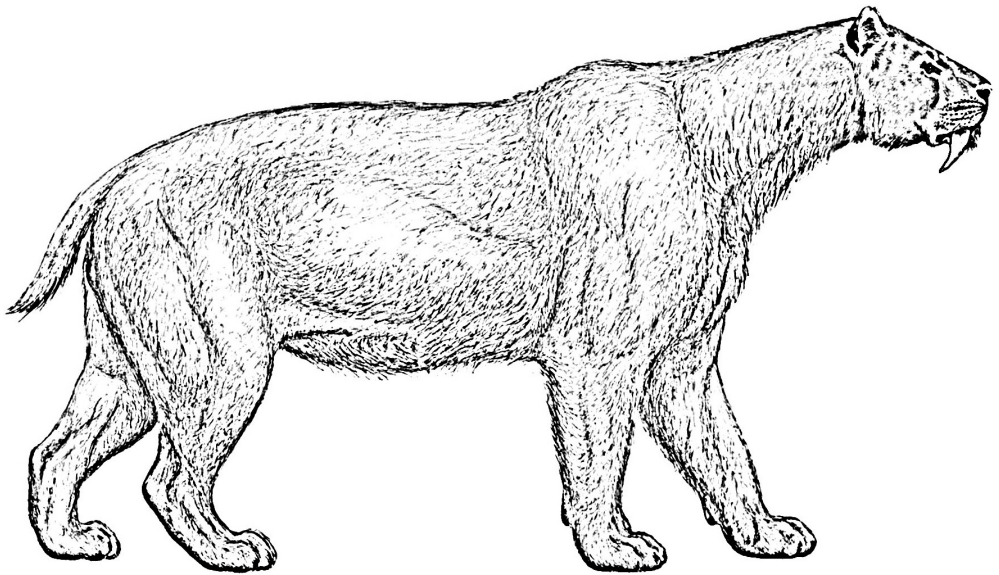


MÓDULO VI

Faunas cuaternarias



Introducción

EL ACTUAL PERÍODO CUATERNARIO, ÚLTIMO DE LA ERA CENOZOICA y por lo tanto muy bien conocido, se caracteriza en todo el mundo por amplios intervalos glaciales intercalados entre momentos más cálidos (interglaciales). Los últimos episodios de la evolución humana se dan en este período. El Cuaternario está representado en los estratos más superficiales y modernos de la corteza terrestre, los cuales contienen información paleontológica en general muy abundante y completa.

En Uruguay este período está representado por abundantes rocas y fósiles continentales y por los resabios de algunas intrusiones marinas en los márgenes litorales.

Las rocas sedimentarias continentales del Cuaternario uruguayo se distribuyen por casi todo el territorio y son comunes de ver en las barrancas alledañas a cursos de agua, inmediatamente por debajo del nivel de suelo. En el Sur del país se distinguen la parte superior de la Formación Raigón en el departamento de San José, y las formaciones Libertad, Dolores y Barrancas, en el litoral Oeste y cuencas del Río Santa Lucía y Laguna Merín. Al Norte del Río Negro también se registra la Formación Dolores y tiene una importante extensión la Formación Sopas (que incluye la otrora denominada Formación Mataojo), la cual se distingue también por su rico contenido fosilífero.

Entre los fósiles típicos de estos sedimentos se destacan los grandes mamíferos que integran la llamativa megafauna cuaternaria: megaterios, glosoterios, gliptodontes, toxodontes, macrauchenias, “mastodontes”, osos y tigres dientes de sable, entre otros. Éstos, junto a una fauna acompañante de menor porte, constituyen la mayor parte de los fósiles de vertebrados colectados en Uruguay. En los últimos tiempos, es de destacar la importante incidencia en la colecta de este tipo de fauna que tuvo la gran labor de José Soloviy, Jorge Da Silva, Federico López Romanelli, Jorge Femenías y Andrés Sánchez.

Los depósitos marinos, formaciones Chuy y Villa Soriano, representan distintos momentos de las últimas ingresiones marinas en el territorio uruguayo. Se distribuyen en toda la franja litoral al Sur del Río Negro y están caracterizados por la abundancia de moluscos.

Capítulo 13

FAUNA CUATERNARIA CONTINENTAL

Martín Ubilla, Daniel Perea, Nora Lorenzo,
Mercedes Gutiérrez y Andrés Rinderknecht

Entre las etapas finales de la historia de nuestro planeta –sin duda las mejor conocidas– se encuentra la aparición de la especie humana, Homo sapiens. Fueron momentos de grandes cambios climáticos. Durante miles de años los hielos avanzaban desde los polos y luego, en miles de años más, se derretían elevando el nivel del mar. Enormes mamíferos poblaban todos los continentes excepto la Antártida. Hace unos 1,8 millones de años comenzaba el actual Período Cuaternario.

Mientras en el Viejo Mundo surgían las primeras civilizaciones, en el territorio de lo que hoy es Uruguay todavía caminaban gigantes bestias por bosques, praderas y sabanas. Con dichas bestias se encontraron, cara a cara hace unos pocos miles de años, los primeros pobladores humanos de América. Eran tiempos en que se empezaba a retraer la última glaciación y el clima se tornaba más cálido. Comenzaba entonces la vigente época Reciente del Cuaternario. En el transcurso de los dos o tres primeros milenios de esta época, quizás no mucho después de 6.000 años atrás, aquellas enormes bestias se extinguieron completamente.

TRADICIONALMENTE, EL CUATERNARIO, PERÍODO QUE ABARCA también la actualidad, se divide en dos Épocas, **Pleistoceno** (hasta hace 10.000 años) y **Holoceno (Reciente)**.¹ Durante la mayor parte del Período **Terciario** hasta sus fines (Plioceno), Sud-América había permanecido geográficamente aislada del resto de los continentes. En el Cuaternario se dio en Sud-América, y también en territorio uruguayo, una peculiar y única asociación de animales continentales resultado de la combinación de varios factores:

- prolongados procesos de evolución en el continente;
- intercambios faunísticos con otros continentes (Cuadro 13.1, pág. siguiente);
- cambios climáticos (ver Cap. 14), y
- extinciones, entre otros.

1. Este período, desde el punto de vista formal, se inició más precisamente hace 11.500 años calendario, es decir, antes del presente.

Cuadro 13.1 – *Intercambio faunístico entre Sur y Norte-América a fines del Terciario y principios del Cuaternario.*

Los sedimentos del Pleistoceno de Sud-América, tienen mamíferos que los diferencian de aquellos de mayor antigüedad. Esto se debe a que este continente, luego de haber transcurrido por un prolongado período de aislamiento geográfico, tomó contacto con Norte-América con la instalación del istmo centroamericano en el Plio-Pleistoceno. Este corredor terrestre, permitió la migración hacia Sud-América de mamíferos que habitaban Norte-América y parte de Centro-América. A la vez, mamíferos que evolucionaron y se diversificaron durante el período insular en Sud-América, migraron hacia Norte-América.

La formación del istmo se inició hace unos 3 millones de años, con modificaciones importantes en el Mar Caribe, surgiendo islas y estrechando las distancias entre continentes. Ello permitió que el ingreso de formas norteamericanas se produjera a diferentes tiempos en la medida que se producían dichos cambios físicos. Así, algunos mamíferos se encuentran en el registro sudamericano desde el Mioceno en adelante (como las ratas de agua y pajonal, los pecaríes y posiblemente los “mastodontes”).

A partir de fines del Plioceno y principios del Pleistoceno en adelante, invade la mayor parte de los mamíferos norteamericanos. La mayoría de ellos fueron formas cursoriales, ligadas a espacios abiertos, que se trasladaron al Sur probablemente a través de las tierras bajas con características de estepas y sabanas. Pero también se incorporaron otros habitantes de ambientes de floresta, los que quizás aprovecharon la vía de las tierras altas que conservaron dichos ambientes.

Entre los que ingresaron a Sud-América se encuentran algunos que no sobrevivieron hasta el presente: caballos, “mastodontes”, “guanacos” de gran tamaño, osos de gran porte, tigres dientes de sable y algunos pecaríes. En cambio otros sí sobrevivieron con éxito, como los zorros, varios tipos de ciervos, roedores sigmodontinos, depredadores felinos como el puma y el jaguar, tapires y el oso de anteojos.

Así, durante el Pleistoceno, se produjo el ensamble de linajes de mamíferos de antiguo aborigen sudamericano (gliptodontes, perezosos gigantes terrestres, litopternos, notoungulados, etc.) con los nuevos inmigrantes ya mencionados, que le dan al registro cuaternario de nuestro continente un carácter único.

Las comunidades de vertebrados, y en especial las de mamíferos, tuvieron en el Cuaternario una conformación que, debido a dichos procesos, no se encuentran representadas en su totalidad en la actualidad. Así, vivió en este territorio una amplia gama de animales que como consecuencia de una **extinción** que ocurrió a **fines del Pleistoceno y comienzos del Holoceno** (Cuadro 13.2), dejó de formar parte de dichas comunidades. Éstas sufrieron importantes modificaciones, quedando los fósiles como testimonio de su existencia en los sedimentos continentales de esa edad otrora denominados

“Pampeano”,² que hoy reciben los nombres de formaciones Dolores, Sopas, Libertad, Barrancas y por lo menos parte de la Formación Raigón (Cuadros 13.3 y 13.4, pág. 287 y 293 respectivamente).

Cuadro 13.2 – *La extinción de la megafauna y de grandes mamíferos en Sud-América en el Pleistoceno final e inicios del Holoceno.*

Hacia fines del Pleistoceno y comienzos del Holoceno, esto es aproximadamente entre los últimos 10.000 a 7.000 años antes del presente, se extinguieron **todos** los **megamamíferos** (mayores a una tonelada de peso) y la **mayoría** de los **grandes** mamíferos (mayores a 44 kilos) que habitaban este continente (Cuadros 13.5 y 13.6, págs. 298 y 301 respectivamente). Esta extinción, que también afectó a otros continentes, aunque no con tanta severidad (en África aún persisten cuatro megamamíferos vivientes),³ eliminó importantes componentes de las comunidades terrestres de Sud-América.

En general, afectó a mamíferos adaptados a áreas abiertas y la mayoría fueron xenartros. Los grandes mamíferos que sobrevivieron hasta la actualidad (Cuadro 13.6, pág. 301), están en su mayoría vinculados a contextos más protegidos y de difícil acceso.

Se consideran y discuten **varias causas** probables, entre ellas:

- cambios climáticos con modificación y cambio del hábitat;
- desequilibrios en la relación entre grupos interdependientes;
- presión de la actividad de caza por el hombre;
- desaparición de grandes herbívoros;
- infecciones, e
- interrupción del ciclo climático (frío-cálido; pasaje de predominio de espacios abiertos a cerrados con el aumento de temperatura registrado a inicios del Holoceno), conjuntamente con la caza humana.

Posiblemente han interactuado varias causas que produjeron esta importante extinción, cuya consecuencia más notable es el haber modificado la composición de las comunidades de mamíferos terrestres de Sud-América, con la desaparición de formas ligadas a linajes de antigua data así como otras integrantes de corrientes migratorias. Existen evidencias de que algunos de estos mamíferos (caballos, perezosos, “mastodontes” y guanacos al menos) integraron la dieta de los primeros humanos sudamericanos.

Dichas formaciones se distribuyen en diferentes puntos de Uruguay, constituyendo generalmente los terrenos más superficiales. Suelen presentarse muy claramente expuestos en barrancas costeras y fluviales, a lo largo y

2. El término fue usado como extensión de la nomenclatura utilizada para sedimentos coetáneos de la pampa argentina, los cuales hoy están incluidos en varias unidades.

3. Para Norte-América recientemente se ha propuesto como probable causa de extinción de la megafauna, la caída de un cometa hace unos 12.900 años (Firestone *et al.* 2007).

ancho de todo el territorio. Se puede afirmar con propiedad, que de éste conjunto de depósitos proviene la mayor cantidad de fósiles de vertebrados de Uruguay.

En algunas de estas unidades sedimentarias también se registra un conjunto de moluscos dulceacuícolas y terrestres, asociados a los sistemas fluviales donde fueron en parte generadas (Cuadros 13.3 y 13.4, pág. 293).

Linajes de abolengo antiguo: los que ya estaban

Desde el Paso de la Urumbeba hasta la ciudad de Artigas hay, por el Río Cuareim, unos 43 km. Son algo así como tres días en canoa, parando para buscar fósiles y acampando para comer y dormir. El viento del Norte sofoca más que el batir de los remos, cada vez más pesados, y las vertiginosas “correderas” siempre amenazan con una peligrosa zozobra. Luego llegan los interminables “lagunones”, donde lo único que mueve el bote es el pulso tenso y acompasado de hombros castigados por el sol de enero y los zumbantes insectos. Con la vista siempre adelante, tratando de adivinar el más allá de ese devenir, la improvisada tripulación busca la rojiza mole de limo, la barranca amplia, enorme y reseca por el verano. Y allí yacen enterrados, desde siempre, los antiguos huesos.

De los vertebrados cuaternarios que se registran en Sud-América desde principios del Cenozoico, se destacan algunos reptiles y, entre los mamíferos, los marsupiales, ciertos grupos extintos de ungulados y los edentados o xenartros. Se tratan aquí con mayor énfasis los representados en el Cuaternario de Uruguay, haciendo hincapié en los mamíferos, predominantes en el registro fósil.

Quelonios terrestres

En nuestro continente, durante el Cuaternario, vivieron **tortugas terrestres gigantes** agrupadas en el género *Chelonoides*, de talla aproximadamente similar a las tortugas de las Galápagos, pero con caparzones formados por placas óseas muy gruesas. Estos grandes quelonios, no demasiado frecuentes en el registro fósil, no lograron sobrevivir a la extinción del Pleistoceno-Holoceno. Algunos de ellos han quedado preservados en Uruguay por caparzones casi completos (Lám. VII a, pág. 331) o por placas óseas aisladas. El significado ecológico y los ambientes que estas peculiares tortugas explotaron, no está suficientemente estudiado.

Cuadro 13.3 – Fauna y edad de la Formación Sopas.

Lista basada en datos proporcionados por Ubilla *et al.* 2004, y Martínez & Rojas 2004 (ver Lecturas recomendadas y bibliografía allí citada).

INVERTEBRADOS:

Bivalvos: *Neocorbicula limosa*, *Diplodon peraeformis*, *D. rhuacoicus*, *D. delodontus*, *D. charruanus*, *D. paralellepipedon*, *Anodontites* sp., *Monocondylea* sp., *Musculium* ?*argentinum*.

Gasterópodos: *Heleobia* cf. *H. australis*, *Heleobia piscium*, *Potamolithus* sp., *P. lapidum*, *Pomacea canaliculata*, *Chilina fluminea*, *C. parva*, *Gundlachia* sp., *Anysancylus obliqua*, *Biomphalaria tenagophila*, *B. peregrina*, *Bulimulus* sp., *B. rushi*.

PECES: Teleósteos.

REPTILES: *Chelonoides* sp., *Tupinambis teguixin*.

AVES: aff. *Rhea* sp. *Chloephaga picta*, *Cariama cristata*.

MAMÍFEROS:

Xenartros: *Dasyus* aff. *D. novemcinctus*, *Propraopus* sp., *Pampatherium humboldtii*, *Glyptodon clavipes*, *Neothoracophorus* sp., *Neuryurus rudis*, *Panochthus tuberculatus*, *Megatherium americanum*, *Nothrotherium* cf. *N. maquinense*, *Glossotherium robustum*, *Lestodon* cf. *L. armatus* cf. *Scelidotherium*.

Carnívoros: *Felis concolor*, *Panthera* cf. *P. onca*, *Smilodon populator*, *Lycalopex gymnocercus*, *Lontra longicaudis*, *Tremarctinae* indet.

Roedores: *Reithrodon* sp. cf. *Wilfredomys oenax*, *Lundomys molitor*, *Coendou magnus*, *Myocastor coypus*, *Cavia* sp. *Galea* sp. *Microcavia criolloensis*, *Dolichotis?* sp. *Hydrochoerus hydrochaeris*, *Nechoerus* cf. *N. aesopi*.

Litopternos: *Macrauchenia patachonica*, *Neolicaphrium recens*.

Notoungulados: *Toxodon* cf. *T. platensis*.

Proboscídeos: Gonfotéridos indet.

Perisodáctilos: *Tapirus terrestris*, *Equus (Amerhippus) neogeus*, *Hippidion principale*.

Artiodáctilos: *Tayassu* aff. *T. pecari*, *Catagonus* sp., *Hemiauchenia paradoxa*, *Vicugna* sp., *Antifer ultra*, *Ozotoceros* aff. *O. bezoarticus*, *Morenelaphus brachyceros*, *Morenelaphus lujanensis*, *Paraceros fragilis*.

EDAD

La asociación de mamíferos registrada en la Formación Sopas permite su correlación con el Piso Lujanense, que abarca el lapso Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano.

Dataciones absolutas: las varias dataciones basadas en ¹⁴C (carbono 14)⁴ en madera y conchilla, y termoluminiscencia⁵ en sedimento, indican edades de más de 43.000 años antes del presente para la Formación Sopas (Ubilla *et al.* 2004; Martínez & Ubilla 2004).

4. Técnica de datación absoluta por isótopos radiactivos del carbono (Cuadro 14.2, pág. 320).
5. Se entiende por **termoluminiscencia** la emisión de energía previamente absorbida como resultado de un estímulo térmico. Esta propiedad física, presente en muchos minerales, es utilizada como técnica de datación, porque cuanto más tiempo han sido calentados naturalmente ciertos minerales (básicamente cuarzo), mayor cantidad de luz emiten.

Xenartros

Otro linaje de larga evolución en el continente, los **xenartros** o edentados, fueron importantes y conspicuos mamíferos de la fauna cuaternaria.

Como se vio anteriormente (Cap. 11), los xenartros pueden dividirse en tres grandes grupos:

- 1) **cingulados** o xenartros acorazados (armadillos y gliptodóntidos);
- 2) **perezosos** o tardígrados, y
- 3) **vermilinguos** u “osos” hormigueros.

Entre los **gliptodóntidos**, peculiares xenartros acorazados y con dientes con tres lóbulos, considerados herbívoros, fueron frecuentes habitantes de nuestro territorio *Glyptodon*, *Panochthus* y *Doedicurus* (Figs. 13.1; 13.2; 13.3, pág. 290, y Lám. VII b, pág. 331). Se los puede diferenciar por las características externas de las placas óseas de la coraza dorsal, así como por la morfología de la cola. Ésta estaba cubierta por un esqueleto externo formado por anillos y rematada por un estuche caudal de longitud variable. En *Glyptodon* predominaban los anillos, mientras que los otros tenían un estuche caudal óseo muy bien desarrollado. *Doedicurus* poseía un enorme tubo caudal rígido ensanchado en su extremo, donde se observan grandes depresiones que algunos autores han interpretado servían de inserción a púas córneas.⁶ *Panochthus* se encuentra entre los mayores gliptodóntes conocidos (Lám. VII b). Los gliptodóntidos fueron afectados por la extinción de la megafauna sudamericana durante la primera parte del Holoceno (Cuadro 13.2, pág. 285).

Se conocen en Uruguay varios caparazones casi completos, así como algunos cráneos, numerosos registros de placas óseas aisladas y también diferentes partes del esqueleto interno posterior al cráneo.

Los **armadillos** estuvieron bien representados en nuestro Cuaternario por varias formas, entre ellos un tatú de gran porte como *Propraopus*, muy similar al actual tatú *Dasyopus novemcinctus*, pero mucho mayor, que habría superado el metro y medio de longitud, y que logró tener la mayor distribu-

6. Referente a cuerno. La parte más externa de la piel, el pelo, las uñas, los cuernos, etc., están formados por una sustancia proteica dura, la queratina o “tejido” córneo. Los gliptodóntidos, al igual que los armadillos, presentan por encima del hueso que configura la coraza, una delgada capa córnea. Quizás en algunos de los primeros pudieron haberse desarrollado púas a partir del engrosamiento de esta capa en algunos puntos del extremo de la cola.

ción geográfica entre los armadillos, llegando a abarcar prácticamente toda Sud-América y parte de Norte-América.

Los **pampaterios** fueron formas extintas peculiares que algunos autores consideran intermedios entre gliptodontes y armadillos, y de los que se conocen para Uruguay algunos cráneos y también parte de las placas del caparazón correspondientes a *Pampatherium* (Fig. 13.4, pág. siguiente). Poseían, al igual que los típicos armadillos, bandas móviles en la parte media de su coraza dorsal, lo que les daba una mayor flexibilidad de movimientos que los gliptodóntidos.

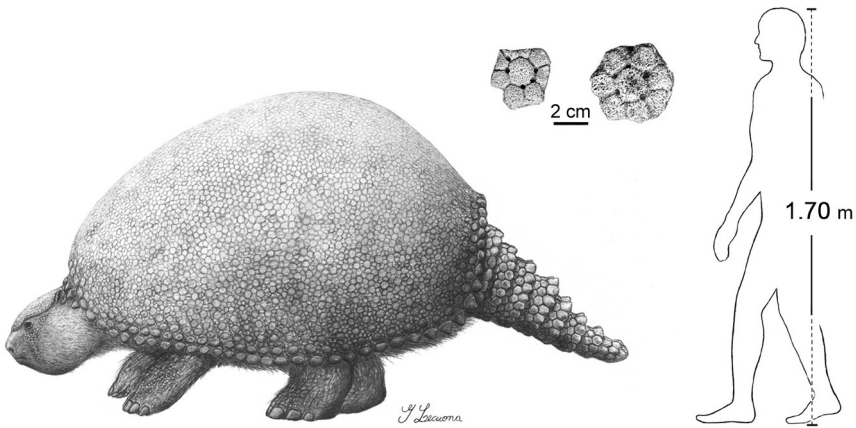


Figura 13.1 – Reconstrucción paleobiológica del gliptodonte (*Glyptodon*) y placas aisladas de la coraza dorsal.

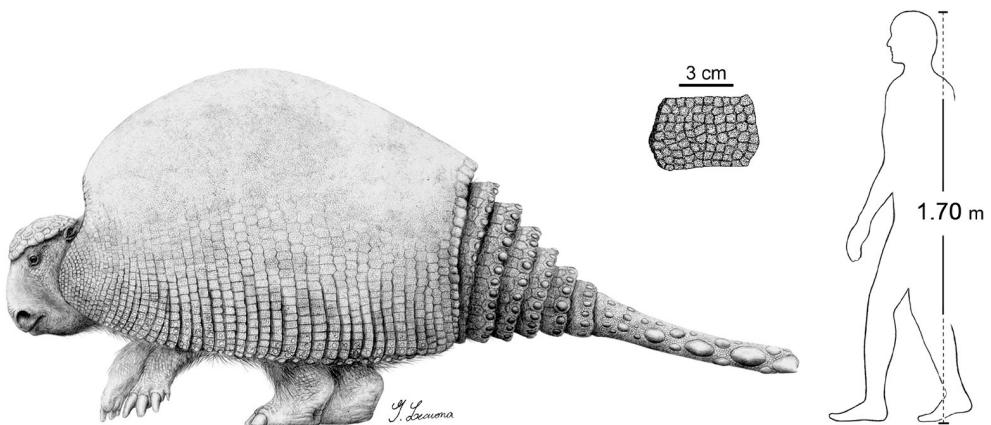


Figura 13.2 – Reconstrucción paleobiológica del gliptodóntido *Panochthus* y placa aislada de la coraza dorsal.

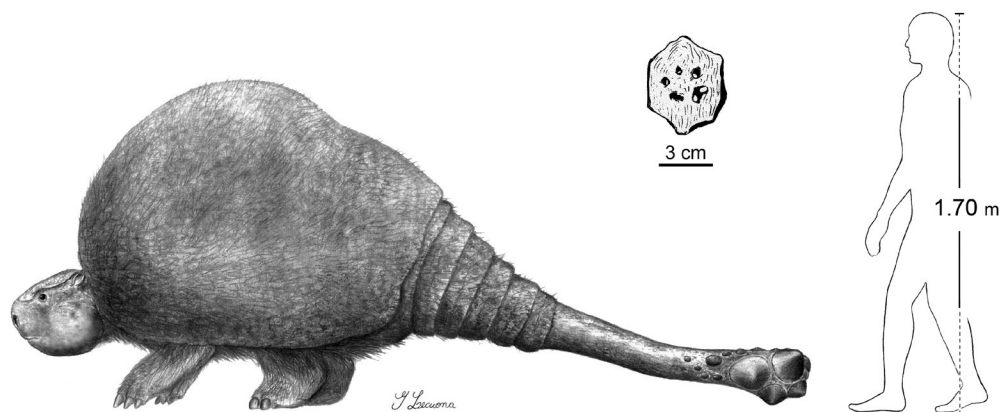


Figura 13.3 – Reconstrucción paleobiológica del gliptodóntido *Doedicurus* y placa aislada de la coraza dorsal.

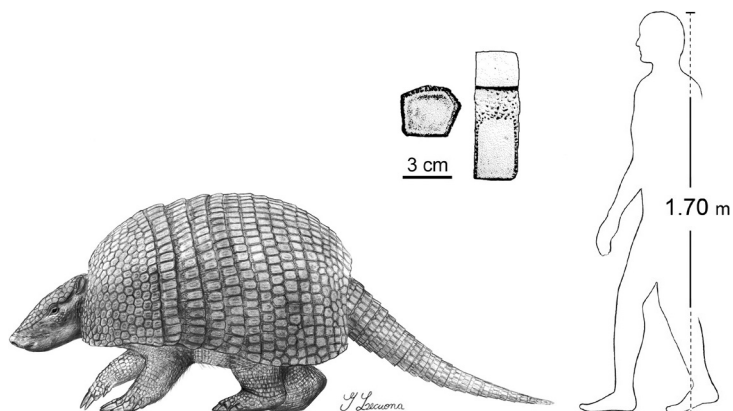


Figura 13.4 – Reconstrucción paleobiológica de *Pampatherium* y placas aisladas.

Entre los perezosos, los más conspicuos fueron los terrestres, ya que evolucionaron en los xenartros de mayor tamaño conocidos, algunos superando ampliamente la tonelada de peso, y fueron típicos representantes de nuestra megafauna cuaternaria. Tuvieron tendencia al bipedismo y, en general, se los considera herbívoros, aunque no se descarta la posibilidad de que algunos hayan desarrollado hábitos omnívoros. Los más frecuentes en nuestro territorio fueron por orden de tamaño: *Glossotherium*, *Lestodon* y *Megatherium* (Figs. 13.5, 13.6 y 13.7, pág. 292). Este último alcanzó los tres metros de altura en posición erguida. En otras partes del continente se conocen, para algunos de ellos, restos momificados (ver Cap. 1) como piel con pelos, y también heces constituidas por fragmentos de desechos vegetales.

En algunas localidades de Uruguay se han encontrado varios individuos de *Lestodon* preservados juntos, lo que quizás podría indicar, entre otras cosas, un comportamiento grupal.



Figura 13.5 – Reconstrucción paleobiológica del perezoso *Glossotherium*.

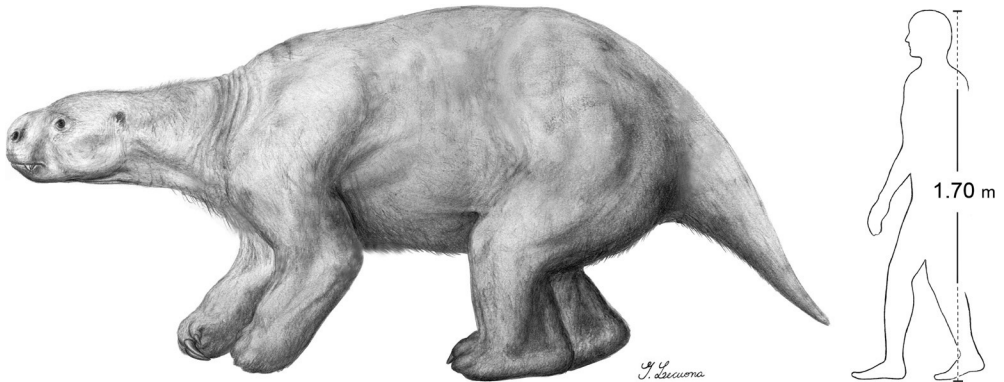


Figura 13.6 – Reconstrucción paleobiológica del perezoso *Lestodon*.

Entre los perezosos de principios del Cuaternario se destaca *Catonyx tarijensis* (= *Scelidodon capellini*), de rostro elongado y abultado, hallado en la Formación Raigón (Fig. 13.8, pág. siguiente, y Cuadro 13.4, pág. 293), conocido también para Argentina y Bolivia. Algunos restos de una especie afín, más pequeña, del mismo género, se encuentra en sedimentos de la Formación Dolores (Pleistoceno Superior) (Lám. VII c-d, pág. 331, y Cuadro 13.4). A pesar de que se cita la presencia en Uruguay de un perezoso afín

denominado **Scelidotherium** (Fig. 13.9) no es posible confirmarlo dado lo fragmentario y escaso de los restos referidos a este taxón.



Figura 13.7 – *Reconstrucción paleobiológica del perezoso Megatherium.*

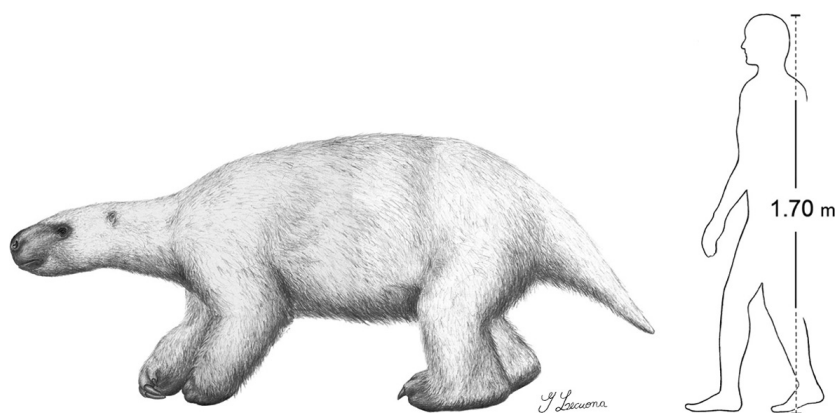


Figura 13.8 – *Reconstrucción paleobiológica del perezoso Catonyx (= Scelidodon).*

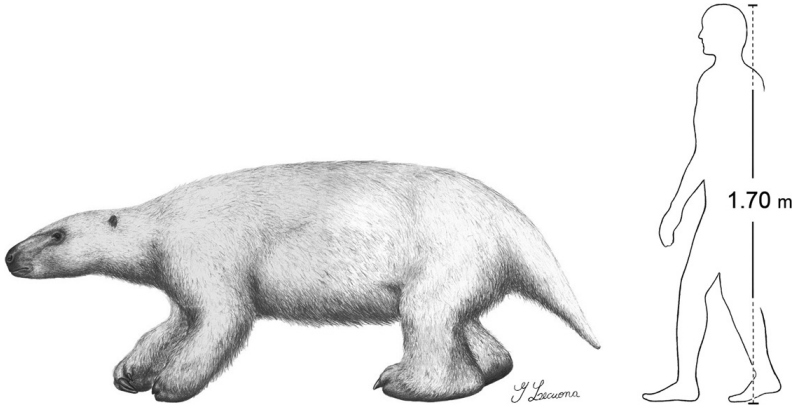


Figura 13.9 – Reconstrucción paleobiológica del perezoso *Scelidotherium*, de dudosa presencia en Uruguay.

Cuadro 13.4 – Otras faunas cuaternarias continentales.

Se marcan con (*) los taxa de procedencia estratigráfica dudosa, y con (?) los que tienen una asignación taxonómica dudosa.

FAUNA Y EDAD DE LA FORMACIÓN DOLORES, NORTE DE URUGUAY (basado en datos obtenidos de Berro 1929; Ubilla & Perea 1999; Martínez & Rojas 2004; Alberdi *et al.* 2007; ver Lecturas recomendadas y bibliografía allí citada):

INVERTEBRADOS:

Bivalvos: *Neocorbicula limosa* Pisidiidae indet.

Gasterópodos: *Heleobia parchappii*, *Pomacea canaliculata*, *Gundlachia* sp., *Biomphalaria peregrina*.

REPTILES: *Chelonoides* sp., *Pseudemys scripta*, *Hydromedusa* sp.

MAMÍFEROS:

Marsupiales: *Didelphis* sp. (*)

Xenartros: *Pampatherium* sp., *Propraopus* sp., *Mylodon darwini*, *Glyptodon clavipes*, *Panochthus tuberculatus*, *Doedicurus* cf. *D. clavicaudatus*.

Carnívoros: *Smilodon populator*, *Arctotherium tarijense*.

Litopternos: *Macrauchenia patachonica*.

Artiodáctilos: *Palaeolama weddelli*.

Proboscídeos: *Stegomastodon* sp., *S. waringi*, *S. platensis* (?)

EDAD

La asociación de mamíferos registrada en la Formación Dolores, permite su correlación con el Piso Lujanense, que abarca el lapso Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano.

Dataciones absolutas: se dispone de una sola datación (¹⁴C) en madera de 11.650 años antes del presente (Ubilla & Perea 1999).

FAUNA Y EDAD DE LAS FORMACIONES DOLORES, LIBERTAD Y BARRANCAS (“PAMPEANO”), SUR DE URUGUAY (basado en datos obtenidos de Ubilla & Perea 1999; Ubilla 1999; Lorenzo & Ubilla 2004; Marchesano *et al.* 2002; Perea *et al.* 2001; Rinderknecht 1998; Rinderknecht & Claramunt 2000; Alfaro & Perea 2003; Claramunt & Rinderknecht 2005; Gutiérrez *et al.* 2005; Rego *et al.* 2007; ver Lecturas recomendadas y bibliografía allí citada):

ANFIBIOS: *Ceratophrys* sp., *Leptodactylus* sp.

REPTILES: Colubridae indet.

AVES: Paseriformes indet., Ciconidae indet., *Colaptes* sp., *Pseudoseisuriopsis cuelloi*.

MAMÍFEROS:

Xenartros: *Chaetophractus villosus*, *Eutatus* cf. *seguini*, *Propaopus* sp., *Pampatherium typum*, *Lestodon* sp., *Myloodon darwini*, *Glossotherium robustum*, *Catonyx* sp. (= *Scelidodon* sp.), *Scelidotherium leptocepalum* (?), *Megatherium americanum*, *Nothrotherium* sp., *Neuryurus rudis*, *Doedicurus* cf. *D. clavicaudatus*, *Castellanosia* sp., *Glyptodon clavipes*, *Panochthus tuberculatus*, *Sclerocalyptus*, *Glyptodon clavipes*.

Roedores: *Lagostomus* sp., *Microcavia criolloensis*, *Ctenomys kraglievichi*, *Holochilus brasiliensis*, *Galea ortodonta*.

Notungulados: *Toxodon* cf. *T. platensis*.

Litopternos: *Macrauchenia patachonica*.

Perisodáctilos: *Tapirus oliverasi*, *Hippidion*, *Equus* (*Amerhippus*) *neogeus*.

Artiodáctilos: *Hemiauchenia* sp. cf. *Lama gracilis*, *Ozotoceros* cf. *O. bezoarticus*, *Morenelaphus* sp.

Proboscídeos: *Stegomastodon* sp., *S. waringi*.

Carnívoros: *Arctotherium* sp., *Smilodon populator*.

EDAD

El conjunto faunístico listado incluye elementos correlacionables con el Piso Lujanense.

Dataciones absolutas: para la Formación Dolores se han obtenido edades (^{14}C) desde 30.100 a 27.000 años antes del presente, basadas en hueso (Fariña *et al.* 2008, Dolores-Sopas según estos autores), 17.620 años antes del presente, basadas en diente (Gutiérrez *et al.* 2005; Formación Libertad según Corona *et al.* 2008), y 11.150 a 10.480 años antes del presente, basadas en madera (Ubilla *et al.* 2007).

FAUNA CUATERNARIA Y EDAD DE LA FORMACIÓN RAIGÓN (basado en datos obtenidos de Ubilla & Perea 1999; McDonald & Perea 2002; Mones & Rinderknecht 2004; ver también Lecturas recomendadas y bibliografía allí citada):

MAMÍFEROS:

Xenartros: *Catonyx tarijensis* (= *Scelidodon capellini*), *Glyptodon* sp., *Plaxhaplous*, *Doedicurus* sp., *Castellanosia establei* (*), *C. excavata* (*).

Notungulados: ?*Toxodon*.

Artiodáctilos: *Palaeolama*.

Carnívoros: ?*Xenosmilus* sp. (tribu homotheriini).

EDAD

Además de los componentes faunísticos terciarios (Cap. 11), esta unidad contiene fauna que se corresponde con el Piso Ensenadense que abarca el lapso Plioceno Tardío-Pleistoceno Medio-Temprano.

Dataciones absolutas: se obtuvieron dos dataciones por termoluminiscencia de 218.000 y 100.000 años antes del presente, basadas en sedimentos cuspidales de la Formación Raigón.

Notoungulados

Como se viera en el Capítulo 11, este antiguo linaje de mamíferos ungulados tuvo un enorme éxito durante el Terciario sudamericano, con el desarrollo de distintos grupos que fundamentalmente ocuparon el papel de **herbívoros**.

Sin embargo, en el Cuaternario, su diversidad bajó notoriamente, quedando representados por los **toxodontes** cuya forma emblemática del cuaternario fue *Toxodon platensis*. Se trata de un mamífero terrestre de gran tamaño, con un peso estimado en las dos toneladas y un aspecto general que lo haría similar a los hipopótamos y rinocerontes africanos, aunque sin compartir con estos últimos un parentesco cercano desde el punto de vista evolutivo (Fig. 13.10). Su mandíbula tiene incisivos grandes, dirigidos hacia adelante y en forma de pala. Si bien existen varias evidencias que lo señalan como un animal pastador, los últimos estudios sugieren que podría haber explotado la vegetación dominante en cada lugar, siendo en algunas áreas preferentemente ramoneador y en otras principalmente pastador. Este mamífero fósil está históricamente ligado a Uruguay, ya que los primeros restos conocidos por la ciencia occidental de dicho taxón fueron colectados por Charles Darwin durante su breve estadía en nuestro país. El material colectado por Darwin consta de un cráneo parcialmente completo descubierto por unos pobladores en el Arroyo Sarandí (departamento de Río Negro); con este material y algún otro proveniente de Bahía Blanca (Argentina), el anatomista inglés Richard Owen creó en 1837 el género *Toxodon* y la especie tipo *Toxodon platensis*.

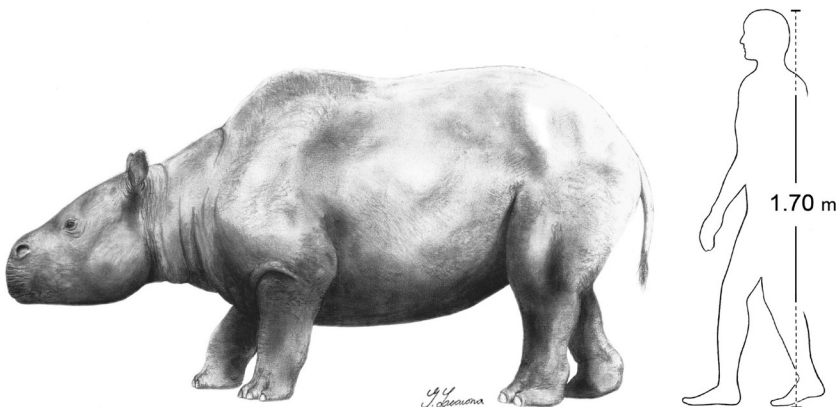


Figura 13.10 – Reconstrucción paleobiológica del toxodonte *Toxodon platensis*.

De los toxodontes se ha dicho que poseían hábitos anfibios (como los ya mencionados hipopótamos), pero la tendencia actual predominante es que se trataba de mamíferos completamente terrestres.

Los representantes del género *Toxodon* están entre los mamíferos fósiles más comúnmente hallados en el Cuaternario de nuestro país, y frecuentemente se registra la especie *Toxodon platensis*. Si bien existen otras especies descritas, es posible que en su mayoría en realidad se trate de variaciones causadas por la existencia de dimorfismo sexual dentro de una única especie. Este último representante de los notoungulados habría sobrevivido hasta hace por lo menos unos 6.500 a 8.000 años atrás (Cuadro 13.6, pág. 301), extinguiéndose como otros integrantes de la megafauna sudamericana.

Litopternos

Se trata éste de otro grupo de mamíferos **ungulados** y **herbívoros** de prolongada evolución en Sud-América, conteniendo formas superficialmente parecidas con algunos camélidos y caballos (ver Cap. 11). Los miembros anteriores y posteriores tienen tendencia a reducir el número de dedos, como respuesta a la adaptación a espacios abiertos. Al igual que ocurrió con los notoungulados, muy exitosos en el Terciario, declinaron durante el Cuaternario, quedando representados por dos formas: la gran *Macrauchenia patachonica* y el pequeño *Neolicaphrium recens*. Los últimos representantes del grupo se registran inclusive a comienzos del Holoceno, extinguiéndose al igual que otros integrantes de la megafauna.

En 1838, Richard Owen analizó unas vértebras cervicales de gran tamaño que le habían llegado del Sur de Sud-América (Punta Arenas), cuyas peculiaridades anatómicas hacían pensar que se trataba de un gran camélido fósil y fundó el género *Macrauchenia* y la especie tipo *Macrauchenia patachonica*. En 1857, el paleontólogo francés Auguste Bravard⁷ estudió un cráneo con una característica anatómica notable, ya que dicho material tenía las fosas nasales ubicadas en posición dorsal, casi encima de las órbitas, al que denominó *Opisthorhinus*. Posteriormente se pudo comprobar que las vértebras estudiadas por Owen y el cráneo de Bravard pertenecían a un mismo taxón cuya denominación genérica sería *Macrauchenia*, debido al principio

7. Geólogo y paleontólogo radicado en Argentina; nació en Auvergne a principios del siglo XIX y murió en el terremoto de la ciudad de Mendoza en marzo de 1861.

de prioridad, el cual establece que el primer nombre que se le da a un taxón desconocido es el que prevalece. Por este último principio es que el género *Macrauchenia* es el utilizado actualmente.

La **macrauchenia** fue un mamífero terrestre que pudo haber alcanzado una tonelada de peso, con un aspecto general que recuerda a los caballos y los guanacos, ya que este mamífero fósil tenía un cráneo similar al de los primeros con un largo cuello (Fig. 13.11). Sus miembros anteriores y posteriores tienen tres dedos y son bastante columnares. Se considera un herbívoro posiblemente ramoneador o de dieta mixta. La presencia de fosas nasales localizadas tan posteriormente en el cráneo, ha sido la causa de que muchos científicos la reconstruyeran con una trompa corta similar a la que poseen los tapires, aunque otros sostienen que *Macrauchenia* poseía un espiráculo que recuerda al de los cetáceos. Los restos fósiles de macrauchenia en Uruguay no son muy abundantes comparado con otros integrantes de la megafauna, aunque está representado tanto por restos craneanos como post-craneanos procedentes de diversas localidades del Cuaternario.

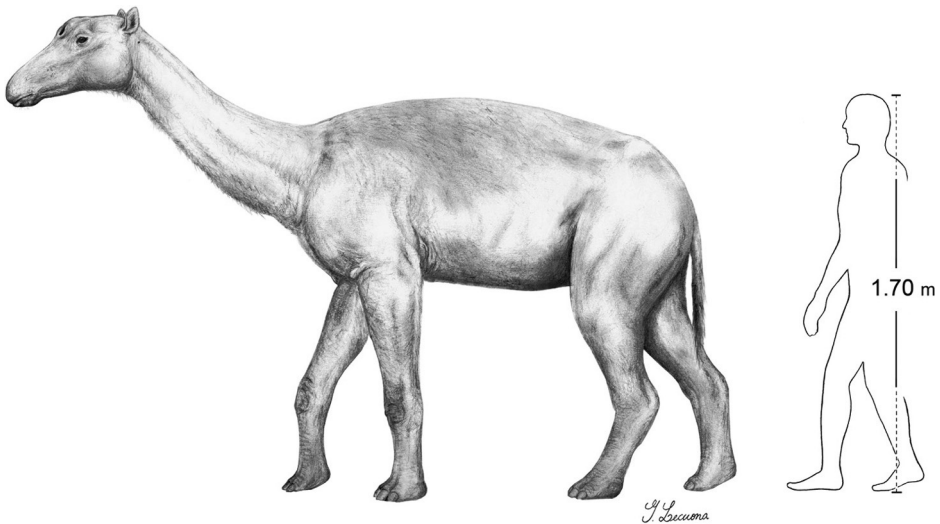


Figura 13.11 – Reconstrucción paleobiológica de *Macrauchenia patachonica* basada en la hipótesis que asume ausencia de trompa.

El otro representante de los litopternos en el Cuaternario es el único integrante de la familia de los **proterotéridos** (Fig. 13.12, pág. siguiente) que sobrevivió durante el Pleistoceno, denominado *Neolicaphrium recens*. Se tra-

ta de un pequeño ungulado herbívoro al que se le atribuyen vínculos con ambientes forestados. Su registro es muy escaso en toda Sud-América, existiendo partes de su esqueleto solamente en Córdoba y Corrientes (Argentina) y en Salto (Uruguay). La importancia de esta forma, es que testimonia que este peculiar grupo de ungulados sudamericanos –los proterotéridos– no se extinguió a fines del Terciario como se pensaba, sino que sobrevivió en algunas partes del continente, incluyendo Uruguay, conviviendo durante la mayor parte del Cuaternario inclusive con aquellos que en algún momento se pensó fueron sus principales competidores ecológicos y posible causa de su extinción a fines del Terciario, los ciervos.

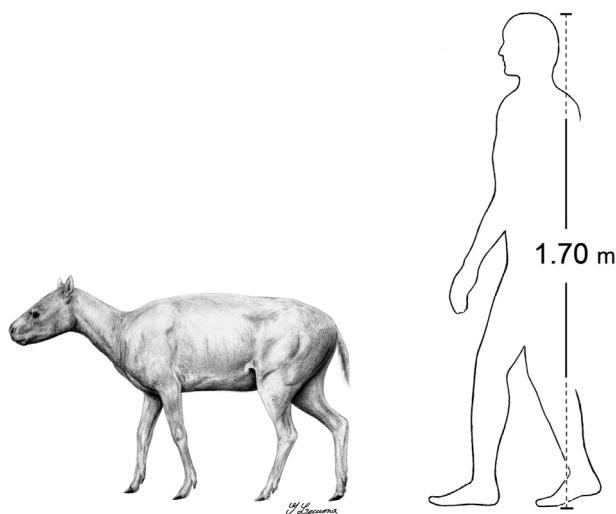


Figura 13.12 – *Reconstrucción paleobiológica de un proterotérido basado en el género terciario Diadiaphorus. A esta familia perteneció la única especie cuaternaria, Neolicaphrium recens.*

Cuadro 13.5 – *Megamamíferos y grandes mamíferos extintos en Sud-América a fines del Pleistoceno y comienzos del Holoceno.*

MEGAMAMÍFEROS (>1.000 kilos) 100% extintos:

“Mastodontes”, gliptodontes, perezosos terrestres, macrauchenias, toxodontes.

GRANDES MAMÍFEROS (>44 kilos) 80% extintos:

Algunos ciervos, osos (la mayoría), algunos pecaríes, caballos, algunos guanacos y vicuñas, algunos armadillos, algunos carpinchos, tigre dientes de sable, *Xenorhinotherium* (litoliterno de Brasil similar a *Macrauchenia*).

Linajes de inmigrantes antiguos

Siendo Sud-América una isla desde el punto de vista geográfico, ingresaron probablemente entre el Eoceno y Oligoceno, dos nuevos grupos de mamíferos a este continente, al parecer desde África, la que se encontraba más próxima a Sud-América que en la actualidad. Es así que a partir del último período citado se registran los **roedores caviomorfos** (como los conejos de indias y las vizcachas, entre otros) y **los monos platirrinos** (como por ejemplo, los capuchinos y monos aulladores, de nariz chata y cola prensil). Los roedores son bastante comunes como fósiles en Uruguay, sobre todo a fines del Terciario y en el Cuaternario. No sucede lo mismo con los primates, muy difíciles de hallar fosilizados y ausentes, hasta el momento, del registro paleontológico uruguayo.

Caviomorfos

Se incluyen dentro de este muy diverso grupo de roedores, formas bien conocidas como integrantes comunes de la actual fauna nativa americana, caracterizados por un tamaño promedio mayor, cola más corta, y agujeros anteorbitarios de gran tamaño,⁸ comparados con la mayoría del resto de los roedores. Entre los más conspicuos roedores cuaternarios se destaca el gran carpincho *Nechoerus*, algo más grande que el actual a juzgar por el tamaño de los cráneos, prácticamente los únicos elementos bien conocidos. Si bien los grandes carpinchos como *Nechoerus* se extinguieron, el carpincho sobrevivió a la extinción del Pleistoceno-Holoceno quedando como uno de los pocos mamíferos de gran tamaño vivientes en nuestro continente (Cuadro 13.6, pág. 301). Los carpinchos están representados en el Cuaternario de Uruguay fundamentalmente por algunos cráneos y mandíbulas en los departamentos de Artigas, Salto y Tacuarembó.

Otros roedores caviomorfos, como coendúes,⁹ apereás¹⁰ y nutrias,¹¹ también se han preservado en el registro del Cuaternario de Uruguay. Algu-

8. Los forámenes anteorbitarios o infraorbitarios se ubican uno a cada lado de la parte anterior del cráneo, sobre los huesos maxilares, antes de las órbitas oculares. En la mayoría de los mamíferos son pequeños para dar paso a terminaciones nerviosas y sanguíneas. En los caviomorfos estos forámenes están muy agrandados para alojar, además, proyecciones de haces musculares que actúan en la masticación.

9. Puercoespines arborícolas americanos.

10. También llamados cuises. La variedad doméstica son los conejos de indias o cobayos.

11. Denominación extendida en Uruguay para nombrar a un grupo de caviomorfos acuáticos que nada tienen que ver con la nutria europea, la cual es un carnívoro de la misma familia que nuestros lobos de río (ver más adelante).

nos ya no viven en esta región pero sí lo hacen en otras partes del continente, siendo entonces el testimonio de cambios en la distribución geográfica y de extinciones parciales, posiblemente producto de las oscilaciones climáticas características del Cuaternario (ver Cap. 14).

Linajes de inmigrantes modernos

En un ventoso y polvoriento atardecer, hace muchos miles de años, un raro animal del tamaño de un novillo pasta mansamente en las riberas de lo que hoy es el Río Santa Lucía. De vez en cuando escarba en el duro y reseco suelo buscando raíces y tubérculos, o se incorpora sobre sus miembros posteriores para alcanzar las ramas de algún árbol, estirar su larga lengua y saborear los brotes más tiernos. Su cabeza es alargada y estrecha, sus ojos pequeños. Lentamente, se ayuda con sus extremidades anteriores a bajar las ramas más altas para engullir las hojas del árbol. Es una compleja máquina biológica de procesar vegetales y transformarlos en una gran masa de huesos, músculos y piel.

De pronto, la bestia queda paralizada por el miedo. Presiente algo extraño; escucha ladridos y la invade un intenso olor nunca antes percibido. Pretende, sin lograrlo, pasar inadvertida, inmóvil en el paisaje crepuscular. Sus lentos movimientos le impiden huir, sin ser vista, hacia lo espeso del bosque ribereño. Ahora se encuentra rodeada por cuatro pequeños cuadrúpedos que giran locamente a su alrededor emitiendo histéricos ladridos. Apoya el dorso contra el tronco del árbol y se incorpora lo máximo que su pesado cuerpo le permite. Sólo atina, en vano, a mover enérgicamente sus brazos muñidos de afiladas garras, estrategia útil ante una eventual lucha cuerpo a cuerpo. Pero varios metros atrás la observa una horda de seres desconocidos, bípedos, que miran al animal con ojos penetrantes desde las altas hierbas. A los pocos segundos, los semiocultos extraños lo acribillan con una multitud de proyectiles que laceran mortalmente su vigoroso cuerpo.

Los desconocidos aguardan pacientemente los últimos estertores a la distancia. Luego se acercan. Es un ejemplar joven de carne tierna y sabrosa. Ahora, se disponen al festín.

Ya desde el Mioceno comenzaron a ingresar a Sud-América mamíferos provenientes del continente norteamericano, pero es a partir del Plioceno-Pleistoceno que se incorpora la mayoría de las formas al continente sureño. Este proceso formó parte de lo que se denomina “**Gran Intercambio Biótico Americano**” (Cuadro 13.1, pág. 284). Empero, algunos de estos inmigrantes no lograron sobrevivir hasta el presente, extinguiéndose al inicio del Holoceno (Cuadro 13.5, pág. 298). Su incorporación provocó un importante impacto en la reestructuración de las comunidades de mamíferos, hasta ese momento sólo integradas por linajes de abuelo antiguo y de antiguos inmigrantes.

A continuación se reseñarán los principales grupos implicados. Entre los últimos en llegar se cuentan los **primeros pobladores humanos** sudamericanos o **paleoindios**, los cuales se supone pudieron contribuir en parte a la extinción de algunos de los mamíferos (Cuadros 13.5, pág. 298, y 13.6).

Cuadro 13.6 – Megamamíferos y grandes mamíferos.

MEGAMAMÍFEROS Y GRANDES MAMÍFEROS REGISTRADOS ENTRE LOS ÚLTIMOS 10.500 A 7.000 AÑOS (algunos autores sostienen que gliptodontes habrían persistido hasta los últimos 4.300 años; ver artículo de Rosello *et al.* 1999):

Gliptodóntidos: *Doedicurus clavicaudatus*, *Sclerocalyptus*, *Glyptodon*.

Perezosos: *Megatherium americanum*, *Glossotherium robustum*, *Mylodon*.

Caballos: *Equus neogeus*, *Hippidion*.

Notoungulados: *Toxodon platensis*.

Litopternos: *Macrauchenia patachonica*.

“**Guanacos**”: *Hemiauchenia*.

“**Mastodontes**”: *Stegomastodon*.

GRANDES MAMÍFEROS QUE SOBREVIVIERON HASTA LA ACTUALIDAD:

Ciervo de los pantanos (*Blastoceros*), Pecarí del chaco (*Catagonus wagneri*), Carpincho (*Hydrochoerus*; 2 especies), Huemul (*Hippocamelus*; 2 especies), Vicuña (*Lama vicugna*), Guanaco (*Lama guanacoe*), Jaguar (*Panthera onca*), Puma (*Felis concolor*), Tatú carreta (*Priodontes maximus*), Tapir (*Tapirus*; 3 especies), Oso de anteojos (*Tremarctos*).

Artiodáctilos

Son mamíferos terrestres con pezuñas, normalmente de tamaño grande, tanto herbívoros como omnívoros. En los miembros, el plano de simetría de las patas pasa entre los dedos tercero y cuarto, apoyándose el peso del animal fundamentalmente en esos dedos. El primer dedo está ausente en los representantes actuales y los dedos laterales dos y cinco están reducidos e incluso ausentes. Aparecen en el Eoceno Temprano de Norte-América, Europa y Asia. En Sud-América se registran a partir del Plio-Pleistoceno, como consecuencia del “Gran Intercambio Biótico Americano” que se produce después de la formación del Istmo de Panamá (Cuadro 13.1, pág. 284).¹² Se destacan los **pecaríes** (tayasuidos), los **guanacos** y **vicuñas** (camélidos) y los **ciervos** (cérvidos). Entre ellos, los ciervos han sido los que mayor diversificación y éxito tuvieron en Sud-América, evolucionando formas grandes a pequeñas, adaptados desde ambientes abiertos a selváticos. Varios de los ar-

12. Está plenamente aceptado que los Artiodáctilos están estrechamente emparentados con un gran grupo de mamíferos acuáticos (los cetáceos: ballenas, delfines, etc.), compartiendo ancestros comunes fósiles.

tiodáctilos que ingresaron o evolucionaron en el Cuaternario de Sud-América se extinguieron en el Pleistoceno-Holoceno (como varias especies de pecaríes, grandes guanacos y algunas especies de ciervos).

Pecaríes, guanacos y vicuñas, así como ciervos, están bien representados en el Cuaternario continental de Uruguay.

Los pecaríes se registran desde el Oligoceno Temprano en Norte-América. Son mamíferos de tamaño medio, relacionados con los cerdos y jabalíes. Presentan cuello corto y cuerpo robusto, con miembros cortos y relativamente delgados. El cráneo es alargado y con dientes con cúspides redondeadas. El miembro anterior presenta cuatro dedos y el posterior tres, ya que el dedo lateral interior está reducido. Su distribución actual abarca desde el Sudoeste de los Estados Unidos hasta el Norte de Argentina. Son **omnívoros**, pero las plantas constituyen la mayor parte de su dieta. Actualmente viven cuatro especies: *Tayassu tayacu* (en diversos ambientes, desde desiertos hasta selvas lluviosas), *T. pecari* (en selvas tropicales húmedas), *T. maximus* (en la Amazonia) y *Catagonus wagneri* (en las zonas más áridas del Gran Chaco).

En el Cuaternario de Uruguay se han hallado restos fósiles de *Tayassu pecari* y formas incluidas en el género *Catagonus* en varias partes de nuestro territorio, en especial en los departamentos de Artigas, Salto y Canelones.

La familia de los camélidos tiene el primer registro en el Eoceno Tardío de Norte-América. Son ungulados de cuello alargado, con miembros largos y cráneo con órbita cerrada. Presentan un par de incisivos y caninos superiores y los caninos inferiores se diferencian y están separados de los incisivos. Son **herbívoros** y con el uso el esmalte de los dientes desarrolla crestas en forma de media luna. Los camélidos se apoyan en el sustrato mediante almohadillas plantares y sus miembros (que tienden a fusionar y elongar) son largos y terminados en dos dedos.

Actualmente viven seis especies de camélidos. Entre éstas, en el Viejo Mundo se encuentran el camello de una joroba o “dromedario” (África) y el camello de dos jorobas o “bactriano” (Asia). Las especies salvajes de camélidos sudamericanos son *Lama guanicoe* (el guanaco) y *Vicugna vicugna* (la vicuña). *Lama pacos* (la alpaca) y *Lama glama* (la llama) son las formas domésticas de dicho grupo.

Entre los camélidos fósiles de Uruguay se registra una forma grande asignable al género *Hemiauchenia* (Fig. 13.13), una pequeña de tamaño si-

milar a *Vicugna vicugna*, y una tercera de tamaño intermedio entre los dos anteriores, asignable preliminarmente a *Lama gracilis*. El “guanaco” extinto *Hemiauchenia* es bastante frecuente en el Cuaternario de Uruguay, del cual se conocen partes de cráneo y de post-cráneo.

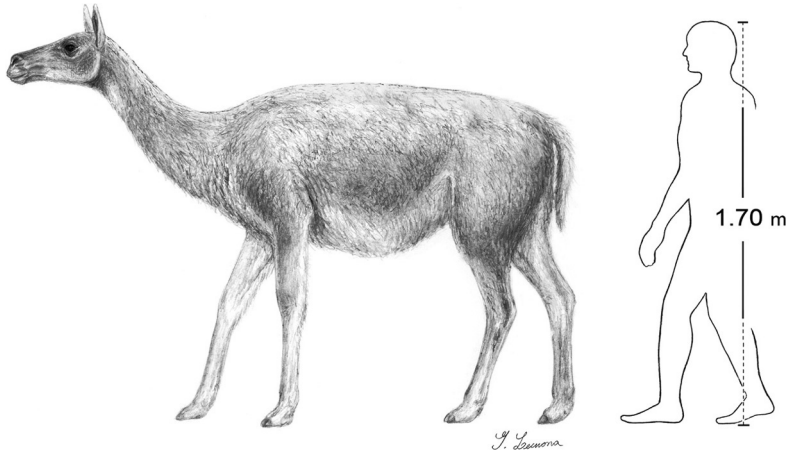


Figura 13.13 – Reconstrucción paleobiológica del gran “guanaco” extinto *Hemiauchenia*.

El registro más antiguo de ciervos claramente identificables, es del Mioceno Temprano de Europa, Asia y África. Son mamíferos de tamaños muy variados, desde el venado almizclero de 10 kg, hasta el alce que llega a pesar 800 kg. La característica más sobresaliente de esta familia es la presencia de astas¹³ en los machos en la mayoría de las especies. Estas estructuras mudan anualmente, y varían mucho en forma y tamaño de una especie a otra. Carecen de incisivos superiores y por lo general de caninos superiores. Los caninos inferiores son similares a los incisivos; los molares y premolares son de corona baja y tienen crestas de esmalte en forma de media luna. Al igual que los camélidos, fusionan partes de los huesos de los miembros. Las patas terminan en cuatro dedos, aunque los laterales suelen estar muy reducidos.

Actualmente están distribuidos en casi todo el Nuevo Mundo y en Europa, Asia y el Noroeste de África en el Viejo Mundo. Estos **herbívoros** habitan en ambientes tan variados como la tundra ártica, el desierto y el bosque. En Sud-América tuvieron un éxito particular, evolucionando en formas

13. Las astas son estructuras óseas recubiertas de piel, a diferencia de los cuernos típicos de otros artiodáctilos, que poseen una base ósea y un estuche córneo externo.

de espacios abiertos como de floresta, de pequeños a grandes, varios de ellos sociales. Algunos ciervos se extinguieron en el Pleistoceno-Holoceno.

En sedimentos pleistocénicos de Uruguay, en especial en el Norte, son muy frecuentes, siendo en algunos casos el grupo dominante en el registro. Se encuentran restos fósiles de formas extintas y de otras que viven en la actualidad. Por lo general, se ha utilizado la morfología de las astas para reconocer géneros.

Los representados en Uruguay son ciervos de astas complejas. Algunas de estas formas son *Antifer ultra*, *Morenelaphus brachyceros* y *Morenelaphus lujanensis*, ciervos de mediano a gran porte con astas bien desarrolladas. También tiene registro fósil cuaternario *Ozotoceros bezoarticus*, el venado de campo, que vive en la actualidad. Un caso interesante es el ciervo extinto *Paraceros fragilis*, del cual se registraron en el Cuaternario del departamento de Artigas cuatro individuos completos, articulados, dos adultos y dos juveniles, asociados, denotando la posible muerte de parte de un grupo familiar. Ello es factible, ya que los ciervos de astas complejas suelen tener agrupamientos sociales.

Perisodáctilos

Este grupo de mamíferos actualmente está representado por **tapires**, **rinocerontes** y **équidos**. Se registran desde el Eoceno y son ungulados que en sus extremidades tienen un número impar de dedos, con predominio del central, que es el único funcional en los casos de mayor adaptación a la carrera como en los caballos. Durante el Terciario tuvieron su época de gran florecimiento y diversificación con más de 150 géneros en 15 familias; luego declinaron dejando lugar a la diversificación de los artiodáctilos. En contraste con la mayoría de los artiodáctilos vivientes, los perisodáctilos no son rumiantes, y su eficiencia en extraer nutrientes de las plantas es significativamente baja. Presentan una cámara de fermentación posterior al estómago. Esto les permite comer grandes cantidades de comida fibrosa que es baja en valor nutritivo, pero son relativamente menos eficientes que los artiodáctilos en aprovechar las comidas con poca cantidad de fibra. Se argumenta que, debido a la gran eficiencia para alimentarse con material fibroso, el número de especies actuales de perisodáctilos se vio restringido y, en contraste, los artiodáctilos, al ser mucho más selectivos, pudieron evolucionar y coexistir en la misma área. Los perisodáctilos más primitivos ya tienen cuatro dedos en sus extremidades anteriores y tres en las posteriores, condición que se mantiene en los tapires. En la dentición, hay una tendencia a que los premo-

lares se asemejen a los molares formando una amplia superficie de masticación, asociado a dientes con corona alta y que crecen durante buena parte de la vida del animal.

Los équidos, grupo que incluye a caballos, cebras y asnos, tienen un extenso registro fósil, el cual provee un excelente ejemplo de cambios evolutivos a largo plazo y a gran escala.

En Sud-América se detectan dos linajes de caballos que ingresaron o se diferenciaron en ella a partir del Plio-Pleistoceno, con formas antecesoras en Norte-América. Éstos están representados, por un lado, por los “hipidiformes” –*Hippidion* (con tres especies)–, y por otro, por los “equiformes” –*Equus* (*Amerhippus*) (con cinco especies)–.

Hippidion es un tipo de caballo que varía en talla de pequeño a grande, pero es de constitución pesada y de cabeza proporcionalmente grande, en cuyo cráneo se aprecian los huesos nasales alargados como láminas (Fig. 13.14). Tienen las extremidades más cortas y gruesas que los équidos modernos. Tiene representación en el Cuaternario de Uruguay por cráneos y mandíbulas, así como por otras partes del esqueleto.



Figura 13.14 – Reconstrucción paleobiológica de parte del cuello y cabeza del caballo fósil *Hippidion*.

El género ***Equus*** es característico del Pleistoceno y su aparición se consideró, clásicamente, como elemento marcador del inicio del Cuaternario. Surgió en Norte-América y se extendió con rapidez por todos los continentes, excepto Australia. *Equus* se extinguió en el Nuevo Mundo y fue reintroducido en América por los europeos. Este caballo está representado en el Cuaternario de Uruguay por partes de cráneos, mandíbulas y elementos post-craneanos. Los caballos sudamericanos son mamíferos de gran porte que sufrieron la extinción a inicios del Holoceno, y fueron parte de la dieta de los paleoindios de este continente.

Los tapires han cambiado relativamente poco desde su aparición en el Eoceno, lo que se manifiesta en la estructura primitiva de los actuales. Sus dientes son de corona baja, y en el cráneo los nasales se acortan y se retrasan las narinas para alojar una trompa. Es un grupo que como resultado de su evolución en Europa y posteriores procesos migratorios y extinciones, actualmente sólo existe en Sud-América, Centro-América y Malasia. Están representados únicamente por el género ***Tapirus***, el que se conoce desde el Mioceno Tardío hasta el Pleistoceno en Europa, Asia y Norte-América. *Tapirus* ingresó a Sud-América en el proceso de intercambio faunístico y llegó a ocupar latitudes relativamente altas, encontrándose en el Pleistoceno Medio de la Provincia de Buenos Aires. Sobrevivieron a la extinción del Pleistoceno-Holoceno, quedando *Tapirus bairdii* como el mamífero de mayor tamaño que vive actualmente en este continente (Cuadro 13.6, pág. 301).

En Uruguay, los tapires están representados por partes de cráneo, mandíbulas y algunos elementos post-craneanos en los departamentos de Artigas, Salto, Tacuarembó, Río Negro, San José y Montevideo.

Proboscídeos

La fauna actual, tanto norte como sudamericana, no incluye a los proboscídeos, grupo que integran “**mastodontes**”, **elefantes** y **mamutes**, pero los fósiles encontrados han revelado que una vez los hubo. En Sud-América estuvieron representados por los **gonfotéridos**, llamados “mastodontes” sudamericanos, mientras que Norte-América estuvo poblada, además, por otros representantes del grupo, entre los que se destacan los mamutes (elefántidos) y los mastodontes verdaderos (mamútidos).

Los proboscídeos son grandes **herbívoros** cuya nariz está prolongada en una trompa o proboscis. Esta trompa ha funcionado no sólo como ór-

gano respiratorio y olfativo, sino también como un órgano prensil para tomar y manipular objetos en el ambiente, y también para beber. Los miembros locomotores son altos, columnares y provistos de cinco dedos, los que se apoyan parcialmente en el sustrato. La espina dorsal, que soporta el peso del cuerpo, es casi horizontal. El cráneo es grande, presentando en algunos huesos espacios internos o células aeríferas que lo aligeran.

Los gonfotéridos son los únicos proboscídeos presentes en Sud-América, sin dudas desde el Pleistoceno. Este grupo incluye a los “mastodontes” de características más primitivas, desde los géneros arcaicos del Oligoceno Temprano, hasta los últimos representantes conocidos del grupo, del Pleistoceno. Las primeras formas eran de pequeño tamaño, cráneo corto y moderadamente elevado. Luego evolucionarían formas provistas de cráneo más “elefantoide”, pero también con rostro y mandíbula alargados, con cuatro incisivos presentes, un par superior y otro inferior. Por último se llegaría a formas mayores, de cráneo más elevado, más semejante al de los elefantes propiamente dichos, de rostro y mandíbula acortados, con sólo un par de incisivos modificados (los superiores), llamados “colmillos” o “defensas”.

En Sud-América se reconoce a los géneros *Cuvieronius* con una sola especie, *Cuvieronius hyodon* y *Stegomastodon* con dos especies, *Stegomastodon platensis* y *Stegomastodon waringi*.

Los gonfotéridos migraron durante el Mioceno por Eurasia y pasaron a Norte-América por el puente entre Siberia y Alaska (aproximadamente desde el Mioceno Temprano). Los proboscídeos podían cruzar a nado los pasadizos marinos localizados entre las islas que se desarrollaron en la región Caribe. Incluso los “mastodontes” y los elefantes, que son sumamente voluminosos, podrían nadar distancias más largas que las recorridas por aquellos de tallas menores, de tal manera que la condición de archipiélago no resultó un impedimento significativo a las migraciones que se dieron en esta región a principios del Plioceno. *Cuvieronius*, un dispersante verdadero, es conocido en las faunas norteamericanas previas al intercambio.

Stegomastodon waringi habitó en Ecuador en la Península de Santa Elena y en toda la zona tropical del continente sudamericano, excepto en la región andina al Sur de Ecuador. También ha sido citado en Brasil, tanto en zonas tropicales como templadas, en Uruguay, y quizás también en Venezuela y Colombia. Se le atribuye una dieta mixta que muestra tendencias a pastar, la que podría estar relacionada con la distribución altitudinal y latitudinal de la especie.

Stegomastodon platensis, de distribución más austral, característica del Pleistoceno Medio-Tardío de Argentina, especialmente en La Pampa, ha sido referido para Uruguay y posiblemente para Paraguay (Fig. 13.15). Se piensa que tenía una dieta mixta con tendencias a alimentación ramoneadora. Los “mastodontes” del género *Stegomastodon*, si bien no son frecuentes en el registro, son los que están representados en el Cuaternario de Uruguay por restos craneanos, mandibulares, defensas y algunos huesos post-craneanos (Lám. VII g, pág. 331). Los “mastodontes” sudamericanos, típicos integrantes de la megafauna de este continente, se extinguieron al finalizar el Pleistoceno y están dentro de los megamamíferos que formaban parte de la dieta de los paleoindios de Sud-América.

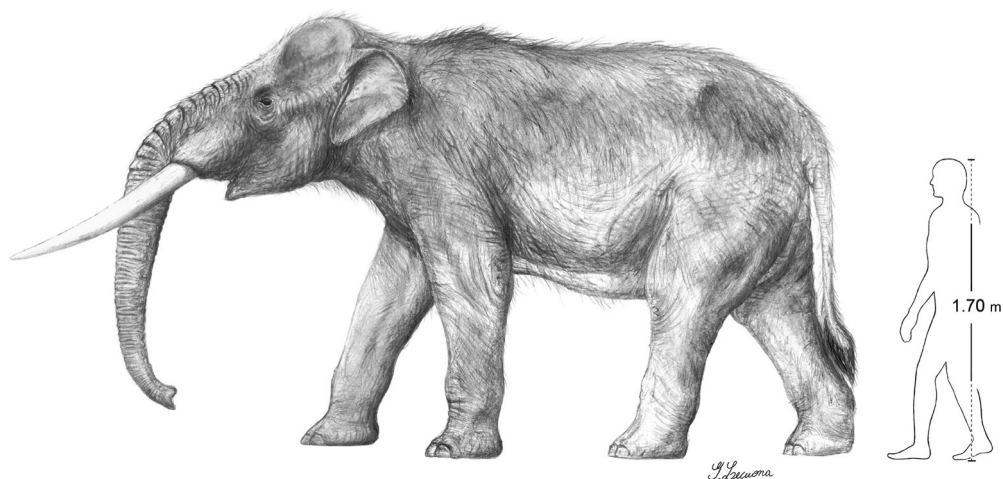


Figura 13.15 – Reconstrucción paleobiológica del “mastodonte” *Stegomastodon platensis*.

Roedores sigmodontinos

Este grupo de mamíferos incluye a los ratones de campo y ratas de agua y pajonal, sumamente diversificados en Sud-América, con especies habitantes de praderas, estepas, floresta, tierras áridas bajas y altas, acuáticos y con diferentes estrategias alimenticias. Se diferencian de los roedores caviomorfos por su muy menor tamaño promedio, su frecuente larga cola, su agujero anteorbitario craneano relativamente pequeño y la ausencia de premolares. Ingresaron a este continente desde Norte-América o Centro-América como avanzada del Gran Intercambio Faunístico (Cuadro 13.1, pág. 284), siendo los más antiguos del Mioceno Tardío de Argentina. En general son pequeños y sus restos en el Cuaternario de Uruguay no son frecuentes. Entre

ellos se encuentran la rata conejo *Reithrodon*, y la rata grande de agua *Lundomys* en el Cuaternario del Norte de Uruguay.

Carnívoros

Este es un grupo de mamíferos muy diverso que incluye desde formas adaptadas a la alimentación carnívoras propiamente dicha, pasando por ictívoros, hasta omnívoros relativamente generalizados, terrestres y acuáticos, la mayoría medianos a grandes. Aquellos mejor adaptados a la depredación tienen la columna vertebral muy flexible, no tienen clavícula, y en general desarrollan garras y pueden apoyar sus miembros en el sustrato con los dedos, e inclusive con la palma. En la dentición pueden encontrarse variadas adaptaciones según su alimentación, pero los carnívoros terrestres más depredadores tienen molares con bordes muy cortantes (**muelas carnívoras**) y suelen agrandar los caninos en grandes colmillos. Existen desde el Paleoceno y están incluidos en este grupo formas tales como cánidos (zorros), hiénidos (hienas), prociónidos (mão-peladas¹⁴, Fig. 11.2 A, pág. 254, y coatíes), lutrinos (lobos de río¹⁵), mustelinos (hurones), úrsidos (osos) y félidos (gatos, pumas, tigres, etc.) entre otros.

Los carnívoros ingresan en su mayoría a Sud-América en el Plio-Pleistoceno y tienen un importante éxito, aunque algunos de ellos se extinguen en el Pleistoceno-Holoceno (Cuadros 13.1 y 13.6, págs. 284 y 301 respectivamente). En el Cuaternario de Uruguay están representados varios de ellos en diferentes localidades.

Los félidos del género *Smilodon* (tigres dientes de sable) están dentro de los carnívoros más conspicuos (Fig. 13.16, pág. 311). Uno de los caracteres más llamativos son los caninos superiores enormemente desarrollados, fuertemente comprimidos y sobresaliendo de la boca, lo que les da aspecto de sables, así como una mandíbula corta y robusta y grandes muelas carnívoras. Tenían la capacidad de abrir mucho la mandíbula. Existen discrepancias sobre los hábitos alimenticios de los tigres dientes de sable, algunos autores piensan que eran fuertes depredadores que usaban sus caninos para dar estocadas mortales o mantener a las presas inmovilizadas, y otros piensan que en realidad podrían ser más bien carroñeros, ya que existen dudas sobre la ca-

14. En Uruguay es muy utilizado este nombre común de claro origen portugués, por influencia brasileña que hace referencia a la ausencia de pelo en las manos de este animal, que en otros lugares de América Latina se conoce como mapache, osito lavador, aguará-popé o gato manglero, entre otros nombres.

15. Similares a la nutria europea.

pacidad funcional real de poder usar tales caninos como elementos mortales. Algunos sostienen que los tigres dientes de sable podrían haber habitado contextos de floresta densa, y otros se orientan preferentemente por ambientes abiertos. Este gran félido se extinguió en el Pleistoceno-Holoceno. Se conocen buenos ejemplares del Cuaternario de los departamentos de Artigas y Colonia, entre otros lugares.

Tradicionalmente se consideró que el único tigre dientes de sable que habitó Sud-América pertenecía al género *Smilodon*, pero la reciente publicación de un hallazgo en el departamento de San José (Formación Raigón), confirmó la existencia de un representante de otro grupo de félidos con grandes caninos superiores, la tribu **homotheriini**, la cual se pensaba que nunca había habitado nuestro continente (Cuadro 13.4, pág. 293).

Otros carnívoros representados en el Cuaternario de Uruguay son los **osos** de hocico corto (*Arctotherium*). Estos osos están incluidos en la familia de carnívoros que mejor desarrolló los hábitos alimenticios omnívoros, los úrsidos. Las manos y las patas de los osos tienen cinco dedos con garras no retráctiles y se apoyan plenamente en la palma de la mano. Se piensa que los osos de hocico corto, típicos del Pleistoceno de Sud-América, entre los que se encuentran formas de mayor tamaño que el oso de las cavernas europeo, habrían tenido un importante componente carnívoro en su dieta.

De Uruguay se conocen restos craneanos y mandibulares bastante completos (Lám. VII e-f, pág. 331), y algún otro elemento del esqueleto. Empero, no son muy frecuentes sus restos quizás reflejando el hecho de que sus poblaciones no debieron ser muy abundantes.

Los **cánidos**¹⁶ fósiles están representados por el zorro de campo, también viviente en la actualidad, de hábitos omnívoros, y por zorros ya extintos, con mayores adaptaciones a la depredación, con muelas carniceras muy desarrolladas, conocidos por cráneos y mandíbulas procedentes de los departamentos de Salto y Canelones.

Los **lobos de río** integran una peculiar familia de carnívoros, los mustélidos, pequeños a medianos, que involucra mamíferos –los lutrinos–, acuáticos a semiacuáticos, con una cola larga que usan para nadar. Los restos de lobos de río son muy escasos en toda Sud-América, quizás por el tipo de ambiente en que viven. En el Cuaternario de Uruguay (departamento de Ta-

16. Familia que incluye a perros (del latín *Canis*), lobos y zorros, entre otros.

cuarembó) están hasta ahora representados por material craneano muy similar al del lobo chico de río, *Lontra longicaudis*.

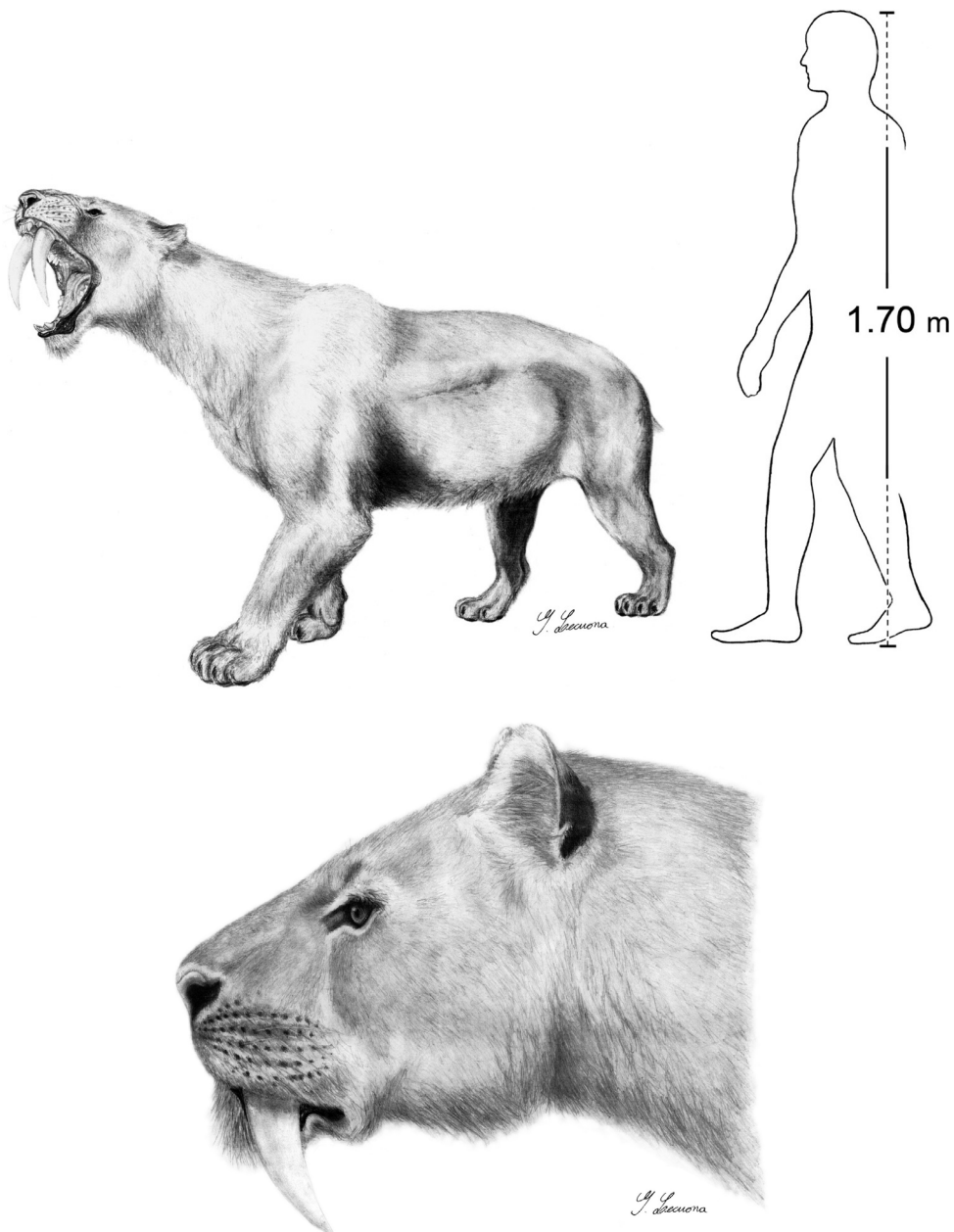


Figura 13.16 – Reconstrucción paleobiológica de *Smilodon*, el tigre dientes de sable.
Abajo: detalle de su cabeza.

Lecturas recomendadas

- Alberdi MT & Prado JL (1995): *Los mastodontes de América del Sur*. En: Alberdi MT, Leone G & Tonni EP (eds.): *Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos 5 millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Monografías, MNCN, CSIC, Madrid, 12: 277-292.
- Alberdi MT & Prado JL (2004): *Caballos fósiles de América del Sur*. INCUAPA, Olavarria, Argentina, 269 pp.
- Bonavia D (1996): *Los Camélidos sudamericanos (Una introducción a su estudio)*. Travaux de l'Institut français d'études andines, Lima, 837 pp.
- Carlini A & Tonni EP (2000): *Mamíferos fósiles del Paraguay*. SEAM, Argentina, 108 pp.
- Carroll RL (1988): *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W.H. Freeman and Company, New York, 698 pp.
- Cartelle C (1994): *Tempo passado. Mamíferos do Pleistoceno em Minas Gerais*. Editora Palco, Belo Horizonte, Brasil, 131 pp.
- Cione A, Tonni EP & Soibelzon L (2003): *The broken Zig-Zag: late Cenozoic large mammal and tortoise extinction in South America*. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, 5(1): 1-19.
- de Paula Couto C (1979): *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 590 pp.
- Fariña R & Vizcaíno S (1995): *Hace sólo diez mil años. Fin de Siglo*, Colección Prometeo, Montevideo, 128 pp.
- Firestone RB, West A, Kennett JP, Becker L, et al. (2007): *Evidence of an extraterrestrial impact 12.900 years ago that contributed to the megafaunal extinctions in the Younger Dryas Cooling*. PNAS, 104(41): 16.016-16.021.
- Franklin WL (1982): *Biology, ecology and relationship to man of the South American camelids*. En: Mares MA & Genoways HH (eds.): *Mammalian biology in South America*. Pymatuning Symposia in Ecology, Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Linesville, 6: 457-489.
- Kowalski K (1981): *Mamíferos. Manual de Teriología*. Ciencias de la Naturaleza, H. Blume Ediciones, Madrid, 532 pp.
- Martínez S & Rojas A (2004): *Quaternary continental molluscs from Northern Uruguay: distribution and paleoecology*. Quaternary International, 114: 123-128.
- Martínez S & Ubilla M (2004): *El Cuaternario en Uruguay*. En: Veroslavsky G, Ubilla M & Martínez S (eds.): *Cuencas sedimentarias de Uruguay. Geología, paleontología y recursos naturales. Cenozoico*. DIRAC, Facultad de Ciencias, Montevideo, pp. 195-227.
- Perea D (2003): *Osteología comparada de los mamíferos. Parte II. Fauna cuaternaria extinguida: huesos largos y esqueleto externo*. DIRAC (Serie Manuales), Facultad de Ciencias, Montevideo, 90 pp.
- Ubilla M (2007): *Late Pleistocene of South America. Vertebrate Records*. En: Elias S (ed.): *Encyclopedia of Quaternary Science*, Elsevier B.V., 4: 3175-3189.
- Ubilla M & Perea D (1999): *Quaternary vertebrates of Uruguay: a biostratigraphic, biogeographic and climatic overview*. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula, 12: 75-90.
- Ubilla M, Perea D, Goso C & Lorenzo N (2004): *Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction*. Quaternary International, 114: 129-142.

- Van Roosmalen MGM, Frenz L, Vanhooft P, Deiongh HH & Leirs H (2007): *A new Species of Living Peccary (Mammalia: Tayassuidae) from the Brazilian Amazon*. Bonnerzoologische Beiträge, 52(2): 105-117.
- Vaughan TA (1988): *Mamíferos*. 3ª edición, Interamericana, México, 587 pp.

Otros trabajos citados

- Alberdi MT, Prado JL, Perea D & Ubilla M (2007): *Stegomastodon waringi (Mammalia, Proboscidea) from the Late Pleistocene of Northeastern Uruguay*. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, 243(2): 179-189.
- Alfaro M & Perea D (2003): *Nuevos registros fósiles de aves en Uruguay (Ciconiiformes, Ciconiidae y Gruiformes, Phorusrhacidae)*. Actas VI Jornadas de Zoología del Uruguay, 34.
- Berro A (1929): *Catálogo de cuatro pequeñas colecciones paleontológicas del Uruguay (Formación Pampeana)*. Edición A. Berro, Mercedes, 12 pp.
- Claramunt S & Rinderknecht A (2005): *A new fossil furnariid from the Pleistocene of Uruguay, with remarks on nasal type, cranial kinetics, and relationships of the extinct genus Pseudoseisuropsis*. The Condor, 107: 114-127.
- Corona A, Goso-Aguilar C & Perea D (2008): *Sedimentología y mineralogía de los sedimentos de la Formación Libertad (Pleistoceno Tardío) asociados a la Fauna Local La Paz (Montevideo, Uruguay)*. Revista de la Sociedad Uruguaya de Geología, 14 (en prensa).
- Fariña R, Bracco R, Machín E, Di Giacomo M (2008): *Caçadores de megafauna na América do Sul há 30.000 anos*. Boletim de Resumos VI Simpósio Brasileiro Paleontologia de Vertebrados, Ribeirao Preto, 90-91.
- Gutiérrez M, Alberdi MT, Prado JL & Perea D (2005): *Late Pleistocene Stegomastodon (Mammalia, Proboscidea) from Uruguay*. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Mh., 11: 641-662.
- Marchesano M, Rovira M, Castiglioni L & Perea D (2002): *Lista taxonómica actualizada y comentarios sobre un yacimiento con mamíferos pleistocénicos del Depto. de Montevideo*. Actas II Jornadas Uruguayas del Cenozoico, 63-67.
- Mayer JJ & Brandt PN (1982): *Identity, distribution, and natural history of the peccaries, Tayassuidae*. En: Mares MA & Genoways HH (eds.): *Mammalian biology in South America*. Pymatuning Symposia in Ecology, Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Linesville, 6: 433-455.
- McDonald HG & Perea D (2002): *The large Scelidotheres Catonyx tarijensis (Xenarthra, Mylodontidae) from the Pleistocene of Uruguay*. Journal of Vertebrate Paleontology, 22(3): 677-683.
- Mones A & Rinderknecht A (2004): *The first South American Homotheriini (Mammalia: Carnivora: Felidae)*. Comunicaciones Paleontológicas del Museo Nacional de Historia Natural y Antropología, Montevideo, 2(35): 201-212.
- Perea D, Lorenzo N, Marchesano M & Rovira M (2001): *Un nuevo yacimiento con mamíferos cuaternarios del Uruguay*. Revista Geológica Uruguaya, 1(1): 38-42.
- Rinderknecht A (1998): *Nuevos microvertebrados fósiles para el Pleistoceno Superior del Uruguay (Amphibia, Reptilia, Aves)*. Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural, Montevideo, 2(30): 133-144.

- Rinderknecht A & Claramunt S (2000): *Primer registro de Colaptes Vigors, 1826, para el Pleistoceno del Uruguay (Aves: Piciformes: Picidae)*. Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural, Montevideo, 2(32): 157-160.
- Roselli FL (1976): *Contribución al estudio de la geo paleontología*. Edición F. Roselli, Montevideo, 173 pp.
- Rosello E, Jahn BM, Liu TK & Petrocelli J (1999): *New 4.300 yr. 14C age of Glyptodonts at Luján River (Buenos Aires, Argentina) and its implications*. II South American Symposium on Isotope Geology, Villa Carlos Paz, Córdoba, Argentina, pp. 105-110.
- Ubilla M (1999). *Dataciones radiocarbónicas (C14) para la Fm. Dolores (Río Santa Lucía, Dpto. de Canelones, y A° Gutiérrez Chico, Dpto. de Río Negro) y comentarios sobre la fauna de vertebrados asociada*. Revista de la Sociedad Uruguaya de Geología, 6: 48-53.
- Ubilla M, Perea D, Rinderknecht A & Corona A (2007): *Mamíferos del Cuaternario de Uruguay. Bioestratigrafía y Paleoambientes*. Resumos Quaternário RS, Canoas, 45-47.