. En este sentido, estudios recientes muestran que la megafauna viviente es un gran ingeniero de ecosistemas (Bakker et al. 2016) y es seguro que la megafauna pleistocénica afectó de manera semejante a los ecosistemas del pasado

Un caso que nos habla acerca del rol de la megafauna en la conformación de espacios abiertos es la propuesta de Zimov et al. (1995). Sergey y Nikita Zimov, padre e hijo, y además investigadores, plantearon la posibilidad de recrear ambientes hoy en día desaparecidos. Su intención es la de ganar espacio a los ambientes de tundra y taiga para reinstalar pastizales y estepas como los que existieron en la era del hielo. Estos investigadores intentan recrear un “Parque Pleistoceno” a 5 kilómetros al sur de la ciudad de Chersky, en plena Siberia. Para esto, desde 1988 los investigadores han reclutados alces, yaks, bueyes almizcleros y bisontes con la finalidad de recrear el ambiente Pleistocénico. Sin embargo, esta posibilidad es tomada con escepticismo por la mayoría de los investigadores, que consideran imposible recrear ambientes del pasado (Cajal y Tonni, 2006).

En resumen, las modificaciones que la megafauna lleva adelante en la fisonomía de los ecosistemas pueden resumirse en: reducen la densidad de la vegetación y crean espacios abiertos, facilitan la coexistencia

de especies, dispersan semillas, suprimen vegetales sensibles, reducen el potencial de incendio impidiendo la acumulación de gran cantidad de tejidos secos de plantas, y aceleran el reciclaje de nutrientes mediante las fecas y orina. En resumen: ayudan a mantener la heterogeneidad y diversidad ambiental (Johnson, 2009).

En contraposición, la defaunación o eliminación de los megaherbívoros lleva a los siguientes cambios en los ecosistemas: modificación en la estructura y composición de especies de la flora, reducción de la heterogeneidad ambiental y riqueza de especies, baja dispersión de semillas, cambios en el ciclo de nutrientes, extinción de especies co-dependientes, e incremento de potencial de incendios (Barnosky et al., 2017).

En lo que respecta a la Argentina, existen ambientes que parecen haber sufrido de manera superlativa la extinción de la megafauna. Entre estos ambientes podemos mencionar a los pastizales de la Región Pampeana y los bosques Chaqueños. En ambos casos, la desaparición de la megafauna parece haber generado un crecimiento de las praderas durante los últimos miles de años. Con la llegada de los colonizadores europeos y la introducción del ganado vacuno y caba-

llar, estas planicies han sufrido un proceso de expansión de arbustales y bosques abiertos, que de alguna manera parece imitar su estado anterior.

La pampa: un ecosistema frankenstein

El gran Botánico Lorenzo R. Parodi (1942) en un trabajo clásico se preguntó: ¿Por qué no hay árboles en la Pampa? Esto había desvelado anteriormente a varios naturalistas, incluyendo entre ellos a Charles Darwin, Alcides d'Orbigny y Francisco Muñiz. La falta de árboles es anómala; de hecho, en regiones con clima semejante, de tipo templado húmedo, son muy frecuentes e incluso abundantes las selvas o bosques. Una de las explicaciones más aceptada es que los árboles que quieren establecerse no pueden hacerlo debido a que los renovales no son capaces de competir con el pasto residente. Sin embargo, crecen árboles cuando se los cultiva, e incluso especies exóticas crecen de manera espontánea (Figura 51).

¿Es posible que la desaparición de la megafauna pueda tener algo que ver con la peculiar conformación del ecosistema pampeano actual? ¿Es posible que esas extensas



Figura 51. Clásico paisaje pampeano, incluyendo pastizales profundamente modificados por el accionar del hombre y con arboledas exóticas implantadas. Fotografía gentileza de Daniela Zaffignani.

praderas sin árboles se hayan conformado de esta manera debido a la falta de herbívoros gigantes?

Los biólogos norteamericanos Brown y Archer (1987) han creído que sí. Estos investigadores han notado en las planicies norteamericanas y sudamericanas (incluyendo nuestras pampas) una alta densidad de plántulas de *Prosopis*, *Vachelia* y otras leñosas en áreas ganaderas, en contraste con la falta de plántulas en áreas sin ganado. Esto les hizo pensar que la invasión de pastizales por parte de algarrobos y otras plantas leñosas se encuentra íntimamente ligada a la introducción y dispersión del ganado exótico, y en este sentido, varios autores resaltaron que la colonización arbórea de la Región Pampeana podría estar ligada al accionar dispersor de la megafauna. Brown y Archer (1987) han entendido que la pérdida de la megafauna en el Nuevo Mundo sería el resultado de la ausencia de dispersores de especies leñosas y arbóreas (especialmente leguminosas como *Vachelia* y *Prosopis*). Es por esto que árboles y arbustos habrían desaparecido de las planicies durante el Holoceno, para recolonizarlos en tiempos recientes con la ayuda del ganado introducido por los españoles.

Además, vale la pena remarcar que hoy en día arbustos y pequeños árboles suelen proliferar en terrenos removidos. En este aspecto, las excavaciones realizadas por armadillos pueden ayudar a que las semillas de plantas leñosas proliferen más fácilmente (Mazía et al., 2010). No es improbable pensar que las grandes excavaciones que perezosos terrestres y gliptodontes realizaban en el Pleistoceno, afectaban positivamente el establecimiento de arbustales y arboledas (ver Cenizo y De Los Reyes, 2008).

Janzen (1986) sugirió que ante la pérdida de la influencia de la megafauna las plantas conforman comunidades monoespecíficas, cada especie sobreviviendo en un ambiente donde las condiciones son ideales para ella, y sin competir por recursos con otras especies. En este aspecto, Guthrie (1984) argumentó que durante el Pleistoceno en América del

Norte los ambientes estaban compuestos por mosaicos de estepas, arbustales, y selvas cerradas, que mantenían una alta diversidad regional en diversos grupos de organismos. En la transición hacia el Holoceno, y luego de la extinción de la megafauna, estos mosaicos fueron reemplazados por grandes escalas zonales de vegetación homogénea.

Esto mismo es sostenido por evidencia paleontológica en la Región Pampeana. En este aspecto, los paleontólogos Eduardo Tonni y Alberto Cione (1997) propusieron que el homogéneo pastizal pampeano es de origen muy reciente, de una antigüedad de unos pocos miles de años, muy posterior a la extinción de la megafauna. Esto mismo fue también propuesto para los extensos pastizales norteamericanos (Axelrod, 1985). La juventud de estos ecosistemas encuentra variado sustento en la geología, paleontología e incluso en la flora y fauna vivientes. De hecho, la gran mayoría de las especies que habitan estos pastizales no son endémicas ni exclusivas, y son compartidas por otros ambientes, mientras que las pocas especies que son exclusivas habitan mayormente roquedales, bosques o arenales y muy pocas son únicas de pastizales. Esta peculiaridad sería una prueba de un origen reciente de estos ambientes, en los cuales no ha pasado el tiempo suficiente para que se desarrollen especies exclusivas. En contraste, en los desiertos, selvas y arbustales las especies exclusivas son numerosísimas, lo cual también es un indicativo de la mayor antigüedad relativa de estos ambientes.

En este aspecto, es muy llamativa en la región pampeana la escasez de mamíferos herbívoros exclusivos. De hecho, en África, pastizales de tamaño semejante albergan unas 19 especies de ungulados ramoneadores y pastadores (McNaughton y Georgiadis, 1986), mientras que en los pastizales pampeanos el pequeño Venado de las Pampas es el único herbívoro autóctono de tamaño mediano (pesa unos 40kg). Sin embargo, este pequeño venado no se encuentra bien adaptado a estos ambientes. Carece de los carac-

teres extremos de animales exclusivos de las planicies: no es un pastador especializado y las crías cuando nacen no son capaces de seguir a su madre, sino que deben ocultarse durante algún tiempo hasta que sean totalmente autosuficientes. Estas características se encuentran en contraposición a caballos y antílopes de llanuras cuyas crías son capaces de correr y desplazarse apenas nacen (Cristoffer y Peres, 2003). Tampoco es un habitante exclusivo de pastizales, y se lo encuentra en una gran diversidad de ambientes, desde sabanas estacionales libres de heladas hasta praderas húmedas con inviernos fríos. Es decir, el Ciervo de las Pampas es simplemente un oportunista; en este sentido el registro fósil de esta especie en el Pleistoceno es muy escaso, mientras que luego de la extinción de la megafauna se vuelve muy abundante, en ocasiones predominante. Varios autores coinciden en que este venado generalista ingresó a los pastizales pampeanos desde el norte y, debido al enorme nicho vacío dejado por los megamamíferos, fue capaz de convertirse en una especie abundante en la región.

Las escasas especies verdaderamente endémicas de la provincia biogeográfica Pampeana (es decir, cuya distribución está restringida a los pastizales y bosques secos del sur de Rio Grande do Sul en Brasil hasta Bahía Blanca en Buenos Aires, y desde la costa del Océano Atlántico hasta el este de La Pampa) tienen adaptaciones que parecen haber surgido como respuesta a un ambiente más seco, frío o con frecuentes incendios y otros disturbios estacionales. Entre las plantas se encuentran el ya mencionado ombusillo, con extraños órganos subterráneos de resistencia y almacenamiento, el lupino (*Lupinus aureonitens*), con semillas que germinan con avidez luego de incendios, las emblemáticas flechillas de las Pampas (varias especies de pastos endémicas de los géneros *Piptochaetium* y *Nassella*) de dispersión epizooórica, y varias especies "abrigadas" con pelos blancos, como *Asteropsis megapotamica* y *Criscia stricta*, para dar algunos ejemplos. Muchas

de las plantas compuestas endémicas tienen un crecimiento similar al de las gramíneas cespitosas, renovando sus hojas desde la base como si estuvieran preparadas para resistir el pastoreo de grandes herbívoros.

En las planicies pampeanas ocurrió una radiación evolutiva de plantas con bulbos y pseudobulbos de diferentes familias como Amaryllidaceae, Iridaceae y Orchidaceae. Todas estas sobreviven la mayor parte del año bajo tierra y florecen repentinamente durante el verano. Los arbustos y árboles que evolucionaron en las pampas, como *Sommerfeltia spinulosa*, *Discaria longispina*, *Jodina rhombifolia* subsp. *delasotae* y *Acanthosyrhis spinescens*, invariablemente poseen defensas espinosas, mientras que el arbusto *Colletia paradoxa* lleva la espinescencia al extremo, con púas de gran tamaño formando cruces que cubren toda la planta.

Entre los animales endémicos de las pampas también existen adaptaciones a un clima con una marcada estacionalidad. Muchos animales viven casi toda su vida escondidos: hay muchas especies que construyen cuevas (varios roedores del género *Ctenomys*, reptiles de los géneros *Amphisbaena* y *Epictia*, anfibios como el escuerzo *Ceratophrys ornata*, diversas tarántulas, escorpiones como el característico *Bothriurus bonariensis* y escolopendras como *Otostigmus dolosus argentinensis*) otras aprovechan túneles construidos por hormigas (como los opiliones *Pachyloides thorelli* y *Eusarcus gemignani*) y una gran variedad de artrópodos se esconden debajo de troncos, piedras y otros objetos. Todos estos animales, tal como las plantas, parecen evitar un fuerte régimen de heladas invernales que ya no existe, o un pisoteo que tampoco existiría si no fuera por el ganado introducido. No hay en las pampas una gran variedad de animales endémicos que transcurran su vida sobre la superficie de la tierra, con la excepción de algunas aves y culebras, y faltan actualmente los grandes mamíferos.

En suma: las planicies dilatadas sin árboles y con vegetación increíblemente homogénea, esos pastizales interminables que carac-

terizan a nuestras pampas, son posiblemente el resultado de la falta de los grandes mamíferos herbívoros. Sin embargo, en las últimas décadas estos dilatados pastizales se han ido lentamente poblando de árboles y arbustos en determinados sectores, posiblemente por influencia dispersiva del ganado (y también de las aves; Chimento et al., 2012).

A este respecto los ecólogos Rolando León y David Anderson (1983) llevaron adelante un estudio pionero en Argentina. Ellos analizaron el límite occidental de la región Pampeana, y asociaron directamente la colonización arbórea del pastizal pampeano a los disturbios provocados por los rodeos vacunos movilizadas por los indígenas el siglo pasado. En este aspecto, el sudoeste de Córdoba, este de San Luis y centro de La Pampa presentan una gran cantidad de isletas de chañar (*Geoffroea decorticans*) y caldén (*Prosopis caldenia*) que resultan de un avance en los últimos 50 años. Muchas de estas isletas arbóreas se encuentran alineadas, uniendo antiguos caminos entre lagunas, que fueron descriptos por Mansilla (1870) para los siglos XVIII y XIX. Los grupos indígenas utilizaban estos caminos una y otra vez, y el paso de caballos y vacunos resultó en la instalación de poblaciones de árboles y arbustos diseminados por las semillas en las heces. Más recientemente, Chaneton et al. (2012) corroboran estas observaciones e indican que los bosques xerofíticos están invadiendo la pampa sur debido especialmente al accionar dispersor del ganado. Estas sabanas abiertas son concomitantemente pobladas por arbustos nativos y luego por árboles exóticos y nativos.

Osvaldo Di Iorio y Paola Turienzo (2015) estudiaron en detalle la composición faunística y ecología de la Reserva Natural Campo de Mayo. Estos naturalistas remarcaron que la presencia de ganado vacuno tiene una gran influencia en el mantenimiento del hábitat, debido no solo a su capacidad dispersora de semillas sino particularmente en la estructura de la vegetación, cumpliendo un rol comparable al de los mamíferos cuaterna-

rios extintos. Para Di Iorio y Turienzo (2014) el mantenimiento de una cierta carga de ganado vacuno debería considerarse como algo benéfico para determinados ambientes. Un ejemplo de esto último se dio con la exclusión de ganado vacuno en El Palmar de Entre Ríos, lo cual llevó a un aumento del pastizal y de arbustales densos, los cuales evitan el establecimiento de plántulas de palmeras.

A pesar de lo indicado más arriba, el ganado no parece ser un buen sustituto de la megafauna. Varios autores son conscientes de esto e indican de manera acertada que operativamente una vaca no es el equivalente a un mastodonte o un mamut. El ganado actual es de tamaño comparativamente enano y su tamaño mucho menor hace que la interacción con la flora sea muy diferente. Además, como remarcan Zaya y Howe (2009) el ganado actual es también poco diverso, en comparación con las numerosas especies de perezosos, gliptodontes y ungulados extintos sudamericanos.

Entonces, a pesar de que la biomasa y densidad de grandes herbívoros que existió en el Pleistoceno de la Región Pampeana ha sido parcialmente restaurada mediante la introducción del ganado vacuno, ovino y caballar, es muy posible que nunca podamos llegar a tener un ambiente semejante al que existió durante el Pleistoceno. Es por esto, que el ecosistema pampeano entraría en la definición de un "Ecosistema Frankenstein". Es decir: ecosistemas que pueden parecerse a sus predecesores, aunque solo de manera superficial, puesto que son muy diferentes en los aspectos funcionales más fundamentales.

El espinal del chaco: ¿un neoeosistema?

El gran ecológico argentino Enrique Bucher, 1987 sostuvo una hipótesis impensada en su momento. Este investigador propuso que el Bosque o Espinal Chaqueño era el resultado directo del accionar humano, es decir un "Neoeosistema".

El Chaco, antes de la llegada de los conquistadores europeos, era un área de parques compuesta por parches boscosos entremezclados con amplios pastizales. Este mosaico permaneció “estable” debido a períodos de fuego mantenidos por las poblaciones nativas, resultando en un clímax de incendio o “fire-climax” que resultaba en amplias áreas de pastizal conocidas localmente como simbolares. Esto se vio drásticamente modificado con la llegada de los europeos. El sobrepastoreo por parte del ganado eliminó los grandes pastizales secos, reduciendo de esta manera los incendios. Asimismo, la sedentarización forzada de las poblaciones indígenas, tradicionalmente nómades, limitó su capacidad de quemar grandes tramos de pastizales, debido a que ahora se encontraban obligados a explotar intensivamente tierras mucho menos extensas que antes (Arenas, 2003). Por otro lado, la alteración de los bosques, debido tanto al pisoteo de renovales como a la predación selectiva de las especies arbóreas por parte del ganado, especialmente el Aguaribay (*Schinus* sp.) y Quebrachos (*Schinopsis balanzae* y *Schinopsis lorentzii*), modificó la estructura de los bosques chaqueños y resultó en la dramática expansión de especies leñosas (e.g., *Prosopis nigra*, *Prosopis alba*, *Vachelia aromo*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Caesalpina paraguariensis*). Esto generó el “síndrome de grandes herbívoros”, es decir proliferación de plantas con espinas, no palatables y de dispersión endozoocórica. Estos factores resultaron en el cambio de los bosques abiertos y pastizales amplios hacia los densos matorrales espinosos que caracterizan al Chaco hoy en día (Morello et al., 2007; Giraud, 2009; Figura 52).

El ecólogo brasileiro Mauro Galetti (2004) indicó que, en la década de 1970, cuando el Parque Nacional das Emas, en Brasil, no se encontraba protegido, era regularmente invadido por ganado vacuno y caballar de granjas vecinas. Este ganado consumía grandes cantidades de pasto y, debido a la falta de combustible natural, los incendios eran escasos. La posterior remoción del ganado

causó grandes problemas en el Parque: los incendios comenzaron y se retornó al “clímax de incendio” fomentado por las poblaciones indígenas en tiempos históricos. La desaparición del ganado a su vez, redujo la diversidad de plantas, puesto que solo aquellas resistentes al fuego o aquellas que pueden regenerarse rápidamente llegan a ser exitosas, resultando en una notable simplificación en la cantidad de especies en las comunidades vegetales.

Por otro lado, la casi desaparición de los pastizales y de sus grandes megamamíferos pleistocénicos, resultó en un incremento de roedores herbívoros medianos y pequeños, los cuales pueden mantener el sistema en un nuevo equilibrio “disclimático”. Para Bucher (1987) existen rasgos únicos en la fauna de herbívoros en Chaco, Monte y Patagonia que no solo incluye la escasez de grandes herbívoros (antes de los españoles limitados a ciervos, guanaco y tapires), sino también la abundancia y diversidad de hormigas cortadoras de hojas.

De hecho, Bucher (1987) especificó que en América del Sur existe una inusitada abundancia y diversidad de hormigas cortadoras de hojas (géneros *Atta*, *Acromyrmex* y *Campoponotus*, entre otros). En algunas áreas del Chaco estos insectos son considerados como los principales competidores del ganado, de hecho, la especie *Atta vollenweideri* consume entre 87 y 911 kilos por hectárea en un año. Es posible que el responsable directo de la diversidad y abundancia de hormigas sea la extinción de la megafauna. La falta de grandes mamíferos herbívoros en la zona ha sido cubierta por hormigas herbívoras que habrían sido las responsables de “balancear” al menos en parte el ecosistema.

En suma, el “Parque Chaqueño” conocido por los pobladores nativos y los primeros españoles se ha transformado en el extensísimo matorral espinoso que vemos hoy en día. Todo esto posiblemente se deba al accionar del ganado vacuno y caballar, emulando de algún modo lo que ocurría durante el Pleistoceno.



Figura 52. Comparación entre diferentes etapas temporales de la región chaqueña. Arriba, AGN, 1918, gentilmente cedido por Gastón Gordillo. Se observa el “Parque Chaqueño”, compuesto por amplios pastizales interrumpidos por árboles y arboledas espaciadas. En el centro se observa una familia de indígenas Qom atravesando la llanura durante uno de sus movimientos nómades. Esta condición posiblemente se debía a las quemas intencionales y a la escasez de ganado vacuno a comienzos del siglo XX. Debajo se observa el bosque chaqueño bajo, achaparrado y espinoso que cubre gran parte de la región chaqueña hoy en día, producto en parte del accionar dispersor del ganado. Fotografía gentileza de Nicolás Lodeiro Ocampo.

Palabras finales

A lo largo de este breve texto hemos recorrido la historia de plantas, animales, hongos y ecosistemas en los últimos miles de años. Hemos visto también que varias plantas y frutas que vemos hoy en día en calles, campos, e incluso en la verdulería, convivieron y evolucionaron junto a grandes bestias prehistóricas que las consumían y dispersaban. Muchas de estas plantas incluso se beneficiaron de nuestro accionar,

aprovechándose de las modificaciones que el hombre llevó adelante en los ambientes naturales. Estos anacronismos, o cronopios, no solo existen, sino que son increíblemente abundantes. Deleitarnos comiendo un kiwi, un melón o un durazno es un goce que debemos a los últimos miles de años de evolución y tenemos que admitir que somos afortunados en poder disfrutar de estos sabores pretéritos.

Agradecimientos

Agradecemos a todos los fotógrafos y naturalistas que nos proporcionaron las diferentes imágenes que ilustran el texto: Norberto A. Nigro, Bernabé López-Lanús, Jordi Garcia Marsà, Gastón Gordillo, Germán Roitman, Sergio O. Lucero, Nicolás R. Chimento, Martín Coluccio, Claudia Gatti, Eduardo Haene, Xavier Cornejo, Miguel Angulo, Leo Martín, Bruno Bonardi, Florencia Dosil, Sebastián Santecchia, Hormi Olibel, José Luis Aguilar, Adrián Giacchino, Julio A. Milat, Julia D'Angelo, Ramón Moller Jensen, Daniela Zaffignani, Miriam Nielsen, Gastón Lo Coco y Nicolás Lodeiro Ocampo. Julia D'Angelo brindó importantes sugerencias sobre parte del texto. Queremos agradecer las detalladas ilustraciones que enriquecen la presente obra realizadas con sumo cuidado y profesionalismo por Gabriel Lio y Sebastián Rozadilla. Agradecemos a Victoria Sánchez, Liliana Cantil y Sofía Olea las diversas charlas sobre insectos fósiles y actuales. Asimismo, agradecemos a N. Chimento, S. Bogan y S. Lucero las extensísimas charlas compartidas sobre la ecología y evolución de los ecosistemas pampeanos. F.E. Novas realizó interesantes observaciones sobre parte del texto. Finalmente, agradecemos a Jorge V. Crisci, gran biólogo y naturalista argentino, por su prólogo lleno de entusiasmo y elogios.

Bibliografía

- Alexandre, D.Y. (1978). Le rôle disséminateur des éléphants en forêt de Tai, C.I. *Terre et Vie*, 32, 47-72.
- Archibald, S., & Bond, W. J. (2003). Growing tall vs growing wide: tree architecture and allometry of *Acacia karroo* in forest, savanna, and arid environments. *Oikos*, 102(1), 3-14.
- Arenas, P. (2016). Etnobotánica de *Synandropadix vermitoxicus* (Araceae) en el Gran Chaco y en regiones aledañas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 51(2), 379-399.
- Arenas, P. (2003). Etnografía y alimentación entre los Toba Nachilamole#ek y Wichí-Lhuku'tas del Chaco Central (Argentina). Edición del autor, Buenos Aires.
- Axelrod, D. I. (1985). Rise of the grassland biome, central North America. *The Botanical Review*, 51(2), 163-201.
- Bakker, E. S., Gill, J. L., Johnson, C. N., Vera, F. W., Sandom, C. J., Asner, G. P., & Svenning, J. C. (2016). Combining paleo-data and modern exclosure experiments to assess the impact of megafauna extinctions on woody vegetation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 847-855.
- Buxton, P. A. (1923). *Animal Life in Deserts, a Study of the Fauna in Relation to the Environment*. Arnold, London.
- Barlow, C. (2008). *The ghosts of evolution: nonsensical fruit, missing partners, and other ecological anachronisms*. Basic Books.
- Barnosky, A. D., Hadly, E. A., Gonzalez, P., Head, J., Polly, P. D., Lawing, A. M., ... & Blois, J. (2017). Merging paleobiology with conservation biology to guide the future of terrestrial ecosystems. *Science*, 355(6325).
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (1998). *Seeds: ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination*. Elsevier.
- Bodmer, R. & Ward, D. (2006). Frugivory in large mammalian herbivores. *Conservation Biology Series-Cambridge-*, 11, 232 p.
- Bronaugh, W. (2010). The Trees That Miss The Mammoths. *American Forests*. 115 (4), 38-43.
- Brown, J.R. & Archer, S. (1987). Woody plant seed dispersal and gap formation in a North American subtropical savanna woodland: the role of domestic herbivores. *Vegetatio*, 73, 73-80.
- Brown, J. R., & Archer, S. (1989). Woody plant invasion of grasslands: establishment of honey mesquite (*Prosopis glandulosa* var. *glandulosa*) on sites differing in herbaceous biomass and grazing history. *Oecologia*, 80(1), 19-26.
- Bucher, E. H. (1987). Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*, 60(2), 265-273.
- Burkart, A. (1967). Leguminosae. En Cabrera, A.L. (ed.) *Flora de la provincia de Buenos Aires. Parte III. Piperáceas a leguminosas*, pp. 394-647.
- Burns, K. C. (2014). Are there general patterns in plant defence against megaherbivores? *Biological Journal of the Linnean Society*, 111(1), 38-48.
- Cajal, J. y Tonni, E.P. (2006). Re-wilding in South America: is it possible? *Mastozoología Neotropical*, 13(2), 281-282.
- Campos, C. M., & Ojeda, R. A. (1997). Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. *Journal of Arid Environments*, 35(4), 707-714.
- Campos, A., Steele, M. A., Carlo, T. A., & Xiong, W. (2011). An integrative look at frugivory and seed dispersal studies. *Integrative Zoology*, 6, 71-73.
- Cenizo, M., & de los Reyes, L. (2008). Primeros registros de *Tyto alba* (Scopoli, 1769)(Strigiformes, Aves) en el Pleistoceno Medio-Tardío de la provincia de Buenos Aires (Argentina) y sus implicancias tafonómicas. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 10(2), 199-209.
- Chaneton, E. J., Mazía, N., Batista, W. B., Rolhauser, A. G., & Ghera, C. M. (2012). Woody plant invasions in Pampa grasslands: a biogeographical and community assembly perspective. In: *Ecotones between forest and grassland* (pp. 115-144). Springer, New York, NY.

- Chimento, N. R., Agnolin, F. L., Guerrero, E. L., López, A. M., & Lucero, R. F. (2012). Nuevos registros de aves y consideraciones sobre la extensión geográfica de los talaes al sur de la provincia de Buenos Aires. *Nótulas Faunísticas*, 89, 1-12.
- Cooper, S. M., & Owen-Smith, N. (1986). Effects of plant spinescence on large mammalian herbivores. *Oecologia*, 68(3), 446-455.
- Cristoffer, C., & Peres, C. A. (2003). Elephants versus butterflies: the ecological role of large herbivores in the evolutionary history of two tropical worlds. *Journal of Biogeography*, 30(9), 1357-1380.
- Desbiez, A. L. J., & Kluyber, D. (2013). The role of giant armadillos (*Priodontes maximus*) as physical ecosystem engineers. *Biotropica*, 45(5), 537-540.
- Desbiez, A. L. J., Santos, S. A., Alvarez, J. M., & Tomas, W. M. (2011). Forage use in domestic cattle (*Bos indicus*), capybara (*Hydrochoerus hydrochaeris*) and pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) in a seasonal Neotropical wetland. *Mammalian Biology*, 76(3), 351-357.
- Di Blanco, Y. E., Desbiez, A. L. J., di Francescantonio, D., & Di Bitetti, M. S. 2020. Excavations of giant armadillos alter environmental conditions and provide new resources for a range of animals. *Journal of Zoology*, <https://doi.org/10.1111/jzo.12782>
- Di Iorio, O., & Turienzo, P. (2015). Campo de Mayo: un área natural histórica en los alrededores de la ciudad de Buenos Aires, Argentina, que merece ser declarada reserva natural. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 17(1), 13-42.
- Dirzo, R., Mendoza, E., & Ortiz, P. (2007). Size-related differential seed predation in a heavily defaunated neotropical rain forest. *Biotropica*, 39(3), 355-362.
- Doughty, C. E., Faurby, S., & Svenning, J. C. (2016). The impact of the megafauna extinctions on savanna woody cover in South America. *Ecography*, 39(2), 213-222.
- Emslie, S. D. (1987). Age and diet of fossil California condors in Grand Canyon, Arizona. *Science*, 237(4816), 768-770.
- Figueroa, G. & Dantas, M. (2006). Recolección, procesamiento y consumo de frutos silvestres en el noroeste semiárido argentino. Casos actuales con implicancias arqueológicas. *La Zaranda de Ideas* 2: 35-48.
- Fisher, C. E. (1977). Mesquite and modern man in Southwestern North America, En B. B. Simpson, ed. *Mesquite, Its biology in two desert ecosystems*, 177-188, Stroudsburg, Pennsylvania.
- Fleming, T. H., Breitwisch, R., & Whitesides, G. H. (1987). Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual review of ecology and systematics*, 18(1), 91-109.
- Galetti, M., Moleón, M., Jordano, P., Pires, M. M., Guimarães Jr, P. R., Pape, T., Nicholls, E., Hansen, D., Olesen, J.M., Munk, M., de Mattos, J. S., Schweiger, A.H., Owen-Smith, N., Johnson, C.N., Marquis, R.J., Svenning, S.C. (2018). Ecological and evolutionary legacy of megafauna extinctions. *Biological Reviews*, 93(2), 845-862.
- Gautier-Hion, A., Duplantier, J. M., Quris, R., Feer, F., Sourd, C., Decoux, J. P., Dubost, G., Emmons, L., Erard, C., Hecketsweiler, P., Mougazi, A., Roussilhon, C., & Mougazi, A. (1985). Fruit characters as a basis of fruit choice and seed dispersal in a tropical forest vertebrate community. *Oecologia*, 65(3), 324-337.
- Giombini, M.I. (2013). Dispersión de semillas de pindó (*Syagrus romanzoffiana*) en la Selva Paranaense: efectos ecológicos y genéticos de la interacción con su principal dispersor y del disturbio humano del hábitat. Tesis inédita, FCEN-UBA, 147 p.
- Giraud, A.R. (2009). Defaunación como consecuencia de las actividades humanas en la llanura del Chaco Argentino. En: Morello, J.H. y Rodríguez, A.F. (eds.) *El Chaco sin bosques: la Pampa o el desierto del futuro*. Gepama, Fadu, Unesco, pp. 315-340.
- Goettsch, B., Hilton-Taylor, C., Cruz-Piñón, G., Duffy, J. P., Frances, A., Hernández, H. M., ... & Taylor, N. P. (2015). High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature plants*, 1(10), 1-7.
- Gödel, B., Araujo, A. C., Kissling, W. D., & Svenning, J. C. (2016). Impacts of large herbivores on spinescence and abundance of palms in the Pantanal, Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 182(2), 465-479.

- Gómez Cifuentes, A. M., Giménez Gómez, V. C., Munevar Lozano, A. K., & Zurita, G. A. (2015). Estructura y composición de las comunidades de escarabajos estercoleros (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en diferentes sistemas ganaderos del bosque atlántico de Argentina. *Entomología Mexicana*, 2, 588-594.
- Guimarães Jr, P. R., Galetti, M., & Jordano, P. (2008). Seed dispersal anachronisms: rethinking the fruits extinct megafauna ate. *PlosOne*, 3(3), e1745.
- Guthrie, R. D. (1984) Mosaics, allelochemicals, and nutrients: an ecological theory of late Pleistocene megafaunal extinctions. P. S. Martin and R. G. Klein (eds.) *Quaternary extinctions: a prehistoric revolution*. University of Arizona Press, Tucson. pp. 259-298.
- Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165(3889), 131-137.
- Hayes, W. P. (1927). Prairie insects. *Ecology*, 8(2), 238-250.
- Heilmann, L. C., de Jong, K., Lent, P. C., & de Boer, W. F. (2006). Will tree euphorbias (*Euphorbia tetragona* and *Euphorbia triangularis*) survive under the impact of black rhinoceros (*Bicornis diceros minor*) browsing in the Great Fish River Reserve, South Africa?. *African Journal of Ecology*, 44(1), 87-94.
- Howe, H. F. (1985). Gomphothere fruits: a critique. *The American Naturalist*, 125(6), 853-865.
- Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*, 13(1), 201-228.
- Janzen, D. H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, 104(940), 501-528.
- Janzen, D. H. (1983). Seasonal change in abundance of large nocturnal dung beetles (Scarabaeidae) in a Costa Rican deciduous forest and adjacent horse pasture. *Oikos*, 274-283.
- Janzen, D. H. (1984). Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *The American Naturalist*, 123(3), 338-353.
- Janzen, D. H. (1986). Chihuahuan desert nopaleras: defaunated big mammal vegetation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17(1), 595-636.
- Janzen, D. H., & Martin, P. S. (1982). Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. *Science*, 215(4528), 19-27.
- Janzen, D. H., Demment, M. W., & Robertson, J. B. (1985). How fast and why do germinating guanacaste seeds (*Enterolobium cyclocarpum*) die inside cows and horses?. *Biotropica*, 322-325.
- Johnson, C. N. (2009). Ecological consequences of Late Quaternary extinctions of megafauna. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1667), 2509-2519.
- Jordano, P. (2000). Fruits and frugivory. (ed. R.S. Gallagher) *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*.
- Kistler, L., Newsom, L. A., Ryan, T. M., Clarke, A. C., Smith, B. D., & Perry, G. H. (2015). Gourds and squashes (*Cucurbita* spp.) adapted to megafaunal extinction and ecological anachronism through domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(49), 15107-15112.
- León, R. C., & Anderson, D. L. (1983). El límite occidental del pastizal pampeano. *Tuexenia*, (3), 67-83.
- Lim, J.Y., Svenning, J., Göddel, B., Faurby, S., & Kissling, W.D. (2020). Frugivore-fruit size relationships between palms and mammals reveal past and future defaunation impacts. *Nature Communications*, 11, 4904.
- López Anido, F. (2013). Extinct megafauna and plant anachronisms. *Biocell*, 37, A137.
- Mack, R. N., & Thompson, J. N. (1982). Evolution in steppe with few large, hooved mammals. *The American Naturalist*, 119(6), 757-773.
- Mansilla, L. V. (1870). Una excursión a los indios ranqueles. *Fundación Biblioteca Ayacuch*, Vol. 105. Edición de 1984.
- Mares, M. A., Enders, F. A., Kingsolver, J. M., Neff, J. L., & Simpson, B. B. (1977). *Prosopis* as a niche component. Pp: 123-149. *Mesquite: its biology in two desert ecosystems* (BB Simpson, ed.). Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. Pennsylvania.
- Martin, P. S. (1990). 40,000 years of extinctions on the "planet of doom". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 82(1-2), 187-201.

- Mazía, C. N., Chaneton, E. J., Machera, M., Uchitel, A., Feler, M. V., & Ghera, C. M. (2010). Antagonistic effects of large-and small-scale disturbances on exotic tree invasion in a native tussock grassland relict. *Biological Invasions*, 12(9), 3109-3122.
- McNaughton, S. A., & Georgiadis, N. J. (1986). Ecology of African grazing and browsing mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 39-65.
- Miceli-Méndez, C. L., Ferguson, B. G., & Ramírez-Marcial, N. (2008). Seed dispersal by cattle: Natural history and applications to Neotropical forest restoration and agroforestry. In *Post-Agricultural succession in the Neotropics* (pp. 165-191). Springer, New York, NY.
- Morello, J., & Toledo, C. S. (1959). El Bosque chaqueño. II. La ganadería y el bosque en el Oriente de Salta. *Revista Agronómica del Noroeste Argentino*, 3(1-2), 209-258.
- Morello, J., Pengue, W. y Rodríguez, A. (2007). Un siglo de cambios en el paisaje chaqueño. En: Matteucci, S.D. (ed.) *Panorama de la ecología de paisajes en Argentina y países Sudamericanos*. Gepama, Secyt, INTA, pp. 19-51.
- Muñoz-Concha, D., Muñoz, K., y Loayza, A.P. (2020). Anachronic fruit traits and natural history suggest extinct megafauna herbivores as the dispersers of an endangered tree. *Plants*, 9: 1-11.
- Novas, F. E. (2006). Buenos Aires, un millón de años atrás. *Siglo XXI Editores Argentina*.
- Owen-Smith, N. (1987). Pleistocene extinctions: the pivotal role of megaherbivores. *Paleobiology*, 351-362.
- Parodi, L. (1942). ¿Por qué no existen bosques naturales en la llanura bonaerense si los árboles crecen en ella cuando se los cultiva? *Revista del Centro de Estudios, Agronomía* 30, 387-390.
- Pires, M. M., Guimarães, P. R., Galetti, M., & Jordano, P. (2018). Pleistocene megafaunal extinctions and the functional loss of long-distance seed-dispersal services. *Ecography*, 41(1), 153-163.
- Pitman, R., Powell, G., Cruz, D., Escobedo, M., Escobar, K., Vilca, V., & Mendoza, A. (2004). Habitat use and activity of the Giant Armadillo (*Priodontes maximus*): Preliminary data from Southeastern Perú. Presented at the 2004 annual meeting of the Society for Conservation Biology in New York. 9 p.
- Preston, D. J. (1983). Jumbo, king of elephants. *Natural History*, 92(3), 80-83.
- Raczka, M. F., Bush, M. B., & De Oliveira, P. E. (2018). The collapse of megafaunal populations in southeastern Brazil. *Quaternary Research*, 89(1), 103-118.
- Ragonese, A.E. & Milano, V.A. (1984). Vegetales y sustancias tóxicas de la Flora Argentina. En: Kugler, W.F. (dir.), *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, 2, 8-2, 1-413. Buenos Aires. Acme.
- Raven, P. H., & Axelrod, D. I. (1974). Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61(3), 539-673.
- Richard, E. (1999). Tortugas de las regiones áridas de Argentina. L.O.L.A..
- Rick, C. M., & Bowman, R. I. (1961). Galapagos tomatoes and tortoises. *Evolution*, 407-417.
- Ridley, H. N. (1930). *The dispersal of plants throughout the world*. L. Reeve & Company, Limited.
- Rueda, M.C., Ciales, W.O., Vilte, J., Herrera, V. N., Flores, R. & Molina, M.P. (2015). Biodiversidad de escarabajos estercoleros (Insecta, Coleoptera, Scarabeidae) del Parque Provincial Potrero de Yala (Jujuy, Argentina).
- Sánchez, M. V., Genise, J. F., Bellosi, E. S., Román-Carrión, J. L., & Cantil, L. F. (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.
- Sandom, C. J., Ejrnæs, R., Hansen, M. D., & Svenning, J. C. (2014). High herbivore density associated with vegetation diversity in interglacial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(11), 4162-4167.
- Sick, H. (1997). *Ornitología brasileira*. Rio de Janeiro, Brasil. Editora Nova Fronteira. Portuguese.
- Spegazzini, C. (1896). *Planta novae V. Criticae Republicae Argentinae*. *Revista de la Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de La Plata*, 2 (23-24), 382-392.
- Taylor, R.A., Ryan, S.J., Brashares, J.S., & Johnson, L.R. (2016). Hunting, food subsidies, and mesopredator release: the dynamics of crop-raiding baboons in a managed landscape. *Ecology*, 97, 951-60.

- Tonni, E.P., & Cione, A.L. (1997). Did the Argentine pampean ecosystem exist in the Pleistocene? *Current Research in the Pleistocene*, 14, 131-133.
- Tonni, E. P., & Noriega, J. I. (1998). Los cóndores (Ciconiiformes, Vulturidae) de la Región Pampeana de la Argentina durante el Cenozoico Tardío: distribución, interacciones y extinciones. *Ameghiniana*, 35(2), 141-150.
- Van der Pijl, L. Pijl, L. (1969). Principles of dispersal in higher plants. Principles of dispersal in higher plants. New York, Springer-Verlag.
- Velez, S. 2013. Interacciones entre *Prosopis*, insectos y mamíferos: implicancias en la depredación y supervivencia de las semillas. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Wallace, A. R. (1876). The geographical distribution of animals: with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the earth's surface (Vol. 1). Cambridge University Press.
- Yamashita, C. (1997). *Anodorhynchus* macaws as followers of extinct megafauna: an hypothesis. *Ararajuba*, 5, 176-182.
- Young, T. P., Stanton, M. L., & Christian, C. E. (2003). Effects of natural and simulated herbivory on spine lengths of *Acacia drepanolobium* in Kenya. *Oikos*, 101(1), 171-179.
- Zaya, D. N., & Howe, H. F. (2009). The anomalous Kentucky coffeetree: megafaunal fruit sinking to extinction?. *Oecologia*, 161(2), 221-226.
- Zimov, S. A., Chuprynin, V. I., Oreshko, A. P., Chapin Iii, F. S., Reynolds, J. F., & Chapin, M. C. (1995). Steppe-tundra transition: a herbivore-driven biome shift at the end of the Pleistocene. *The American Naturalist*, 146(5), 765-794.



La Fundación Azara, creada el 13 de noviembre del año 2000, es una institución no gubernamental y sin fines de lucro dedicada a las ciencias naturales y antropológicas. Tiene por misión contribuir al estudio y la conservación del patrimonio natural y cultural del país, y también desarrolla actividades en otros países como Paraguay, Bolivia, Chile, Brasil, Colombia, Cuba y España.

Desde el ámbito de la Fundación Azara un grupo de investigadores y naturalistas sigue aún hoy en el siglo XXI descubriendo especies –tanto fósiles como vivientes– nuevas para la ciencia, y en otros casos especies cuya existencia se desconocía para nuestro país.

Desde su creación la Fundación Azara contribuyó con más de cien proyectos de investigación y conservación; participó como editora o auspiciante en más de doscientos libros sobre ciencia y naturaleza; produjo ciclos documentales; promovió la creación de reservas naturales y la implementación de otras; trabajó en el rescate y manejo de la vida silvestre; promovió la investigación y la divulgación de la ciencia en el marco de las universidades argentinas de gestión privada; asesoró en la confección de distintas normativas ambientales; organizó congresos, cursos y casi un centenar de conferencias.

En el año 2004 creó los Congresos Nacionales de Conservación de la Biodiversidad, que desde entonces se realizan cada dos años. Desde el año 2005 comaneja el Centro de Rescate, Rehabilitación y Recría de Fauna Silvestre “Güirá Oga”, vecino al Parque Nacional Iguazú, en la provincia de Misiones. En sus colecciones científicas –abiertas a la consulta de investigadores nacionales y extranjeros que lo deseen– se atesoran más de 200.000 piezas. Actualmente tiene actividad en varias provincias argentinas: Misiones, Corrientes, Entre Ríos, Chaco, Catamarca, San Juan, La Pampa, Buenos Aires, Río Negro, Neuquén y Santa Cruz. La importante producción científica de la institución es el reflejo del trabajo de más de setenta científicos y naturalistas de campo nucleados en ella, algunos de los cuales son referentes de su especialidad.

La Fundación recibió apoyo y distinciones de instituciones tales como: Field Museum de Chicago, National Geographic Society, Consejo Superior de Investigaciones Científicas de España, Fundación Atapuerca, Museo de la Evolución de Burgos, The Rufford Foundation, entre muchas otras.

www.fundacionazara.org.ar



fundacionazara



fundacionazara

Tal vez convenga preguntarse ¿qué es un naturalista? El naturalista tiene un profundo conocimiento de un grupo o grupos de organismos, de sus poblaciones o de uno o más ecosistemas y su funcionamiento. Se mueve cómodamente con conocimiento a lo largo de toda la diversidad orgánica.

Esta definición del naturalista cabe perfectamente para los autores de este libro, cuyo principal objetivo es la búsqueda de una explicación adaptativa de un fenómeno fascinante de coevolución entre plantas y animales. La narración del fenómeno cautivará el interés del lector, no sólo por el extraordinario fenómeno en sí mismo, sino también por la atractiva manera en que se lo narra.

No es casual que sean Federico L. Agnolin, Agustín M. Agnolin y Elián L. Guerrero quienes hayan ejecutado tan bella tarea, pues son representantes genuinos del naturalista de nuestro tiempo que, basado en la tradición, aplica modernas visiones al modo de conocer el mundo que nos rodea. La publicación de un libro sobre plantas y animales que la última gran extinción olvidó, es un canto de esperanza para aquellos que creen que la historia natural es el ineludible fundamento de la biología.

Por ello, el libro que nos ocupa, ejecutado con brillantez, rigor y amor, merece plenamente nuestro aplauso y nuestra gratitud conmovida.

Jorge V. Crisci

ISBN 978-987-3781-63-6



AZARA
FUNDACIÓN DE HISTORIA NATURAL

umai Universidad
Maimónides

