

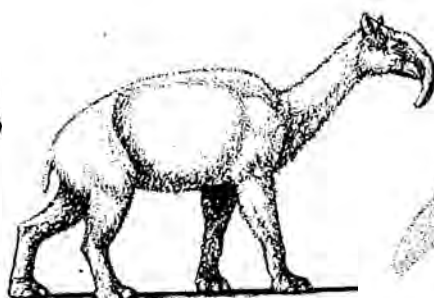
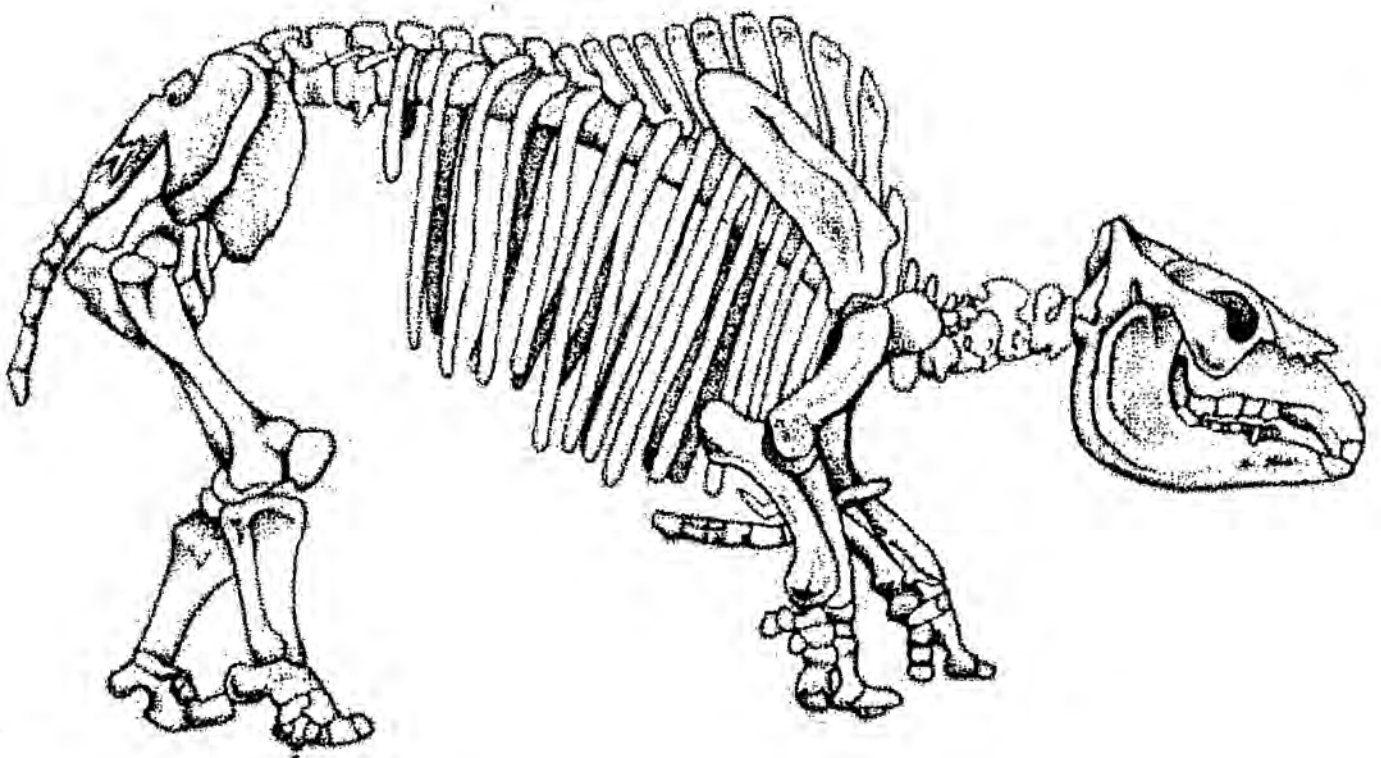


Eduardo P. Tonni - Ricardo C. Pasquali



Los que sobrevivieron a los dinosaurios

La historia de los Mamíferos en América del Sur

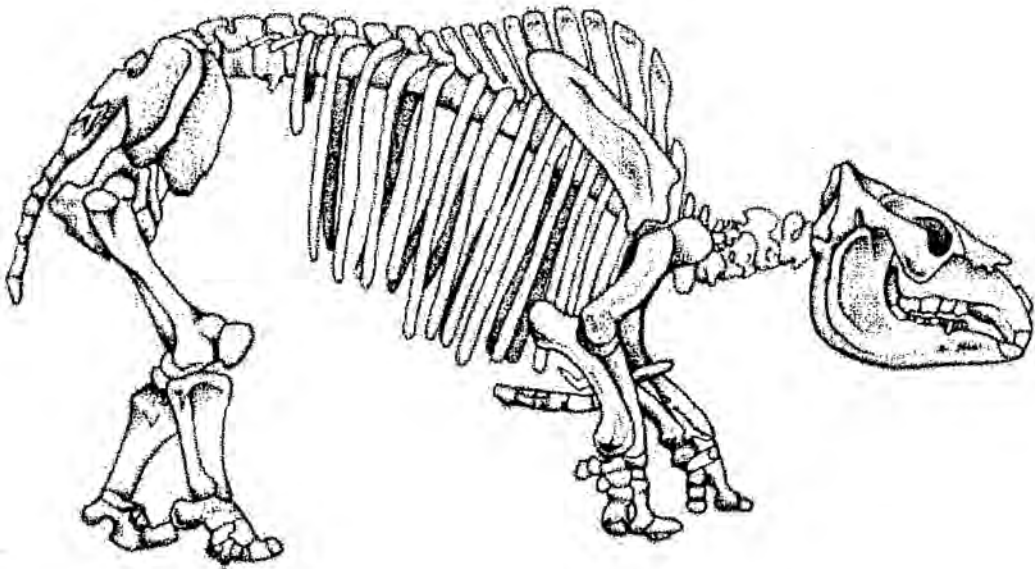


F H N

FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL
FÉLIX DE AZARA

LOS QUE SOBREVIVIERON A LOS DINOSAURIOS

LA HISTORIA DE LOS MAMÍFEROS EN AMÉRICA DEL SUR



Eduardo P. Tonni y Ricardo C. Pasquali

Naturaleza Austral

2002

Naturaleza Austral es la editorial de la Fundación de Historia Natural Félix de Azara y el Departamento de Ciencias Biológicas de la Universidad CAECE.

Título original: Los que sobrevivieron a los dinosaurios, la historia de los mamíferos en América del Sur.

Autores: Eduardo P. Tonni y Ricardo C. Pasquali.

Primera Edición 2002.

Impresión, distribución y comercialización: Ghia Editorial S.A.

Representantes Editoriales:

Dra. Silvia Copelli.
Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad CAECE
Tte. Gral. Juan D. Perón 2933 (1198) Ciudad de Buenos Aires
República Argentina.
E-mail: sic@caeca.edu.ar
Página web: www.caeca.edu.ar

Adrián Giacchino.
Fundación de Historia Natural Félix de Azara
Casilla de Correo 132 (1405) Ciudad de Buenos Aires
República Argentina.
E-mail: historianatural@hotmail.com
Página web: www.ecopuerto.com/historianatural

Asesoramiento Científico y Técnico:

Dirección: Julio Rafael Contreras.

Jorge Adámoli, Silvia Aramayo, Rosana Aramburú, Mercedes Avellaneda, Ignacio Ávila, Nicolás Babini, Rubén Bárquez, Claudio Bertonatti, Claudio J. Bidau, Alfredo Boccia Romañach, Norma Boero, Alicia Boraso, Luis A. Borrero, Dolores del Carmen Castro, Javier Castroviejo Bolibar, Pablo Cetica, Silvia Copelli, Miguel de Asúa, Luis Del Vitto, Horacio A. Delpietro, Adrián S. Di Giacomo, Graciela Fernández, Jorge Fernández, Carlos G. Fernández Balboa, Roberto Ferrari, Sergio Gómez, Stephan Halloy, Luis Jácome, Antonio Krapovickas, Celina A. Lértora Mendoza, Miguel Lizana Avia, Hugo L. López, Rafael Gioia Martins-Neto, Joao O. Menegheti, Maria S. Merani, Amalia M. Miquelarena, Álvaro Mones, Carlos A. Nagle, José F. Pacheco, Irina Podgorny, Jaime J. Polop, Roberto Quevedo, Carlos Quintana, Leonardo Salgado, Pedro J. Salinas, Estela Santilli, José A. Scolaro, Alberto J.-Solarí, José L. Trenti Rocamora, Miguel Unamuno, Eduardo M. Vadell, Edwin Vegas Gallo y Alejandra V. Volpedo.

Impresión, Distribución y Comercialización:

Ghia Editorial S.A.
Reconquista 269, PB (1003) Ciudad de Buenos Aires
República Argentina.
Tel. / Fax: (54 11) 4343-9522.

Dibujo de tapa: esqueleto de *Toxodon platensis* (según Benton).

Copyright 2002, by Editorial Naturaleza Austral.
Queda hecho el depósito que señala la ley 11.723.
Todos los derechos reservados.
Prohibida la reproducción total o parcial.
Impreso en la Argentina / Printed in Argentina.

ISBN: 987-20218-0-5

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO 1	
La historia geográfica y biogeográfica de América del Sur	3
Gondwana y Laurasia	4
El surgimiento de América del Sur	5
Los antepasados inmediatos de los mamíferos	6
Mamíferos mesozoicos de la Argentina y sus ancestros inmediatos	7
Breve historia de los mamíferos terrestres sudamericanos	9
Un continente sin mamíferos estrictamente autóctonos	11
CAPÍTULO 2	
El Período Terciario	13
Las características climáticas y ambientales del Terciario	13
Paleoceno a Eoceno Medio	13
Eoceno Tardío a Oligoceno Temprano	16
Oligoceno Tardío	17
Mioceno Temprano	17
Mioceno Medio	18
Mioceno Tardío	18
Plioceno	19
CAPÍTULO 3	
Los viejos inmigrantes y sus primeros descendientes	21
Los primeros marsupiales sudamericanos	21
Los edentados o xenartros	22
Los primeros ungulados	22
Condilartros	22
Xenungulados	23
Litopternos	24
Astrapoterios	25
Notoungulados	25
Un grupo de mamíferos diferenciado en Gondwana	26
Un omitorrinco en la Patagonia	27
CAPÍTULO 4	
Los descendientes de los viejos inmigrantes: Mamíferos del Terciario (Marsupiales y Edentados)	29
Los marsupiales	29
El origen de los borhiénidos	29
Los marsupiales del Paleoceno	29
Los marsupiales del Eoceno	30
Marsupiales saltadores	31
El ladrón de tumbas	32
La declinación de los marsupiales	32
Los xenartros o edentados	33
Los xenartros del Eoceno	34
El perezoso más antiguo	34
Época de gigantes	34

Edentados del Mioceno y del Plioceno	35
Un grupo con una clasificación incierta	36

CAPÍTULO 5

Los descendientes de los viejos Inmigrantes: Mamíferos del Terciario (Ungulados) **37**

Condilartros	37
Piroterios	37
Una polémica surgida de las cenizas	38
Notopternos	38
Astrapoterios	39
Litopternos	40
Los más veloces del Mioceno	40
Litopternos con trompa	40
Notioprogonios	40
Tipoterios	41
Toxodontes	42
Isotémnidos	42
Ungulados sin pezuñas	43
Los leontínidos	43
Nesodóntidos	44
Los toxodóntidos	44
Haplodontéridos	44
Notohipidos	44
Hegetoterios	45

CAPÍTULO 6

Los inmigrantes africanos **47**

Los roedores	47
La clave está en las mandíbulas	47
Los más numerosos	48
Los parientes africanos	49
Roedores histricomorfos autóctonos	49
El roedor de Tinguiririca	49
Los roedores deseadenses	49
El Mioceno Temprano	51
Mioceno Medio a Pleistoceno	51
Los primates	52
El más antiguo	53
Un mono excepcional	54
El hombrecillo de la Patagonia	54
Los más recientes del Terciario	55
El bahiano gigante	55

CAPÍTULO 7

Los intercambios faunísticos entre las Américas **57**

El Gran Intercambio Faunístico Americano	58
Los carnívoros	58
Mustélidos	58
Osos	59
Hallazgo de crías de osos fósiles	60
Félidos	60
El tigre de dientes de sable	61

Cánidos	62
Un cánido con historia	62
Los cánidos del Lujanense	63
Los mastodontes	63
Los cazadores de mastodontes	65
La antigua raza de gigantes	65
Los perisodáctilos	65
Los caballos que no trajeron los conquistadores	65
Tapíridos	66
Los artiodáctilos	67
Tayasuidos	67
Camélidos	68
Cévidos	69
Insectívoros	69
Lagomorfos	69
Los roedores recién llegados	70
Los verdaderos descubridores de América	70
CAPÍTULO 8	
El Cuaternario	73
El frío comienzo del Pleistoceno	73
Los xenartros o edentados	74
Los armadillos	75
Un hallazgo excepcional	76
Una paleocueva urbana	77
Los gliptodontes	77
Un gliptodonte gigante	80
Los cazadores de gliptodontes	80
El bipedismo de los gliptodontes	80
Burmeister tenía razón	81
Placas en las extremidades	81
El uso de la lengua durante la alimentación de los gliptodontes	82
La Cueva del Milodonte	85
El gigante del Pleistoceno	86
El apuñalador del Pleistoceno	86
El megaterio andino	87
Los megaterios intertropicales	88
El bipedismo de los megaterios	88
Los últimos megaterios	89
Los perezosos arborícolas	89
Los osos hormigueros	89
Los ungulados	90
Los marsupiales	91
La desaparición de los grandes mamíferos pleistocénicos	91
Los mamíferos y el clima durante el Cuaternario de la provincia de Buenos Aires	92
El variable campo magnético terrestre	93
Climas más benignos	93
Nuevamente el frío	94
La parte final del Pleistoceno	94
El Holoceno	95
BIBLIOGRAFÍA GENERAL SUMARIA	97

Introducción

En años recientes, los temas referidos a la paleontología de los vertebrados se han instalado en la sociedad de manera cotidiana. Prácticamente todos los días se dan a conocer por los medios masivos de comunicación noticias sobre hallazgos o nuevas hipótesis verificadas en nuestro país o en el exterior. Mayormente estas noticias tienen como principal protagonista a los dinosaurios, esos reptiles que poblaron la Tierra hace más de 65 millones de años y que en el imaginario colectivo parecen representar una fuente inagotable en un mundo demasiado atado a realidades escasamente placenteras.

Pero lo que la mayoría ignora, porque no ha sido instalado con la misma fuerza, es que junto a los dinosaurios comenzó su periplo evolutivo otro grupo de amniotas, animales que, como los reptiles, aves y mamíferos, tienen su embrión asociado y protegido por un conjunto de anexos tales como el saco y líquido amniótico. Este otro grupo de amniotas fueron los mamíferos que, mientras los dinosaurios incrementaban su tamaño, permanecían como pequeñas criaturas, en su mayoría nocturnas, que iban perfeccionando su fisiología hacia el control interno de la temperatura corporal. Este perfeccionamiento se fue logrando paulatinamente a expensas, entre otros, del mecanismo de la masticación (diferenciación por función de las piezas dentarias) y el procesamiento del alimento en la boca (mayores movimientos de las mandíbulas, aparición de un paladar óseo). Como consecuencia también de estos procesos, ciertos huesos vinculados con la articulación entre la mandíbula y el cráneo (presentes en los reptiles) perdieron tal función y se instalaron como huesecillos del oído medio, dando lugar a un nuevo mecanismo de recepción de los sonidos.

Cuando la gran extinción de fines de la Era Mesozoica, la Edad de los Reptiles, terminó con los dinosaurios, los mamíferos, provistos con sus herramientas fisiológicas, encontraron la oportunidad. Así, la nueva era geológica, la Cenozoica, pasó a ser la Edad de los Mamíferos, calificativo éste no del todo justo para otro grupo de fisiología similar: las aves. Éstas, directos descendientes de los dinosaurios, tienen también su momento de gloria durante la Era Cenozoica.

En América del Sur se dieron durante la Edad de los Mamíferos procesos evolutivos sumamente interesantes que, en gran medida debido a eventos de aislamiento geográfico, originaron faunas singulares. El conocimiento de estas faunas se debe mayoritariamente a los hallazgos e investigaciones de científicos argentinos que, a lo largo de más de 100 años, fueron cimentando a una disciplina paleontológica con reconocimiento y relieve mundial.

En las páginas que siguen haremos un esbozo sobre la historia de los mamíferos en América del Sur, en rigor fundamentalmente en la Argentina, pues es en nuestro país donde se realizaron la mayoría de los hallazgos y estudios que permitieron delinear una historia continental. Hemos utilizado un lenguaje poco técnico aunque lo más preciso posible; no hay referencias bibliográficas puntuales, pero quien desee explorar con mayor profundidad podrá hacerlo a través de la bibliografía aportada. El avance de las investigaciones es tal que, a pesar de que hemos tratado de reunir lo más reciente, es probable que alguna información haya perdido actualidad cuando estas líneas tomen estado público. En parte nos alegramos que así sea.

La historia geográfica y biogeográfica de América del Sur

Cada región del planeta tiene su propia asociación de animales y de plantas. Existen especies adaptadas a climas fríos y secos y otras a cálidos y húmedos, a grandes diferencias de temperaturas entre invierno y verano o a temperaturas prácticamente constantes durante todo el año. Algunas pueblan desiertos, otras selvas, mares, ríos o lagos. De esta forma, al fijar las condiciones climáticas y ambientales, la geografía es el factor que determina que tipos de organismos vivirán en cada región.

La geografía de una cierta parte del planeta determina, además, si su biota estará aislada o si mantendrá intercambios con las de otras regiones. El paleontólogo estadounidense George Gaylord Simpson realizó en la década de 1940 un estudio de los factores que condicionan los intercambios faunísticos y llegó a la conclusión de que se pueden realizar por tres vías, a las que denominó corredores, filtros y rutas de azar.

Para Simpson, un corredor es una ruta a través de la cual es probable la propagación de una gran cantidad o de la mayoría de los animales de una región a la otra. Este investigador da como ejemplo el corredor que existe desde Europa Occidental hacia China a través del territorio asiático. Como consecuencia de los intercambios por medio de este corredor, las faunas de Francia y de China son más parecidas entre sí que las de Francia y del África Central, a pesar de la menor distancia en este último caso.

Un filtro es una ruta a lo largo de la cual es bastante probable la dispersión de ciertos animales, pero improbable la de otros. El filtro actúa como una semibarrera que permite el paso de una parte de la fauna, filtrando el paso de otra parte. Un desierto, un río o una cadena de montañas pueden constituir un filtro. Simpson aclara que cuando se trata de distintos continentes, esta vía está formada generalmente por un puente terrestre o istmo. Una conexión a través de un istmo tiene condiciones ambientales menos amplias y más específicas que las de un corredor, determinando así mayores impedimentos para el intercambio faunístico. La conexión entre América del Norte y América del Sur a través del istmo de Panamá constituye un puente filtrante desde hace más de tres millones de años.

La ruta de azar es una vía de intercambio a lo largo de la cual es bastante improbable que pueda propagarse la mayor parte de los animales, siendo sólo unos pocos los que logran dispersarse. Es una barrera formidable que, a pesar de todo, es atravesada ocasionalmente.

Para los animales terrestres, las rutas de azar más típicas e importantes están constituidas por franjas de agua, incluyendo las barreras marinas. Probablemente, los actuales roedores del grupo de los caviomorfos (como las vizcachas y los carpinchos) y los monos sudamericanos desciendan de ancestros que llegaron desde África usando el Océano Atlántico como ruta de azar. Esta misma vía también posibilitó la dispersión de especies vegetales, como las calabazas o mates, que también provienen del continente africano. Se cree que las islas de Hawái (que están totalmente aisladas por barreras marinas) fueron pobladas por aves y caracoles terrestres, insectos y plantas a través de rutas de azar. Los animales inmigrantes pueden viajar por estas rutas utilizando restos de árboles o camalotes arrastrados por las corrientes de agua.

La concepción de Simpson se basa en la existencia de masas continentales fijas, sólo modificadas por las ingresiones o regresiones marinas o el surgimiento de cadenas montañosas. Sin embargo, ahora sabemos que los continentes y los mares configuran un conjunto de placas que flotan «a la deriva» en un manto rocoso más o menos plástico. A lo largo de los millones de años en que se mide el tiempo geológico fue cambiando la posición y la configuración de los continentes, y por lo tanto la geografía del planeta. Las masas continentales se unieron repetidas veces formando supercontinentes, los que a su vez se fragmentaron y se volvieron a unir en forma diferente.

De tal forma se originaron barreras que separaron a las poblaciones ancestrales dando origen a nuevas especies a partir de la fragmentación de la población inicial. Muy sintéticamente esta es la base de la moderna teoría biogeográfica de la vicarianza, basada en geografías cambiantes a lo largo del tiempo geológico y no en un esquema más o menos estático como el supuesto por Simpson.

Estas alteraciones de la geografía produjeron cambios en los ambientes y los climas. Masas continentales que estuvieron aisladas durante muchos millones de años se unieron a otras, posibilitando así los intercambios faunísticos a través de corredores y filtros, o contrariamente la separación de placas fragmentó a las poblaciones ancestrales originando, como se dijo, nuevos taxones. La aparición de conexiones archipiélagas entre continentes hicieron que las probabilidades de poblamiento a través de rutas de azar no fuesen bajas en extremo.

Las cambiantes condiciones que reinaron en la Tierra fueron favoreciendo sucesivamente a distintos grupos de vertebrados. Durante más de 3.000 millones de años la vida se desarrolló exclusivamente en los océanos. Una concentración adecuada de oxígeno en el aire, y posiblemente también la aparición de la capa de ozono, permitieron que a partir del Período Silúrico (entre 410 y 435 millones de años atrás), se iniciara la colonización de las zonas continentales del planeta por plantas, invertebrados y, más tarde, por los anfibios, los primeros vertebrados terrestres.

Los anfibios tuvieron una gran diversidad durante el Carbonífero y el Pérmico, los dos últimos periodos de la Era Paleozoica, razón por la cual a este lapso se lo conoce informalmente como la Edad de los Anfibios.

Pero, entre los vertebrados, los verdaderos conquistadores de la tierra firme fueron los reptiles. La evolución del huevo con anexos embrionarios (amnios, alantoides y corion), incluyendo una cáscara que permite el intercambio gaseoso, fue la innovación que permitió a los reptiles abandonar el medio acuático, imprescindible para la reproducción de los anfibios, y establecerse en tierra. Estos vertebrados habrían surgido a comienzos del Carbonífero y su máximo esplendor lo alcanzaron durante la Era Mesozoica, denominada también la Edad de los Reptiles. Posiblemente contribuyó a la diversificación de los reptiles mesozoicos el clima benigno que reinó en prácticamente todo el planeta durante buena parte de esa era geológica.

Hace unos 250 millones de años, a comienzos del Mesozoico, existía en el planeta un solo continente, llamado Pangea, que estaba formado por la unión de todas las masas continentales. En sedimentos depositados unos 20 millones de años más tarde, a comienzos del Triásico Tardío, se descubrieron los restos de los dinosaurios más antiguos que se conocen. Los mamíferos habrían surgido algunos millones de años después, a fines del Triásico.

Mientras que los dinosaurios, al igual que otros reptiles, alcanzaron una gran diversificación durante todo el Mesozoico, al principio de esta era geológica los mamíferos estaban limitados a especies que habían retenido algunas características generalizadas de los primitivos amniotas, incluyendo los reptiles. Parte de estos mamíferos pertenecían al grupo de los monotremas y fueron antepasados de los actuales ornitorrincos y equidnas. En el Jurásico, o a fines del Triásico, se registran por primera vez a los antepasados de los mamíferos marsupiales y placentados y en el Cretácico (el último período de la Era Mesozoica) aparecieron los marsupiales, los insectívoros y los primates.

Posiblemente la presencia de gases en la atmósfera responsables del incremento del efecto invernadero, sumada a factores astronómicos y a una distribución distinta a la actual de los continentes y mares, habrían sido responsables de que durante el Mesozoico, fundamentalmente en el Jurásico y Cretácico, reinaran en el planeta condiciones climáticas óptimas para los reptiles, carentes de un sistema interno de regulación térmica.



Reconstrucción de Pangea.

A fines del Mesozoico se produjo la extinción masiva de parte de la fauna, que, entre los vertebrados, incluía a reptiles marinos (ictiosaurios y plesiosaurios), reptiles voladores (pterosaurios) y animales terrestres, entre los que se encontraban los dinosaurios. La drástica disminución de depredadores y de competidores para ocupar los mismos nichos ecológicos, además de su adaptación a todo tipo de climas, permitieron que los mamíferos, que poseen un mecanismo fisiológico de regulación térmica, se diversificaran extraordinariamente durante el Cenozoico, a la que se denomina también como la Edad de los Mamíferos.

Esta sintética historia muestra que la evolución de los vertebrados terrestres está regida en gran parte por los cambios en la geografía. Posiblemente también actúen causas externas, como caída de grandes asteroides o fuertes incrementos de la radiación cósmica, que serían responsables de extinciones masivas o de aumentos en la diversidad por inducción de mutaciones respectivamente, o internas, como aumentos de la actividad volcánica, cuya emisión de lava, gases y cenizas podrían alterar el paisaje y las temperaturas del planeta.

Gondwana y Laurasia

Unos 180 millones de años atrás, durante el Período Jurásico, Pangea comenzó a fragmentarse y 40 millones de años después quedaba dividida en dos grandes continentes: Laurasia al norte, incluyendo a América del Norte y Eurasia, y Gondwana al sur. La separación

de estos dos supercontinentes había originado lo que se conoce como Mar de Tethys.



Gondwana hace 160 millones de años.

Ni Laurasia ni Gondwana eran masas continentales homogéneas desde los puntos de vista geográfico y biológico. Sin embargo, la biota de cada uno de estos supercontinentes era más afín entre sí que con la del otro.

De esta manera, la futura América del Sur formaba parte de Gondwana. Al norte estaba conectada con lo que más tarde sería África, y por el sur con lo que serían Antártida, Australia, Nueva Zelanda y las islas adyacentes.

La porción noreste de lo que hoy es América del Sur formó parte de una unidad geográfica y biogeográfica que se denominó Gondwana Occidental, mientras que su porción sudoeste integró Gondwana Oriental. Ambas subdivisiones del supercontinente gondwánico desarrollaron una biota marcadamente distinta a la de Laurasia, pero a la vez con diferencias entre sí.

El surgimiento de América del Sur

La separación del continente sudamericano debido a la ruptura de sus conexiones gondwánicas se inició hace por lo menos 130 millones de años, cuando quedó definido el Atlántico Sur como consecuencia del lento alejamiento de África. Mucho más tarde, América del Sur se separaría de la parte norte de Gondwana Oriental.

Además de las rupturas que llevaron al total aislamiento de América del Sur, la aparición de cadenas de islas transitorias en el norte permitieron intercambios faunísticos ocasionales con América del Norte, en el lapso comprendido entre 85 a algo menos de 65 millones de años atrás, a fines de la Era Mesozoica y principios de la Cenozoica. Da prueba de esta conexión la presencia de mamíferos inmigrantes de América del Norte regis-

trada en capas del Paleoceno Temprano de la Patagonia y de Bolivia, con una antigüedad de unos 63 millones de años.

En el largo lapso comprendido entre unos 60 a 35 millones de años antes del presente se produjo el más severo aislamiento de América del Sur, que quedó convertida en un continente isla. Es este aislamiento el que explica la peculiaridad de sus mamíferos terciarios.

Este largo aislamiento se vio interrumpido hace unos 35 millones de años, o algo menos, por la aparición de una ruta de azar en el Atlántico Sur que posibilitó el ingreso a América del Sur de los primeros roedores y primates.



130 Ma



110 Ma

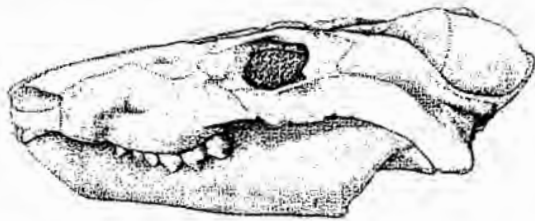
Gondwana hace 130 y 110 millones de años.

Más tarde, durante el Mioceno Temprano, unos 18 millones de años atrás, se estableció una conexión archipelágica con el Caribe y, unos 10 millones de años después, este sistema de islas, junto con la deriva de los continentes, permitió el comienzo de un intercambio faunístico más fluido entre América del Sur y América del Norte. Finalmente, hace unos 3 a 2,5 millones de años, se estableció una firme conexión interamericana a través del istmo de Panamá, dando origen al llamado Gran Intercambio Biótico Americano, o mejor Gran Intercambio Faunístico Americano, dado que la mayor parte de la evidencia sobre tal evento procede del registro faunístico, especialmente de los mamíferos.

Los antepasados inmediatos de los mamíferos

Hace algo más de 280 millones de años, a fines de la Era Paleozoica, un grupo de vertebrados amniotas (los sinápsidos) fue evolucionando lentamente hacia la adquisición de caracteres propios de los mamíferos. Al igual que los reptiles actuales, es probable que los primeros representantes de este grupo no pudiesen regular la temperatura de sus cuerpos, dependiendo de la temperatura ambiental. El desarrollo de un perfeccionamiento del sistema masticatorio, incluyendo mandíbulas más amplias, la diferenciación de los dientes en incisivos, caninos y postcaninos (que darían origen a los premolares y molares), y el desarrollo de un paladar secundario acompañaron a cambios en el metabolismo, permitiendo que estos animales pudieran regular la temperatura corporal, poniendo fin a su dependencia del Sol.

Los primitivos sinápsidos derivaron, a partir del Pérmico Tardío, en los más avanzados terápsidos que en el Triásico, con los cinodontes, se constituyen en el grupo hermano de los mamíferos. Los primeros mamíferos, es decir los sinápsidos en los que el dentario (principal hueso de la mandíbula) articula directamente con el área escamosa del cráneo, surgieron unos 210 millones de años atrás.



Cráneo y mandíbula de un cinodonte. El dibujo corresponde al *Cynognathus minor*, del Triásico Temprano, Mendoza (según Abdala).

A unos 250 kilómetros al noroeste de Porto Alegre, en las cercanías de Candelaria, un equipo de paleontólogos del Brasil y de la Argentina descubrió los restos de terápsidos muy evolucionados del grupo de los cinodontes que no se había logrado documentar hasta ahora. Uno de estos científicos es José F. Bonaparte, del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia".

Bonaparte trabajó en estas investigaciones con especialistas de la Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, dirigidos por Jorge Ferigolo. En el segundo viaje a la cuenca del río hallaron una localidad en la que se descubrieron dos fragmentos de cráneo pequeños con dientes. Al excavar encontraron una gran cantidad de materiales. A pesar de lo exiguo de este

yacimiento extrajeron decenas de restos de mandíbula, cráneos y piezas del esqueleto. "Lo más interesante es que todos estos fósiles, que son del Triásico Tardío, con una antigüedad de aproximadamente 215 millones de años, están muy vinculados al origen de los mamíferos. Son un tipo de fósiles que tienen mucho que ver con la etapa evolutiva final que dio origen a los mamíferos", comenta Bonaparte.

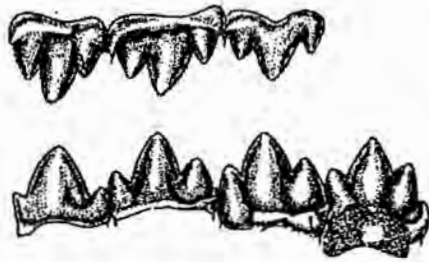
Los primeros mamíferos se registran en América del Norte, Europa, sur de África y en China, en la parte final del Triásico Tardío, unos tres o cinco millones de años después que se depositaron los sedimentos de la zona de Candelaria. Desde el punto de vista cronológico se estaría en un momento muy favorable para ver como eran los antecesores inmediatos de los mamíferos y desde el punto de vista anatómico estos fósiles indican una cantidad de caracteres de transición entre los cinodontes y los primeros mamíferos.

Uno de estos caracteres de transición aparece en la dentadura. En los mamíferos, los molares poseen dos raíces que están bifurcadas y, ocasionalmente, unidas por una lámina de esmalte, como si la bifurcación no se hubiera completado. Los fósiles descubiertos en Brasil tienen un surco muy profundo de los lados externo e interno, mostrando el proceso de partición de la raíz. El fenómeno de la bifurcación de la raíz es característico de los mamíferos, ya que todos los cinodontes conocidos tienen solamente una raíz en los molares.

El cráneo de estos animales también posee algunas particularidades presentes en los mamíferos y ausentes en los restantes cinodontes. Así, el hueso frontal se proyecta en la región orbital (en la que se alojan los ojos) y hace contacto con el hueso palatino. Además, en el maxilar hay una serie de forámenes u orificios que son característicos de los mamíferos. Este conjunto de semejanzas, agregados a la disposición de las cúspides en los postcaninos, el número de incisivos, la falta de un espacio delante de los postcaninos (diastema), la sínfisis mandibular (unión de las mandíbulas) móvil y extendida, una elocuente diferenciación morfológica entre "premolares" y "molares", y un menor reemplazo dentario, indican una proximidad muy notable entre los cinodontes de Brasil y los más antiguos mamíferos.

Según Bonaparte, los descendientes de estos primitivos animales son los triconodontes, un grupo de mamíferos que se extinguieron a fines del Cretácico y que estaban caracterizados por una dentición con tres, y a veces cuatro, cúspides alineadas en cada uno de los dientes postcaninos. A partir de modificaciones de este plan triconodonte se habrían diversificado los restantes mamíferos mesozoicos. O sea, la dentición ancestral

de los mamíferos sería la triconodonta, con las tres o cuatro cúspides alineadas.



Molares de un triconodonte (según Qiang, Zhe-Xi y Shu-an).

La presencia de esos antepasados de los mamíferos en Brasil y de mamíferos primitivos en ambos hemisferios algo después, se explica porque durante el Triásico existía en el planeta una masa continental casi única.

Antes del hallazgo de estos fósiles brasileros, los científicos consideraban a los tritilodontes (un grupo de cinodontes muy avanzados) como los más vinculados al surgimiento de los mamíferos, pero estos animales eran herbívoros. Mientras que las características craneanas y esqueletarias de los tritilodontes indican una gran proximidad con los mamíferos, la dentición adaptada a una dieta herbívora muestran que evolucionaron en otra dirección, y que no son los antecesores de los primeros mamíferos de dentición insectívora.

Para Bonaparte, los fósiles descubiertos en Brasil, de hábitos insectívoros, reúnen las condiciones para ser los antecesores de los mamíferos. Posiblemente los tritilodontes fueron los ancestros de un grupo de mamíferos herbívoros primitivos con aspecto de roedores llamados multituberculados, que se extinguieron hace unos 50 millones de años. Tanto los tritilodontes como los multituberculados realizaban un movimiento anteroposterior de las mandíbulas (de atrás hacia adelante) durante la masticación.

En Río Grande do Sul se descubrieron dos grupos de pequeños animales. Unos son los ictidosaurios, que se desviaron de la línea ancestral de los mamíferos y desarrollaron una dentición muy particular con incisivos hipertrofiados, postcaninos provistos de muchas cúspides en forma de abanico y una oclusión dentaria del tipo guillotina. La presencia de estos animales indica la variada radiación que hubo entre los cinodontes más avanzados antes de que aparecieran los primeros mamíferos.

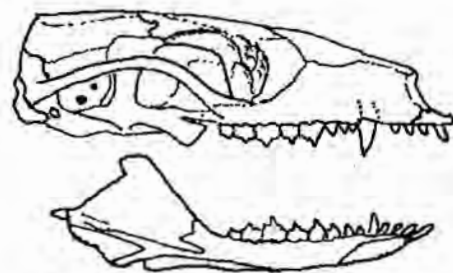
El otro grupo (de los terioherpetontidos), considerado por Bonaparte como ancestral directo de los mamíferos más antiguos, está representado por diversas mandíbulas, dientes y fragmentos craneanos muy pequeños,

pero demostrativos de su importante posición filogenética ancestral. Sus "molares", provistos de cuatro cúspides alineadas, miden sólo 0,8 milímetros de longitud, o sea que fueron especies insectívoras, en parte comparables a ciertos mamíferos insectívoros del Hemisferio Norte.

Entre los cinodontes con características mamíferoides había formas herbívoras, otras del tipo carnívoro, especializados en cortar carne y moler huesos, y también insectívoros. De esa radiación variada del grupo de los cinodontes, finalmente uno, o quizás dos linajes, son los que produjeron el surgimiento de los mamíferos, y los otros se convirtieron en grupos estériles, que no dejaron descendencia.

Mamíferos mesozoicos de la Argentina y sus ancestros inmediatos

Algunos autores, como Zhe-Xi Luo, del Carnegie Museum of Natural History, y Alfred Crompton, del Museum of Comparative Zoology, Harvard University, consideran como mamíferos al grupo formado por los monotremas (como el *Ornithorhynchus*, el ornitorrinco de Australia) y los terios; estos últimos incluyen a los euterios (los placentados, como la mayoría de los mamíferos actuales) y los metaterios (los marsupiales, como canguros y zarigüeyas o comadrejas sudamericanas). También clasifican como mamíferos a otras formas extintas, como los multituberculados, los triconodontes y ciertos géneros tales como el *Vincelestes* y el *Zhangheotherium*.

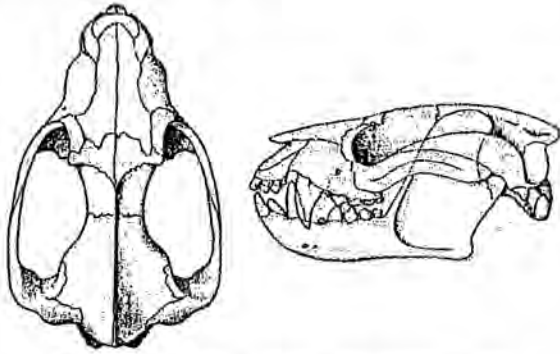


Cráneo y mandíbula del *Morganucodon*.

Para esos autores, ciertas formas con características similares a los mamíferos constituyen el grupo de los mamaliformes; este es el caso del *Morganucodon*, el *Haldanodon* y otros mamaliformes del Mesozoico. En suma, según esta hipótesis, los mamíferos son mamaliformes pero no todos los mamaliformes son mamíferos.

Los mamíferos de la Era Mesozoica descubiertos en la Argentina incluyen al *Vincelestes neuquenianus*, muy cercanamente relacionado con los terios, y a especies de los gondwanaterios, de los simetrodotes, de los

driolestoideos y los triconodontes. Los mamaliformes no mamíferos están representados por una especie del grupo de los docodontes.



Cráneo y mandíbula del *Vincelestes neuquenianus* (según Bonaparte).

El *Vincelestes neuquenianus* fue descrito por Bonaparte en 1986 a partir de una mandíbula incompleta y unos pocos huesos del esqueleto postcraneal. Luego se hallaron seis cráneos y mandíbulas, además de una buena parte del esqueleto postcraneal. Este fósil se descubrió en la provincia del Neuquén, en sedimentos de la Formación La Amarga, depositados en el Neocomiano (140 a 124 millones de años de antigüedad), que corresponde a la parte inicial del Cretácico Temprano.

El estudio detallado del *Vincelestes neuquenianus* lo realizó Guillermo Rougier en 1993. Para Bonaparte, las características de la dentadura de este mamífero sugieren afinidades con *Peramus*, un animal que vivió en Inglaterra en el Jurásico Tardío.

Los restos de los gondwanaterios del Mesozoico de la Argentina se descubrieron en sedimentos depositados desde fines del Cretácico Tardío, en el Campaniano (82 a 71 millones de años atrás) y Maastrichtiano (71 a 65 millones de años atrás) hasta el Paleoceno.

Para Rosendo Pascual, jefe del Departamento Científico Paleontología de Vertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata (el conocido Museo de La Plata) los gondwanaterios son el grupo hermano (el más cercanamente relacionado) de los multituberculados. En cambio, Bonaparte considera que estos mamíferos formaban parte de un grupo de multituberculados endémicos de América del Sur.

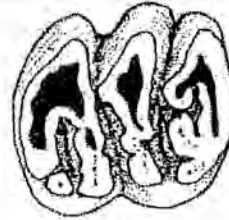
Los gondwanaterios cretácicos conocidos hasta el presente son el *Ferugliotherium windhausenii*, el *Vucetichia gracilis* y el *Gondwanatherium patagonicum*. Los restos de estos primitivos mamíferos se descubrieron en la provincia de Río Negro, en sedimentos de la

Formación Los Alamitos, depositados en el Campaniano o en el Maastrichtiano.

El *Ferugliotherium windhausenii* fue descrito por Bonaparte en 1986 a partir de un molar inferior.

El *Vucetichia gracilis* fue descrito por Bonaparte en 1990 a partir de un molar superior. De acuerdo a este investigador, podría tratarse de un ejemplar juvenil de la especie *Ferugliotherium windhausenii*.

El *Gondwanatherium patagonicum* fue descrito por Bonaparte en 1986 a partir de un molar, posiblemente superior. Luego, este autor describió varios postcaninos, incisivos y una mandíbula incompleta.



Vista oclusal de un molar del gondwanaterio *Gondwanatherium patagonicum* (según Bonaparte).

Los simetrodontes fueron un grupo de mamíferos mesozoicos que estaban caracterizados por la simetría de sus molares y, además, porque las cúspides principal y accesorias se disponían formando un triángulo. El único simetrodonte hallado en la Argentina es el *Bondesius ferox*, descrito por Bonaparte en 1990 a partir de un molar inferior derecho completo hallado en la provincia de Río Negro, en sedimentos de la Formación Los Alamitos.



Molar derecho inferior del simetrodonte *Bondesius ferox* (según Bonaparte).

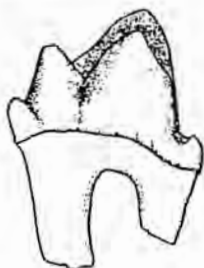
Los driolestoideos se incluyen en la categoría de los eupantoterios. Todos los driolestoideos de la Argentina fueron hallados en la provincia de Río Negro, en sedimentos de la Formación Los Alamitos. Las especies conocidas hasta el momento son el *Groebertherium stipanicici*, el *Groebertherium novasi*, el *Leonardus cuspidatus*, el *Mesungulatum houssayi*, el *Casamiqu-*

lia rionegrina, el *Barberenia araujoae* y el *Quirogatherium major*.

El *Groebertherium stipanicici* fue descrito por Bonaparte en 1986 a partir de una corona completa de un molar superior izquierdo. En ese mismo año, Bonaparte describió también al *Groebertherium novasi* a partir de un molar superior izquierdo.

En 1990 Bonaparte describió al *Leonardus cuspidatus* a partir de un fragmento de maxilar con cuatro postcaninos completos. Para Bonaparte, este mamífero podría representar uno de los productos finales de la radiación adaptativa de los drioléstidos sudamericanos. Por las características de la dentadura, se cree que el *Leonardus cuspidatus* se alimentaba de insectos.

El primer mamífero cretácico descubierto en la Argentina es el *Mesungulatum houssayi*, que fue descrito en 1985 por Bonaparte y Miguel Fernando Soria (hijo), también del Museo Argentino de Ciencias Naturales, como un condilartro, a partir de una corona completa de un molar. El grupo de los condilartros posiblemente fue ancestral a los ungulados, los mamíferos con pezuñas. Los hallazgos realizados posteriormente (molares superiores y fragmentos de mandíbula con molares inferiores) demostraron que no se trataba de un condilartro sino de un drioléstido. *Mesungulatum houssayi* es el drioléstido de mayor tamaño de los hallados en la Formación Los Alamitos.

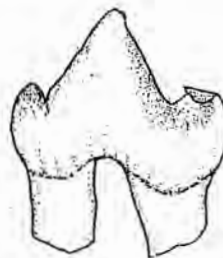


Molar inferior del *Mesungulatum houssayi*, el primer mamífero cretácico descubierto en la Argentina (según Bonaparte y Soria).

En 1990 Bonaparte describió a los driolestoideos *Brandonia intermedia* a partir de una corona de un molar superior derecho; al *Casamiquelia rionegrina* a partir de una pequeña corona (de tan solo 1,2 milímetros de ancho) de un molar superior derecho; al *Barberenia araujoae* a partir de una corona de un molar superior izquierdo y al *Quirogatherium major* a partir de una corona de un molar superior derecho.

Las especies de triconodontes descubiertos en la Argentina son el *Austrotriconodon mckennai* y el *Austrotriconodon sepulveda*, descritas por Bonaparte en

1986 y 1992 respectivamente y conocidas solamente por algunos dientes aislados.



Molar inferior izquierdo del triconodonte *Austrotriconodon mckennai* (según Bonaparte).

Como se señaló, el único mamaliaforme no mamífero de la Argentina es el docodonte *Reighitherium bunodontum*. Este animal fue descrito por Bonaparte en 1990 (con el nombre *Reighitherium bunodonta*) como un drioléstido, a partir de una corona completa procedente de la Formación Los Alamitos, en la provincia de Río Negro. En el año 2000, Rosendo Pascual, Francisco Goin, Pablo González, Alberto Ardolino y Pablo Puerta, describieron un fragmento del dentario (hueso de la mandíbula) izquierdo con un molar y un premolar de la misma especie que la descrita por Bonaparte, pero descubierta en un nuevo yacimiento de la misma antigüedad ubicado en la provincia de Chubut, en sedimentos de la Formación La Colonia. Por cuestiones gramaticales, estos investigadores cambiaron el nombre específico *bunodonta*, propuesto por Bonaparte, por *bunodontum*. Este nuevo hallazgo permitió clasificarlo como un docodonte.

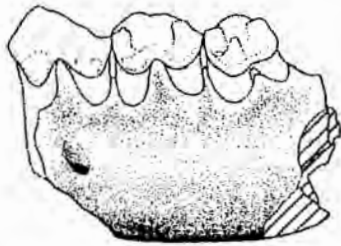
En 1997, Pascual presentó una interesante hipótesis acerca de la evolución de los mamíferos en Gondwana y Laurasia. Para este investigador, durante el Mesozoico se produjo en Gondwana un proceso de evolución de los mamíferos paralelo al de Laurasia, llegándose a niveles de organización comparables a la de los terios laurásicos, pero a partir de linajes distintos. Ninguno de estos tipos morfológicos habría traspasado el límite Cretácico-Terciario, de manera que en el Terciario se habría producido un nuevo proceso evolutivo, principalmente a expensas de linajes laurásicos.

Breve historia de los mamíferos terrestres sudamericanos

De acuerdo a Pascual, en la década de 1950, Simpson fue el primero en señalar que la historia de los mamíferos sudamericanos mostraba episodios más claros que los otros continentes.

Simpson reconoció que estos episodios eran comparativamente pocos, pero claramente diferenciados. En

todos los casos estos episodios fueron marcados por la inmigración de grupos que influenciaron muy trascendentalmente su historia.



Fragmento mandibular del docodonte *Reighitherium bunodontum* (según Pascual, Goin, González, Ardolino y Puerta).

Para ese investigador hubo tres acontecimientos inmigratorios fácilmente reconocibles que denominó estratos faunísticos. Los tres estratos faunísticos fueron denominados por Simpson el de los viejos inmigrantes, el de los viejos saltadores de islas y, finalmente, el de los últimos saltadores de islas y últimos inmigrantes.

El concepto original de Simpson se nutría de la teoría holarcticista, fundamentada a su vez en los postulados fijistas de la biogeografía darwiniana. El holarcticismo, como teoría biogeográfica, señalaba que todos los mamíferos se habían originado en el Hemisferio Norte y a partir de allí colonizaron el Hemisferio Sur. Acompañando estas ideas, Simpson concluyó que a la llegada de los viejos inmigrantes, durante el Cretácico Tardío o Paleoceno Temprano, el continente sudamericano estaba desprovisto de mamíferos. Sin embargo, el hallazgo de mamíferos a comienzos del Cretácico demostró que ese postulado no era correcto. América del Sur tuvo representantes nativos derivados de grupos pangeicos, con algunos sobrevivientes en el Paleoceno más Temprano. Entre esos raros sobrevivientes se encuentra un grupo de monotremas emparentados con los ornitorrincos, que es originario e inmigrante de Australia, y un mamífero primitivo perteneciente a un grupo, el de los gondwanaterios, que para Pascual sería hermano de los multituberculados que vivieron en el supercontinente de Laurasia.

Los viejos inmigrantes llegaron a América del Sur a fines del Cretácico y comienzos del Paleoceno, momento en que comenzó a gestarse un continente isla que unos millones de años después (probablemente a fines del Eoceno) inició su más severo aislamiento.

Entre los viejos inmigrantes provenientes de Laurasia estaban los marsupiales. Estos mamíferos no placentarios posiblemente pasaron de América del Norte a América del Sur a través de una cadena transitoria de islas que apareció en el Caribe a fines del Cretácico. A través de la Antártida, los marsupiales habrían llegado

a Australia donde adquirieron una extraordinaria diversidad.

Uno de los yacimientos paleontológicos en el que se registran marsupiales integrantes del estrato de los viejos inmigrantes es el de Laguna Umayo, ubicado en Perú. Los sedimentos de este yacimiento se depositaron durante la parte final del Maastrichtiano. Los marsupiales descubiertos en Laguna Umayo pertenecen a las familias de los peradéctidos (*Peradectidae*), pediómidos o microbiotéridos (*Pediomyidae* o *Microbiotheriidae*), y didélfidos (*Didelphidae*). Es de destacar que en la Formación Los Alamitos, del Campaniano o principios del Maastrichtiano de la Patagonia, no se descubrió ningún resto correspondiente a un marsupial.

Otros grupos de viejos inmigrantes laurásicos fueron los condilartros, unos ungulados primitivos cercanos a los ancestros de todos los demás ungulados; los leptícidos, un primitivo grupo de mamíferos parecidos a las musarañas; y los pantodontos, ungulados de clasificación no del todo clara.

Los edentados o xenartros, representados actualmente por los armadillos, los osos hormiguero y mielero y los perezosos, también formaban parte de los viejos inmigrantes y su lugar de origen parece haber sido una de las masas continentales de Gondwana distinta a la que formaría América del Sur.

El segundo estrato faunístico a que hacía referencia Simpson es el de los viejos saltadores de islas, que termina con el mayor aislamiento del continente sudamericano. Estaba integrado por los antepasados de los roedores caviomorfos (es decir, parecidos al cuis) y primates, los que habían llegado desde África a través de una ruta de azar. Estos inmigrantes llegaron a América del Sur a fines del Eoceno y principios del Oligoceno, pasando de isla en isla en balsas naturales, como camalotes, ramas y troncos de árboles arrastrados por las corrientes marinas, a través del Atlántico Sur.

La conexión archipelágica con el Caribe que se estableció hace unos 18 millones de años, durante el Mioceno Temprano, quedó evidenciada por el hallazgo de un perezoso terrestre en Cuba. Este animal provenía de América del Sur y pertenecía al grupo de los edentados megaloníquidos.

La presencia de una nueva conexión archipelágica dio comienzo, diez millones de años más tarde, a un intercambio faunístico americano, cuyos protagonistas fueron los integrantes del tercer estrato faunístico de Simpson, los nuevos saltadores de islas. A América del Sur ingresaron mapaches norteamericanos (los prime-

ros carnívoros placentarios que tuvo América del Sur) y emigraron perezosos terrestres.

En el Plioceno se produjo la unión de las Américas a través del istmo de Panamá, dando origen a América como un continente único y al llamado Gran Intercambio Faunístico Americano.

Los registros de mamíferos más antiguos de ese Gran Intercambio Faunístico Americano provienen de sedimentos depositados hace unos tres millones de años. A América del Sur ingresaron en forma masiva mamíferos, como mastodontes y caballos, que no dejaron descendencia, y pecaríes, tapires, camélidos, ciervos, conejos, ratones, ardillas, cánidos y félidos emparentados con formas actuales, y el hombre. Para América del Norte emigraron principalmente edentados.

Fue el sabio argentino Florentino Ameghino quien realizó la primera descripción con detalles de este proceso de intercambio faunístico en su sinopsis de 1910 de Geología, Paleogeografía, Paleontología, y Antropología de la República Argentina.



Florentino Ameghino.

Un continente sin mamíferos estrictamente autóctonos

América del Sur es la única región de la Tierra que guarda, como fósiles y como vivientes, mamíferos originados en todas las grandes masas continentales diferenciadas desde su primer registro en el Triásico Tardío.

"Pero sorpresivamente, ninguno de los mamíferos vivientes representa algún orden que probadamente se

haya originado en América del Sur desde que estuvo definido como un continente", destaca Pascual.

Los edentados figuraban como los únicos mamíferos placentarios que pudieron originarse en América del Sur. Sin embargo, hay evidencias que sugieren que esos mamíferos existían y se habían diversificado en Gondwana antes de la separación final de las masas continentales sudamericana y africana, ocurrida hace unos 110 millones de años, durante el Cretácico Temprano.

La presencia de un edentado fósil (denominado *Eurotamandua joresi*) emparentado con el oso hormiguero en sedimentos del Eoceno Medio de Alemania, que poseen una antigüedad de unos 45 millones de años, se explicó como producto de la migración desde África a través del Mar de Tethys. Por lo tanto, por lo menos desde esa época existían en África integrantes de la familia del oso hormiguero, mientras que en América del Sur el registro más antiguo data de aproximadamente 22 millones de años, lo que hace extremadamente improbable que hayan tenido un origen sudamericano.

La ausencia de edentados en la primerísima parte del Terciario del sector patagónico, unido a su escasa diversidad en el restante Terciario Temprano, sugiere asimismo el origen extrasudamericano del grupo.

El grupo de los roedores caviomorfos (que incluye, entre otros, a la vizcacha, al carpincho, a los tucutucos, a las chinchillas, a la paca y al aguti) tiene una historia algo más reciente. El largo aislamiento de América del Sur, que había comenzado hace poco más de 60 millones de años, se vio interrumpido por la aparición de los ancestros de estos roedores, cuyo primer registro está datado en aproximadamente 35 millones de años, que se corresponde con los fines del Eoceno o el comienzo del Oligoceno.

Actualmente, la mayor parte de los científicos suponen un origen africano para los roedores caviomorfos de América del Sur, donde sus antepasados pudieron ingresar, como ya se señaló, a través de rutas de azar. Pero esos antiguos inmigrantes no vinieron solos. Posiblemente estuvieron acompañados en su larga travesía por los antepasados de los actuales monos sudamericanos o platirrinos. Viajando por sus propios medios, acompañaban a estos navegantes involuntarios cetáceos primitivos cuyos ancestros vivían hace más de 50 millones de años en el Mar de Tethys, y sirenios de los que descienden los actuales manatíes.

Los murciélagos tampoco son autóctonos de América del Sur, a pesar de que representan más del veinte por ciento de las especies de sus mamíferos vivientes. Se

cree que estos animales se habrían originado en Laurasia. Ya se explicó que los marsupiales (representados actualmente en América del Sur por las comadrejas, los ratones runchos y los monitos del monte), se

habrían originado en Laurasia, probablemente América del Norte.

El Período Terciario

La Era Cenozoica (del griego *kainós*, nuevo, y *zoon*, vida) se inició hace 65 millones de años, después de la extinción masiva que culminó a fines del Cretácico. A esta era geológica se la conoce también como la Edad de los Mamíferos, debido a la gran diversificación que alcanzó este grupo de vertebrados.

El Cenozoico se divide en dos periodos, llamados Terciario y Cuaternario. Los nombres de estos periodos provienen de una antigua nomenclatura según la cual se conocía como era Primaria al Paleozoico, Secundaria al Mesozoico, Terciaria o Cenozoica al actual Período Terciario y Cuaternaria o Antropozoica al Período Cuaternario. Esta división de la Era Cenozoica tenía escaso fundamento científico y estaba basada en la aparición del hombre durante el Cuaternario, de donde proviene el viejo nombre de Era Antropozoica.

El Período Terciario está dividido en las épocas Paleoceno, Eoceno, Oligoceno, Mioceno y Plioceno, y el Cuaternario en Pleistoceno y Holoceno. A su vez, las épocas se subdividen en tres partes: Temprano, Medio y Tardío, con excepción del Paleoceno, el Oligoceno y el Plioceno, que están subdivididas en dos. Al lapso comprendido entre el Paleoceno y el Oligoceno se lo conoce como Paleógeno y el que abarca el Mioceno y Plioceno como Neógeno.

Los nombres de las épocas geológicas en que se divide a la Era Cenozoica provienen de palabras griegas. Paleoceno significa lo más antiguo de lo nuevo; Eoceno, el amanecer (como sinónimo de comienzo) de lo nuevo; Oligoceno, poco nuevo; Mioceno, menos nuevo; Plioceno, más nuevo; Pleistoceno, muy nuevo; y Holoceno, todo nuevo.

De acuerdo a la composición de la fauna de mamíferos se acostumbra a dividir al Cenozoico en las denominadas "Edades Mamífero". Para Eduardo P. Tonni y Alberto Cione, paleontólogos del Museo de La Plata, "Edad Mamífero" es un término informal no reconocido en los códigos estratigráficos mundiales, a pesar de que hay muchos paleontólogos de mamíferos que lo utilizan. Las Edades, que son unidades geocronológicas abstractas, están materializadas o representadas por los Pisos, que son unidades cronoestratigráficas, es decir rocas depositadas durante un determinado lapso temporal.

ERA	PERÍODO	ÉPOCA	SUBÉPOCA	Ma
CENOZOICO	CUATERNARIO	Holoceno		0
		Pleistoceno	Tardío	0,01
	Medio		0,13	
	Temprano		0,78	
	TERCIARIO	Plioceno	Tardío	1,8
			Temprano	3,3
		Mioceno	Tardío	5,3
			Medio	11
			Temprano	16,2
		Oligoceno	Tardío	23,5
			Temprano	28,5
		Eoceno	Tardío	33,7
			Medio	37
			Temprano	49
Paleoceno	Tardío	53		
	Temprano	61		
MESOZOICO	CRETÁCICO	Tardío	65	
			96	
		Temprano	135	

División del Mesozoico Tardío y del Cenozoico.

Las características climáticas y ambientales del Terciario

Paleoceno a Eoceno Medio (65 a 37 millones de años atrás)

Entre el Paleoceno y el Eoceno Temprano las temperaturas permanecieron cálidas y el nivel del mar se mantuvo por encima de su valor actual y sufrió varias oscilaciones. Durante ese lapso, los mamíferos herbívoros eran, en su mayoría, ramoneadores, lo que indica la presencia de árboles o arbustos. La similitud de los mamíferos del centro patagónico con los del noroeste argentino indica que en esos tiempos existía una relativa uniformidad climática y ambiental entre latitudes tan distantes.

De acuerdo con Pascual, durante el Paleoceno Tardío el territorio de la parte central de la Patagonia debió ser relativamente llano y más bajo que en la actualidad, con un clima subtropical a templado cálido (que se evidencia por la presencia de palmeras y cocodrilos) y con abundantes lluvias. El registro de mamíferos herbívoros ramoneadores y el de troncos de árboles son consistentes con una región predominantemente arbo-

lada con claros de pastizales y arbustos. Todas estas evidencias indican que los Andes, si ya se insinuaban como un cordón montañosos, no debieron actuar como una efectiva barrera contra los vientos húmedos del Pacífico.

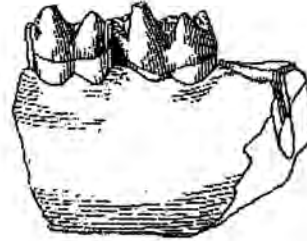
Millones de años	Épocas	Edades	
5 10 15 20	Mioceno	Tardío	Huayqueriense
		Medio	Chasiyuense
			Mayoense
	Temprano	Colloncureense	
		Santacruzense	
		Colhuehuapense	
26 30 35	Oligoceno	Tardío	Deseadense
		Temprano	Tinguiriquense
	Eoceno	Medio	Divisaderense
Mustersense			
Temprano		Casamayoreense	
		Riochiquense	
55 60 65	Paleoceno	Tardío	Itaboraiense
		Temprano	Peligrense
			Tiupampense

Edades del Terciario (Paleoceno a Mioceno).

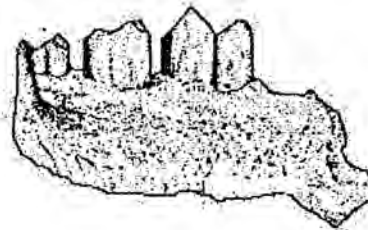
En los estratos de la Patagonia central, formados durante el Eoceno Temprano, los restos de árboles, tan frecuentes durante el Paleoceno Tardío, son escasos y la presencia de mamíferos pastadores sugieren un ambiente predominante de pastizales. Según Pascual, la aparición de cocodrilos, ofidios y ciertas tortugas indicaría que tanto la temperatura como la humedad debieron ser relativamente altas. La finalización del Eoceno Temprano está marcada por un levantamiento general de la región patagónica.

La ausencia de reptiles en los sedimentos patagónicos del Eoceno Medio, presentes hasta el Eoceno Temprano, seguramente se debió a un descenso de la temperatura. Esta situación también estaría indicada por la notoria disminución de ciertos marsupiales, especialmente los cenoléstidos, frecuentes en la Patagonia en las épocas anteriores y posteriores al Eoceno Medio. La presencia de ungulados con coronas dentales altas (hipsodontes) indicaría la persistencia de un ambiente de pastizales.

El hallazgo de un marsupial en la isla Marambio (Antártida) que pertenece a una familia característica de las comunidades patagónicas, muestra que muy probablemente hasta el Eoceno Tardío las condiciones cálidas o templado-cálidas persistieron hasta por lo menos el norte de la península antártica. A la misma conclusión llegó Cione después de analizar la ictiofauna de la isla Vicecomodoro Marambio.



Molares braquiodontes del oldfieldthomásido *Kibenikhoria gel* (según Simpson).



Molares hipsodontes del *Megatherium americanum*.

El lapso entre el Paleoceno y el Eoceno Medio comprende las Edades Tiupampense, Peligrense, Itaboraiense, Riochiquense, Casamayoreense, Mustersense y Divisaderense, representados por los Pisos de iguales nombres.

La Edad Tiupampense corresponde a la parte inicial del Paleoceno Temprano, y de acuerdo a los datos publicados en 1995 por John Flynn, del Field Museum of Natural History, de Chicago, y Carl Swisher, del Geochronology Center at the Institute of Human Origins, de Berkeley, abarcaría aproximadamente el lapso comprendido entre unos 64,5 a 63 millones de años atrás. El nombre de esta edad deriva de la localidad boliviana de Tiupampa. Este yacimiento se ubica en las capas de la Formación Santa Lucía, en el Departamento de Cochabamba, y fue descubierto en 1982 por una misión conjunta de Larry G. Marshall (del Institute of Human Origins, Berkeley), Christian de Muizon y B. Sigé (del Muséum National d'Histoire Naturelle, de París), quienes en ese momento lo atribuyeron a la Edad Maastrichtiana, la más reciente del Cretácico.

La Edad Peligrense tendría una antigüedad de 62,5 a 61 millones de años y se correspondería con la parte

final del Paleoceno Temprano. La fauna que dio origen a esta Edad se encuentran en Punta Peligro, que está ubicada en el golfo San Jorge, provincia de Chubut, donde en 1990 se descubrió un diente de un ornitorrinco al que se denominó *Monotrematum sudamericanum*, el primero hallado fuera de Oceanía. Este yacimiento fue descrito inicialmente por Simpson en 1935.



El *Asmithwoodwardia scotti*, un mamífero condilartro del Paleoceno Tardío de San José de Itaborai, estado de Río de Janeiro (según Paula Couto).

En la década de 1940 se descubrió en San José de Itaborai (estado de Río de Janeiro) un extraordinario yacimiento del Paleoceno que fue estudiado por el paleontólogo brasileño Carlos de Paula Couto. La fauna de San José de Itaborai dio origen a lo que se conoce como Edad Itaboraiense, que, con una antigüedad de 59 a 57,5 millones de años, se corresponde con la parte media del Paleoceno Tardío.

El descubrimiento y los primeros estudios de los mamíferos de Edad Riochiquense se deben a Carlos Ameghino. En la campaña realizada a la Patagonia entre octubre de 1893 y julio de 1894, Carlos se dedicó de lleno a la exploración de las capas con mamíferos del Terciario Temprano, cosechando un importante material paleontológico que fue estudiado por su hermano Florentino. Esta fauna comprendía unas cuarenta especies, sobre todo ungulados.

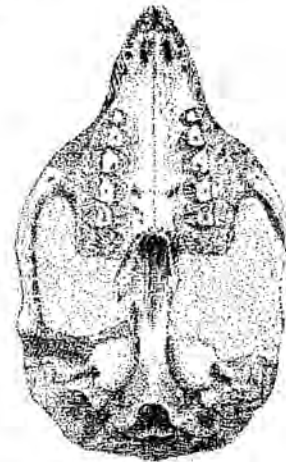
Para fines de 1898 y principios de 1899, Carlos Ameghino logró reconocer, en lo que Florentino llamaba "capas con *Pyrotherium*", dos faunas muy diferentes. La más antigua fue llamada como capa con *Notostylops* y la más reciente como capa con *Pyrotherium*. Más tarde, Florentino Ameghino distinguió una zona, la más antigua de todas, a la que denominó Notostylo-pense basal. Este nombre no fue muy adecuado, pues en esos sedimentos no había restos del *Notostylops brachycephalus*, un ungulado primitivo del Eoceno Temprano que tendría en vida un aspecto similar al conejo.

El nombre actual de Riochiquense para el Notostylo-pense basal fue propuesto por Simpson en la década de 1930, haciendo referencia al río Chico de Chubut.

Los sedimentos que se corresponden con la Edad Riochiquense, depositados entre hace 57 y 55,5 millones de años de acuerdo a Flynn y Swisher, pertenecen

a la parte final del Paleoceno Tardío. Fue Simpson quien propuso una antigüedad terciaria para estos sedimentos, ya que anteriormente se creía que pertenecían al Cretácico, debido a la supuesta presencia de restos de dinosaurios.

Encima de los sedimentos a los que Florentino Ameghino llamó Notostylo-pense basal se encuentran los que ese científico designó como zona con *Notostylops*, actualmente denominada Edad Casamayorensis. Este último nombre proviene de Punta Casamayor, ubicada en el sur del golfo San Jorge, provincia de Santa Cruz, y fue propuesto por Albert Gaudry, profesor del Muséum National d'Histoire Naturelle, de París, sobre la base de los fósiles colectados por André Tournouër a partir de 1898.



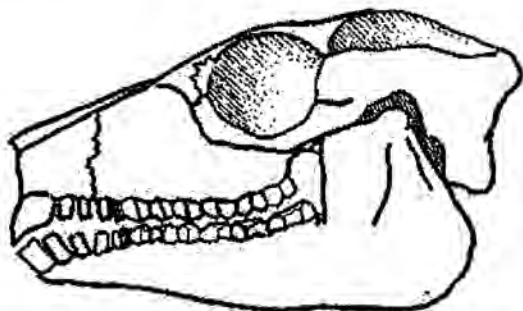
Cráneo del *Notostylops brachycephalus*, un fósil característico de la Edad Casamayorensis (según Ameghino).

La Edad Casamayorensis se solía asignar al Eoceno Temprano, estimándose su antigüedad entre 54 a 51 millones de años atrás. Sin embargo, durante el VII Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía realizado en 1998, Matthew Heizler (del New Mexico Geochronological Research Laboratory), Richard Kay, Richard Madden (ambos de la Duke University), Mario Mazzoni (de la Universidad Nacional de La Plata), Guillermo Re (de la Universidad de Buenos Aires) y María Guiomar Vucetich (del Museo de La Plata), anunciaron la primera datación radiométrica, empleando el método del argón 40/argón 39, de rocas conteniendo una fauna casamayorensis. Esta datación dio un resultado inesperado, ya que asigna a la Edad Casamayorensis una antigüedad 20 millones de años menor que la propuesta en estudios previos y la ubica en el Eoceno Tardío. Las rocas datadas por estos investigadores provienen de la Formación Gran Barranca, al sur del Lago Colhué-Huapi, en la provincia de Chubut.

En el lapso comprendido entre 51 y 48 millones de años atrás (transición entre el Eoceno Temprano y Medio) existe un hueco en el registro de mamíferos sudamericanos.

En capas depositadas durante la parte inferior del Eoceno Medio, hace aproximadamente 48 a 45 millones de años, se encuentra una fauna que define a la Edad Mustersense, debido a su presencia en las barrancas del lago Musters, en el sur de la provincia de Chubut. Estos sedimentos, que se encuentran en varios sitios de la Patagonia sobre el Piso Casamayorense, fueron llamados por Florentino Ameghino como zona con *Astrapnotus*. El *Astrapnotus assymetrum* era un ungulado del grupo de los astrapoterios. El nombre de Mustersense fue propuesto por el discípulo de Carlos Ameghino, Lucas Kraglievich, en 1930. En la década de 1990 se descubrió un rico yacimiento de mamíferos de Edad Mustersense en el interior del poblado de Antofagasta de la Sierra, provincia de Catamarca, que fue estudiado por investigadores del Museo de La Plata.

No se conocen mamíferos sudamericanos con una antigüedad comprendida entre 45 y unos 42 millones de años.



Cráneo del *Ethegotherium carettei*, el primer fósil descrito para la Edad Divisaderense (según Minoprio).

Luego se registra una fauna que define la Edad Divisaderense, nombre que proviene del cerro Divisadero Largo, que también da nombre a la unidad litológica portadora (Formación Divisadero Largo), en la provincia de Mendoza. Flynn y Swisher asignan a esta edad una antigüedad tentativa comprendida entre 42 y 40 millones de años, correspondiente al Eoceno Medio. Otros autores la ubican aproximadamente en la transición entre el Eoceno Tardío y el Oligoceno Temprano. José Luis Minoprio, de la Universidad Nacional de Cuyo, describió en 1947 por primera vez a un fósil de la Formación Divisadero Largo, al que llamó *Prohegotherium* (posteriormente *Ethegotherium*) *carettei*.

Eoceno Tardío a Oligoceno Temprano (37 a 29 millones de años atrás)

Durante el Eoceno Tardío el nivel global del mar descendió de unos 200 metros a aproximadamente 100 metros sobre el valor actual. También hubo una marcada caída de la temperatura, que se evidencia por un cambio en la fauna del centro de la Patagonia. Este cambio es indicador de condiciones más templadas y de un mayor desarrollo de pastizales. La ausencia de algunos vertebrados que no se adaptan a bajas temperaturas, como cocodrilos y boas, también pone en evidencia este enfriamiento.

El análisis de los isótopos del oxígeno de muestras de foraminíferos bentónicos sugiere que hace 38 millones de años, durante el Eoceno Tardío, las aguas costeras de la Antártida debieron congelarse. Este fenómeno podría explicar el hallazgo en la isla Marambio de restos de pingüinos, descritos entre otros por Simpson. El descenso de temperatura en esta época en el Hemisferio Sur posiblemente se debe a que la circulación de los océanos era similar a la actual, debido a la separación de Australia y la Antártida. Este hecho permitió el establecimiento de la corriente Circumantártica a fines del Eoceno.

La transición del Eoceno al Oligoceno se manifiesta en los sedimentos del rico yacimiento del valle del río Tinguiririca, situado en los Andes de Chile central, a unos siete kilómetros de la frontera con la Argentina y casi a la misma latitud que el cerro Las Leñas, en la provincia de Mendoza.

El yacimiento de Tinguiririca fue descubierto en la década de 1980 por paleontólogos estadounidenses y en él se halló al roedor más antiguo conocido hasta entonces en Sudamérica. Una característica llamativa de la fauna de Tinguiririca es la ausencia de la mayor parte de los grupos de herbívoros de corona baja que dominan las faunas eocénicas sudamericanas, y, además, representa la primera comunidad de mamíferos dominada por herbívoros de corona alta o hipsodontos, adaptados a una dieta más abrasiva, lo que sugiere la presencia de pastizales. Los sedimentos de Tinguiririca abarcan el lapso comprendido entre 36 y 31,5 millones de años atrás.

El descenso del nivel del mar durante el lapso comprendido entre el Eoceno Tardío y el Oligoceno Temprano habría dejado emergidas las cumbres más elevadas de la Dorsal Centro Atlántica, las que formarían un archipiélago. La presencia de esta conexión archipelágica entre África y Sudamérica habría facilitado el ingreso de monos y roedores a través de balsas naturales.

Oligoceno Tardío (29 a 24 millones de años atrás)

Antes de la finalización del Oligoceno se produjo un extraordinario descenso del nivel global del mar. En dos millones de años, el nivel pasó de unos 280 metros sobre el valor actual a unos 150 metros por debajo. Esta caída brusca del nivel marino coincide con un marcado cambio de la fauna de mamíferos de la Patagonia, caracterizado por la extinción de las especies típicas del Oligoceno Temprano.

Durante la Edad Deseadense, la composición de las poblaciones de mamíferos de regiones muy distantes entre sí, tanto de la Argentina como de Bolivia, muestran una relativa uniformidad. Para Pascual, la existencia de ciertos edentados y de marsupiales cenoléstidos es compatible con ambientes de climas templado-cálidos hasta por lo menos el centro de la provincia de Santa Cruz, en el sur de la Patagonia. En esta edad predominan los herbívoros pastadores, lo que indica que las comunidades de pastizales alcanzaron en el sur argentino un gran desarrollo. Algunos sedimentos de Chubut contienen abundantes troncos petrificados e indican la primera presencia de bosques en el lugar después del Paleoceno Tardío.

La Edad Deseadense es atribuida al Oligoceno Tardío de Sudamérica por Flynn y Swisher, quienes la ubican entre 29 y 24,5 millones de años atrás. Otros investigadores incluyen esta edad en el Oligoceno Temprano. El nombre Deseadense se debe a la presencia de sedimentos de esa edad en las márgenes del río Deseado, que está ubicado en el norte de la provincia de Santa Cruz. Ameghino llamaba zona con *Pyrotherium* a estos sedimentos, debido a la presencia de restos de este extraño ungulado.



Mandíbula del *Pyrotherium sorondoi* (según Ameghino).

En la Argentina, los yacimientos fosilíferos del Oligoceno Tardío se encuentran en la Patagonia, Mendoza y Corrientes.

Mioceno Temprano (24 a 16 millones de años atrás)

Hasta la finalización del Mioceno Temprano el nivel global del mar se mantuvo la mayor parte del tiempo por debajo del actual. Luego comenzó a ascender muy

rápidamente hasta unos cien metros por encima del actual y, con algunas oscilaciones, se mantuvo alto hasta fines del Mioceno Medio. Durante el Mioceno Temprano la temperatura de la superficie del mar permaneció relativamente alta y al finalizar comenzó a descender, tendencia que se mantuvo hasta fines del Mioceno Medio.

El registro de ciertos mamíferos, como monos plátrinos, marsupiales cenoléstidos y osos hormigueros, indica que el clima del Mioceno Temprano era cálido. La presencia de abundantes y variados mamíferos corredores y pastadores, como así también la de algunos roedores, parecería indicar que en la Patagonia existían amplias praderas, con precipitaciones relativamente abundantes. No se encontraron restos de árboles que podrían indicar la existencia de áreas boscosas extensas.

Durante los primeros 3,5 millones de años del Mioceno Temprano no hay registros de mamíferos en América del Sur. Si bien no se conocen sus límites exactos, los mamíferos miocenos más antiguos pertenecen a la Edad Colhuehuapense. El nombre de esta edad hace referencia al lago Colhué Huapi, ubicado en el sur de la provincia de Chubut. En la barranca al sur de este lago, Carlos Ameghino recolectó la mayor parte de la fauna colhuehuapense que estudiara su hermano Florentino. A los sedimentos portadores de fósiles de esta edad, Florentino Ameghino los denominó zona con *Colpodon*. El *Colpodon propinquus* era un ungulado de esa época, descubierto en el tramo inferior del valle del río Chubut y descrito inicialmente por Burmeister en 1885. Flynn y Swisher asignan a la Edad Colhuehuapense una antigüedad comprendida entre 21 y 19 millones de años.

A fines del Mioceno Temprano, entre hace 17,5 y 16,5 millones de años, le corresponde la Edad Santacruicense, representada por los sedimentos de la Formación Santa Cruz, la que está extensamente registrada en la Patagonia y Tierra del Fuego. Estos sedimentos fueron observados por primera vez por Charles Darwin en el valle del río Santa Cruz.

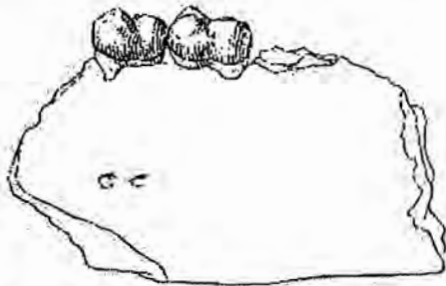
En 1887, Carlos Ameghino realizó su primer viaje de estudio a la Patagonia, en el que recorrió las márgenes del río Santa Cruz, y a su regreso trajo una valiosísima colección de huesos de mamíferos santacruenses, que fueron estudiados por su hermano Florentino. Para Florentino Ameghino, en las capas de la Edad Santacruicense se podían diferenciar unos sedimentos más antiguos caracterizados por la presencia del ungulado *Notohippus* (piso Notohippidense) y otros más recientes, a los que denominó piso Astrapothericulense, debido al registro del *Astrapothericulus*. Sin embargo, para Pascual, las diferencias entre estas dos faunas de

mamíferos no son lo suficiente diferentes como para constituir edades distintas. Recientemente, Adán Tauber (de la Universidad Nacional de Córdoba) determinó que las capas santacrucesas encierran formas distintas, las más recientes relacionadas con las del Colloncurense.

Mioceno Medio (16 a 11 millones de años atrás)

En los sedimentos del Mioceno Medio no se registran más los típicos mamíferos de ambientes cálidos, tropicales o subtropicales, que vivieron hasta los extremos australes durante el Mioceno Temprano. Este suceso marca un drástico cambio en la composición de las comunidades de mamíferos de la parte austral sudamericana.

Los mamíferos de esta época corresponden a las Edades Colloncurense, Laventense y la parte inicial de la Edad Mayoense, llamadas así por los yacimientos paleontológicos ubicados en el río Collón Cura (sur de la provincia de Neuquén), de La Venta (Colombia), y del río Mayo (sur de la provincia de Chubut). La Edad Laventense fue propuesta en la década de 1990 por Richard Madden y colaboradores.



El *Megadolodus molariformis*, un condilartro de la Edad Laventense (según McKenna).

Al inicio del Mioceno Medio se le hacía corresponder con una edad a la que se denominaba Friasense. El yacimiento paleontológico chileno del río Frias (actualmente río Cisnes) fue descubierto en 1897 o 1898 por Santiago Roth, pero fue Florentino Ameghino quien llamara Friasense a este nivel fosilífero, después de examinar la colección de Roth guardada en el Museo de La Plata. Los sedimentos friasenses se distribuyen en la parte pedemontana de la cordillera patagónica norte y se extienden sobre la región central del norte de la Patagonia.

Flynn y Swisher adjudican el intervalo de 15,5 a 14 millones de años atrás para la Edad Colloncurense, 13,8 a 12 millones de años atrás para la Edad Laventense y 12 a 10 millones de años atrás para la Edad Mayoense.

Para Pascual, la migración hacia el norte de la Patagonia, y posiblemente hacia las regiones extrapatagónicas, de los depósitos con restos de mamíferos de esta edad son una consecuencia de una de las fases más intensas y decisivas del levantamiento de la cordillera de los Andes. La presencia de los Andes actuó como una barrera a los vientos húmedos del Pacífico e inició la desertización de la Patagonia. Esta época está marcada por un levantamiento general de la región patagónica y posiblemente de todo el continente.

Como consecuencia del cambio de clima de la Patagonia durante el Mioceno Medio, muchos mamíferos adaptados a condiciones cálidas se hicieron poco frecuentes y hasta desaparecieron.

Debido a la pronunciada elevación del nivel del mar, una extensa región de la Argentina fue ocupada por el llamado "Paranense-Entrerriense-Rionegrense", que se extendió por el sur hasta el área de Puerto Madryn y península Valdés. Hacia el noreste habría llegado hasta la provincia de Entre Ríos, abarcando las provincias de Buenos Aires y Río Negro, mientras que por el litoral atlántico alcanzó la costa sur de Brasil.

Mioceno Tardío (11 a 5,3 millones de años atrás)

En la transición entre el Mioceno Medio y el Tardío se produjo un rápido y pronunciado descenso del nivel del mar, desde casi 100 metros sobre el valor actual a cerca de 100 metros por debajo, con un ascenso hasta unos 20 metros por debajo en el lapso comprendido entre 6 y 7 millones de años atrás.

De acuerdo a Pascual, la regresión del extenso mar "Paranense-Entrerriense-Rionegrense" transformó el área de su dispersión en un ambiente de llanuras que inicia en la mayor parte del territorio argentino uno de los períodos de más amplias y variadas planicies conocidas. Este período corresponde a un nuevo ciclo biológico al que se denomina panaraucariano. Una característica de esta época es el acelerado deterioro climático, posiblemente a nivel global. Algunos investigadores atribuyen este deterioro climático a la apertura del Pasaje de Drake, que habría permitido la circulación oceánica fría austral al quedar definida la Corriente Circumpolar Antártica.

Al comienzo del Mioceno Tardío y a la parte final del Mioceno Medio, se refiere la Edad Mayoense, siguiéndole luego la Edad Chasiquense. La explotación de los sedimentos de Edad Chasiquense comenzó alrededor de 1916 en la zona del arroyo Chasicó, en el sur de la provincia de Buenos Aires, y las primeras publicaciones sobre su fauna de mamíferos fueron realizadas por Ángel Cabrera, jefe de la entonces División Paleozoología.

logía Vertebrados del Museo de La Plata, y luego (a partir de 1928) junto con Lucas Kraglievich, del Museo Argentino de Ciencias Naturales.

Flynn y Swisher atribuyen a la Edad Chasiquense una antigüedad comprendida entre 10 y 9 millones de años.

La Edad Huayqueriense y la parte inicial de la Edad Montehermosense corresponden a la etapa final del Mioceno Tardío. El nombre Huayqueriense proviene de las Huayquerías de San Carlos, en Mendoza. Sin embargo, esta edad está mejor representada en el este de la provincia de La Pampa y el oeste de la provincia de Buenos Aires.

La presencia de tortugas terrestres y muchos mamíferos, tales como osos hormigueros, prociónidos, roedores equimidos (ratas espinosas) y dinómidos (familia a la que pertenece la actual falsa paca o pacarana), indicaría condiciones climáticas más benignas que en épocas anteriores y posteriores. Pascual piensa que las condiciones de aridez del actual Dominio Central o Subandino (según Raúl Ringuelet) fueron adquiridas después de mediados o fines del Plioceno.

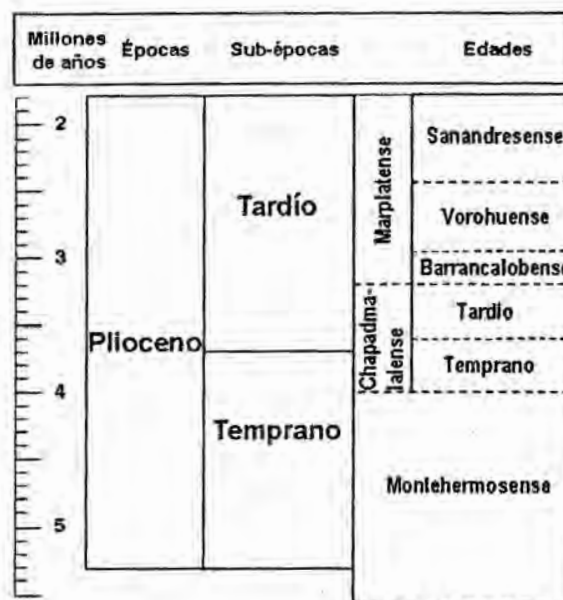
Hace unos 8 o 9 millones de años (durante la Edad Huayqueriense) una conexión archipelágica permitió un intercambio faunístico entre Sud y Norteamérica. Como consecuencia de este intercambio, a América del Sur ingresaron por primera vez placentados carnívoros, unos prociónidos del género *Cyonasua* emparentados con los coatíes y los mapaches; y emigraron hacia América del Norte edentados tardígrados, conocidos comúnmente como perezosos terrestres.

La fauna de vertebrados de los sedimentos terciarios que aparecen en Entre Ríos, a lo largo de la margen izquierda del río Paraná, es similar a la Huayqueriense, con algunas particularidades. Los restos de tortugas y cocodrilos son indicadores de condiciones subtropicales. Desde entonces la región mesopotámica de la Argentina ha persistido como un distrito zoogeográfico distinto.

De acuerdo a Flynn y Swisher, las Edades Huayqueriense y Montehermosense abarcan los intervalos de 9 a 7 millones de años atrás y 7 a 4 millones de años atrás respectivamente. Sin embargo, para Tonni y Cione el límite entre las Edades Huayqueriense y Montehermosense se ubicaría en más de 5,3 millones de años antes del presente.

Plioceno (5,3 a 1,8 millones de años atrás)

En el Plioceno Temprano (comprendido entre 5,3 y 3 millones de años antes del presente) el nivel del mar ascendió rápidamente desde unos 100 metros por debajo del valor actual a unos 100 metros por encima, para luego descender en el Plioceno Tardío a cerca de 50 metros por debajo.



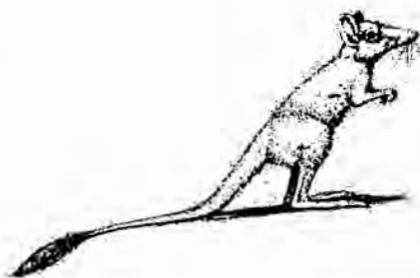
Edades del Plioceno.

De acuerdo con Tonni y Cione, la Edad Montehermosense abarcaría el intervalo comprendido entre más de 5,3 y más de 4 millones de años atrás. El estrato tipo del Piso/Edad Montehermosense aflora en las barrancas costeras ubicadas a unos 17 kilómetros al oeste-sudoeste de Pehuén C6, en la denominada Farola de Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires. El primero que recorrió el área y recogió fósiles terciarios fue Charles Darwin durante su periplo en el Beagle (1832 a 1833), quien bautizó la región como Monte Hermoso, haciendo referencia no a sus montes de árboles sino a un lugar elevado, el único que por unos dos kilómetros se extiende en la región.

Darwin notó que en las barrancas se presentaban dos capas distintas: una de color rojizo, encima de la cual se encuentra otra pardo amarillenta. Más tarde, en 1925, el arqueólogo italiano Milciades Vignati atribuyó la capa inferior a la Edad Montehermosense y correlacionó con los de la Edad Chapadmalalense la de arriba.

Darwin llegó correctamente a la conclusión de que esos sedimentos eran más antiguos que los aflorantes en gran parte de las barrancas de los ríos y arroyos de la provincia de Buenos Aires. Aunque Darwin sólo halló

algunos roedores, investigadores posteriores colectaron muchos restos de vertebrados, siendo una de las localidades fosilíferas más importantes de nuestro país.



Reconstrucción del *Argyrolagus*, un fósil del Chapadmalense (según Patterson y Pascual).

Después de Darwin, varios investigadores, entre ellos Florentino Ameghino, Lucas Kraglievich, Osvaldo A. Reig y José F. Bonaparte, siguieron estudiando las barrancas de la Farola de Monte Hermoso. En 1982, el geólogo Francisco Fidalgo, junto con Tonni, ambos del Museo de La Plata, reconocieron en ese corte natural del terreno lo que denominaron unidades litoestratigráficas I y II entre otras. En 1993, el geólogo Carlos Zavalá, de la Universidad Nacional del Sur, agrupó a ambas unidades en lo que llamó Formación Monte Hermoso.

Las condiciones ambientales del Plioceno Temprano no parecen haber sido muy diferentes a las del Mioceno Tardío. Las características de los sedimentos y de los vertebrados de la Edad Montehermosense indican condiciones de llanura, con praderas y con clima templado a templado cálido y húmedo.

La Edad Chapadmalense se extiende, de acuerdo con Tonni y Cione, desde 4 millones a 3,2 millones de años atrás. Estos investigadores subdividen a esta edad en Chapadmalense Temprano y Tardío, y el

límite entre ambas subedades estaría en más de 3,5 millones de años antes del presente. El nombre de Piso u horizonte Chapadmalense (en la grafía original, Chapalmalense) fue aplicado por primera vez por Florentino Ameghino en 1908, haciendo referencia a unos estratos de los acantilados de la costa atlántica bonaerense que se extienden desde el sur de Punta Mogotes (cerca de la ciudad de Mar del Plata) hasta Miramar. En la época de Ameghino, esta zona era conocida como Chapalmalán.

Durante el Plioceno Tardío, el surgimiento final de las Sierras Pampeanas en el noroeste argentino (con cumbres que superan los 6.000 metros sobre el nivel del mar) constituyó una barrera infranqueable a los vientos húmedos del noreste. La desertización resultante hizo que esta área fuera inadecuada para la rica variedad de mamíferos precedentes.

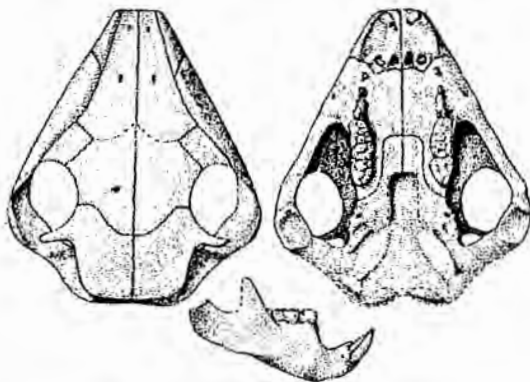
Al Plioceno Tardío se refería la denominada Edad Uquiense, por la localidad de Uquía, que está situada al sur de Humahuaca, provincia de Jujuy. El descubrimiento de mamíferos fósiles en los sedimentos de la Formación Uquía fue realizado por Enrique de Carles, naturalista viajero del entonces Museo Nacional de Buenos Aires, en 1912.

En 1995, Tonni y Cione propusieron el reemplazo de la llamada "Edad Mamífero" Uquiense por el Piso/Edad Marplatense, a la que subdividen en Sanandresense (2,5 a 1,9 millones de años atrás), Vorohuense (2,9 a 2,5 millones de años atrás) y Barrancalobense (3,2 a 2,9 millones de años atrás). Los estratos depositados durante la Edad Marplatense se encuentran en los acantilados situados al sur de Mar del Plata, como en Barranca de los Lobos, Punta Vorohué y Punta San Andrés, de donde derivan los nombres de las Sub Edades.

Los viejos inmigrantes y sus primeros descendientes

Parte de la fauna de mamíferos de América del Sur era nativa del supercontinente de Gondwana. Entre estos antiguos mamíferos había placentados, como los edentados, y formas primitivas, algunas de las cuales estarían emparentadas con un grupo de mamíferos laurásicos denominados multituberculados.

Los multituberculados eran pequeños animales parecidos a los roedores actuales que vivieron en Laurasia desde el Jurásico Tardío hasta el Eoceno. En la Patagonia, y luego en la Antártida, se hallaron restos de algunos mamíferos primitivos, los gondwanaterios (mamíferos de Gondwana), que pertenecerían, de acuerdo con Pascual, a un grupo hermano de los multituberculados. Por lo tanto, ambos conjuntos de mamíferos primitivos tendrían un antepasado común, que habría vivido en Pangea antes de su fragmentación en los supercontinentes de Gondwana y Laurasia.



Cráneo y mandíbula del *Nemegetbaatar*, un multituberculado del Cretácico Tardío de Mongolia (según Kielan-Jaworowska).

También los monotremas estarían relacionados con los multituberculados. En la Patagonia, cerca de Comodoro Rivadavia, se encontró un diente de un monotrema emparentado con el omitorrinco. Los sedimentos del Paleoceno Temprano en los que se hizo este hallazgo son los mismos en los que se descubrió a un gondwanaterio cuyo aspecto recuerda al del castor y que fuera bautizado como *Sudamerica ameghinoi*. Por lo tanto, los monotremas también habrían formado parte de la fauna autóctona de Gondwana que pobló América del Sur a fines de la Era Mesozoica y comienzos de la Cenozoica.

El resto de la primitiva fauna de mamíferos habría ingresado a América del Sur a través de sucesivas conexiones archipelágicas que hubo en el Cretácico Tardío con América del Norte. Entre estos mamíferos había marsupiales, antepasados de las actuales comadrejas y monitos del monte; y condilartros, de los que evolucionaron los ungulados.

Durante el Cretácico Tardío hubo una marcada diferencia entre las faunas de mamíferos de la Patagonia y el resto de América del Sur. La fauna patagónica estaba más relacionada con la de Antártida Oriental que con la del norte de América del Sur, mientras que la de esta última se asemejaba más a la de Gondwana Occidental, en la que también estaban lo que hoy son África, Madagascar e India. Estas afinidades se habrían mantenido hasta fines del Eoceno, unos 35 millones de años atrás.

Los primeros marsupiales sudamericanos

Los marsupiales se caracterizan por poseer crías que nacen en un estado muy inmaduro, completando su desarrollo embrionario fuera del útero materno, en una bolsa o marsupio que rodea la zona mamaria.

A pesar de que en América del Sur tuvieron una gran diversidad y ocuparon nichos ecológicos muy diferenciados entre sí, durante el Cenozoico compartieron sus roles con los mamíferos placentados nativos e inmigrantes. No sucedió lo mismo en Australia, ya que allí seguramente no había mamíferos placentados. Sin embargo, Michael Archer (de la University of New South Wales, Australia) halló en Australia un diente fragmentado que podría corresponder a un placentario.

Ya desde principios del Cenozoico los marsupiales sudamericanos se habían diferenciado (desde el punto de vista de su papel ecológico) en omnívoros, carnívoros estrictos (se alimentaban únicamente de carne) e insectívoro-frugívoros. Sin embargo no hubo formas que cumplieran el papel de los grandes ramoneadores y/o pastadores, ya que varios órdenes de ungulados presentes desde fines del Cretácico o comienzos del Terciario ocuparon esos nichos ecológicos. A estos grandes placentados herbívoros se agregarían, en la segunda mitad del Terciario, roedores de gran tamaño, emparentados con los actuales carpinchos.

Durante el Terciario Temprano, o Paleógeno, es cuando se registra la mayor diversidad de los tipos insectí-

voros-frugívoros. Esto es debido a que durante ese lapso los ambientes boscosos tuvieron la mayor distribución latitudinal conocida en el Cenozoico, llegando hasta, por lo menos, el norte de Antártida.

Los marsupiales se originaron en América del Norte durante el Cretácico Tardío, y para fines de esa época en América del Sur había varias familias de estos viejos inmigrantes, las que quedaron registradas principalmente en yacimientos paleontológicos de Perú y Bolivia.

Los recién llegados y sus descendientes cretácicos pertenecían a las familias de los peradéctidos, descubiertos también en América del Norte, Europa y África; de los caroloameghinidos, llamada así en honor de Carlos Ameghino; de los didélfidos, en la que se encuentran las actuales comadreas sudamericanas; de los protodidélfidos, que habría dado origen al grupo que incluye a los actuales ratones runchos; de los borhiénidos, que agrupa a marsupiales carnívoros; y de los microbiotéridos, que muestran mayor afinidad con los marsupiales australianos que con los sudamericanos.

La presencia en América del Sur de dos de estas familias, los didélfidos y los microbiotéridos, que están representadas actualmente por las comadreas y los monitos del monte respectivamente, es continua desde fines del Cretácico. Estos dos grupos están entre las familias de mamíferos que poseen más larga existencia.

Los marsupiales pasaron desde América del Sur a Australia utilizando a la Antártida como puente. Los registros más antiguos de los marsupiales en ese continente isla corresponden a fines del Oligoceno, hace unos 25 millones de años.

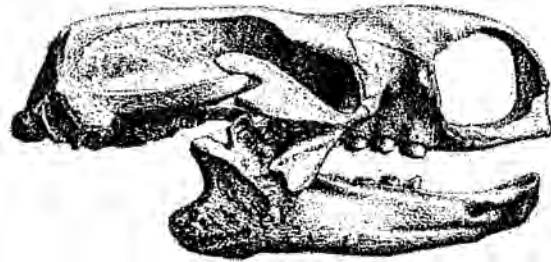
Los edentados o xenartros

Los armadillos, osos hormigueros y perezosos actuales pertenecen al grupo de los xenartros. La palabra xenartro, que significa articulación extraña, hace referencia a una articulación suplementaria que existe entre las vértebras de estos mamíferos. A su vez, el nombre edentados (o el más antiguo de desdentados) con el que también se les conoce, tiene su origen en la reducción del número de dientes que se observa en muchos miembros de este grupo, que llega a ser total en el oso hormiguero. Estos mamíferos también se caracterizan por la falta de esmalte en sus dientes, con excepción de algunas formas primitivas.

Muchos xenartros, como los armadillos, poseen una coraza o armadura dérmica protectora que está forma-

da por placas óseas, las que suelen estar cubiertas por escamas córneas. Estas placas, que ya existían en las formas más primitivas, forman en los armadillos y los gliptodontes verdaderas corazas, mientras que faltan completamente en los perezosos y osos hormigueros actuales. En algunos de los grandes perezosos terrestres extinguidos, como los milodontes y los glosoterios, la coraza se había reducido a unos nódulos óseos subcutáneos que reforzaban la piel.

Dentro del grupo de los xenartros están los cingulados, animales que están provistos de una coraza externa (véase el capítulo 8). La familia de los cingulados dasipódidos, que incluyen a los peludos y mulitas, es conocida desde fines del Paleoceno y los fósiles más antiguos se descubrieron en sedimentos de Edades Itaboraiense de San José de Itaboraí y Riochiquense de la Patagonia. Posiblemente los armadillos fueron los únicos xenartros que formaban parte de los viejos inmigrantes.



Una de las características de los xenartros, como el *Mylodon darwini*, es la reducción del número de sus dientes.

Los primeros ungulados

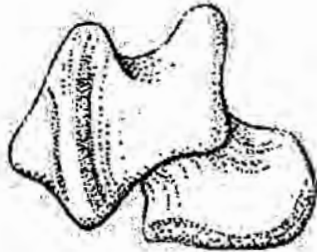
Los ungulados son mamíferos con pezuñas que se originaron en América del Norte. Actualmente están representados por los proboscídeos (elefantes), perisodáctilos (caballos, tapires y rinocerontes) y artiodáctilos (jabalíes, pecaríes, hipopótamos, camélidos, ciervos, jirafas y bovinos). Ninguno de los órdenes de ungulados del Terciario de América del Sur sobrevivió hasta nuestros días, a pesar de la extraordinaria diversidad y abundancia que hubo en el pasado.

Durante el Paleoceno, en América del Sur hubo cinco órdenes de ungulados: condilartros, xenungulados, litopternos, astrapoterios y notoungulados.

Condilartros

Los ungulados más primitivos que se conocen se designan como condilartros, término que deriva del griego *cóndros* = partícula dura y redonda, y de *arthron* =

articulación. El nombre de este grupo hace referencia a una particularidad del astrágalo, uno de los dos huesos principales de la articulación de la pierna con el pie. En la parte del pie, la cabeza articular del astrágalo tiene una forma aproximadamente esférica, lo que daba una gran agilidad a las extremidades de estos animales, similar a la de los felinos.

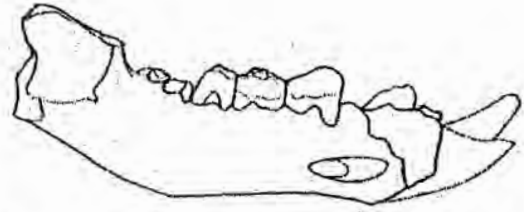


Astrágalo de un condilartro (*Phenacodus*, del Eoceno de América del Norte).

La entrada de los primeros ungulados a América del Sur se habría realizado en el Cretácico, y, por lo tanto, estos mamíferos formaban parte de los viejos inmigrantes a que hacía referencia Simpson. Los ungulados sudamericanos más antiguos se hallaron en Bolivia, en sedimentos del Cretácico Tardío, de donde se extrajeron condilartros y un notoungulado (ungulado del sur), un grupo que se diferenció tempranamente en América del Sur.

En la Argentina no se descubrieron ungulados cretácicos. Los de mayor antigüedad provienen del Paleoceno de la Patagonia. En estos yacimientos, los condilartros están representados por las familias de los peligrotéridos, de los mioclénidos y de los didolodóntidos.

La familia de los peligrotéridos (*Peligrotheriidae*) fue fundada en 1993 por Bonaparte, Leigh Van Valen (de la University of Chicago) y Alejandro Kramarz (del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia") a partir de la especie *Peligrotherium tropicalis*, que fue descripta a partir de un fragmento de mandíbula inferior derecha con dos premolares y un molar. El hallazgo del *Peligrotherium tropicalis* se realizó en Punta Peligro, al norte de Comodoro Rivadavia, provincia de Chubut. Los autores suponen que la familia de los peligrotéridos pudo haber sido una de las primeras en que los ungulados en diferenciarse en América del Sur, eventualmente a partir de los condilartros mioclénidos provenientes de América del Norte.

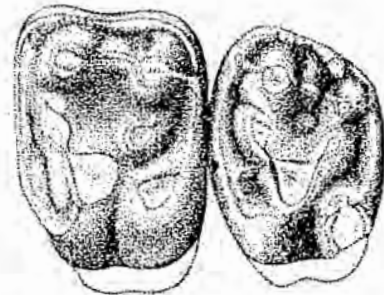


Rama mandibular del condilartro *Peligrotherium tropicalis* (según Bonaparte, Van Valen y Kramarz).

Las especies conocidas de la familia de los mioclénidos (*Mioclaenidae*) son *Raulvaccia peligrensensis* y *Escribania chubutensis*, también descubiertas en Punta Peligro y descriptas en 1993 a partir de fragmentos mandibulares por Bonaparte, Van Valen y Kramarz.

Los didolodóntidos eran animales pequeños, probablemente de hábitos ramoneadores, que se asemejaban (especialmente en la dentición) a los condilartros norteamericanos fenacodontos. Esta semejanza es tan grande que algunos paleontólogos llegaron a clasificar a las formas sudamericanas como integrantes de la familia Phenacodontidae.

En San José de Itaborai se descubrieron algunos géneros de didolodóntidos paleocenos, tales como *Asmithwoodwardia* y *Ernestokokenia*, que también están presentes en sedimentos casamayorenses de la Patagonia.



Molares superiores izquierdos segundo y tercero del *Ernestokokenia parayirunhor* (según Paula Couto).

Xenungulados

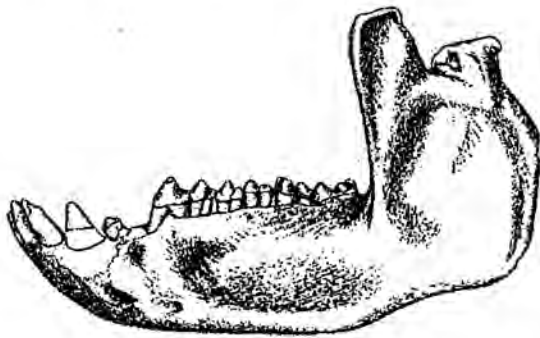
Este orden de ungulados, fundado por el paleontólogo brasileño Carlos de Paula Couto en 1952, vivió exclusivamente durante el Paleoceno. Su nombre deriva del griego *xénos*, que significa extraño.

Los xenungulados eran animales del tamaño de un buey, digitígrados, con miembros relativamente cortos y algo delgados. Tenían un tipo de molares (bilofodontes) que sugiere hábitos ramoneadores. Los molares

bilofodontes se llaman así por poseer dos crestas, ya que en griego *lofós* significa cresta y *odóntos*, diente.

Hasta el presente se conoce un solo género, *Carodnia*, descrito por Simpson en 1935. Se encontraron restos del *Carodnia* en sedimentos de Edad Riochiquense del centro de la Patagonia (provincia de Chubut) y de Brasil.

Se cree que los xenungulados fueron reemplazados por los ungulados del orden de los pirotérios durante el lapso comprendido entre el Paleoceno y el Eoceno. Los xenungulados muestran afinidades con los pirotérios y con los dinocerados. El orden de los dinocerados está formado por ungulados que vivieron desde el Paleoceno al Oligoceno en América del Norte y Asia, caracterizados (con excepción de un género hallado en Mongolia) por la presencia de tres pares de protuberancias óseas en el cráneo y de un par de caninos superiores que parecen sables. Posiblemente el ancestro de los xenungulados fue un viejo inmigrante, emparentado con los dinocerados, que ingresó a América del Sur durante el Cretácico proveniente de América del Norte.

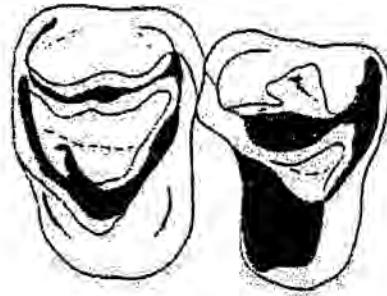


Mandíbula del xenungulado *Carodnia vieirai* (según Paula Couto).

Litopternos

Los descendientes directos de los condilartros didolodóntidos eran unos animales cuyo aspecto era semejante, en algunos casos, al caballo y, en otros, al camello, llamados litopternos. Sin embargo, se diferenciaban de los caballos y los camellos, entre otras particularidades, porque los huesos de sus tobillos eran menos complejos (su nombre significa tobillos simples en griego). Estos ungulados sudamericanos vivieron durante casi toda la Era Cenozoica, desde el Paleoceno hasta el Pleistoceno. Los primeros litopternos eran animales de tamaño relativamente pequeño, de hábitos probablemente ramoneadores.

En 1997, José Bonaparte y Jorge Morales, este último del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, describieron un fragmento de maxilar derecho, con dos premolares y las raíces de dos molares, del más primitivo de los litopternos conocidos, al que denominaron *Requisia vidmari*. Este fósil proviene de las cercanías de Punta Peligro, provincia de Chubut, y fue hallado en un estrato depositado durante la Edad Peligrense.

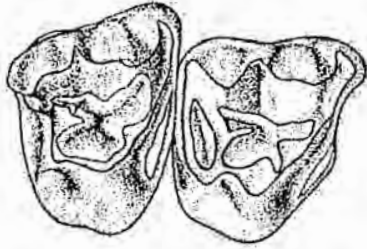


Premolares superiores 3 y 4 del *Requisia vidmari* (según Bonaparte y Morales).

Una de las familias de litopternos paleocenos es la de los proterotéridos, unos pequeños y graciosos ungulados corredores. Durante el Mioceno y el Plioceno, los proterotéridos tuvieron una evolución paralela a la de los caballos y, en el lapso comprendido entre el Oligoceno y el Plioceno, eran unos de los pocos mamíferos sudamericanos que no tenían aspecto grotesco.

Los proterotéridos más primitivos tenían una dentadura completa, y entre las formas paleocenas están el *Wainka tshotshe*, del Riochiquense de Chubut, conocido por sólo dos muelas; el género *Anisolambda*, del Itaboraiense de San José de Itaborá (también se registró en el Casamayorense de la Patagonia), del cual se conocen varias especies; el género *Ricardolydekkeria*, del Riochiquense de la Patagonia, llamado así por Ameghino. Richard Lydekker fue un paleontólogo inglés que, por pedido de Francisco Pascasio Moreno, publicó en los Anales del Museo de La Plata un trabajo titulado "Contribución al conocimiento de los vertebrados fósiles de Argentina", una de cuyas tres partes trata sobre los ungulados extinguidos de la Argentina.

La familia de los macrauquénidos está representada durante el Paleoceno por el *Victorlemoinea prototypica*, descubierta en sedimentos de Edad Itaboraiense de San José de Itaborá y descrita por Carlos de Paula Couto. El género *Victorlemoinea* fue fundado por Florentino Ameghino en 1901 sobre la base de restos hallados en sedimentos casamayorenses de la Patagonia y su nombre es un homenaje al francés Victor Lemoine.



Segundo y tercer molar superior del *Anisolambda prodrumus* (según Paula Couto).

Astrapoterios

Este reducido orden está representado por herbívoros que vivieron desde fines del Paleoceno hasta mediados del Mioceno. Algunos astrapoterios eran tan grandes como los rinocerontes, poseían patas columnares, enormes caninos, una trompa pequeña y una mandíbula mucho más larga que el cráneo.

En los sedimentos paleocenos de la Formación Río Loro, en la provincia de Tucumán, se descubrieron los representantes del grupo de astrapoterios más primitivos conocidos, los que pertenecen a la familia de los eotrigonostilópodos.



El astrapoterio *Trigonostylops wortmani* (según Simpson).

Entre los astrapoterios más antiguos se encuentran los pertenecientes a la familia de los trigonostilópodos, que están presentes en los sedimentos patagónicos de Edades Itaboraiense y Riochiquense (Paleoceno Tardío). Estos astrapoterios posiblemente eran ramoneadores, como lo evidencian sus molares del tipo braquiodontes (*brachis* significa pequeño o corto en griego), que poseen un escaso desarrollo en altura. Tenían fuertes caninos superiores e inferiores provistos de raíz.

Uno de los trigonostilópodos paleocenos es el *Tetragonostylops apthomasi*, descrito por Price y Carlos de Paula Couto en 1950. Los restos de este ungulado se hallaron en sedimentos del Paleoceno Tardío de San José de Itaboraí, en el estado de Río de Janeiro. A pesar de ser más antiguo que el *Trigonostylops*, del Eoceno Temprano, el *Tetragonostylops* poseía carac-

terísticas más evolucionadas, tanto en el cráneo y mandíbula como en la estructura dentaria.

¿De qué mamíferos descienden los astrapoterios?. En 1981, Miguel Fernando Soria (hijo) y Jaime Powell, de la Universidad Nacional de Tucumán, sugirieron que tanto los astrapoterios, los xenungulados y los notoungulados se originaron a partir de un ancestro condilartro. Tres años más tarde, Soria postuló que estos ungulados y los piroterios derivarían de un grupo de condilartros arctociónidos. Los arctociónidos (palabra que deriva del griego *arctos* y *cyon*, que significan oso y perro respectivamente) eran condilartros que vivieron en el Hemisferio Norte, de cuerpo esbelto, extremidades delgadas, pentadáctilas y plantigradas, y posiblemente eran de hábitos omnívoros.

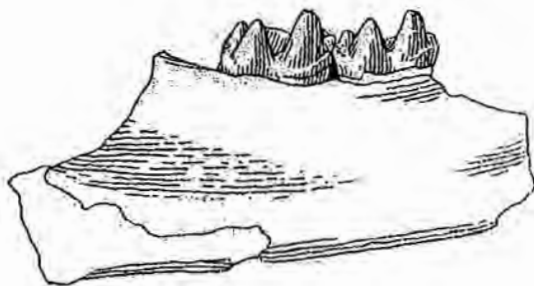


El *Eoastrapostylops riolorensis*, un primitivo astrapoterio del Paleoceno descrito por Soria (h) y Powell en 1981.

Notoungulados

Otro grupo derivado de los condilartros es el de los notoungulados o ungulados del sur (*nótos* significa meridional en griego). Ya en el Paleoceno, los notoungulados se habían diversificado notablemente, de forma tal que se pueden distinguir tres grandes agrupaciones o subórdenes: notioprogonios, tipoterios y toxodontes.

Los notioprogonios, que se habrían extinguido en el Eoceno, son los notoungulados más primitivos. En el Paleoceno, estos notoungulados estaban representados por las familias de los henricosbórnidos y de los notostilópodos. Las características dentales de los henricosbórnidos hacen suponer que este grupo fue un eslabón entre los condilartros y los notoungulados más evolucionados. Un integrante paleoceno de esta familia es el *Henricosbornia waitehor*, hallado en sedimentos de Edad Riochiquense de la Patagonia. El género *Henricosbornia* fue creado por Florentino Ameghino en 1901 y dedicado al paleontólogo estadounidense Henry Osborn.



Rama mandibular izquierda del *Henricosbornia waitheor* (según Simpson).

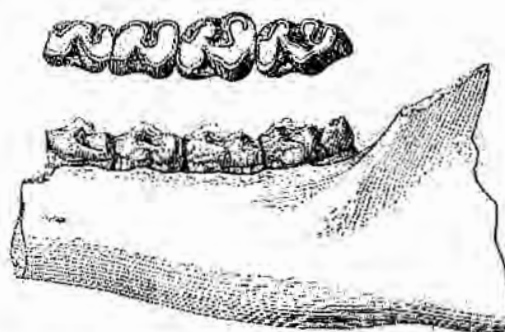
La mayor parte de los henricosbórnidos son conocidos solamente por restos muy fragmentarios, principalmente dientes sueltos. Sin embargo, en 1972, Jorge Fernández (del Instituto Nacional de Antropología) descubrió en el departamento de Humahuaca, provincia de Jujuy, cráneos y mandíbulas de un nuevo género de henricosbórnidos del Paleoceno Tardío. Estos especímenes fueron estudiados por Pascual y Vucetich, quienes identificaron dos especies, a las que denominaron *Simpsonotus praecursor* y *Simpsonotus major*, en homenaje a George Gaylord Simpson y haciendo referencia a su procedencia austral. El *Simpsonotus praecursor* es la más pequeña de las dos especies, ya que el tamaño de su cráneo es casi la mitad que el del *Simpsonotus major*, que mide unos once centímetros de largo.

Los notostilópidos ya poseían los caracteres básicos de los notoungulados. Su cráneo era corto, con el rostro estrecho. Están representados en San José de Itaborá por el género *Homalostylops*.

Los tipoterios se asemejaban a los roedores, a pesar de no estar emparentados con éstos. En las formas más avanzadas de estos notoungulados, los incisivos y las muelas estaban adaptados para roer y crecer durante toda la vida. Los tipoterios del Paleoceno eran animales pequeños a medianos, con algunos representantes adaptados a un régimen pastador y con ciertas características rodentiformes.

Entre los notoungulados más primitivos se encuentran los tipoterios de la familia Oldfieldthomasiidae, representados en el Paleoceno por los géneros *Kibenikhoria* (del Riochiquense de Chubut) y *Colbertia* (del Itaboraiense de Brasil). Esta familia debe su nombre al género *Oldfieldthomasia*, creado por Florentino Ameghino y dedicado a Oldfield Thomas. El *Colbertia magellanica*, descrito por Price y Carlos de Paula Couto, tenía el tamaño de un perro fox terrier. En Chubut se descubrieron restos de oldfieldthomásidos en sedimentos de Edad Itaboraiense, afines a los de San José de Itaborá.

Otros tipoterios que vivieron durante el Paleoceno fueron los notopitecinos, integrantes de la familia de los interatéridos. Estos notoungulados tenían molares con corona proporcionalmente más alta que los oldfieldthomásidos, lo que indica que probablemente eran menos ramoneadores que éstos. Se descubrieron restos de notopitecinos en sedimentos riochiquenses de Bajo Palangana, Chubut. En estas mismas capas aparecen arqueopitecos, cuyas dentaduras muestran una precoz tendencia hacia el hipsodontismo (desarrollo de molares con corona alta) característico de mamíferos pastadores.



Rama mandibular del oldfieldthomásido *Oldfieldthomasia debilitata* (según Simpson).

El primer hallazgo de un tipoterio fue realizado entre 1854 y 1855 por el francés Auguste Bravard, quien, sin describirlo, le dio el nombre genérico *Typotherium*. En 1867, el profesor Serres realizó una descripción de las principales partes del esqueleto del *Typotherium* bajo el nuevo nombre de *Mesotherium* y, entre 1867 y 1869 Paul Gervais, se ocupó del mismo animal, restituyéndole el primitivo nombre de *Typotherium*, que, sin embargo, no es un nombre válido en sistemática.

Los toxodontes eran notoungulados medianos a grandes que, ya en el Paleoceno, se diferenciaron en ramoneadores y pastadores estrictos. La palabra toxodonte significa diente inclinado, ya que las formas más evolucionadas, como las que vivían durante el Pleistoceno, tenían dientes con coronas curvadas.

Unos de los más grandes ungulados paleocenos fueron los toxodontes de la familia de los isotémnidos. Estos animales tenían hábitos ramoneadores y son considerados ancestrales de los demás toxodontes.

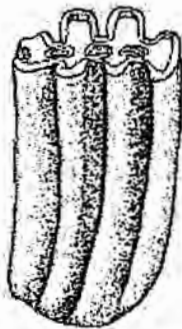
Un grupo de mamíferos diferenciado en Gondwana

El estudio que realizó Pascual, junto con otros paleontólogos del Museo de La Plata, de una rama mandibular y de varios molares sueltos de un fósil de unos 63 millones de años hallado en la Patagonia, y su compa-

ración con otros molares de fines de la Era Mesozoica, permitió inferir que estos animales formaban parte de un grupo (el de los gondwanaterios) que era hermano del de los multituberculados de Laurasia. Esta sería la primera diferenciación conocida en Gondwana de un grupo de mamíferos derivado de antepasados pangeicos.

El hallazgo de este fósil, al que se llamó *Sudamerica ameghinoi*, fue realizado por un grupo de investigadores del Museo de La Plata en el norte del Golfo San Jorge. "Un sólo molar aislado coronó esa empresa, cuyas características lo identificaban no sólo con algo desconocido y nuevo, sino que mostraba un estado evolutivo más avanzado y distinto a cuantos se conocían en el mundo entero", comentaba Pascual en un reportaje periodístico.

Inicialmente se pensaba que se trataba del diente de un edentado, no sólo por ciertos caracteres sino porque este grupo había sido tomado como autóctono y muy viejo del continente sudamericano.

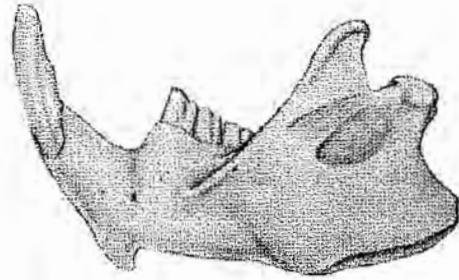


Diente del gondwanaterio *Sudamerica ameghinoi* (según Pascual et al.).

El *Sudamerica ameghinoi* representaba un desafío a la investigación, de manera que los paleontólogos del Museo de La Plata hicieron varios viajes más en busca de mejores restos que explicaran esa aparente anomalía de los esquemas evolutivos impuestos casi como dogma. En uno de ellos, un integrante de la expedición halló (además de varios molares sueltos de *Sudamerica ameghinoi*) un solo molar de lo que luego se identificaría como perteneciente a un ornitorrinco, el primero hallado fuera de Oceanía.

Más tarde, buscando más restos del ornitorrinco, una joven australiana encontró una rama mandibular de *Sudamerica ameghinoi*.

Debido al extraordinario desarrollo de los incisivos inferiores, se cree que el *Sudamerica ameghinoi* podría haber vivido en cuevas o bien haber tenido hábitos semiacuáticos.



Mandíbula del castor actual *Castor canadensis* (según Gilbert), que se asemeja a la del *Sudamerica ameghinoi*.

Los castores tienen incisivos similares a los del *Sudamerica ameghinoi* y los desgastan al roer los troncos de los árboles. Como este fósil fue encontrado en sedimentos de los que se extrajo un ornitorrinco, que es acuático, juntamente con tortugas y cocodrilos, los investigadores del Museo de La Plata se inclinaron a pensar que tenía hábitos similares a los del castor, suposición que se refuerza por las similitudes anatómicas de las ramas mandibulares de ambos mamíferos.

Por lo tanto, ya a comienzos del Paleoceno, poco después que se extinguieran los dinosaurios, había mamíferos acuáticos rodentiformes con aspecto y forma de vida similares a la de los actuales castores, a pesar de no estar emparentados con éstos.

Otra característica del *Sudamerica ameghinoi* que lo diferenciaba de los multituberculados era la presencia de dientes de crecimiento casi continuo, aparte de los incisivos que crecían continuamente.

Este fósil patagónico se anticipó en varios millones de años a los castores y otros roedores, y, posiblemente, ocupaban el mismo nicho ecológico. "Era más roedor que los roedores. Si no se hubiese extinguido, seguramente a él se lo clasificaría como un roedor", dice Rosendo Pascual, quien estudió a este singular mamífero.

Un ornitorrinco en la Patagonia

Como se dijo anteriormente, el primer hallazgo de un ornitorrinco fuera de Australia fue realizado en los mismos sedimentos en los que se descubrió al *Sudamerica ameghinoi*. El único resto hallado de este viejo inmigrante es un diente, el segundo molar superior del lado derecho.

La morfología de este extraño molar era desconocida para los paleontólogos y aparentemente distinta a cuantas se conocían en América del Sur para esa época, anteriores o posteriores.

Durante varios meses los investigadores del Museo de La Plata hicieron infructuosas comparaciones con mamíferos fósiles y vivientes de todo el mundo, particularmente con los ungulados, cuyos molares aparentemente eran similares. "Finalmente (relata Pascual), la comparación con el material gráfico que acompañaba a un trabajo sobre la descripción del primer ornitorrinco fósil que se realizara en Australia, muy inconfundiblemente mostraba que el nuevo molar del Golfo de San Jorge era efectivamente de un ornitorrinco". Pascual y sus colaboradores llamaron a este singular mamífero *Monotrematum sudamericanum*, el monotrema sudamericano.

El hecho de hallar un ornitorrinco fuera de Australia ratifica las conclusiones derivadas de otras evidencias: en los tiempos en que el ornitorrinco vivió en la Patagonia, ésta debió tener alguna conexión geográfica con Australia.

Los ornitorrincos son animales acuáticos, pero de aguas dulces. Las barreras marinas que separan actualmente a la Patagonia del continente australiano (con la Antártida entre ambos) hubieran sido una barrera infranqueable para ellos.

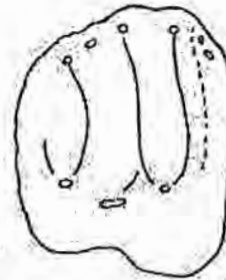
Además, las latitudes australianas donde viven los ornitorrincos son de medias a bajas, esto es, donde imperan condiciones de climas templados a cálidos. Esto implica que la región patagónica donde se encontró el ornitorrinco gozaba entonces de climas semejantes a los que posee Australia, muy diferentes de los climas templado-fríos y secos de la actualidad.

Los niveles geológicos portadores de este ornitorrinco patagónico pertenecen a los más antiguos del Cenozoico que se conocen en este continente. Esto es muy importante porque la otra localidad donde se hallaron mamíferos correlacionables está ubicada en las proximidades de Cochabamba, Bolivia; a pesar de ser ésta más rica y mejor conocida que la de la Patagonia no se han registrado allí ni ornitorrincos ni algunos otros mamíferos que se hallaron asociados a ellos.

Desde aproximadamente los 75 y los 64 millones de años atrás existió un extenso brazo marino que ocupó prácticamente toda la actual llanura chaco-pampeana y que se extendió hasta las proximidades del actual lago Titicaca, dividiendo al continente sudamericano en una región nordeste y otra sudoeste.

"Más aún, durante el mismo tiempo, varios brazos convirtieron a la Patagonia en fragmentos continentales emergidos, uno de los cuales separó lo que sería la Patagonia del resto del territorio argentino no cubierto por aquel brazo marino mayor. Durante el tiempo que sucedió a este lapso, el mar reiteradamente invadió el

sur del continente, transformándolo en un complejo archipiélago en el que siempre el territorio patagónico permaneció aislado del resto", comenta Pascual. "Es este sostenido aislamiento patagónico (agrega el paleontólogo), junto con el mantenimiento de una conexión con la Antártida hasta unos 35 millones de años, lo que explica que su biota terrestre haya sido y siga siendo tan distinta y que a la vez tuviera y tenga relaciones más estrechas con aquella de Gondwana Oriental, en la que se encontraba Australia y la Patagonia, que con la de Gondwana Occidental".



Segundo molar superior derecho del *Monotrematum sudamericanum* (según Pascual et al.).

El aislamiento de Australia de los demás continentes, durante muchos millones de años, hizo que desarrollase una biota muy particular, tal como sucedió con América del Sur durante el Terciario. Entre los mamíferos exclusivos de este continente isla se destacan los monotremas y varios marsupiales.

El ornitorrinco, junto con los equidnas de hocico corto y largo, pertenece al grupo de los monotremas. El nombre de monotrema (del griego *mono*, uno, y *trema*, agujero) hace referencia al hecho de que poseen una sola abertura externa, la cloaca, para la excreción y reproducción.

Los monotremas son el grupo más primitivo de mamíferos conocidos. Tienen una serie de rasgos que son un modelo para comprender aquellos procesos evolutivos que condujeron al pasaje de un terápsido a un mamífero. Así por ejemplo, poseen caracteres esqueléticos reptilianos y son ovíparos. Se reproducen por huevos, pero son mamíferos. Además tienen pelos y lactancia.

En los ornitorrincos actuales los dientes de los ejemplares jóvenes son sustituidos, cuando llegan a adultos, por placas córneas. La forma de estos dientes es similar a la de sus antepasados, incluyendo al descubierto en la Patagonia por el equipo de investigadores del Museo de La Plata.

Los descendientes de los viejos inmigrantes Mamíferos del Terciario (Parte 1, Marsupiales y Edentados)

Los marsupiales

En el tiempo en que América del Sur quedó convertida en un continente isla (durante la mayor parte del Período Terciario) los marsupiales alcanzaron una extraordinaria diversidad. Sin embargo, probablemente en parte como consecuencia del ingreso de fauna norteamericana durante el Gran Intercambio Faunístico Americano, en la actualidad los marsupiales sudamericanos quedaron reducidos a sólo tres familias, a las que pertenecen las comadrejas o zarigüeyas (didélfidos), los ratones runchos (cenoléstidos) y los monitos del monte (microbiotéridos).

No todos los marsupiales tuvieron el éxito evolutivo de los didélfidos, cenoléstidos y microbiotéridos. Los caroloameghínidos, los bonapartéridos y la mayor parte de los polidolópidos vivieron solamente en el Terciario Temprano.

Había marsupiales omnívoros, insectívoros, carnívoros, herbívoros y también frugívoros, con tamaños que iban desde el de una ardilla hasta el de un oso, como algunos de los grandes borhiénidos.

Dos familias de marsupiales, que agrupan a los borhiénidos y a los tilacosmilidos, junto con las temibles aves del terror o forrracos, fueron los principales depredadores y/o carroñeros del Terciario sudamericano.



Cráneo de un borhiénido del género *Borhyaena*.

Los borhiénidos desarrollaron una forma corporal y hábitos similares a los de los gatos, perros, osos y otros mamíferos placentarios, constituyendo un claro ejemplo de lo que se denomina evolución convergente.

Los marsupiales más grandes eran borhiénidos que pertenecían al género *Proborhyaena*. Algunos de los proborhienos alcanzaron el tamaño y el aspecto de un oso grande, con el cuerpo pesado y los pies planos. El *Proborhyaena gigantea*, descrito por primera vez por

Ameghino en 1897, es el más gigantesco y especializado de los proborhienos. Los restos de este marsupial se encontraron en sedimentos de Edad Deseadense de Chubut, Santa Cruz y Mendoza (Argentina), Canelones (Uruguay) y Salla Luribay (Bolivia). La existencia de este gigantesco marsupial carnívoro coincide con la de los más grandes herbívoros autóctonos.

El origen de los borhiénidos

En 1997, Christian de Muizon (del Muséum National d'Historie Naturelle, de Paris), Richard Cifelli (del Oklahoma Museum of Natural History) y Ricardo Céspedes Paz (de la Universidad Mayor San Simón, de Cochabamba) anunciaron en *Nature* el descubrimiento en Tiupampa de cráneos y esqueletos excepcionalmente bien preservados referibles al didelfoideo *Andinodelphis*, que ayudaron a aclarar aspectos relativos al origen filogenético y paleobiogeográfico de los borhiénidos.

De acuerdo a esos autores, la comparación de la anatomía del basicráneo sugiere que los borhiénidos están más estrechamente relacionados con una radiación temprana de los marsupiales didelfimorfos en América del Sur que con los linajes asiáticos (deltateroideos), norteamericanos (estagodóntidos) o australianos (dasiuroideos).

Los marsupiales del Paleoceno

Un importante yacimiento de mamíferos del Paleoceno Temprano se encuentra en Tiupampa, ubicada en el Departamento de Cochabamba, Bolivia. Aproximadamente el cincuenta por ciento de la fauna de mamíferos de esta localidad son marsupiales.

Los marsupiales de Edad Tiupampense descritos incluyen a miembros de las familias de los hathliacínidos (Hathliacynidae), peradéctidos (Peradectidae), microbiotéridos (Microbiotheriidae), didélfidos (Didelphidae) y jaskhadélfidos (Jaskhadelphyidae).

El marsupial tiupampense mejor conocido es el didélfido *Pucadelphys andinus*, descrito en 1988 por Larry Marshall y Christian de Muizon. Este marsupial medía algo más de 10 centímetros de largo, de los cuales

unos 2,5 centímetros corresponden al largo del cráneo. Hasta 1991, esta especie estaba representada por cuatro esqueletos incompletos, dos de ellos asociados a cráneos, además de otros dos cráneos incompletos y fragmentos craneanos y mandibulares. La comparación del cráneo del *Pucadelphys andinus* es problemática, a pesar de la conservación excepcional de los restos, ya que no se conoce ningún cráneo completo o casi completo de un marsupial del Cretácico o del Paleoceno con el cual se pueda comparar razonablemente.

De acuerdo con de Muizon, las relaciones de los marsupiales de Tiupampa con los del Maastrichtiano y del Paleoceno de América del Norte no son muy estrechas, pero sí presentan afinidades directas con los de Itaboraí, del Paleoceno Tardío de Brasil. En la mayoría de los casos, los géneros de marsupiales tiupampenses representan un perfecto antecesor morfológico para la fauna brasileña.

El primer marsupial descubierto en el yacimiento de San José de Itaboraí pertenece a la familia de los didélfidos y fue denominado por Simpson, en 1947, como *Eobrasilia coutoi*, en homenaje al paleontólogo brasileño Carlos de Paula Couto. Las otras familias de marsupiales representadas en Itaboraí son las de los borhiénidos (*Borhyaenidae*), de los polidolópidos (*Polydolopidae*), de los microbiotéridos (*Microbiotheriidae*), de los caroloameghínidos (*Caroloameghiniidae*), de los hathliacínidos (*Hathliacynidae*), y de los protodidélfidos (*Protodidelphidae*).

Los marsupiales del Eoceno

A principios del Eoceno se registra una gran diversificación de los marsupiales. De acuerdo con Pascual y Mariano Bond, también del Museo de La Plata, durante el Eoceno Temprano los carnívoros del grupo de los borhiénidos muestran una gran diversificación. Había desde formas pequeñas y de aspecto de comadrejas, como el género *Patene*, a predadores de gran tamaño y altamente especializados, como los proborhiéninos. Uno de los proborhiéninos posiblemente fue el ancestro del tilacosmílido del Plioceno conocido como tigre marsupial de dientes de sable.

Se conocen dos especies del género *Patene*. La más primitiva es el *Patene simpsoni*, descrita por el paleontólogo brasileño Carlos de Paula Couto en 1952, que fue hallada por primera vez en los extraordinarios yacimientos fosilíferos del Paleoceno Tardío temprano de San José de Itaboraí. Más tarde, en 1982, Powell halló, en capas del Eoceno Temprano de Salta, una mandíbula completa del *Patene simpsoni*. La otra especie, algo más evolucionada, es el *Patene colhua-*

piensis, del Eoceno Temprano de Chubut. Las especies del género *Patene*, a pesar de su aspecto similar al de los didélfidos (comadrejas), reúnen la exclusiva combinación de rasgos dentarios carnívoros que caracterizan a los borhiénidos.



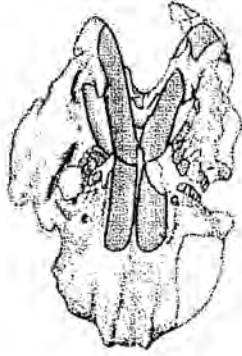
Fragmento de maxilar derecho del *Patene simpsoni* (según Marshall).

El hallazgo de un marsupial del grupo de los polidolópidos, denominado *Antarctodolops daily*, en capas del Eoceno Tardío de la isla Marambio (próxima a la Península Antártica) indica que hace unos 35 millones de años prevalecían en esa zona condiciones ambientales tan benignas como para permitir la vida de mamíferos aparentemente de hábitats templados a subtropicales. Este descubrimiento, anunciado en 1982, corresponde al primer registro de un marsupial en la Antártida. La presencia de marsupiales en la Antártida se explica como el resultado de la dispersión desde América del Sur, ya que entre esos continentes existió una conexión archipelágica hasta fines del Eoceno o comienzos del Oligoceno.

En un trabajo publicado en 1952, el paleontólogo estadounidense Bryan Patterson, del Field Museum of Natural History, de Chicago, anunció el descubrimiento de un marsupial cuyas características no coincidían con las de ningún mamífero sudamericano conocido. En este estudio, Patterson describió un fragmento de una diminuta mandíbula de apenas un centímetro de largo proveniente de sedimentos correspondientes a la transición entre el Eoceno Tardío y el Oligoceno Temprano de la provincia argentina de Mendoza. Esta mandíbula era extremadamente corta y alta, con adaptaciones de tipo roedor en la dentición. Después de reiterados estudios, el paleontólogo llegó a la conclusión de que se trataba de un marsupial que probablemente estaba emparentado con la familia de los cenolestidos, a la que pertenecen los actuales ratones runchos. Patterson llamó a este fósil *Groeberia minoprioi*, en homenaje a Pablo Groeber y José Minoprió.

La siguiente descripción de un groeberíido la realizó George Simpson en 1970. Este paleontólogo estadounidense, a quien mencionamos varias veces en el capítulo 1 por sus trabajos sobre las migraciones, estudió restos más completos que provenían de la misma localidad donde fuera hallado el *Groeberia minoprioi*. Esta vez se trataba de la parte anterior del cráneo y un

fragmento de la mandíbula inferior de un groebérido al que Simpson llamó *Groeberia pattersoni*.



Vista frontal del cráneo y la mandíbula del *Groeberia minoprioi* (según Pascual, Goin y Carlini).

El tercer descubrimiento, y el más importante, fue realizado por una expedición del Museo de La Plata en la misma localidad. Los restos hallados corresponden a la parte anterior del cráneo y la mandíbula, ambos con las series dentarias casi completas. El estudio de este fósil, realizado por Pascual, y sus colegas del Museo de La Plata, Francisco Goin y Alfredo Carlini, demostró que sin lugar a dudas los groebéridos son marsupiales. También se llegó a la conclusión que, en cuanto a los hábitos alimenticios, es probable que los groebéridos no eran ni carnívoros ni herbívoros estrictos, sino que se alimentaban de frutos duros, semillas e insectos. A pesar de su aspecto rodentiforme, los poderosos incisivos no muestran facetas de desgaste en bisel, como ocurre en los roedores. Los incisivos posiblemente actuaban en la captación y fragmentación inicial del alimento. Los arcos cigomáticos (que conforman los pómulos) muy desarrollados y robustos al igual que la mandíbula inferior, sugirieron a los investigadores del Museo de La Plata que la musculatura masticatoria era muy poderosa.

Entre los centenares de especímenes descubiertos en Tinguiririca (en los Andes centrales de Chile) figura un nuevo groebérido que muestra afinidades con el *Groeberia minoprioi*. El groebérido de Tinguiririca tiene la rama mandibular más angosta que su pariente mendo-cino y presenta algunas diferencias en la dentición.

¿A qué se parecían los groebéridos?. Para los paleontólogos del Museo de La Plata la similitud no se encuentra entre los marsupiales sino en algunos primates del grupo de los prosimios, especialmente el aye-aye (*Daubentonia madagascariensis*) viviente de la isla de Madagascar.

Posiblemente el cambio de las condiciones ambientales y la competencia con los primates y los roedores, que ingresaron a América del Sur a fines del Eoceno o

principios del Oligoceno, determinó la extinción de los groebéridos.

Marsupiales saltadores

En 1985, Pascual y Carlini anunciaron el hallazgo de unos marsupiales, en sedimentos del Oligoceno Tardío de Chubut, que muestran la más marcada convergencia conocida hacia los roedores. Estos peculiares animales, que vivieron hace unos 25 millones de años, posiblemente eran cavadores y convivieron con los verdaderos roedores, que habían llegado a América del Sur unos diez millones de años antes. En los mismos sedimentos se descubrieron también los restos del representante más antiguo de una familia de marsupiales, los argirolágidos, cuyo aspecto era similar al de las actuales ratas canguro y jerbos que viven en zonas desérticas.



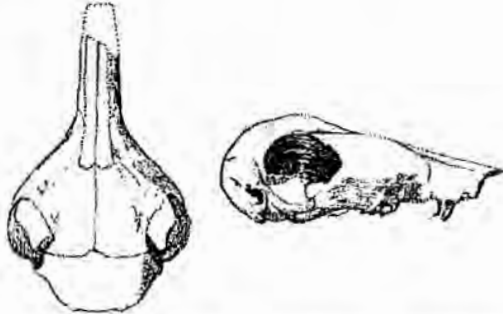
Se cree que los groebéridos se parecían al aye-aye, un prosimio que vive actualmente en Madagascar.

Los argirolágidos compartían muchos de sus caracteres morfológicos (relacionados con la audición, visión, masticación y locomoción) con las ratas canguro y los jerbos, lo que induce a pensar que habitaron ambiente semiáridos, se alimentaban de plantas y quizás de insectos, y que se mantenían activos al atardecer y durante la noche.

El primer hallazgo de un argirolágido (una rama mandibular con su dentadura) se realizó en capas del Mioceno Tardío a Plioceno Temprano de Monte Hermoso, en el sur de la provincia de Buenos Aires. Este marsupial, cuyo nombre es *Argyrolagus palmeri*, fue descrito por Florentino Ameghino en 1904.

Galileo Scaglia, siendo director del Museo de Mar del Plata, colectó nuevos restos de un argirolágido (*Argyrolagus scagliai*) que fueron estudiados por Simpson en 1970. También se hallaron restos de argirolágidos en sedimentos del Mioceno Tardío de Catamarca.

Estos marsupiales son frecuentes en el Plioceno de la costa atlántica bonaerense (entre Punta Mogotes y Miramar) y en el río Quequén Grande (Paso Otero), que está situado en el sur de la provincia de Buenos Aires.



Cráneo del *Argyrolagus scagliai* (según Simpson).

Los dientes de los argirolágidos son de crecimiento continuo. Estos animales poseían cuatro incisivos superiores, como los conejos y las liebres, y dos dientes inferiores que se asemejan a incisivos. Las extremidades anteriores son cortas, mientras que las posteriores están muy alargadas y poseen solamente dos dedos funcionales. Las características de las extremidades posteriores indican una locomoción bípeda saltadora, como la de los canguros. La larga y pesada cola les habría servido para mantener el equilibrio, mientras que las grandes cuencas oculares del cráneo sugieren que estos marsupiales buscaban su alimento de noche.

Aunque la mayoría de los marsupiales descubiertos en los sedimentos del Oligoceno Tardío de la Patagonia indican un predominio de ambientes con bosques, la presencia de los argirolágidos parece contradecirlo. Sin embargo, Pascual y Bond piensan que en las grandes extensiones de la Patagonia pudieron existir áreas medanosas apropiadas para los hábitos inferidos para estos marsupiales.

El ladrón de tumbas

Durante el Mioceno Temprano (25 a 16 millones de años atrás) los marsupiales de la subfamilia de los borhieninos registran su máxima diversificación y estaban representados por formas desde tamaño mediano, como el *Acrocyon sectorius*, hasta algunas muy grandes y robustas, como el *Arctodictis munizi*.

Estos marsupiales carnívoros fueron contemporáneos con uno tan especializado que no se lo puede clasificar junto con ningún otro animal. Lo único que se conoce de esta pequeña criatura, del tamaño de un ratón, llamada *Necrolestes patagonensis*, son los maxilares y

la región facial. Este marsupial fue descrito por Ameghino en 1891 a partir de un ejemplar descubierto en Santa Cruz. El nombre de este animal significa "ladrón de tumbas de la Patagonia".

Las características dentales hacen suponer que el *Necrolestes* debió ser un insectívoro o un devorador de gusanos. Lo más singular de este marsupial es el largo hocico, que se prolonga delante de los incisivos y se curva hacia arriba. Debido a las particularidades del hocico y a que sus mandíbulas y dientes guardan una cierta semejanza con las de los topos dorados que viven actualmente en África, se cree que el *Necrolestes* poseían hábitos cavadores.

Durante la Reunión Anual de Comunicaciones organizada por la Asociación Paleontológica Argentina en 1999, Adán Tauber, anunció el hallazgo de un premaxilar del *Necrolestes patagonensis* procedente de la Formación Santa Cruz. La importancia de este descubrimiento radica en que los hallazgos de este marsupial son sumamente raros y carecen de datos de procedencia estratigráfica precisa.



Mandíbula del *Necrolestes patagonensis* (según Ameghino).

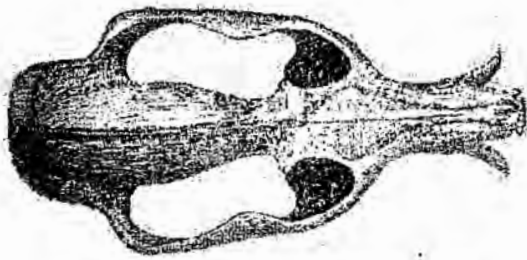
La declinación de los marsupiales

Durante el Mioceno Medio, el registro de marsupiales en la Patagonia es muy escaso. Pascual cree que si bien puede deberse a problemas de preservación, es muy probable que esta escasez esté relacionada a los pronunciados cambios climáticos y ambientales sucedidos entonces y que más marcadamente afectaron a la región patagónica. La mayoría de las formas relacionadas a ambientes húmedos y boscosos disminuyen o desaparecen, mientras que las especies registradas están de acuerdo con ambientes algo más templados y áridos.

A mediados del Mioceno vivía en la Patagonia un borhiénido de unos 80 centímetros de longitud, denominado *Cladosictis*, que tenía el aspecto parecido al de la nutria, con el cuerpo alargado y las extremidades cortas. Contemporáneo con este marsupial, el *Borhyaena*, otro borhiénido patagónico, tenía el aspecto de un pequeño oso de 1,5 metros de largo, pero con una larga cola.

Para fines del Mioceno, los marsupiales didélfidos muestran una rápida expansión y una gran diversidad. Esto se atribuye a la ocupación de zonas dejadas vacantes por marsupiales carnívoros pequeños y medianos, de hábitos terrestres o semiarbóricolas, como los del género *Borhyaenidium*.

Hasta hace unos 8 millones de años, en el Mioceno Tardío, los borhiénidos eran los únicos mamíferos de hábitos carnívoros de América del Sur. En esa época ingresaron, procedentes de América del Norte y a través de una conexión archipelágica, los primeros mamíferos placentados carnívoros, los prociónidos, grupo al que pertenecen los actuales coatis y mapaches.



Cráneo del borhiénido *Cladosictis trouessarti* (según Ameghino).

La lista de los animales sudamericanos de hábitos carnívoros se completaba con las aves del terror o fororacos, parientes de las chuñas actuales. Los fororacos eran un grupo de aves incapaces de volar que vivieron durante todo el largo lapso durante el cual América del Sur quedó convertida en un continente isla. Tenían patas corredoras poderosas, alas pequeñas e inútiles para el vuelo y una cabeza grande, dotada de un pico enorme.

En el Mioceno Tardío se produce el primer registro de los tilacosmilidos o tigres marsupiales de dientes de sable. En estos predadores habían desaparecido los incisivos, mientras que los caninos del maxilar superior, con forma de sable y de crecimiento continuo, habían alcanzado un gran tamaño y servían como armas formidables para matar a las presas. El *Thylacosmilus* media unos 1,2 metros de largo y poseía tal desarrollo de las musculaturas del cuello y de las mandíbulas que le permitía mover hacia abajo los colmillos con una fuerza tremenda. Estos formidables marsupiales se extinguieron a fines del Plioceno. El nicho vacante fue ocupado posteriormente por los tigres dientes de sable (*Smilodon*), inmigrantes de América del Norte.

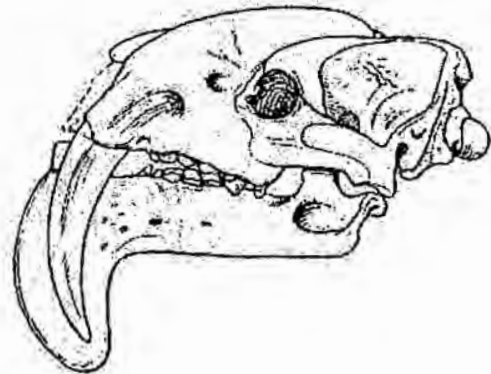
Los restos del *Thylacosmilus* fueron descubiertos en 1926 por miembros de una expedición estadounidense en Puerta Corral Quemado, departamento de Belén,

provincia de Catamarca. En 1933 Riggs (del Field Museum of Natural History de Chicago) los identificó como pertenecientes a un marsupial carnívoro, al que llamó *Thylacosmilus atrox*.

Entre las víctimas de estos marsupiales predadores posiblemente estaban los edentados y los ungulados de tamaños chico a mediano, además de las crías de los grandes mamíferos.

La última época geológica del Período Terciario es el Plioceno, que se extendió entre 5,3 a 1,8 millones de años atrás. Para fines del Plioceno desaparecieron varios grupos de marsupiales, como los muy especializados tilacosmilidos, los borhiénidos y los argioláridos. Los sobrevivientes fueron los didélfidos, los cenolestidos y los microbiotéridos.

Para Pascual, Bond y otros paleontólogos argentinos, la extinción de los borhiénidos y tilacosmilidos parece ser anterior al arribo masivo de carnívoros placentados desde América del Norte que se produjo a fines del Plioceno. Esto contradice la concepción clásica que sugería que los borhiénidos habían sido desplazados por los carnívoros placentados.



Cráneo del *Thylacosmilus atrox* (según Riggs).

Los xenartros o edentados

El primer hallazgo de restos de un edentado del Paleoceno fue realizado en Itaboraí y anunciado en 1949 por Paula Couto, los que recién fueron descritos en 1976 por Gustavo Scillato-Yané, del Museo de La Plata. Se trataba de dos placas dérmicas de un armadillo que se asignó al género *Prostegotherium* y que mostraba afinidades con la especie *Prostegotherium astrifer*, descrita por Ameghino en 1902.

La siguiente descripción de un xenartro de Itaboraí la realizó, en 1983, Richard Cifelli, del Oklahoma Museum of Natural History y del Department of Zoology, University of Oklahoma, Estados Unidos de América,

quien estudió dos astrágalos de un dasipódido y un supuesto gliptodóntido indeterminados.

En 1995, Lillian Paglarelli Bergqvist, del Departamento de Geología de la Ciudad Universitaria de Rio de Janeiro, y Édison Vicente Oliveira, del Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, describieron un astrágalo y otros elementos post-craneales que confirmaron la presencia de dasipódidos en la Edad Itaboraiense. En 1998, esos mismos autores anunciaron el descubrimiento de placas sueltas de un armadillo proveniente de sedimentos de la Edad Itaboraiense cercanos a Itaboraí. Este fósil, al que Oliveira y Bergqvist incluyeron en la tribu de los astegoterinos (*Astegoyheriini*) fue denominado *Riostegotherium yanei*, en homenaje a Scillato-Yané.

Los xenartros del Eoceno

En el Eoceno Temprano, los armadillos, o dasipódidos, alcanzaron una mayor diversificación que en el Paleoceno. Durante esta época geológica, en la Patagonia y el noroeste argentino se registran doce géneros que incluyen catorce especies de armadillos.

Las formas más arcaicas se encuentran dentro de la subfamilia de los armadillos eufractinos, como el *Utaetus*, del Paleoceno y Eoceno de la Patagonia. Una particularidad de este primitivo edentado es la presencia de restos de esmalte en algunos de sus dientes, característica ausente en prácticamente todos los edentados. Otro grupo de eufractinos estaba integrado por los antepasados de los armadillos del género *Eutaetus*, de mayor tamaño que el tatú carreta. Actualmente, los eufractinos están representados por el quirquincho de seis bandas y el piche de la Patagonia.

En el Eoceno Medio se registran por primera vez miembros de las familias a las que pertenecen *Palaeopeltis* (un edentado acorazado de tamaño mediano) y los gliptodontes.

El perezoso más antiguo

Los perezosos terrestres (que se extinguieron en el Holoceno Temprano) y los arborícolas pertenecen al grupo de los edentados tardígrados.

Durante la expedición conjunta del Museo de La Plata y del Instituto Antártico Argentino realizada en el verano de 1993-1994, el técnico del Museo de La Plata Juan José Moly halló en la isla Marambio un diente desprovisto de esmalte y con características parecidas a las de un canino, en sedimentos depositados durante el Eoceno Medio/Tardío. Después de compararlo con

dientes similares de distintos mamíferos fósiles, los paleontólogos Scillato-Yané y Sergio Vizcaino, también del Museo de La Plata, llegaron a la conclusión de que el diente en cuestión había pertenecido a un perezoso, el más antiguo conocido hasta ahora.

Antes de este descubrimiento, el tardígrado de mayor antigüedad se había hallado en Bolivia y provenía de sedimentos depositados en el Oligoceno. Otros restos fósiles son más antiguos, pero no se puede asegurar que indudablemente pertenezcan a un tardígrado. El hallazgo de otros perezosos en la Patagonia refuerza la idea que la Península Antártica y la Patagonia formaban hace decenas de millones de años una unidad zoogeográfica diferenciable de la que presentaba el resto de América del Sur.



Diente del perezoso más antiguo conocido, hallado en la Península Antártica (según Vizcaino y Scillato-Yané).

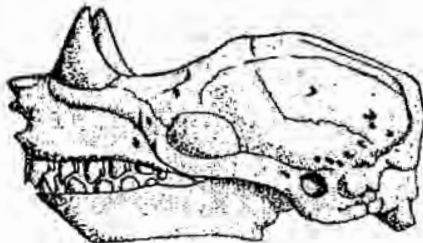
Los paleontólogos suponen que los perezosos fósiles pequeños a medianos tenían hábitos semiarborícolas. Por lo tanto es posible que el descubierto en las proximidades de la Península Antártica, cuyo peso se estima en algo menos de 10 kilogramos, también haya vivido en árboles. Esta hipótesis se ve reforzada por el hallazgo de troncos y hojas fósiles de araucarias y árboles del género *Nothofagus*, como las actuales lenga, ñire y coihue, que sugieren la presencia, hace unos 45 millones de años, de bosques similares a los que hay hoy en Tierra del Fuego.

Época de gigantes

Durante el Oligoceno, los edentados fueron mucho más abundantes y diversos que en las épocas precedentes. En la Argentina se registraron treinta especies, agrupadas en 24 géneros y cinco familias. Las condiciones climáticas y ambientales de la Patagonia durante el Oligoceno parecen haber sido particularmente propicias para el florecimiento de los edentados. Muchas de las formas típicamente eocenas dejan de registrarse durante esta época.

Posiblemente los armadillos que más llaman la atención son los peltéfilos (en griego, *pélte* significa escudo pequeño). En el hocico de estos edentados, un par de placas (como las que forman la coraza) se habían modificado para formar dos cuernos que estaban recubiertos de una capa córnea. A diferencia de los cuernos auténticos de otros animales, estos núcleos óseos no eran una prolongación de los huesos del cráneo. Otra particularidad de los peltéfilos, única entre los armadillos, es la presencia de dientes en la parte anterior de los maxilares. Estos dientes no son incisivos, ya que son iguales al resto.

Por la forma cortante de sus dientes, se cree que estos armadillos fueron carnívoros o carroñeros. La coraza de los peltéfilos está constituida de placas sueltas dispuestas en hileras transversales. En cuanto al tamaño, algunas especies de este grupo eran tan grandes como un tapir. Ameghino los describía como armadillos feroces y carnívoros como un tigre y armados de cuernos como un rinoceronte. Sin embargo, en 1993, Vizcaino, Goin y Richard Fariña, de la Facultad de Ciencias de Montevideo, propusieron que el *Peltephilus ferox*, de la Edad Santacrucense, tenía una dieta óptima integrada por tubérculos y raíces tuberosas. Además, los tres paleontólogos opinan que el amplio desarrollo de la región nasal es coherente con una marcada capacidad de localización de estos alimentos a través del olfato, mientras que la posición de los cuernos parece concordar con la protección de las órbitas en el acto de hozar.



Cráneo del armadillo *Peltephilus ferox* (según Simpson).

Un fenómeno llamativo y característico del Oligoceno es la presencia de una serie de formas gigantescas que no dejaron descendencia, como sucedió con algunos armadillos, con el gliptodonte *Clypeotherium magnun* (descrito en 1977 por Gustavo Scillato-Yané) y con algunos perezosos terrestres.

Edentados del Mioceno y Plioceno

La diversidad de los edentados durante el Mioceno Temprano fue asombrosa. Según Scillato-Yané había 103 especies, 47 géneros y 7 familias de estos mamíferos. En esos tiempos aparecieron por primera vez los

tardígrados de la familia de los megaloníquidos, que poseían dientes muy desarrollados en la parte anterior, semejantes a caninos.

Uno de estos megaloníquidos es el *Hapalops*, que media algo más de un metro de largo. El *Hapalops* tenía una cabeza corta, un cuerpo robusto y una larga cola que se apoyaban en unas patas delanteras largas y delgadas y unas patas traseras aún más largas y más pesadas. Al igual que los demás tardígrados, andaban sobre los nudillos de sus patas anteriores (como los osos hormigueros) debido a que tenían garras extensas y curvas en todos los dedos. Por tener una estructura bastante ligera, es posible que haya pasado parte del tiempo en los árboles, como los actuales perezosos. Los primeros restos del *Hapalops* fueron descritos por Florentino Ameghino en 1887.

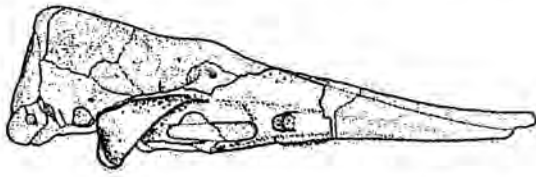


Cráneo del *Hapalops longiceps* (según Scott).

Para Scillato-Yané, los rasgos distintivos de la fauna de edentados del Mioceno Temprano son la gran diversificación de armadillos y gliptodontes (siempre de talla relativamente modesta), la aparición de los antepasados de los osos hormigueros actuales, los primeros milodontes (una de las familias de tardígrados), gran diversidad y frecuencia de tardígrados, entre los que se encuentran los probables antecesores de los perezosos actuales. De acuerdo a este investigador, el conjunto de edentados del Mioceno Temprano permite inferir para esa época condiciones cálidas y húmedas (debido a la presencia de los antepasados de los perezosos y a los armadillos que se alimentaban de insectos, como los estegoterinos), presencia de bosques (como sugieren los tardígrados probablemente arbóreos y comedores de hojas) y de pastizales (gliptodontes y armadillos que se alimentaban de hierbas).

Uno de los armadillos del Mioceno Temprano de la Patagonia (Edad Santacrucense) es el *Stegotherium*. Este dasipódido tenía un caparazón formado en su casi totalidad por bandas móviles y presentaban una dentición muy reducida y varios caracteres convergentes con los osos hormigueros, por lo que se supone que también se alimentaban de hormigas o termitas. Esta fuente de alimentos estaba disponible en el Mioceno Temprano, como lo demuestra la descripción realizada en 1990 por Thomas Bown, del U.S. Geological Survey, y José Laza, del Museo de La Plata, de

un termitero del Mioceno Temprano descubierto en las proximidades del río Pinturas, provincia de Santa Cruz, en sedimentos de Edad Santacrucense.



Cráneo del *Stegotherium tessellatum* (según Vizcaino).

En el Mioceno Tardío siguió la diversificación de los armadillos y gliptodontes, mayormente fuera de la Patagonia. Desde esta época hasta el Plioceno, los restos de edentados abundan en los sedimentos del oeste de la Argentina. Algunos de éstos son buenos indicadores paleoambientales, como el armadillo *Paraeuphractus* que está estrechamente emparentado con el quirquincho de seis bandas viviente, de distribución exclusivamente tropical y subtropical. Otros ejemplos son el *Neotamandua* y el *Palaeomyrmidon*, emparentados con los osos meleros y los cíclopes respectivamente. Para Scillato-Yané esta composición faunística sugiere condiciones de tipo chaqueño en gran parte de las actuales regiones áridas del oeste argentino.

A partir del Plioceno Temprano (Edad Chapadmalalense) se registran por primera vez géneros vivientes de

armadillos, como *Tolypeutes* (quirquincho bola), *Chaetophractus* (peludos) y *Zaedyus* (piches).

Un grupo con una clasificación incierta

El género *Hapalops* se incluye en el grupo de los notroterinos (Nothrotheriinae), que abarca, además, a los géneros *Eucholoeops*, *Pronothrotherium*, *Nothropus*, *Thalassocnus*, *Nothrotherium* y *Nothrotheriops*.

De acuerdo con el paleontólogo uruguayo Daniel Perea, de la Facultad de Ciencias de Montevideo, las relaciones filogenéticas de los notroterinos con otros xenartros pilosos (véase el capítulo 8) resultan difíciles de establecer debido a que poseen características que los asemejan a los megatéridos por un lado y a los megaloníquidos por el otro.

Entre las características que los notroterinos comparten con los megatéridos, Perea señala el elongamiento de la región predentaria y la tendencia de los molari-formes a hacerse cuadrangulares, además del desarrollo de una apófisis, denominada odontoidea, en el astrágalo. Para este autor, las principales caracteres que aproximan a los notroterinos a los megaloníquidos son la diferenciación de un primer diente caniniforme (que se pierde en algunas especies), separado de los molari-formes por un diastema, y la presencia de un tercer trocánter (protuberancia) en el fémur.

Los descendientes de los viejos inmigrantes Mamíferos del Terciario (Parte 2, Ungulados)

Condilartros

Durante la Edad Casamayorensis (Eoceno Temprano) los condilartros que más abundaban en la Patagonia eran los didolodóntidos y, en menor proporción, los espartoteriodontos.

Los didolodóntidos casamayorenses eran muy diversos y estaban representados por especies de los géneros *Didolodus* (de hábitos ramoneadores y del tamaño de un perro chico), *Argyrolambda*, *Enneconus*, *Achaeohyracotherium*, *Ernestokokenia* y *Proetocyon*.



Rama mandibular derecha del *Didolodus multicuspis* (según Simpson).

Al comenzar el Eoceno Medio decrecieron tanto la diversidad como la abundancia de los didolodóntidos y aparecieron algunas formas de tamaños mediano a relativamente grande, tales como las del género *Xesmodon*. En sedimentos de la Formación Divisadero Largo de Mendoza, depositados en la parte superior del Eoceno Medio, los espartoteriodontos están representados por el *Phoradiadus divortiensis*.

El primer condilartro sudamericano del Oligoceno Tardío se descubrió en Bolivia y pertenece al género *Salladolodus*. Este ungulado fue descrito en 1983 por Miguel Fernando Soria (hijo), y por Robert Hoffstetter del Muséum National d'Histoire Naturelle, de París.

Entre los últimos y los más grandes condilartros sudamericanos se encuentra *Megadolodus*, del Mioceno Medio, descubierto en el yacimiento colombiano de La Venta.

Piroterios

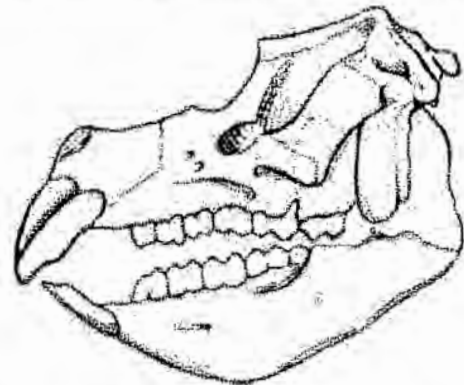
Los animales incluidos en este orden de ungulados (que vivieron entre el Eoceno y el Oligoceno) tenían un aspecto que recuerda a los proboscídeos primitivos. Al

igual que los xenungulados (a quienes posiblemente reemplazaron), los piroterios tenían molares bilofodontes (con dos crestas) y es posible que hayan sido ramoneadores.

Se conocen dos familias de piroterios, llamadas Pyrotheriidae y Columbitheriidae. La familia Pyrotheriidae se conoce en la Patagonia por los géneros *Carolozittelia*, *Propyrotherium* y *Pyrotherium*. También se conoce el género *Griphodon*, del Eoceno u Oligoceno de Perú. La familia de los columbiterios está integrada por piroterios primitivos, de tamaño moderado, y se conocen los géneros *Proticia*, del Paleoceno Tardío o Eoceno Temprano de Venezuela, y *Colombitherium*, del Eoceno de Colombia.

El *Carolozittelia* fue uno de los ungulados de mayor tamaño que vivieron en la Patagonia durante la Edad Casamayorensis. Algunos paleontólogos piensan que este mamífero podría ser un xenungulado o bien un eslabón entre éstos y los piroterios.

El *Propyrotherium* vivió durante la Edad Mustersense y se conoce solamente por algunos dientes aislados.



Cráneo y mandíbula del *Pyrotherium sorondoi* (según Bordas y Cattoi).

El último representante del orden de los piroterios es *Pyrotherium*, descubierto en sedimentos de la Edad Deseadense (Oligoceno Tardío) de la Patagonia. *Pyrotherium* es el único género de los piroterios del que se conoce una buena parte del esqueleto. Muchos de sus restos se encuentran en instituciones del exterior, tales como el Muséum National d'Histoire Naturelle, de

París; el Field Museum of Natural History, de Chicago y en el Amherst College, de Massachusetts.

Para Pascual y Bond, la extinción de los piroterios a fines de la Edad Deseadense, como la de otros mamíferos de gran tamaño, probablemente está relacionada con cambios climáticos y ambientales acaecidos en ese momento. Uno de esos cambios fue el extraordinario descenso del nivel del mar, de más de 400 metros, indicador de una importante disminución de la temperatura global.

Una polémica surgida de las cenizas

Una característica del Oligoceno Tardío es la extinción de mamíferos de gran tamaño, entre los que se encuentra el *Pyrotherium*. El nombre de este gran ungulado significa "mamífero de fuego" y hace referencia a que sus restos se encontraron por primera vez en depósitos de ceniza volcánica de la Patagonia.

Un militar argentino, el capitán del ejército Antonio Romero, le regaló a Florentino Ameghino varias osamentas fósiles provenientes de la provincia de Neuquén. Entre estos restos había un fragmento de defensa y un molar de corona cuadrada con dos crestas transversales. Las características de este molar eran similares a los del elefante primitivo del género *Deinotherium*, que vivió entre el Mioceno y el Pleistoceno en Europa, Asia y África. Ameghino describió a este nuevo mamífero en 1888 y lo designó con el nombre de *Pyrotherium romeroi* en homenaje a Romero. En el mismo año, Carlos Ameghino, durante su segundo viaje por la Patagonia, descubrió en Chubut un yacimiento que contenía huesos del *Pyrotherium* y a partir de entonces se sucedieron varios hallazgos más.



Restauración de la cabeza del *Pyrotherium* (según Carlos Ameghino).

Debido a la abundancia de huesos de ese animal, Ameghino llamaba zona con *Pyrotherium* a las capas del Piso Deseadense, ricas en restos de ungulados. El *Pyrotherium* medía unos tres metros de largo y su enorme cuerpo se apoyaba en patas que parecían pilares, con dedos cortos y anchos. Tenía un cuello corto y grueso, una cabeza provista de una trompa y

de incisivos muy alargados, semejantes a colmillos. Además del *Deinotherium*, el *Pyrotherium* se parecía también al elefante primitivo *Barytherium*, cuyos restos fueron descubiertos en sedimentos eocenos del norte de África.

Ameghino creía que los proboscídeos habían pasado de América del Sur a África durante el Cretácico a través de un continente subtropical austral llamado Arquelenis por Hermann Ihering. En realidad, Ameghino suponía que todos los mamíferos tenían sus antepasados en la Patagonia y que se habían irradiado por todo el mundo desde Arquelenis. Posiblemente la idea de la existencia de este hipotético continente tuvo su origen en el mito de la Atlántida, debido al filósofo griego Platón. Ameghino pensaba que el *Pyrotherium* tenía una edad cretácica y era el antepasado común de los géneros *Barytherium*, *Deinotherium*, los mastodontes y los elefantes modernos.

Frederic Loomis, profesor de anatomía comparada del Amherst College, de Massachusetts, Estados Unidos de América, no compartía el punto de vista de Ameghino sobre el origen de los elefantes y, en 1911, se embarcó en una expedición a la Patagonia, especialmente a la región norte del golfo San Jorge (provincia de Chubut), donde descubrió dos cráneos completos de piroterio. Con este hallazgo se comprobó que el *Pyrotherium* realmente debía haber poseído una trompa, como lo había predicho Ameghino. Pero Loomis suponía que el piroterio vivió durante el Oligoceno y sus antepasados habían pasado desde África hacia la Patagonia a través de conexiones intercontinentales. En realidad ninguno de los dos investigadores tenía razón, ya que el *Pyrotherium*, a pesar de su trompa y otras características, no es un proboscídeo, y además los sedimentos en los que se hallaron sus restos no son cretácicos. Se trata de un curioso ejemplo de convergencia evolutiva de formas alejadas tanto en el espacio como en el tiempo.

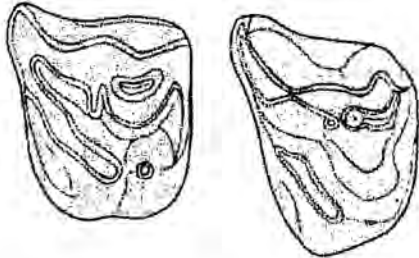
Notopternos

El orden de los notopternos fue creado por Miguel Fernando Soria (hijo), en 1984. Notopterno deriva del griego *nótos*, que significa meridional, y *ptérna*, tobillo o talón.

El orden de los notopternos incluye a un grupo muy particular de pequeños ungulados, llamados indalécidos, descubiertos en sedimentos del Eoceno Temprano (Casamayorenses) de la provincia de Salta y del centro de la Patagonia.

En depósitos del Eoceno Medio de la provincia de Mendoza, de Edad Divisaderense, los notopternos

están representados por el género *Adiantoides*. El *Adiantoides leali*, descrito por Simpson y Minoprio, tenía una dentadura completa totalmente braquiodonte y un cráneo muy primitivo, semejante al de los condilartros.



Segundo y tercer molar superior del primitivo notopterno *Amilnedwardsia acutidens* (según Soria).

Otra familia de notopternos es la de los amilnedwardsidos, conocida en sedimentos de la Edad Casamayorensis de la Patagonia central. De acuerdo a Soria, los integrantes de esta familia serían los notopternos más primitivos. Este paleontólogo suponía que los notopternos se habrían originado de la familia de los arctociónidos, los más antiguos y primitivos condilartros sudamericanos.

Astrapoterios

Durante el Eoceno Temprano de la Patagonia (Edad Casamayorensis) había astrapoterios trigonostilópodos con adaptaciones que recuerdan a los jabalíes. Uno de los trigonostilópodos casamayorenses fue el *Trigonostylops coryphodontoides*, descrito por Ameghino en 1897. Este astrapoterio posiblemente haya medido cerca de 1,5 metros de largo.

Los miembros de la familia de los astrapotéridos poseían caracteres más evolucionados que los trigonostilópodos, ya que tenían molares más complejos (que también sugieren hábitos ramoneadores) y presentaban una tendencia a la retracción de los huesos nasales, y por lo tanto al desarrollo de una trompa. Estos astrapoterios habrían aparecido en el Eoceno Temprano. Durante el Eoceno Medio (Edad Mustersense), se destacó por su tamaño el *Astraponotus asymmetrum*, que tenía los caninos transformados en defensas.

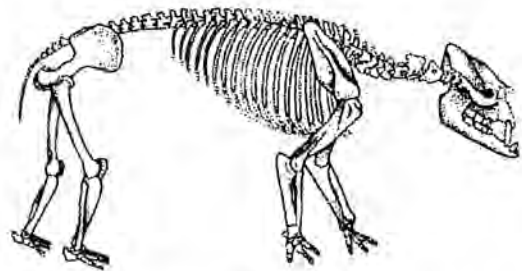
En el Oligoceno Tardío (Edad Deseadense) dejan de registrarse los trigonostilópodos y se destacan por su tamaño los gigantes astrapoterios del género *Parastrapotherium*.

En sedimentos de la Edad Santacrucesense (parte final del Mioceno Temprano) se descubrieron dos géneros de astrapoterios: *Astrapothericulus* y *Astranotherium*.

El *Astrapothericulus* era pequeño y con caninos poco desarrollados. Sus relaciones con otros astrapoterios no son del todo claras. Florentino Ameghino llamaba capas con *Astrapothericulus* a los sedimentos de un yacimiento descubierto por su hermano Carlos cerca del valle del río Pinturas (en el norte de la provincia de Santa Cruz), al pie oriental de la meseta del lago Buenos Aires.

El *Astranotherium* tenía una trompa y posiblemente era ramoneador. Poseía adaptaciones que indicarían hábitos semiacuáticos y convergentes a los rinocerontes aminodontes del Hemisferio Norte.

El último registro de astrapoterios se produce en sedimentos del Mioceno Medio de la Patagonia, con representantes del género *Astrapotherium*. El *Astrapotherium magnun* medía casi tres metros de largo. Sus cuatro grandes caninos eran de crecimiento continuo. Como en el hipopótamo, el par de colmillos más largos de la parte superior se apoyaba contra el par inferior. No poseía incisivos superiores, al igual que los artiodáctilos actuales. Se cree que el *Astrapotherium* poseía una trompa, ya que los huesos de la nariz eran muy cortos y se abrían en lo alto de la frente. Tenía el cuello largo y bajo, con la espalda y las patas débiles; las traseras eran más frágiles que las delanteras. Los pies eran pequeños y plantígrados. Debido a la poca resistencia de su espalda y patas, es probable que haya tenido hábitos semiacuáticos. Al igual que el *Astranotherium*, poseía características similares a los rinocerontes aminodontes.



Esqueleto restaurado del *Astrapotherium magnun* (según Riggs).

Los primeros restos del *Astrapotherium* (y uno de los primeros mamíferos fósiles hallados en la Patagonia) fueron descubiertos por el capitán Sullivan en el Santacrucesense (parte superior del Mioceno Temprano) de las barrancas del río Gallegos, al sur de la provincia de Santa Cruz, y descritos por el paleontólogo inglés Richard Owen.

Litopternos

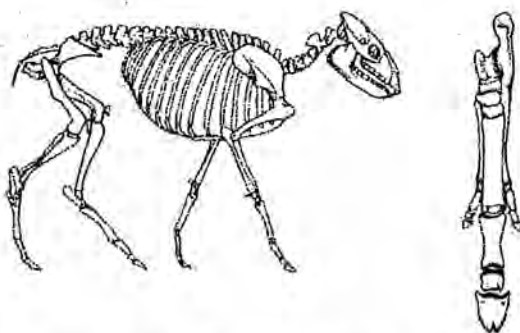
Los más veloces del Mioceno

Los gráciles proterotéridos fueron evidenciando una tendencia acentuada a la reducción de los dedos laterales y hacia la monodactilia. Los restos más numerosos y completos de estos animales proceden de los sedimentos patagónicos de la Formación Santa Cruz.

Estos litopternos de Edad Santacrucense presentaban una extraordinaria semejanza con los caballos. A diferencia de los caballos actuales, poseían dientes de corona baja y por lo tanto serían ramoneadores. Además, el radio y el cúbito, y la tibia y el peroné no estaban soldados como en los caballos. Los géneros mejor conocidos son *Thoatherium*, *Diadiaphorus* y *Protherium*.

El *Thoatherium* (que en griego significa animal veloz) es el ungulado más monodáctilo de los conocidos hasta ahora, sobrepasando a los mismos caballos en este aspecto. Este género incluye a los litopternos más pequeños de la Edad Santacrucense, como el *Thoatherium minusculum* (de sólo 70 centímetros de largo), y a los más veloces corredores de su tiempo.

En el género *Diadiaphorus* se encuentran los proterotéridos santacrucenses de mayor tamaño. La especie *Diadiaphorus majusculus* medía aproximadamente 1,2 metros de largo. Las patas de estos animales eran similares a las de un caballo, pero con tres dedos. El dedo central (el tercero) era muy grande y soportaba el peso del animal, mientras que el segundo y el cuarto estaban atrofiados.



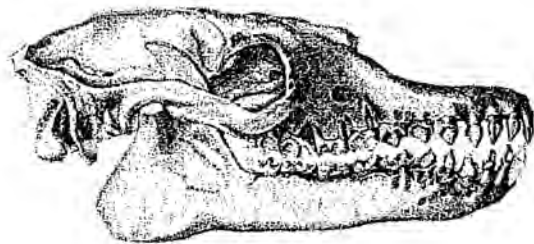
Esqueleto y pie del *Diadiaphorus* (según Scott).

Las especies del género *Protherium* tenían un tamaño intermedio entre el de *Thoatherium* y el de *Diadiaphorus*.

Litopternos con trompa

La región nasal de los macrauquénidos estaba muy modificada. En las formas más evolucionadas las fosas nasales estaban situadas muy atrás, casi entre las órbitas, lo que sugiere la presencia de una trompa corta, como en los tapires.

Se cree que los integrantes de esta familia tenían hábitos anfibios. Algunos paleontólogos, como Paula Couto, suponían que los macrauquénidos posiblemente habitaban regiones pantanosas y se nutrían de hojas y raíces. Sin embargo, se encontraron restos de macrauquénidos en sedimentos depositados en ambientes áridos y semiáridos.



Cráneo y mandíbula del *Theosodon garretorum* (según Scott).

Unos de los ungulados más frecuentes durante la Edad Santacrucense de la Patagonia fueron los macrauquénidos del género *Theosodon*. Estos animales medían unos dos metros de largo, tenían un aspecto similar al guanaco moderno y posiblemente poseían una pequeña trompa. Sus restos se encuentran en sedimentos de las Edades Colhuehuapense (parte media del Mioceno Temprano) a Chasiyuense (Mioceno Tardío).

En otras macrauquénidos más evolucionadas, como el *Scalabrinitherium*, se observa un corrimiento más acentuado de las fosas nasales hacia atrás.

Notioprogonios

Este suborden de notoungulados incluye en América del Sur a las familias de los henricosbórnidos y los notostilópsidos.

Los henricosbórnidos, la mayor parte de los cuales son conocidos por restos fragmentarios o por algunos dientes sueltos, poseían características intermedias entre los condilartros didolodóntidos y los notoungulados más evolucionados.

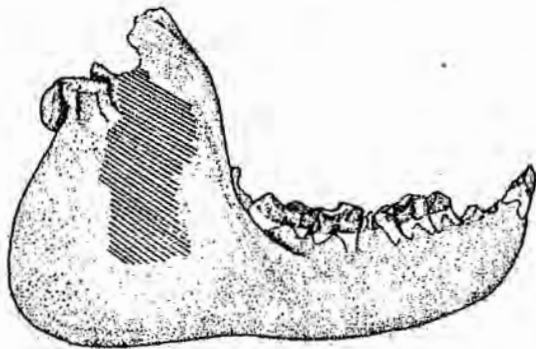
Durante la Edad Casamayorensis (Eoceno Temprano) los notioprogonios fueron muy abundantes en la Patagonia central. Los henricosbórnidos estaban representados por los géneros *Henricosbornia*, *Othniel-*

marshia y *Peripantostylops*, descritos por Florentino Ameghino, quien dedicó los dos primeros a los paleontólogos estadounidenses Henry Osborn y Othniel Charles Marsh respectivamente.

Los notostilópsidos eran más evolucionados que los henricosbórnidos, y poseían todas las características básicas de los notoungulados. Esta familia debe su nombre al género *Notostylops*, de la Edad Casamayorensis, descrito por Ameghino en 1897. El *Notostylops murinus* tenía aspecto similar al conejo. Debido a la abundancia de los restos de este notioprogonio, Florentino Ameghino denominó a los sedimentos casamayorenses como zona con *Notostylops*, con una clara y precisa connotación bioestratigráfica.

Otro notostilópsido que vivió en la Patagonia durante el Eoceno Temprano es el *Edwardotrouessartia sola*, cuyo tamaño era mucho mayor que el de los demás integrantes de la familia.

En los sedimentos casamayorenses de la Formación Lumbra, expuestos en el área de Pampa Grande (provincia de Salta), se descubrió el primer notostilópsido fuera de la Patagonia. Este particular notoungulado fue descrito en 1980 por Vucetich, quien lo llamó *Boreastylops lumbrensis*.



Mandíbula del *Boreastylops lumbrensis* (según Vucetich).

Durante la Edad Mustersense (comienzo del Eoceno Medio), los notioprogonios muestran una marcada declinación, ya que en la Patagonia se descubrieron sólo algunos pocos restos de un henricosbornio y un sólo género, *Otonia*, de la familia de los notostilópsidos. *Otonia*, uno de los notostilópsidos más evolucionados, fue descrito en 1901 por Santiago Roth, del Museo de La Plata.

La ausencia de restos de notioprogonios en sedimentos de la Edad Divisaderense, hizo suponer que su último registro se había producido a comienzos del Eoceno Medio. Sin embargo, en 1994 los científicos estadounidenses André Wyss, John Flynn, Mark Norell, Carl Swisher, Michael Novacek y Malcolm McKenna,

junto con el geólogo chileno Reynaldo Charrier, describieron en la revista *Novitates* (del American Museum of Natural History, de Nueva York) la fauna de mamíferos descubierta en los sedimentos depositados entre el Eoceno Tardío al Oligoceno Temprano en Tinguiririca, en los Andes de Chile central. Entre los numerosos notoungulados hallados se encuentra una especie perteneciente a un nuevo género, la última representante de la familia de los notioprogonios. Este nuevo ungulado estaría emparentado con el *Otonia muehlbergi*, del Mustersense de Chubut, y con el *Boreastylops lumbrensis*, del Casamayorensis de Salta.

Tipoterios

Estos notoungulados vivieron desde el Paleoceno hasta el Pleistoceno. El aspecto del cráneo y la disposición de la dentadura de los tipoterios recuerda a los roedores. Dentro de este suborden se incluye a las familias de los oldfieldthomásidos, arqueopitécidos, interatéridos, campanórcidos y mesotéridos.

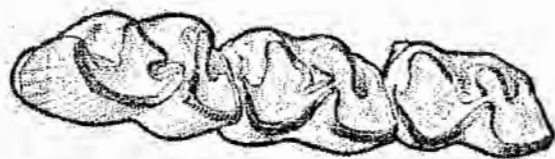
Los oldfieldthomásidos están entre los notoungulados más primitivos y son muy frecuentes en los sedimentos casamayorenses de la Patagonia. Se descubrieron oldfieldthomásidos extrapatagónicos en la Formación La Lumbra de Salta y Jujuy; en Antofagasta de la Sierra, Catamarca, junto con una variada fauna de ungulados musteresenses, y en la Formación Divisadero Largo (Divisaderense). De acuerdo al registro fósil, estos tipoterios vivieron entre el Paleoceno y el Eoceno Medio.

Los arqueopitécidos son conocidos solamente en la Patagonia, donde fueron relativamente frecuentes durante el Casamayorensis y escasos en el Mustersense. En el Casamayorensis estaban representados por los géneros *Archaeopithecus* (antiguo mono) y *Acropithecus* (mono grande), que fueron estudiados por Florentino Ameghino. Estos tipoterios se conocen principalmente por algunos dientes y fragmentos mandibulares.

Los restos de los interatéridos se encuentran en sedimentos del Eoceno Temprano al Mioceno Tardío de la Patagonia, en el Mioceno Medio de La Venta (Colombia) y de la cuenca del río Girón (en el sur de Ecuador) y en las capas "mesopotamienses" (Mioceno Tardío) de la provincia de Entre Ríos, donde aparecen por última vez.

Entre los interatéridos más antiguos se encuentra a los del género *Notopithecus*, del Casamayorensis de la Patagonia. Este género incluye especies de pequeño tamaño que tienen una dentadura completa formada por 44 dientes. El nombre deriva del griego y significa

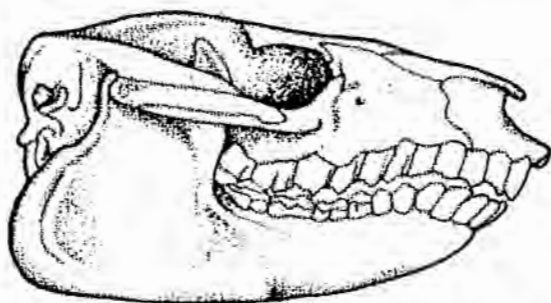
"mono del sur", ya que Ameghino suponía que este tipoterio era un ancestro de los primates y que había vivido en el Cretácico.



Molares inferiores del *Notopithecus adapinus reduncus* (según Simpson).

Los interatéridos del género *Protypotherium* tenían el aspecto y el tamaño de una liebre, o algo mayor, y vivieron entre el Oligoceno Temprano y el Mioceno Tardío. Aún las especies más recientes tenían una dentadura formada por 44 dientes dispuestos en una serie continua sin diastema, una particularidad heredada de los ungulados más primitivos. Pero poseían, como rasgo evolucionado, molares y premolares hipsodontos (de corona alta), característicos de mamíferos de hábitos pastadores.

Los mesotéridos tenían todos los dientes hipsodontos, inclusive los incisivos, y poseían tallas medianas a grandes. Sus restos se encuentran en sedimentos del Divisaderense al Ensenadense. Esta última edad del Cuaternario se extiende del Pleistoceno Temprano a Medio. Estos tipoterios presentaban una reducción en la fórmula dental, que, en las formas más recientes, constaba de sólo 24 dientes. De acuerdo a las investigaciones de Bond, Vucetich y Pascual, los mesotéridos podrían derivar del *Campanorco inauguralis*, un tipoterio de una nueva familia descubierto en los sedimentos del Eoceno Temprano de la Formación La Lumbreira, en la provincia de Salta.



Cráneo y mandíbula del *Protypotherium* (según Simpson).

El mesoterio mejor conocido es el *Mesotherium cristatum*, que vivió probablemente desde el Plioceno Tardío al Pleistoceno Medio, y cuya descripción se hará en el capítulo dedicado a esa época geológica.

Toxodontes

Los primeros restos de un toxodonte fueron encontrados por Darwin durante su viaje a bordo del Beagle. Este naturalista recogió un cráneo incompleto sobre la orilla del arroyo Sarandi, afluente del río Negro, en Uruguay, y una mandíbula bastante gastada, en Bahía Blanca, provincia de Buenos Aires. Estos huesos fueron descritos en 1840 por Owen, quien llamó al animal *Toxodon platensis*. En ese trabajo, Owen consideraba al *Toxodon* como un paquidermo con afinidades con los roedores, los manatíes y los edentados.

El descubrimiento de otro género de animales extinguidos, realizado por el capitán Sullivan en las costas de la Patagonia, permitió conocer las verdaderas relaciones del *Toxodon*. Estos restos fueron descritos por Owen en 1853 bajo el nombre de *Nesodon*, con cuatro especies distintas. Según estos estudios, los nesodontes eran cercanos de los toxodontes y ambos géneros formaban parte de un grupo de ungulados sudamericanos.

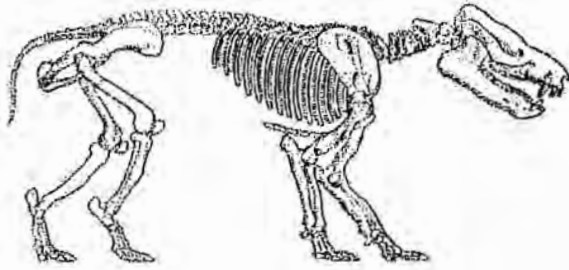
Al suborden de los toxodontes pertenecen las familias de los isotémnidos, homalodotéridos, leontínidos, nesodóntidos, toxodóntidos, haplodotéridos y notohipidos.

Isotémnidos

Los isotémnidos, que vivieron entre el Paleoceno Tardío y el Oligoceno Tardío, fueron considerados por Simpson como ancestros de los demás toxodontes. Durante el Paleoceno Tardío y el Eoceno Temprano fueron unos de los mamíferos herbívoros de mayor tamaño, aventajados solamente por los menos frecuentes piroterios y astrapoterios. Poseían una dentadura formada por 44 dientes, en la cual los caninos superiores estaban a veces más desarrollados.

Estos animales fueron muy frecuentes y abundantes durante el Eoceno Temprano, tanto en la Patagonia como en el noroeste argentino. Los primeros isotémnidos registrados fuera de la Patagonia se hallaron en la Formación La Lumbreira, provincia de Salta, y fueron estudiados por Vucetich y Bond en 1982. Sobre la base de los restos hallados, estos investigadores fundaron las especies *Pampatamnus infernalis* y *Pampatamnus deuterus*.

Durante el Deseadense los isotémnidos presentan una baja diversidad y frecuencia y es en sedimentos de esta antigüedad donde se producen los últimos registros.

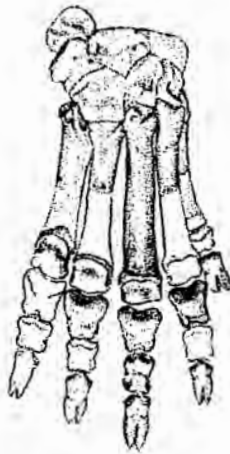


Reconstrucción del esqueleto del *Thomashuxleya externa* (según Simpson).

El *Thomashuxleya*, un isotémnido del Casamayorensis llamado así en honor al naturalista inglés Thomas Huxley, tenía el tamaño de una oveja, con una cabeza bastante grande en relación con el cuerpo y una dentadura completa formada por 44 dientes. Los caninos del *Thomashuxleya* formaban colmillos prominentes, lo que sugiere una alimentación a base de raíces, como el actual jabalí verrugoso de África.

Ungulados sin pezuñas

Los homalodotéridos poseían dedos con garras en lugar de pezuñas. Tres de los géneros que forman esta familia son *Asmodeus*, del Deseadense; *Homalodotherium*, del Santacrucense; y *Chasicotherium*, del Chasiense.



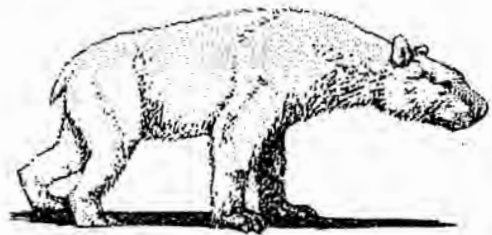
Esqueleto de la mano derecha del *Homalodotherium segoviae* (según Ameghino).

El *Homalodotherium* era un curioso ungulado que medía unos dos metros de largo y poseía una dentadura completa. Las extremidades anteriores del *Homalodotherium* eran digitigradas, poseían dedos con garras y además eran más largas y pesadas que las posteriores, que eran plantigradas. Posiblemente este animal podía pararse sobre las patas traseras y ramonear las hojas de las ramas.

Los homalodotéridos no fueron los únicos ungulados con garras, ya que compartían esta particularidad con los calcoterios del Hemisferio Norte. Los calcoterios estaban provistos de unas garras enormes y probablemente también ramoneaban las hojas de árboles y arbustos poniéndose de pie. Se cree que las garras de los homalodotéridos sudamericanos y de los calcoterios septentrionales servían para desenterrar raíces y tubérculos, y también como armas defensivas.

Los leontínidos

Estos toxodontes tenían los primeros o los segundos incisivos inferiores de gran tamaño y con forma de canino.



Reconstrucción del *Scarritia* (según Patterson y Pascual).

Los leontínidos fueron muy frecuentes durante el Oligoceno, y en esa época estaban representados por los géneros *Scarritia*, *Leontinia*, *Ancylocoelus* y *Scaphops*, el primero descrito por Simpson en 1934 y los tres restantes por Florentino Ameghino en 1895. El leontino más antiguo se descubrió en el noroeste argentino y fue descrito por Bond en 1984. El último registro de estos toxodontes en América del Sur se produjo en sedimentos de Edad Laventense (Mioceno Medio) de Colombia, mientras que en la Argentina esta familia aparece hasta el Colhuehuapense, con el género *Colpodon*.

El género *Scarritia* corresponde a uno de los ungulados deseadenses mejor conocidos, ya que se poseen esqueletos completos, cráneos aislados y varios huesos, recolectados de un yacimiento de Chubut. Era un animal bastante pesado, de unos dos metros de largo, de cuerpo y cuello largos, patas robustas, pies con tres dedos ungulados y un rabo muy corto. Las mandíbulas presentaban una dentadura completa, con dientes de coronas bajas y bastante poco especializadas.

El *Leontinia* poseía nasales elevados y rugosos, razón por la cual se supone que tenía pequeños cuernos. Florentino Ameghino dedicó el nombre de este género y familia de notoungulados a su esposa, doña Leontina Poirier.

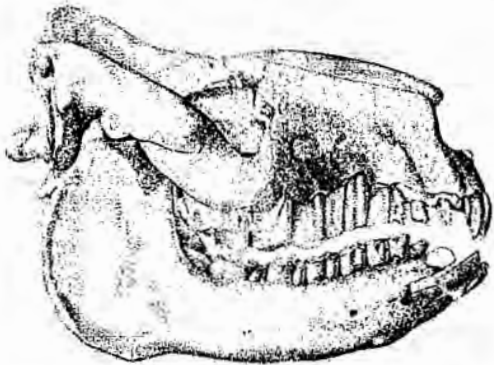
El *Colpodon propinquus* fue descrito por Burmeister en 1876. Florentino Ameghino llamó zona con *Colpodon* a los estratos del Colhuehuapense en los que se halló a este leontino.

Nesodóntidos

Estos animales tenían los segundos incisivos superiores y los terceros inferiores convertidos en colmillos.

Los restos más antiguos de nesodóntidos aparecen en capas del Deseadense y los últimos representantes de esta familia se hallaron en sedimentos de fines del Mioceno Temprano.

Las especies del género *Nesodon* vivieron durante todo ese lapso. Medían unos dos metros de largo y tenían un cráneo corto, macizo y muy alto. Poseían 44 dientes dispuestos en una serie continua y los caninos eran muy reducidos en tamaño. El primer incisivo superior tenía forma de espátula y el segundo se había transformado en una sólida defensa puntiaguda de sección transversal triangular. La especie más común de la Patagonia es el *Nesodon imbricatus*, descrita por Owen.



Cráneo y mandíbula del *Nesodon imbricatus* (según Scott).

El género *Adinotherium*, descrito por Ameghino en 1887, era muy afín con el *Nesodon*, pero con especies de menor tamaño y con proporciones más delicadas. Los miembros posteriores eran más largos que los anteriores y estaban provistos de un pequeño cuerno frontal. La especie más común era el *Adinotherium ovinum*, cuyo tamaño debía ser igual al de una oveja.

Los toxodóntidos

Las especies integrantes de este grupo eran pastadoras y se caracterizan por poseer todos los dientes de corona alta o hipsodóntes. Las formas más antiguas conocidas son del Mioceno Medio y las más recientes

llegaron a convivir con los antiguos pobladores humanos de América del Sur, en el Pleistoceno Tardío y aún en el Holoceno Temprano.

El género *Toxodon* se registra a partir de la Edad Chapadmalalense (Plioceno Temprano). La descripción de estos notoungulados se hará en el capítulo correspondiente al Pleistoceno.



Reconstrucción del *Trigodon* (según Hoffstetter).

Haplodonteridos

Los molares superiores e inferiores de estos animales poseen una estructura más simple que los de los toxodóntidos y algunos miembros de esta subfamilia estaban provistos de un cuerno. Los haplodonterios vivieron desde comienzos del Mioceno Medio hasta el Plioceno.

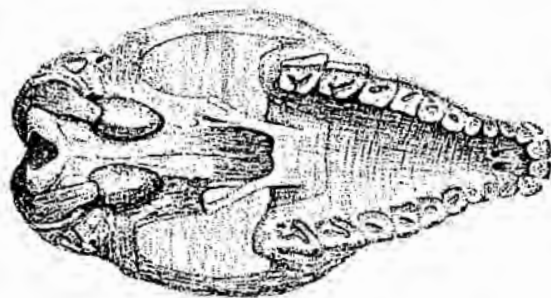
Este grupo de toxodotes debe su nombre al género *Haplodontherium* (en griego significa animal con dientes simples), fundado por Ameghino en 1885. Entre los haplodonteridos más antiguos está el *Prototrigodon rothi*, que fue descrito por Lucas Kraglievich en 1930.

El *Trigodon gaudryi* tenía la talla de un gran rinoceronte y poseía un cuerno en la frente. Este toxodonte fue descubierto en las barrancas de Monte Hermoso (en el sur de la provincia de Buenos Aires), en sedimentos del Montehermosense (Mioceno Tardío a Plioceno Temprano). Ecológicamente, el *Trigodon gaudryi* posiblemente ocupó el lugar de los rinocerontes.

Notohipidos

Una particularidad de esta familia es la presencia de cemento en la superficie coronaria de los molares de las formas más avanzadas, lo que indica que tuvieron hábitos pastadores más estrictos. Además, los incisivos

vos y caninos de los notohípidos son de forma semejante y en conjunto forman un semicírculo.



Cráneo del notohípido *Rhynchippus pumilus* (según Ameghino).

Este grupo de notoungulados vivió desde el Eoceno Medio (Mustersense) al Mioceno Temprano (Santacrucense). La palabra notohípido quiere decir caballo meridional. Sin embargo, las similitudes con los caballos (que residen fundamentalmente en la forma del cráneo y en los incisivos) no responden a verdaderas relaciones filogenéticas. Ameghino suponía que los caballos y los notohípidos tenían un ancestro común sudamericano.



Reconstrucción del *Rhynchippus* (según Patterson y Pascual).

Los notohípidos más primitivos pertenecen a la subfamilia de los rinhipinos, que vivieron entre el Eoceno Medio y el Oligoceno Tardío. Se caracterizaban por poseer dientes de corona baja (braquiodontes) con tendencia a la hipsodoncia. Entre los pocos géneros de rinhipinos que se conocen están *Pseudostylops* (Mustersense), *Rhynchippus*, *Morphippus* y *Eurygenium*, los tres últimos del Deseadense de la Patagonia. El *Rhynchippus* (caballo con hocico) posiblemente tenía garras en las extremidades.

En los notohípidos de la subfamilia de los notohípinos la tendencia a la formación de una capa de esmalte fue máxima. Esta subfamilia está representada en sedimentos del Mustersense al Santacrucense de la Patagonia y generalmente se conoce por restos fragmentarios y dientes sueltos.

Hegetoterios

Los hegetoterios eran notoungulados cuyo aspecto recuerda al de las liebres y conejos. Este suborden incluye a las familias de los arqueohirácidos y de los hegetotéridos.

Los arqueohirácidos (como los géneros *Degonia*, *Eohyrax* y *Archaeohyrax*) tenían un tamaño moderado y posiblemente eran pastadores, ya que mostraron una tendencia a la adquisición de molares de corona alta. Poseían una dentadura completa formada por 44 dientes. Algunos restos fragmentarios parecerían indicar que esta familia ya estaba presente en el Riochiquense. Los últimos arqueohirácidos se registran en sedimentos deseadenses, depositados en el Oligoceno Tardío.

La familia de los hegetotéridos incluye a especies de tamaño relativamente pequeño a moderado con una marcada convergencia hacia los lagomorfos (conejos y liebres). A su vez, en esta familia se distinguen las subfamilias de los hegetoterinos, paquiruquinos y muñizinos.

Los hegetoterinos vivieron entre el Eoceno Medio y el Mioceno Tardío. Los típicos representantes de esta subfamilia se presentan en sedimentos de la Formación Divisadero Largo de Mendoza. El género tipo es *Hegetotherium*, que se registra en la Patagonia en capas depositadas entre el Oligoceno Tardío y el Mioceno Temprano. Estos ungulados aparecen por última vez en el Huayqueriense (Mioceno Tardío) con las formas del mayor tamaño conocido, como *Hemihegetotherium*.



Molares inferiores derechos del *Eohyrax rusticus* (según Simpson).

La subfamilia de los paquiruquinos tiene representantes que vivieron entre el Eoceno Tardío y el Pleistoceno Temprano.

Las especies del género *Pachyrukhos*, cuyos restos se encuentran en sedimentos del Mioceno Temprano y Medio, poseían un rabo corto y extremidades posteriores mucho más largas que las anteriores y es posible que anduviesen a los saltos, como los conejos. Los dientes de estos ungulados estaban adaptados para una dieta a base de plantas duras. Poseían una dentadura incompleta formada por 30 dientes, con un largo

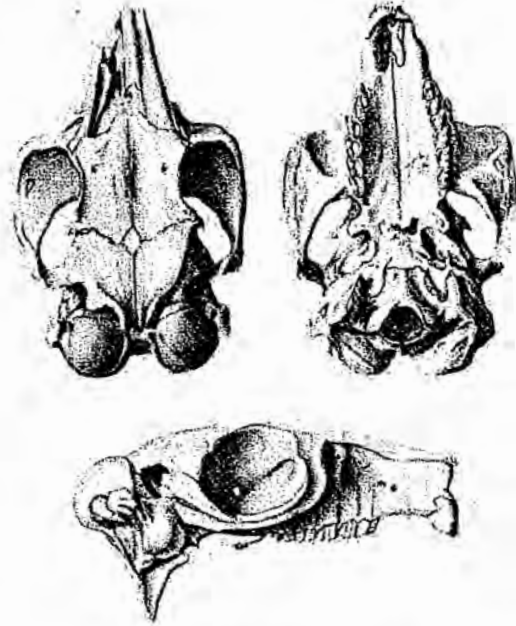
diastema entre los incisivos y los premolares superiores e inferiores. Los incisivos eran grandes, con forma de cincel y crecimiento continuo. Tenían grandes ojos (por lo que se supone que eran de hábitos nocturnos), un aparato auditivo muy desarrollado y posiblemente orejas largas.

El *Pachyrukhos moyanoi* tenía una talla comparable a la de un conejo de indias y fue descrito por primera vez por Ameghino sobre la base de los restos hallados por el teniente de fragata Carlos Moyano (ex gobernador del entonces Territorio de Santa Cruz) en los sedimentos santacruceses de las barrancas del río Santa Cruz. El "*Pachyrukhos*" *typicus* (actualmente *Paedotherium typicum*) tenía el tamaño de una vizcacha y fue descubierto por Florentino Ameghino en Monte Hermoso, al sur de la provincia de Buenos Aires. Ameghino halló restos de más de quince individuos, lo que le permitió hacer una descripción casi completa de este animal.

Otro género de paquirucos es *Paedotherium*, descrito por Burmeister en 1888. Estos animales vivieron entre el Mioceno Tardío y el Pleistoceno, y sus restos son muy abundantes en las capas del Plioceno Temprano (Chapadmalalense) de la costa atlántica bonaerense.

Las especies de la subfamilia de los muñizinos vivieron entre el Eoceno Medio y el Mioceno Tardío. Algunos géneros de estos hegetoterios, como *Prosotherium* y *Propachyrucos*, eran muy afines con los paquirucos. Sin embargo, *Propachyrucos* poseía una dentadura

completa, característica que lo hace menos evolucionado que *Pachyrukhos*.



Cráneo del *Paedotherium typicum* (según Lydekker).

El género tipo de esta subfamilia es *Munnizia*, descrito por Lucas Kraglievich en 1930 sobre la base de un fragmento de maxilar hallado en las capas "mesopotamienses" de las barrancas del río Paraná.

Los inmigrantes africanos

Unos 35 millones de años atrás, durante el Eoceno Tardío, una conexión archipelágica habría facilitado la migración desde África hacia América del Sur de monos y roedores histicomorfos por medio de balsas naturales. Simpson llamó estrato faunístico de los "viejos saltadores de islas" a esta introducción a través de rutas de azar, aunque este investigador suponía que tanto los antepasados de los monos como de los roedores histicomorfos sudamericanos habrían migrado desde América del Norte. La idea de un origen africano de estos animales se debe a los paleontólogos franceses Hoffstetter y René Lavocat, también Muséum National d'Histoire Naturelle de París, mientras que la teoría de un origen norteamericano para los primeros roedores sudamericanos fue propuesta por Bryan Patterson y Albert Wood, del Amherst College, de Massachusetts.

El archipiélago que posibilitó la interrupción del más estricto aislamiento de América del Sur estaba formado por las cumbres más altas de la Dorsal Centro Atlántica, la cordillera que, atravesando el Océano Atlántico, separa en el Norte a la placa norteamericana de la eurasiática, y en el Sur, a la sudamericana de la africana.

Los roedores

La mitad de las especies de los mamíferos actuales son roedores. Estos animales se caracterizan por poseer un par de incisivos largos, curvos, cubiertos de esmalte en la parte anterior y de crecimiento continuo, tanto en el maxilar como en la mandíbula; ausencia de caninos y un largo diastema (espacio sin dientes) que separa los incisivos de los premolares y molares.

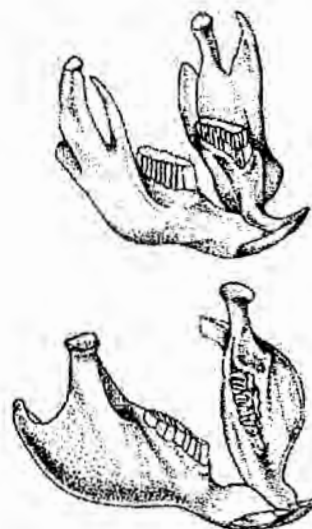
Las liebres y los conejos no son roedores, ya que pertenecen al orden de los lagomorfos. Los lagomorfos poseen dos pares de incisivos superiores, uno detrás del otro. Esta característica y la forma en que se insertan los músculos que intervienen en la masticación los diferencia de los roedores. Sin embargo, es posible que los roedores y los lagomorfos compartan un antepasado en común.

En la mayor parte de los roedores las cuencas situadas delante de los ojos son grandes. Estas cuencas, llamadas forámenes infraorbitales, quedan reducidas a unos pequeños orificios en los lagomorfos y en unos primitivos roedores del grupo de los protrogomorfos.

El tamaño de los roedores es variable, aunque la mayoría son pequeños. Actualmente el más grande es el capincho o capibara (ampliamente distribuido en América del Sur), que llega a pesar más de 50 kilogramos.

La clave está en las mandíbulas

La clasificación de los roedores se basa principalmente en la forma en que se insertan los músculos masticadores y en algunas particularidades de la mandíbula. En estos mamíferos hay dos tipos de estructuras mandibulares, que se diferencian en la posición de la apófisis angular con respecto al cuerpo mandibular. La apófisis angular es la protuberancia de la parte postero inferior de cada rama mandibular. En la estructura esciurognata (mandíbula de ardilla) esta protuberancia se sitúa en el mismo plano que el cuerpo mandibular, mientras que en la histicognata (mandíbula de puercoespín) se encuentra en un plano distinto a éste.

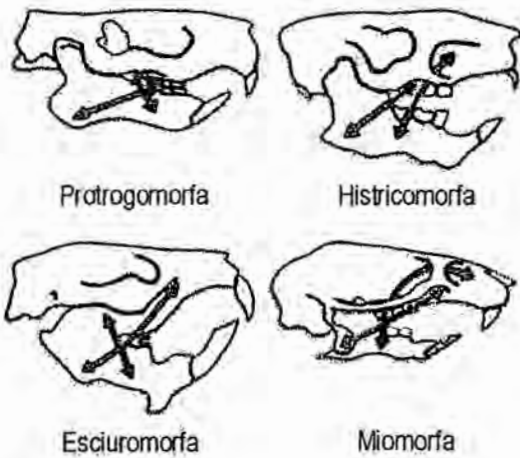


Estructuras mandibulares esciurognata (arriba) e histicognata (según Savage y Long).

La inserción de los músculos masticadores permite diferenciar cuatro tipos de estructuras, que se denominan protrogomorfa, esciuromorfa, histicomorfa y mioomorfa.

Se suele clasificar al orden de los roedores en los subórdenes de los esciurognatos y de los histicognatos, de acuerdo a la estructura mandibular.

Los esciuognatos incluyen a los infraórdenes de los protrogomorfos, teridomorfos, esciuomorfos, ctenodactilomorfos y miomorfos.



Tipos de inserción de los músculos masticadores en los roedores (según Savage y Long).

Los protrogomorfos poseen una morfología masticatoria primitiva y actualmente están representados por una sola especie, el castor de montaña de Norteamérica. Los protrogomorfos extinguidos vivieron en el Hemisferio Norte entre el Paleoceno y el Oligoceno. Este infraorden se considera ancestral de todos los roedores. En estos roedores el foramen infraorbitario es poco pronunciado, con excepción de los franimorfos del Eoceno de América del Norte. Esta característica de los franimorfos los asemeja a los caviomorfos (el grupo de roedores histicomorfos sudamericanos que incluye, entre otros, a la vizcacha, al coipo y al carpincho), razón por la cual fueron propuestos como sus ancestros por paleontólogos estadounidenses. Sin embargo, actualmente se admite un origen africano para los caviomorfos.

Los roedores teridomorfos poseen una estructura de los músculos masticadores similar a la de los histicomorfos. Están representados por los actuales roedores planeadores africanos y por especies extinguidas que vivieron en Europa entre el Eoceno y el Oligoceno.

El infraorden de los roedores esciuomorfos incluye a las ardillas y a los castores. El registro más antiguo de los esciuomorfos corresponde al Oligoceno Temprano.

Los roedores ctenodactilomorfos tienen una estructura mandibular histicomorfa. Incluye a las especies actuales de los géneros *Ctenodactylus*, que viven en Marruecos y Libia y *Pedetes*, las "liebres saltadoras" de África del Sur. Los fósiles más antiguos provienen de sedimentos eocenos de Asia.

Los más numerosos

El infraorden de los miomorfos es el más numeroso y diversificado. Los primeros miomorfos aparecieron en el Eoceno. Los roedores de este suborden que viven en la actualidad en América del Sur pertenecen a las familias de los cricétidos y de los múridos. Estas dos familias forman parte de un grupo cuyos integrantes se caracterizan por carecer de premolares. Actualmente, algunos investigadores no reconocen esta discriminación en dos familias e incluyen también como múridos, en la subfamilia de los sigmodontinos, a los cricétidos sudamericanos.

Los cricétidos están distribuidos en todo el mundo, aunque el mayor número de especies se encuentra en América. Son roedores de tamaño chico a mediano cuyos incisivos poseen, en algunas especies, color anaranjado. Las formas fósiles más antiguas se descubrieron en sedimentos eocenos de China. El nombre de esta familia se debe al hámster, *Cricetus cricetus*.

Los registros más antiguos de cricétidos sudamericanos corresponden a la Edad Montehermosense. Estos roedores son de origen norteamericano y está en discusión el momento de su ingreso a América del Sur.

Actualmente, los cricétidos sudamericanos están representados, entre otros, por las ratas acuáticas (*Holochilus* y *Scapteromys*), las ratas orejadas (*Phyllotis*), las lauchas del género *Calomys*, los ratones de campo (*Akodon*), los colilargos (*Oryzomys*), las ratas conejo (*Reithrodon*), los hocicudos (*Oxymycterus*) y los ratones topo (*Notiomys*).



Molares superiores del cricétido *Scapteromys hershkovitzi* (según Reig).

Los múridos están distribuidos en todo el mundo, especialmente en los lugares poblados por el hombre. Actualmente, esta familia está representada por los lirones, los jerbos del norte de África, las lauchas domésticas (*Mus*) y las ratas (*Rattus*). Los fósiles más antiguos se conocen desde el Mioceno Tardío en Asia y África. Estos roedores ingresaron a América a partir de los viajes de Colón.

Los parientes africanos

El suborden de los roedores histricomorfos, que poseen la mandíbula del tipo histricognato, incluye a los fionorfos africanos y a sus probables descendientes, los caviomorfos sudamericanos.

Con excepción de la familia de los histricidos, a la que pertenecen los puercoespines del Viejo Mundo, el origen, evolución y expansión actual de los fionorfos es africano. Estos roedores se registran desde el Eoceno hasta la actualidad.

El nombre del infraorden de los fionorfos (*Phiomorpha*) se debe al género *Phiomys*, descubierto en los sedimentos oligocenos del yacimiento egipcio de El Fayoum.

Roedores histricomorfos autóctonos

Como se ha señalado, pasando involuntariamente de isla en isla, en un Océano Atlántico menos ancho que en nuestros tiempos, algunos roedores fionorfos ingresaron a América del Sur a fines del Eoceno. No se sabe cuanto duró el largo viaje desde África, durante el cual no sólo los roedores iban colonizando las islas que se extendían hasta las proximidades de las costas sudamericanas, sino también algunos primates y hasta plantas, tales como las calabazas.

¿Cuál fue la costa que recibió a estos primeros colonizadores?. Tampoco se sabe, pero la distribución de las cadenas montañosas que forman la Dorsal Centro Atlántica, que se observa en las imágenes satelitales del fondo oceánico obtenidas con radar, sugieren que pudo haber sido el norte de Brasil.

Rompiendo casi treinta millones de años de aislamiento del continente isla sudamericano, los roedores recién llegados tuvieron que competir con otros mamíferos por sus nichos ecológicos, tales como los notoungulados hegetoterios y tipoterios.

Contrastando con las tranquilas islas del archipiélago intercontinental, que muy posiblemente estaban libres de mamíferos depredadores, en las tierras de América del Sur los roedores se enfrentaron con algunas especies carnívoras, tales como los marsupiales borhiénidos, además de aves rapaces. Sin embargo, gracias a la oferta de presas mucho más tentadoras para los depredadores, sumado a la extraordinaria capacidad de proliferación y a la adaptabilidad a los más variados ambientes, los roedores se dispersaron por toda América del Sur entre fines del Eoceno y el Oligoceno, diferenciándose el grupo de los caviomorfos.

El roedor de Tinguiririca

La transición del Eoceno al Oligoceno, lapso dentro del cual se habría producido el ingreso y la temprana dispersión de los roedores histricomorfos, se manifiesta en los sedimentos del yacimiento del valle del río Tinguiririca, en Chile central. Como ya se mencionó, el yacimiento de Tinguiririca fue descubierto en la década de 1980 por paleontólogos estadounidenses, y en él se halló al roedor más antiguo conocido hasta entonces en América del Sur.

El estudio de la mandíbula del roedor de Tinguiririca fue realizado principalmente por André Wyss, de la California University, en Santa Bárbara, quien se desplazó a diferentes museos de Estados Unidos para compararla con las de otros ejemplares. Asimismo viajó a la Argentina donde revisó las colecciones del Museo de La Plata y del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia".

La dentadura del roedor de Tinguiririca, del que se halló una rama mandibular, estaba algo desgastada, pero el estudio realizado por sus descubridores permitió llegar a importantes conclusiones sobre su morfología original. Así, se detectaron en los molares inferiores tres hoyuelos. En todos los roedores conocidos del Deseadense, los molares inferiores que presentan esta característica durante su desgaste se asocian con molares superiores con cinco crestas, como los fionorfos africanos. Por lo tanto, el roedor de Tinguiririca casi seguramente tenía molares con esta característica. Este hecho sugiere que la presencia de cinco crestas representa la condición de primitividad en los caviomorfos.

Esta hipótesis se ve reforzada por el hecho de que los puercoespines del Nuevo Mundo, que son considerados como el grupo hermano del resto de los caviomorfos, también poseen ese patrón dental. Por lo tanto, con este hallazgo realizado en los Andes chilenos se refuerza la hipótesis de que los roedores caviomorfos de América del Sur provinieron de África. Los otros candidatos a antepasados de los caviomorfos, los franimorfos norteamericanos, poseían molares superiores con cuatro crestas.

Los roedores deseadenses

Antes del descubrimiento de Tinguiririca, los roedores más antiguos de América del Sur provenían de sedimentos depositados durante el Oligoceno Tardío (Deseadense).

Los principales yacimientos de roedores deseadenses se encuentran en la Patagonia, Bolivia (Lacayani y

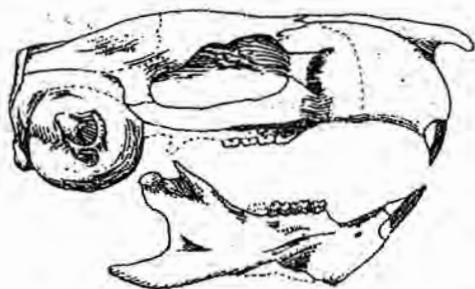
Salla) y Uruguay. Ya en esa época presentaban una notable diversificación, reconociéndose siete familias que representan a las cuatro superfamilias en que se divide a los caviomorfos: octodóntidos, chinchillidos, eretizóntidos y cávidos.

Los octodóntidos son los más primitivos de los caviomorfos. Estos roedores poseen ocho molariformes (premolares y molares), de los cuales los superiores están provistos de cinco crestas. Actualmente los octodóntidos están representados, entre otras especies por los lucu-tucos y la rata chinchilla.



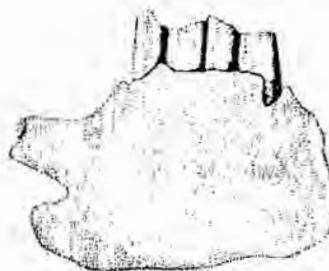
Molares 1 y 2 inferiores derechos del *Deseadomys loomisi* (según Wood y Patterson).

Algunos de los octodóntidos deseadenses son *Platypittamys*, *Chubutomys*, *Deseadomys* y *Xylechimys*.



Cráneo y mandíbula del *Platypittamys brachyodon* (según Wood).

El *Platypittamys* fue descubierto en la Patagonia y descrito por Albert Wood en 1949. Este primitivo roedor poseía molares de corona baja y el foramen infraorbital era pequeño en relación con el de los caviomorfos más evolucionados. Este fósil sugiere que la especialización en la masticación de los caviomorfos fue adquirida después del ingreso a América del Sur de los primeros roedores. Por las características de su dentición, se cree que el *Platypittamys* estaba cerca del tronco ancestral de los caviomorfos adaptadas a la corrida, tales como las actuales chinchillas, cuises y el carpincho.

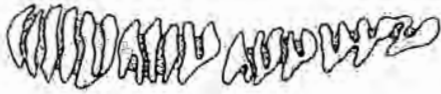


Fragmento mandibular izquierdo del *Cephalomyopsis hypselodontus* (según Vucetich).

Los representantes actuales de la superfamilia Chinchilloidea son las chinchillas y las vizcachas. Una de las características de estos roedores es la sencillez de sus molares. Los géneros deseadenses de la Patagonia son *Cephalomys*, *Litodontomys*, *Scotamys*, el primero descrito por Ameghino en 1897 y los otros dos por Frederic Loomis en 1914. Los cefalómidos (familia a la cual pertenece *Cephalomys*) fueron muy abundantes en la Patagonia durante las Edades Deseadense, Colhuehuapense y Santacrucense, siendo *Cephalomys* el género que aparece con mayor frecuencia durante el Deseadense, seguido de *Scotamys*. En 1985, Vucetich fundó el nuevo género *Cephalomyopsis* y la especie *Cephalomyopsis hypselodontus* basándose en un fragmento mandibular izquierdo proveniente del Colhuehuapiense de las cercanías de Gaiman, provincia de Chubut.

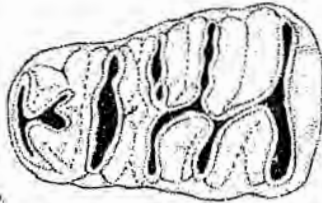
Los eretizóntidos son los puercoespines americanos, de hábitos semiarbóricolas o arbóricolas. Estos roedores no se diferencian mayormente de las ratas espinosas (equímidos), pero son mucho más especializados. Poseen patas muy modificadas para la vida arbóricola y, al igual que las ratas espinosas, tienen dientes con raíces. El cuerpo de estos roedores está cubierto por largas cerdas y rígidas púas. Los eretizóntidos poseen una talla considerable, ya que su masa oscila entre 1 y 15 kilogramos. Los géneros deseadenses de la Patagonia son *Protosteiomys* y *Eosteiomys*, descritos por Wood y Patterson en 1959 y por Florentino Ameghino en 1902 respectivamente.

La superfamilia Caviioidea (cavioideos) incluye a los cuises, las maras o liebres patagónicas y al carpincho. Se diferencian de los demás caviomorfos por su estructura mandibular, ya que la apófisis mandibular no se separa del plano mandibular. También se diferencian en la forma en que se inserta el músculo masetero. La morfología dental es muy simple y generalmente está formada por triángulos continuos que en algunos géneros, como *Hydrochoerus* (carpinchos), se transforman en láminas.



Premolares y molares superiores (arriba) e inferiores (abajo) del *Hydrochoerus hydrochoeris* (según Pascual *et al.*).

Los cavioides más primitivos pertenecen a la familia de los eocárdidos, que en el Deseadense de la Patagonia está representada por los géneros *Asteromys* y *Chubutomys*. En el yacimiento boliviano de Salla Luribay se descubrió un cávido deseadense de la misma familia que los carpinchos, al que se denominó *Villaruelomys boliviensis*.



Tercer molar inferior del *Villaruelomys boliviensis* (según Hartenberger).

El Mioceno Temprano

El registro de roedores durante el Mioceno Temprano, (Colhuehuapense y Santacrucense), es mucho más abundante que durante el Deseadense.

A comienzos del Colhuehuapense los géneros de la Patagonia cambian por completo con respecto a los deseadenses. Se cree que este cambio es debido al gran lapso (de unos 4 millones de años) que separa a esas dos edades y no a diferencias en las condiciones ambientales.

El registro de roedores sugiere que, durante la Edad Santacrucense, en la Patagonia hubo un deterioro climático. Los eretizóntidos (puercoespines del Nuevo Mundo), adaptados a condiciones más benignas, decrecen en abundancia; los equimidos con dientes de corona baja (braquiodontes) son reemplazados por otros con dientes de corona mediana, aptos para masticar hojas más abrasivas, de zonas áridas o semiáridas; aparecen los primeros chinchilloideos y se evidencia un gran aumento de los cavioides de las familias de los eocárdidos con dientes de corona alta y de los dasipróctidos (a la que pertenece el aguti) de corona dental mediana.

En la Patagonia, durante la Edad Santacrucense se registran por primera vez los roedores de la subfamilia de los lagostóminos, a la que pertenecen las vizcachas actuales. Dos de los géneros de vizcachas santacrucenses son *Pliolagostomus* y *Prolagostomus*, descritos por Ameghino.

Mioceno Medio a Pleistoceno

Los antepasados de las actuales maras o liebres patagónicas comienzan a registrarse en el Mioceno Medio. El representante más antiguo de la subfamilia de los dolicotinos (a la que pertenecen las maras) es el *Prodolichotis pridiiana*, descubierto en el yacimiento colombiano de La Venta, de Edad Laventense. Este roedor es además el más antiguo de los cávidos, familia que además incluye a los cobayos.

Los roedores más abundantes de Edad Colloncurensis de la Patagonia pertenecen a las familias de los chinchillidos, eocárdidos y dasipróctidos de corona dental mediana, lo que indica una aridización muy importante, mayor aún que durante el santacrucense.

El estudio más completo de los roedores colloncurenses fue realizado en la década de 1980 por Vucetich. Esta fauna estaba comparativamente poco estudiada en relación con las de otras edades, y los roedores colloncurenses habían sido tratados en las breves descripciones y referencias hechas a fines del siglo XIX y comienzos del XX por Roth, Ameghino, Rovereto y Kraglievich, como roedores fríasenses.

Los sedimentos portadores de roedores más recientes que los colloncurenses se encuentran fuera de la Patagonia.

Durante la Edad Chasiquense (Mioceno Tardío) se registran los primeros carpinchos (familia de los hidrocoéridos) de la Argentina. Esta familia, que se caracteriza por el gran desarrollo que alcanza el tercer molar superior, incluye a las subfamilias de los cardiaterinos y de los hidrocoerinos.

Los cardiaterinos eran carpinchos de pequeño tamaño y el tercer molar superior es menos complicado que en los hidrocoerinos. Estos roedores vivieron desde el Oligoceno Tardío hasta el Plioceno Tardío.

El *Protohydrochoerus* es un género que incluye a carpinchos de tamaño medio a gigantesco que vivieron durante la Edad Montehermosense. La especie más grande sobrepasaba en tamaño al tapir americano. Después de haber estudiado los huesos de las extremidades, Kraglievich llegó a la conclusión que estos carpinchos tenían hábitos distintos a los de sus parientes.

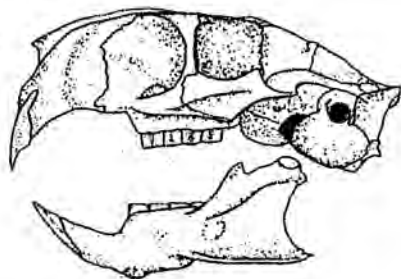
tes actuales, ya que estaban adaptados a la vida en planicies y a la carrera, como la mara actual.

Pero los roedores más grandes eran los eumegaminos, que pertenecían a la familia de los dinómidos, como las pacaranas o falsas pacas que viven actualmente en las selvas de Perú. Algunos de los géneros incluidos en esta subfamilia, como *Phoberomys*, *Eumegamys* y *Telicomys*, tenían el tamaño de un rinoceronte. Estos roedores gigantes vivieron entre el Mioceno y el Plioceno.

Los cobayos o cuises más antiguos provienen de sedimentos depositados durante la Edad Chasiyuense. El género actual *Microcavia* existe desde el Chapadmalense, mientras que *Cavia* se registra desde el Sanandresense y *Galea* desde el Ensenadense.

Durante la Edad Montehermosense se registran por primera vez los antepasados de los coipos y de los tucu-tucos, roedores que pertenecen a las familias de los miocastóridos y los ctenómidos respectivamente.

Los ctenómidos son animales cavadores provistos de fuertes garras. Poseen dientes muy sencillos de crecimiento continuo. Se conocen seis géneros de ctenómidos: *Actenomys*, *Eucelophorus*, *Xenodontomys*, *Megactenomys*, *Proctenomys* y *Ctenomys*, siendo el último el único con representantes actuales.



Cráneo y mandíbula del ctenómido *Actenomys priscus* (según Reig y Quintana).

Los acantilados que se extienden desde Mar del Plata a Miramar, en la provincia de Buenos Aires, constituyen un rico yacimiento de mamíferos de la Edad Chapadmalense. En los sedimentos de esta edad, depositados durante el Plioceno Temprano, se observa una gran cantidad de cuevas de roedores. El estudio detallado de más de doscientas de estas paleocuevas y de los mamíferos asociados a las mismas, realizado por Jorge Genise (del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia") entre 1981 y 1986, demostró que fueron construidas principalmente por ctenómidos del género *Actenomys*. El investigador también halló restos de vizcachas del género *Lagostomus* y de un notoungulado del género *Paedotherium*.

Los géneros *Lagostomus* y *Dolichotis*, a los que pertenecen la vizcacha *Lagostomus maximus* y la mara *Dolichotis patagonum* actuales, aparecen por primera vez en sedimentos del Barrancalobense (Edad Marplatense) que corresponde a la parte inicial del Plioceno Tardío. *Scapteromys*, que incluye a especies actuales de tamaño relativamente grande llamadas vulgarmente ratas acuáticas, comienza a registrarse a partir del Vorohuense (Plioceno Tardío). Los roedores de los géneros al que pertenece el colpo (*Myocastor*), y los tucu-tucos (*Ctenomys*) aparecen en la Edad Ensenadense.

Los primates

El orden de los primates se divide en los subórdenes de los prosimios, que incluye a los tarsios, lemures y tupáidos, y de los antropoides, al cual pertenecen los monos, los grandes monos y el hombre. El nombre de antropoides hace referencia a su parecido con el hombre, con quien comparten ciertos caracteres tales como la caja craneana relativamente voluminosa y redondeada, la cara aplanada, la posición de los ojos, lo reducido de las orejas, la expresión facial, la movilidad de los labios, el empleo de la mano con fines de prehensión, y la presencia de uñas aplanadas sobre los dedos de manos y pies.

A su vez, los antropoides están subdivididos en las superfamilias de los platirrinos (monos americanos), catarrinos (monos del Viejo Mundo) y hominoideos (grandes monos y el hombre).

Los platirrinos, o monos del Nuevo Mundo, se diferencian de los del Viejo Mundo, entre otras características, por las fosas nasales, que están más separadas y dirigidas hacia adelante en lugar de hacia abajo. Justamente platirrino quiere decir nariz ancha y deriva del griego *platys*, que significa ancho. Son monos completamente arborícolas y muchos de ellos desarrollaron colas prensiles, por medio de las cuales pueden colgarse y columpiarse de las ramas.

Los platirrinos se dividen en las familias de los cébidos, representados actualmente, entre otros, por los monos aulladores, los monos capuchinos, el mono araña y los monos nocturnos, y de los calitricidos o hapáidos, que incluye a los titíes. Los titíes poseen cuatro molares en cada maxilar, mientras que los cébidos tienen seis. Otro rasgo distintivo de los titíes es que, exceptuando el dedo gordo, todos los otros dedos están provistos de garras curvas afiladas en lugar de uñas aplanadas.



Catarrino



Platirrino

Monos catarrino (*Macaca*) y platirrino (*Cebus*)
(según Le Gros Clark).

Debido a lo pobre de su registro fósil, las relaciones de parentesco de los monos sudamericanos con otros grupos de primates y entre sí son las menos conocidas dentro del orden de los primates. La mayor parte de los platirrininos fósiles son conocidos solamente por dientes y mandíbulas aisladas. De unos pocos se conocen cráneos, los que generalmente carecen de dientes, están deformados o mal preservados.

Los primeros hallazgos de monos fósiles sudamericanos los realizó Carlos Ameghino entre 1890 y 1891, cerca de la desembocadura del río Gallegos, en el sur de la provincia de Santa Cruz. Sobre la base de este material, que consistía de fragmentos mandibulares, Florentino Ameghino identificó dos especies, a las que denominó *Homunculus patagonicus* y *Anthropops perfectus*. Más tarde se incluyó al *Anthropops perfectus* en el género *Homunculus*.



Cráneo del *Homunculus patagonicus* (según Tauber).

Los monos fósiles del Terciario sudamericano proceden de sedimentos del Deseadense de Salla Luribay (Bolivia), Colhuehuapense de la Patagonia y de los Andes de Chile central, Santacruicense de la Patagonia, Colloncurense de la Patagonia y Laventense de La Venta (Colombia).

Los primates descubiertos en el Colhuehuapense de la Patagonia son el *Tremacebus harringtoni*, el *Dolichocebus gaimanensis* y una especie indeterminada del género *Homunculus*.

En 1933, Carlos Rusconi describió la parte rostral del cráneo de un nuevo primate, descubierto en la Pampa

de Sacanana, provincia de Chubut, al que denominó *Homunculus harringtoni*. En 1974, Philip Hershkovitz, del Field Museum of Natural History, de Chicago, asignó al fósil descrito por Rusconi a un nuevo género, al que designó como *Tremacebus*. Por sus caracteres craneanos y dentarios, se ha sugerido que el *Tremacebus harringtoni* tenía hábitos predominantemente crepusculares, con una dieta herbívora, posiblemente con preferencia por las hojas. La masa estimada de este animal es de unos 1,8 kilogramos.

El siguiente descubrimiento de un primate fósil de la Patagonia fue realizado por Alejandro Bordas, del entonces Museo Argentino de Historia Natural, en Gaiman, provincia de Chubut. Se trataba de un cráneo, al que Bordas asignó al género *Homunculites*, creado por Ameghino. Este cráneo fue estudiado por Jorge Lucas Kraglievich, quien lo asignó en 1951 a un nuevo género y especie, a la que denominó *Dolichocebus gaimanensis*. Se estima que la masa de este mono era de unos 2,7 kilogramos.

Recién en 1983 se volvieron a hallar primates fósiles en la Pampa de Sacanana y en Gaiman. Los descubrimientos fueron realizados por una expedición paleontológica del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Estos restos, atribuibles a *Tremacebus harringtoni* y a *Dolichocebus gaimanensis*, fueron estudiados por John Fleagle, de la State University of New York, quien publicó sus resultados en Ameghiniana en 1985. De acuerdo a Fleagle, la morfología dental indica que ambas especies son muy primitivas comparadas con los platirrininos actuales y que los nuevos restos dentales de Gaiman corresponden, muy aproximadamente, al hipotético ancestro de los platirrininos sugerido por los análisis comparativos de los monos vivientes del Nuevo Mundo. Este paleontólogo afirma que las similitudes existentes entre los dientes asignados al *Dolichocebus gaimanensis* y los antropoides del Oligoceno de Egipto fortalecen la teoría del origen africano de los monos platirrininos.

El único primate patagónico santacruicense conocido es el *Homunculus patagonicus*, descubierto inicialmente en la provincia de Santa Cruz. Del Colloncurense de la Patagonia hay un registro de molariformes aislados de posiblemente dos taxones y un fragmento de hemimandíbula. Este hallazgo, anunciado en 1991, fue realizado por Ulyses Pardiñas, del Museo de La Plata, en el Cañadón del Tordillo, al sudoeste de Piedra del Águila, provincia del Neuquén.

El más antiguo

El mono sudamericano de mayor antigüedad es el *Branisella boliviana*, descubierto en los depósitos de

seadenses de Salla Luribay, Bolivia, y descrito por Hoffstetter en 1969. Los únicos restos hallados de este primate son algunos fragmentos de la mandíbula, que revela una estructura dentaria primitiva.

De acuerdo a Hoffstetter, el *Branisella boliviana* podría derivar de una familia de prosimios del Eoceno africano y podría ser un mono primitivo o un prosimio en vías de diferenciación.

Un mono excepcional

En 1995, Flynn, Swisher, Wyss y Reynaldo Charrier (de la Universidad de Chile) anunciaron el hallazgo del cráneo completo de un mono del Mioceno Temprano en los Andes de Chile Central. Este es el mejor preservado de todos los cráneos de primates terciarios de América del Sur conocidos hasta entonces y es el primer resto de un mono del Mioceno Temprano descubierto fuera de la Argentina. A este nuevo primate los científicos lo denominaron *Chilecebus carrascoensis* en honor a Gabriel Carrasco, quien lo halló durante la campaña de 1994.

La naturaleza volcánica de los sedimentos en los que se descubrió al *Chilecebus carrascoensis* permitió su datación por el método del argón 40/argón 39. Empleando esta técnica, Swisher obtuvo una antigüedad de 20 millones de años, que corresponde a la parte final del Mioceno Temprano (Colhuehuapense).

Por el tamaño de los dientes, los paleontólogos pudieron estimar que la masa del *Chilecebus carrascoensis* en vida era de aproximadamente 1 kilogramo, que corresponde a un mono pequeño. Las características craneanas y dentales de este primate difieren notablemente de las de otros platirinos, lo que dificulta su clasificación.

Las dimensiones de las órbitas sugieren que este mono era de hábitos diurnos, como lo son todos los platirinos vivientes, con excepción de los pertenecientes al género *Aotus*. Su pequeñez, la presencia de dientes de corona baja y la morfología de los incisivos hacen suponer que el *Chilecebus carrascoensis* era frugívoro o folívoro.

El hombrecillo de la Patagonia

Durante el Santacruense, la presencia de abundantes y variados mamíferos corredores y pastadores, así como algunos roedores climático sensibles, indican que en la Patagonia existían amplias praderas. Sin embargo, el hallazgo de primates hace suponer que también existían zonas boscosas, pero no muy exten-

sas, ya que no se encontraron restos de árboles. Pero el registro de monos también indica condiciones más cálidas que las actuales, suposición que se ve reforzada por el hallazgo de marsupiales cenoléstidos y osos hormigueros.

Uno de estos monos santacruenses fue el *Homunculus patagonicus*, descrito inicialmente por Florentino Ameghino en 1891. El nombre genérico *Homunculus* significa hombrecillo y proviene de la semejanza que, para Ameghino, existe entre el cráneo de este primate y el humano. Este investigador creía que el *Homunculus patagonicus* era un antepasado de los monos antropomorfos y del hombre. Esta suposición era compartida por el doctor Pierre Mahoudeau, profesor de la Ecole d'Anthropologie, de París. Mahoudeau, según relata Ameghino, realizó un detenido estudio de los monos santacruenses, del cual resulta que, de todos los monos conocidos, los homunculidos (grupo en el cual Ameghino incluía al *Homunculus*) son los que reúnen un mayor número de caracteres comunes con el hombre. "Resulta, pues, que el hombre puede haber tenido su precursor en América del Sur. Quizá en nuestra Pampa", comentaba Ameghino.



Vista interna del cráneo del *Homunculus patagonicus* (según Tauber).

En 1981, Philip Hershkovitz, del Field Museum of Natural History de Chicago, dio a conocer el hallazgo de una mandíbula de un mono del género *Homunculus* en sedimentos de Edad Colhuehuapense, unos 3 millones de años más antiguo que el *Homunculus patagonicus*, procedente del sector sur del lago Colhue Huapi.

Adan Tauber realizó en 1991 la descripción de la mitad izquierda de un cráneo del *Homunculus patagonicus* y del molde endocraneano obtenido artificialmente. El material provenía de sedimentos de la Edad Santacruense del sudeste de la provincia de Santa Cruz y, junto con la mitad del cráneo del *Homunculus patagonicus*, también había restos de un armadillo, roedores, litopternos, notoungulados y un astrapoterio.

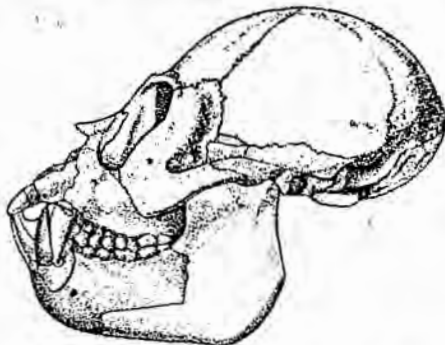
Los datos obtenidos por Tauber en el estudio del molde endocraneano aportaron algunos indicios sobre las

relaciones filogenéticas del *Homunculus patagonicus*. Algunos rasgos de las cisuras cerebrales muestran afinidades con el género actual *Pithecia*, que incluye a los sakis; mientras que el bulbo olfativo y las áreas de visión y auditiva muestran características comunes con los monos de hábitos diurnos que lo diferencian del *Aotus*, que posee hábitos nocturnos. Las dimensiones del lóbulo frontal y su buena irrigación sugieren que el *Homunculus patagonicus* ha sido un mono relativamente vivaz e inquieto.

Los más recientes del Terciario

Los monos fósiles de Colombia provienen del valle superior del río Magdalena, entre las cordilleras Central y Oriental. En el desierto de Tatacoa, departamento de Huila, está expuesta una sección de 700 metros de sedimentos que contienen una gran variedad de vertebrados fósiles que se conoce como fauna de La Venta.

En la década de 1990, Madden y colaboradores, propusieron la Edad Laventense para esta fauna, que abarca el lapso del Mioceno Medio comprendido entre unos 14 y 12 millones de años antes del presente.

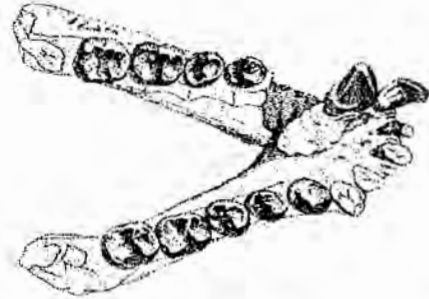


El *Cebupithecia sarmientoi*, un mono pitecino del Mioceno Medio de La Venta, Colombia (según Stirton y Savage).

Entre los monos hallados en este importante yacimiento paleontológico, los más recientes del Terciario sudamericano, están el *Neosaimiri fieldsi*, *Cebupithecia sarmientoi*, *Stirtonia tatacoensis*, *Stirtonia victoriae*, *Kondous laventicus*, *Mohanamico hershkovitzi*, *Aotus dindensis* y el *Micodon kiotensis*.

Un estudio realizado por Madden, Kay y Javier Guerrero Díaz, del Instituto Nacional de Investigaciones Geológico-Mineras de Colombia, demostró que las dos especies de *Stirtonia* probablemente consumían grandes cantidades de hojas, como los actuales monos aulladores del género *Allouatta*. Los investigadores llegaron a esta conclusión a partir de las características dentales. Los incisivos superiores del *Stirtonia victoriae* y los inferiores del *Stirtonia tatacoensis* son excesiva-

mente pequeños comparados con los molares, como en los plátirinos folívoros actuales de los géneros *Allouatta* y *Brachyteles*. En cambio los monos frugívoros, como *Ateles* y *Cebus*, tienen grandes incisivos.



Mandíbula del *Mohanamico hershkovitzi* (según Fleagle).

El bahiano gigante

En los depósitos del Pleistoceno Tardío de una caverna del estado brasileño de Bahía se encontró en 1992 un esqueleto completo de un mono gigante. Este primate exhibe una combinación sin precedentes de tamaño corporal y morfología locomotora y craneana. Las características del esqueleto indican que se trataba de un animal que pesaba unos 25 kilogramos, más de dos veces lo que pesa el mayor de los monos sudamericanos actuales. Este esqueleto muestra características comunes a los monos aulladores y a los monos araña, combinación que no aparece en ninguna especie fósil ni viviente, mientras que la dentadura indica que se trataba de un mono folívoro.

Este hallazgo fue dado a conocer en 1996 por Waller Hartwig, de la George Washington University, y Castor Cartelle, de la Universidade Federal de Minas Gerais, quienes identificaron al primate como *Protopithecus brasiliensis*, especie que había sido descrita por el investigador danés Peter Wilhen Lund en 1838 sobre la base de fragmentos del fémur y del húmero.

Lund fue el primer investigador que realizó un estudio sistemático de la paleontología de América del Sur. En 1835 se instaló en Lagoa Santa, un pueblo del centro del estado de Minas Gerais, donde permanecería hasta su muerte en 1880. En esa región hay una gran cantidad de grutas calcáreas, donde Lund trabajó durante diez años recogiendo fósiles en 250 de ellas. Recuperó huesos del final del Pleistoceno de unas 60 cavernas, la mayoría de los cuales pertenecían a animales que no eran cavernícolas. Estos animales o sus cadáveres habían sido arrastrados por cursos de agua que penetraban en las grutas. Lund extrajo huesos de cuatro especies actuales de primates y fragmentos de

otra extinta, el *Protopithecus brasiliensis*. Desde el punto de vista cronológico, su hallazgo, ocurrido en 1836, fue el primero de un primate fósil (*Protopithecus* significa primer mono en griego) en el mundo, pero

como la distancia demoró su publicación, el artículo de Lund fue el tercero en aparecer, ya que previamente se habían anunciado sendos hallazgos en Europa.

Los intercambios faunísticos entre las Américas

Durante el Mioceno Temprano, unos 17 a 18 millones de años atrás, una conexión archipelágica permitió que algunos perezosos de la familia de los megaloníquidos colonizaran las islas del Caribe por medio de rutas de azar. Estos edentados poseían dientes muy desarrollados en posición anterior, los que se asemejaban a caninos, aunque en realidad correspondían a los primeros premolares.

Otra nueva conexión archipelágica ocurrida unos 10 millones de años después, durante el Mioceno Tardío, hizo posible la emigración de edentados milodóntidos y megaloníquidos hacia América del Norte, y la inmigración desde ese continente de los prociónidos, grupo de carnívoros generalizados al que pertenecen los actuales coatíes.

Los milodóntidos son una familia de edentados de tamaño medio a grande que tenían las extremidades anteriores más cortas que las posteriores, además de otras características anatómicas. Los integrantes de la subfamilia de los milodóntinos, que llegaron a colonizar el sur de América del Norte, poseían un cráneo corto y ensanchado en la parte anterior. En el yacimiento de Rancho La Brea, en el sur de California, se encontraron descendientes pleistocénicos de estos primeros colonizadores, como el *Glossotherium*, género originado en América del Sur. Una particularidad de estos grandes perezosos es la presencia de un gran número de huesecillos incrustados en la gruesa piel; el aspecto y tamaño de estos huesecillos recuerda a los granos de café.

Los prociónidos constituyen una familia del orden de los carnívoros en la que algunos autores incluyen al panda de Asia; en América del Sur comprende a los coatíes, mapaches y ositos lavadores de los géneros *Nasua*, *Bassaricyon*, *Nasuella*, *Potos* y *Procyon*.

Los prociónidos del género *Cyonasua*, descrito por Ameghino en 1885, fueron los primeros carnívoros placentados de América del Sur y se registran en sedimentos de la Edad Huayqueriense (Mioceno Tardío) de las provincias argentinas de Catamarca, Mendoza, Córdoba y La Pampa.

Una de las especies más frecuente es el *Cyonasua pascuali* (descrita en 1981 por Omar Linares, de la Universidad Central de Venezuela), la más cercanamente relacionada al prociónido del Mioceno de Norteamérica *Protoprocyon savagei*, que se cree es ancestral a la especie sudamericana. Esta especie, dedicada

a Rosendo Pascual, fue descrita sobre la base de una rama mandibular colectada en 1955 por José Luis Minoprio en las Huayquerías de San Carlos, Mendoza.



Rama mandibular derecha del *Cyonasua pascuali* (según Linares).

La especie *Cyonasua argentina* se encuentra en sedimentos de la Formación Ituzaingó ("Mesopotamiense") aflorantes en las barrancas del río Paraná y depositados durante el Mioceno Tardío. Otras especies más modernas del género *Cyonasua* fueron descubiertas en sedimentos montehermosenses y chapadmalalenses de Catamarca, Jujuy y Buenos Aires.

El género *Chapalmalania* corresponde a un gran prociónido que vivió durante el Chapadmalalense. Su aspecto habría sido parecido al del panda gigante; medía 1,5 metros de largo y evolucionó en forma convergente con ciertos osos, como los del género *Arctodus*. Por esta razón Ameghino lo describió como perteneciente a la familia de los úrsidos.



Reconstrucción del *Chapalmalania*.

Al estudiar nuevos restos del *Chapalmalania*, Jorge Lucas Kraglievich (hijo de Lucas) del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" y Anibal de Olazábal, del Instituto de Suelos y Agrotecnia del Ministerio de Agricultura y Ganadería, demostraron en 1959 que en realidad se trataba de un prociónido gigante.

Se cree que el género *Chapalmalania* pudo haber evolucionado del *Cyonasua*. La extinción de estos dos géneros a fines de la Edad Chapadmalalense, o a

comienzos de la Marplatense, es previa al arribo masivo y la diversificación de varias familias de carnívoros, especialmente cánidos y osos, que participaron del Gran Intercambio Faunístico Americano.

Otros mamíferos que llegaron desde América del Norte, probablemente pasando de isla en isla, fueron los roedores sigmodontinos. Este grupo congrega a las ratas típicas del continente americano que actualmente están representadas en América del Sur por unos 40 géneros y alrededor de 180 especies.

Los registros más antiguos de sigmodontinos corresponden al Montehermosense y está en discusión el momento de su ingreso. Los géneros registrados en el Chapadmalalense, *Reithrodon*, *Graomys* y *Necromys*, están representados actualmente por las especies conocidas como ratas conejo, *Reithrodon auritus*, la rata orejuda de vientre blanco, *Graomys griseoflavus*, y el ratón de campo, *Necromys obscurus*.



Molares superiores izquierdos del *Necromys conifer* (según Massoia y Pardiñas).

El Gran Intercambio Faunístico Americano

Probablemente a fines del Plioceno Temprano o poco después, América del Sur dejó de ser un continente isla. A partir de esa época, los ocasionales intercambios faunísticos con América del Norte por medio de rutas de azar fueron reemplazados por migraciones masivas, pero parcialmente selectivas, por tierra firme a través del istmo de Panamá.

La comparación de la "maravillosa fauna extinta descubierta en Norte América, la que fue previamente reconocida en América del Sur" permitió al botánico galés Alfred Russell Wallace (que llegó a las mismas conclusiones que Darwin sobre el origen de las especies) reconocer, en 1876, por primera vez, al Gran Intercambio Faunístico Americano. Los hallazgos paleontológicos y los estudios de Carlos y Florentino Ameghino en la Argentina y de Edward Drinker Cope y Othniel Charles Marsh (famosos por su rivalidad en la búsqueda de dinosaurios) en los Estados Unidos, permitieron comprender los aspectos básicos de este evento.

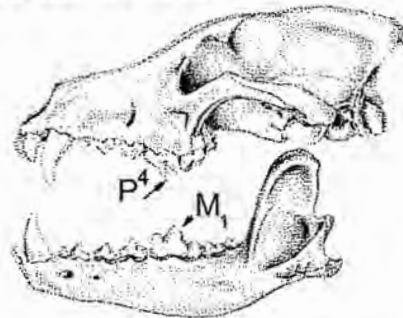
En este intercambio a través del puente panameño ingresaron a América del Sur (y continúan ingresando) miembros de las familias de los mustélidos (zorritos),

tayasuidos (pecaríes), cánidos (perros, lobos y zorros), félidos (gatos), úrsidos (osos), camélidos (guanacos, vicuñas), cérvidos (ciervos), équidos (caballos), tapíridos (tapires), gomfotéridos (mastodontes), heterómidos (ratas canguro), esciúridos (ardillas), sorícidos (musarañas), lepóridos (liebres) y el hombre.

De América del Sur emigraron hacia América del Norte integrantes de las familias de los dasipódidos (armadillos), gliptodóntidos (gliptodontes), mirmecofágidos (osos hormigueros), hidrocoéridos (carpinchos), eretizóntidos (puercoespines), didélfidos (comadreja), megatéridos (perezosos terrestres), toxodóntidos (toxodontes), calitricidos (monos titi), cébidos (monos sudamericanos), bradipódidos (perezosos arborícolas), ciclópidos (ositos meleros), dasipróctidos (aguties) y equímidos (ratas espinosas).

Los carnívoros.

En los integrantes del orden de los carnívoros, los incisivos son relativamente pequeños y más o menos puntiagudos; los caninos, que a veces alcanzan un tamaño descomunal, son fuertes, puntiagudos y cortantes. Los molares posteriores de las formas de régimen alimenticio mixto, como los osos, son de corona baja y triturante, tuberculados. El cuarto premolar superior y el primer molar inferior de las formas de hábitos más claramente carnívoros, principalmente en las recientes, tienen como función principal cortar la carne, recibiendo por esta razón el nombre de dientes carnívoros.



Dientes carnívoros del *Canis lupus* (modificado de Gilbert).

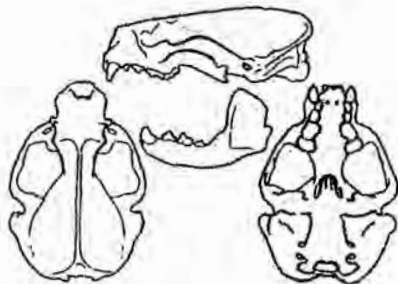
Mustélidos

Esta familia está formada por carnívoros pequeños a medianos, delgados y alargados, de patas muy cortas y cola bien desarrollada. Muchas especies tienen a los lados de la abertura anal unas glándulas que emiten secreciones pestilentes. Las subfamilias que viven en América del Sur son los mustelinos, galictinos, lutrinos y mefitinos.

Los mustelinos actuales comprenden al género *Mustela*, con los subgéneros *Mustela* y *Grammogale*. El *Mustela (Mustela) frenata* incluye a varias subespecies, a las que se las conoce vulgarmente como mustelas o comadreas, distribuidas desde Perú, Bolivia, Ecuador, Colombia y Venezuela hasta Canadá.

Los galictinos sudamericanos comprenden a hurones de los géneros *Galictis* y *Eira*. El *Galictis vittata* posee subespecies que viven en Perú, Ecuador, Colombia, Venezuela y Brasil. El hurón mayor, *Eira barbara*, está representado en prácticamente todos los países de América del Sur, mientras que el huroncito, *Lyncodon patagonicus*, se distribuye con dos subespecies en ambientes del monte y la estepa patagónica. La presencia del huroncito patagónico en el Pleistoceno Tardío de la provincia de Buenos Aires, como de otras especies adaptadas a climas áridos a semiáridos y bajas temperaturas, indica que las condiciones ambientales eran en esa época similares a las que reinan actualmente en la Patagonia y en la región central de la Argentina.

El lobito del río, *Lontra longicaudis*, es una nutria que habita ríos, esteros, arroyos y lagunas en ambientes selváticos de casi toda América del Sur. Otro lutrino es el huillín, *Lontra provocax*, similar al lobito del río pero de mayor tamaño. Habita el oeste de la Patagonia en la zona de los bosques andinos y sur de Chile. En las costas marinas de Perú, Chile y en Tierra del Fuego vive el chungungo, *Lontra felina*, cuyo tamaño es menor que el del huillín. El lobo gargantilla, *Pteronura brasiliensis*, es la nutria más grande del mundo. Se registraron ejemplares de 2,40 metros de largo total que pesaban más de 30 kilogramos. Habita en casi todos los países de América del Sur.



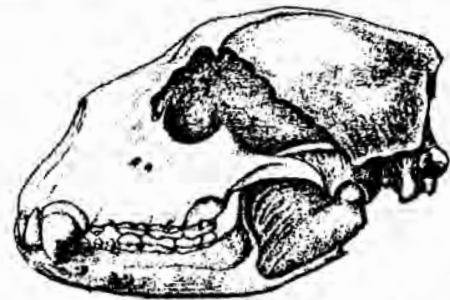
Cráneo y mandíbula del *Lontra provocax* (según Massoia).

En América del Sur, la subfamilia de los mefitinos incluye a los zorrinos *Conepatus chinga*, *Conepatus humboldti*, *Conepatus castaneus*, *Conepatus rex* y *Conepatus semistriatus*. En sedimentos del Plioceno Tardío o Pleistoceno Temprano de las barrancas de la costa atlántica, entre Mar del Plata y Miramar (provincia de Buenos Aires) se registra el zorrino *Conepatus altiramus*, descrito por Osvaldo Reig en 1952. Este

zorrino posiblemente es ancestral a las especies posteriores del género *Conepatus*, al que pertenecen todos los zorrinos vivos de América del Sur.

Osos

Los osos fueron los mamíferos del orden Carnivora de mayor tamaño que ingresaron a América del Sur durante el Pleistoceno. Posiblemente hayan ocupado el nicho ecológico de los grandes prociónidos del género *Chapalmalania*.



Oso del subgénero *Arctodus (Arctotherium)* (según Ameghino).

Estos animales no son estrictamente carnívoros sino mayoritariamente omnívoros, ya que se nutren de alimentos muy variados, tales como carne, frutos, raíces y miel.

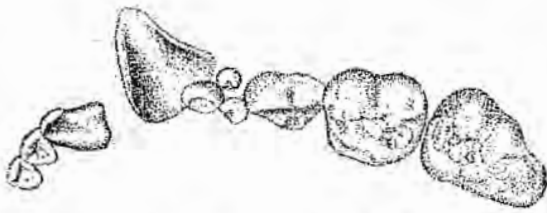
La única especie de la familia de los úrsidos que actualmente vive en América del Sur pertenece al género *Tremarctos*, a la que se conoce como oso de anteojos o ucumari. Este oso habita en las zonas montañosas del oeste de Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú y oeste de Bolivia, hasta los 3.000 metros de altura.

Originario de América del Norte, el género *Arctodus* incluye a osos pleistocénicos de cara corta (como el actual oso de anteojos) cuyo tamaño era comparable al enorme oso pardo de Alaska.

De acuerdo a algunos autores, en América del Sur el género *Arctodus* dio origen a los subgéneros *Arctodus (Arctotherium)*, al que pertenecen especies de gran tamaño, y *Arctodus (Pararctotherium)*, con especies relativamente pequeñas.

Algunas especies de osos pleistocénicos de América del Sur son el *Arctodus (Arctotherium) angustidens* y el *Arctodus (Arctotherium) bonaerense*, descritos por los franceses Auguste Bravard y Paul Gervais respectivamente, el *Arctodus (Pararctotherium) enectum* y el *Arctodus (Pararctotherium) pamparum*, descritos por Florentino Ameghino y característicos del Pleistoceno Tardío de la Argentina, y el *Arctodus (Pararctotherium)*

brasiliensis, descrito por Peter Lund, del Pleistoceno de Tarija, Bolivia, y de las cavernas calcáreas de Minas Gerais, Brasil.



Dientes superiores izquierdos del *Arctodus (Paracatherium) brasiliensis* (según Paula Couto).

El primer ejemplar de un espécimen de *Arctodus (Arctotherium)* fue descubierto por el médico Francisco Javier Muñiz, el primer paleontólogo argentino. Muñiz depositó un fragmento de mandíbula, con su dentadura, en el entonces Museo de Buenos Aires. Ameghino relataba que por orden de Juan Manuel de Rosas, Muñiz le entregó otro fragmento de la misma mandíbula al almirante Dupotet, quien lo donó al Muséum National d'Histoire Naturelle, de París.

Un estudio publicado en el año 2000, realizado por Leopoldo Soibelzon, especialista en úrsidos del Museo de La Plata, sugiere que la inclusión de los osos fósiles sudamericanos en el género norteamericano *Arctodus* no es correcta. De acuerdo a este autor, los géneros de osos originados en América del Sur son *Arctotherium* y *Paracatherium*.

Hallazgo de crías de osos fósiles

En el año 2001, en una cantera destinada a la explotación de tosca cercana a Mar del Plata se descubrieron los restos de tres osos fósiles, una hembra adulta y sus dos crías, que vivieron durante la Edad Ensenadense. El hallazgo se realizó en la localidad de Vivorata, a metros de la ruta nacional 2.

Los ejemplares, estudiados por Soibelzon, Federico I. Isla, de la Universidad Nacional de Mar del Plata, y Alejandro Dondas, del Museo Municipal "Lorenzo Scaglia" de Mar del Plata, corresponden a la especie *Arctotherium latidens*. Esta especie pertenece al mismo grupo, el de los tremarctinos, que el oso de anteojos.

Los osos de esta especie eran de gran tamaño. La masa de los machos se estima en unos 1.000 kilogramos, comparable al de los osos polares más grandes, mientras que el de las hembras estaría comprendido entre los 500 y 600 kilogramos.

El personal que trabajaba en la cantera rescató los restos óseos y dio aviso al Museo Municipal "Lorenzo Scaglia". En el lapso transcurrido entre el hallazgo y el arribo de los profesionales de este museo se terminó de explotar el estrato portador de los fósiles, de manera tal que se borró toda evidencia sobre el contexto en el que se encontraban. Sin embargo, las características de los sedimentos indican que se trataba del relleno de una cueva.

La verificación del descubrimiento la realizaron el director del museo marplatense, Orlando Scaglia, y el citado Alejandro Dondas, quienes, además, identificaron los restos de dos perezosos terrestres gigantes (de los géneros *Scelidotherium* y *Scelidodon*) y un gliptodonte completo, descubiertos en la misma cantera.

Los restos de osos fósiles hallados son un cráneo completo de una hembra adulta, además de un cráneo (también completo), otro fragmentario, partes de mandíbulas y gran cantidad del esqueleto de dos machos jóvenes de entre 1,5 y 2 años. La determinación del sexo se realizó, al igual que en todos los osos, por el ancho de los caninos.

El hecho de encontrarse juntos y con el esqueleto articulado, sumado a la presencia de gran número de cuevas en las inmediaciones y a la naturaleza friable del sedimento portador, permite suponer que los tres individuos se encontraban refugiados en una cueva al momento de la muerte.

Félidos

La familia de los félidos está representada actualmente por las subfamilias de los panterinos y de los felinos. En América del Sur, la subfamilia de los panterinos incluye al jaguar o yaguareté (*Panthera onca*), mientras que la de los felinos comprende al puma (*Felis concolor*), al ocelote o gato onza (*Felis pardalis*), al tirica o gato tigre (*Felis tigrina*), al margay (*Felis wiedii*), al gato pajero (*Felis colocolo*), al gato andino (*Felis jacobita*), al gato de Geoffroy o montés (*Felis geoffroyi*), a la huliña (*Felis guigna*) y al yaguarundi (*Felis yaguarundi*).

Las formas fósiles incluyen además a la subfamilia de los macairodontinos, representada por los especializados "tigres de dientes de sable" del género *Smilodon*. Los macairodontinos eran félidos, generalmente de gran tamaño, provistos de enormes caninos superiores transformados en formidables defensas.

El género *Felis* aparece en la Edad Ensenadense, que se extendió desde menos de 2 a unos 0,5 millones de años antes del presente. El *Felis vorohuensis*, proce-

dente de los alrededores de Mar del Plata, era un felino pequeño relacionado con el actual gato pajero.

Varias supuestas especies del género *Felis* registradas en el Pleistoceno, como el *Felis "pumoides"*, *Felis "propuma"*, *Felis "platensis"* y el *Felis "longifrons"* fueron incluidas en la especie actual *Felis (Puma) concolor* por Walter Berman, del Museo de La Plata.

El tigre de dientes de sable

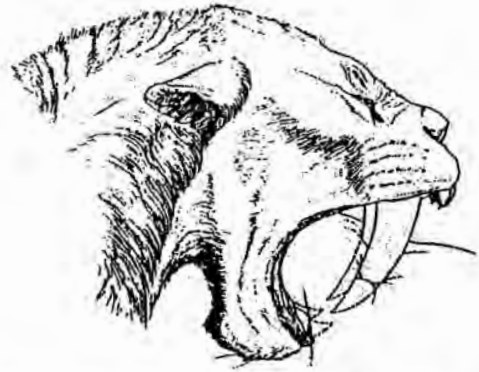
Los restos de este félido fueron descubiertos por Peter Lund en unas cavernas de Brasil, quien los describió en 1842 bajo el nombre de *Smilodon populator*. En 1844, Francisco Javier Muñiz encontró cerca de Luján, provincia de Buenos Aires, un esqueleto casi completo, que describió en el periódico *Gaceta Mercantil* del 9 de octubre de 1845. Ignorando que ya era conocido, Muñiz lo designó como *Muñifelis bonaeriensis*.



Cráneo y mandíbula del *Smilodon* (modificado de Akersten).

En los depósitos de alquitrán del Pleistoceno Tardío del Rancho La Brea, en Los Angeles (California), se pudieron recuperar más de mil esqueletos de esmilodontes, junto con los restos de otros carnívoros. Estos animales habrían sido atraídos hacia el alquitrán por la presencia grandes potenciales presas que habían quedado atrapados en él. Los esmilodontes se registran en América del Sur en las Edades Ensenadense y Lujanense.

El *Smilodon populator* tenía aproximadamente el mismo peso y tamaño que el león actual; sin embargo, sus proporciones corporales diferían de las de cualquier félido moderno. Las extremidades posteriores del *Smilodon populator* eran más cortas y robustas, su cuello proporcionalmente más largo, y el lomo más corto.



El *Smilodon* atacando una presa (según Akersten).

La extraordinaria especialización de los esmilodontes se debía al gran desarrollo de la parte anterior de su cuerpo y al tamaño asombroso de sus caninos superiores, que llegaban a sobresalir más de quince centímetros. A diferencia de la mayoría de los félidos, tenían un rabo corto, como el lince actual. Todo su cuerpo tenía una estructura poderosa y los músculos de los hombros y del cuello estaban dispuestos de tal manera que su enorme cabeza podía lanzarse hacia abajo con gran fuerza. Las mandíbulas se abrían formando un ángulo de más de 120 grados, permitiendo que el par de los inmensos dientes de sable que tenía en el maxilar superior se pudieran clavar en sus víctimas.

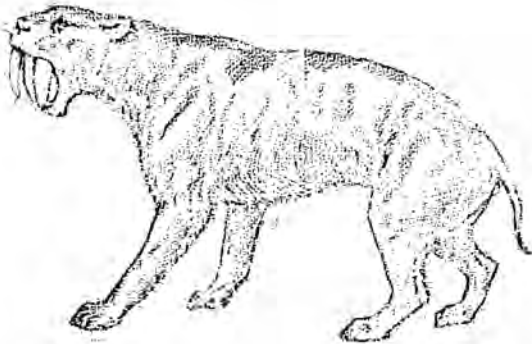
Los caninos en forma de sable eran ovales en sentido transversal, lo que aseguraba una mínima resistencia cuando se hundían en su presa. También estaban aserrados por el extremo posterior, permitiendo atravesar la musculatura de la víctima con mayor facilidad.

Se cree que el *Smilodon populator* predaba a animales grandes, de movimientos lentos y piel gruesa. Como no podía matar a sus presas con un rápido mordisco en el cuello, lo más probable es que este félido infligiera heridas profundas en los costados de la víctima o en sus cuartos traseros, y que luego simplemente esperara a que muriera desangrada.

El examen de los huesos que sustentan la lengua (hioides) revela que los esmilodontes eran capaces de rugir como un león.

En la colección de huesos patológicos del Rancho La Brea se hallan muchos ejemplos de lesiones gravísimas en los esmilodontes (que debieron dejar al animal incapacitado por completo durante varios meses) y, sin embargo, la mayoría de estos huesos muestran señales de una casi completa recuperación. La ayuda, o tolerancia, entre los miembros de la especie podría haber hecho posible la supervivencia de individuos aquejados de lesiones tan serias. Actualmente, los leones permiten a los miembros incapacitados del

grupo alimentarse de las presas capturadas por el resto y proporcionan cierta protección a aquellos que han resultado heridos. La supervivencia de ejemplares del género *Smilodon* gravemente lesionados implica la existencia en estos animales de algún tipo de organización social, tal vez no muy diferente de la de los leones.



Reconstrucción del *Smilodon populator* (según Rusconi).

En las barrancas de un arroyo afluente del río Luján, en la ciudad de Mercedes (provincia de Buenos Aires) se desenterró en 1992 un esqueleto casi completo de un esmilodonte: El fósil fue hallado por Javier Moleres, un aficionado a las actividades náuticas, desde una canoa, quien comunicó inmediatamente su descubrimiento a Jorge Petrocelli, director del Museo Municipal de Ciencias Naturales "Carlos Ameghino" de Mercedes. Lo que llama la atención de este esmilodonte es la presencia de un orificio de unos dos centímetros de diámetro en la parte superior del cráneo. Por sus características, se cree que este orificio pudo ser la consecuencia de la pelea con otro animal de la misma especie. Otra curiosidad de este hallazgo es la ausencia total de huesos de los miembros posteriores.

Cánidos

Una tendencia actual es tratar a los zorros sudamericanos vivientes (que la mayoría de los autores incluyen en por lo menos dos géneros: *Dusicyon* y *Pseudalopex*) como un único género, *Lycalopex*. Así, se considera el zorro de las islas Malvinas (*Lycalopex australis*) extinguido en la década de 1870, el zorro gris de las pampas (*Lycalopex gymnocercus*), el zorro gris chico de la Patagonia (*Lycalopex griseus*), el zorro inca (*Lycalopex inca*) y el zorro colorado (*Lycalopex culpaeus*).

Otros géneros actuales son *Chrysocyon* y *Cerdocyon*, al que pertenecen el aguará-guazú (*Chrysocyon brachyurus*) y el zorro del monte (*Cerdocyon thous*).

Los cánidos están presentes en América del Sur desde el Marplatense. En la Formación Vorohué (Vorohuense), en la costa atlántica de la provincia de Buenos Aires, se registran los géneros *Canis*, *Pseudalopex* (= *Lycalopex*) y *Protocyon*. Algunos cánidos ensenadenses eran de gran talla, como el *Canis gezi* y el *Theriodictis platensis*. Otros, de menor tamaño, correspondían al grupo de los zorros sudamericanos, representados por el *Cerdocyon ensenadensis* y por el *Lycalopex proplatensis*, que están relacionados con el zorro del monte y con el zorro gris de las pampas.

Un cánido con historia

En 1891, el naturalista Alcides Mercerat publicó en la Revista del Museo de La Plata, institución donde se desempeñaba como encargado de paleontología, un trabajo sobre los caracteres diagnósticos de los dientes de varios mamíferos fósiles.

Mercerat clasificó erróneamente a todos estos materiales, consistentes en dientes sueltos y maxilares, dentro del grupo de los creodontos, unos mamíferos fósiles que no vivían en América del Sur y que estaban adaptados a un régimen alimenticio basado en la captura de presas vivas. Estos animales vivieron desde hace unos 60 millones de años hasta aproximadamente 7 millones de años y son considerados como el grupo hermano de los carnívoros.

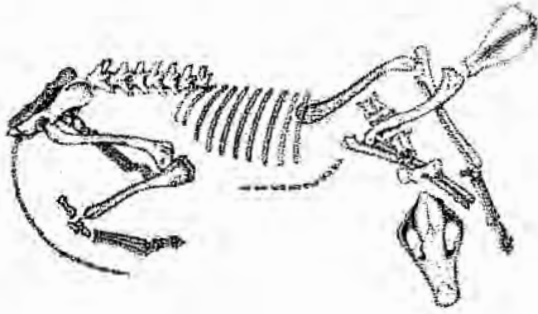
Uno de los dientes que estudió Mercerat provenía de Mar del Plata y consistía en un molar con un trozo incompleto de mandíbula de un animal desconocido hasta entonces, al que llamó *Theriodictis platensis*.

En 1917, Carlos Ameghino, después de examinar el molar del *Theriodictis platensis*, llegó a la conclusión de que se trataba del molar carnívor inferior de un gran cánido, y no de un creodonto. A ese mismo resultado llegó también en ese año su discípulo, Lucas Kraglievich. En los carnívoros, el molar carnívor es el de mayor tamaño en cada rama maxilar.

Posteriormente se conoció también el cráneo de este gran cánido hasta que, en 1992, en las barrancas de río Paraná, partido de Ramallo, Damián Voglino descubrió un esqueleto prácticamente completo de *Theriodictis platensis*, que fuera estudiado por Juan Francisco Prevosti. Los sedimentos portadores se depositaron en la Edad Ensenadense y, de acuerdo a investigaciones previas realizadas en las cercanías, tendrían una antigüedad cercana a los 700.000 años.

Junto al esqueleto del *Theriodictis platensis*, Voglino halló también numerosos moldes de pupas fósiles pertenecientes a las moscas azules de la carne que,

alguna vez, siendo larvas, se alimentaron de los despojos del cánido. Estas pupas se disponían alrededor de los huesos y dentro del cráneo. Estos fósiles, poco frecuentemente citados en la bibliografía, fueron estudiados por Voglino y Julián Petrulevicius, biólogo de la Universidad Nacional de La Plata que se especializa en insectos fósiles.



Esqueleto del *Theriodictis platensis* hallado en Ramallo, provincia de Buenos Aires (según Prevosti).

En el año 2000, un grupo de aficionados a la paleontología de San Pedro, provincia de Buenos Aires, descubrió en esa ciudad el segundo esqueleto conocido de *Theriodictis platensis*. Los autores del descubrimiento, realizado en una cantera destinada a la extracción de "tosca", se llaman José Luis Aguilar, Gustavo Bruno y Mario Kloster. Estos aficionados habían observado, en un corte artificial del terreno, que a una profundidad de unos dos metros y medio afloraba parte del hueso de una extremidad. Al extraer los sedimentos que lo rodeaban, comprobaron que también estaba presente gran parte del esqueleto, el que fue llevado al Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" para su estudio.

Para la paleontóloga Annalisa Berta, de la San Diego State University, Estados Unidos, tanto el *Theriodictis platensis* como su pariente cercano, el *Theriodictis tarijensis*, descubierto en Bolivia, poseían hábitos altamente predadores, desempeñándose como cazadores que perseguían a sus presas y también eran parcialmente carroñeros.

El *Theriodictis platensis*, junto con otro cánido, el *Canis gezi*, y el esmilodonte, eran los principales depredadores de la llanura pampeana.

Entre las posibles presas del *Theriodictis platensis*, que tenía una masa corporal de unos 40 kilogramos, estaban ciertos ciervos, caballos, guanacos, pecaríes, grandes roedores y armadillos gigantes, además del mesoterio (*Mesotherium cristatum*), un típico integrante de la fauna ensenadense. También pudieron preñar ejemplares muy jóvenes de otros grandes mamíferos,

tales como mastodontes, gliptodontes y los enormes perezosos terrestres que vivían entonces.

El *Theriodictis platensis* es un fósil característico del Ensenadense. Posiblemente vivió en un lapso temporal relativamente estrecho, que estaría comprendido entre unos 700.000 a aproximadamente 500.000 años atrás.

Los cánidos del Lujanense

En la Edad Lujanense se siguen registrando cánidos de gran talla, como el *Canis nehringi* y una forma muy particular, el *Dusicyon (=Lycalopex) avus*. También están presentes varias especies de zorros, como el gris de las pampas.

El *Dusicyon avus* fue descrito por Burmeister en 1864 sobre la base del hallazgo de un cráneo en sedimentos pleistocénicos de la provincia de Buenos Aires. Este cánido se registra desde mediados del Pleistoceno hasta el Holoceno Temprano de Chile y hasta el Holoceno Tardío en la Argentina. En ambos países se recuperó de sitios arqueológicos asociado con fauna extinguida y también con fauna actual, como lo demuestran las investigaciones realizadas por Tonni y Gustavo Politis, arqueólogo de la Facultad de Ciencias Sociales de la Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires, en Olavarría, y del Museo de La Plata.

Del análisis realizado por Tonni y Walter Berman de varios restos de este cánido, provenientes del Pleistoceno Tardío y depositados en el Museo de La Plata, en el Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" y en el Museo de Ciencias Naturales de Lobería, provincia de Buenos Aires, se infiere que el *Dusicyon avus* poseía un aspecto robusto, con una conformación craneana semejante, aunque de menor tamaño, a la observada en otros grandes cánidos extinguidos, como el *Canis gezi* y el *Canis nehringi*. La estructura dentaria muestra un régimen marcadamente carnívoro.

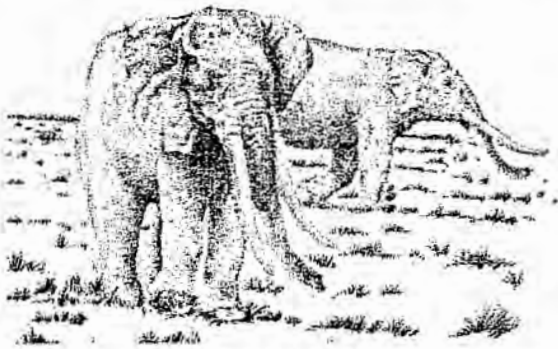
Los mastodontes

El orden de los proboscídeos corresponde a los herbívoros de mayor tamaño y especialización que ingresaron a América del Sur durante el Gran Intercambio Faunístico Americano. Los proboscídeos hallados en sedimentos pleistocénicos de América del Sur son mastodontes que pertenecen a la familia de los gomfotéridos.

La familia de los gomfotéridos incluye a los mastodontes de características más primitivas, que vivieron

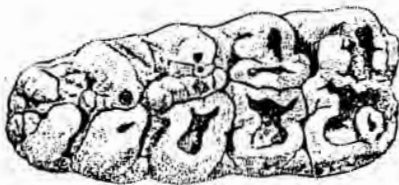
desde el Oligoceno Temprano hasta fines del Pleistoceno. Los gonfotéridos sudamericanos pertenecen a la subfamilia de los anancinos, representada por los géneros *Stegomastodon*, *Haplomastodon* y *Cuvieronius*, aunque no hay consenso entre los distintos autores respecto de la diversidad genérica y específica del grupo. Los mastodontes anancinos tenían el cráneo con los diámetros transversal y longitudinal casi iguales (braquicéfalo), y con un rostro pequeño. El nombre de esta subfamilia deriva del género euroasiático *Anancus*.

En 1929, Ángel Cabrera fundó el género *Notiomastodon* sobre la base de una rama mandibular con dos molares y unas defensas de un ejemplar "semiadulto". En un trabajo publicado en 1987, Rodolfo Parodi Bustos, del Instituto de Antropología de Salta, considera que el género y la especie *Notiomastodon ornatus* deben pasar a la sinonimia de *Stegomastodon superbus*, ya que los restos descritos por Cabrera corresponderían a un ejemplar juvenil de esta última especie.



Reconstrucción de mastodontes del género *Stegomastodon*.

El género *Stegomastodon* fue creado por Pohlig en 1912. Las defensas de estos mastodontes eran casi rectas, sin esmalte. Este género es exclusivo del continente americano y fue muy común en el Plioceno Tardío y en el Pleistoceno de las regiones central y occidental de los Estados Unidos. En América del Sur, el registro de *Stegomastodon* se limita a los sedimentos pleistocénicos de la Argentina, Paraguay, Uruguay y, posiblemente, el sur de Brasil. Las especies conocidas son el *Stegomastodon superbus* y el *Stegomastodon humboldti*.



Tercer molar superior derecho de un mastodonte del género *Stegomastodon* (según Pascual *et al.*).

A fines de 2001, Guillermo López, paleontólogo del Museo de La Plata, dio a conocer restos de un gonfotérido hallados en sedimentos pliocenos (Sanandresense) de la Quebrada de Humahuaca, Jujuy; de tal forma se amplía el registro conocido para los mastodontes en América del Sur.

Los restos de *Stegomastodon superbus* se encuentran con mayor frecuencia en zonas de llanura, aunque también fueron hallados en zonas montañosas de las provincias de Salta y Jujuy. El aspecto general y el tamaño de este mastodonte era similar al de los elefantes actuales. Sin embargo, la morfología de los molares es muy diferente. Estos son cuadrangulares y de gran tamaño, como en los elefantes, pero en lugar de estar formados por un conjunto de láminas adyacentes, la superficie de la corona muestra dos series longitudinales de cúspides cónicas opuestas. Cuando el desgaste actúa sobre la superficie coronaria se manifiestan dos hileras de figuras con forma de tréboles, de complejidad variable.

Al igual que en los elefantes, los incisivos (colmillos o defensas) superiores son de crecimiento continuo, rectos o levemente curvados, con una banda de esmalte en los ejemplares jóvenes que desaparece en los adultos.

Los ejemplares del *Stegomastodon humboldti* eran de menor tamaño que los del *Stegomastodon superbus*, pero más robustos y con defensas más cortas y gruesas, desprovistas de banda de esmalte en los adultos.

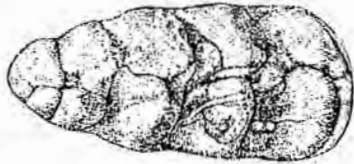
El género *Cuvieronius* fue descrito por el paleontólogo estadounidense Henry Osborn en 1923. Las especies halladas en América del Sur son el *Cuvieronius hyodon* y el *Cuvieronius argentinus*.

El *Cuvieronius hyodon* fue llamado por Cuvier en 1806 *Mastodon andium*, el mastodonte de los Andes. Este proboscídeo tenía las defensas en forma de un largo espiral y provistas de una banda de esmalte que aparentemente persistía en los adultos. Vivió durante el Pleistoceno en la región andina y en las zonas adyacentes de menor altura. Probablemente estaba presente en el Plioceno Tardío y en el Pleistoceno del suroeste de los Estados Unidos y de México.

El *Cuvieronius argentinus*, descrito por Ameghino, tenía tamaño pequeño, con defensas sólo recurvadas hacia arriba y con una banda longitudinal de esmalte. Su distribución comprende la región costera del Pacífico, desde Colombia hasta el noroeste argentino.

El género *Haplomastodon* se debe a Hoffstetter, quien lo creó en 1950 sobre la base del mastodonte ecuatoriano del Chimborazo. Se conoce la especie *Haplo-*

mastodon waringi, creada por Simpson y Carlos de Paula Couto en 1957. El nombre específico está dedicado a Waring, quien colectó restos de este mastodonte en Pedra Vermelha, en el estado brasileño de Bahía. Los ejemplares juveniles tenían defensas generalmente rectilíneas, o muy ligeramente espiraladas, y con una banda de esmalte, mientras que en los adultos estaban recurvadas hacia arriba y sin esmalte. Posiblemente el *Haplomastodon waringi* fue el único mastodonte sudamericano que vivió durante el Holoceno.



Tercer molar superior del *Haplomastodon waringi* con diferentes grados de desgaste (según Simpson y Paula Couto).

Los cazadores de mastodontes

El paleontólogo alemán F. Spillmann descubrió en 1928 un esqueleto casi completo de la especie *Haplomastodon waringi*, en circunstancias tales que le parecieron indicar que este animal había sido cazado en una emboscada y luego asado por los indígenas. Este particular hallazgo se realizó en la pequeña aldea de Alangasi, situada en la provincia ecuatoriana de Pí-chincha, a unos 13 kilómetros al oeste de Quito.

Spillmann encontró el esqueleto del mastodonte asociado a utensilios de cerámica, a puntas de lanza y a restos de fogones. Algunos de los huesos estaban parcialmente carbonizados y faltaban las costillas del lado derecho. El cráneo presentaba varias lesiones que habrían sido provocadas por flechas y las cinco últimas vértebras cervicales estaban parcialmente destruidas, posiblemente como consecuencia del choque de una piedra, cuyo tamaño se estima en unos 40 centímetros, dejada caer por los cazadores.

A este primer hallazgo debe sumarse el más reciente (década de 1970) del extraordinario yacimiento arqueológico de Tagua-Tagua, en Chile, donde se halló una gran cantidad de ejemplares de mastodontes asociados a utensilios. Estos mastodontes fueron estudiados por Rodolfo Casamiquela, entonces director del Centro de Investigaciones Científicas de Río Negro, Viedma, Argentina. El análisis de los coprolitos (estiércol fósil)

de este mastodonte demostraron que su principal alimento consistía en gramíneas duras, idénticas a las actuales, y hojas y gajos de arbustos que hoy se encuentran formando pequeñas matas.

La antigua raza de gigantes

Los primeros hallazgos de restos de mastodontes en la Argentina se hicieron a mediados del siglo XVIII, en las barrancas del río Carcarañá, provincia de Santa Fe, y fueron atribuidos a una antigua raza de gigantes. El padre José Guevara los describía entonces como "una muela grande como un puño, casi del todo petrificada, conforme en la exterior contextura a las muelas humanas y solo diferente en la magnitud y en la corpulencia".

En la Revista de Buenos Aires se publicó en 1766 un artículo en el que se hacía referencia a la extracción de restos contenidos en dos "sepulcros de gigantes" en el arroyo Luna, cerca de Arrecifes, provincia de Buenos Aires. Este descubrimiento había sido realizado por el capitán Esteban Álvarez del Fierro y los restos fueron llevados a Buenos Aires para embarcarlos con destino a España. Previamente a su embarco fueron examinados por tres cirujanos, y uno de ellos, llamado Matías Grimau, opinó bajo juramento que los huesos eran humanos, porque "no se halla en los brutos semejante figura y deformidad agigantada". Sin embargo, en España los identificaron casi correctamente, refiriéndolos a elefantes.

Los perisodáctilos

Los perisodáctilos son mamíferos ungulados en los cuales el plano medio de las patas pasa por el tercer dedo. Este dedo es el más desarrollado y asegura el apoyo del cuerpo. Actualmente incluye a las familias de los équidos, lapiridos y rinoceróntidos.

Los caballos que no trajeron los conquistadores

El primer hallazgo de un resto de un caballo fósil sudamericano fue un molar superior descubierto por Darwin cerca de Bahía Blanca, en el sur de la provincia de Buenos Aires, al que Owen identificó en 1840 como *Equus caballus* (la especie actual) y más tarde, en 1845, lo denominó *Equus curvidens*.

En un trabajo presentado en 1987 en el IV Congreso Latinoamericano de Paleontología, María Teresa Alberdi, del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, llegó a la conclusión que sólo habría dos géneros válidos de caballos fósiles sudamericanos: *Hippi-*

dion y *Equus*, este último a través del subgénero *Equus (Amerhippus)*, creado por Hoffstetter. Este criterio no es compartido por Bruce MacFadden, un especialista en caballos fósiles del Florida Museum of Natural History, en Gainesville, Estados Unidos de América, quién reconoce otro género: *Onohippidion*.

En América del Sur, los caballos se registran por primera vez en el Plioceno Tardío (Sub-Edad Vorohuense de la Edad Marplatense), con el género *Hippidion*. De acuerdo a Alberdi y José Luis Prado, del Museo de La Plata, este género sería originario de América del Sur y estaría emparentado con los géneros *Pliohippus* y *Dinohippus* de América del Norte. En la provincia de Buenos Aires, el género *Hippidion* está representado por las especies *Hippidion devillei* e *Hippidion principale*, de las Edades Marplatense (Vorohuense) y Ensenadense, la primera, y Lujanense, la segunda.



Cráneo y mandíbula de un caballo del género *Hippidion* (según Lydekker).

El caballo más pequeño de este género es el *Hippidion saldiasi*, descrito por Santiago Roth en 1899 sobre la base de materiales hallados por Hauthal en la Cueva del Milodonte, ubicada en el sur de Chile. Esta especie está restringida a la región patagónica de Chile y la Argentina, donde vivió durante el Pleistoceno Tardío. En el yacimiento arqueológico de Los Toldos, en la provincia de Santa Cruz, el *Hippidion saldiasi* fue cazado por el hombre, quien posiblemente contribuyó a su extinción.

Una de las características más notables de los caballos del género *Hippidion* está vinculada a la conformación del cráneo, donde, debido a la retracción de la hendidura nasal, los huesos nasales se proyectan libremente formando una saliente pronunciada. Las extremidades de estos caballos son proporcionalmente cortas y anchas, y les confieren un aspecto masivo.

En el extremo meridional de América del Sur, el género *Equus* se registra en el Pleistoceno Tardío. A diferencia del género *Hippidion*, *Equus* ya estaba diferenciado en América del Norte durante el Plioceno.

En 1950, Robert Hoffstetter creó el género *Amerhippus* para incluir a los caballos de América del Sur y en 1952 lo propuso como un subgénero de *Equus*. Según Prado y Alberdi se conocen cuatro especies, cada una de las cuales tiene su propia área de distribución: *Equus (Amerhippus) andium*, restringida al Pleistoceno Tardío de los Andes ecuatorianos; *Equus (Amerhippus) insulatus*, que se registra en el Pleistoceno (posterior a 1 millón de años antes del presente o Pleistoceno Medio a Tardío) de Tarija, Bolivia, y en la localidad de Río Chiche, Ecuador; *Equus (Amerhippus) santaeleanae*, que está restringida a los sedimentos del Pleistoceno Tardío de la península de Santa Elena, Ecuador; y *Equus (Amerhippus) neogeus*, que se encuentra en los sedimentos lujanenses de la provincia de Buenos Aires y en Lagoa Santa, Brasil.

En ambos géneros los caballos pequeños se registran en ambientes de altura o en altas latitudes, como sucede con el *Equus (Amerhippus) andium* de los Andes ecuatorianos y con el *Hippidion saldiasi* del sur de Chile. Las especies más grande se hallaron en sitios de llanura.

Tapíridos

En estos perisodáctilos la región nasal, junto con el labio superior, se prolongan en una trompa de gran movilidad. Con la trompa no sólo olfatea sino que la utiliza como órgano prensil, para alcanzar hojas o brotes altos. Los tapíres tienen el cuerpo en forma de torpedo, lo que les facilita el desplazamiento en la selva. Poseen una crin que al erizarse cumple una función intimatoria en la pelea entre los miembros de la misma especie. Las extremidades anteriores poseen cuatro dedos y las posteriores tres.

Las especies actuales de América del Sur son el *Tapirus bairdii*, el *Tapirus pinchaque* y el *Tapirus terrestris*. La cuarta especie, la de mayor tamaño, es el *Tapirus indicus*, que se encuentra en Tailandia, Birmania, la península Malaya y Sumatra.

El tapir sudamericano de mayor tamaño es el *Tapirus bairdii*, que habita el sur de México, América Central, y la zona de la costa Pacífica de Colombia y Ecuador. Se lo conoce como vaca de montaña y anteburro.

El *Tapirus pinchaque*, llamado comúnmente tapir del monte y pinchaque de los Andes, vive a lo largo de una zona andina que se extiende desde Colombia y Ecuador hasta el norte de Perú y el oeste de Venezuela.

La mayor área de distribución corresponde al *Tapirus terrestris*, que incluye a varias subespecies. Habita en el noreste de la Argentina, casi todo Brasil, Bolivia,

Paraguay, este de Ecuador y Perú, las Guayanas, Venezuela y Colombia.

Los registros más antiguos del género *Tapirus* en América del Sur corresponden a la Edad Ensenadense de la Argentina y probablemente de Perú y Bolivia. El registro fósil sugiere que los tapires terciarios de Europa y Asia se separaron tempranamente de los americanos, y que las especies sudamericanas *Tapirus pinchaque* y *Tapirus terrestris* tienen un origen relativamente reciente.

De los sedimentos ensenadenses del sudeste de la provincia de Buenos Aires provienen los restos del *Tapirus "dupuyi"* y del *Tapirus "australis"*, descriptos por Carlos Ameghino en 1916 y por Carlos Rusconi en 1928, respectivamente. De cada uno de estos tapires se conoce únicamente un molar, por lo que deben ser considerados como *Tapirus* de especie indeterminada. Estos dos registros representan la distribución más austral conocida de tapires. También en sedimentos ensenadenses, pero del noreste de la provincia de Buenos Aires, fueron exhumados los restos de un tapir de gran tamaño, el *Tapirus rioplatensis*, descripto por Noemí Cattoi en 1957. En 1902, Florentino Ameghino creó la especie *Tapirus tarijensis* sobre la base de restos hallados en Tarija, Bolivia, probablemente del Pleistoceno Temprano a Medio.

En el Pleistoceno Tardío de Brasil (Edad Lujanense) se registra el tapir actual *Tapirus terrestris*.

Los artiodáctilos

Estos ungulados tienen dos dedos especialmente desarrollados, el tercero y cuarto, entre los que pasa el plano medio de las patas. Estos dos dedos tienden a ser los únicos que tocan el suelo y los otros dos generalmente quedan en el aire, con una tendencia a atrofiarse.

Los artiodáctilos que ingresaron a América del Sur durante el Gran Intercambio Faunístico Americano pertenecían a las familias de los tayasuidos, camélidos y cérvidos.

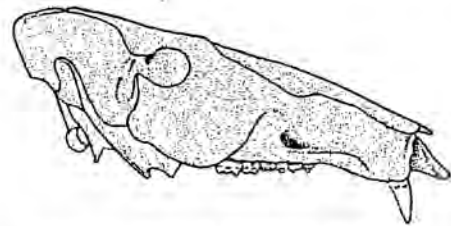
Tayasuidos

El suborden de los artiodáctilos suiformes (palabra derivada del griego *sus*, que significa cerdo) incluye actualmente a los pecaríes, cerdos e hipopótamos. Los pecaríes pertenecen a la familia de los tayasuidos.

La articulación entre el cráneo y la mandíbula de los tayasuidos es tal que apenas permite un movimiento

vertical de la mandíbula, imposibilitando los movimientos laterales. Los caninos son menos desarrollados que en los jabalíes, arqueados o rectilíneos y verticales, y no sobresalen cuando tienen la boca cerrada.

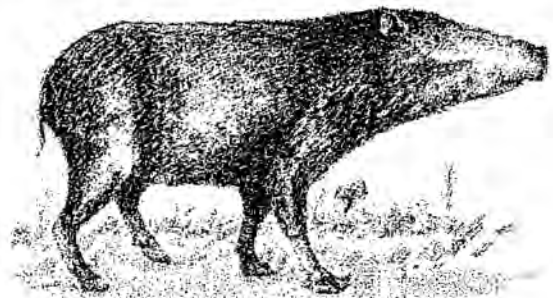
Los tayasuidos viven actualmente en América del Sur y el sudoeste de América del Norte. Las formas fósiles se registran desde el Oligoceno en América del Norte. Son animales muy versátiles que viven en ambientes muy variados, desde zonas casi desérticas hasta bosques lluviosos tropicales. Tienen una gran predilección por los bulbos de unas plantas llamadas vulgarmente tayas, de donde proviene el nombre guaraní *tayasú* (que significa roedores de taya) y el de la familia, *Tayassuidae*.



Cráneo de un pecarí del género *Platygonus* (según Le Conte).

Actualmente existen dos géneros: *Tayassu* y *Catagonus*. El primero incluye al *Tayassu tajacu* (pecarí de collar) y al *Tayassu pecari* (pecarí labiado) y el segundo a la especie *Catagonus wagneri* (chancho quimilero), que se lo consideraba extinguido hasta 1975.

El área de distribución del pecarí de collar es muy amplia, desde el sur de los Estados Unidos hasta el centro de la Argentina. El chancho quimilero vive en el Chaco paraguayo, donde se lo redescubrió en 1975, en Bolivia y en la Argentina. En este último país está distribuido en el oeste de las provincias de Chaco y Formosa, este de Salta y Santiago del Estero. El chancho quimilero era conocido por unos restos hallados por dos hermanos de apellido Wagner en unos túmulos prehistóricos de la provincia de Santiago del Estero, Argentina; esos restos fueron descriptos por Carlos Rusconi en 1934 como *Platygonus wagneri*.



Reconstrucción del *Platygonus*.

De acuerdo al registro fósil, los pecaríes fueron unos de los primeros mamíferos norteamericanos que ingresaron a América del Sur cruzando el puente panameño. Son los artiodáctilos sudamericanos más antiguos.

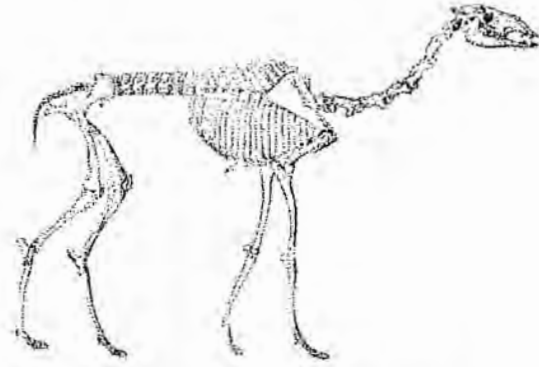
En América del Sur, los pecaríes de mayor antigüedad son el *Argyrohyus chapalmalensis*, exclusivo del Chapadmalense, y los del género *Platygonus*, que se registra entre el Chapadmalense y el Sanandresense (Marplatense).

Las especies del género *Platygonus* eran grandes, con miembros más alargados y didáctilos, con los dedos laterales reducidos a vestigios insignificantes. En América del Norte se lo conoce del Plioceno Tardío y Pleistoceno. El *Platygonus stenocephalus* procede de las cavernas calcáreas del valle del río das Velhas, en Minas Gerais, Brasil, y fue descrito por Peter Lund. En la Argentina este género está representado por el *Platygonus scagliai* y el *Platygonus marplatensis*, ambos de la provincia de Buenos Aires. Ameghino describió la especie *Platygonus tarijensis*, de Tarija, Bolivia.

Camélidos

Los camélidos son artiodáctilos rumiantes de pelaje largo y lanoso, y cuello y patas muy largas. A diferencia de otros artiodáctilos, los camélidos apoyan gran parte de los dedos al caminar, y no solamente las puntas. Actualmente están representados por los géneros *Camelus* en Asia y en el norte de África y *Lama* en América del Sur.

Algunos autores, como López y Cabrera, aceptan la validez de dos géneros de camélidos sudamericanos: *Lama* y *Vicugna*. El primero incluiría a las especies *Lama guanicoe* (guanaco), *Lama glama* (llama) y *Lama pacos* (alpaca) y el segundo a *Vicugna vicugna* (vicuña). De las tres supuestas especies de *Lama*, sólo *Lama guanicoe* se conoce en estado silvestre, mientras que las dos restantes son domésticas. De acuerdo a algunos autores, las características de *Vicugna vicugna* no justifican su inclusión en un género distinto que *Lama*, y, por lo tanto, el nombre a utilizar para este camélido debe ser *Lama vicugna*. También se ha señalado que la alpaca y la llama deben ser consideradas subespecies de *Lama guanicoe*.



Esqueleto del *Paleolama weddelli* (según Cabrera).

Actualmente, el guanaco habita en el área cordillerana de América del Sur, desde el norte de Perú hasta Tierra del Fuego e isla Navarino. Se lo encuentra en áreas abiertas, con suelos bien drenados, arenosos o pedregosos, tanto en altura como al nivel del mar. No hay datos que certifiquen su presencia en zonas bajas, pantanosas o con escaso drenaje. Esto hace que el guanaco sea un buen indicador ambiental y climático.

Las investigaciones realizadas por Tonni y Politis demostraron que durante el Pleistoceno Tardío y parte del Holoceno, el guanaco habitó en todo el territorio de la provincia de Buenos Aires, y que su retracción actual se debe fundamentalmente a cambios climáticos.

Los registros más antiguos del género *Lama* corresponden a una especie indeterminada hallada en la provincia de Buenos Aires en sedimentos del Barrancalobense (parte inferior del Marplatense), depositados en el Plioceno Tardío.

Los camélidos de mayor tamaño de América del Sur pertenecían a dos géneros: *Palaeolama*, creado por Paul Gervais en 1867 y característico de la región andina, y *Hemiauchenia*, creado por Henri Gervais y Florentino Ameghino en 1880, de amplia distribución geográfica fuera del área andina.

En sedimentos depositados durante las Edades Bonaerense y Lujanense se registra *Lama gracilis*, un pequeño camélido similar a la vicuña actual. El esqueleto más completo de este fósil se encuentra exhibido en el Museo Municipal y Centro de Investigaciones Paleontológicas y Arqueológicas de Salto "Dr. José Bonaparte", ubicado en la localidad de Salto, provincia de Buenos Aires, dirigido por el señor José Luis Ramírez.

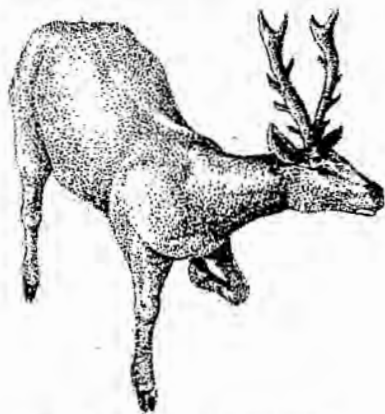
Cérvidos

Los cérvidos actuales de América del Sur pertenecen a la subfamilia de los odocoileinos, que incluye al pudú del sur (*Pudu pudu*), el pudú del norte (*Pudu mephistophiles*), la corzuela roja (*Mazama americana*), la corzuela parda (*Mazama gouazoubira*), la corzuela enana (*Mazama rufina*), el huemul (*Hippocamelus bisulcus*), el huemul del norte o taruca (*Hippocamelus antisensis*), el venado de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus*) y el ciervo de los pantanos (*Blastocerus dichotomus*). Los primeros registros del venado de las pampas corresponden a la Edad Lujanense.

En sedimentos depositados en la Edad Ensenadense se registran algunos cérvidos extintos muy peculiares, como *Epieuryceros* y *Antifer*, descritos por Florentino Ameghino, y en la Edad Lujanense se registra el género extinto *Morenelaphus*.

Los ciervos del género *Epieuryceros* se caracterizaban por tener cuernos muy ramificados o con forma de palma. Las especies del género *Antifer*, descrito por Florentino Ameghino en 1889, eran ciervos de gran envergadura provistos de cuernos de unos 60 centímetros de largo.

El género *Morenelaphus* es característico del Pleistoceno Medio y Tardío de la provincia de Buenos Aires. Su tamaño era menor que el de los actuales ciervos de los pantanos. La cornamenta estaba formada por cuernos robustos, cilíndricos o algo achatados, arqueados longitudinalmente en forma de "S" y terminados en dos o tres puntas. Muy próxima a la inserción del cuerno en el cráneo nace una primera ramificación, la garceta, con dos o tres puntas, y más arriba las sucesivas ramificaciones, que poseen una sola punta. Algunas especies de este género son *Morenelaphus lujanensis* y *Morenelaphus brachyceros*, dadas a conocer por Florentino Ameghino en 1888 y por Florentino Ameghino y Henri Gervais en 1880 respectivamente.



Ciervo del género *Morenelaphus*.

Insectívoros

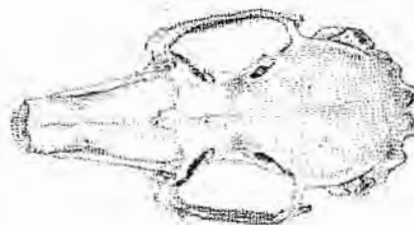
El orden de los insectívoros es uno de los más antiguos entre los mamíferos placentados. Está formado por especies de pequeño tamaño que se nutren de todo tipo de invertebrados, pero también de tubérculos y plantas acuáticas. Su aspecto es similar al de un ratón, pero con ojos pequeños, cuerpo cilíndrico, cabeza alargada y hocico prominente. Su dentición, erizada de tubérculos puntiagudos, recuerda a la de los mamíferos más primitivos.

Los sorícidos o musarañas son los insectívoros más numerosos, tanto entre las formas fósiles como actuales. Esta familia cosmopolita está limitada en América del Sur al género *Cryptotis*, que llegó como inmigrante en tiempos relativamente recientes. Las especies sudamericanas actuales son *Cryptotis avius*, de la cordillera oriental de Colombia; *Cryptotis montivagus*, de la zona andina del sur de Ecuador; *Cryptotis squamipes*, de la parte sur de la Cordillera Occidental de Colombia; *Cryptotis surinamensis*, de la Guayana Holandesa y *Cryptotis thomasi*, cuyas cuatro subespecies habitan las zonas cordilleranas de Ecuador, Colombia y Venezuela.

Lagomorfos

Los representantes actuales de este orden son las liebres, los conejos y las pikas. Su aspecto recuerda a los roedores, pero se diferencian de éstos, entre otras características, por poseer dos pares de incisivos superiores y la forma en que se insertan los músculos que intervienen en la masticación.

El orden de los lagomorfos se dividen en dos familias: los lepóridos, que incluye a los conejos y liebres, y los ocotónidos, que corresponde a las pikas norteamericanas y asiáticas.



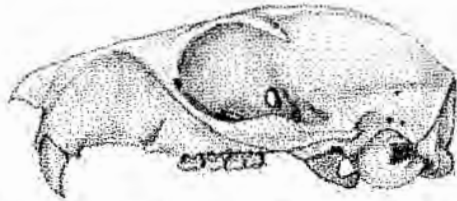
Cráneo de un lagomorfo del género *Sylvilagus* (según Gilbert).

En América del Sur, los lagomorfos no introducidos por el hombre están representados por el género *Sylvilagus*, perteneciente a la familia de los lepóridos. Este grupo ingresó en tiempos recientes. La especie actual,

Sylvilagus brasiliensis, es conocida como tapetí o liebre brasileña, que se encuentra distribuida desde Canadá hasta el norte de la Argentina.

Los roedores recién llegados

La familia de los esciúridos, a la que pertenecen las ardillas, ingresó a América del Sur en el Holoceno desde América del Norte, donde está representada por el género *Sciurus*.



Cráneo de la ardilla *Sciurus carolinensis* (según Gilbert).

Otra familia de roedores norteamericanos que ingresó en el Holoceno es la de los heterómidos, conocidos vulgarmente como ratas canguro o ratones mochileros. Estos roedores, pertenecientes al infraorden de los miomorfos, están adaptados para el salto y habitan en zonas desérticas. El género que vive en América del Sur es *Heteromys*, que posee escasa diferenciación y distribución.

Los verdaderos descubridores de América

A fines del Pleistoceno ingresaron a América del Sur los primeros pobladores humanos. Provenientes de Asia, estos grupos de cazadores-recolectores pasaron a América del Norte por un corredor terrestre ubicado en lo que hoy es el estrecho de Bering.

El primer autor que sugirió un origen asiático para los primitivos pobladores de América, ofreciendo alguna prueba en favor de esa tesis, fue el célebre viajero, naturalista y geógrafo alemán Alexander von Humboldt, que vivió entre 1769 y 1859. Sin embargo, fue recién a principios de este siglo cuando se elaboró una teoría del poblamiento prehistórico del Nuevo Mundo fundamentada en argumentos científicos. La nueva teoría era sostenida por un grupo de investigadores estadounidenses encabezados por el antropólogo Ales Hrdlicka.

Estos científicos sostenían que América se pobló a partir de migraciones provenientes de Asia, constituidas por grupos humanos dotados de una sencilla cultura de cazadores-recolectores. El ingreso al Nuevo Mundo se habría realizado a través del estrecho de Bering, cuerpo de agua que separa el noreste de Sibe-

ria del oeste de Alaska y que en la actualidad tiene un ancho mínimo de 85 kilómetros.

Christy Turner II, antropólogo de la Arizona University, observó en 1974 que podía dividir a los pueblos del este asiático en dos grandes grupos, basándose en ciertas características de la dentadura. Una de las particularidades de la dentición que el investigador utilizó para clasificar a los pueblos de la costa oriental del Pacífico fue la marcada diferencia en la frecuencia de aparición en cada grupo de incisivos superiores con forma de pala. Estos deben su nombre a la presencia de crestas marginales, muy desarrolladas en su superficie interna, que le dan al diente tal apariencia.

Este rasgo aparecía con poca frecuencia entre los pobladores del archipiélago de La Sonda, dentro del cual se encuentran Sumatra, Java y la isla de Bali. Por esta razón Turner denominó sondadontos a los integrantes de este grupo humano.

En el este de China, la frecuencia con que aparecen los incisivos superiores con forma de pala es alta. De ahí deriva el nombre de sinodontía que usó el científico para este modelo dental (*sino* = chino), que se encuentra entre las poblaciones más septentrionales y árticas del este de Asia y en los habitantes primitivos del continente americano.

Turner supone que hace unos 20.000 años comenzaron una serie de migraciones que, partiendo del archipiélago de La Sonda, pobló, entre otras regiones, la Polinesia y el interior del continente sudoriental asiático. Durante la expansión hacia el Norte, en el interior del continente evolucionó el otro modelo dental caracterizado, entre otras particularidades, por la elevada frecuencia de aparición de incisivos con forma de pala.

Las pruebas suministradas por la antropología dental refuerzan las aportadas por la arqueología, la que revela que hace unos 12.000 años familias siberianas atravesaron lo que es hoy el estrecho de Bering y llegaron a Alaska.

Turner afirma que unas cincuenta generaciones más tarde (hace unos 11.000 años), con una media de 16 kilómetros por año, estos primitivos pobladores habían alcanzado la punta meridional de Chile.

Para explicar la enorme variación entre los distintos grupos nativos americanos, Turner, junto con Joseph Greenberg (lingüista de la Stanford University) y Stephen Zegura (antropólogo físico de la Arizona University), se inclina por suponer que se produjeron tres oleadas migratorias, las que posiblemente estaban muy próximas en el tiempo.



Incisivo humano con forma de pala.

La primera migración la habría realizado hace unos 12.000 años la familia Amerindia, que corresponde a los paleoindios, antepasados de todos los aborígenes sudamericanos y de la mayoría de los norteamericanos. La hipótesis de los amerindios se vio apoyada en 1990 por las investigaciones realizadas por Douglas Wallace sobre ADN mitocondrial de los aborígenes de América.

Pero no todos los antropólogos aceptan plenamente la teoría de Turner de las tres migraciones. En la década de 1990, Walter Neves, del Instituto de Biociencias de la Universidade de Sao Paulo, y Héctor Pucciarelli, del Museo de La Plata, presentaron ciertas evidencias paleoantropológicas que sugerirían que las primeras poblaciones sudamericanas presentaban mayor similitud morfológica con poblaciones del Pacífico sur que con las del noreste de Asia. Las investigaciones de Neves y Pucciarelli hacen suponer que hubo una ocupación premongoloide del Nuevo Mundo y que el lugar de partida debería ser ubicado en el centro de Asia.

La teoría de una ocupación de América anterior a los 12.000 años antes del presente sería concordante con el hallazgo de posibles restos de fogones de 32.000 años en el sitio de Pedra Furada, en el noreste de Brasil. Este descubrimiento fue anunciado en 1986 por la arqueóloga Niede Guidon, de la Ecole des Hautes Etudes en Sciences Sociales, de París. En la década de 1990, Laura Miotti, arqueóloga del Museo de La Plata, realizó en la provincia de Santa Cruz, Argentina, unos hallazgos que parecen llevar el poblamiento del extremo sur de América del Sur a más de 13.000 años antes del presente.

En diciembre de 2001, en la revista de noticias *Mammoth Trumpet*, publicada por el Center for the Study of the First American de la Oregon State University, se dio a conocer una nueva hipótesis acerca del poblamiento americano. Dos arqueólogos, Dennis Stanford, de la Smithsonian Institution, y Bruce Bradley, sugieren que los primeros habitantes de América pudieron haber ingresado desde Europa a través del Atlántico.

De acuerdo a estos dos investigadores, el primer poblamiento de América fue realizado hace por lo menos 18.000 años, en el máximo de la última glaciación, por grupos provenientes de la Península Ibérica pertenecientes a la parte final de la fase cultural Solutrense del Paleolítico Superior.

La suposición de Stanford y Bradley se basa en la similitud de las tecnologías líticas solutrenses y las del tipo Clovis, que corresponden a los primeros habitantes de América. Las puntas de proyectil de los solutrenses, realizadas en piedra, tenían forma de una hoja de laurel y eran alargadas, delgadas, finas y dotadas de un fino retoque que da a la pieza el aspecto de tener escamas. Estas tecnologías no son conocidas en Asia, donde deberían hallarse si el pasaje se hubiese producido a través del estrecho de Bering.



Punta de proyectil de la cultura Clovis.

Stanford y Bradley dicen que el arribo desde Europa se habría producido vía océano Atlántico, cuando grandes masas de hielo cubrían buena parte del norte de Europa. Por navegación al borde de estos hielos, y previa escala en los Grandes Bancos, se habría producido el arribo a las costas de América del Norte.

Los artefactos de la cultura Clovis, de unos 13.500 años de antigüedad, fueron hallados inicialmente en la parte oriental de Nueva México, Estados Unidos de América, entre los lugares denominados Clovis y Portales.

El Cuaternario

El Periodo Cuaternario abarca los últimos 1,8 millones de años de la Era Cenozoica y comprende a las épocas Pleistoceno y Holoceno. La finalización del Pleistoceno se fijó en 10.000 años antes del presente.

Climáticamente, el Cuaternario se caracteriza por una sucesión de periodos glaciales, en los cuales se produjeron importantes descensos de las temperaturas globales y un avance de los hielos continentales (sobre todo en la parte septentrional del Hemisferio Norte); e interglaciales como el actual, con condiciones más benignas.

El Cuaternario se divide en cuatro Pisos que representan a sendas Edades, cuyos nombres son Ensenadense, Bonaerense, Lujanense y Platense. El Ensenadense se extiende desde el inicio del Pleistoceno hasta menos de 780.000 años, posiblemente 500.000 años. Luego le siguen el Bonaerense, que llega probablemente hasta 130.000 años antes del presente; el Lujanense, que se extiende hasta 8.000 años atrás y, finalmente, el Platense, que llega hasta el siglo XVI.

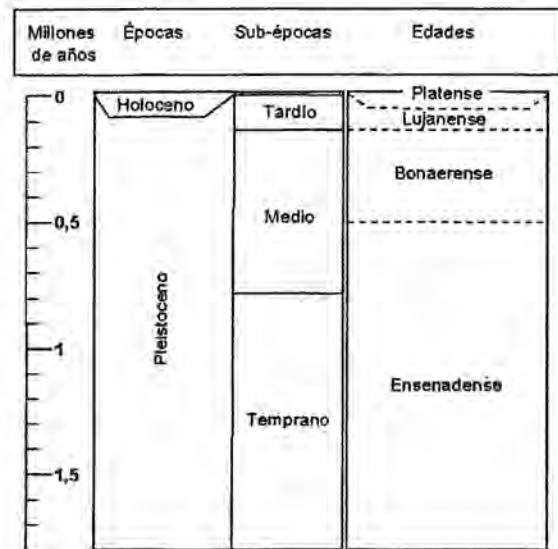
La denominación Ensenadense fue creada por Florentino Ameghino en 1889 sobre la base de las observaciones realizadas en la localidad de Ensenada, provincia de Buenos Aires, durante la construcción del puerto de La Plata. Allí observó un espesor de 7 a 8 metros de sedimentos por debajo del nivel del río que también llamaba Pampeano Inferior.

El nombre Bonaerense fue reutilizado en 1998 por Tonni y Cione. Estos dos paleontólogos confirmaron la idea original de Florentino Ameghino de que se podía subdividir a la parte superior de su Formación Pampeana en los Pisos Bonaerense y Lujanense, basándose en las diferencias de su contenido fosilífero.

También se debe a Florentino Ameghino la denominación Lujanense, que fue acuñada en 1889 para designar a los sedimentos que constituirían la parte superior de su Formación Pampeana y que en sus trabajos anteriores denominaba Pampeano Lacustre. La descripción detallada de la localidad tipo la realizó en 1884, en la barranca izquierda del río Luján, en la entonces Villa de Luján, provincia de Buenos Aires.

El término "piso platense" fue propuesto por Adolfo Doering en 1882 para designar el horizonte superior del "Diluvial" argentino en general y de la pampa en particular. En 1889, Florentino Ameghino estableció que el "Platense" o "Post-pampeano lacustre" se depo-

sitó tierra adentro, en grandes lagunas a lo largo del curso de antiguos ríos, al final del Cuaternario. Ameghino observó que el Platense yace a menudo directamente sobre el Lujanense.



División del Cuaternario.

El frío comienzo del Pleistoceno

Durante una campaña del Departamento Científico Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata a la costa atlántica bonaerense se halló el cráneo de un loro fósil que vivió hace más de dos millones y medio de años, el más antiguo de Sud y Centro América. El descubrimiento lo efectuó Tonni, en las barrancas de la playa Terrazas del Marquesado, partido de General Pueyrredón.

El fósil fue preparado para su estudio por el técnico José Laza, mientras que la identificación fue realizada por Tonni junto con Jorge Noriega. Por comparación con cráneos de especies fósiles y vivientes, los dos paleontólogos comprobaron que el fósil estaba relacionado con el género *Nandayus*, al cual pertenece la actual cotorra de cabeza negra.

El cráneo del loro, proviene de sedimentos depositados durante el Vorohuense (Plioceno Tardío). Tonni halló también huesos de mamíferos pertenecientes a las familias del coati y a la de unos roedores conocidos como ratas espinosas. Los integrantes de ambos grupos habitan hoy en regiones con climas tropicales y subtropicales.

La cotorra de cabeza negra actualmente vive en las zonas de grandes bosques y montes del Brasil, Bolivia, Paraguay y de las provincias argentinas de Formosa, Chaco y Misiones. Es uno de los loros de aspecto más vistoso por los contrastes que ofrece la coloración de su plumaje, especialmente el negro intenso que cubre gran parte de la cabeza.

La fauna fósil asociada con el loro hallado en las Terrazas del Marquesado y las condiciones ambientales en las que se encuentran hoy la cotorra de cabeza negra, permiten confirmar que a fines del Plioceno reinaba en la zona un clima cálido.

Hace unos 2,4 millones de años hubo un cambio en la fauna que estaba relacionado con un descenso global de la temperatura. Este enfriamiento del planeta se corresponde con una glaciación en el Hemisferio Norte denominada Donau. Muchos investigadores tomaron al comienzo de este acontecimiento como el límite entre las épocas Plioceno y Pleistoceno, aunque actualmente el límite se ubica en 1,8 o 1,64 millones de años.

En 1981, Frank Kyte, Lei Zhou y John Wasson, del Institute of Geophysics and Planetary Physics, University of California, anunciaron en la revista inglesa *Nature* el hallazgo de cantidades anormalmente altas de iridio y de fragmentos de meteoritos en sedimentos del Plioceno Tardío recuperados de una muestra proveniente del sudeste del Océano Pacífico, a unos 1.400 kilómetros al oeste del Cabo de Hornos.

Más tarde, después de analizar otras cinco muestras del fondo oceánico, los investigadores encontraron en una de ellas concentraciones de iridio comparables a las halladas en el límite Cretácico-Terciario, atribuible a un asteroide de gran tamaño que pudo haber causado la extinción masiva de dinosaurios y otras formas vivientes de la Era Mesozoica. Kyte, Zhou y Wasson estiman que el asteroide que habría caído a fines del Plioceno tendría un diámetro de por lo menos 500 metros, una masa superior a 2,5 billones de toneladas y una energía cinética equivalente a la energía desarrollada en la explosión de 12 mil millones de toneladas de trinitrotolueno. A diferencia del evento ocurrido en el límite Cretácico-Terciario, este impacto no habría estado relacionado con extinciones masivas sino con un deterioro de las condiciones climáticas del Plioceno Tardío, coincidentes con el comienzo de una era glacial.

Los tres investigadores de la California University estiman que la caída del asteroide en el mar pudo haber inyectado en la estratosfera por lo menos mil millones de toneladas de agua, causando nubes de gran altitud. Estas nubes podrían haber aumentado la capacidad de reflexión del calor proveniente del Sol, lo que se pudo

haber traducido en un rápido descenso de la temperatura global. El efecto producido por las nubes se sumó al enfriamiento que posiblemente tuvo su origen en la gran excentricidad de la órbita terrestre, que alcanza valores máximos cada cien mil años. Este cambio climático produjo en la Argentina un corrimiento hacia el norte de la biota adaptada a condiciones cálidas, de la cual formaba parte el loro hallado por Tonni.

Los xenartros o edentados

El grupo de los xenartros o edentados se subdivide en los de los cingulados, pilosos y vermilinguos.



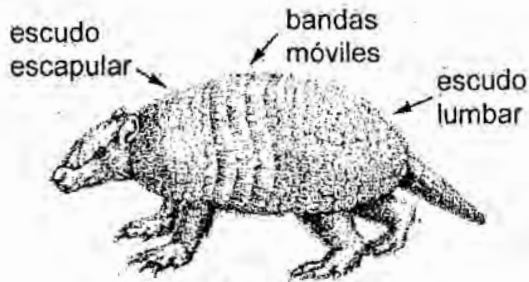
Clasificación de los xenartros.

Los cingulados, también denominados loricados, están provistos de una armadura dérmica. Se subdividen en dasipodoideos, grupo que incluye a los armadillos fósiles y vivientes, y gliptodontoideos. El caparazón de los dasipodoideos está formado por dos escudos, escapular (en la parte anterior) y lumbar (en la posterior), que están separados por un cierto número de bandas transversales móviles. Los gliptodontoideos, exclusivamente fósiles, se caracterizan por su caparazón formado por una sola pieza.

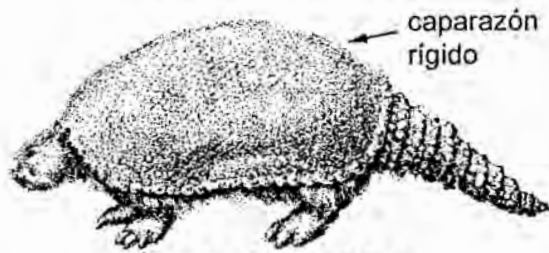
Después de haber realizado un análisis cladístico, George F. Engelmann, del Department of Geology, Marshall University, propuso en 1985 dividir a los cingulados en dos grandes grupos, uno que incluye a los gliptodontes, los pampaterinos y los eutatinos, y otro que comprende a los restantes armadillos, entre los que se encuentran los dasipódidos.

Los xenartros pilosos, también denominados tardígrados, se caracterizan por poseer el cuerpo cubierto de un espeso pelo, sin una armadura como en los cingulados, aunque en algunas formas fósiles había un escudo óseo debajo de la piel. Este grupo incluye a los

entelopsoides, los megalonicoideos y los bradipoideos.



Dasipodoideo



Gliptodontoideo

Clasificación de los xenartros cingulados.

El grupo de los entelopsoides fue creada por Rosendo Pascual en 1960 para agrupar a tardígrados terrestres del Santacrucense de la Argentina caracterizados por poseer más dientes que los de otros grupos de pilosos. El género tipo es *Entelops*, descrito por Ameghino en 1887. La presencia de incisivos en *Entelops* es una característica inusual en los edentados y posiblemente este género esté relacionado con formas ancestrales a los edentados y a los paleodontos, un reducido grupo de pequeños mamíferos fósiles del Paleógeno norteamericano.

El grupo de los megalonicoideos está formada por los tardígrados terrestres, como los milodontes y los megaterios, mientras que el de los bradipoideos comprende a los perezosos, que poseen hábitos arborícolas.

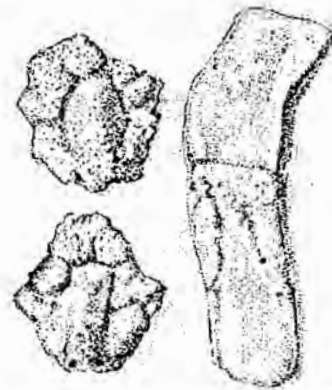
Los vermilinguos presentan adaptaciones muy marcadas para alimentarse de hormigas, como ausencia total de dientes, cráneo cilíndrico y alargado con un largo hocico, mandíbula reducida a un par de varillas, capacidad de los miembros anteriores para excavar, lengua delgada, larga, pegajosa y retráctil. Al igual que los xenartros pilosos tienen el cuerpo cubierto de pelos. Hay especies de vida arborícola y otras que son terrestres.

Los armadillos

Durante el Pleistoceno, los armadillos estaban representado por los eufractinos, dasipodinos, clamiforinos, priodontinos, eutatinos y pampatéricos.

Los integrantes del grupo de los eufractinos poseen de seis a once bandas en el caparazón. Tanto el caparazón como la región inferior del cuerpo están cubiertos de abundantes cerdas. Este grupo comprende a los géneros actuales *Euphractus*, *Chaetophractus* y *Zaedyus*. Al género *Euphractus* pertenecen los armadillos de seis bandas, mientras que *Chaetophractus* incluye al peludo (*Chaetophractus villosus*) y al pichi llorón (*Chaetophractus vellerosus*) y *Zaedyus* al pichi de la Patagonia.

El género tipo de los dasipodinos es *Dasyus*, al cual pertenece la mulita, *Dasyus hybridus*. Si bien las formas actuales son relativamente pequeñas, en el Pleistoceno hubo dasipodinos de gran tamaño, como el *Propraopus grandis*, que medía 1,20 metros en total.



Placas de los escudos (izquierda) y de las bandas móviles del *Propraopus grandis* (según Pascual et al.).

El pichiciego menor, *Chlamyphorus truncatus*, es el más pequeño de los armadillos actuales. Este integrante del grupo de los clamiforinos mide unos 15 centímetros de largo, incluida la cabeza y el cuerpo. Curiosamente, el caparazón de este animal se extiende desde el hocico hasta la parte trasera, sin la habitual diferenciación entre el escudete cefálico y el caparazón propiamente dicho, como ocurre en el resto de los armadillos. Posee un escudete circular trasero del que arranca una cola delgada y achatada, totalmente revestida de placas. El caparazón del pichiciego menor está unido al cuerpo solamente en la columna vertebral, lo que le da libertad de movimiento al cuerpo y una extraordinaria flexibilidad al caparazón.

El pichiciego mayor, *Chlamyphorus retusus*, es algo más grande que el anterior y se diferencia también en

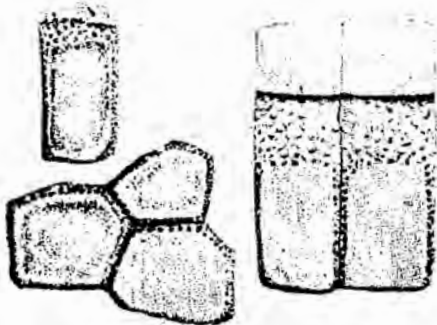
que el caparazón dorsal está unido a la piel, como en los otros armadillos.

Los priodontinos, eutatinos y pampatéridos, junto con algunos representantes de los dasipodinos, incluyen a los armadillos más grandes del Pleistoceno.

El mayor armadillo actual, el tatú carreta (*Priodontes maximus*) pertenece al grupo de los priodontinos. Este animal llega a medir 1,60 metros de largo total, de los cuales unos 0,50 metros corresponden a la cola. El caparazón del tatú carreta está desprovisto de pelos y posee una dentadura formada por 50 pequeños dientes.

Los eutatinos no tienen representantes vivientes. Estos enormes armadillos tenían el caparazón poco abombado y el escudo escapular no estaba bien diferenciado. El nombre de esta familia se debe al género *Eutatus*, que vivió desde el Vorohuense al Lujanense.

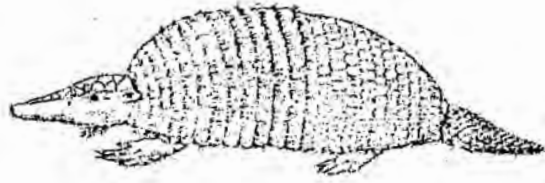
Todos los armadillos citados pertenecen a la familia de los dasipódidos, mientras que *Pampatherium* y formas afines se incluyen en otra familia, de los pampatéridos. El *Pampatherium* (animal de las pampas), procede de sedimentos de Edades Chapadmalalense a Lujanense de la Argentina, Tarija (Bolivia) y sur de Brasil. Otro género de esa época es *Holmesina*, de Brasil, Ecuador, México y el sur de los Estados Unidos.



Placas de los escudos (izquierda) y de una de las bandas móviles del *Pampatherium typum* (según Ameghino).

Un hallazgo excepcional

En la localidad de Lobos, provincia de Buenos Aires, en 1999 se descubrió un esqueleto completo de un armadillo gigante de la especie *Eutatus seguini*. El fósil fue hallado por personal del Museo Municipal de Salto, en sedimentos depositados durante la Edad Lujanense, y fue estudiado por Vizcaino y Susana Bargo, paleontóloga del Museo de La Plata.



Reconstrucción de un armadillo del género *Eutatus* (según Rusconi).

Este es el primer esqueleto completo de *Eutatus seguini* guardado en un museo de la Argentina. Mientras que los restos de caparazón de este armadillo fósil son relativamente frecuentes en la región pampeana, los elementos conocidos del esqueleto eran, antes de este hallazgo, aislados y escasos, y los especímenes más completos estaban depositados en el Muséum National d'Histoire Naturelle, de París, y en el Museo Paleontológico de Valencia, lo que dificultaba su estudio.

Teniendo en cuenta las medidas del esqueleto, Vizcaino y Bargo calcularon que la masa de este armadillo era de aproximadamente 55 kilogramos, valor cercano a los máximos registrados para el tatú carreta. Los paleontólogos encontraron, además, que las medidas corporales de *Eutatus seguini* eran coherentes con los diámetros de los túneles observados en afloramientos de la provincia de Buenos Aires pertenecientes al Pleistoceno, la época geológica en que vivió este armadillo.

Las investigaciones que realizaron Vizcaino y Bargo del aparato masticatorio del fósil indica que presenta adaptaciones a una dieta predominantemente herbívora. Este animal muestra características únicas cuando se lo compara con los armadillos actuales, por cuanto alcanza un tamaño comparable al del tatú carreta (que está hiperespecializado en cavar cuevas y se alimenta de hormigas) aunque con menor especialización cavadora y una adaptación alimentaria completamente diferente.

Casi coincidiendo con este descubrimiento, Vizcaino y Bargo habían anunciado en una importante revista científica los resultados de sus estudios sobre el aparato masticatorio del *Eutatus* basado en especímenes descubiertos con anterioridad. Las características del aparato masticatorio de este armadillo se asemejan a las de ciertos animales ramoneadores de tamaño moderado, como algunos ciervos y antílopes, pero son diferentes a las de los caballos y vacas. Esto sugiere que el *Eutatus* era principalmente ramoneador, adaptado a alimentarse de una variedad de materiales vegetales tales como hojas y brotes, y posiblemente también de algunos pastos.

Una paleocueva urbana

En Mar del Plata, a unos 1.200 metros de la costa y a la altura del faro de Punta Mogotes, se produjo casualmente un importante hallazgo paleontológico. Mientras se realizaba una excavación para la construcción de un pozo séptico, ante los ojos del pocero apareció sorpresivamente, a una profundidad de cuatro metros, lo que más tarde se identificaría como la cueva que habitó un armadillo fósil a fines del Pleistoceno.

La cueva se compone de dos galerías de distinta longitud interconectadas por un pequeño túnel. Su sección transversal es semicircular con la base plana y de dimensiones muy constantes. Las tareas de prospección las realizó Carlos Quintana, paleontólogo del Centro Regional de Arqueología Bonaerense de Mar del Plata. Los resultados de sus investigaciones los publicó en 1992 en *Ameghiniana*, la revista de la Asociación Paleontológica Argentina.

De acuerdo con las mediciones que realizó Quintana, los valores promedios del ancho y del alto son 93 y 76 centímetros. La galería mayor tiene un largo de 23 metros y presenta una forma de J.

Debido a que no se encontraron restos fósiles no es posible identificar con precisión al animal que habitaba en esta paleocueva. Sin embargo, en virtud de sus dimensiones transversas (que en general se aproximan al diámetro corporal de su constructor) y al registro de la fauna fósil de la región pampeana, Quintana supone que debió haber sido un armadillo de gran tamaño. Entre estos grandes armadillos estaban los de los géneros *Eutatus*, *Propraopus* y *Pampatherium*.

Dentro del grupo de los extintos gliptodontes se encontraban los esclerocaliptos, muchos de los cuales poseían tallas que se ajustan a las dimensiones de la cueva. A pesar de esto, Quintana descarta la posibilidad de que la hayan habitado debido a la imposibilidad funcional de los gliptodontes para la excavación, ya que poseían un caparazón rígido y carecían de uñas de gran tamaño. Las marcas situadas en la pared y techo de la cueva son interpretadas por el paleontólogo como la consecuencia de la utilización de las manos como órgano excavador, siendo las mismas el rasgo producido por las uñas durante la acción cavadora. Estas marcas fueron estudiadas a partir de cuatro moldes de yeso.

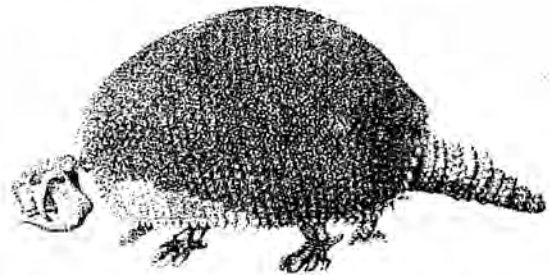
La particularidad de hallarse fuera de los afloramientos costeros y a profundidad dificultó la tarea de la estimación de la antigüedad de la cueva. Sin embargo, sobre la base de un tipo de sedimentos que se encuentran ampliamente distribuidos en la región, se estima que

pudo haber sido construida hace unos 15.000 a 30.000 años.

En los acantilados costeros de Mar del Plata y también al sur de Punta Negra (partido de Necochea) se encontraron cuevas cuyas dimensiones transversales se corresponden con la hallada cerca del faro de Punta Mogotes. Las ventajas que poseía esta última paleocueva para el relevamiento de sus características internas eran la ausencia de un relleno sedimentario y la accesibilidad, ya que no se encontraba en los acantilados sino en el subsuelo de una zona urbana. Lamentablemente, y a pesar de los esfuerzos realizados por Quintana, se siguió con las tareas de construcción del pozo séptico, perdiéndose de esta forma la posibilidad de realizar futuros estudios en este importante sitio de interés paleontológico.

Los gliptodontes

El primer hallazgo de un gliptodonte fue realizado en 1760 por el jesuita inglés Thomas Falkner a orillas del río Carcarañá, en la provincia de Santa Fe. Este fósil fue descrito unos años más tarde por el naturalista francés Alcides Dessalines d'Orbigny, quien efectuó varios viajes a América del Sur.



Esqueleto y caparazones cefálico, dorsal y caudal del *Glyptodon* (según Burmeister).

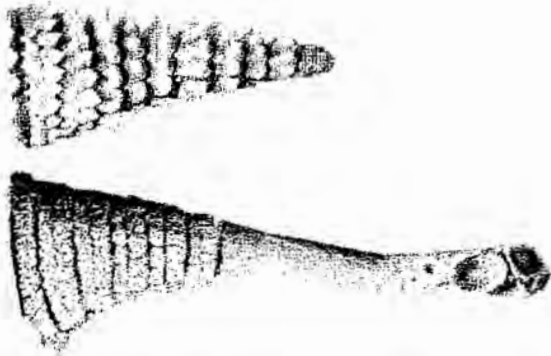
Los gliptodontes abundaban durante el Pleistoceno y algunas especies llegaron a sobrevivir hasta el Holoceno Temprano. Estos animales poseían un caparazón muy fuerte, formado por la unión de un gran número de placas óseas, tetra, penta o hexagonales, con un espesor comprendido entre aproximadamente 1 y algo más de 5 centímetros, fuertemente unidas entre sí por suturas. Las placas generalmente presentan en su cara externa una ornamentación en relieve, aunque pueden ser lisas con algunas cavidades. La ornamentación varía mucho de un género a otro, y hasta en especies distintas del mismo género, y constituye una guía para la sistemática de los gliptodontes.



Esqueleto de un gliptodonte del género *Glyptodon* (según Burmeister).

La cabeza y la cola de los gliptodontes también estaban protegidas por un caparazón óseo. Las placas del escudo cefálico eran mucho menores que las del caparazón dorsal, eran rugosas y se extendían hasta la región nasal. La cola poseía un sólido envoltorio de sección casi circular, formado por placas óseas soldadas fuertemente entre sí.

En muchos gliptodontes la cola terminaba en un tubo, y el extremo podía tener forma de maza, que probablemente usarían para su defensa. En las especies del género *Glyptodon*, la cola carecía de tubo caudal y estaba totalmente protegida por una serie de anillos móviles, de diámetro decreciente.



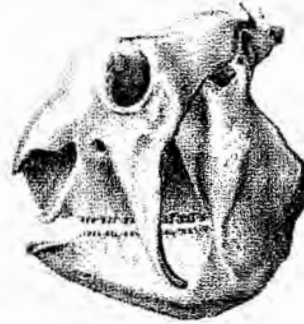
Colas de los gliptodontes *Glyptodon clavipes* (arriba) (según Pascual *et al.*) y *Doedicurus clavicaudatus* (según Lydekker).

El caparazón dorsal estaba soldado a la columna vertebral. Para adaptarse a una armadura tan pesada, el esqueleto interno de los gliptodontes presentaba notables modificaciones, principalmente en la columna vertebral, donde varias vértebras estaban soldadas entre sí.

El cráneo de estos animales tenía una forma muy particular, era pequeño con relación al resto del cuerpo, corto, muy alto y truncado anteriormente. La mandíbula también tenía una forma muy singular y presentaba un

desarrollo inusual. Los gliptodontes poseían, debajo de los arcos cigomáticos, dos característicos procesos maxilares verticales, en forma de espina, que servían para la inserción de los músculos de la mandíbula. Poseían 32 dientes prismáticos trilobulados, dispuestos en una serie continua.

Los gliptodontes constituyen una sola familia, que se subdivide en cuatro subfamilias: propaleohoploforinos, esclerocaliptinos, doedicurinos y gliptodontinos.



Cráneo del *Glyptodon* (según Burmeister).

La subfamilia de los propaleohoploforinos incluye a los gliptodontes más antiguos. Eran de pequeño tamaño, con una masa de unos 50 kilogramos (todas las masas mencionadas fueron estimadas por Fariña), un caparazón ligeramente flexible y compuesto por fajas transversales. Los gliptodontes del género *Propalaeohoplophorus* conservaban, como reminiscencia ancestral, dos dientes incisivos superiores no funcionales. El registro de propaleohoploforinos se extiende desde el Eoceno Medio (Edad Mustersense) hasta el Mioceno.

Los esclerocaliptinos vivieron desde el Mioceno Tardío hasta el Pleistoceno. El estuche caudal comprende seis anillos con dos filas de placas y un tubo cilíndrico en el extremo, largo y formado por numerosas placas fusionadas, que en algunos casos debería estar provisto de espinas.

Uno de los géneros de la subfamilia de los esclerocaliptinos es *Panochthus*, integrado por especies de gran tamaño cuyas masas posiblemente superaban los 1.000 kilogramos. Así, el *Panochthus tuberculatus* era casi tan grande como un rinoceronte. A no ser por las placas de las proximidades de los bordes, todas las demás están desprovistas de una figura central, cuya ornamentación externa era apenas un agregado de muchas pequeñas figuras (de unos 5 a 8 milímetros de largo cada una) con forma variable, hexagonal, pentagonal o de paralelogramo. Estas figuras están separadas entre sí por surcos estrechos y poco profundos. Una placa típica tiene unos 3 centímetros de espesor, 4 centímetros de ancho y 6 centímetros de alto. Estos

gliptodontes vivieron en las Edades Ensenadense y Lujanense.

Contrastando con los gigantes gliptodontes del género *Panochthus*, los de los géneros *Sclerocalyptus* y *Hoplophorus* eran los más pequeños del Pleistoceno, y sus masas se estiman en unos 280 kilogramos.

Los esclerocaliptos tenían el caparazón alargado y bajo, formado por placas con una ornamentación central de forma oval rodeada de un conjunto de figuras más pequeñas, todas ellas separadas por surcos someros. El tubo caudal es cilíndrico, algo aplanado dorsoventralmente y curvado hacia arriba. Está ornamentado con dibujos similares a los de las placas del caparazón, destacándose en el extremo distal (el alejado del cuerpo) dos grandes figuras ovales que seguramente representan la cicatriz dejada por la inserción de estructuras córneas, como tubérculos o grandes espinas. El género *Sclerocalyptus* se registra en sedimentos de Edades Ensenadense y Lujanense. Su pariente cercano, *Hoplophorus*, se encuentra en el Pleistoceno de Brasil.



Superficie de masticación de un diente superior del *Glyptodon reticulatus* (modificado de Burmeister).

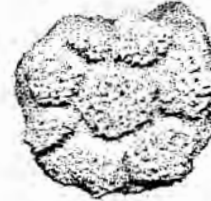
Los gliptodontes de la subfamilia de los doedicurinos vivieron entre el Mioceno Tardío y el Pleistoceno, aunque algunas especies lograron sobrevivir hasta el Holoceno Temprano. Tenían una larga cola terminada en un tubo muy achatado y engrosado en el extremo distal, con forma de clava. Este extremo presenta cicatrices elípticas que probablemente representen la base de espinas córneas. El caparazón es aproximadamente hemisférico, alto y formado por gruesas placas planas o algo cóncavas, atravesadas por varias perforaciones delgadas.



Panochthus



Doedicurus



Glyptodon



Sclerocalyptus

Placas de la coraza dorsal de algunos gliptodontes del Cuaternario.

El mayor de los doedicurinos es el *Doedicurus clavicaudatus*, que llegaba a medir 3,60 metros de largo, de los cuales unos 2 metros corresponden al caparazón, siendo su masa estimada de unos 1.400 kilogramos. La región caudal se encuentra protegida por un esqueleto externo que forma un tubo caudal rígido, precedido por seis anillos de dos hileras de placas cada uno. El cráneo de este gliptodonte es notable por la situación muy alta de sus fosas nasales. Los restos del *Doedicurus clavicaudatus* son frecuentes en sedimentos del Pleistoceno Tardío de la Argentina, Uruguay y sur de Brasil.

Los gliptodontinos vivieron durante el Plioceno y el Pleistoceno. El género típico es *Glyptodon*, del Pleistoceno de la Argentina, Uruguay, Brasil, Bolivia y México.

Las placas de los gliptodontes del género *Glyptodon* están ornamentadas con una figura central con forma de un polígono irregular, a veces casi circular, rodeado de otras figuras poligonales. Todas las figuras están separadas por un surco profundo. A veces, las figuras periféricas son comunes a las placas contiguas. Debido a la presencia de numerosas y minúsculas perforaciones vasculares, diseminadas en toda la superficie, las placas de los gliptodontinos tienen una textura rugosa. Las placas del borde del caparazón tienen forma cónica o piramidal.

La cola de estos gliptodontes estaba protegida en toda su extensión por una serie de anillos móviles, de diámetro decreciente hacia el extremo distal, formado por dos o tres hileras de placas provistas de tubérculos. Como se señaló, los gliptodontes del género *Glyptodon* no tenían un tubo caudal.

Las especies del género *Glyptodon* de mayor tamaño llegaban a medir unos 2 metros de largo y 1,20 metros de altura, y su masa superaba los 1.000 kilogramos. La especie mejor conocida es el *Glyptodon reticulatus*.

Florentino Ameghino creía que el caparazón de los gliptodontes pudo ser usado por los paleoindios a modo de carpa, tal como se representa en una pintura del Museo de La Plata.

Un gliptodonte gigante

En una cantera destinada a la extracción de "tosca" para fundaciones, ubicada en las cercanías de la ciudad de La Plata, provincia de Buenos Aires, se encontró el cráneo incompleto y una tibia de un gliptodonte gigante, el más grande de todos los gliptodontes conocidos. El estudio de este fósil lo realizaron los paleontólogos Scillato-Yané y Carlini.

Los sedimentos en los que se descubrió a este gliptodonte se depositaron hace unos 780.000 años, durante la parte final de la Edad Ensenadense. Scillato-Yané y Carlini suponen que pertenece a la especie *Panochthus intermedius*, que fue descrita a fines del siglo pasado por el paleontólogo inglés Richard Lydekker a partir de un caparazón descubierto durante las excavaciones del puerto de Buenos Aires.



Reconstrucción del *Panochthus intermedius* (según Scillato-Yané y Carlini).

Este gigantesco acorazado, cuya masa se estima en unos 2.000 kilogramos, es el que muestra los caracteres más primitivos de su grupo. Mientras que en sus parientes más modernos la parte anterior del rostro estaba inflada como consecuencia de un ahuecamiento o neumatización, cuya ventaja era disminuir el peso de la cabeza, en el ejemplar hallado en la cantera de La Plata esa neumatización es incipiente. Además, su cráneo era más alargado que el de los más modernos.

En los mismos sedimentos, los paleontólogos del Museo de La Plata hallaron también restos de gliptodontes pertenecientes a otras especies, placas de las corazas de armadillos y huesos del *Mesotherium cristatum*, ungulado característico (al igual que el *Panochthus intermedius*) de la Edad Ensenadense.

Los cazadores de gliptodontes

En el partido de Azul (provincia de Buenos Aires), a orillas del arroyo del mismo nombre y dentro de una estancia llamada La Moderna, un grupo de científicos del Instituto de Investigaciones Antropológicas de Olavarría, dirigido por el arqueólogo Floreal Palanca, excavó en la década de 1970 lo que resultó ser un antiguo sitio de caza de gliptodontes del género *Doedicurus*. Junto con los restos de este gigantesco gliptodonte, los investigadores hallaron instrumental de piedra no muy elaborado, confeccionado principalmente en cuarzo.

De acuerdo a Politis, los fabricantes de estos utensilios sólo habrían deseado obtener simples filos muy cortantes para carnear una presa con gran volumen de masa muscular. Este sitio arqueológico aportó la primera evidencia post Ameghino confiable para probar la coexistencia del hombre con la fauna del Pleistoceno de la región pampeana.

Ese sitio arqueológico fue estudiado nuevamente por Politis en 1983 y 1984. De acuerdo a este arqueólogo, La Moderna está ubicada en un antiguo pantano, hoy seccionado por el cauce del arroyo Azul, cuya antigüedad se remonta a unos 7.000 años antes del presente.

El bipedismo de los gliptodontes

Un estudio presentado en 1993 por Fariña y Pablo Artigas, de la Facultad de Medicina de la misma Universidad de la República, Montevideo, indica que los gliptodontes de los géneros *Sclerocalyptus*, *Doedicurus*, *Panochthus* y *Glyptodon* eran capaces de realizar actividades exigentes en posición bípeda. Fariña y Artigas llegaron a esta conclusión después de haber realizado un estudio biomecánico, en el que se estimó un parámetro, llamado indicador de capacidad atlética, para el húmero y fémur en posición cuadrúpeda y para fémur en posición bípeda en cada uno de estos gliptodontes pleistocénicos.

Si todo el peso del cuerpo estuviese soportado por las patas traseras, el fémur de estos gliptodontes seguiría teniendo un mejor desempeño que el húmero en la postura cuadrúpeda normal. En cambio, el análisis biomecánico de las extremidades del *Propalaeohoplaphorus* indica que este género santacrucense era incapaz de desarrollar actividades en posición bípeda que exijan un cierto esfuerzo.

Frecuentemente, los armadillos actuales se paran sobre sus patas traseras para husmear el aire, pero esta actividad no es muy exigente desde el punto de vista biomecánico. Fariña supone que los grandes

gliptodontes pleistocénicos adoptaban la postura bípeda en las luchas entre ejemplares de la misma especie, en la que usaban la cola para golpearse. Esta suposición explicaría la presencia de fracturas, con sus respectivos callos de curación, que se observa en varios caparazones de gliptodontes.

Burmeister tenía razón

Durante más de un siglo, los paleontólogos aceptaron que los gliptodontes poseían solamente una coraza dorsal, como los armadillos actuales. Sin embargo, los descubrimientos realizados en la provincia de Córdoba por Tauber y José Di Ronco demostraron que los gliptodontes poseían además una coraza que cubría parte del vientre. Estas investigaciones fueron publicadas en 1999 en el Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba.

A fines del siglo pasado, el científico alemán Hermann Burmeister, que dirigió el Museo Público de Buenos Aires entre 1862 y 1892, describió e ilustró placas de gliptodontes muy particulares, diferentes a las del caparazón. Burmeister supuso que estas placas formaban parte de una coraza que cubría el vientre de los gliptodontes. Esta idea fue descartada por destacados científicos, como Florentino Ameghino, el paleontólogo inglés Richard Lydekker y Alfredo Castellanos, un especialista en paleontología de vertebrados del Instituto de Fisiografía de Rosario, provincia de Santa Fe.

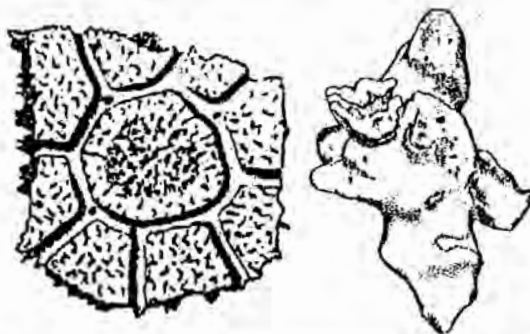
Tauber y Di Ronco describieron dos especímenes de gliptodontes hallados en Córdoba, excepcionalmente bien conservados, pertenecientes a la especie *Glyptodon reticulatus*, descrita en 1845 por Owen. Los hallazgos se hicieron en dos sitios: en una cantera ubicada a 8 kilómetros al este de la ciudad de Córdoba y sobre la margen del río Santa Rosa, al sur de la ciudad de Santa Rosa de Calamuchita.

El ejemplar extraído de la cantera cercana a la ciudad de Córdoba consiste en gran parte del esqueleto y más de 130 placas ventrales, depositados sobre un sedimento asentado en otro datado en unos 40.000 años. Lo más sorprendente de este fósil (que se encuentra en el Museo de Paleontología de la Universidad Nacional de Córdoba) es que el 70 por ciento estaba articulado en tres dimensiones, algo muy poco frecuente, ya que la mayor parte de las veces los restos de vertebrados fósiles se encuentran distribuidos en dos dimensiones, es decir, en un plano. Los investigadores explican que el escudo ventral se hallaba en la región púbrica.

El ejemplar de Calamuchita se encontraba perfectamente articulado, también en tres dimensiones, en

excelente estado de conservación y sin deformaciones. El escudo ventral, que también se encontraba en la región púbrica, poseía 311 placas. La presencia de este gliptodonte con su osamenta articulada en tres dimensiones y el tipo de sedimentos en los que se halló indica que fue sepultado muy rápidamente, en un evento catastrófico. Actualmente se encuentra depositado en la Dirección de Cultura de la Municipalidad de Santa Rosa de Calamuchita.

A diferencia de las placas del caparazón, que poseen una forma definida y están provistas de una ornamentación característica, las ventrales son irregulares, algunas con borde liso y otras con borde ondulado y sin ornamentación. Mientras que el caparazón de los gliptodontes era rígido, con las placas firmemente unidas entre sí, la coraza u escudo ventral era móvil. En cuanto a la función del escudo ventral, Tauber y Di Ronco suponen que habría servido para proteger el abdomen y la zona de los genitales.



Placas de la coraza dorsal (izquierda) y del escudo ventral del *Glyptodon reticulatus* (según Tauber).

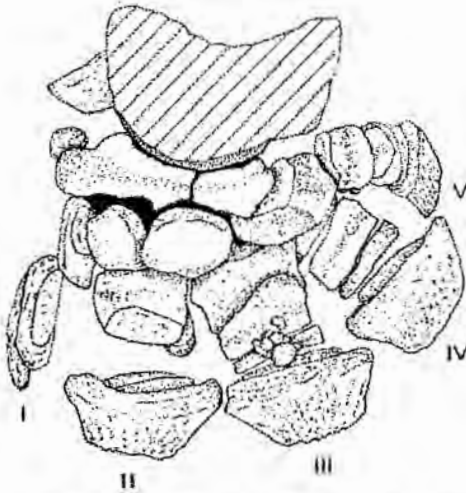
Debido a que son muy pocos los especímenes de gliptodontes en los que se halló una coraza ventral, Tauber y Di Ronco no pueden asegurar que esta estructura estaba presente en todos los individuos de este grupo de mamíferos extinguidos. A pesar de que su presencia había sido sugerida en el siglo pasado, el hallazgo de estos dos ejemplares en excelente estado de conservación y articulados en tres dimensiones permitió conocer la posición exacta de esta coraza en el cuerpo de los gliptodontes.

Placas en las extremidades

En setiembre de 2000, Andrés Rinderknecht, del Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo, anunció en Ameghiniana el hallazgo de unas estructuras óseas, llamadas osteodermos, en las extremidades posteriores de un ejemplar del gliptodonte *Glyptodon clavipes*.

El hallazgo de este gliptodonte se realizó en 1998 en las barrancas costeras del arroyo El Caño, ubicado en el departamento de Colonia, Uruguay.

Los osteodermos descritos por Rinderknecht no articulaban entre sí y su disposición en el fósil era irregular. El tamaño de estas estructuras óseas iba decreciendo hacia el extremo inferior del miembro posterior.



Pie izquierdo, articulado *in situ*, de un ejemplar de *Glyptodon clavipes* (según Rinderknecht). Obsérvese la presencia de osteodermos en el dedo III.

Como sucedió con las placas ventrales, la primera persona que notó la presencia de osteodermos en los gliptodontes, que no se disponen formando una coraza, fue Burmeister, quien los describió en 1874. En 1889, Ameghino afirmaba que algunos gliptodontes poseían pequeños huesecillos irregulares y sueltos que se alojarían en la piel. Con posterioridad, ningún investigador se ocupó de ese tema.

El uso de la lengua durante la alimentación de los gliptodontes

En el mismo ejemplar de Ameghiniana en el que Rinderknecht anunció el hallazgo de los osteodermos en un espécimen de *Glyptodon clavipes*, Leandro Pérez, Scillato-Yané y Vizcaino describieron el aparato hioideo de otro ejemplar que se atribuye a la misma especie. Este estudio permitió plantear una hipótesis sobre la función de la lengua de los gliptodontes durante la alimentación.

El gliptodonte había sido descubierto en el paraje La Chumbiada, partido de General Belgrado, provincia de Buenos Aires, en sedimentos correspondientes al denominado Miembro La Chumbiada de la Formación Luján, que tienen una antigüedad mínima de unos 30.000 años.

La lengua y el cartilago tiroideo de la laringe se vinculan con la región pósterobasal del cráneo mediante un complejo de huesecillos móviles (el aparato hioideo) que se agrupan en un par de astas anterior y otro posterior, unidos a un cuerpo llamado basihyal, que a veces se encuentra bastante desarrollado y ahuecado en forma de caja de resonancia.

El estudio del aparato hioideo del gliptodonte que realizaron Pérez, Scillato-Yané y Vizcaino sugiere que en las especies del género *Glyptodon*, para el cual se ha propuesto una dieta pastadora, la poderosa lengua habría desempeñado un papel más importante en el manejo y procesamiento del alimento dentro de la cavidad oral que en su toma.

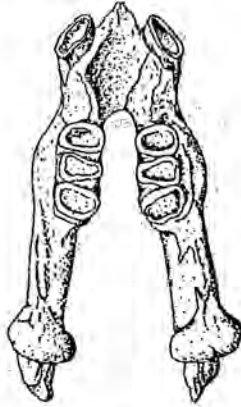
Los perezosos terrestres

La superfamilia de los edentados megalonicoideos comprende a los tardígrados terrestres cuyos últimos representantes se extinguieron a fines del Pleistoceno y comienzos del Holoceno. Esta superfamilia se divide en las familias de los megaloníquidos, milodóntidos y megatéridos.

Los megaloníquidos vivieron desde el Oligoceno hasta el Pleistoceno. Posiblemente se trata de un grupo artificial, cuyos integrantes no compartían un antepasado en común. En estos edentados, el primer diente de cada serie superior e inferior está separado de los demás por un largo espacio (diastema), y posiblemente cumplía las funciones de un canino o de un incisivo. Los demás dientes son ovalados o redondeados. Estos animales tenían un largo pescuezo, una mandíbula alargada, una cola medianamente fuerte y miembros locomotores relativamente delgados.

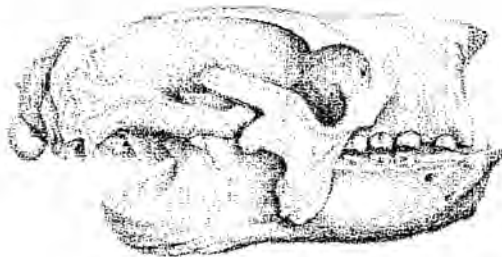
Durante el Mioceno Temprano, los megaloníquidos colonizaron las islas del Caribe, a las que llegaron a través de rutas de azar, y en el Mioceno Tardío llegaron, junto con los milodóntidos, a América del Norte.

Los milodóntidos eran edentados de gran tamaño, algunos de los cuales eran casi tan grandes como los mayores megaterios. Los dientes de los milodóntidos son prismáticos, de sección transversal redondeada, oval, elíptica, triangular o bilobulada (con forma de 8). El primer molar, cuando está presente, tiene aspecto de canino. La unión de las ramas mandibulares, o sínfisis mandibular, es estrecha y generalmente alargada. Los miembros locomotores anteriores son relativamente cortos. Estos edentados vivieron entre el Mioceno Temprano y el Holoceno Temprano.



Mandíbula del *Megalonyx jeffersoni*, un megaloniquido del Pleistoceno de California (según Stock).

El género de milodóntidos dominante en el Pleistoceno de América del Sur y de Norteamérica parece haber sido *Glossotherium*. Este género se registra entre el Vorohuense (parte media del Marplatense) y el comienzo del Holoceno. La especie mejor conocida de este género es el *Glossotherium robustum*, descrita por Owen en 1842 con el nombre de *Mylodon robustum* sobre la base de un ejemplar procedente de la provincia de Buenos Aires y adquirido por el Royal College of Surgeons (Real Colegio de Cirujanos), de Londres.

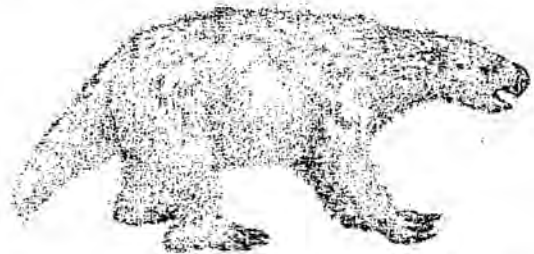


Cráneo y mandíbula del *Glossotherium robustum* (según Owen).

El *Glossotherium robustum* tenía un tamaño superior al de un buey; desde el extremo del rostro al extremo de la cola medía unos 3,50 metros. El cuerpo de este animal estaba cubierto por una espesa y densa pelambre y embebidos en la piel se encontraba un gran número de huesillos (osteodermos), de forma y tamaño variables, generalmente no superiores a 1 centímetro de diámetro.

El cráneo del *Glossotherium* tiene la región rostral más corta que su pariente cercano, el *Mylodon*, con los premaxilares y el extremo de la mandíbula ensanchados. Los molares prismáticos, cinco a cada lado del paladar y cuatro a cada lado de la mandíbula, son similares entre sí, excepto los últimos que son lobulados.

El género *Glossotherium* está muy bien representado en el Pleistoceno de América del Sur y América del Norte. Se reconocen varios subgéneros y especies. *Glossotherium (Glossotherium) robustum* (Owen, 1842) es la especie presente en el Pleistoceno Tardío de la provincia de Buenos Aires y en Río Grande do Sul (Brasil), *Glossotherium (Oreomylodon) wegneri* (Spillman, 1931) se encuentra en el Pleistoceno de los valles altoandinos de Ecuador, mientras que *Glossotherium (Paramylodon) harlani* (Owen) está representada en el Pleistoceno Tardío de California y Oregón (Estados Unidos) y en el Pleistoceno de México. En la provincia de Buenos Aires, *Glossotherium (Glossotherium) robustum* habitó por lo menos hasta unos 8.500 años antes del presente.



Reconstrucción del *Glossotherium robustum*.

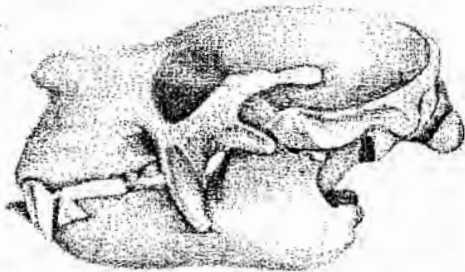
La especie *Lestodon armatus* fue descrita por el naturalista francés Paul Gervais en 1855 a partir de fragmentos de maxilar y de mandíbula hallados en la provincia de Buenos Aires y depositados en el Muséum National d'Histoire Naturelle, de París. Es el gigante de la familia de los milodóntidos, pues con su tamaño de unos 4 metros desde el extremo del rostro al extremo de la cola, sólo fue un poco menor que el *Megatherium*, el mayor de los perezosos extintos.

El rostro de los lestodontes es característico por su ensanchamiento, al igual que por la forma de pala de la mandíbula. Posee cinco dientes a cada lado del paladar y cuatro a cada lado de la mandíbula; se destacan por su notable desarrollo los primeros molares superiores e inferiores, que adquieren el aspecto de caninos o fuertes defensas de sección casi triangular. A estos caniniformes les continúa un largo diastema, es decir una zona desprovista de dientes, y luego el resto de los molariformes, de sección elíptica, excepto el último, que es bilobulado.



Reconstrucción del *Lestodon armatus*.

Graciela Esteban, de la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo de la Universidad Nacional de Tucumán, reconoció en su tesis doctoral, presentada en 1996, a sólo dos especies de lestodontes: *Lestodon armatus* y *Lestodon australis*. De la primera, que es la mejor conocida, se descubrieron restos en sedimentos con antigüedades que oscilan entre un máximo de 1,8 millones y un mínimo de unos 8.000 años, de la Argentina, Bolivia, Uruguay, Paraguay y Brasil. De la segunda especie, que fue estudiada por Lucas Kraglievich en 1934, sólo se conoce un cráneo con su mandíbula, los que fueron descubiertos en la playa del Barco, ubicada a 5 kilómetros al oeste del balneario Pehuén Cò, en el sur de la provincia de Buenos Aires.



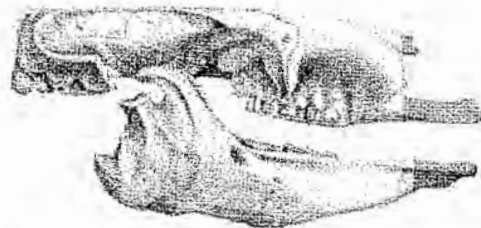
Cráneo y mandíbula del *Lestodon* (según Gervais).

En la barranca costera de la localidad Farola de Monte Hermoso, ubicada a 17 kilómetros al oeste del balneario Pehuén Cò, provincia de Buenos Aires, se descubrió el cráneo del lestodonte más antiguo conocido. Este fósil, de una antigüedad superior a los 4 millones de años, fue descrito por Bargo y Cecilia Deschamps, del Museo de La Plata, junto con Graciela Esteban.

Charles Darwin descubrió cerca de Bahía Blanca, en el sur de la provincia de Buenos Aires, los restos de un nuevo milodóntido, con los que Owen creó en 1839 el género *Scelidotherium*. El *Scelidotherium leptcephalum*, como llamó Owen al edentado hallado por Darwin, es la especie mejor conocida. Este milodóntido

medía unos 3,5 metros de largo. El cráneo era relativamente pequeño (*leptocephalum* significa cabeza pequeña), alargado, estrecho y bajo. Posee cinco dientes a cada lado del paladar, y cuatro a cada lado de la mandíbula; son de corona comprimida, casi elípticos e implantados oblicuamente. Los miembros anteriores terminan en una mano grande, pentadáctila, con los dígitos II y III portando fuertes garras envainadas. En el miembro posterior, sólo los dígitos III, IV y V son funcionales, el III terminado en una fuerte garra.

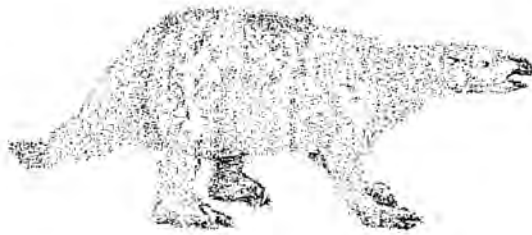
Otro género de milodóntidos pleistocénicos es *Scelidodon*, descrito por Ameghino en 1881. Este género es característico de la Edad Ensenadense.



Cráneo y mandíbula del *Scelidotherium leptcephalum* (según Gervais).

Los primeros restos de un milodóntido del género *Scelidodon* fueron encontrados por Weddell en Tarija, Bolivia, y descritos por Paul Gervais en 1854 como pertenecientes al género *Scelidotherium*. Este género fue fundado por Florentino Ameghino, quien tomó como especie tipo a *Scelidodon copei*, descrita a partir de un fragmento del maxilar superior procedente de sedimentos de Edad Ensenadense que afloran en la costa del Río de la Plata, conocidos desde tiempos de Ameghino como "toscas del Río de La Plata".

El *Scelidodon* era semejante al *Scelidotherium* en su conformación general, pero de talla considerablemente mayor y, en general, más robusto. Las muelas del *Scelidodon* (sobre todo la primera superior) son menos prismáticas, triangulares y más elípticas que las del *Scelidotherium*. La parte más característica de *Scelidodon* es la conformación particular de la parte anterior del cráneo; así, la parte que se extiende delante de las muelas es más corta que en el *Scelidotherium*. En el maxilar inferior, la parte situada delante de las muelas también es corta, y además está inclinada hacia arriba. Mientras que las especies del género *Scelidotherium* vivieron durante todo el Pleistoceno, *Scelidodon*, como se dijo, parece exclusivo del Ensenadense.

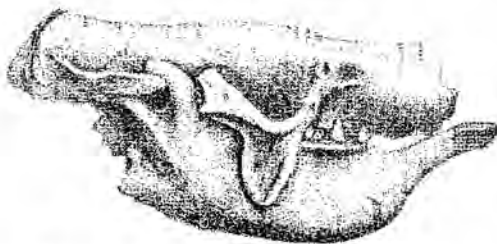


Reconstrucción del *Scelidotherium*.

Las especies *Scelidodon patrius*, de la Argentina; *Scelidodon capellini* de Chile y la Argentina; y *Scelidodon tarijensis*, de Bolivia, al igual que las del género *Scelidotherium* y la mayor parte de los mamíferos xenartros, poseen un agujero cercano al extremo distal del húmero, el foramen entepicondiloide. Este orificio falta en las especies halladas en Brasil, razón por la cual algunos autores las incluyen en un subgénero distinto, *Scelidodon* (*Catonyx*), mientras que a las que sí lo poseen las clasifican como *Scelidodon* (*Scelidodon*).

Algunos autores consideran al género *Scelidodon* como sinónimo del *Catonyx* Ameghino, 1891. De tal forma, la especie del Ensenadense sería *Catonyx capellini*, que asimismo ha sido considerada como un sinónimo de *Catonyx tarijensis* (Gervais y Ameghino, 1880).

El género tipo de la familia de los milodóntidos es *Myiodon*, creado por Owen en 1840 a partir de la especie *Myiodon darwini*, descubierta por Darwin en las cercanías de Bahía Blanca. Este xenartro medía más de 3 metros desde el hocico a la punta de la cola.



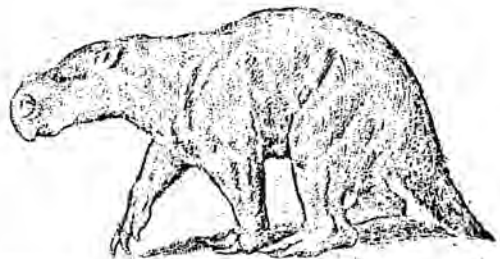
Cráneo y mandíbula del *Scelidodon tarijensis* (según Gervais y Ameghino).

El cráneo del *Myiodon* es característico por la forma de los premaxilares, convexos y proyectados hacia adelante, uniéndose en sus extremos a los nasales (también convexos) a través de un arco óseo vertical. La dentadura consta de ocho dientes superiores y ocho inferiores. Al igual que en el género *Glossotherium*, en la piel de los milodóntes se encontraban numerosos huesillos dérmicos. Este género *Myiodon* se registra desde la Edad Ensenadense hasta el Holoceno Tem-

prano de la Argentina, sur de Chile, Uruguay, Bolivia, y probablemente en Paraguay y Venezuela.

La Cueva del Milodonte

En 1895, el militar alemán Hermann Eberhardt halló en una gran caverna ubicada cerca del Seno Última Esperanza, en el sur de Chile, el cuero de un megamamífero extinguido actualmente conocido como *Myiodon listai*, que aparentemente había sido cortado artificialmente. Esa característica, más las versiones de algunos pobladores de la región patagónica sobre la supuesta existencia de enormes animales desconocidos y la circunstancia de haberse encontrado con restos y utensilios humanos, condujeron a la conclusión que este animal pudo haber convivido con el hombre, y no faltaron serias afirmaciones de que aún vivía en la Patagonia.



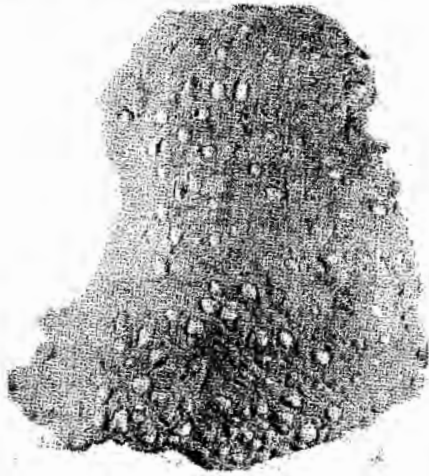
Reconstrucción del *Myiodon darwini* (según Rusconi).

Carlos Ameghino había escuchado de parte de varios pobladores de la Patagonia y de algunos indios la aseveración sobre la existencia de grandes animales extraños y le comunicó por carta a su hermano Florentino, quien se encargó de propagar esta noticia en la prensa y en revistas especializadas, llegando de este modo al conocimiento de los hombres de ciencia. Fue así como desde fines del siglo pasado se organizaron varias exploraciones científicas en procura de obtener algún ejemplar vivo de *Neomyiodon* (como se denominaba al supuesto *Myiodon* actual) pero en todos los casos el resultado fue negativo.

Las condiciones climáticas reinantes en la zona de la cueva del milodonte permitieron la momificación de otros restos de mamíferos extinguidos, como el *Hippidion saldiasi*, un pequeño caballo patagónico. El grado de conservación de los tejidos musculares de éste último es tal que permitió aislar parte del ADN y realizar su análisis.

Las dataciones realizadas sobre los restos, empleando el método del carbono 14, en varios laboratorios del mundo, incluyendo el de Tritio y Radiocarbono del Museo de La Plata, determinaron antigüedades para

entre 13.000 y más de 10.000 años radiocarbono antes del presente.



Trozo de piel del *Mylodon listai* en el que se observan los huesillos dérmicos.

El gigante del Pleistoceno

En el primer semestre de 1787, el fraile Manuel de Torres desenterró de las barrancas del río Luján, cerca de la entonces Villa de Luján (provincia de Buenos Aires), el primer esqueleto de un megaterio. Obtenido el apoyo del Virrey Marqués de Loreto, Torres lo hizo dibujar por José Custodio de Sá y Fariña, y encajonado, lo envió a Madrid. Reconstruido en el Real Gabinete de Historia Natural de Madrid, este esqueleto fue estudiado por varios sabios europeos. Cuando el rey Carlos III pudo contemplarlo armado, mandó pedir un ejemplar vivo o en su defecto embalsamado. El esqueleto se encuentra actualmente montado en el Museo de Ciencias Naturales de Madrid y las partes faltantes fueron reconstruidas desde un comienzo con corcho.

El naturalista francés George Cuvier, considerado como el creador de la anatomía comparada y la paleontología, en 1798 le dio al fósil de Luján el nombre de *Megatherium*, que significa animal gigante. Richard Owen realizó en 1860 una descripción muy completa del megaterio, la cual estaba basada en los restos hallados en 1832 en las proximidades del río Salado (Argentina) y que fueron adquiridos por el Royal College of Surgeons, de Londres, y complementada por otros colectados en Luján en 1837, y adquiridos por el British Museum.

Los megaterios tenían enormes molares de forma prismática de base cuadrada y con la corona terminada en dos crestas transversales. Las crestas de los molares superiores engranaban con las de los inferiores, y toda su dentadura era un potente aparato apto para la

trituration de raíces y hierbas duras. Sus miembros anteriores y posteriores terminaban en fuertes garras, y poseía una cola con poderosas implantaciones musculares.

Estos enormes animales vivieron entre el Vorohuense y el Lujanense en la parte meridional de América del Sur y fueron descubiertos en la Argentina, sur de Brasil, Uruguay, Chile y Bolivia. La especie típica es el *Megatherium americanum*, que es también la más común y mejor conocida. La longitud total de este edentado piloso superaba los 5 metros. Los restos del *Megatherium americanum* son frecuentes en sedimentos en los que se evidencian condiciones climáticas áridas o semiáridas.

Carlos Ameghino y Lucas Kraglievich describieron en 1921 una especie de tamaño gigantesco, a la que llamaron *Megatherium gallardoi*, descubierta en sedimentos ensenadenses de la ciudad de Buenos Aires.



Cráneo y mandíbula del *Megatherium americanum* (según Lydekker).

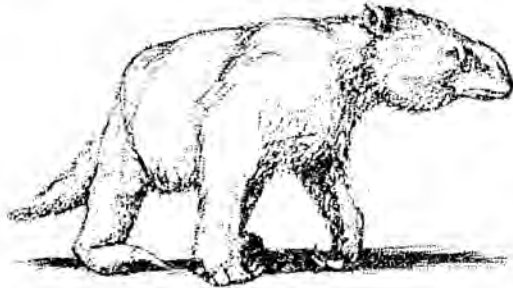
El apuñalador del Pleistoceno

En 1996, Fariña, esta vez en colaboración con Ernesto Blanco, de la Facultad de Ingeniería de la Universidad de la República, Montevideo, formularon la hipótesis de que el megaterio pudo ser un activo carnívoro. De acuerdo a esos autores, el *Megatherium americanum* era potencialmente capaz de atravesar tejidos blandos con las garras.

Para Fariña, la morfología de los miembros anteriores del *Megatherium* presenta caracteres muy peculiares que podrían estar asociados con la inclusión de alimento de origen animal en su dieta.

El *Megatherium americanum* posee grandes falanges ungueales (las del extremo de los dedos) en sus dedos II, III y IV. En los dedos II y III, estas falanges están

comprimidas lateralmente, mientras que en el dedo IV, la falange ungueal está comprimida dorsoventralmente. Según Fariña, si el *Megatherium americanum* hubiese sido un carnívoro, sus falanges comprimidas lateralmente podrían haber sido usadas como armas para "apuñalar" a sus presas.



Reconstrucción del *Megatherium americanum* (según Patterson y Pascual).

Pero el acto de dar un zarpazo rápido requiere un diseño óptimo de la estructura de la extremidad superior. Esto se logra con un olécranon corto que maximiza la velocidad en la extensión del antebrazo (el olécranon es el apófisis del extremo proximal de la ulna en el que se insertan los músculos extensores del antebrazo). De acuerdo a Fariña y Blanco, el largo del olécranon del *Megatherium americanum* garantizaba una velocidad adecuada del antebrazo como para "apuñalar" a sus presas.

Para estos investigadores, la defensa no parece ser suficiente para explicar el hecho que el *Megatherium americanum* pueda haber sido un eficiente apuñalador, ya que el depredador más peligroso contemporáneo a éste era el esmilodonte, un félido con una masa de unos 400 kilogramos, que representa sólo el 10 por ciento de la correspondiente al megaterio.

Estos dos investigadores también descartan que un arma tan devastadora haya sido empleada para el combate entre ejemplares de la misma especie, ya que, en los mamíferos, este tipo de luchas suelen estar ritualizadas.

Según la propuesta de Fariña y Blanco, el *Megatherium americanum* es el mayor mamífero terrestre comedor de carne de todos los tiempos.

El megaterio andino

Recientemente, el paleontólogo del Muséum National d'Histoire Naturelle de París, François Pujos, anunció el hallazgo de restos momificados de una nueva especie de megaterio que vivió hace algunas decenas de

miles de años en los Andes peruanos, a casi 4.000 metros de altura.

De este animal, que estaba emparentado con el megaterio de la llanura pampeana (*Megatherium americanum*), se conocen una uña del pie y dos de la mano, además de estiércol fósil con su parte orgánica inalterada (algo que ocurre raramente), además de los huesos del pie y de la mano.

Este inusual descubrimiento había sido realizado en la década de 1960 por el arqueólogo francés Frédéric Engel en la gruta Tres Ventanas, ubicada a 65 kilómetros al sudeste de Lima, pero los huesos, las uñas y el coprolito permanecieron guardados en el Museo de la Universidad Agraria de Lima sin ser estudiados. Además del megaterio, Engel halló también huesos de otro perezoso gigante: un celidodonte (*Scelidodon*). Ambos fósiles estaban en un nivel de la cueva ubicado por debajo de unos sedimentos de 10.000 años de antigüedad con evidencias de una antigua ocupación humana.

La edad de estos perezosos no se pudo cuantificar debido a que es mayor que 35.000 años, la máxima que se puede determinar con un error aceptable utilizando el método del carbono 14.

Este megaterio andino era de tamaño relativamente pequeño. Pujos estima que el largo total de este animal era de unos 2,5 metros, mientras que su masa posiblemente no superaba los 1.500 kilogramos. Es decir, media la mitad y pesaba probablemente la tercera parte que el megaterio que vivía en la llanura pampeana.

Los huesos del *Scelidodon* corresponden a un ejemplar juvenil, mientras que los del megaterio son de una nueva especie del género *Megatherium*.

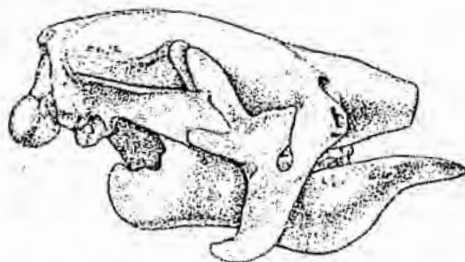
Pujos sacó muestras de las uñas para estudiar su estructura y compararla con las de los perezosos actuales y con ciertas uñas fósiles que provienen de la ya mencionada la Cueva del Milodonte y que se encuentran depositadas en el Museo de La Plata.

Este tipo de descubrimientos es excepcional y se producen en zonas áridas con bajas temperaturas, ya que con esas condiciones climáticas se evita la putrefacción. Además de la Cueva del Milodonte, otro sitio donde se realizó un descubrimiento similar es la Cueva de Yeso, que se encuentra a unos 30 kilómetros al este de Las Vegas, Estados Unidos. En esta gruta se hallaron coprolitos de unos 20.000 años de antigüedad que se atribuye a otro perezoso fósil, el *Nothrotheriops*.

Del estudio de los coprolitos de los perezosos de la Patagonia y de Las Vegas se demostró que estos animales se alimentaban exclusivamente de vegetales. Las observaciones preliminares realizadas sobre el estiércol fósil atribuido al megaterio estudiado por Pujós, sugieren el mismo tipo de hábito alimenticio. Esta evidencia parece contradecir la hipótesis que atribuye al megaterio hábitos carnívoros.

Los megaterios intertropicales

El género *Eremotherium* comprende a megaterios pleistocénicos intertropicales de aspecto más primitivo que *Megatherium*. La especie típica es *Eremotherium rusconii*. Los restos de estos perezosos fueron descubiertos en Brasil, Perú, Ecuador, Colombia, Venezuela, El Salvador, México y el sur de los Estados Unidos. Al igual que el *Megatherium*, el género *Eremotherium* se incluye en la subfamilia de los megaterinos.



Cráneo y mandíbula del *Eremotherium rusconii* (según Gazin).

La especie *Eremotherium laurillardi*, que fue descrita por el danés Peter Lund en 1842, pesaba cerca de 5 toneladas y medía alrededor de 6 metros de largo, incluyendo la cola.

En 1995, los paleontólogos Cástor Cartelle, del Instituto de Geociencias, Universidade Federal de Minas Gerais, Brasil, y Gerry Delullis del Department of Zoology, University of Toronto, anunciaron que, de acuerdo a sus investigaciones, *Eremotherium laurillardi* es la única especie del género *Eremotherium*. Anteriormente se aceptaban como especies válidas, además de *Eremotherium laurillardi*, a *Eremotherium rusconii* y a *Eremotherium mirabile*. Posteriormente, en una publicación de 1999 en el Zoological Journal of the Linnean Society of London, ambos autores describieron una nueva especie, a la que denominaron *Eremotherium eomigrans*, proveniente de Florida, Estados Unidos. El nombre específico, *eomigrans*, significa antiguo migrador, ya que esta especie, o un ancestro suyo, migró desde América del Sur hasta América del Norte.

A diferencia de otros perezosos gigantes, que tenían cuatro dedos con dos o tres garras, el *Eremotherium*

eomigrans tenía cinco dedos de los cuales cuatro tenían garras. Esta característica hace pensar que se trata de una especie muy primitiva.

El bipedismo de los megaterios

En la margen septentrional del río Negro (sur de la provincia de Buenos Aires), a pocos kilómetros de su desembocadura en el Atlántico, el zoólogo Nicolás Oporto descubrió una serie de pisadas fósiles sobre unas lajas de areniscas azuladas. Estas huellas fueron descritas en 1974 por Rodolfo Casamiquela, quien llegó a la conclusión que se debían a un megaterio afín al género *Megatheridium* u otra forma del Plioceno Tardío, casi tan grandes como las del *Megatherium americanum*.

Las pisadas aparecían a primera vista como cubetas irregulares en relieve sobre la antigua playa, hoy convertida en arenisca, con un largo interior de unos 70 centímetros. El estudio detallado demostró que correspondían a un megaterio que marchaba en posición bípeda sobre el lecho arenoso de un río o una playa mojada.



0,45 m

Huella del pie derecho asignada al *Megatherium* (según Aramayo y Manera de Bianco).

En 1996, Silvia Aramayo y Teresa Manera de Bianco, de la Universidad Nacional del Sur (Bahía Blanca), describieron un rico yacimiento de pisadas fósiles del Pleistoceno Tardío, a poca distancia de la localidad de Pehuén-Có, ubicada al oeste de la ciudad de Monte Hermoso. Las investigadoras pudieron asignar las huellas a un camélido, a un gliptodonte del género *Glyptodon*, a ñandúes, a macaés y a un megaterio del género *Megatherium*. La mayor parte de las huellas del megaterio corresponden a una marcha bípeda, aunque también se encontraron cuatro correspondientes a impresiones de manos.

La idea de la marcha bípeda en los megaterios había sido propuesta por Othenio Abel en 1911. Otros inves-

ligadores, como Cabrer y Hoffstetter, suponían que estos animales eran capaces de elevarse, detenidos, sobre su tren posterior, sirviendo su larga cola de balancín.

Los últimos megaterios

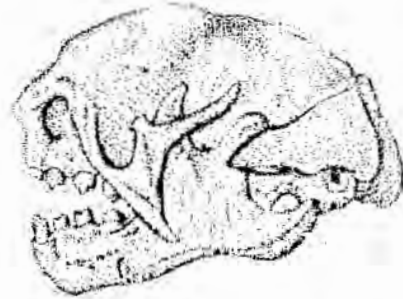
El megaterio, al igual que otros grandes mamíferos hoy extinguidos, llegaron a convivir con los primeros pobladores de América del Sur, a fines del Pleistoceno y comienzos del Holoceno. En la localidad arqueológica de Arroyo Seco, en el sur de la provincia de Buenos Aires, se descubrieron restos humanos y de animales típicamente pleistocénicos asociados al mismo estrato geológico.

Las investigaciones sistemáticas de ese yacimiento arqueológico y paleontológico comenzaron en 1979, a cargo de un equipo interdisciplinario del Museo de La Plata integrado por los arqueólogos Luis Meo Guzmán, Mónica Salemme y Gustavo Politis, el geólogo Francisco Fidalgo (especialista en el Cuaternario de la provincia de Buenos Aires) y Tonni.

La fauna de mamíferos extinguidos descubiertos, que lograron sobrepasar el límite Pleistoceno-Holoceno, estaba integrada por un camélido (*Hemiauchenia*), dos especies de caballos americanos (*Equus* e *Hippidion*), un armadillo gigante (*Eutatus sequini*), un toxodonte (*Toxodon*), una macrauchenia (*Macrauchenia patachonica*) y dos perezosos terrestres: un glosoterio (*Glossotherium robustum*) y un megaterio (*Megatherium americanum*). Las dataciones realizadas por el Laboratorio de Tritio y Radiocarbono del Museo de La Plata dieron valores en torno a 8.500 años antes del presente, que corresponde a los primeros 1.500 años del Holoceno.

Los perezosos arborícolas

Los perezosos actuales son edentados nocturnos, de tamaño mediano y vida arborícola. Permanecen la mayor parte del tiempo colgados de las ramas de los árboles, en posición invertida. Comprenden una sola familia, la de los bradipódidos, que incluye a los perezosos de dos y tres dedos, pertenecientes a los géneros *Choloepus* y *Bradypus* respectivamente. El nombre de esta familia proviene del griego *bradys*, que significa lento. Otros autores, como por ejemplo Ralph Wetzel, un zoólogo ya fallecido de la University of Connecticut, reconocen dos familias: bradipódidos para *Bradypus* y megaloníquidos para *Choloepus*.



Cráneo y mandíbula del perezoso *Bradypus tridactylus* (según Grassé).

Se conocen pocos perezosos arborícolas fósiles. Uno de éstos está representado por el ya comentado molar descrito por Vizcaino y Scillato-Yané, del Eoceno Medio de la isla Marambio, Antártida.

Los osos hormigueros

El suborden de los vermilinguos comprende a las familias de los mirmecofágidos y de los ciclópodos.

Los mirmecofágidos incluyen a los géneros actuales *Myrmecophaga* y *Tamandua*, a los que pertenecen los osos hormiguero (*Myrmecophaga tridactyla*) y mieleros (*Tamandua longicaudata* y *Tamandua tetradactyla*) respectivamente. Los restos fósiles de esta familia son escasos y fragmentarios, pero indican que las líneas filéticas de *Myrmecophaga* y *Tamandua* se diferenciaron entre sí en el Mioceno, a partir de un antepasado común. El género *Myrmecophaga* se conoce desde la Edad Montehermosense de la Argentina.

El género *Nunnezia* pertenece a un oso hormiguero del Montehermosense o de la parte inferior del Chapadmalense de Monte Hermoso. Este fósil es significativo desde el punto de vista biogeográfico y climático, ya que es un indicador de un ambiente subtropical seco.

En 1987, Christopher Shaw, del George C. Page Museum de Los Angeles, y Gregory McDonald, del Natural History Museum de Cincinnati, dieron a conocer el primer registro del oso hormiguero *Myrmecophaga tridactyla* en América del Norte, donde llegó como parte del Gran Intercambio Faunístico Americano. El hallazgo se realizó en sedimentos del Pleistoceno Temprano del Golfo de Santa Clara, Sonora, México, y consistió en el tercer metacarpiano derecho.

Actualmente, la familia de los ciclópodos incluye solamente al género *Cyclopes*, con la especie amazónica *Cyclopes didactylus*, conocida como osito melero. Otro componente de esta familia es *Palaeomyrmedon*, descrito por Rovereto en 1914, cuya especie tipo es co-

nocida por un cráneo casi completo, de unos 10 centímetros de largo, procedente de sedimentos del Huayqueriense de la Argentina.

Los ungulados

En el Pleistoceno, el nicho ecológico que durante el Período Terciario estaba ocupado por los ungulados nativos fue cubierto por los diferentes grupos de ungulados invasores. Los pocos ungulados nativos que sobrevivieron en el Pleistoceno eran algunos litopteros de la familia de los macrauquénidos, unos pocos notoungulados de las familias de los toxodóntidos y de los mesotéridos y un género del suborden de los hegeterios.



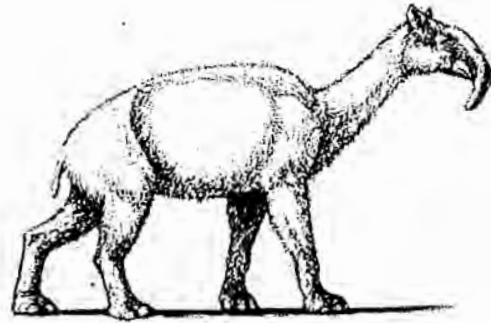
Cráneo de *Macrauchenia patachonica* (según Burmeister).

La *Macrauchenia patachonica*, descubierta por Darwin y descrita por Owen, tenía el tamaño de un camello y su cráneo recuerda, por su forma general y por sus proporciones, al del caballo. Lo más llamativo de la macrauquenia son sus aberturas nasales, que se encuentran entre las órbitas, lo que sugiere la presencia de una pequeña trompa como en los tapires.

Algunos investigadores han sugerido que estos ungulados estaban adaptados a una vida semiacuática. Sin embargo, sus restos fueron hallados no sólo en sedimentos depositados en cuerpos de agua, sino también en otros de origen eólico, correspondientes a ambientes áridos y semiáridos.

La *Macrauchenia patachonica* es característica del Lujanense de la Argentina, Tarija (Bolivia), Uruguay y Brasil, mientras que la especie *Macraucheniaopsis ensenadensis* es exclusiva del Ensenadense de la Argentina.

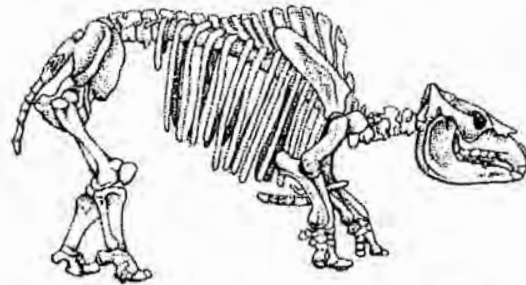
El *Toxodon platensis* tenía el tamaño de un rinoceronte. Su cráneo medía unos 70 centímetros de largo y sus mandíbulas estaban provistas de dientes de crecimiento continuo. El mentón poseía forma de pala, y los incisivos superiores estaban muy arqueados, mientras que los inferiores eran muy achatados y daban a la parte anterior de la mandíbula el aspecto de una gigantesca espátula.



Reconstrucción de la *Macrauchenia patachonica* (según Patterson y Pascual).

Se ha sugerido que el *Toxodon* fue un mamífero de hábitos anfibios, similar al hipopótamo. Sin embargo, ciertos caracteres indican hábitos fundamentalmente terrestres, similares a los de elefantes y rinocerontes. Entre estos caracteres están las proporciones del fémur y la tibia, y la posición de la cabeza por debajo de la cruz. Además, los restos del *Toxodon* fueron hallados no sólo en sedimentos depositados en lagos o planicies de inundación, sino también en otros eólicos, asociados a una fauna de condiciones áridas a semiáridas.

El *Toxodon* habitó durante el Pleistoceno en gran parte de la Argentina, Uruguay, Paraguay, Bolivia y Brasil. Sus restos también se encontraron en el sitio arqueológico Arroyo Seco, cuya antigüedad se remonta a unos 8.500 años antes del presente.

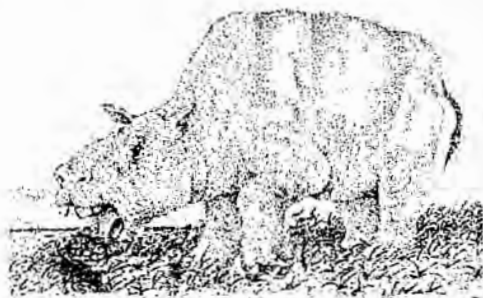


Esqueleto del *Toxodon platensis* (según Benton).

El género *Mixotoxodon*, descrito por van Frank en 1957, poseía en su dentadura características comunes con las familias de los toxodóntidos y de los haplodóntidos. Los restos de este toxodonte se encontraron en sedimentos del Pleistoceno de Venezuela, Honduras y El Salvador.

El *Mesotherium cristatum* fue el mayor y el último de los tipoterios. Este animal, que se asemejaba al carpincho actual, medía 1,5 metros de largo y poseía 24 dientes de corona alta y los incisivos inferiores y superiores eran muy fuertes y semejantes a los de los roe-

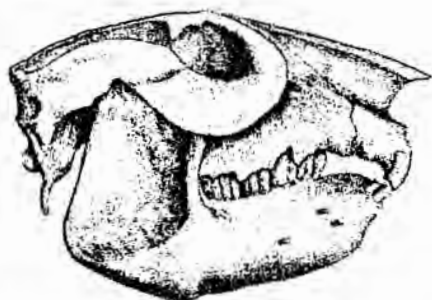
dores. Este fósil es característica de la Edad Ensenadense.



Reconstrucción del *Toxodon*.

Los hegetoterios del género *Paedotherium*, descrito por Burmeister en 1888, vivieron entre el Mioceno Tardío y probablemente el Pleistoceno Temprano.

El proterotérido *Neolicaphrium recens* es el último sobreviviente de un linaje terciario; sus restos se encuentran en el Pleistoceno de Córdoba y Corrientes en la Argentina. En el Uruguay el *Neolicaphrium* se encuentra en sedimentos que, de acuerdo al paleontólogo Martín Ubilla, de la Facultad de Ciencias de Montevideo, representarían al último interglacial (130 mil años antes del presente).



Cráneo y mandíbula del *Mesotherium cristatum* (según Ameghino).

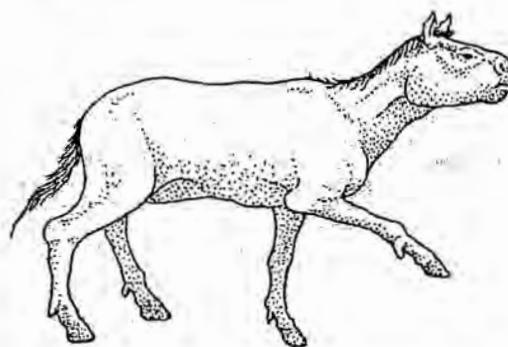
Los marsupiales

A partir del Pleistoceno, los marsupiales sudamericanos quedaron reducidos a sólo tres familias: didélfidos, cenoléstidos y microbiotéridos.

En la Argentina, el registro de marsupiales pleistocénicos es muy escaso y limitado a la familia de los didélfidos. La mayoría proviene de sedimentos ensenadenses de la costa atlántica del sur de la provincia de Buenos Aires y de la costa del Río de la Plata, al norte de la ciudad de Buenos Aires. En la Edad Lujanense, el registro es también escaso y confinado a la provincia de Buenos Aires.

El género más antiguo con representantes actuales es *Thylamys*, al que pertenecen unas pequeñas comadrejas cuyo primer registro se remonta a la Edad Huayqueriense.

El género *Didelphis* está presente desde la Edad Chapadmalense. En América del Sur, actualmente está representado por las especies *Didelphis marsupialis* o comadreja grande, que habita en las zonas tropicales y subtropicales y *Didelphis albiventris* o comadreja overa, que está distribuida en las zonas tropicales y templadas.



Reconstrucción del *Neolicaphrium recens*.

La comadreja colorada actual pertenece al género *Lutreolina*, que se remonta a la Edad Montehermosense.

La presencia de una comadreja del género *Lestodelphys*, actualmente característica de la región patagónica, durante la Edad Lujanense concuerda con otras evidencias que indican que durante ese momento en la provincia de Buenos Aires había condiciones áridas a semiáridas y temperaturas menores que en la actualidad. *Lestodelphys* aparece por primera vez en América del Sur durante el Sanandresense, al finalizar el Plioceno.

La desaparición de los grandes mamíferos pleistocénicos

La parte final del Pleistoceno y el inicio del Holoceno están marcados por la extinción de casi todos los grandes mamíferos herbívoros y de sus especializados depredadores. Esta desaparición de megafauna afectó tanto a los grandes mamíferos nativos (de las familias de los megatéridos, megaloníquidos, milodóntidos, gliptodóntidos, toxodóntidos y macrauquénidos) como a los inmigrantes (félidos, gomfotéridos, équidos y grandes géneros de las familias de los úrsidos, camélidos y cérvidos).

Si bien esta extinción abarcó a todo el planeta, en América del Sur alcanzó la mayor proporción. De algo más de 100 géneros de mamíferos extinguidos en total, unos 45 corresponden a América del Sur.

¿A que se debió esta extinción de megamamíferos? No se sabe, pero se encontró que la mayor intensidad de este fenómeno ocurrió en los continentes invadidos por el hombre.

En 1987, Norman Owen-Smith, de la University of Witwatersrand, en Johannesburg, presentó en la revista *Paleobiology* una hipótesis para explicar las extinciones globales de fines del Pleistoceno. De acuerdo a este investigador, el proceso fue iniciado por la desaparición de los megaherbívoros, cuyas masas superan los mil kilogramos, posiblemente por acción humana. Los hábitos alimenticios de estos grandes herbívoros tienen un gran efecto sobre la vegetación, que crea nuevos hábitats en los cuales pueden prosperar herbívoros más pequeños. Si los grandes herbívoros son removidos por cualquier razón, estos hábitats desaparecen, y con ellos los herbívoros más pequeños. "Todos los megaherbívoros desaparecieron de América, Europa y Australia, junto con los tres cuartos de los géneros de herbívoros cuyas masas estaban comprendidas entre cien y mil kilogramos", señala Owen-Smith. También desaparecieron cerca del 41 por ciento de las especies con masas entre cinco y cien kilogramos y menos del dos por ciento de las que tenían masas con menos de cinco kilogramos.

Generalmente las extinciones son seguidas por la proliferación de nuevas especies que reemplazan a las que desaparecen, a veces por migración desde otras zonas y otras por adaptación a las nuevas presiones de selección. Owen-Smith resalta que las extinciones de fines del Pleistoceno ocurrieron sin reemplazo.

Durante las Décimas Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, realizadas en el Museo de La Plata en 1993, Jorge Ferigolo, del Museo de Ciencias Naturales, de Porto Alegre, presentó una original hipótesis para explicar las extinciones de mamíferos en el Pleistoceno Tardío. De acuerdo con Ferigolo, el largo aislamiento de América del Sur durante el Terciario originó muchos mamíferos autóctonos sin el contacto con las infecciones desarrolladas en América del Norte en ese tiempo. Los mamíferos norteamericanos, que ingresaron con el Gran Intercambio Faunístico Americano, trajeron consigo los gérmenes de severas infecciones, a las que eran inmunes. Los cambios climáticos, entre otros, habrían conducido a un estrés ambiental, cuya consecuencia sería una mayor disminución de las defensas a las infecciones.

Según Ferigolo, estas infecciones podrían haber sido transportadas por los roedores sigmodontinos, unos de los primeros mamíferos que cruzaron el puente panameño y unos de los más frecuentes hospedadores actuales de gérmenes infecciosos. La elevada frecuencia de una afección, conocida como hipoplasia del esmalte dental, en los dientes de los toxodontes pleistocénicos, sería una prueba en favor de la hipótesis de Ferigolo.

Los mamíferos y el clima durante el Cuaternario de la provincia de Buenos Aires

Los estudios realizados por Tonni y Cione indican que en la parte superior del Sanandresense y en la base del Ensenadense hubo un importante cambio en las asociaciones de mamíferos de la región pampeana. Para esa época culmina el proceso de extinción que afectó a varios grupos autóctonos, como los notoungulados hegetoterios y los marsupiales microtragúlidos (representados, respectivamente, por los géneros *Paedotherium* y *Microtragulus*) y comienza a esbozarse el notable cambio del Ensenadense.



Rama mandibular derecha incompleta del marsupial *Microtragulus argentinus* (según Pascual *et al.*).

En la parte superior del Sanandresense tienen sus primeros registros en la región pampeana argentina algunos mamíferos indicadores de condiciones más áridas y más frías que las precedentes, como la comadreja *Lestodelphys juba* (la especie actual de este género vive en ambientes áridos del sur y centro sur de la Argentina) y varios xenartros, incluyendo a los primeros grandes tardigrados. Simultáneamente se producen los últimos registros locales masivos de indicadores de condiciones más cálidas y probablemente más húmedas, como es el caso de los equímidos (ratas espinosas) y el pecarí *Platygonus*. De acuerdo a Tonni y Cione, este evento climático parece coincidir con el primer enfriamiento importante del Cenozoico Tardío, verificado tanto en ambientes marinos como continentales.

En el prolongado lapso que involucra el Ensenadense en la región pampeana, se verificaron importantes cambios faunísticos. Entre los mamíferos autóctonos

se observa una notable diversificación de los xenartros cingulados y tardígrados, mientras que entre los inmigrantes se diversifican los artiodáctilos y perisodáctilos, y tienen su primer registro los úrsidos, félidos, cérvidos, tapíridos y gomfotéridos.

El variable campo magnético terrestre

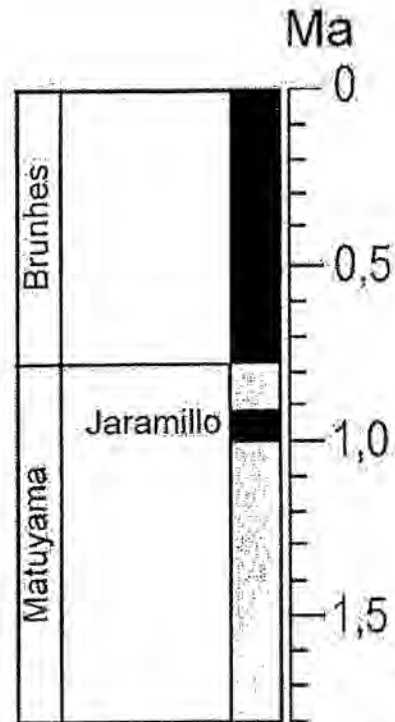
Tanto la intensidad como la polaridad del campo magnético de la Tierra no son constantes a lo largo del tiempo geológico. Las características del campo magnético terrestre en el pasado, el paleomagnetismo, se encuentran registradas en la magnetización remanente de ciertas rocas.

A fines del siglo XIX y comienzos del XX se hicieron estudios sistemáticos de la magnetización de lava actual, pero recién en la década de 1950 comenzaron los estudios paleomagnéticos formales, con el desarrollo de instrumentos altamente sensibles para medir el magnetismo de las rocas.

La intensidad del campo magnético terrestre en el pasado se determina midiendo la magnetización natural de una roca o de una pieza de cerámica realizada por el hombre y la magnetización adquirida bajo la acción de un campo magnético de intensidad conocida.

Los minerales magnéticos presentes en la lava se magnetizan en la dirección del campo magnético terrestre y retienen esta orientación cuando la lava se enfría y solidifica. En 1906, el físico francés Bernard Brunhes descubrió que unas rocas volcánicas estaban magnetizadas en dirección opuesta al campo magnético terrestre actual. Para explicar esta observación, Brunhes supuso que en la época en que se formaron esas rocas los polos magnéticos estaban invertidos.

La polaridad actual del campo magnético terrestre se mantiene desde hace 780.000 años (poco antes de finalizar la Edad Ensenadense) y a este período se lo conoce como época normal de Brunhes. Luego le siguió la larga época de Matuyama, que se extendió hasta hace unos 2,6 millones de años, en la cual los polos magnéticos estaban invertidos. Durante las extensas épocas de polaridad normal o inversa se produjeron eventos, de una duración desde pocas decenas hasta algunas centenas de miles de años, en los que cambiaron temporariamente los polos magnéticos.



Polaridades del campo magnético terrestre durante el Cuaternario.

El estudio de las variaciones de la magnetización natural remanente de los sedimentos presentes en un perfil geológico permite conocer, al compararlos con otros de referencia, la época en que se depositaron.

Climas más benignos

Al promediar la época de polaridad inversa de Matuyama se produce la excursión Jaramillo, en torno a 1,0-0,9 millones de años atrás. Las investigaciones de Tonni y Cione indican que inmediatamente antes de Jaramillo, en la provincia de Buenos Aires imperaban condiciones cálidas y húmedas. El evento Jaramillo fue identificado mediante un estudio magnetoestratigráfico en los alrededores de La Plata, en una capa depositada encima de sedimentos portadores del tipoterio *Mesotherium cristatum*, un mamífero característico del Ensenadense. En la ciudad de Buenos Aires, los niveles portadores de este tipoterio (las "toscas del Río de la Plata") incluyen restos de mamíferos indicadores de condiciones cálidas y húmedas, como tapires y prociñidos.

Al norte de la ciudad de Mar del Plata también se registra el *Mesotherium cristatum* asociado con indicadores de condiciones cálidas y húmedas, como un tapir, una rata acuática del género *Nectomys* y una rata espinosa cercana a la especie actual *Clyomys laticeps*.

Nuevamente el frío

En la parte superior del Ensenadense y en el Bonaerense de la provincia de Buenos Aires, se registran mamíferos indicadores de condiciones áridas y en parte frías, como la actual comadreja patagónica *Lestodelphys halli*, un cricétido del género *Eligmodontia* (al que pertenecen el llamado ratón del altiplano) y otro de la especie *Reithrodon auritus* actual, un cuis chico del género *Microcavia*, y los armadillos *Zaedyus* y *Tolypeutes*.

La mayor parte de estos mamíferos fueron descubiertos por Tonni en los alrededores de Punta Hermengo, en la ciudad de Miramar. Los sedimentos en los que hizo tan singular hallazgo constituían el relleno de una cueva construida probablemente por un armadillo de gran tamaño, y que fuera ocupada en el pasado por un ave de rapiña, posiblemente tan grande como la lechuza de los campanarios o el lechuzón campestre.

En estos sedimentos, Tonni halló cinco bolos de regurgitación fósiles completos y varios disgregados que contenían 59 restos craneanos en total y gran cantidad de otros restos de esqueletos de pequeños mamíferos. Los bolos de regurgitación, también llamados regurgitados o egagrópilas, están formados por los restos del alimento de las aves rapaces que no son digeridos, como huesos, dientes, pelos y plumas, que son expelidos al exterior.

Más de la mitad de los cráneos hallados en los bolos correspondían a tucu-tucos, pequeños roedores del género *Ctenomys* que en la actualidad comprende más de cincuenta especies. El análisis de los restos hallados en los bolos, realizado por Tonni y Bargo junto con otros dos investigadores del Museo de La Plata, Diego Verzi y Ulyses Pardiñas, sugiere ambientes más áridos que los actuales.

Como ya se indicó, la mayor parte de los mamíferos registrados en el Bonaerense son formas adaptadas a condiciones semiáridas a áridas. Los escasos hallazgos de mamíferos brasílicos, como un cuis del género *Cavia* descubierto en sedimentos de Mar del Plata, y la presencia de paleosuelos intercalados en esas capas, indican episodios más cálidos y húmedos de corta duración.

La parte final del Pleistoceno

Para la parte final del Lujanense, entre unos 30.000 a 8.500 años atrás, se posee una mayor información. La mayoría de los restos de mamíferos de este lapso fueron extraídos de los sedimentos que forman una secuencia estratigráfica conocida como Formación

Luján, ampliamente distribuidos en las barrancas de ríos, arroyos y lagunas bonaerenses. Estos sedimentos son de origen fluvial y lacustre.



La Formación Luján, presente en las barrancas de ríos y arroyos de la provincia de Buenos Aires.

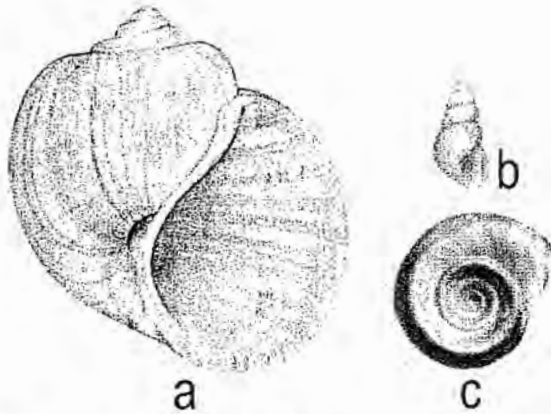
La Formación Luján fue descrita en 1973 por Francisco Fidalgo para las cuencas de los ríos Salado y Samborombón, provincia de Buenos Aires. En esta formación geológica, Fidalgo reconoció secuencias a las que denominó Miembro Guerrero y Miembro Río Salado.

El Miembro Guerrero está integrado por sedimentos de color castaño rojizo en la base y verde en la parte superior, con rodados de tosca (concreciones formadas principalmente por carbonato de calcio) y limolitas (limo arenoso consolidado) de 1 a 2 centímetros de diámetro. Posteriormente, los geólogos Jorge Rabassa y Alejandro Dillon, entonces en el Museo de La Plata, dieron el nombre de Miembro La Chumblada a los sedimentos castaño rojizos de la base.

Las dataciones por el método del carbono 14, realizadas en 1994 por Anibal Figini, Roberto Huarte y Jorge Carbonari (del Laboratorio de Tritio y Radiocarbono del Museo de La Plata), sobre muestras del Miembro Guerrero provenientes de las barrancas del arroyo Tapalqué (provincia de Buenos Aires), dieron una edad comprendida entre 27.000 y 28.000 años antes del presente para la parte superior del sedimento castaño y de 19.000 a casi 22.000 años para el sedimento verde. Los sedimentos del Miembro Guerrero se depositaron durante la última glaciación, que ocurrió a fines del Pleistoceno. En estos sedimentos se registran a los últimos grandes herbívoros del Pleistoceno.

El Miembro Río Salado se encuentra por encima del anterior y está formado por sedimentos de color gris a gris blanquecino, donde se observan frecuentemente cristales de yeso, cenizas volcánicas y carbonato de calcio. En estos sedimentos abundan valvas de gasterópodos, como los diminutos caracoles del género

Littoridina, los de conchilla aplanada del género *Biomphalaria* y los más voluminosos del género *Ampullaria*. Todos estos géneros de moluscos habitan actualmente en las lagunas de la provincia de Buenos Aires. La datación de la parte inferior del Miembro Río Salado de las barrancas del arroyo Tapalqué dio una edad comprendida entre unos 7.800 y 10.300 años antes del presente, que corresponde al Holoceno Temprano.



Géneros de moluscos presentes en el Miembro Río Salado de la Formación Luján: (a) *Ampullaria* (según Ageitos de Castellanos y Fernández), (b) *Littoridina* (según Gaillard y Ageitos de Castellanos) y (c) *Biomphalaria* (según Rumi).

En los afloramientos del Miembro Guerrero de la Formación Luján se registran mamíferos indicadores de condiciones áridas y frías, como el sigmodontino *Eligmodontia typus*, el huroncito patagónico *Lyncodon patagonicus*, el zorro gris chico de la Patagonia *Lycalopex griseus*, y el cuis chico *Microcavia australis*.

También corresponden al Lujanense Tardío los sedimentos de la parte inferior de la Formación La Postrera que, como ya se dijo, tienen antigüedades entre 7.300 y 10.700 años antes del presente. La asociación de mamíferos de la Formación La Postrera es similar a la del Miembro Guerrero de la Formación Luján, incluyendo los últimos registros de megaherbívoros de más de una tonelada, lo que demuestra que la extinción del Pleistoceno Tardío se extendió al Holoceno Temprano.

Los sedimentos de la Formación La Postrera contienen, además de restos de la fauna extinta, especies actuales típicas de los Dominios Patagónico y/o Central, tales como el huroncito patagónico *Lyncodon patagonicus*, el piche *Zaedyus pichiy*, la mara *Dolichotis patagonum*, el cuis chico *Microcavia australis* y la comadreja patagónica *Lestodelphys halli*.

El Holoceno

Las condiciones áridas del Pleistoceno Tardío se continúan en la provincia de Buenos Aires hasta la base del Holoceno, hace unos 7.000 u 8.000 años. Luego, entre 7.000 y 6.000 años atrás se registra un episodio cálido y húmedo, denominado óptimo climático, durante el cual las temperaturas globales alcanzaron el máximo registrado durante el Holoceno.

Este máximo térmico coincide con un importante avance de los mares sobre las tierras firmes, el máximo de la ingresión holocena. De acuerdo a Federico Isla, del Centro de Geología de Costas y del Cuaternario de la Universidad Nacional de Mar del Plata, el máximo de esta ingresión ocurrió primero a altas latitudes. Así en Tierra del Fuego se registró entre hace 9.000 a 7.000 años, en la provincia de Buenos Aires 6.500 a 6.000 años atrás y en Brasil hace 5.500 años. En la provincia de Buenos Aires, el nivel del mar durante la transgresión holocénica excedió hasta en 2,5 metros el valor actual, o quizá algo más.

En sedimentos depositados durante este episodio cálido y húmedo en el partido de Azul, ubicado en el centro de la provincia de Buenos Aires, se registró la máxima distribución austral de la rata acuática *Scaptomyrmus aquaticus*, y la expansión de cricétidos anfibios, como la rata acuática *Holochilus brasiliensis*, en el centro-oeste y sudoeste de la provincia de Buenos Aires.

En el Holoceno Medio y Tardío, los sigmodontinos incluyen un conjunto de géneros y especies centrales, como el *Eligmodontia typus* y el pericote o rata orejuda (*Phyllotis darwini*); chaqueñas, como la rata de los pantanos del género *Pseudoryzomys*; subtropicales, como *Bibimys*; y típicamente pampeanas. De acuerdo a Pardñas, esta asociación denota un mosaico de condiciones microambientales en un ambiente predominantemente más cálido y seco que el actual.

Eduardo Tonni y Cecilia Deschamps, describieron en 1992 la fauna de mamíferos del Pleistoceno Tardío y Holoceno de las barrancas del arroyo Napostá Grande, en el partido de Bahía Blanca. En unos sedimentos de color gris claro depositados hace casi 2.000 años, Deschamps y Tonni encontraron mamíferos subtropicales (como el cuis grande *Cavia apera* y la comadreja *Thylamys pusillus*), que coexisten con otros que son indicadores de aridez (la rata orejuda de vientre blanco *Graomys griseoflavus* y la comadreja patagónica *Lestodelphys halli*). Estos dos investigadores interpretaron a esta asociación como una consecuencia de la irrupción de condiciones cálidas y húmedas que desplazan a las previas áridas del Holoceno Medio y parte del Tardío.

A partir de unos 1.000 años antes del presente se incrementan los registros de especies subtropicales. Esta edad corresponde a una localidad en las orillas del río Sauce Grande, en el partido de Coronel Pringles, que fuera estudiada en 1987 por Salemme, Vizcaíno y Bargo. Sin embargo, de acuerdo con el registro de mamíferos, con posterioridad a esa fecha hubo

momentos con condiciones de menor humedad que las actuales. Estas fluctuaciones determinaron que las condiciones ambientales de la actual Pampa Húmeda se hayan establecido muy recientemente, dando lugar a la casi inexistencia de endemismos, rasgo que caracteriza biogeográficamente a la región pampeana en casi su totalidad.

BIBLIOGRAFÍA GENERAL SUMARIA

Alberdi, M. T., Leone, G. y Tonni, E. P. (eds.), 1995. **Evolución climática y biológica de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental.** Mus. Nac. de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Monografía 12, 423 págs. Madrid, España.

Ameghino, F., 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. **Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba**, 6: 1-1027.

Bonaparte, J. F., 1990. New Late Cretaceous mammals from the Los Alamitos Formation, northern Patagonia. **Nat. Geographic Res.**, 6: 63-93.

Bonaparte, J. F., 1994. Approach to the significance of the Late Cretaceous mammals of South America. **Berliner geowiss. Abh.**, 13: 31-44.

Bonaparte, J. F., Van Valen, L. y Kramarz, A., 1993. La fauna local Punta Peligro, Paleoceno inferior de la provincia de Chubut, Patagonia, Argentina. **Evolutionary Monographs**, 14: 1-50.

Bond, M., 1986. Los ungulados fósiles de Argentina: evolución y paleoambientes. **Actas IV Cong. Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía**, 2: 173-185.

Bond, M., 1986. Los carnívoros terrestres fósiles de Argentina: resumen de su historia. **Actas IV Cong. Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía**, 2: 167-171.

Cione, A. L. y Tonni, E. P., 1995. Chronostratigraphy and «Land Mammal Ages» in the Cenozoic of southern South America: principles, practices and the «Uquian» problem. **Journal of Paleontology**, 69 (1): 135-159.

Cione, A. L. y Tonni, E. P., 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European vertebrate-bearing units. En: Rook, L. y Torre, D. (eds.): Neogene and Quaternary continental stratigraphy and mammal evolution. **Boll. Soc. Paleont. Ital.**, 40 (2) 167-173.

Fariña, R., 1995. Limb bone strength and habits in large glyptodonts. **Lethaia**, 28 (3): 189-196.

Flynn, J. J. y Swisher, C. C., 1995. Cenozoic South American land mammal ages: correlation to global geochronologies. **SEPM Special Publications**, 54: 317-333.

Hoffstetter, R., 1982. Les Edentés Xénarthres, un groupe singulier de la faune néotropical (origine, affinités, radiation adaptative, migrations et extinctions). En: E. Montanaro Gallitelli (ed.): Palaeontology, essential of historical geology. **Proceeding I International Meeting of Palaeontology**, 385-443, Venecia.

Kay, R. F., Madden, R. H., Cifelli, R. L. y Flynn, J. J., 1997. **Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia.** Smithsonian Institution Press, 592 págs.

Marshall, L. S., Hoffstetter, R. y Pascual, R., 1983. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. **Paleovertebrata**, Mémoire Extraordinaire, 1-93.

Marshall, L. S., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O. A., Bombín, M. y Mones, A., 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of continental mammal-bearing Quaternary of South America. **Paleovertebrata**, Mémoire Extraordinaire, 1-76.

Marshall, L. S. y Sempere, T., 1994. Evolution of the Neotropical Cenozoic land mammal fauna in its geochronologic, stratigraphic and tectonic context. En: Goldblatt, P. (ed.): **Biological relationships between Africa and South America**, 329-391.

- Montgomery, G. G. (ed.), 1985. **The evolution and ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas**. Smithsonian Institution Press, 451 págs.
- Pascual, R., 1997. The Gondwanan history of mammals. The other history. 7th. **International Theriological Congress**, Abstracts of oral and poster papers: 278-279.
- Pascual, R., Vucetich, M. G., Scillato Yané, G. J. y Bond, M., 1985. Main pathways of mammalian diversification in South America. En: F. G. Stehli y S. D. Webb (eds.): **The Great American Biotic Interchange**, 219-247.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E., 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. **Journal of Human Evolution**, 19: 23-60.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E., 1992. Evolutionary pattern of land mammal faunas during the late Cretaceous and Paleocene in South America: a comparison with the North American pattern. **Annals Zoologici Fennici**, 28: 245-252.
- Pascual, R. Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J. L., 1996. **Land mammals: paradigm from Cenozoic South American geobiotic evolution**. *Münchner Geowiss. Abh.*, 30: 265-319.
- Paula Couto, C. de, 1979. **Manual de Paleomastozoología**. Academia Brasileira de Ciências, 590 págs.
- Reig, O. A., 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. **Monografie Naturae**, 1: 1-162. Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia".
- Simpson, G. G., 1980. **Splendid Isolation, the curious history of South American mammals**. Yale University Press, 266 págs.
- Tonni, E. P. y Cione, A. L. (eds.), 1999. Quaternary Vertebrate Palaeontology in South America. **Quaternary of South Am. and Antarctic Peninsula**, volumen especial (n° 12), 319 págs.
- Vucetich, M. G., 1986. Historia de los roedores y primates en la Argentina: su aporte al conocimiento de los cambios ambientales durante el Cenozoico. **Actas IV Cong. Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía**, 2: 157-165.
- Webb, S. D. y Rancy, A., 1996. Late Cenozoic evolution of the Neotropical mammal fauna. En: Jackson, J., Budd, A. F. y Coates A. (eds.): **Evolution and Environment in Tropical America**. The University of Chicago Press, 335-358.

ÍNDICE ALFABÉTICO

A

Abel, Othenio, 88
Acrocyon, 32
Acropithecus, 41
Actenomys, 52
Adiantoides, 39
Adinotherium, 44
Aguilar, José Luis, 63
Akodon, 48
Allouatta, 55
Álvarez del Fierro, Esteban, 65
Ameghino, Carlos, 15, 16, 17, 22, 38, 53, 62, 67, 85, 86
Ameghino, Florentino, 11, 15, 16, 17, 18, 20, 24, 25, 26, 29, 31, 32, 33, 35, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 50, 51, 53, 54, 57, 58, 60, 64, 68, 69, 73, 75, 80, 81, 82, 84, 85
Amerhippus, 66
Ampullaria, 95
Anancus, 64
Ancylocoelus, 43
Andinodelphis, 29
Anisolambda, 24
Antarctodolops, 30
Anthropops, 53
Antifer, 69
Aotus, 54, 55
Aramayo, Silvia, 88
Archaeohyracotherium, 37
Archaeohyrax, 45
Archaeopithecus, 41
Archer, Michael, 21
Arctodictis, 32
Arctodus, 57, 59, 60
Arctodus (Arctotherium), 59
Arctodus (Pararctotherium), 59
Arctotherium, 59, 60
Ardolino, Alberto, 9
Argyrohyus, 68
Argyrolagus, 31
Argyrolambda, 37
Artigas, Pablo, 80
Asmithwoodwardia, 23
Asmodeus, 43
Astegoyheriini, 34
Asteromys, 51
Astranotherium, 39
Astraponotus, 16, 39
Astrapothericulus, 17, 39
Austroticonodon, 9

B

Barberenia, 9
Bargo, Susana, 76, 84, 94, 96
Barytherium, 38
Bassaricyon, 57
Bergqvist, Lillian, 34
Berman, Walter, 61, 63
Bibimys, 95
Biomphalaria, 95
Blanco, Ernesto, 86, 87
Blastocerus, 69
Bonaparte, José Fernando, 6, 7, 8, 9, 20, 23, 24, 68
Bond, Mariano, 30, 32, 33, 38, 42, 43
Bondesius, 8
Boreastylops, 41
Borhyaena, 32
Borhyaenidae, 30
Borhyaenidium, 33
Bown, Thomas, 35
Brachyteles, 55
Bradley, Bruce, 71
Bradypus, 89
Brandonia, 9
Branisella, 53, 54
Bravard, Auguste, 26, 59
Brunhes, Bernard, 93
Bruno, Gustavo, 63
Burmeister, Hermann, 17, 44, 46, 63, 81, 82, 91

C

Cabrera, Ángel, 18, 64, 68, 88
Calomys, 48
Camelus, 68
Campanorco, 42
Canis, 62, 63
Carbonari, Jorge, 94
Carles, Enrique de, 20
Carlini, Alfredo, 31, 80
Carlos III, 86
Carodnia, 24
Caroloameghiniidae, 30
Carolozittelia, 37
Carrasco, Gabriel, 54
Cartelle, Castor, 55, 88
Casamiquela, Rodolfo, 65, 88
Casamiquelia, 8
Castellanos, Alfredo, 81
Castor, 55
Catagonus, 67
Catonyx, 85
Cavia, 52, 94, 95

Caviodea, 50
Cebupithecia, 55
Cephalomys, 50
Cerdocyon, 62
 Céspedes Paz, Ricardo, 29
Chaetophractus, 36, 75
Chapalmalania, 57, 58, 59
 Charrier, Reynaldo, 41, 54
Chasicotherium, 43
Chilecebus, 54
 Chinchilloidea, 50
Chlamyphorus, 75
Choloepus, 89
Chrysocyon, 62
Chubutomys, 50, 51
 Cifelli, Richard, 29, 33
 Cione, Alberto, 13, 14, 19, 20, 73, 92, 93
Cladosictis, 32
Clyomys, 93
Clypeotherium, 35
Colbertia, 26
Colombitherium, 37
Colpodon, 17, 43, 44
 Columbitheriidae, 37
Conepatus, 59
 Cope, Edward, 58
Cricetus, 48
 Crompton, Alfred, 7
Cryptotis, 69
Ctenodactylus, 48
Ctenomys, 52, 94
 Cuvier, George, 64, 86
Cuvieronius, 64
Cyclopes, 89
Cyonasua, 19, 57, 58

D

d'Orbigny, Alcides, 77
 Darwin, Charles, 17, 19, 20, 42, 58, 65, 84, 85, 90
Dasypus, 75
Daubentonia, 31
Degonia, 45
Deinotherium, 38
 Deluiliis, Gerry, 88
 Deschamps, Cecilia, 84, 95
Deseadomys, 50
 Di Ronco, José, 81
Diadiaphorus, 40
 Didelphidae, 10, 29
Didelphis, 91
Didolodus, 37
 Dillon, Alejandro, 94
Dinohippus, 66
Doedicurus, 79, 80
 Doering, Adolfo, 73
Dolichocebus, 53

Dolichotis, 52, 95
 Dondas, Alejandro, 60
 Dupotet, 60
Dusicyon, 62, 63

E

Eberhardt, Hermann, 85
Edwardotrouessartia, 41
Eira, 59
Eligmodontia, 94, 95
 Engel, Frédéric, 87
 Engelmann, George, 74
Enneconus, 37
Entelops, 75
Eobrasilia, 30
Eohyrax, 45
Eosteiromys, 50
Epieuryceros, 69
Equus, 65, 66, 89
Equus (Amerhippus), 66
Eremotherium, 88
Ernestokokenia, 23, 37
Escribania, 23
 Esteban, Graciela, 84
Ethegotherium, 16
Eucelophorus, 52
Eucholoeops, 36
Eumegamys, 52
Euphractus, 75
Eurotamandua, 11
Eurygenium, 45
Eutatus, 34, 76, 77, 89

F

Falkner, Thomas, 77
 Fariña, Richard, 35, 78, 80, 81, 86, 87
Felis, 60, 61
 Ferigolo, Jorge, 6, 92
Ferugliotherium, 8
 Fidalgo, Francisco, 20, 89, 94
 Fignini, Anibal, 94
 Fleagle, John, 53
 Flynn, John, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 41, 54

G

Galea, 52
Galictis, 59
 Gaudry, Albert, 15
 Genise, Jorge, 52
 Gervais, Henri, 68
 Gervais, Paul, 26, 59, 68, 69, 83, 84, 85
Glossotherium, 57, 83, 85, 89
Glossotherium (Glossotherium), 83
Glossotherium (Oreomyiodon), 83

Glossotherium (Paramylodon), 83
Glyptodon, 78, 79, 80, 81, 82, 88
Goin, Francisco, 9, 31, 35
Gondwanatherium, 8
González, Pablo, 9
Grammogale, 59
Gran Intercambio Faunístico Americano, 5, 11, 29,
58, 63, 67, 89, 92
Graomys, 58, 95
Greenberg, Joseph, 70
Grimau, Matías, 65
Griphodon, 37
Groeberia, 30, 31
Groebertherium, 8, 9
Guerrero Díaz, Javier, 55
Guevara, José, 65
Guidon, Niede, 71
Guzmán, Luis Meo, 89

H

Haldanodon, 7
Hapalops, 35, 36
Haplodontherium, 44
Haplomastodon, 64, 65
Hartwig, Walter, 55
Hathliacynidae, 29, 30
Hauthal, 66
Hegetotherium, 45
Heizler, Matthew, 15
Hemiauchenia, 68, 89
Hemihegetotherium, 45
Henricosbornia, 25, 40
Herskovitz, Philip, 53, 54
Heteromys, 70
Hippidion, 65, 66, 85, 89
Hippocamelus, 69
Hoffstetter, Robert, 37, 47, 54, 64, 66, 88
Holmesina, 76
Holochilus, 48, 95
Homalodotherium, 43
Homalostylops, 26
Homunculites, 53
Homunculus, 53, 54, 55
Hoplophorus, 79
Hrdlicka, Ales, 70
Huarte, Roberto, 94
Humboldt, Alexander von, 70
Huxley, Thomas, 43
Hydrochoerus, 50

I

Isla, Federico, 60, 95

J

Jaskhadelphydae, 29

K

Kay, Richard, 15, 55
Kibenikhoria, 26
Kloster, Mario, 63
Kondous, 55
Kraglievich, 16, 19, 20, 44, 46, 51, 53, 57, 62, 84, 86
Kramarz, Alejandro, 23
Kyte, Frank, 74

L

Lagostomus, 52
Lama, 68
Lavocat, René, 47
Laza, José, 35, 73
Lemoine, Víctor, 24
Leonardus, 8, 9
Leontinia, 43
Lestodelphys, 91, 92, 94, 95
Lestodon, 83, 84
Linares, Omar, 57
Litodontomys, 50
Littoridina, 95
Lontra, 59
Loomis, Frederic, 38, 50
López, Guillermo, 64
López Aranguren, 68
Loreto, Marqués de, 86
Lund, Peter, 55, 60, 61, 68, 88
Lutreolina, 91
Lycalopex, 62, 63, 95
Lydekker, Richard, 24, 80, 81
Lyncodon, 59, 95

M

MacFadden, Bruce, 66
Macrauchenia, 89, 90
Madden, Richard, 15, 18, 55
Mahoudeau, Pierre, 54
Manera de Bianco, Teresa, 88
Marsh, Othniel, 41, 58
Marshall, Larry, 14, 30, 74
Matuyama, 93
Mazama, 69
McDonald, Gregory, 89
McKenna, Malcolm, 41
Megactenomys, 52
Megadolodus, 37
Megatheridium, 88
Megatherium, 83, 86, 87, 88, 89
Mercerat, Alcides, 62

Mesotherium, 26, 42, 63, 80, 90, 93
Mesungulatum, 8, 9
Micodon, 55
 Microbiotheriidae, 10, 29, 30
Microcavia, 52, 94, 95
Microtragulus, 92
 Minoprio, José Luis, 16, 30, 39, 57
 Mioclaenidae, 23
 Miotti, Laura, 71
Mixotoxodon, 90
Mohanamico, 55
 Molerés, Javier, 62
 Moly, Juan José, 34
Monotrematum, 15, 28
 Morales, Jorge, 24
Morenelaphus, 69
 Moreno, Francisco Pascasio, 24
Morganucodon, 7
Morphippus, 45
 Moyano, Carlos, 46
 Muizon, Christian de, 14, 29, 30
Muñifelis, 61
 Muñiz, Francisco Javier, 60, 61
Munnizia, 46
Mus, 48
Mustela, 59
Mylodon, 83, 85
Myocastor, 52
Myrmecophaga, 89

N

Nandayus, 73
Nasua, 57
Nasuella, 57
Necrolestes, 32
Necromys, 58
Nectomys, 93
Neolicaphrium, 91
Neomyiodon, 85
Neosaimiri, 55
Neotamandua, 36
Nesodon, 42, 44
 Neves, Walter, 71
 Norell, Mark, 41
Nothofagus, 34
Nothropus, 36
 Nothrotheriinae, 36
Nothrotheriops, 36, 87
Nothrotherium, 36
Notiomastodon, 64
Notiomys, 48
Notohippus, 17
Notopithecus, 41
Notostylops, 15, 41
 Novacek, Michael, 41
Nunnezia, 89

O

Oldfieldthomasia, 26
 Oliveira, Edison, 34
Onohippidion, 66
 Oporto, Nicolás, 88
Ornithorhynchus, 7
Oryzomys, 48
 Osborn, Henry, 25, 41, 64
Othnielmarshia, 40
Otronia, 41
 Owen, Richard, 39, 42, 44, 65, 81, 83, 84, 85, 86, 90, 92
 Owen-Smith, Norman, 92
Oxymycterus, 48
Ozotoceros, 69

P

Pachyrukhos, 45, 46
Paedotherium, 46, 52, 91, 92
Palaeolama, 68
Palaeomyrmedon, 89
Palaeomyrmidon, 36
Palaeopeltis, 34
 Palanca, Floreal, 80
Pampatemnus, 42
Pampatherium, 76, 77
Panochthus, 78, 79, 80
Panthera, 60
Paraeuphractus, 36
Pararctotherium, 59, 60
Parastrapotherium, 39
 Pardiñas, Ulyses, 53, 94, 95
 Parodi Bustos, Rodolfo, 64
 Pascual, Rosendo, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 17, 18, 19, 21, 26, 27, 28, 30, 31, 32, 33, 38, 42, 57, 64, 75
Patene, 30
 Patterson, Bryan, 30, 47, 50
 Paula Couto, Carlos de, 15, 23, 24, 25, 26, 30, 33, 40, 65
Pedefes, 48
 Pedionmyidae, 10
 Peligrotheriidae, 23
Peligrotherium, 23
Peltephilus, 35
 Peradectidae, 10, 29
Peramus, 8
 Perea, Daniel, 36
Peripantostylops, 41
 Petrocelli, Jorge, 62
 Petruleviclus, Julián, 63
 Phenacodontidae, 23
Phiomys, 49
Phoberomys, 52
Phoradiadus, 37
Phyllotis, 48, 95

Pithecia, 55
Platygonus, 67, 68, 92
Platypittamys, 50
Pliohippus, 66
Pliolagostomus, 51
Pohlig, 64
Pollis, Gustavo, 63, 68, 80, 89
Polydolopidae, 30
Potos, 57
Powell, Jaime, 25, 30
Prevosti, Juan Francisco, 62
Priodontes, 76
Proborhyaena, 29
Proctenomys, 52
Procyon, 57
Prodolichotis, 51
Proetocyon, 37
Prohegetotherium, 16
Prolagostomus, 51
Pronothrotherium, 36
Propachyrucos, 46
Propalaeohoplophorus, 78, 80
Propraopus, 75, 77
Propyrotherium, 37
Prosotherium, 46
Prostegotherium, 33
Proterotherium, 40
Proticia, 37
Protocyon, 62
Protodidelphidae, 30
Protohydrochoerus, 51
Protopithecus, 55, 56
Protoprocyon, 57
Protosteiromys, 50
Prototrigodon, 44
Protypotherium, 42
Pseudalopex, 62
Pseudoryzomys, 95
Pteronura, 59
Pucadelphys, 29
Pucciarelli, Héctor, 71
Pudu, 69
Puerta, Pablo, 9, 33
Pujos, François, 87
Pyrotheriidae, 37
Pyrotherium, 15, 17, 37, 38

Q

Quintana, Carlos, 77
Quirogatherium, 9

R

Rabassa, Jorge, 94
Ramírez, José Luis, 68
Rattus, 48

Raulvaccia, 23
Re, Guillermo, 15
Reig, Osvaldo, 20, 59
Reighitherium, 9
Reithrodon, 48, 58, 94
Requisia, 24
Rhynchippus, 45
Ricardolydekkeria, 24
Rinderknecht, Andrés, 81, 82
Riostegotherium, 34
Romero, Antonio, 38
Rosas, Juan Manuel de, 60
Roth Santiago, 18, 41, 51, 66
Rougier, Guillermo, 8
Rovereto, Castellano, 51, 89
Rusconi, Carlos, 53, 67

S

Sá y Faria, José Custodio de, 86
Salemme, Mónica, 89, 96
Salladolodus, 37
Scaglia, Galileo, 31
Scaglia, Orlando, 60
Scalabrinitherium, 40
Scaphops, 43
Scapteromys, 48, 52, 95
Scarritia, 43
Scelidodon, 60, 84, 85, 87
Scelidodon (Catonyx), 85
Scelidodon (Scelidodon), 85
Scelidotherium, 60, 84, 85
Scillato-Yané, Gustavo, 33, 34, 35, 36, 80, 82, 89
Sciurus, 70
Sclerocalyptus, 79, 80
Scotamys, 50
Shaw, Christopher, 89
Sigé, 14
Simpson, George Gaylord, 3, 9, 10, 15, 16, 23, 24, 26, 30, 31, 39, 42, 43, 47, 65
Simpsonotus, 26
Smilodon, 33, 60, 61, 62
Soibelzon, Leopoldo, 60
Soria (h), Miguel, 9, 25, 37, 38, 39
Stanford, Dennis, 71
Stegomastodon, 64
Stegotherium, 35
Stirtonia, 55
Sudamerica, 21, 27
Sudamerica ameghinoi, 27
Sullivan, 39, 42
Swisher, Carl, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 41, 54
Sylvilagus, 69, 70

T

Tamandua, 89

Tapirus, 66, 67
Tauber, Adan, 18, 32, 54, 81
Tayassu, 67
Telicomys, 52
Tetragonostylops, 25
Thalassocnus, 36
Theosodon, 40
Theriodictis, 62, 63
Thoatherium, 40
Thomashuxleya, 43
Thylacosmilus, 33
Thylamys, 91, 95
Tolypeutes, 36, 94
Tonni, Eduardo Pedro, 13, 19, 20, 63, 68, 73, 74, 89, 92, 93, 94, 95
Torres, Manuel de, 86
Tournouër, André, 15
Toxodon, 42, 44, 89, 90
Tremacebus, 53
Tremarctos, 59
Trigodon, 44
Trigonostylops, 25, 39
Turner, 70, 71
Typotherium, 26

U

Ubilla, Martín, 91
Utaetus, 34

V

Van Valen, Leigh, 23
Victorlemoinea, 24

Vicugna, 68
Vignati, Milciades, 19
Villarroelomys, 51
Vincelestes, 7, 8
Vizcaino, Sergio, 34, 35, 76, 82, 89, 96
Voglino, Damián, 62
Vucetich, María Guiomar, 15, 26, 41, 42, 50, 51
Vucetichia, 8

W

Wagner, 67
Wainka, 24
Wallace, Alfred Russell, 58
Wallace, Douglas, 71
Wasson, John, 74
Weddell, 84
Wetzel, Ralph, 89
Wood, Albert, 47, 50
Wyss, André, 41, 49, 54

X

Xenodontomys, 52
Xylechimys, 50

Z

Zaedyus, 36, 75, 94, 95
Zavala, Carlos, 20
Zegura, Stephen, 70
Zhangheotherium, 7
Zhe-Xi, Luo, 7
Zhou, Lei, 74



Este no es un libro técnico, aunque el lenguaje formal de las distintas disciplinas relacionadas con las ciencias de la Tierra ha sido respetado. Los avances y descubrimientos más recientes fueron encarados de manera casi periodística, obviándose las referencias bibliográficas precisas que caracterizan a los textos estrictamente científicos. Como consecuencia, es un libro destinado a lectores de nivel medio y a estudiantes universitarios no especializados, interesados en las Ciencias de la Tierra en general y en los procesos que condujeron a la actual configuración faunística de América del Sur, en lo que a sus mamíferos se refiere.

Los mamíferos son un conjunto diverso de vertebrados que tuvieron una historia evolutiva paralela a la de los conocidos dinosaurios. Sin embargo, debieron esperar el momento y las condiciones oportunas para constituirse en los vertebrados terrestres dominantes. Ello ocurrió una vez producida la extinción masiva del límite Cretácico-Terciario. Así, la nueva era geológica, la Cenozoica, pasó a ser la Edad de los Mamíferos.

Una parte importante de esta historia se desarrolló en el extremo austral de América del Sur, en lo que es actualmente el territorio de la Argentina. A esta historia y a sus actores se hace especial referencia en este libro.

Eduardo P. Tonni

Es Doctor en Ciencias Naturales especializado en la Paleontología de los Vertebrados, Profesor en la Universidad Nacional de La Plata e Investigador Principal de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Alres.

Ricardo C. Pasquali

Es Ingeniero Químico y Periodista Científico, Profesor en el Departamento de Ciencias Biológicas de la Universidad CAECE y Colaborador del diario La Nación.

