

12

RESERVA DE  
VIDA SILVESTRE  
**SAN  
PABLO  
DE  
VALDÉS**  
10 AÑOS



# LO PASADO NO TAN PISADO: MAMÍFEROS HOLOCÉNICOS

## *The not-so-past past: holocene mammals*

Daniel E. Udrizar Sauthier<sup>1,2\*</sup> & Romina L. D'Agostino<sup>2</sup>

1 - Instituto Patagónico para el Estudio de los Ecosistemas Continentales (IPEEC CONICET-CENPAT). Boulevard Brown 2915, Puerto Madryn (U9120ACD), Chubut, Argentina.

2 - Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, sede Puerto Madryn. Boulevard Brown 3051, Puerto Madryn (U9120ACD), Chubut, Argentina.

\* dsauthier18@gmail.com

**Palabras clave:** Cuaternario, extinciones, paleoambientes, Patagonia, tafonomía.

**Key words:** Quaternary, extinctions, paleoenvironments, Patagonia, taphonomy.

**Resumen.** Se documenta la composición taxonómica del ensamble de mamíferos terrestres registrado en siete yacimientos del Holoceno tardío (3500 años AP) ubicados en la Reserva de Vida Silvestre San Pablo de Valdés (RSPV) y alrededores (provincia del Chubut, Argentina). Se determinaron anatómicamente y taxonómicamente 9133 restos (unos 3858 individuos). Se registraron al menos diecinueve especies: nueve de roedores, siete de carnívoros, dos de armadillos y una de marsupiales. El grupo dominante fue el constituido por los roedores (96,57%), entre los cuales *Ctenomys* sp. fue el taxón más representado (84,26%). El segundo grupo dominante fue el constituido por los carnívoros (1,5%). En el ensamble holocénico aparece una especie recientemente extinta -*Dusicyon avus*-, otra extirpada regionalmente -*Lestodelphys halli*-, y otra extirpada o que ha disminuido drásticamente su abundancia -*Lyncodon patagonicus*. Las especies tales como *Calomys musculinus*, *Thylamys pallidior* y *Akodon dolores*, actualmente frecuentes en las comunidades costeras de micromamíferos, no aparecen o lo hacen en bajas propor-

ciones (<0,4%). La constitución de los ensambles de la RSPV no ha permanecido estable en los últimos miles e incluso cientos de años, registrándose cambios en la abundancia de las especies, colonizaciones de otras y extinciones. Esta situación muestra un panorama dinámico en cuanto a la constitución de las comunidades de mamíferos terrestres y de su estudio se infiere que hubo importantes cambios biogeográficos ocurridos en un corto lapso temporal.

**Abstract.** Here we document the taxonomic composition of the terrestrial mammal assemblage registered in seven Late Holocene paleontological sites (3500 years BP) from Reserva de Vida Silvestre San Pablo de Valdés (RSPV) and its surroundings (Chubut province, Argentina). We identified anatomically and taxonomically 9133 osteological remains (about 3858 individuals). Nineteen species were recorded: nine rodents, seven carnivores, two armadillos and one marsupial. Among rodents, the dominant group (96.57%), *Ctenomys* sp. was the most abundant taxon (84.26%). The second dominant group was that of carnivores (1.5%). *Dusicyon avus* (recently extinct), *Lestodelphys halli* (regionally extirpated), and *Lyncodon patagonicus* (either extirpated or drastically reduced in abundance) were also detected in the holocene assemblage. Other species currently frequent in coastal communities of small mammals, such as *Calomys musculinus*, *Thylamys pallidior* and *Akodon dolores*, were either present in very low proportions (<0.4%) or absent. The composition of terrestrial mammal assemblages in RSPV has not remained stable over the last thousand and even hundred years during which changes in relative abundance, ingressions and extinctions of species were registered. This evidences a dynamic scenario in relation to the composition of terrestrial mammal communities whose study leads to the assumption that important biogeographic changes have occurred along a short time lapse.

## MAMÍFEROS HOLOCÉNICOS

*"It is all so much more complicated than we thought only a few years ago. What has made the difference is the construction of individual species histories. Rather than assuming that everything was lost at the same time and for the same reason..."*

*Grayson (2008:4078)*

### INTRODUCCIÓN

El Holoceno (o reciente) es la época geológica que comprende los últimos 11.784 años (Walker et al. 2009). Se caracteriza por ser un intervalo de tiempo altamente variable en cuanto a sus condiciones climáticas. A nivel global se han detectado al menos seis eventos en los cuales se produjeron rápidos cambios climáticos (Mayewsky et al. 2004). En Patagonia los últimos 5.000 años estuvieron signados por cambios abruptos en los parámetros de vientos, temperaturas y precipitaciones (Markgraf 1991), reconociéndose tres períodos fríos para este segmento temporal, vinculados con avances neoglaciaros (véase Rabassa & Clapperton 1990 para una síntesis). A principios del Holoceno tardío (últimos 3.500 años) se empiezan a configurar en Patagonia condiciones climáticas similares a las actuales, con un incremento de la humedad y la estacionalidad (inviernos fríos y veranos cálidos) producto de la rotación de los vientos del oeste (Markgraf 1991). En el sector norte de Patagonia empieza a dominar la Provincia Fitogeográfica (PF) del Monte (D'Antoni 1983). Para los últimos 1.000 años la información paleoclimática es profusa y las cronologías son más detalladas. Se reconocen cuatro episodios climáticos principales para este segmento temporal (Villalba 1990, 1994), en el cual alternaron condiciones cálidas y secas (Anomalía climática Medieval; Soon et al. 2003) con frías y húmedas (Pequeña Edad del Hielo; Lamb 1977). Estos cambios en las condiciones climáticas han tenido su correlato en la fauna patagónica y posiblemente se han visto magnificados en sectores ecotonales como la Península Valdés (PV), próxima al límite sur de la PF del Monte y al límite nororiental de la PF Patagónica (Léon et al. 1998). Ante un escenario de cambio climático, las especies pueden permanecer inmutables o pueden responder con dispersión, cambios en el tamaño poblacional, cambios clinales, extirpación o incluso extinción (Hadly 1996). En algunos casos

estos cambios pueden verse enmascarados o magnificados por la actividad antrópica (Teta et al. 2014).

Conocer el devenir y los cambios que han ocurrido en la fauna de una región es un aspecto fundamental para su conservación y la toma de decisiones para establecer pautas de manejo. Permite elaborar esquemas paleoambientales confiables (por ej., Andrews 1990; Avery 1990, 1997; Schmitt et al. 2002; Lauriol et al. 2003), máxime cuando otro tipo de datos *proxy* (glaciológicos, dendrocronológicos, palinológicos) se encuentran ausentes o aún inexplorados. Estos enfoques pueden aportar información valiosa para evaluar el impacto antrópico sobre los ecosistemas patagónicos (Pardiñas et al. 2000, 2012; Teta et al. 2014), para la predicción y detección de cambios climático-ambientales (Moritz et al. 2008), como así también para la detección de eventos de extinción de poblaciones (Udrizar Sauthier 2009; Teta et al. 2014; Prevosti et al. 2015). Más aún si la región de interés es una de las áreas de conservación más grandes de la Patagonia extraandina, como lo es la PV (declarada Patrimonio Natural de la Humanidad por UNESCO en 1999).

Los estudios referentes a ensambles de mamíferos terrestres que habitaron la Patagonia durante el Holoceno fueron realizados, mayoritariamente, en el ecotono bosque-estepa (Pearson 1987; Pearson & Pearson 1993; Pardiñas 1998; Rebane 2002) y en las estepas occidentales de la región patagónica extraandina (Crivelli-Montero et al. 1996; Pardiñas 1999; Andrade & Teta 2003; Pardiñas et al. 2005; Teta et al. 2005; Fernández et al. 2012). Para la región centro y este de Patagonia, considerando la vastedad del territorio involucrado, son limitados los antecedentes que existen sobre esta temática (Pardiñas 1999; Pardiñas et al. 2000; Udrizar Sauthier 2009; Pardiñas et al. 2012; Udrizar Sauthier & Nabte 2012).

En este trabajo se documenta la composición de los ensambles de mamíferos terrestres que habitaron durante el Holoceno tardío la Reserva de Vida Silvestre San Pablo de Valdés

(RSPV). Se compara el ensamble holocénico con el actual y se realizan inferencias paleoambientales y zoogeográficas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitios paleontológicos

Los yacimientos de mamíferos holocénicos considerados en este trabajo corresponden a depósitos superficiales (Udrizar Sauthier 2009). En este tipo de yacimientos las concentraciones de restos óseos están expuestas superficialmente, en sectores de médano vivo, en lugares donde se producen senos interdunas, hoyos de deflación o en la periferia de campos de dunas (para más detalles véase Rostagno et al., este libro). Estos sectores, debido a la acción eólica, se caracterizan por tener una activa remoción de los sedimentos finos, mientras que las fracciones más

gruesas (cantos rodados y restos óseos) se concentran.

Los yacimientos que fueron estudiados para la realización de este trabajo (Fig. 1-4) se nombraron de acuerdo al topónimo más cercano, a alguna característica particular del sitio o a la ubicación en la cual se encontraban. A continuación se detallan sus rasgos más relevantes:

#### **Médano de Pirámides**

Este yacimiento se encuentra por fuera de los límites de la RSPV, pero dada su proximidad geográfica y continuidad ambiental se decidió incorporarlo a este estudio. Se encuentra ubicado a los  $42^{\circ}34'54''\text{S}$  y  $64^{\circ}14'55''\text{O}$  y se trata de un campo de dunas de considerable extensión (1,8 km de largo x 0,8 km de ancho), ubicado a 3 km al sudeste de la Villa de Puerto Pirámides. En este campo de dunas se ubicaron numerosos sectores con acumulaciones de restos de mamíferos. Las principales concentraciones óseas se encontraron en el flanco occidental y en el borde sur. Este yacimiento es muy dinámico y permanentemente se cubren y descubren diferentes sectores en los cuales pueden producirse hallazgos paleontológicos (Fig. 2a).



Ubicación geográfica de los yacimientos superficiales con restos de mamíferos terrestres considerados en esta investigación: 1. Médano de Pirámides; 2. Médano de los Huesos; 3. Médano de Playa Colombo; 4. Médano del Unquillo; 5. Médano de Playa Intermedia; 6. Médano de Bajo Bartolo; 7. Médano de San Pablo.



Figura 2. Vista general de cuatro yacimientos superficiales considerados en esta investigación. a) Médano de Pirámides; b) Médano de Bajo Bartolo; c) Médano del Unquillo; d) Médano de Playa Intermedia.

### **Médano de los Huesos**

Este pequeño yacimiento se encuentra ubicado a los  $42^{\circ}37'50''S$  y  $64^{\circ}11'24''O$  y se encuentra a 7,2 km al noroeste de la Estación de Campo "Andrés Johnson". Se trata de un médano activo de unos 500 metros de extensión con orientación oeste-este y en cuyo flanco oeste se encuentran acumulaciones óseas de vertebrados (Fig. 3a).

### **Médano de Playa Colombo**

Este es el principal yacimiento paleontológico del Holoceno de la RSPV, tanto por su extensión como por la calidad y cantidad de materiales recuperados. Se encuentra ubicado a los  $42^{\circ}38'18''S$  y  $64^{\circ}12'25''O$  y tiene una extensión de 2,5 km de largo x 0,65 km de ancho (Fig. 3b). Dista unos 6,5 km hacia el noroeste de la Estación de Campo. Las principales acumulaciones de restos de mamíferos se encontraron a lo largo de su flanco occidental.

### **Médano del Unquillo**

Se encuentra ubicado a los  $42^{\circ}38'48''S$  y  $64^{\circ}10'14''O$  a escasos metros del camino principal de la RSPV y a 5,5 km al norte de la Estación de Campo. Se trata de una cadena de médanos activos, reactivados recientemente, que tienen dirección noroeste-sudeste. Las principales acumulaciones de restos de mamíferos se encontraron

en el flanco noroeste del médano más occidental (Fig. 2c).

### **Médano de Playa Intermedia**

Es un pequeño yacimiento ubicado a los  $42^{\circ}39'56''S$  y  $64^{\circ}13'48''O$ . Se encuentra a 2,5 km al sur de Playa Colombo y a 5,3 km al noroeste de la Estación de Campo. Se trata de una deflación del médano ubicado en el tope del acantilado; el sector donde se encontraron las acumulaciones óseas de mamíferos tiene unas decenas de metros de diámetro (Fig. 2d).

### **Médano de Bajo Bartolo**

Se encuentra a los  $42^{\circ}40'01,40''S$  y  $64^{\circ}09'34,70''O$ . Está ubicado a escasos metros por fuera de la RSPV, en la Estancia Bajo Bartolo y dista 3 km al noreste de la Estación de Campo. Es un pequeño yacimiento de una veintena de metros de diámetro, generado por la deflación eólica de un médano (Fig. 2b).

### **Médano de San Pablo**

Este yacimiento fue el primero que se encontró en la RSPV, en el año 2005, junto a Andrés Johnson. Se encuentra ubicado a los  $42^{\circ}42'30''S$  y  $64^{\circ}10'45''O$  y a 1,5 km al sur de la Estación de Campo. Se trata del "cuerno" norte de un extenso arenal de unos 5,5 km de extensión,



Figura 3. Vistas panorámicas del Médano de los Huesos (a) y del Médano de Playa Colombo (b) en la RSPV.

que en su conjunto representa el campo de dunas más grande de la PV (Fig. 4). Las concentraciones óseas se encontraron en áreas de deflación generadas en los senos interdunas. Este yacimiento fue muy productivo los primeros años pero luego, debido al movimiento permanente de la arena, fue cubierto.

### Colecta, muestras y cronologías

Los potenciales yacimientos superficiales fueron relevados en forma general, identificándose aquellos sectores con mayores evidencias de restos de mamíferos (Fig. 5). Una vez localizados, se procedió a la colecta exhaustiva de restos óseos y dentarios de mamíferos terrestres

mediante métodos manuales. Algunas veces también se recurrió al uso de tamices en forma de bolsa para recuperar los restos de animales pequeños. Se demostró experimentalmente que el método de tamizado combinado con la colecta exhaustiva es una buena herramienta para conocer la composición de los ensambles de mamíferos pequeños, que son aquellos más difíciles de encontrar a campo. Se excluyeron de este estudio los restos de guanaco (*Lama guanicoe*) y de liebre europea (*Lepus europaeus*); los primeros no fueron colectados a campo por su indudable asignación a yacimientos arqueológicos y los segundos por tratarse de una especie exótica recientemente introducida en la Patagonia. Una vez colectados los materiales óseos fueron dispuestos en recipientes de plástico debidamente acondicionados para evitar roturas. Se tomó la posi-



Figura 4. Médano de San Pablo; en el fondo de la imagen se aprecia la continuidad de los campos de dunas que conforman una de las extensiones de arena más grande de la Península Valdés. Foto: Darío Podestá.



Figura 5. a-b) Restos óseos de pequeños mamíferos (*Ctenomys* sp.) en posición natural de yacencia. Médano de Playa Intermedia (a). Médano de Pirámides (b). c) Mandíbula izquierda de la comadreja patagónica (*Lestodelphys halli*) en posición natural de yacencia; Médano de Playa Colombo. d) Cráneo de *Dusicyon avus* en posición natural de yacencia (vista ventral); se aprecia el basicráneo con una de las bullas timpánicas intacta y la serie molar superior derecha. Encontrado en el Médano de Playa Colombo.

ción geográfica del sitio mediante un posicionador satelital (Garmin e-trex Legend) y se rotularon las muestras consignándose localidad, ubicación en el yacimiento, fecha y colector. En cada yacimiento se realizaron múltiples colectas (por ej., el médano de Puerto Pirámides fue prospectado nueve veces) y estas se analizaron en conjunto.

En gabinete, los restos fueron determinados taxonómicamente y cuantificados (Fig. 6a). Para la cuantificación se utilizaron restos cráneo-mandibulares y dentarios. Se utilizó el NISP (número de especímenes óseos determinables taxonómicamente), calculado a partir de la suma de los restos determinados para cada taxón en cada muestra considerada. También se calculó el MNI (número mínimo de individuos), a partir del elemento cráneo-mandibular más abundante, considerando lateralidad (Grayson 1984).

Se realizaron 6 dataciones radiocarbónicas en el Laboratorio de Tritio y Radiocarbono del Museo de la Plata y en el Centro di DAtazione e Diagnostica, Università del Salento (Ita-

lia). Estas tuvieron por objeto ajustar las cronologías de algunos ensambles u obtener edades puntuales para alguna especie de interés particular (por ej., *Dusicyon avus*).

### Tafonomía

Los restos colectados fueron prospectados en busca de marcas y signos que dieran cuenta del agente de deposición y de los procesos que operaron sobre los mismos una vez depositados (Andrews 1990; Fernández-Jalvo & Andrews 1992). Se prospectaron sistemáticamente mandíbulas de tuco-tuco (*Ctenomys* sp.; Fig. 5a) y se consignó el estado del material (entero o fracturado), la presencia de marcas de depredación (por ej., hoyos), de raíces, el estado de la serie molar y el estado de los incisivos (entero, ausente o corroído). Además, se determinó si el material estaba alterado por sepultamiento o por agentes eólicos y se estimó la edad (juvenil/adulto) de los individuos.



Figura 6. a) Muestra de mamíferos holocénicos recuperada en el Médano de Playa Intermedia, determinada taxonómicamente y dispuesta para la cuantificación de los elementos cráneo mandibulares. Foto: Cristian Durante. b) Esqueleto de un perro (*Canis familiaris*) encontrado en el Médano de Playa Colombo.

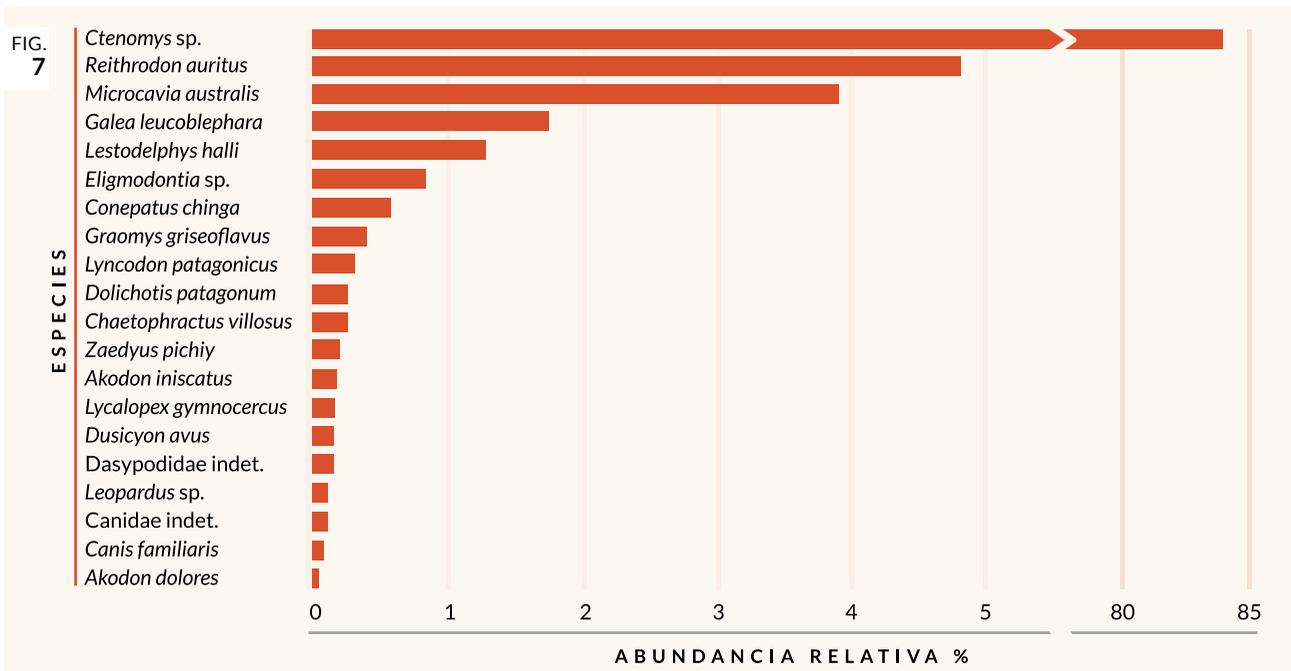


Figura 7. Abundancias relativas (%) de las especies de mamíferos terrestres que constituyen el ensamble holocénico registrado en la RSPV y alrededores.

### Parámetro comparativo actual y reconstrucción paleoambiental

Las comparaciones con los ensambles modernos se hicieron a partir de fuentes bibliográficas (por ej., Udrizar Sauthier & Pardiñas 2006; Nabte 2010; Roggio 2015) y principalmente a partir de los estudios de mamíferos vivientes realizados en la RSPV y reseñados en D’Agostino et al. (este libro). Se realizaron inferencias paleoambientales a partir del método de análogos modernos (Overpeck et al. 1992), el cual se basa en las abundancias de los taxones presentes, en este caso mamíferos terrestres, con afinidades por diferentes ambientes.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se determinaron taxonómicamente 9133 (NISP) restos cráneo-mandibulares que se corresponden con 3858 individuos (MNI). Se identificaron al menos 18 taxones de mamíferos terrestres. Una síntesis de los resultados se muestra en la Tabla 1. Los tuco-tucos (*Ctenomys* sp.) fueron el taxón más abundante (84,26%), seguido en orden decreciente por la rata conejo (*Reithrodon auritus*; 4,8%), el cuis chico (*Microcavia australis*; 3,9%), el cuis moro (*Galea leucoblephara*; 1,7%)

y la comadreja patagónica (*Lestodelphys halli*; 1,2%). Estas 5 especies representan el 96% del ensamble de mamíferos holocénicos registrados en la RSPV (Fig. 7).

Los yacimientos tratados en este trabajo, dado que son acumulaciones de huesos depositados sobre una superficie, se encuentran promediados en el tiempo. Uno de los desafíos para su estudio, justamente, es resolver qué intervalo temporal representan. Para esto se obtuvieron seis fechados radiocarbónicos a partir de restos colectados en los yacimientos del Médano de San Pablo y del Médano de Playa Colombo. Las dataciones muestran que el primer yacimiento es más antiguo (alrededor de 1500 ar AP) mientras que el Médano de Playa Colombo sería más reciente (con edades que van desde los 250 ar AP hasta los 600 ar AP aprox.). Para el Médano de los Huesos, Gómez Otero et al. (este libro) estimaron edades cercanas a los 3000 años. Para el resto de los yacimientos no se cuenta con dataciones, aunque dadas las características de los mismos (por ej., médanos sin estabilizar) se inferen edades menores a los 1500 ar AP, por lo que los materiales estudiados estarían representando los ensambles de mamíferos terrestres presentes en la PV durante la porción final del Holoceno tardío.

Los análisis tafonómicos por un lado, como el análisis de la abundancia de cada especie por el otro (Fig. 7), son eloquentes en mostrar que el ensamble de mamíferos aquí estudiado se generó mayoritariamente por causas etoecológicas (Udrizar Sauthier 2009: 256). Es decir, que la

ORDEN	FAMILIA	ESPECIE		Pirámides	Los Huesos	Playa Colombo	Playa Intermedia	Unquillo	Bajo Bartolo	San Pablo	totales por especie	
Didelphimorphia	Didelphidae	<i>Lestodelphys halli</i>	NISP	18	1	35	5	4	-	12	75	
			MNI	16	1	20	3	2	-	8	50	
Cingulata	Dasypodidae	<i>Chaetophractus villosus</i>	NISP	11	-	8	-	-	-	-	19	
			MNI	4	-	5	-	-	-	1	10	
		Dasypodidae gen et sp indet	NISP	1	-	-	-	-	-	-	-	1
			MNI	3	-	2	-	1	-	-	-	6
		<i>Zaedyus pichiy</i>	NISP	-	-	13	-	-	-	-	-	13
			MNI	-	-	8	-	-	-	-	-	8
Carnivora	Canidae	<i>Canis familiaris</i>	NISP	-	-	7	-	-	-	-	7	
			MNI	-	-	3	-	-	-	-	3	
		<i>Dusicyon avus</i>	NISP	-	3	6	1	-	-	-	-	10
			MNI	-	1	4	1	-	-	-	-	6
		Canidae indet	NISP	-	1	4	-	-	-	-	-	5
			MNI	-	1	3	-	-	-	-	-	4
		<i>Lycalopex gymnocercus</i>	NISP	1	2	3	-	1	-	-	-	7
			MNI	1	1	3	-	1	-	-	-	6
	Felidae	<i>Leopardus sp.</i>	NISP	2	-	1	-	2	-	-	5	
			MNI	2	-	1	-	1	-	-	4	
	Mephitidae	<i>Conepatus chinga</i>	NISP	6	1	28	1	2	-	-	38	
			MNI	5	1	15	1	1	-	-	23	
	Mustelidae	<i>Lyncodon patagonicus</i>	NISP	5	-	2	5	1	-	3	16	
			MNI	4	-	2	2	1	-	3	12	
	Rodentia	Cricetidae	<i>Akodon iniscatus</i>	NISP	2	-	1	2	1	-	1	7
				MNI	2	-	1	2	1	-	1	7
<i>Akodon dolores</i>			NISP	-	-	1	-	-	-	-	-	1
			MNI	-	-	1	-	-	-	-	-	1
<i>Eligmodontia sp.</i>			NISP	3	-	35	10	4	4	1	57	
			MNI	3	-	17	7	3	2	1	33	
<i>Graomys griseoflavus</i>			NISP	2	-	15	5	3	-	-	25	
			MNI	2	-	10	2	2	-	-	16	
<i>Reithrodon auritus</i>			NISP	120	3	223	41	46	3	28	464	
			MNI	47	3	90	14	19	1	13	187	
Caviidae		<i>Dolichotis patagonum</i>	NISP	7	2	2	1	-	-	1	13	
			MNI	5	2	1	1	-	-	1	10	
		<i>Galea leucoblephara</i>	NISP	4	-	118	3	3	-	14	142	
			MNI	2	-	57	1	3	-	6	69	
		<i>Microcavia australis</i>	NISP	80	14	184	49	-	1	18	346	
			MNI	36	5	83	17	-	1	10	152	
Ctenomyidae		<i>Ctenomys sp.</i>	NISP	3980	247	1488	865	859	76	367	7882	
			MNI	1494	100	826	288	334	34	175	3251	
<b>TOTALES POR SITIO</b>			NISP	4242	274	2174	988	926	84	445	9133	
			MNI	1626	115	1152	339	369	38	219	3858	

Tabla 1. Especies de mamíferos terrestres recuperadas de los yacimientos superficiales holocénicos de la Reserva de Vida Silvestre San Pablo de Valdés. Se muestra el número de elementos determinados taxonómicamente (NISP) y el número mínimo de individuos (MNI). Indet: indeterminado.

Estado de la mandíbula			marcas de raíces	falta de dos o + molares	Incisivos			alteración por sepultamiento	alteración por impacto de arena	Edad		Total
Entera	Fracturada				fracturado	corroído	entero			juvenil	adulto	
	mecánica	depredación*										
369	414	14	429	31	94	4	699	177	123	38	759	797
46,30	51,94	1,76	53,83	3,89	11,79	0,50	87,70	22,21	15,43	4,77	95,23	%

Tabla 2. Indicadores tafonómicos del estado de las mandíbulas, dientes y edad de tuco-tucos (*Ctenomys sp.*) hallados en el Médano de Pirámides. \*La depredación hace referencia a la existencia de marcas de punción de dientes en la mandíbula.

mayoría de los restos analizados pertenecen a animales que desarrollaron su ciclo de vida en los ambientes medanosos y una vez muertos fueron incorporados al sedimento. En la Tabla 2 se muestran los valores obtenidos a partir de las prospecciones realizadas sobre 797 mandíbulas de tuco-tucos (*Ctenomys sp.*). Estas mandíbulas provenían de una de las muestras con mayor MNI, y que fuera colectada en el Médano de Pirámides. A partir de su análisis se desprende que poco más de la mitad de los elementos se encontraron fracturados y también presentaban marcas de raíces, alrededor del 20% tenían el tejido óseo alterado en estructura y coloración, connotando evidencias de enterramiento, mientras que el 15% de las mandíbulas analizadas estaban deterioradas por el impacto de clastos de arena. Esta situación pone de manifiesto que el material estuvo enterrado y sometido a agentes biológicos y físicos (plantas y humedad) y posteriormente fue descubierto y alterado por agentes físicos (viento). Las fracturas observadas podrían corresponderse con la acción de estos agentes tafonómicos y al pisoteo por parte de herbívoros. En el Médano de Pirámides y de Playa Colombo se observaron frecuentes huellas de cuatriciclos, motos y camionetas que seguramente contribuyen en la fractura y destrucción del material. Esta misma situación se observó para el caso de los yacimientos arqueológicos de Playa Colombo (Gómez Otero et al.; este libro).

Del análisis de los incisivos se desprende que la mayoría de las mandíbulas (>85%) los tenían completos. En cuanto a la clase etaria se comprobó que el 95% correspondían a animales adultos. Se observaron fracciones minoritarias con marcas de depredación por carnívoros y corrosión ácida (Tabla 2). Los restos óseos y dentarios están alterados en mayor o menor medida, dependiendo de si se encontraban cerca de vegetación, en condiciones de sepultamiento o expuestos a los agentes aéreos. Minoritariamente una fracción pudo haber sido generada por depredadores [zorros (*Dusycion avus*, *Lycalopex gymnocercus*), gatos (*Leopardus colocolo*, *L. geoffroyi*), hurones (*Lyncodon patagonicus*, *Galictis cuja*)] que habitaron el área. Estas circunstancias posiblemente adicionaron ejemplares que fueron capturados en el ambiente original *in situ* y consumidos sin transporte. En

muestras procedentes del Médano de San Pablo se reconoce un posible origen antrópico (véase Udrizar Sauthier 2009). Esta causal también podría ser la responsable de la acumulación de los grandes cánidos como los perros (*Canis familiaris*; Fig. 6b) y zorros (*Dusycion avus*; Fig. 5d) como así también de algunos de los restos de zorrino (*Conepatus chinga*). En algunos materiales de estas especies (zorritos principalmente) se observaron evidencias de fracturas en los cráneos que se condicen con aprovechamiento humano para consumo o para dar muerte al animal y posteriormente utilizar su piel (Álvarez 2015).

Dada la extensión superficial de los yacimientos como su promediación temporal es posible que hayan intervenido numerosas causales en la acumulación del ensamble. No obstante, los números de restos hallados son bastante elocuentes en señalar que las especies registradas vivían en el lugar donde se encontraron y que no fueron transportadas de hábitats circundantes por un agente tafonómico (por ej., una rapaz nocturna) como ocurre con la mayoría de los sitios del Holoceno estudiados en la Patagonia (por ej., Pardiñas 1998, 1999; Teta et al. 2005; Pardiñas & Teta 2008; Udrizar Sauthier 2009; Fernández et al. 2012). Esta situación pone de manifiesto que no habría una promediación espacial del ensamble (*space-averaging* según Hadly 1999).

Del estudio de este ensamble y su comparación con las comunidades de mamíferos registradas en la actualidad en la RSPV (véase D'Agostino et al., este libro) se desprende que el ambiente original en el que vivieron estos animales pudo ser similar al que se da actualmente en la comunidad vegetal CV5. Esta CV está establecida sobre mantos eólicos (Rostagno et al., este libro), siendo dominante el estrato herbáceo constituido mayoritariamente por unquillo (*Sporobolus rigens*), pasto hebra (*Poa lanuginosa*) y flechilla (*Nassella tenuis*; véase Pazos et al., este libro). En la CV5 es donde actualmente se registra la mayor densidad de cuevas de tuco-tucos (*Ctenomys sp.*) y donde la rata conejo (*R. auritus*) es la especie más abundante (D'Agostino et al., este libro). La presencia de cánidos en el ensamble holocénico está reflejando la existencia de arbustos aislados intercalados en la matriz de pastizal. Posiblemente

la cobertura de pastos, subarbustos y arbustos haya sido mayor a la que se encuentra actualmente en la CV5, ya que durante una centuria se han mantenido altas cargas ganaderas y se han extraído especies arbustivas para la obtención de leña (Arias et al., este libro).

Si se compara el ensamble de mamíferos terrestres (no voladores) del Holoceno con el actual se aprecia que en el pasado se encontraban al menos 20 taxones mientras que el ensamble actual está representado por 23 taxones (Tabla 3). Esta comparación superficial haría pensar en pocos cambios en los ensambles de mamíferos terrestres en los últimos 1500 años para la RSPV y, por extensión, para la PV. Sin embargo, si se analiza detenidamente la Tabla 3 se aprecian algunas diferencias, que van desde posibles cambios en la abundancia de algunas especies, aparición de otras en tiempos recientes e incluso desaparición. Algunas de estas diferencias pueden ser explicadas por la

biología de las especies, como es el caso del puma (*Puma concolor*), un predador de gran tamaño con densidades relativamente bajas, con un ámbito del hogar extenso (Bonnot et al. 2011) que incluye diversos hábitats y cuya posibilidad de quedar incorporado en el registro paleontológico es escasa. Estas circunstancias podrían explicar el por qué de su ausencia en el registro holocénico.

En el ensamble holocénico de roedores, especies como la laucha bimaclada (*Calomys musculinus*), el pericote común (*Graomys griseoflavus*), el ratón patagónico (*Akodon iniscatus*) y el ratón variado pajizo (*A. dolores*), actualmente frecuentes en las comunidades costeras de micromamíferos de la PV (Nabte 2010; Roggio 2015), no aparecen o lo hacen en proporciones ínfimas (<0,4%). Recientemente se ha reseñado la distribución geográfica de estas cuatro especies en Patagonia (Nabte et al. 2009; Pardiñas 2009; Udrizar Sauthier et al. 2011; De Tommaso et al. 2014) y

ESPECIE	ENSAMBLE DEL HOLOCENO	ENSAMBLE RECIENTE
<i>Akodon iniscatus</i>	Presente	++
<i>Akodon dolores</i>	Presente	+++
<i>Calomys musculinus</i>	Ausente	+++
<i>Canis familiaris</i>	Presente	=
<i>Chaetophractus villosus</i>	Presente	++
<i>Conepatus chinga</i>	Presente	=
<i>Ctenomys</i> sp.	Presente	-
<i>Dolichotis patagonum</i>	Presente	=
<i>Dusicyon avus</i>	Presente	Ex
<i>Eligmodontia</i> sp.	Presente	+
<i>Lama guanicoe</i>	Presente	=
<i>Leopardus colocolo</i>	Presente	=
<i>Leopardus geoffroyi</i>	Presente	=
<i>Lepus europaeus</i>	Ausente	+ (sp exótica)
<i>Galea leucoblephara</i>	Presente	+
<i>Galictis cuja</i>	Ausente	++
<i>Graomys griseoflavus</i>	Presente	++
<i>Lestodelphys halli</i>	Presente	Ex
<i>Lycalopex culpaeus</i>	Ausente	++
<i>Lycalopex gymnocercus</i>	Presente	=
<i>Lyncodon patagonicus</i>	Presente	Ex o -
<i>Microcavia australis</i>	Presente	=
<i>Puma concolor</i>	Ausente	=
<i>Reithrodon auritus</i>	Presente	-
<i>Thylamys pallidior</i>	Ausente	++
<i>Zaedyus pichiy</i>	Presente	=

Tabla 3. Comparación de la composición del ensamble de mamíferos terrestres (no voladores) holocénico con el actual. Especies que han incrementado sus abundancias en la actualidad (aumento progresivo: +, ++, +++); especies que han disminuido sus abundancias en la actualidad (-); especies que permanecieron igual o de las cuales no se pueden hacer inferencias sobre sus abundancias entre el pasado y el presente (=); especies que se han extinguido o extirpado (Ex).

se ha visto que, en rasgos generales, responden al mismo patrón: son especies ampliamente distribuidas en la PF del Monte con ingresiones, mayores o menores, dependiendo de la especie, en la PF Patagónica. Estas ingresiones se dan a partir del sector costero y de los cauces de los ríos que actúan como corredores faunísticos (Udrizar Sauthier 2009; Udrizar Sauthier & Pardiñas 2014). Ahora bien, aquí proponemos que estas especies han ingresado recientemente en el noreste del Chubut, o en el mejor de los casos han incrementado sus abundancias producto de cambios ambientales recientes. Estos cambios pueden estar vinculados con una mayor influencia de la vegetación del Monte a partir de un cambio climático (Villalba 1990, 1994) o también pueden ser debidos a la actividad antrópica (Teta et al. 2014). Los humanos, a través de la ganadería, podrían favorecer el establecimiento de ambientes propicios para estas especies (hábitats abiertos, con menor cobertura de pastos, mayor arbustización, etc.). También es interesante destacar que el reciente registro de especies que han ampliado su distribución ha-

cia el sur, ya no sólo de mamíferos (Formoso et al. 2010; Udrizar Sauthier et al. 2013; Carrera & Udrizar Sauthier 2014) sino también de aves (Llanos et al. 2011) y reptiles (Carrera & Avila 2008) estarían sugiriendo un cambio ambiental que propiciaría la dispersión de especies vinculadas a la PF del Monte y áreas circundantes en detrimento de aquellas afines a la PF Patagónica.

Entre los cávidos también se aprecian algunas diferencias; en las muestras holocénicas domina el cuis chico (*M. australis*), una especie de amplia distribución en la Patagonia (Udrizar Sauthier et al. 2015), mientras que en la actualidad el cuis moro (*G. leucoblephara*) parece haber incrementado sus abundancias (evidencia obtenida a partir de los estudios de dieta de carnívoros de la zona; D'Agostino & Udrizar Sauthier, datos no publicados).

Otro cambio que se aprecia en los ensambles es la extinción de las poblaciones de la comadreja patagónica (*L. halli*) en la PV (Fig. 5c). Esta especie ha retraído su distri-



bución hacia el sur y oeste de la Patagonia (Formoso et al. 2015) y, aparentemente ha sido reemplazada por su contraparte, más afín a la PF del Monte, la marmosa común (*Thylamys pallidior*; Formoso et al. 2011; D'Agostino et al., este libro).

Los armadillos tampoco son ajenos a cambios colorológicos. Recientemente se ha postulado que el peludo (*Chaetophractus villosus*) es una especie que ha ingresado en tiempos históricos a la porción centro-sur de la Patagonia (Abba et al. 2014). Para el área de estudio se realizaron dataciones sobre materiales de esta especie y se obtuvieron cronologías cercanas a los 200 ar AP. Esto aportaría evidencias en favor de un ingreso tardío de esta especie en PV, aunque son necesarias más dataciones que sustenten esta hipótesis. Las interacciones entre ambas especies de armadillos [peludo y piche (*Zaedyus pichiy*)], dada su aparente reciente coexistencia en el área, aún no están debidamente conocidas.



Entre las especies de carnívoros también se aprecian algunas diferencias. La virtual ausencia del zorro colorado (*Lycalopex culpaeus*) en el ensamble holocénico suma argumentos en favor de la hipótesis propuesta por Novaro (1997) sobre la expansión geográfica de esta especie sobre el sector oriental de Patagonia en tiempos históricos. Novaro (1997) propone que dicha expansión se habría dado por la mayor disponibilidad de presas introducidas por el hombre (liebres y ovejas). También la disminución de las poblaciones de puma (*P. concolor*), predador del zorro colorado (*L. culpaeus*; Yañez et al. 1986; Pacheco et al. 2004), a raíz de la caza a la cual fue sometida esta especie durante el siglo XX podría haber favorecido su expansión hacia el este. Este escenario se complejiza si consideramos otro factor. Recientemente se dio a conocer que hasta tiempos históricos (alrededor de 500 años) en gran parte de la Patagonia extraandina, incluida la PV, habitaba otra especie de zorro de gran tamaño, *Dusicyon avus* (Prevosti et al. 2015). Este zorro era un pariente cercano del recientemente extinto zorro de las Malvinas (*D. australis*; Austin et al. 2013). La presencia de *D. avus* en la Patagonia extraandina (Prevosti et al. 2015) plantea que ambas especies de zorros grandes podrían haber coexistido y que una de ellas, el zorro colorado (*L. culpaeus*), no expandió su distribución geográfica hasta que la otra desapareció. Esta situación lleva a plantearse las causales de la desaparición de *D. avus*, una especie frecuente de carnívoro en la PV en tiempos holocénicos (Carrera & Udrizar Sauthier 2011; Fig. 5d). Se han propuesto hipótesis ambientales, climáticas, antrópicas, de enfermedades y de cruzamiento para su desaparición (Berman & Tonni 1987; Prevosti et al. 2015). De nuestro estudio, como así también de otros desarrollados en diferentes sectores de la Patagonia (Prevosti et al. 2011, 2015), se desprende que los restos de *D. avus* se encontraron en las cercanías de sitios arqueológicos y que estos animales podrían haber sido utilizados (para consumo y/o confección de utensilios) por los pueblos originarios. Asumiendo un carácter manso de esta especie, similar al descrito por Charles Darwin [(1838) 1997:237] para su contraparte isleña, el zorro de las Malvinas (*D. australis*), quizás el hombre haya jugado un rol fundamental en la extinción de este zorro, la única especie de mamífero grande que se extingue a nivel continental en Sudamérica durante tiempos históricos (Prevosti et al. 2015).

El huroncito patagónico (*Lyncodon patagonicus*) es otra especie de carnívoro que es frecuente en los ensambles holocénicos y cuya presencia no ha sido demostrada fehacientemente en los ensambles vivientes de la PV. Por lo tanto, se considera que se encuentra extirpado o en abundancias muy bajas (Udrizar Sauthier & Nabte 2012). Este pequeño carnívoro, vinculado a la PF Patagónica (Schiaffini et al. 2013), al igual de lo que ocurrió con la comadreja patagónica (*L. halli*) y *D. avus*, ha sido reemplazado por su contraparte de distribución más septentrional, el hurón

menor (*Galictis cuja*; Carrera et al. 2012). Ambas especies de hurones parecen haber experimentado un recambio, al menos en la PV. La frecuente presencia del huroncito patagónico (*L. patagonicus*) en los ensamblajes holocénicos del noreste del Chubut (Carrera et al. 2012) podría tener su correlato con que sería un predador de los tuco-tucos (*Ctenomys* sp.) y que viviría en sus cuevas, como lo señalan algunas evidencias morfológicas y parasitarias (Castro & Cicchino 1986; Prevosti et al. 2009).

Las evidencias zoogeográficas reseñadas en párrafos anteriores apuntan a un recambio faunístico de mamíferos en el último milenio e incluso en los últimos cientos de años para la RSPV. Recambio que se manifestaría como ingresión (o cambios en la abundancia) de especies vinculadas a la PF del Monte y retracción de aquellas vinculadas a la PF Patagónica. Este cambio posiblemente haya sido acompañado -cuando no producido- por una modificación en los ambientes dominantes en la región (PV), a partir de un cambio climático, cuya señal puede haberse magnificado por la intervención del hombre con la introducción del ganado ovino (Teta et al. 2014). Esta situación muestra un panorama dinámico en cuanto a la constitución de las comunidades de mamíferos terrestres y de su estudio se infiere que hubo importantes cambios biogeográficos ocurridos en un corto lapso temporal.

## CONSIDERACIONES FINALES

Los restos de mamíferos terrestres recuperados de los depósitos superficiales nos proporcionan valiosa información tafonómica, paleobiológica y biocronológica

(Fernández López 2000). También nos permiten conocer cómo ha respondido cada especie a las condiciones climáticas del pasado y, a partir de ello, predecir los procesos que pueden acaecer en un futuro próximo y sus consecuencias (Turvey 2009). En este sentido es importante destacar el valor que tienen los restos recuperados en la RSPV ya que aportan piezas valiosas en el rompecabezas general de la historia faunística del área. Por ello, preservar los yacimientos holocénicos es de suma importancia, debido a que su pérdida conduciría al desconocimiento de la diversidad pasada, clave fundamental para entender el presente y proyectar el futuro.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su gratitud y reconocimiento a A. Abba, M. Nabte, C. Oriozabala, A. Johnson, R. Lorenzo, E. Bremer, A. Pizani, A. Arias, C. Perez, M. Carreira, C. Durante, F. Decanini, D. Podestá y U. Pardiñas, por sus aportes de materiales, ayuda en las tareas de campo y/o discusión de algunos de los tópicos tratados en este trabajo. Pablo Teta, Luciano De Santis y Gustavo Pazos realizaron valiosos comentarios y sugerencias a una versión previa de este trabajo. La Fundación Vida Silvestre Argentina concedió el ingreso a la RSPV y brindó sus instalaciones para la logística de los trabajos de campo. Los permisos de trabajo fueron otorgados por la Secretaría de Cultura, la Dirección de Fauna y Flora Silvestre y la Secretaría de Turismo y Áreas Naturales Protegidas del Chubut. Éste es un trabajo del Grupo de Estudio de Mamíferos Terrestres (GEMTE).



## BIBLIOGRAFÍA

- ABBA, AM; S POLJAK; M GABRIELLI; P TETA & UFJ PARDIÑAS. 2014. Armored invaders in Patagonia: recent southward dispersion of armadillos (Cingulata, Dasypodidae). *Mastozool Neotrop* 21:311-318.
- ÁLVAREZ, MC. 2015. Consumo de *Conepatus chinga* en el sitio Paso Otero 4 (Región Pampeana, Argentina): huellas de procesamiento y marcas de dientes antrópicas. *Arqueología* 21:177-192.
- ANDRADE, A & P TETA. 2003. Micromamíferos (Rodentia y Didelphimorphia) del Holoceno tardío del sitio arqueológico alero Santo Rosario (provincia de Río Negro, Argentina). *Atekná* 1:273-287.
- ANDREWS, P. 1990. *Owls, Caves and Fossils. Predation, preservation, and accumulation of small mammal bones in caves, with an analysis of the Pleistocene Cave faunas from Westbury-sub-Mendip, Somerset, UK*. University of Chicago Press, Chicago.
- AUSTIN, JJ; J SOUBRIER; FJ PREVOSTI; L PRATES; V TREJO ET AL. 2013. The origins of the enigmatic Falkland Islands wolf. *Nature Comm* 4:1552.
- AVERY, DM. 1990. Holocene climatic change in Southern Africa: the contribution of micromammals to its study. *Suid-Afrikaanse Tydskrif vir Wetenskap* 86:407-412.
- AVERY, DM. 1997. Micromammals and the Holocene environment of Rose Cottage Cave. *South African Journal of Science* 93:445-448.
- BERMAN, WD & EP TONNI. 1987. *Canis (Duscicyon) avus* Burmeister, 1864 (Carnivora, Canidae) en el Pleistoceno Tardío y Holoceno de la provincia de Buenos Aires. Aspectos sistemáticos y bioestratigráficos relacionados. *Ameghiniana* 24:245-250.
- BONNOT, G; N MUZZACHIODI; C PEREZ; W UDRIZAR SAUTHIER & DE UDRIZAR SAUTHIER. 2011. Nuevos registros de *Puma concolor* para la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Nat Neotrop* 42:65-70.
- CARRERA, HM & L AVILA. 2008. *Oxyrhopus rhombifer* Bachmanni (False Coral Snake). Predations/Scavenging. *Herpetol Review* 39:356.
- CARRERA, M & DE UDRIZAR SAUTHIER. 2011. Los cánidos (Mammalia, Carnivora) del Holoceno tardío del noreste de la provincia del Chubut, Argentina. *II Jornadas Patagónicas de Biología, UNPSJB, Trelew, Chubut*. Libro de resúmenes:56.
- CARRERA, M & DE UDRIZAR SAUTHIER. 2014. Enlarging the knowledge on *Didelphis albiventris* (Didelphimorphia: Didelphidae) in northern Patagonia: new records and distribution extension. *Historia Natural* 4:111-115.
- CARRERA, M; MJ NABTE & DE UDRIZAR SAUTHIER. 2012. Distribución geográfica, historia natural y conservación del hurón menor *Galictis cuja* (Molina, 1782) (Carnivora, Mustelidae) en la Patagonia central, Argentina. *Rev Mex Biodiver* 83:1252-1257.
- CASTRO, D & AC CICCHINO. 1986. Colonización de *Lyncodon patagonicus* (Mammalia, Carnivora, Mustelidae) por *Phtheiropoios forticulatus* (Neumann) (Insecta, Phthiraptera, Gyropidae) en proximidades de Uspallata, provincia de Mendoza, Argentina. *II Jornadas Argentinas de Mastozoología (Buenos Aires)*. Libro de Resúmenes 1:397.
- CRIVELLI-MONTERO, EA; UFJ PARDIÑAS; M FERNÁNDEZ; M BOGAZZI; A CHAUVIN ET AL. 1996. La Cueva Epullán Grande (provincia del Neuquén, Argentina). Informe de avance. *Præhistoria* 2:185-265.
- D'ANTONI, HL. 1983. Pollen analysis of Grutadel Indio. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 1:83-104.
- DARWIN, CR. (1838). 1997. *Diario del viaje de un naturalista alrededor del mundo*. Ediciones El Elefante Blanco, Buenos Aires, Argentina. 449 pp.
- DE TOMMASO, D; AE FORMOSO; P TETA; DE UDRIZAR SAUTHIER & UFJ PARDIÑAS. 2014. Distribución geográfica de *Calomys musculinus* (Rodentia, Sigmodontinae) en Patagonia. *Mastozool Neotrop* 21:121-127.
- FERNÁNDEZ LÓPEZ, S. 2000. La naturaleza del registro fósil y el análisis de las extinciones. *Coloquios Paleontol* 51:267-280.
- FERNÁNDEZ, FJ; P TETA; R BARBERENA & UFJ PARDIÑAS. 2012. Small mammal remains from Cueva Huenul 1, northern Patagonia, Argentina: taphonomy and paleoenvironments since the Late Pleistocene. *Quater Internat* 278:22-31.
- FERNÁNDEZ-JALVO, Y & P ANDREWS. 1992. Small mammal taphonomy of Gran Dolina, Atapuerca (Burgos), Spain. *J Archaeol Sci* 19:407-428.
- FORMOSO, AE; GM MARTIN; P TETA; AE CARBAJO; DE UDRIZAR SAUTHIER & UFJ PARDIÑAS. 2015. Regional Extinctions and Quaternary Shifts in the Geographic Range of *Lestodelphys halli*, the Southernmost Living Marsupial: Clues for Its Conservation. *PlosOne* DOI: 10.1371/journal.pone.0132130.
- FORMOSO, AE; DE UDRIZAR SAUTHIER & UFJ PARDIÑAS. 2010. Mammalia, Rodentia, Sigmodontinae, *Holochilus brasiliensis* (Desmarest, 1819): Distribution extension. *Checklist* 6:195-197.
- FORMOSO, AE; DE UDRIZAR SAUTHIER; P TETA & UFJ PARDIÑAS. 2011. Dense-sampling reveals a complex distributional pattern between the southernmost marsupials *Lestodelphys* Tate, 1934 and *Thylamys* Gray, 1843 in Patagonia, Argentina. *Mammalia* 75:371-379.
- GRAYSON, DK. 1984. *Quantitative Zooarchaeology. Topics in the Analysis of Archaeological Faunas*. Studies in Archaeological Science, Academic Press, Inc., New York.
- GRAYSON, DK. 2008. Holocene underkill. *Proc Nat Acad Sci* 105:4077-4078.
- HADLY, EA. 1996. Influence of Late-Holocene climate on Northern Rocky Mountain mammals. *Quater Res* 46:298-310.
- HADLY, EA. 1999. Fidelity of terrestrial vertebrate fossils to a modern ecosystem. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 149:389-409.
- LAMB, HH. 1977. *Climate: Present, Past and Future*. Vol. 2: Climatic History and the Future. Methuen, London.
- LAURIOL, B; E DESCHAMPS; L CARRIER; W GRIMM; R MORLAN & B TALON. 2003. Cave infill and associated biotic remains as indicators of Holocene environments in Gatineau Park (Quebec, Canada). *Can J Earth Sci* 40:789-803.
- LEÓN, RJC; D BRAN; M COLLANTES; JM PARUELO & A SORIANO. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecol Austr* 8:125-144.

- LLANOS, FA; M FAILLA; GJ GARCÍA; PM GIOVINE; M CARBAJAL ET AL. 2011. Birds from the endangered Monte, the Steppes and Coastal biomes of the province of Río Negro, northern Patagonia, Argentina. *CheckList* 7:782-797.
- MARKGRAF, V. 1991. Late Pleistocene environmental and climatic evolution in southern South America. *Bamberger Geographische Schriften* 11:271-281.
- MAYEWSKI, PA; EE ROHLING; JC STAGER; W KARLÉN; KA MAASCHA ET AL. 2004. Holocene climate variability. *Quater Res* 62:243-255.
- MORITZ, C; JL PATTON; CJ CONROY; JL PARRA; GC WITHE & SR BEISSINGER. 2008. Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA. *Science* 322:261-264.
- NABTE, MJ. 2010. *Desarrollo de criterios ecológicos para la conservación de mamíferos terrestres en Península Valdés*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina.
- NABTE, MJ; A ANDRADE; SL SABA & A MONJEAU. 2009. Mammalia, Rodentia, Sigmodontinae, *Akodon molinae* Contreras, 1968: New locality records and filling gaps. *CheckList* 5:320-324.
- NOVARO, AJ. 1997. *Pseudalopex culpaeus*. *Mammalian Species* 558:1-8.
- OVERPECK, JT; RS WEBB & T WEBB III. 1992. Mapping eastern North American vegetation change of the past 18 ka: Non-analogs and the future. *Geology* 20:1071-1074.
- PACHECO, LF; A LUCERO & M VILLCA. 2004. Dieta del puma (*Puma concolor*) en el Parque Nacional Sajama, Bolivia y su conflicto con la ganadería. *Ecología en Bolivia* 39:75-83.
- PARDIÑAS, UFJ. 2009. El género *Akodon* (Rodentia: Cricetidae) en Patagonia: estado actual de su conocimiento. *Mastozool Neotrop* 16:135-151.
- PARDIÑAS, UFJ. 1998. Roedores Holocénicos del sitio Cerro Casa de Piedra 5 (Santa Cruz, Argentina): Tafonomía y Paleoambientes. *Palimpsesto. Rev de Arqueol* 5:66-90.
- PARDIÑAS, UFJ. 1999. *Los roedores muroideos del Pleistoceno tardío-Holoceno en la región pampeana (sector este) y Patagonia (República Argentina): aspectos taxonómicos, importancia bioestratigráfica y significación paleoambiental*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
- PARDIÑAS, UFJ & P TETA. 2008. Small Mammals and Paleoenvironments around the Pleistocene-Holocene Boundary in Patagonia. *Current Res Pleist* 25:31-32.
- PARDIÑAS, UFJ; G MOREIRA; C GARCÍA-ESPONDA & LJM DE SANTIS. 2000. Deterioro ambiental y micromamíferos durante el Holoceno en el nordeste de la estepa patagónica (Argentina). *Rev Chil Hist Nat* 72:541-556.
- PARDIÑAS, UFJ; D UDRIZAR SAUTHIER; A ANDRADE & P TETA. 2005. Paleoambientes del Holoceno tardío en Patagonia norte extra-andina (Argentina): los micromamíferos como evidencia. Pp. 1-8 en: Cabaleri, N; CA Cingolani; E Linares; MG López de Luchi; HA Ostersa & HO Panarello (eds). *Actas del XVI Congreso Geológico Argentino* CD-ROM. Artículo N° 804. La Plata, Argentina.
- PARDIÑAS, UFJ; DE UDRIZAR SAUTHIER & P TETA. 2012. Micromammal diversity loss in central-eastern Patagonia over the last 400 years. *J Arid Environ* 85:71-75.
- PEARSON, OP. 1987. Mice and the Postglacial history of the Traful valley of Argentina. *J Mamm* 68:469-478.
- PEARSON, OP & AK PEARSON. 1993. La fauna de mamíferos pequeños cerca de Cueva Traful I, Argentina: pasado y presente. *Præhistoria* 1:73-89.
- PREVOSTI, FJ; P TETA & UFJ PARDIÑAS. 2009. Distribution, natural history, and conservation of the Patagonian Weasel *Lyncodon patagonicus*. *Small Carnivore Conservation* 41:29-34.
- PREVOSTI, FJ; F SANTIAGO; L PRATES & M SALEMME. 2011. Constraining the time of extinction of the South American fox *Dusicyon avus* (Carnivora, Canidae) during the late Holocene. *Quarter Internat* 245:209-217.
- PREVOSTI, FJ; M RAMÍREZ; M SCHIAFFINI; F MARTIN; DE UDRIZAR SAUTHIER ET AL. 2015. Extinctions in near time: New radiocarbon dates indicate a very recent disappearance of the South American fox *Dusicyon avus* (Carnivora, Canidae). *Zool J Linn Soc* 116:704-720.
- RABASSA, J & CM CLAPPERTON. 1990. Quaternary glaciations of the Southern Andes. *Quarter Sci Rev* 9:153-174.
- REBANE, K. 2002. *The effects of historic climatic change and anthropogenic disturbance on rodent communities in Patagonia, Argentina*. Honors Thesis, Stanford University.
- ROGGIO, V. 2015. *Las comunidades de micromamíferos asociadas a las geoformas como indicadoras de perturbación antrópica en Punta Pardelas (Península Valdés, Chubut)*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia "San Juan Bosco", Puerto Madryn, Chubut.
- SCHIAFFINI, MI; GM MARTIN; AL GIMÉNEZ & FJ PREVOSTI. 2013. Distribution of *Lyncodon patagonicus* (Carnivora, Mustelidae): changes from Last Glacial Maximum to the present. *J Mamm* 94:339-350.
- SCHMITT, DN; DB MADSEN & KD LUPO. 2002. Small-mammal data on early and middle Holocene climates and biotic communities in the Bonneville Basin, USA. *Quarter Res* 58:255-260.
- SOON, W; S BALIUNAS; C IDSO; S IDSO & DR LEGATES. 2003. Reconstructing climatic and environmental changes of the past 1000 years: a reappraisal. *Energy & Environment* 14:233-296.
- TETA, P; A ANDRADE & UFJ PARDIÑAS. 2005. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) y paleoambientes del Holoceno tardío en la Patagonia noroccidental extra-andina (Argentina). *Archaeofauna* 14:183-197.
- TETA, P; A FORMOSO; M TAMMONE; D C DE TOMMASO; F J FERNÁNDEZ ET AL. 2014. Micromamíferos, cambio climático e impacto antrópico: ¿Cuánto han cambiado las comunidades del sur de América del Sur en los últimos 500 años? *Therya* 5:7-38.
- TURVEY, S. 2009. *Holocene extinctions*. New York: Oxford University Press Inc.
- UDRIZAR SAUTHIER, DE & UFJ PARDIÑAS. 2014. Estableciendo límites: distribución geográfica de los micromamíferos terrestres (Rodentia y Didelphimorphia) de Patagonia centro-oriental. *Mastozool Neotrop* 21:79-99.
- UDRIZAR SAUTHIER, DE. 2009. *Los micromamíferos y la evolución ambiental durante el Holoceno en el río Chubut (Chubut,*

- Argentina). Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
- UDRIZAR SAUTHIER, DE & MJ NABTE. 2012. Buscado en la Península Valdés: historia del huroncito patagónico. *Biológica* 15:129-135.
- UDRIZAR SAUTHIER, DE & UFJ PARDIÑAS. 2006. Micromamíferos terrestres de Puerto Lobos, Chubut, Argentina. *Mastozool Neotrop* 13:259-262.
- UDRIZAR SAUTHIER, DE; P TETA; AE FORMOSO; A BERNARDIS; P WALLACE & UFJ PARDIÑAS. 2013. Bats at the end of the world: new distributional data and fossil records from Patagonia, Argentina. *Mammalia* 77:307-315.
- UDRIZAR SAUTHIER, DE; AE FORMOSO; P TETA & UFJ PARDIÑAS. 2011. Enlarging the knowledge on *Graomys griseoflavus* (Rodentia: Sigmodontinae) in Patagonia: distribution and environments. *Mammalia* 75:185-193.
- UDRIZAR SAUTHIER, DE; AE FORMOSO; P TETA; DC DE TOMMASO & UFJ PARDIÑAS. 2015. Dense sampling provides a reevaluation of the southern geographic distribution of the cavies *Galea* and *Microcavia* (Rodentia). *Mammalia* 80:335-340.
- VILLALBA, R. 1990. Climatic fluctuations in northern Patagonia during the last 1000 years as inferred from tree-ring records. *Quarter Res* 34:346-360.
- VILLALBA, R. 1994. Tree-ring and glacial evidence for the Medieval Warm Epoch and the Little Ice Age in southern South America. *Climatic Change* 26:183-197.
- WALKER, M; S JOHNSEN; SO RASMUSSEN; T POPP; J STEFFENSEN ET AL. 2009. Formal definition and dating of the GSSP (Global Stratotype Section and Point) for the base of the Holocene using the Greenland NGRIP ice core, and selected auxiliary records. *J Quater Sci* 24:3-17.
- YAÑEZ, JL; JC CÁRDENAS; P GEZELLE & FM JAKSIC. 1986. Food habits of the southernmost mountain lions (*Felis concolor*) in South America: natural versus livestocked ranges. *J Mamm* 67:604-606.