

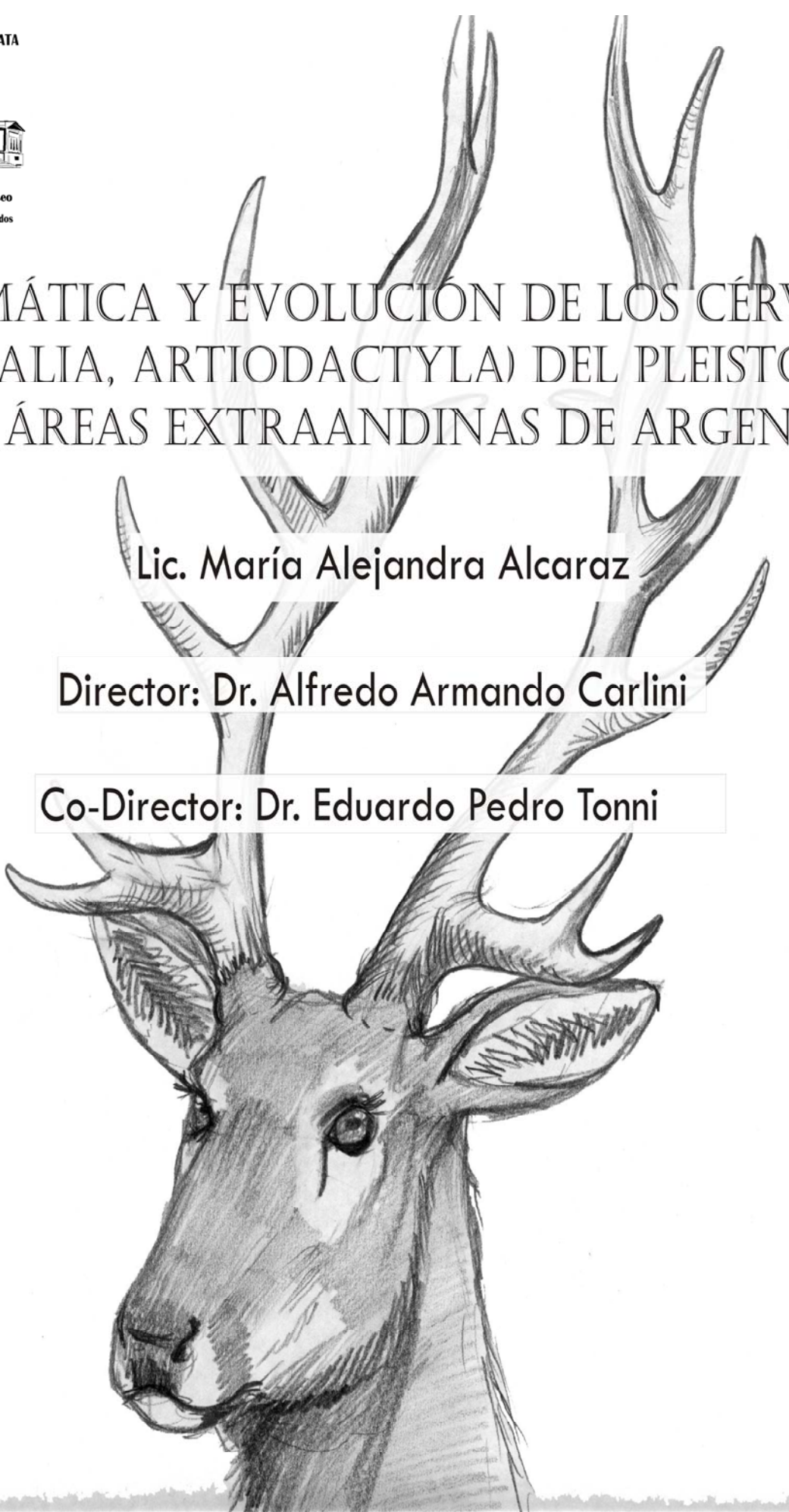


“SISTEMÁTICA Y EVOLUCIÓN DE LOS CÉRVIDOS (MAMMALIA, ARTIODACTYLA) DEL PLEISTOCENO EN LAS ÁREAS EXTRAANDINAS DE ARGENTINA”

Lic. María Alejandra Alcaraz

Director: Dr. Alfredo Armando Carlini

Co-Director: Dr. Eduardo Pedro Tonni



Tesis para optar por el título de Doctor en Ciencias Naturales
2010

A mis padres.
A mi entrañable amiga Pato...

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer especialmente a mi director de tesis, el Dr. Alfredo A. Carlini quien me abrió sus puertas aún sin conocerme y de quien obtuve siempre apoyo incondicional. Gracias por brindarme tu tiempo en incansables charlas, no sólo laborales sino también acerca de la vida, las cuales disfrute mucho. Y sobre todo, gracias por la paciencia. A él le debo la oportunidad de estar desarrollándome en este ámbito, así como mi formación en paleontología, dado su gran conocimiento sobre el tema.

Hago extenso este agradecimiento a mi codirector de tesis, el Dr. Eduardo P. Tonni, por darme la oportunidad de trabajar a su lado y aprender mucho de él. Su apoyo y consejos en la materia, me sirvieron para crecer en el ámbito de la paleontología, considerándome una persona privilegiada al estar tan cerca de alguien con su trayectoria y seriedad característica.

Agradezco también a mi codirector de beca el Dr. Arturo I. Kehr, por su tiempo y por la ayuda brindada en temas relacionados con estadística.

El desarrollo de esta tesis no hubiese sido posible sin la ayuda y buena predisposición, de las personas que se encuentran a cargo de las distintas colecciones de paleontología de vertebrados y mastozoología estudiadas. A todas ellas mi gratitud: José L. Ramírez (Salto); José Luis Aguilar y todo su equipo (GCF y MSP, San Pedro); Alejandro Dondas y Fernando Scaglia (MMP, Mar del Plata); Silvia Cornero y Fátima R. Solomita (MUFyCA, Rosario); Ignacio Noriega (CICYTTP, Diamante); Adan Tauber (CORD-PZ); Jaime E. Powell y Virginia Deraco (Museo Miguel Lillo); Daniel Flores (MACN-Mastozoología) y Julieta Vargas (CBF- La Paz). Quiero hacer una mención especial a las siguientes personas, que no sólo me permitieron revisar el material que con tanto recelo tienen a su cargo, sino que además, han tenido para conmigo especial atención. Muchas gracias a todos por su tiempo y dedicación: Verónica Espíndola (CTES-PZ, Corrientes); Marcelo Reguero y Lucas Pomi (MLP- PV); Itatí Olivares, Diego Verzi y Cecilia Morgan (MLP-Mastozoología); Alejandro Kramarz, Laura I. Cruz, Laura Chornogubsky, Michelle Arnal y Stella M. Álvarez (MACN- PV); y a Rafael Labarca Encina

quien me facilitó las fotografías de los materiales de Chile (MNHN, MALS y MDL) y con quien tuve la suerte de trabajar en esos materiales, descubriendo a una gran persona, además de un profesional.

En el transcurso de esta tesis conocí a gran cantidad de personas quienes de una u otra manera me han ayudado y alentado en mi trabajo, siempre dispuestos y muy atentos, a todos ellos mi agradecimiento: Oscar Gallegos, Eva Acevedo, Alexandra Crissafulli, Silvia Gnaedinger, Silvina Garralla, Luisa Anzótegui, Stella Maris Pire, Alicia Lutz, Susana Morton, Laura Miotti, Laura Marchionni, Rocío Blanco, Enrique Terranova, Natalia Carden, Darío Hermo, Lucía Magnin, Bruno Mosquera, Rafael Paunero, Lorena L. L'Heureux, Leopoldo Soibelzon, Virginia Deraco, Carolina Acosta Hospitaleche, Guillermo López, Francisco Prevosti, Brenda Ferrero, Diego Brandoni, Cecilia Kampotic, Ariel Frank y Fernando Galliari.

A los amigos que me dio esta profesión, con quienes compartí buenos momentos y siempre estuvieron cuando los necesité, apoyándome, acompañándome y hasta facilitándome todo tipo de material, desde fotográfico hasta bibliográfico que a veces se me hacía difícil de conseguir por encontrarme lejos: Analía Francia, Fabiana Skarbut, Laura I. Cruz, Luciana Bekes, Noelia Corrado, Georgina Erra, Esteban Soibelzon, Martín Ciancio, Daniel Aquino y Germás Gasparini.

A mis compañeros de trabajo Alfredo Zurita y Ángel Miño Boilini por sus consejos, sugerencias y por la ayuda brindada.

¡A mis grandes y queridos amigos que me dio la vida! Mis pilares y a quienes recurro periódicamente en las buenas y en las malas, ya que con ellos cuento incondicionalmente y comparto cada momento. ¡Gracias por estar y ser tan buenos amigos! Eliana Mari, Florencia Treviño, Leandro Martínez, Cecilia Kovaluk, Karina Orue, Lorena Bogado, Verónica Espíndola, Luciano Canetta, Guillermo Friman, Analía Francia, Noelia Corrado.

A quienes en este último tiempo han formado parte importante de mi vida y con quienes comparto y disfruto del placer de bailar salsa, ajenos totalmente a esta profesión, pero que me han apoyado y acompañado en la

recta final: Carolina Dosso, Claudia Bareiro, Diego Recalde, Andrea Núñez, Sandra Martín, Ricardo Toledo, Rodolfo Gausmman y Ariel Sánchez.

A mi querida M. Elena Iraburu, a quien la vida con sus vueltas, se encargó de poner en mi camino, gracias por alentarme todo el tiempo.

A mi querida familia Di Loreto, quienes han sido durante mucho tiempo mis puntales en La Plata, de quienes me enamoré y a quienes adopté. ¡Muchas gracias por abrirme las puertas de su casa en esa ciudad ajena para mí y por haberme brindado tanto apoyo y amor!

¡A mi querida familia chaqueña!... mis tías Coca y Miriam, y mis primos Fabiana, Caro y Diego que siempre me alentaron y dieron fuerzas para seguir adelante en el desarrollo de esta tesis. Gracias por su apoyo incondicional y el amor que siempre me brindaron.

A mis hermanos y sobrinos, a los primeros por estar siempre a mi lado acompañándome y ayudándome, gracias por ser mis hermanos... y a mis sobrinos, por ser la luz de mis ojos y sacarme una sonrisa hasta en los momentos más difíciles. ¡Los adoro!

Por último quiero agradecer especialmente ¡a mis padres! quienes nunca han entendido mucho acerca de mi profesión pero han compartido conmigo el entusiasmo por ella. Su amor incondicional y su constante apoyo han logrado que hoy esta etapa haya culminado. A ellos mi más sincero agradecimiento por haberme acompañado en mi elección desde el primer momento. Los amo con todo mi corazón...



La sistemática de los ciervos fósiles fue establecida a partir de la morfología de las astas, carácter que es muy variable tanto ontogenéticamente como intraespecíficamente. Sin embargo, los estudios paleontológicos que se ocuparon de este grupo, no han considerado *in extenso* esta situación.

Actualmente la familia Cervidae tiene una amplia distribución en América del Sur, y su registro paleontológico comienza a partir del Pleistoceno temprano. Se cuenta con registros en sedimentos pleistocenos del sur de Brasil, sur y oeste de Uruguay, Chile central, Bolivia, Paraguay, Ecuador y Perú. En la Argentina, el registro paleontológico es muy abundante para la provincia de Buenos Aires y otros sectores de la región Pampeana, siendo escaso, o nulo, en otras áreas del territorio argentino. El objetivo del presente trabajo fue analizar la diversidad de la familia en el Pleistoceno de las áreas extraandinas de la Argentina, considerando, en principio, sólo tangencialmente al sector bonaerense de la región Pampeana, cuyo registro había sido estudiado recientemente. Sin embargo, el progreso de la investigación puso de manifiesto la necesidad de proceder con una revisión completa también de los registros bonaerenses, para así abordar los objetivos comprensivamente.

Se revisaron los materiales depositados en distintas instituciones del país involucradas dentro del área en estudio, y se llevó a cabo un análisis anatómico detallado, que abordó una comparación morfológica y morfométrica, esta última resumida en tablas para cada taxón.

Los resultados obtenidos permitieron establecer que, desde una perspectiva paleobiogeográfica, la familia Cervidae tuvo un marcado sesgo en su distribución hacia el este de la Argentina durante el Pleistoceno, abarcando áreas geográficas para las que se infieren condiciones climático-ambientales diferentes.

Desde el punto de vista sistemático, la diversidad de ciervos presente en el lapso temporal mencionado, involucró formas de pequeño, mediano y gran porte, repartidas en seis géneros válidos: *Antifer* Ameghino 1889, *Epieuryceros* Ameghino 1889, *Hippocamelus* Leuckart 1816, *Mazama* Rafinesque 1817,



Morenelaphus Carette 1922 y *Paraceros* Ameghino 1889. A partir del hallazgo y estudio de ejemplares más completos, se ajustó la sistemática utilizada hasta el momento, y se redefinieron taxones y ampliaron sus diagnosis. Se estableció la nueva combinación *Antifer proximus* (Castellanos, 1945) para *Epieuryceros proximus* Castellanos 1945. La desaparición del ejemplar tipo de *Epieuryceros truncus* condujo a la proposición de un neotipo portanombre a base de nuevas piezas completas asignables a ese taxón.

Se determinó que las otras dos especies del género: *Antifer ultra* (Ameghino, 1888) y *Antifer ensenadensis* (Ameghino, 1888), fueron fundadas sobre caracteres anatómicos poco sustentados. En este sentido, a partir de los análisis morfológicos y morfométricos se establecieron los nuevos rasgos a considerar en las diagnosis específicas, demostrándose que efectivamente se trata de dos especies diferentes. Se extendió el biocrón de ambos taxones, ya que en la provincia de Buenos Aires, *Antifer ensenadensis* estaba restringido al Pleistoceno temprano-medio (Ensenadense), habiéndose determinado ahora su registro en el Pleistoceno tardío (Lujanense). *Antifer ultra*, considerado como exclusivo del Pleistoceno medio (Bonaerense), fue hallado –fuera del territorio bonaerense- en sedimentos referibles al Pleistoceno tardío (Lujanense). Además, el hallazgo de *Antifer ensenadensis* en las provincias de Corrientes y Neuquén, y el de *Antifer ultra* en Entre Ríos y Corrientes, amplían la distribución geográfica de la especie. Materiales de Formosa, asignados a *Antifer cf. ultra*, extenderían el rango geográfico del género hasta el norte de la Argentina.

Con respecto a *Hippocamelus*, *H. sulcatus* (Ameghino, 1888) se encontraba en Argentina, restringido al Pleistoceno medio - tardío (Bonaerense - Lujanense) de la provincia de Buenos Aires. El análisis de la única pieza asignada al Lujanense, determinó su asignación a *cf. Hippocamelus*, dada la falta de caracteres diagnósticos. El hallazgo de un ejemplar casi completo de *H. sulcatus* en el Pleistoceno tardío de la provincia de Corrientes, permitió extender la distribución geográfica hacia el noreste de Argentina, y confirmar la ampliación del biocrón hasta el Pleistoceno tardío. La diagnosis original fue



ampliada, habida cuenta que además del cráneo y las astas, el espécimen ha preservado gran parte del postcráneo. Este ejemplar, aportó nueva y completa información acerca del taxón y permitió por otro lado, estimar la edad ontogenética aproximada.

Paraceros fragilis (Ameghino, 1888), no ha sido registrada fuera de la provincia de Buenos Aires en la Argentina, mientras que en el resto de Sudamérica, se la encuentra en el sur de Uruguay. Si esta distribución geográfica restringida no fuera característica de la especie, tal vez responda a un defecto en el registro paleontológico, que inclusive pueda ocultar algún patrón biogeográfico propio.

Restos atribuibles a una especie no determinada de *Mazama*, fueron exhumados de sedimentos referibles al Pleistoceno tardío (ca. 35.000 años AP, Lujanense) de la provincia de Corrientes; su hallazgo representa el primer registro del género en el Pleistoceno, y además, el más antiguo de la Argentina.

En cuanto al registro de *Morenelaphus*, sus dos especies *Morenelaphus brachyceros* (H. Gervais y Ameghino, 1880) y *Morenelaphus lujanensis* (Ameghino, 1888) fueron fundadas sobre caracteres endebles. En este trabajo, se incorporaron a las diagnósis originales nuevos caracteres observados en las astas, así como la inclusión en *Morenelaphus lujanensis* de rasgos craneanos y de la serie dentaria superior. Estos nuevos materiales permitieron proponer un plan de ramificación de las astas hasta su conformación definitiva, teniendo en cuenta la edad aproximada de los ejemplares, estimada tanto a partir del reemplazo y desgaste dentario, como de la fusión de los elementos del cráneo.

Con la presente contribución, se adquiere un conocimiento amplio acerca del registro, sistemática, biogeografía e importancia bioestratigráfica de los Cervidae extraandinos en la Argentina durante el Pleistoceno, cuyo conocimiento hasta el presente estaba casi exclusivamente restringido al sector bonaerense de la región Pampeana.



The systematics of fossil deers was established on the basis of antler morphology, a character with high ontogenetic and intraspecific variation. Nevertheless, previous paleontological approaches to this taxonomic issue did not consider this situation *in extenso*.

The family Cervidae is currently widely distributed in South America, and its paleontological record appears in the early Pleistocene. Deers have been recorded in Pleistocene sediments of southern Brazil, southern and western Uruguay, central Chile, Bolivia, Paraguay, Ecuador and Peru. In Argentina, the paleontological record is plentiful in Buenos Aires province and other sectors of the Pampean region, but scarce or nonexistent in other areas. The goal of the present work was to analyze the diversity of this family during the Pleistocene in extra-Andean areas of Argentina, intending to refer only tangentially to the Buenos Aires sector of the Pampean region as its records had been recently studied. However, the development of the investigation required performing a more detailed revision of the materials from Buenos Aires, being this necessary to deal with the objectives in a comprehensive way.

Materials deposited in diverse national institutions located within the study area were revised, and a detailed anatomical analysis was made from them. This analysis entailed a comparison using morphological and morphometric approaches, the latter summarized in measurement charts for each taxon.

The results allowed establishing that, from a paleobiogeographical perspective, the geographical distribution of the family Cervidae during the Pleistocene was markedly concentrated in eastern Argentina, occupying diverse geographical areas with different inferred climatic-environmental conditions.

From a systematic perspective, the diversity of deers occurring during the abovementioned time period comprised small, middle-sized and large forms, belonging to six valid genera: *Antifer* Ameghino 1889, *Epieuryceros* Ameghino 1889, *Hippocamelus* Leuckart 1816, *Mazama* Rafinesque 1817, *Morenelaphus* Carette 1922 and *Paraceros* Ameghino 1889. The finding of more



complete specimens allowed a better adjustment of the previous systematic scheme, some taxa were redefined and their diagnoses were expanded. The new combination *Antifer proximus* Castellanos 1945 was established for *Epieuryceros proximus* Castellanos 1945. The disappearance of the type specimen of *Epieuryceros truncus* led to the proposal of a name-bearing neotype on the basis of new complete materials assignable to this taxon.

It was determined that the other two species of the genus: *Antifer ultra* (Ameghino, 1888) and *Antifer ensenadensis* (Ameghino, 1888), had been erected on the basis of poorly supported anatomical traits. In this context, the morphological and morphometrical analyses allowed establishing new traits to consider for the specific diagnoses, demonstrating that these are indeed two different species. The biochron of both taxa was extended, since in Buenos Aires province, *Antifer ensenadensis* was biostratigraphically restricted to the early-middle Pleistocene (Ensenadan), whereas its record for the late Pleistocene (Lujanian) is now established. *Antifer ultra*, previously considered exclusive of the middle Pleistocene (Bonaerian), was found – outside Buenos Aires province – in sediments referable to the late Pleistocene (Lujanian). In addition, the finding of *Antifer ensenadensis* in the provinces of Corrientes and Neuquén, and *Antifer ultra* in Entre Ríos and Corrientes, expand the geographical distribution of the species. Materials from Formosa, assigned to *Antifer* cf. *ultra*, would also expand the geographical range of the genus to northern Argentina.

Regarding *Hippocamelus sulcatus* (Ameghino, 1888), it had been recorded in Argentina restricted to the middle-late Pleistocene (Bonaerian – Lujanian) of Buenos Aires province. Analysis of the only specimen assigned to the Lujanian determined its assignation as cf. *Hippocamelus*, due to the lack of diagnostic characters. The finding of a nearly complete specimen of *H. sulcatus* in the late Pleistocene of Corrientes province allowed expanding its geographical distribution to northeastern Argentina, and confirmed the expansion of its biochron to the late Pleistocene. The original description was expanded, given that in addition to the skull and antlers, much of the postcranium of this



specimen was preserved. This specimen provided new and more complete information about this taxon; in addition, it was possible to estimate its approximate ontogenetic age.

In Argentina, *Paraceros fragilis* (Ameghino, 1888), has not been recorded outside of Buenos Aires province; within the rest of South America, it occurs in southern Uruguay. If this restricted geographical distribution is not a characteristic of the species, it may be due to a defect of the paleontological record, which could actually hide a certain biogeographical pattern.

Remains referable to a non-determined species of *Mazama* were exhumed from sediments attributable to the late Pleistocene (*ca.* 35,000 years BP, Lujanian) in Corrientes province; this finding represents the first record of the genus in the Pleistocene, as well as the oldest record for Argentina.

Regarding the record of *Morenelaphus*, the two species *Morenelaphus brachyceros* (H. Gervais and Ameghino, 1880) and *Morenelaphus lujanensis* (Ameghino, 1888) had been erected with poor characters. In this work, new characters from the antlers were included in the original diagnoses, and in the case of *Morenelaphus lujanensis*, also features from the skull and upper dental series were added. These new materials allowed proposing a hypothesis about the branching pattern of its antlers until reaching their definitive conformation, considering the approximate age of the specimens, estimated from dental replacement and wear as well as from fusion of skull elements.

The present contribution is a comprehensive account of the record, systematics, biogeography and biostratigraphical importance of the extraandean Cervidae in Argentina during the Pleistocene, a knowledge which until the present was almost exclusively restricted to the Buenos Aires sector of the Pampean region.

AGRADECIMIENTOS.....	I - IV
RESUMEN.....	V- VII
ABSTRACT.....	VIII - X

CAPITULO 1

INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. LAS ASTAS COMO CARÁCTER DIAGNÓSTICO EN LAS DETERMINACIONES SISTEMÁTICAS DE LOS CIERVOS EXTINTOS.....	1
1.2. ORIGEN DE LA FAMILIA CERVIDAE.....	2
1.3. ANATOMÍA GENERAL.....	4
1.4. EL PLEISTOCENO.....	5
1.5. HIPÓTESIS DE TRABAJO.....	7
1.5.1. Objetivos generales.....	7
1.5.2. Objetivos particulares.....	7
1.6. ABREVIATURAS.....	8

CAPITULO 2

ANTECEDENTES.....	9
2.1. RESEÑA HISTÓRICA ACERCA DEL REGISTRO FÓSIL DE LA FAMILIA CERVIDAE EN SUDAMÉRICA.....	9
2.2. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA.....	21
2.3. CLASIFICACIONES PROPUESTAS A PARTIR DE LA MORFOLOGÍA DE LAS ASTAS.....	30

CAPITULO 3

MATERIALES Y METODOS.....	33
3.1. COLECCIONES ESTUDIADAS.....	33
3.1.1. Repositorios.....	33
3.2. METODOLOGÍA UTILIZADA.....	35



3.3. PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA DE LOS MATERIALES ESTUDIADOS.....	37
3.4. OTROS MATERIALES RELEVANTE.....	51
3.5. MATERIALES DE CIERVOS ACTUALES.....	52
3.6. TERMINOLOGÍA ANATÓMICA UTILIZADA.....	54
3.6.1. Astas.....	54
3.7. MEDIDAS UTILIZADAS EN EL ANÁLISIS DE LOS CIERVOS FÓSILES Y ACTUALES.....	60

CAPITULO 4

AREA DE ESTUDIO

4.1. CONTEXTO GEOGRÁFICO.....	74
4.2. LOCALIDADES FOSILIFERAS ESTUDIADAS.....	82
4.2.1. Provincia de Chaco.....	82
4.2.2. Provincia de Corrientes.....	83
4.2.3. Provincia de Formosa.....	85
4.2.4. Provincia de Entre Ríos.....	87
4.2.5. Provincia de Santa Fe.....	89
4.2.6. Provincia de Neuquén.....	90

CAPITULO 5

RESULTADOS.....

5.1. CLAVE PARA LA DETERMINACIÓN DE CIERVOS FÓSILES EN BASE A LA MORFOLOGÍA DE LAS ASTAS.....	92
5.2. ANALISIS SISTEMÁTICO Y ANATÓMICO.....	96
5.2.1. GÉNERO <i>Epieuryceros</i>	97
5.2.1.1. Caracterización de una nueva combinación taxonómica: <i>Antifer proximus</i> (Castellanos, 1945).....	102
5.2.1.2. Proposición de neotipo por extravío del tipo de <i>Epieuryceros truncus</i>	112



5.2.2. GÉNERO <i>Antifer</i>	119
5.2.2.1. Caracterización específica de <i>Antifer ultra</i> Ameghino y <i>Antifer ensenadensis</i> Ameghino.....	132
5.2.3. GÉNERO <i>Morenelaphus</i>	142
5.2.3.1. Posible secuencia de desarrollo ontogenético en las astas de <i>Morenelaphus lujanensis</i>	164
5.2.3.2. Caracterización específica entre <i>Morenelaphus brachyceros</i> y <i>Morenelaphus lujanensis</i>	166
5.2.4. GÉNERO <i>Hippocamelus</i>	181
5.2.4.1. Estimación de la edad del ejemplar CTES-PZ 7494.....	188
5.2.4.2. Comparación del ejemplar CTES-PZ 7494 con <i>Hippocamelus antisensis</i> E <i>Hippocamelus sulcatus</i>	194
5.2.4.3. Discusión de los resultados.....	200
5.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	202
5.3.1. Discusión de los resultados.....	205
5.2.5. GÉNERO <i>Mazama</i>	212
5.4. ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO, BIOESTRATIGRÁFICO Y PALEOAMBIENTAL.....	215
CAPITULO 6	
CONCLUSIONES.....	236
CAPITULO 7	
BIBLIOGRAFÍA.....	241
FIGURAS.....	264
TABLAS.....	273



“La razón fundamental del estudio de los fósiles es que constituyen un registro de la historia de la vida. La historia transcurre a través del curso del tiempo, y en ese curso deben situarse los fósiles para que nos sea dada su comprensión”

G.G. Simpson, 1985

1. INTRODUCCION

1.1. LAS ASTAS COMO CARÁCTER DIAGNÓSTICO EN LAS DETERMINACIONES SISTEMÁTICAS DE LOS CIERVOS EXTINTOS

La sistemática de los ciervos extintos ha presentado, y presenta, notables dificultades. El hecho de que esté basada en un carácter tan variable como lo es la morfología de las astas, llevó en el pasado a reconocer (en un contexto taxonómico fundamentalmente tipológico/morfológico) un gran número de géneros y especies, con lo que probablemente se sobreestimó la diversidad de las formas extintas. En este sentido, la variabilidad que presentan éstos apéndices óseos, no sólo en su ontogenia sino también dentro de una misma población, no ha sido tomada en cuenta en las determinaciones taxonómicas. Por esta razón, muchas de las especies definidas requieren de nuevas revisiones en las que deben considerarse el grado de desarrollo ontogenético, además de la variabilidad intrapoblacional e intraespecífica que presentan. La morfología de las astas en los individuos adultos de cada especie, tiene por sí misma particularidades que resultan de gran relevancia para identificar e individualizar a los taxones extintos. Es decir, que este rasgo conserva una estructura básica y propia en cada taxón, evidente incluso en aquellos casos donde las astas presentan alguna anomalía, como por ejemplo: puntas extras, ramas apenas esbozadas o hipertrofia de otras, engrosamiento del pedúnculo o de las ramas, etc. Sin embargo, si bien por sí mismas constituyen el elemento más importante en la sistemática de los Cervidae extintos, el hallazgo de restos del cráneo y postcráneo asociados a ellas, contribuye de manera significativa a



ampliar la diagnosis de cada uno de los géneros y especies aportando nuevo conocimiento acerca de su anatomía y adaptación.

1.2. ORIGEN DE LA FAMILIA CERVIDAE

Los Cervidae pertenecen al orden de los Artiodactyla, grupo que se registró a partir del Eoceno temprano en Europa, Asia y América del Norte (Savage y Rusell, 1983; Menégaz y Ortiz Jaureguizar, 1995; Hulbert, 2001).

Hacia el Eoceno tardío, los artiodáctilos manifestaron una radiación adaptativa hacia varios tipos diferentes, y a fines del Oligoceno conformaron el grupo de ungulados terrestre numéricamente dominante, continuando su diversidad desde entonces (Hulbert, 2001). Actualmente, el orden se divide en dos grandes subórdenes: Ruminantia y Suiformes (Morales y Soria, 1995; Mc Kenna y Bell, 1997; Hulbert, 2001), este último incluye a los Suidae, Tayassuidae e Hippopotamidae. Por su parte el suborden Ruminantia se divide en dos infraórdenes: Tylopoda y Pecora. El infraorden Tylopoda es un grupo de origen norteamericano, pero actualmente se encuentra extinto allí, en tanto los únicos representantes vivientes son los Camelidae, que en el pasado tuvieron una diversidad mayor. El infraorden Pecora se originó en el Viejo Mundo; sin embargo varias de las familias que lo constituyen se dispersaron por el continente americano durante el Cenozoico tardío, alcanzando radiaciones exitosas (Hulbert, 2001). Actualmente constituye el infraorden con mayor diversidad y extensión geográfica (Morales y Soria, 1995) representado por seis familias: Tragulidae, Moschidae, Antilocapridae, Giraffidae, Bovidae y Cervidae (Mc Kenna y Bell, 1997; Nowak, 1999; Hulbert, 2001).

La familia Cervidae por su parte, tuvo su origen en Europa durante el Mioceno, y a fines de este período ya se registraba en América del Norte donde habría ingresado a través del Estrecho de Behring.

Ya en Sudamérica, una vez establecido definitivamente el Istmo de Panamá hacia finales del Plioceno, se produjo el ingreso de los Cervidae además de otras tantas familias de mamíferos, que constituyeron el tercer



estrato de inmigrantes (Marshall *et al.*, 1984). Esta migración desde el continente Norteamericano tuvo lugar durante “El Gran Intercambio Biótico Americano” (GIBA), registrado como un evento gradual en América del Sur (Stehli y Webb, 1985, Cione y Tonni, 1995a y b; 1999; 2001; 2005).

En este sentido los registros más antiguos de cérvidos en Sudamérica, corresponden a los de los géneros *Antifer* Ameghino 1889 y *Epieuryceros* Ameghino 1889 de la Argentina, exhumados de sedimentos asignados al Pleistoceno temprano (Ensenadense) (1,95 - 0,78 Ma AP) procedentes de la provincia de Buenos Aires (Ameghino, 1889; Menegáz y Ortiz-Jaureguizar, 1995; Menegáz, 2000). En el resto de América del Sur, existen registros de la familia Cervidae en el Pleistoceno de Bolivia (Ameghino, 1902; Hoffstetter, 1963), Ecuador (Wolf, 1875; Hoffstetter, 1952; Tomiati, 2002), Paraguay (Carlini y Tonni, 2000), Sur de Uruguay (Kraglievich, 1932; Ubilla, 1996; Ubilla y Perea, 1999), Brasil (Paula Couto, 1979; Bombín, 1976; Oliveira, 1992; Souza y Magalhães, 1981), Perú (Churcher, 1962; Hoffstetter, 1986) y Chile (Casamiquela, 1968; 1976 y 1984; Labarca y Alcaraz, en prensa). En Argentina los estudios más completos acerca de ciervos pleistocenos, se restringen principalmente al sector Bonaerense de la región Pampeana (Menegaz, 2000). En este contexto, el conocimiento que se tiene acerca del grupo en el resto del país, es más pobre y esencialmente se reduce a las contribuciones de Zurita y Lutz (2002); Alcaraz y Carlini (2003); Alcaraz y Zurita (2004); Alcaraz, *et al.* (2005); Zurita, *et al.* (2007); Ferrero, *et al.* (2007; 2009) y Zurita, *et al.* (2009). El estudio de materiales de cérvidos procedentes de sedimentos de antigüedad pleistocena, de regiones distintas a la región Pampeana, permitió en este sentido, obtener información más detallada acerca de la diversidad, distribución y eventual adaptación de la familia en nuestro país. Por otro lado, el análisis anatómico detallado de estos nuevos y más completos especímenes, derivó en un ajuste de la nomenclatura utilizada hasta el momento.



1.3. ANATOMÍA GENERAL

El orden Artiodactyla se define por su paraxonia, es decir que el eje de simetría de los miembros pasa entre los dedos III y IV, que son los que soportan el peso del animal, ya que el dedo I está siempre ausente y los dedos II y V se encuentran reducidos (Vaughan, 1986). Los metápodos III y IV se fusionan formando el hueso cannon o cañón, sobre el que articulan con el radio los cinco huesecillos del carpo, que en los ciervos se denominan: escafoides, semilunar, piramidal, pisciforme o accesorio del carpo, hueso ganchoso y capitatum; y con la tibia los cuatro del tarso: calcáneo, astrágalo, cuboide-navicular y gran cuneiforme. La ulna se encuentra reducida a una larga espina en su porción distal, y la fíbula es un hueso rudimentario ubicado distalmente a la tibia, denominado hueso maleolar. Entre los elementos tarsales es característica la presencia de un astrágalo con superficies articulares en forma de una doble tróclea o polea. Las extremidades en este grupo son muy largas y delgadas, y el fémur no presenta el tercer trocánter. La familia Cervidae, carece de incisivos superiores y a veces también de caninos, los cuales están completamente ausentes en las hembras, y en los machos pueden llegar a desarrollarse en forma de una defensa curvada. Los caninos inferiores por su parte, son en ambos sexos incisiformes. Los molares son selenodontes con crecimiento protohipsodonte, éstos se caracterizan por sus cúspides en forma de media luna y por la presencia de una columnilla accesorio en la cara lingual, tanto de los superiores como los inferiores. En el cráneo, es notable el desarrollo de los huesos lagrimal, nasal, y vómer entre otros. El hueso lagrimal presenta gran desarrollo de la fosa lagrimal. A su vez la fosa sublagrimal también tiene gran extensión, y está limitada por los huesos lagrimal, nasal y maxilar que comunican con la cavidad nasal. Los ciervos son un grupo muy particular, ya que su anatomía incluye la presencia de astas. Las astas, son apéndices óseos caducos y renovables anualmente, a los que se les agrega cada año una nueva rama hasta alcanzar así en la forma adulta, la cantidad de candiles característicos del género y/o la especie. Este rasgo tan particular, es utilizado



como diagnóstico en las asignaciones sistemáticas de los ciervos fósiles, ya que en la mayoría de los casos son los únicos restos que se conservan. Actualmente es común encontrar en el hábitat natural de los ciervos, los volteos de las astas que se producen hacia fines del invierno, constituyendo de esta manera el elemento óseo más común y no es casualidad que esto se traduzca también en el registro fósil.

Este trabajo de tesis doctoral, tomó como punto de partida el esquema propuesto por Menégaz (2000), dado que se trata de la última síntesis acerca de la sistemática de esta familia, aunque restringida al sector bonaerense de la región Pampeana. De esta manera, se amplía el registro de los Cervidae al resto de la Argentina.

1.4. EL PLEISTOCENO

En Argentina, el conocimiento que se tiene acerca de los vertebrados cuaternarios, en especial de mamíferos, proviene principalmente de la fauna exhumada de la región Pampeana. La escala temporal utilizada en América del Sur fundamentada en unidades bioestratigráficas que constituyen la base de las cronoestratigráficas/geocronológicas, está basada en esta región. Las unidades bioestratigráficas de la provincia de Buenos Aires y de la región Pampeana han sido reconocidas en otras partes del país como en Entre Ríos (Noriega *et al.*, 2004); Corrientes (Scillato-Yané *et al.*, 1998); Chaco y norte de Santa Fe (Zurita *et al.*, 2004) y Formosa (Zurita *et al.*, 2009).

En un principio, los sedimentos que cubren actualmente la llanura pampeana fueron denominados por Bravard (1857) como “formación pampeana”. Ameghino (1881) aplicó esta nominación, a los sedimentos de provincia de Buenos Aires que contenían gran cantidad de restos de mamíferos fósiles, los que alcanzan su máximo desarrollo y profundidad entre las sierras de Tandil y el Río de La Plata. En esa misma contribución, Ameghino dividió la “formación pampeana” en “pampeano inferior” “pampeano superior” y “pampeano lacustre”, de lo más antiguo a lo más moderno. Posteriormente,



denominó a estos “pisos u horizontes” como “ensenadense”, “bonaerense” y “lujanense” respectivamente y, además, reconoció un nuevo “piso”, “pampeano medio o belgranense” que corresponde a una ingesión marina (Ameghino, 1889). Cione y Tonni (2005 a y b) presentaron una síntesis de la bioestratigrafía que sustenta la escala cronológica en la provincia de Buenos Aires y que es utilizada en el resto de Sudamérica. En su trabajo plantearon la utilización de biozonas con base bioestratigráfica en reemplazo de las “edades mamíferos”, las que no son unidades formales. Para estos autores las “edades mamíferos” serían edades menos precisas que las edades formales, establecidas a partir de pisos pobremente definidos. De esta manera, la escala de biozonas otorga un soporte al esquema de unidades cronoestratigráficas, que dentro del período Cuaternario, se denominan: Ensenadense (biozona de *Mesotherium cristatum*), Bonaerense (biozona de *Megatherium americanum*), Lujanense (biozona de *Equus (Ameriphus) neogaeus*) y Platense (biozona de *Lagostomus maximus*) (Cione y Tonni, 1999; Verzi *et al.*, 2004; Cione y Tonni, 2005 a).

Según la Internacional Stratigraphic Chart (2007) el Cuaternario estaría dividido en Pleistoceno inferior o temprano (*ca.* 2,588-0,781 Ma. AP); Pleistoceno medio (*ca.* 0,781-0,126 Ma. AP); Pleistoceno superior o tardío (*ca.* 0,126 - 0,0118 Ma. AP) y Holoceno (*ca.* 0,0118 - 1800 AP). En la escala cronoestratigráfica elaborada por Cione y Tonni, las distintas unidades se correlacionarían con la escala internacional de la siguiente manera: Ensenadense (Pleistoceno temprano a medio); Bonaerense (Pleistoceno medio); Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano) y Platense (Holoceno anterior al siglo XVI). Soibelzon *et al.* (2008), establecen la base del Ensenadense en *ca.* 1,95 Ma. Según Verzi *et al.* (2004), el Bonaerense tiene su base en *ca.* 0,4 Ma.

Por último es importante aclarar, que el análisis de los restos de la familia Cervidae excedió el área de estudio planteada originalmente como objetivo principal de esta tesis, involucrando además, los materiales del sector bonaerense de la región Pampeana.



1.5. HIPÓTESIS DE TRABAJO

A) Sistemáticas

*Los géneros extintos de Cérvidos sudamericanos están representados por *Epieuryceros*, *Antifer*, *Paraceros* y *Morenelaphus*.

B) Bioestratigráfica

*Los géneros y especies de esta familia tienen valor bioestratigráfico, ya que presentan biocrones relativamente acotados y alta frecuencia en el registro paleontológico.

C) Paleobiogeográfica

*El desarrollo de una sistemática precisa y bien fundamentada de los Cervidae, contribuye a la delimitación de áreas paleozoogeográficas y de sus interrelaciones.

D) Paleoambiental y Paleoclimática

*Las especies de Cervidae están relacionadas a ambientes abiertos de tipo arbustivo, adaptadas a climas templados y semiáridos como los imperantes en la región Pampeana, hasta más cálidos y húmedos como los de la región Mesopotámica.

1.5.1. Objetivo principal

Llevar a cabo un análisis de la diversidad de la familia Cervidae en el Pleistoceno del territorio extraandino de la Argentina, excluyendo el sector bonaerense de la región Pampeana, que ha sido estudiado recientemente.

1.5.2. Objetivos particulares

1) Aclarar el panorama sistemático: géneros y especies presentes, sinonimia y reconocimiento eventual de nuevos taxones. Para ello es necesario realizar un



estudio anatómico detallado de los restos tradicionalmente considerados e incluir en el análisis el material craneal y postcraneal.

2) Evaluar el significado bioestratigráfico de las especies de la familia Cervidae, de acuerdo a los esquemas estratigráficos propuestos.

3) Determinar los rasgos biogeográficos durante el Pleistoceno y su relación con la biogeografía actual.

1.6. ABREVIATURAS

Ma: millones de años

Ka: miles de años

Ca: *circa*, alrededor de...

GIBA: Gran Intercambio Biótico Americano

AD: asta derecha

AI: asta izquierda

Ci: Cervidae indeterminado

Au: *Antifer ultra*

Ae: *Antifer ensenadensis*

Asp: *Antifer sp.*

Et: *Epieuryceros truncus*

Ep: *Epieuryceros proximus*

Hs: *Hippocamelus sulcatus*

aff.H: *aff. Hippocamelus*

Masp: *Mazama sp.*

Mb: *Morenelaphus brachyceros*

MI: *Morenelaphus lujanensis*

Msp: *Morenelaphus sp.*

Pf: *Paraceros fragilis*



2. ANTECEDENTES

2.1. RESEÑA HISTÓRICA ACERCA DEL REGISTRO FÓSIL DE LA FAMILIA CERVIDAE EN SUDAMÉRICA

Si bien los restos fósiles de la familia Cervidae son numerosos en Sudamérica, lo incompleto del registro, la caracterización de los especímenes basada en un rasgo tan variable como lo es la morfología de las astas, y las determinaciones a partir de piezas muy fragmentadas y aisladas, dieron lugar a una alta y poco fundamentada diversidad específica y genérica.

En América del Sur, las primeras menciones acerca de cérvidos fueron las publicadas por Lund (1842) en cuya obra dio a conocer tres especies procedentes de Lagoa Santa. Éstas, que el autor consideró similares a las actuales, fueron incluidas dentro del género *Cervus* Linneo 1758 y nominadas como *C. aff. Simplicicornis*, *C. aff. Paludosus* y *C. aff. Campestris*. Actualmente se considera que las tres especies citadas corresponden a los ciervos vivientes *Ozotoceros* Ameghino, 1891; *Blastocerus* Gray, 1872 y *Mazama* Rafinesque, 1817 respectivamente (Bianchini y Delupi, 1979).

Posteriormente Bravard (1857), mencionó los primeros hallazgos para Argentina. A partir de estudios realizados en la región Pampeana señaló la existencia de cuatro especies fósiles de *Cervus*, las cuales no fueron caracterizadas ni descriptas en ese momento. Este autor denominó a la especie de mayor tamaño como *C. magnus*, y a la más pequeña como *C. pampaeus*, además de *C. entrerianus* y *C. diluvianus*.

Años después, Burmeister (1864-1869) proporcionó una lista de ciervos fósiles procedentes del "terreno diluviano". En ella, refiere los materiales de *Cervus magnus* a *C. paludosus* y los de *C. pampaeus* a *C. campestris*, señalando que



ambas especies, son muy parecidas a las encontradas por Lund en Lagoa Santa, Minas Geraes.

Wolf (1875) estudió restos fósiles provenientes de Punin, región de Río Bamba, Ecuador. Entre los especímenes hallados, pertenecientes todos al género *Cervus*, encontró un ciervo de gran tamaño al que denominó *C. chimborassi* y un espécimen idéntico a *C. chilensis*. El autor no proporcionó descripción de ninguna de las dos especies en su trabajo. Posteriormente Branco (1883) al reestudiar los restos de Punin, reconoció la especie *C. aff. chilensis*.

H. Gervais y Ameghino (1880), en la obra “*Los mamíferos fósiles de América del Sur*” proporcionaron una lista de nueve taxones agrupados dentro del género *Cervus*. Adoptaron entre ellas, tres especies propuestas por Lund para Lagoa Santa (*C. aff. simplicicornis*, *C. campestris* y *C. paludosus*) y tres de las mencionadas por Bravard (*C. pampaeus*, *C. entrerrianus* y *C. diluvianus*). Además dieron a conocer tres nuevos taxones *C. dubius*, *C. tuberculatus* y *C. brachyceros*, éste último caracterizado a partir de una garceta bífida. Al mismo tiempo, consideraron a la especie *C. magnus* como sinónimo de *C. paludosus* desapareciendo así de la nomenclatura.

Ameghino (1881) en su obra “*La antigüedad del Hombre en el Plata*” enumeró una serie de ciervos fósiles y otros extintos, correspondientes a especies ya conocidas y mencionadas por Lund y Bravard, así como otras totalmente nuevas entre las que se encuentra *C. mesolithicus*. Ésta especie fue fundada sobre la base de una mandíbula, a la que se refirió como extinguida muy recientemente.

Lydekker (1885-1887) al estudiar restos de mamíferos fósiles provenientes de las cavernas de Minas Gerães encontró restos de *Cariacus rufus* y de otros Coassinos semejantes a *Cervus simplicicornis*, *Cervus memorivagus* y



Pudu. Además, en este trabajo citó un calvarium perteneciente a la colección Bravard que correspondería al tipo de *Cervus magnus*, muy semejante como lo propuso éste último autor, al *Cervus paludosus* actual *Blastoceros dichotomus*.

En 1888, Ameghino en “*Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina*” presentó seis especímenes no mencionados hasta el momento, los cuales también fueron incluidos dentro del género *Cervus*. También incluyó en ésta publicación tres especies ya citadas por él en trabajos anteriores *C. brachyceros*, *C. palaeoplatensis* y *C. sulcatus*. Las especies nuevas citadas corresponden a *C. fragilis*, *C. ensenadensis*, *C. azpeitianus*, *C. lujanensis*, *C. seleniticus* y *C. ultra*.

Ese mismo año en su trabajo “*Lista de las especies de mamíferos fósiles de Monte Hermoso*” fundó la especie *C. avius*, basándose en un fragmento muy pequeño y rodado de asta, que puede pertenecer a cualquier género y especie.

Moreno (1888) en su “*Informe preliminar de los progresos del Museo de La Plata*” presentó cuatro nuevas especies pertenecientes al género *Cervus*: *C. patachonicus*, *C. minor*, *C. intermedius* y *C. tapalquenensis*, esta última basada en un asta muy grande y completa, expuesta en el Museo de La Plata. Ninguna de ellas fue descrita ni caracterizada en su oportunidad por Moreno, por lo que constituyeron un *nomen nudum* por mucho tiempo.

En 1889 Ameghino, reubicó las especies fósiles a partir de la conformación de las astas en siete géneros, tres de ellos nuevos. De esta manera, los dividió en dos grandes grupos según el tipo de ramificación de estos apéndices óseos: **Grupo I** Cuernos cortos, sin ramificaciones o en corto número: *Coassus* Gray, *Epieuryceros* Ameghino y *Furcifer* Gray; **Grupo II** Cuernos largos y con numerosas ramificaciones: *Cervus* Linneo; *Paraceros* Ameghino; *Blastocerus* Gray y *Antifer* Ameghino, distribuidos en varias especies de la siguiente manera:



Género *Coassus*, Gray

Coassus rufus Illiger, 1811

Coassus nemorivagus F. Cuvier, 1817

Coassus rufinus Pucheran

Coassus mesolithicus Ameghino, 1880

Género *Cervus* Linneo, 1758

Cervus brachyceros H. Gervais y Ameghino, 1880

Cervus lujanensis Ameghino, 1888

Cervus palaeoplatensis Ameghino, 1888

Cervus latus Ameghino, 1889

Cervus tuberculatus H. Gervais y Ameghino, 1880

Género *Parceros* Ameghino, 1889

Parceros ensenadensis Ameghino, 1888

Parceros fragilis Ameghino, 1888

Parceros vulneratus Ameghino, 1889

Parceros avius Ameghino, 1888

Género *Blastocerus* Gray, 1872

Blastocerus campestris Waterhouse, 1817

Blastocerus paludosus Desmarest, 1822

Blastocerus azpeitianus Ameghino, 1888

Género *Antifer* Ameghino, 1889

Antifer ultra Ameghino, 1888

Género *Furcifer* Gray, 1850

Furcifer bisulcus (Molina, 1882)

Furcifer sulcatus Ameghino, 1888

Furcifer seleniticus Ameghino, 1888

Género *Epieuryceros* Ameghino, 1889

Epieuryceros truncus Ameghino, 1889



Lydekker (1893) en otra de sus contribuciones, realizó una revisión de los materiales depositados en el Museo de La Plata y propuso incluir todos los géneros de Ameghino dentro de *Cariacus* Lesson 1842. De esta manera, consideró como válidas las especies: *C. campestris*; *C. paludosus* dentro de la que incluyó a *Paraceros ensenadensis*; *C. brachyceros* que consideró sinónimo de *C. lujanensis* y *C. palaeoplatensis*; *C. fragilis*; *C. azpeitianus*; *C. seleniticus* que incluye a *Furcifer sulcatus*; y *C. ultra*. Respecto a este último taxón consideró, que la porción de asta a partir de la que Ameghino fundó la especie *Epieuryceros truncus*, sería el fragmento basal no conocido hasta ese momento de *C. ultra*. En consecuencia, otorgó a *E. truncus* carácter de sinónimo de *Cariacus ultra*. Por otro lado, al estudiar el asta descubierta por Moreno (1888) denominada *Cervus tapalquenensis* (*nomen nudum*), consideró que ésta pertenecía en realidad a *Cariacus brachyceros* asignándola a esa especie.

En su trabajo de 1894 “*Sur les ongulés fossiles de l' Argentine*”, Ameghino refutó la idea propuesta por Lydekker, acerca de que el fragmento de asta de *E. truncus* sería en realidad la base del asta de *Antifer ultra*. A partir de una minuciosa comparación de ambas especies, volvió a ratificar su opinión de que ambas corresponden a taxones completamente diferentes.

Ameghino (1898) dio a conocer una nueva clasificación. En ella incluyó los géneros: *Ozotoceros* Ameghino, 1891 representado por las especies *O. campestris* y *O. azpeitianus*; *Paraceros* con *P. fragilis*, *P. ensenadensis*, *P. avius* y *P. vulneratus*; *Furcifer* representado por *F. sulcatus* y *F. seleniticus*; *Antifer* por *A. ultra*; *Epieuryceros* por *E. truncus*, de la que proporcionó además una breve diagnosis, y *Cervus* constituido por *C. brachyceros* y *C. lujanensis*, incluyendo dentro de la primera de ellas a *Cervus tapalquenensis*.

Roth (1904) dio a conocer una nueva especie de ciervo en Curtiembre provincia de Entre Ríos, exhumado del Paranense de la Formación Entrerriana.



El espécimen fue caracterizado a partir de un molar, al cual nominó *Cervus* (*Coassus*) *entrerrianus*. Para Castellanos (1924), este molar proviene de la Formación Pampeana, destacando el error en el que incurrió el Dr. Roth.

Ameghino, (1906) en una nueva lista, redujo los géneros de ciervos fósiles a: *Antifer*; *Epieuryceros*; *Paraceros*; *Hippocamelus*; *Mazama* y *Odocoileus*, considerando a *Blastocerus*, *Cervus* y *Ozotoceros* como sinónimos de *Odocoileus*.

Carette (1922), realizó una revisión acerca de los ciervos fósiles y actuales de Sudamérica. En su trabajo, estableció una nueva ubicación para las especies fósiles dentro de los géneros ya conocidos, fundó dos nuevos géneros *Morenelaphus* y *Pampaeocervus*, al mismo tiempo que quitó de la nomenclatura zoológica el género *Paraceros*. En este sentido Carette consideró su eliminación al establecer como genotipo de *Paraceros* la especie *ensenadensis*, no definida en su oportunidad por Ameghino, que luego incorporó dentro del género *Blastocerus*. Por otro lado, en *Morenelaphus* incluyó la especie *fragilis* de Ameghino, y fundó además tres nuevos taxones: *M. pseudoplatensis*, *M. rothi* y *M. lydekkeri*. Esta última es la especie tipo, y fue establecida a partir del asta publicada por Moreno (1888) como *Cervus tapalquensis* (*nomen nudum*), y posteriormente asignada por Lydekker (1893) a *Cariacus brachyceros* y por Ameghino (1898) a *Cervus brachyceros*. Dentro del género *Pampaeocervus* fundó una nueva especie, *P. platensis*, e incorporó a *C. lujanensis* Ameghino dentro de este mismo género. Al mismo tiempo, mantuvo los géneros *Blastocerus* y *Antifer*, incluyendo dentro del primero a *B. azpeitianus* y *B. ensenadensis*, mientras que para *Antifer* sostuvo lo propuesto por Ameghino, representado por *A. ultra*. Respecto a *Epieurycerus truncus*, lo refirió a sinónimo de *Antifer* apoyando la opinión de Lydekker (1893). Por otro lado, asignó al género *Hippocamelus*, las especies *Furcifer sulcatus* y *Furcifer seleniticus* de Ameghino (1889), manifestando que *seleniticus* es sinónimo de *sulcatus* y en consecuencia la especie debe nominarse *Hippocamelus sulcatus*. En su trabajo también se refirió al género



Mazama Rafinesque 1817, dentro del que incluyó el molar descrito por Roth (1904) como *Cervus (Coassus) entrerrianus*.

Castellanos (1924) retomó la nomenclatura propuesta por Ameghino y reconoció como válidos a *Epieuryceros*, *Antifer* y *Paraceros* entre los géneros extintos. De esta manera eliminó a *Morenelaphus* de la nomenclatura, disintiendo así de lo establecido por Carette (1922). Respecto a *Paraceros* sostuvo que su genotipo es *fragilis*, resolviendo así el problema de eliminación del género por designación subsiguiente del tipo, realizada por Carette. Dentro de *Paraceros* reconoció a: *P. brachyceros*, *P. rothi*, *P. lujanensis* y *P. pseudoplatensis*. En este sentido, consideró sinónimo de *P. lujanensis*, el *Cervus palaeoplatensis* de Ameghino (1889); y como sinónimo de *P. brachyceros* a *Morenelaphus lydekkeri* de Carette (1922). Mantuvo a *Epieuryceros* y *Antifer* como géneros monotípicos, representados por las especies *E. truncus* y *A. ultra*. Además incorporó dentro de los géneros actuales algunas formas extintas, es así como incluyó en *Mazama* las especies *M. mesolithica* y *M. entrerriana* Roth 1904. Reconoció erróneamente el género *Xenelaphus* Gray 1869 como sinónimo de *Hippocamelus*, que estaría representado por *X. sulcatus*, *X. seleniticus* y *X. latus*. Finalmente, dentro de *Odocoileus* Rafinesque 1832 ubicó gran número de especies: *O. ensenadensis*, *O. azpeitianus*, *O. vulneratus*, *O. avius*, *O. tuberculatus* y *O. percultus*.

En 1929, Cabrera redujo de manera importante la nomenclatura utilizada hasta el momento, tomando como válidos los géneros ya conocidos *Blastocerus* y *Morenelaphus*. En este sentido, consideró a *Paraceros* como sinónimo de *Blastocerus* y sostuvo al igual que Carette, que su genotipo era *ensenadensis*. Al mismo tiempo fundó el género *Habromeryx* e incluyó dentro de él la especie *fragilis* de Ameghino, a la vez que reconoció una nueva especie, *H. venustus*. De igual modo mantuvo la validez de *Morenelaphus*, que fue eliminado por Castellanos (1924), asignándole las especies *borachyceros* y *azpeitianus*, esta última sinónimo de *pseudoplatensis* y *rothi* de Carette.



Kraglievich en 1932 al estudiar materiales de ciervo procedentes de Uruguay, retomó en parte la nomenclatura utilizada por Ameghino. De esta manera, a partir de ejemplares nuevos y más completos demostró que *Epieuryceros* era un género válido y completamente independiente de *Antifer*. Respecto al ejemplar tipo de *Paraceros ensenadensis*, consideró que ese material correspondía al género *Antifer* por su parecido morfológico con él, estableciendo así la especie *Antifer ensenadensis*. En relación a *Hippocamelus*, coincidió con lo propuesto por Carette que debían incluirse dentro de este género las dos formas vinculadas a *Furcifer*: *F. sulcatus* y *F. seleniticus*, quedando establecida la especie *Hippocamelus sulcatus*. Luego de un extenso y minucioso análisis de los restos estudiados por Ameghino y basándose en el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, revalidó el género *Paraceros* que fue eliminado por Carette (1922) y Cabrera (1929). De esta manera y coincidiendo con lo expuesto por Castellanos (1924), consideró que el genotipo de *Paraceros* debía ser sin ninguna duda *fragilis*, y no *ensenadensis* como lo habían establecido los mencionados autores. En este contexto, pasó a sinónimo de *Paraceros* el género *Habromeryx* de Cabrera (1929), dentro del que fundó la nueva especie *P. venustus*. A *Morenelaphus* lo consideró un género válido, pero le atribuyó el subgénero *Pampaeocervus* que Carette (1922) había fundado con carácter de género. De esta manera *Morenelaphus* quedó establecido bajo dos formas: *M. Morenelaphus* con su tipo en *M. brachyceros* de H. Gervais y Ameghino, y *M. Pampaeocervus* con su tipo en *P. lujanensis* de Ameghino. También, fundó una nueva especie a la cual nominó *Morenelaphus Pampaeocervus mayi*.

Simpson (1945) adoptó para las formas extintas los géneros *Epieuryceros*, *Antifer* y *Morenelaphus*. Este último lo consideró sinónimo de *Paraceros*, *Pampaeocervus* y *Habromeryx*, por lo que desaparecieron así de la nomenclatura. Respecto a las formas actuales, las consideró representadas por los géneros *Hippocamelus*, *Mazama*, *Ozotoceros*, *Blastocerus*, *Odocoileus* y *Pudu*.



Castellanos (1945) fundó una nueva especie de ciervo extinto proveniente de sedimentos de edad Bonaerense de la provincia de Santa Fe, a la que nominó *Epieuryceros proximus*. A partir de estos nuevos restos, apoyó lo propuesto por Kraglievich (1932) quien estableció las diferencias congruentes entre los géneros *Antifer* y *Epieuryceros*. En su trabajo, además, mencionó para la provincia de Santa Fe las especies *Antifer ultra* y *Antifer ensenadensis* establecidas por Kraglievich. Por otro lado, dio a conocer el primer registro de *Paraceros fragilis* fuera del sector Bonaerense de la región Pampeana. Se sabe actualmente que esta última especie, corresponde en realidad a un individuo juvenil de *Morenelaphus brachyceros*, por lo que no hay registros de *P. fragilis* fuera de la provincia de Buenos Aires (Menegaz, 2000).

Hoffstetter (1952) en su trabajo "*Les mammifères pleistocènes de la République de l'Équateur*" describió la forma extinta *Agalmaceros* para el Pleistoceno de Ecuador. Frick (1937), había asignado anteriormente este material a *Blastocerus*.

Castellanos (1957) dio a conocer una nueva especie de ciervo para la provincia de Santa Fe, basada en una porción de asta muy fragmentada con forma aplastada, a la que nominó *Ronhia minuta*. Con posterioridad al trabajo de Castellanos, no se ha hecho mención de este material en la bibliografía referida a cérvidos extintos. Un análisis detallado del ejemplar en este trabajo, permitió asignarlo a *Morenelaphus sp.*, no pudiendo ser determinado a nivel específico ya que el material corresponde a una porción de la corona del asta de *Morenelaphus*, rasgo que no resulta diagnóstico (*com. pers.*).

En la "*Paleontografía Bonaerense*", Pascual *et al.*, (1966), consideraron como válidos los géneros *Hippocamelus*, *Ozotoceros*, *Blastocerus*, *Morenelaphus*, *Antifer* y *Habromeryx*, incluyendo dentro de este último a *Paraceros*.



En 1966, Churcher resolvió incorporar dentro de *Blastocerus* todas las formas fósiles de gran tamaño. De esta manera, pasaron a sinónimo de *B. dichotomus* las especies *Antifer ultra*, *Epieuryceros truncus* y *Epieuryceros proximus*, considerando que éstas serían simples variaciones del actual ciervo de los pantanos. Posteriores autores como por ejemplo Casamiquela (1968) apoyaron la propuesta reduccionista de Churcher.

Bombín (1976), mencionó los registros de cérvidos Pleistocenos para el estado de Río Grande do Sul. En su trabajo dio a conocer restos de *Morenelaphus* sp. y *Blastocerus dichotomus* para la localidad de Touro Passo. Posteriormente Souza-Cunha y Magalães (1981) describieron para el municipio de Santa Victoria do Palmar en Río Grande do Sul, la presencia de *Antifer ultra* y *Antifer ensenadensis*. Oliveira (1992) consideró que esos materiales eran poco diagnósticos para realizar tales asignaciones, y por otro lado refirió restos provenientes del municipio de Uruguaiana a *Morenelaphus* sp. y *Blastocerus dichotomus*. El primero de ellos había sido exhumado de la localidad de Arroyo Chuí y el segundo de Río Quaraí.

Scherer *et al.* (2007), al reestudiar la fauna del estado de Río Grande do Sul depositada en la colección de Paleovertebrados del FZBRS, descartaron lo propuesto anteriormente por Souza-Cunha y Magalães *op cit.*, respecto a la presencia de *Blastocerus dichotomus* en el Pleistoceno de Brasil. En su trabajo, coincidieron con lo propuesto por Menegaz (2000), quien estableció que hasta el momento no hay registros del actual ciervo de los pantanos más allá del Holoceno.

Casamiquela *et al.*, (1967) hallaron un sitio arqueológico con mamíferos extintos asociados, al que denominaron Taguatagua I. La capa portadora de los fósiles, de donde provienen un asta completa de gran tamaño asignada a *Antifer* sp., fue datada en *ca.* 11.300 AP sin calibrar (Montané, 1968; Casamiquela, 1976 y 1968). Posteriormente, Tavera (1978) dio a conocer el hallazgo de una porción



de asta, correspondiente a un pedúnculo muy erosionado atribuido a *Antifer sp.*. El espécimen procedente de la localidad de Pudahuel (Región Metropolitana) se encontraba dentro de una capa de toba blanca, originada durante la explosión de la caldera de la laguna del Diamante-volcán Maipo, fenómeno que ocurrió hace 150.000 años (Pleistoceno medio) Lara *et al.* (2008).

Núñez *et al.* (1983) por su parte, dieron a conocer restos de ciervos provenientes de un sitio arqueológico de la quebrada de Quereo en Chile central, referidos a finales del Pleistoceno. De los niveles culturales denominados Quereo I y II exhumaron dos astas completas correspondientes a ciervos de gran tamaño. En posteriores investigaciones Casamiquela (1984), caracterizó sobre la base de las astas fósiles provenientes de laguna Taguatagua y la quebrada de Quereo, la especie *Antifer niemeyeri* alegando pequeñas variaciones en la morfología y tamaño de las astas. Labarca y Alcaraz (en prensa) respecto a la especie *A. niemeyeri*, consideran que es sinónimo de *Antifer ultra*.

Ubilla (1996), dio a conocer restos de ciervos provenientes de la Formación Sopas de Uruguay referida al Pleistoceno. En su trabajo citó la presencia de *Antifer ultra*; *Antifer sp.*; *Ozotoceros aff. bezoarticus*; *Morenelaphus brachyceros*; *Morenelaphus lujanensis* y *Paraceros fragilis*.

Carlini y Tonni (2000) refirieron al Pleistoceno de Paraguay los géneros *Mazama*, *Morenelaphus*, *Blastocerus* y *Ozotoceros*.

Menegaz (2000), quien fuera la última en revisar los cérvidos fósiles en Argentina, propuso en su trabajo de tesis doctoral la existencia de siete géneros para el Cuaternario de la región Pampeana. Las citas corresponden a: *Ozotoceros*, *Blastocerus* e *Hippocamelus* entre los géneros actuales, además de las formas extintas representadas por *Antifer*, *Epieuryceros*, *Paraceros* y *Morenelaphus*. Algunas de estas formas son monotípicas y otras tienen más de



un representante, es así como se reconocen en total diez especies para esa región de la Argentina, algunas de las cuales fueron caracterizadas sobre la base de piezas muy fragmentadas, o a partir de diagnónisis poco fundamentadas. En tal caso, hasta el momento se consideran para el Cuaternario de la región Pampeana las siguientes especies: *Ozotoceros bezoarticus* (Lineo, 1758); *Blastocerus dichotomus* (Illiger, 1811), *Hippocamelus sulcatus* (Ameghino, 1888); *Antifer ultra* (Ameghino, 1888); *Antifer ensenadensis* (Ameghino, 1888); *Epieuryceros truncus* Ameghino, 1889; *Epieuryceros proximus* Castellanos, 1945; *Paraceros fragilis* (Ameghino, 1888); *Morenelaphus lujanensis* (Ameghino, 1888) y *Morenelaphus brachyceros* (Gervais y Ameghino, 1880).

En el apartado siguiente se da un marco de referencia de cada uno de estos taxones, en el que se proporciona la diagnónisis original, la procedencia geográfica en Argentina y su distribución estratigráfica. De igual modo, en el caso de las formas extintas, se incluye además la diagnónisis ampliada si la tienen. Este conocimiento previo, restringido a una región particular de Argentina, al cual se le sumó la revisión y el análisis de nuevos materiales, procedentes de otras regiones que involucran las áreas extraandinas de Argentina, permitieron realizar algunas inferencias taxonómicas que se encuentran expuestas en el Capítulo 5.



2.2. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Orden **Artiodactyla** Owen, 1848

Suborden **Ruminantia** Scopoli, 1777

Infraorden **Pecora** Linneo, 1758

Superfamilia **Cervoidea** Simpson, 1931

Familia **Cervidae** Gray, 1821

Subfamilia **Odocoileinae** Pocock, 1923

Tribu **Odocoileini** Simpson, 1945

Género **Antifer** Ameghino, 1889

Diagnosis original: *“los representantes de este género se distinguen con facilidad por sus cuernos muy grandes, aplastados en todo su largo y fuertemente ensanchados en las bifurcaciones, tomando el aspecto de los del reno y Megaloceros”* (Ameghino, 1889).

Diagnosis ampliada: ciervos de gran talla, provistos de astas rebifurcadas largas, robustas, comprimidas e inclinadas hacia los costados y adentro. Presentan fuertes estrías y canaladuras longitudinales. La garceta es comprimida extensa y bífida, más débil que la vara e implantada en ángulo recto con el pedúnculo y a regular distancia de la base; las dos ramas de la bifurcación principal de la vara son poco divergentes y la posterior más ancha está bifurcada. El cráneo es muy grande y macizo, con los ceratóforos cortos y fuertemente inclinados (Kraglievich, 1932).

Astas de gran tamaño, robustas y anchas (de tamaño similar a *Blastocerus*), correspondiente al extremo superior de la variabilidad conocida para los representantes de la familia en la región. Presentan ramificación dicotómica irregular, con la vara o rama posterior convexa. Sección de la vara achatada lateralmente con ensanchamiento marcado en las bifurcaciones, en el pedúnculo la sección es subcilíndrica, algo comprimida hacia arriba. Superficie adornada con fuertes acanaladuras y con rugosidades que forman tubérculos. Garceta o primera rama formando un ángulo de 90 grados, bifurcada, recta y



comprimida. Distancia garceta-base de 10 cm. Ramificaciones secundarias poco divergentes, guardando un ángulo agudo con el sector superior de la vara y muy divergentes respecto de la garceta. Cráneo grande y macizo con los ceratóforos cortos, fuertemente inclinados hacia los costados y arqueados hacia adentro (Menegaz, 2000).

Especie tipo: *Antifer ultra* (Ameghino, 1888)

Diagnosis: ciervo de gran tamaño. Astas con todas las ramificaciones colocadas sobre un mismo lado, prolongándose el otro en un borde continuo con una doble curvatura que afecta el conjunto del trozo y otra lateral menos pronunciada. Asta curvada en sentido perpendicular a su mayor diámetro. Cara interna cóncava y cara externa convexa, ambas con crestas y canales longitudinales muy marcados sobre todo en las extremidades del asta, más que en el cuerpo principal (Ameghino, 1888).

Distribución geográfica en Argentina: provincias de Buenos Aires (Menegaz, 2000) y Santa Fe (Castellanos, 1945).

Distribución estratigráfica: Bonaerense (Menegaz, 2000).

Antifer ensenadensis (Ameghino, 1888)

Diagnosis: ciervo de gran tamaño comparable al ciervo de Canadá o aún más grande. Asta con base casi cilíndrica, apenas un poco aplastada. Rama principal fuertemente comprimida de adelante hacia atrás. Cara anterior completamente lisa y algo convexa. Primera ramificación a 10 cm. de la base. Cara posterior aplastada, casi plana y con fuertes surcos longitudinales (Ameghino, 1888). **Diagnosis ampliada:** morfológicamente es igual a *Antifer ultra*, aunque de un tamaño algo menor que éste. Presenta además cierta convexidad del borde posterior del asta por encima de la base, carácter que no es constante en todos los ejemplares (Kraglievich, 1932).

Distribución geográfica en Argentina: provincias de Buenos Aires (Menegaz, 2000) y Santa Fe (Castellanos, 1945).



Distribución estratigráfica: Ensenadense (Menegaz, 2000) y Bonaerense (Castellanos, 1945).

Género *Epieuryceros* Ameghino, 1889

Diagnosis original: “cuernos cortos y anchos, formados por una lámina ósea en forma de abanico, que se ensancha inmediatamente encima de la corona para terminar en un borde delgado del cual salen cuatro o cinco puntas, poco marcadas” (Ameghino, 1889).

Diagnosis ampliada: tamaño muy grande, astas dicotómica rebifurcada, asimétrica con palma. Vara con curvatura simple, cóncava hacia la cara anterior, aplanada y ensanchada en forma de lámina ósea (palma). Superficie adornada con acanaladuras, surcos suaves, estriaciones y tubérculos. Garceta bifurcada, comprimida, incluida en la palma, dirigida fuertemente hacia delante (30 mm de ancho y 15 de espesor). Distancia garceta-base, variable según la especie. Ramificaciones secundarias en número de cuatro a seis desprendidas de la lámina ósea principal. Candil posterior terminado en dos prolongaciones en forma de horquilla (Menegaz, 2000).

Especie tipo: *Epieurycerus truncus* Ameghino, 1889

Diagnosis: asta con base casi circular, carente de pedúnculo y que inmediatamente arriba de la corona se ensancha de manera considerable. El borde anterior se dirige hacia delante, en donde debía terminar un mogote o prolongación muy corta. El borde posterior se extiende casi en línea recta y presenta verrugas que son las únicas que existen en toda la superficie del asta. Entre ésta extremidad posterior y el borde anterior, se extiende un borde delgado, casi en todas partes destruido pero del cual existe todavía un pequeño trozo intacto, que forma una curva entrante que demuestra que ahí existía una prolongación muy corta. El borde posterior es después de la base la parte más gruesa. La cara interna presenta fuertes estrías longitudinales y una fuerte concavidad hacia el centro a pocos milímetros de la base (Ameghino, 1889).



Diagnosis ampliada: Cornamenta aplanada y ensanchada en forma de lámina ósea en toda su longitud, vara palmada desde el origen del cuerno. Pedúnculo de la vara esbozado en su porción anterior. Garceta débil incluida en la palma. Mogotes saliendo divergentemente de la lámina central. Concavidad de la palma hacia la cara interna leve (Menegaz, 2000).

Distribución geográfica en Argentina: Las Toscas del río de La Plata, provincia de Buenos Aires (Menegaz, 2000).

Distribución estratigráfica: Ensenadense (Menegaz, 2000).

Epieuryceros proximus Castellanos, 1945

Diagnosis: Asta con la rama posterior ensanchada en forma de lámina. De este cuerpo parten el resto de las ramificaciones. La cara externa del asta es convexa, especialmente su parte posterior. Esta convexidad se distribuye en abanico a partir del pedúnculo, hacia delante y arriba. La cara interna es cóncava, ofreciendo la rama principal un arco interno. El borde posterior es grueso y la lámina se adelgaza hacia delante y arriba terminando en un borde anterior más delgado de donde se desprenden las ramas. De la vara parte hacia delante la garceta, más arriba un segundo y tercer candil. La vara termina en una horqueta de dos râmulas. La base del asta es casi circular y a continuación de la roseta sigue un pedúnculo bastante desarrollado. La superficie de la cara posterior está recorrida por profundos y anchos surcos longitudinales separados por aristas más o menos agudas. **Diagnosis ampliada:** Cornamenta conformada por una palma mediana y un segmento de vara libre sin aplanar. Pedúnculo de la vara bien desarrollado, corto, de sección subcilíndrica. Garceta bien diferenciada, fuerte, bífida y dirigida fuertemente hacia delante. Mogotes bien diferenciados a partir de la lámina central. Concavidad de la palma hacia la cara interna sumamente pronunciada (Menegaz, 2000).

Distribución geográfica en Argentina: provincia de Santa Fe (Castellanos, 1945; Menegaz, 2000).

Distribución estratigráfica: Bonaerense (Castellanos, 1945).



Género *Morenelaphus* Carette, 1922

Diagnosis original: “cuernos bien desarrollados, cilíndricos, terminados por una leve palmation o crown bi o trifurcada. La rama anterior, subbasal o basal, lleva uno o dos mogotes accesorios, la posterior (beam), esbelta, es marcadamente arqueada en S y soporta uno o dos mogotes de dirección antero-externa y un mogote posterior” (Carette, 1922).

Diagnosis ampliada: astas dicotómicas rebifurcadas asimétricas. Conformación de la vara con doble curvatura en “S”. Sección de la vara circular aplanada en toda su longitud. Superficie con tubérculos. Conformación de la garceta bi o trifurcada de sección cilíndrica. Garceta de dirección anterosuperior-externa, en ángulo obtuso respecto de la porción superior de la vara. Distancia garceta-base irregular aunque la garceta siempre se encuentra próxima a la base a una distancia inferior o igual a 1/3 de la distancia garceta-segundo candil (Carette de 2-3 cm. y de 1-2 cm. según Kraglievich). Disposición de las ramificaciones secundarias hacia delante, con el cuarto mogote dirigido hacia atrás en sentido opuesto a los anteriores. Presencia de palma, vara distal y últimos mogotes palmados (Menegaz, 2000).

Especie tipo: *Morenelaphus brachyceros* (H. Gervais y Ameghino, 1880)

Diagnosis: fragmento de asta que presenta parte de dos pitones. Uno de ellos bastante fuerte, se dirige hacia delante; el otro situado sobre la prolongación del asta, se dirige hacia arriba y atrás (Gervais y Ameghino, 1880).

Diagnosis ampliada: rama principal larga y bastante aplastada, con doble curvatura en “S”. Mogote ocular muy cerca de la base, comprimido lateralmente y subdividido a su vez en tres puntas. Por encima de la base una bifurcación simple y cilíndrica dirigida hacia fuera (Ameghino, 1888). Vara recta con el cuarto mogote inclinado hacia atrás. Distancia entre los mogotes 2 y 3 entre 12 y 15 cm. Terminación de la vara casi recta en una palma estrecha, leve palma, bi o trifurcada, con tres o cuatro punta por encima del candil posterior (Menegaz, 2000).



Distribución geográfica en Argentina: provincias de Buenos Aires y Santa Fe (Menegaz, 2000).

Distribución estratigráfica: Bonaerense (Menegaz, 2000).

Morenelaphus lujanensis (Ameghino, 1888)

Diagnosis: especie de tamaño un poco mayor que *M. brachyceros*. Presenta la rama principal más aplastada a intervalos a medida que se aleja de la base. La cara anterior e interna está cubierta por gran número de verrugas altas y aisladas que desaparecen en la parte superior donde son reemplazadas por surcos longitudinales poco marcados. La cara posterior y externa es lisa o con pequeños surcos longitudinales. La garceta se encuentra a un centímetro de la base (Ameghino, 1888). **Diagnosis ampliada:** Vara curvada fuertemente hacia atrás a la altura del tercer candil. Concavidad lateral interna con la segunda curvatura comenzando antes del segundo candil (Menegaz, 2000).

Distribución geográfica en Argentina: provincias de Buenos Aires y Santa Fe (Menegaz, 2000).

Distribución estratigráfica: Bonaerense - Lujanense en provincia de Buenos Aires; Bonaerense en la provincia de Santa Fe (Menegaz, 2000).

Género *Paraceros* Ameghino, 1889

Diagnosis original: "los animales de este grupo son muy parecidos a los verdaderos ciervos, con cuernos largos igualmente cilíndrico-aplastados y con la mayor parte de las ramificaciones de un solo lado; pero se distinguen fácilmente por el mogote ocular dirigido hacia delante, que en vez de encontrarse casi en la base, inmediatamente arriba de la corona, como en *Cervus*, está situado lejos de la corona, muy arriba de la base. Los cuernos son igualmente muy inclinados hacia los lados y hacia atrás" (Ameghino, 1889).

Diagnosis ampliada: astas dicotómicas rebifurcadas asimétricas. Vara delgada curvada en lira. Superficie con surcos suaves y tubérculos poco marcados, casi lisa. Distancia garceta-base igual a la mitad de la distancia



existente entre la garceta y el segundo candil (aproximadamente de 6 cm.). Disposición de las ramificaciones secundarias con todos los mogotes del mismo lado (Menegaz, 2000).

Especie tipo: *Paraceros fragilis* (Ameghino, 1888)

Diagnosis: astas largas y delgadas, casi completamente cilíndricas en toda su extensión y con pequeños surcos longitudinales poco aparentes. Corona con tubérculos óseos periféricos bien pronunciados formando un anillo continuo. Presenta tres ramificaciones, a nivel de las que el asta se aplasta. Toda el asta es notable por ser muy delgada y elegante, haciendo suponer que se trataba de una especie muy pequeña y esbelta (Ameghino, 1888; 1889).

Distribución geográfica en Argentina: provincia de Buenos Aires (Menegaz, 2000).

Distribución estratigráfica: Bonaerense (Menegaz, 2000).

Género *Hippocamelus* Leuckart, 1816

Hippocamelus sulcatus (Ameghino, 1888)

Diagnosis original: “Especie fundada sobre un cuerno, desgraciadamente incompleto, pero que basta para demostrar que estaba simplemente bifurcado como el del huemul. Base fuertemente comprimida pero con su mayor diámetro dirigido de adelante hacia atrás, con 4 cm. de diámetro anteroposterior y 3 cm. de diámetro transversal. La bifurcación se abre a sólo 3 cm. de la base. La rama anterior, la más pequeña, tiene 2 cm. de diámetro y se dirige hacia delante y hacia arriba formando un ángulo bastante más abierto que en el huemul. La rama posterior tiene cerca de la base 23 mm. de diámetro. Ambas ramas están rotas, la anterior a 9 cm. de la bifurcación y la posterior a 17 cm. Toda la superficie está cubierta de profundos surcos longitudinales” (Ameghino, 1882).

Distribución geográfica en Argentina: provincia de Buenos Aires (Menegaz, 2000).

Distribución estratigráfica: Bonaerense - Lujanense (Menegaz, 2000).



Género *Blastocerus* Gray, 1872

Blastocerus dichotomus (Illiger, 1811)

Diagnosis: ciervo de tamaño grande. Tipo de asta dicotómica rebifurcada simétrica. Vara cóncava hacia el plano sagital. Sección de la vara circular, aplastada en el origen de las ramificaciones. Tipo de superficie rugosa con surcos fuertes y tubérculos. Garceta poco definida. Orientación de la rama anterior en ángulo obtuso respecto del pedúnculo de la vara. Distancia base-primera ramificación variable. Ramas anterior y posterior bifurcadas más de una vez (Gray, 1872). **Diagnosis ampliada:** fosas preorbitarias grandes, tan grande como las órbitas. Apófisis paraoccipitales anchas y cortas. I1 apenas más ancho que el I2. Falanges de los dedos II y V relativamente más desarrolladas. Pelo de la parte anterior del dorso dirigido hacia atrás. Cervatillo de color uniforme sin librea (Cabrera, 1929).

Distribución geográfica en Argentina: en la actualidad se encuentra restringido al Delta del Paraná, la llanura aluvial de los ríos Paraná-Paraguay, los Esteros del Ibera y otras partes dentro del territorio correntino, en el este de Formosa, la zona de los bajos submeridionales de Santa Fe y zonas relictuales de la costa del noreste de la provincia de Buenos Aires (Dellafiore y Maceira, 2001). Históricamente su distribución fue mucho más amplia, incluso su registro se habría extendido al extremo oriental de Jujuy y al norte de Salta vinculado siempre al río Bermejo o Teuco (Chebez, 1996) y también hacia el nordeste de esta provincia, relacionado además al Pilcomayo (Mares *et al.*, 1989).

Distribución estratigráfica: Platense de la región Pampeana.

Género *Ozotoceros* Ameghino, 1891

Ozotoceros bezoarticus (Lineo, 1758)

Diagnosis: tamaño pequeño. Astas rebifurcadas, dicotómicas, irregulares, no mucho más largas que el cráneo, esencialmente trirramosas. Sección de la vara cilíndrica. Superficies con estriaciones. Garceta dirigida



antero-superiormente en ángulo obtuso respecto del pedúnculo y agudo respecto de la vara, curvada hacia arriba en igual posición que el segundo candil (Ameghino, 1891). **Diagnosis ampliada:** Fosas preorbitarias pequeñas mucho más cortas que las órbitas. Apófisis paraoccipitales largas y estrechas. I1 de doble ancho que los I2. Falanges de los dedos II y V muy pequeñas y rudimentarias. Pelo de la parte anterior del dorso encrespado y vuelto hacia delante. Cervatillo con librea de manchitas blancas (Cabrera, 1929).

Distribución geográfica en Argentina: antiguamente se distribuía desde el norte y centro de Argentina hasta Chubut. En la actualidad subsisten poblaciones aisladas en las provincias de Corrientes y norte de Santa Fe. Hacia el centro de nuestro país existen dos grandes poblaciones, una en la bahía de Samborombón provincia de Buenos Aires y otra en el centro-sur de San Luís (Dellafiore y Maceira, 2001).

Distribución estratigráfica: Platense de la región Pampeana. Se hizo mención de restos provenientes del Pleistoceno de la provincia de Santa Fe, pero esta información no ha podido ser comprobada hasta el momento, ya que los materiales se encuentran perdidos (Menegaz, 2000).



2.3 CLASIFICACIONES PROPUESTAS A PARTIR DE LA MORFOLOGÍA DE LAS ASTAS

Muchos paleontólogos dedicados al estudio de los ciervos fósiles han propuesto en sus contribuciones, diferentes formas de clasificarlos. En este sentido, todas ellas estaban basadas en la morfología de las astas, teniendo en cuenta el rol que cumplen estos apéndices óseos en las determinaciones sistemáticas del grupo. En este contexto, se presentan a continuación las clasificaciones más utilizadas en las investigaciones paleontológicas referidas a las formas extintas de la familia Cervidae.

Ameghino (1889), propone en su obra una clasificación en la que divide a los ciervos en dos grandes grupos de la siguiente manera:

- I. *Cuernos sin ramificación o en corto número:*
 - a) Cuernos compuestos de un mogote simple, derecho y puntiagudo en forma de daga: *Coassus*
 - b) Cuernos ensanchados inmediatamente encima de la base en forma de abanico, con pequeñas ramificaciones terminales: *Epieuryceros*
 - c) Cuernos divididos inmediatamente encima de la corona en dos grandes ramas en forma de horquilla: *Furcifer*
- II. *Cuernos largos y con numerosas ramificaciones:*
 - A. Primer mogote u ocular colocado muy arriba de la corona.
 - a) Rama principal cilíndrica y con ramificaciones a ambos lados: *Blastocerus*
 - b) Rama principal cilíndrica o cilíndricoaplastada, y con los demás mogotes sobre un solo lado: *Parceros*
 - B. Primer mogote u ocular colocado inmediatamente encima de la base.
 - a) Rama principal cilíndricoaplastada y con las demás ramificaciones sobre un solo lado: *Cervus*



- b) Todas las ramas aplastadas y ensanchadas en las bifurcaciones tomando la forma de las del reno y del *Megaloceros: Antifer*

Carette (1922), formula una nueva clasificación de los ciervos extintos de acuerdo a la conformación de las astas, distribuyéndolos de la siguiente manera:

- a) *Astas sencillas*: tienen forma de daga, se trata de un mogote simple desprovisto de ramificación. Es común en las especies sudamericanas pequeñas.
- b-c) *Astas bifurcadas-dicotómicas*: en ellas, nacen dos ramas principales a modo de horqueta, por encima de la base o algo arriba de ella. A menudo en las especies primitivas quedan indivisas (tipo bifurcado propiamente dicho); a veces estas ramas, anterior y posterior, continúan subdividiéndose por bifurcaciones sucesivas (tipo dicotómico). Es frecuente en los cérvidos fósiles de Europa.
- d) *Astas ramificadas*: en ellas se reconocen una rama principal o posterior de donde generalmente, raras veces de la anterior, nacen un número variable de mogotes accesorios, cuyo distinto aspecto y dirección se utiliza para reconocer especies. Es propio de las grandes especies de *Cervus*.

Menegaz (2000), agrupa a los ciervos según la morfología de las astas de la siguiente manera:

- a) *estiliforme o simple*: cuernos estiliformes sin ramificación.
- b) *Dicotómica simple*: rama anterior y posterior subiguales.
- c) *Dicotómica rebifurcada simétrica*: sobre el plan dicotómico básico se agrega un vástago por año en ambas ramas (anterior y posterior).
- d) *Dicotómica rebifurcada asimétrica*: luego de la primera división, la rama posterior continúa su desarrollo agregando mogotes anualmente. La



rama anterior puede permanecer indivisa o dividirse una vez, siendo comúnmente denominada garceta.

En este trabajo de tesis, se planteo la necesidad de una clasificación que reúna todas las características mencionadas, además de las observadas en el análisis de los nuevos ejemplares. La misma tiene como objetivo, facilitar la determinación de los restos fósiles de la familia Cervidae, referidos a astas. La nueva clasificación aquí propuesta, se detalla en el Capítulo 5.



3. MATERIALES Y METODOS

3.1 COLECCIONES ESTUDIADAS

3.1.1 Repositorios

En Argentina:

Provincia de Buenos Aires

MMCIPAS: Museo de Paleontología y Arqueología de Salto. Centro de Investigaciones Arqueológicas y Paleontológicas de Salto "José F. Bonaparte". Salto.

MLP: División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.

MACN: Sección Paleontología de Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia".

GCF y MSP: Grupo Conservacionista de Fósiles, Museo Paleontológico Municipal "Fray Manuel de Torres". San Pedro.

MMP: Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata "Lorenzo Scaglia".

Provincia de Santa Fe

MUFyCA: Museo Florentino y Carlos Ameghino de Rosario.

Provincia de Entre Ríos

CICYTTP: Centro de Investigación Científica y de Transferencia Tecnológica de Diamante.

Provincia de Corrientes

CTES-PZ: Paleozoología Corrientes, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste (UNNE). Corrientes capital.



Provincia de Chaco

MCNR: Museo de Ciencias Naturales de Resistencia “Augusto Schulz”.

Resistencia.

MCNHC: Museo de Ciencias Naturales e Historia de Charata.

MCNPR: Museo de Ciencias Naturales de Presidencia Roque Sáenz Peña.

Provincia de Formosa

PVE-F: Paleontología Villa Escolar, Formosa.

Provincia de Córdoba

CORD-PZ: Córdoba-Paleozoología. Museo de Paleontología de la Universidad Nacional de Córdoba.

Provincia de Tucumán

PVL: Colección Paleontología de Vertebrados Lillo, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto “Miguel Lillo”. Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán.

CML: Colección de Mamíferos Lillo, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto “Miguel Lillo”. Universidad Nacional de Tucumán, San Miguel de Tucumán.

En Chile:

MNHN: Sección de Paleontología del Museo Nacional de Historia Natural de Chile. Santiago de Chile.

MALS: Museo Arqueológico de La Serena.

MDL: Museo del Limarí.

En Bolivia:

CBF: Colección Boliviana de Fauna. Universidad Nacional de Ciencias Puras y Naturales de La Paz. La Paz, Bolivia.



3.2. METODOLOGÍA UTILIZADA

En una primera etapa, se llevo a cabo la recopilación bibliográfica de las descripciones originales y las principales referencias posteriores de la familia Cervidae. En base a esta información, se realizaron listas taxonómicas con las especies aceptadas como válidas hasta el trabajo de Menegaz (2000), última revisión del grupo. En segundo término, se analizaron los materiales pertenecientes a ciervos pleistocenos depositados en distintas instituciones de Argentina. Así mismo, se incluyeron en el análisis los materiales procedentes de provincia de Buenos Aires de forma comparativa; así como nuevos ejemplares exhumados durante campañas realizadas a la localidad de Arroyo Toropí, Bella Vista, provincia de Corrientes, donde afloran las Formaciones Toropí y Yupoi correspondientes al Pleistoceno tardío (ca. 50.000 – 35.000 años AP) (Tonni *et al.*, 2005). En tercer lugar, se identificaron los materiales estudiados y se definieron los taxones válidos, a partir de un análisis anatómico comparativo. En los casos en que fue necesario, se les asignó el nombre correcto y se redescubrieron algunos de ellos. Para el análisis anatómico se realizaron comparaciones morfológicas y morfométricas principalmente a partir del estudio minucioso de las astas, así como también de los elementos del cráneo, la dentición y el postcráneo. Los valores obtenidos fueron volcados en tablas y cuadros comparativos expresados en milímetros (mm), utilizándose para la toma de los datos, un calibre manual “Vernier” con un error de 0,5 mm. Con los caracteres obtenidos extraídos de las astas, se confeccionó una base de datos y una nueva clasificación en forma de clave, para facilitar la identificación de los especímenes analizados (ver Capítulo 5). En el análisis biogeográfico, se procesó toda la información recopilada para cada uno de los taxones pertenecientes a la familia Cervidae; con estos datos, se confeccionaron posteriormente los mapas de distribución de cada una de las especies. Desde el punto de vista estadístico, se aplicó a *Hippocamelus sulcatus*, un Análisis Factorial Discriminante (AFD).

Los esquemas cronológicos y bioestratigráficos utilizados aquí corresponden a los de Cione y Tonni (1995 a y b, 1999 y 2005); Verzi *et al.* (2004)



y Soibelzon *et al.* (2008) para el ámbito local y/o regional, y lo establecido por la International Stratigraphic Chart (2007). En el análisis sistemático, los aspectos nomenclaturales analizados y las conclusiones a las que se arribó siguieron las normas adoptadas por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, 2000) (Cuarta Edición) (ICZN). La terminología osteológica es la utilizada por Loponte (2005). Las tablas que expresan las medidas de las astas, corresponden a los ejemplares de cada especie en mejor estado de conservación y en la mayoría de los casos con buena procedencia geográfica y estratigráfica. Por otro lado, también se incluyen en las tablas ejemplares exhumados fuera del área de estudio, los que resultan de gran importancia desde el punto de vista morfológico y morfométrico en las comparaciones anatómicas con los materiales involucrados en el tema de tesis.



3.3. PROCEDENCIA GEOGRÁFICA Y ESTRATIGRÁFICA DE LOS MATERIALES ESTUDIADOS

Epieuryceros truncus Ameghino 1889

- **MACN-Pv 1114 (Et) (Tipo).** Colección Ameghino: gran porción basal de asta. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** puerto de La Plata, Ensenada provincia de Buenos Aires. “Formación Pampeana”. Ensenadense. **Observaciones:** ejemplar perdido. *Figurado en Ameghino (1889). Pág. 613. Lám. XXXVIII.*

BUENOS AIRES

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** alrededores de La Plata. Ensenadense: **MLP 69-IX-8-12 (Et):** asta derecha incompleta, a la que le falta la rama posterior.
- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** arenas verdes (balneario a aproximadamente 20 km de Necochea). Provincia de Buenos Aires. Edad Lujanense: **MMP 4837:** asta derecha completa. **Observaciones:** el ejemplar depositado en el Museo de Mar del Plata, es un molde, ya que el original se encuentra en la colección privada del señor Edgar Romero. Las láminas corresponden al material original.
- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** arroyo del Medio, San Nicolás, provincia de Buenos Aires. Edad Ensenadense: **MMCIPAS G1-3663 (Et):** porción de basicráneo con los frontales y ceratóforos, que conserva el asta derecha casi completa. El asta es una lámina ósea delgada, que conservó parte de la garceta y dos puntas de sus ramas.

Epieuryceros proximus Castellanos 1945

- **MUFyCA 418 (Ep) (Tipo):** asta derecha completa. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Barrancas de la margen derecha del río Paraná, al sur del Muelle de Puerto Borghi y norte del Paredón de Celaya, provincia de Santa Fe, Edad “Belgranense superior”



(=Bonaerense). **Observaciones:** *figurado en Castellanos (1945). Pág. 8 - 12. Fig. 3 - 7.*

Antifer ultra (Ameghino 1888)

- **MLP 9-20 (Tipo) (Au):** gran porción de asta del lado izquierdo, que conservó la parte distal y la bifurcación entre el segundo candil y el resto de la vara. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** laguna Adela, provincia de Buenos Aires. "Formación Pampeana". Edad Bonaerense. **Observaciones:** *Figurado en Ameghino (1888). Pág. 14.*

ENTRE RÍOS

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** barrancas del arroyo Ensenada, departamento de Diamante, provincia de Entre Ríos. Formación Arroyo Feliciano. Edad Lujanense: **CICYTTP-PV-M-1-94 (Au):** asta izquierda completa.

CORRIENTES

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** localidad de Lavalle, a 180 km al sur de la ciudad de Corrientes. Formación Toropí. Edad Lujanense s.s. (0,050 - 0,035 Ma.) (Tonni *et al.*, 2005): **CTES-PZ 7160 (Au):** asta izquierda incompleta. Conservó el pedúnculo y parte de la primera y segunda bifurcación; **CTES-PZ 7290 (Au):** asta izquierda incompleta, que sólo conservó el pedúnculo con la roseta, hasta la primera bifurcación; **CTES-PZ 7367 (Au):** asta derecha completa de un individuo juvenil.

SANTA FE

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** excavaciones de los pilares para el puente colgante. Laguna Setúbal, Santa Fe, a 18 m bajo el nivel del agua. Edad Bonaerense: **MUFyCA 15 (Au):** gran porción de asta derecha que conservó la parte distal, preservando la bifurcación entre el segundo candil y el resto de vara, ambos rotos a poca distancia de la bifurcación.



Observaciones: *figurado en Castellanos (1945). Pág. 15 y 16. Fig. 13 - 15;*
MUFyCA 17 (Au): porción de asta derecha que conservó la roseta, el pedúnculo y la bifurcación principal. Las dos ramas están rotas a poca distancia de la bifurcación. **Observaciones:** *figurado en Castellanos (1945). Pág. 17. Fig. 16.*

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** barrancas del río Paraná. El Quebracho. Santa Fe. Edad Bonaerense: **MUFyCA 289 (Au):** porción de asta izquierda sin roseta, con pedúnculo y el origen de la bifurcación principal.

Antifer cf. ultra

FORMOSA

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** barranca derecha del río Pilcomayo, a la altura de la localidad de Laguna Blanca, provincia de Formosa. Edad Lujanense: **CTES-PZ 7291 (Asp):** asta izquierda incompleta, que sólo conservó el pedúnculo con la roseta, hasta la primera bifurcación.

Antifer ensenadensis (Ameghino 1888)

- **MLP 9-44. (Ae). Tipo de *Cervus ensenadensis* Ameghino, 1888:** porción de asta que conservó la roseta y el pedúnculo. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** canal de conjunción del puerto, Ensenada, provincia de Buenos Aires. Edad Ensenadense.

BUENOS AIRES

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** lecho del río Salado, entre los partidos de Lobos y Roque Pérez, provincia de Buenos Aires. Lujanense: **s/nº Lobos (Ae):** asta izquierda casi completa.



SANTA FE

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** excavaciones de los pilares del puente colgante. Laguna Setúbal, Santa Fe. A 18 m. bajo el nivel del agua. Edad Bonaerense: **MUFyCA 16 (Ae):** asta izquierda incompleta a la que le falta la garceta y las puntas de la horquilla terminal; pertenece a un individuo juvenil. **Observaciones:** *figurado en Castellanos (1945). Pág. 13 - 15. Fig. 10 - 12.*

NEUQUÉN

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** margen derecha del río Limay, a 11 km de la confluencia con el río Neuquén. Pleistoceno: **MLP 57-III-7-1 (Ae):** asta derecha completa, de un individuo joven.

CORRIENTES

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Lavalle, Corrientes. Edad Lujanense: **CTES-PZ 7486 (Ae):** asta derecha incompleta.

Antifer sp.

CORRIENTES

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** canal Reposini, Goya, provincia de Corrientes. Pleistoceno: **CTES-PZ 1583 (Asp):** porción de asta y extremidad proximal de tibia.

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Lavalle, Corrientes. Edad Lujanense: **CTES-PZ 7368 (Asp):** asta izquierda incompleta que sólo preservó el pedúnculo con la roseta, hasta la primera bifurcación.

CHACO

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** arroyo Chacofí, Barranqueras. Chaco. Pleistoceno: **CTES-PZ 3650 (Asp):** porción proximal de asta.



SANTA FE

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** pozo N° 1 (al sur del pilar A) cerca de la margen derecha del río Salado, al norte en trabajos del puente Santo Tomé (camino de Rosario a Santa Fe). Edad Belgranense: **MUFyCA 1257 (Asp):** porción basal de un asta izquierda; metatarso completo; porción distal de metatarso, 3 puntas de asta y radio distal de un individuo juvenil.
- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** margen derecha del arroyo Cululu, suelto en la playa. Santa Fe. Edad Belgranense?: **MUFyCA 1372 (Asp):** asta izquierda incompleta de un ejemplar juvenil, que conservó la roseta, el pedúnculo completo hasta el arranque de la primera bifurcación.
- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** río Salado (excavaciones del puente del F.C.S.F). Estancia Río Salado a Fives Lille. Santa Fe. Pleistoceno: **MLP 52-X-2-70 (Asp):** asta izquierda incompleta, que conservó únicamente el pedúnculo y una pequeña porción proximal de la vara. De la garceta hay sólo un esbozo de su origen. El espécimen pertenece a un individuo juvenil.
- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** laguna Setúbal (dragado), Santa Fe. Edad Lujanense: **MLP 52-IX-30-76 (Asp):** asta derecha incompleta, que conservó el pedúnculo y la bifurcación principal, donde muestra rastros del origen de la garceta y la vara. El espécimen pertenece a un individuo juvenil.
- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** costa del Río Negro. Barranca Colorada. Uruguay. "Pampeano": **MLP 52-IX-30-59 (Asp):** asta derecha incompleta.
- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Río Carcarañá. Puente carretero que une Rosario con Santa Fe: **MACN-Pv 11488 (Asp):** porción de pedúnculo de gran tamaño y robustez que conservo intacta la roseta y varios fragmentos grandes de vara bien ensanchada en toda su longitud; **MACN-Pv 11519 (Asp):** porción de pedúnculo que conservó la roseta intacta.



Morenelaphus brachyceros (H. Gervais y Ameghino, 1880)

- **MLP M-249 (Mb) (Plastotipo).** Tipo de *Cervus brachyceros* Gervais y Ameghino, 1880: garceta bífida. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** "Formación Pampeana", provincia de Buenos Aires. **Observaciones:** el Holotipo se encuentra depositado en el Museo de Paris. *Figurado en H. Gervais y Ameghino (1880). Pág. 126.*

BUENOS AIRES

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Estancia Santa Bárbara, por ruta 20. Río San Borombón, Buenos Aires. Pleistoceno tardío: **MLP 00-XI-1-19 (Mb):** asta izquierda casi completa, con pequeña porción de cráneo.

Morenelaphus lujanensis (Ameghino 1888)

- **? (MI).** Tipo de *Cervus lujanensis* Ameghino, 1888: fragmento de asta casi completa del lado izquierdo, que conservó todas las bifurcaciones, pero las ramas rotas. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** "Pampeano lacustre" de Luján y "Pampeano superior" de Rosario. **Observaciones:** en el trabajo de Ameghino, no se hace referencia al número de colección ni el repositorio del ejemplar. Este material aparentemente se encuentra perdido.

CORRIENTES

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** arroyo Toropí, Bella Vista, provincia de Corrientes. Formación Toropí. Lujanense: **CTES-PZ 7369 (MI):** asta derecha completa. (Lámina 16).

SANTA FE

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** río Carcarañá. Aldao: **MACN-Pv 11722 (MI):** cráneo completo, que conservó casi toda la dentición excepto los PM2 y PM3 de ambos lados. Astas derechas e izquierdas asociadas. La derecha casi completa ya que tiene roto el 2º candil y las puntas terminales,



además de la rámara superior de la garceta. Ésta consta de 4 candiles contando con la garceta. Del asta izquierda se conservó parte de la garceta, el 2º candil completo y una porción de la vara por encima de éste.

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** margen izquierda del río Carcaraña. Tambues, Santa Fe. Edad Belgranense: **MUFyCA 9 (MI)**: asta izquierda completa de un individuo juvenil. **Observaciones:** *figurado en Castellanos (1945: 18-21) como Paraceros fragilis. Fig. 18 -22.*

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** margen derecha del Río Carcaraña. Santa Fe. Edad Belgranense: **MUFyCA 10 (MI)**: asta derecha casi completa. Presenta en total cuatro candiles contando con la garceta, además del origen de la corona. El segundo y cuarto candil están rotos, y de la garceta sólo se perdió la rámara superior. **MUFyCA 11 (MI)**: asta derecha incompleta, que preservó gran porción de la garceta y el origen del segundo candil.

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** margen izquierda del río Salado del norte. Edad Bonaerense: **MUFyCA 788 (MI)**: asta derecha casi completa. Solo le falta la garceta, el segundo candil y las puntas de la horquilla Terminal. Se trata de un asta más bien grácil de gran tamaño, compuesta por cuatro candiles incluyendo la garceta, además de la corona.

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** lecho del río Carcarañá. Santa Fe. Edad Bonaerense: **MUFyCA 1220 (MI)**: asta derecha incompleta, que preservó gran el origen de la garceta, y el segundo candil completa, por encima del que se extiende algo de vara. Es un asta de un individuo juvenil. **Observaciones:** en la base de datos del Museo figura con el N° 1220, pero el ejemplar tiene escrito el N° 220.

Morenelaphus cf. lujanensis

FORMOSA

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** barrancas del río Bermejo (26° 36' S y 58° 40' O), en cercanías a la localidad de Villa Escolar. Sedimentos tentativamente referidos a la Formación Fortín Tres Pozos. Pleistoceno



superior: **PVE-F 26 (Ml)**: maxilar derecho e izquierdo con serie dentaria completa y el atlas.

Morenelaphus sp.

CORRIENTES

- **Procedencia geográfica y estratigráfica**: arroyo Toropí, Bella Vista. Corrientes. Fm. Yupoí, Lujanense: **CTES-PZ 1605 (Msp)**: porción proximal de asta.

CHACO

- **Procedencia geográfica y estratigráfica**: arroyo Chacofi, Barranqueras. Chaco. Pleistoceno: **CTEZ-PZ 1585 (Msp)**: 14 fragmentos de astas; **CTES-PZ 3548a (Msp)**: porción proximal de asta con ceratóforo.

- **Procedencia geográfica y estratigráfica**: dragado en el río Paraná frente a Corrientes: **CTES-PZ 1587 (Msp)**: porción proximal de asta con parte del ceratóforo, un fragmento de horquilla y extremidad proximal de tibia.

FORMOSA

- **Procedencia geográfica y estratigráfica**: río Pilcomayo, Formosa. Pleistoceno: **MLP 96-V-10-1 (Msp)**: asta izquierda incompleta; **MLP 96-V-10-2 (Msp)**: asta izquierda incompleta.

SANTA FE

- **Procedencia geográfica y estratigráfica**: río Carcarañá. Aldao: **MACN-Pv: 5146 (Msp)**: porción de asta izquierda con indicio de la garceta y parte de la vara, que conservó un fragmento de los frontales; **MACN-Pv: 5150 (Msp)**: porción proximal de un asta que conservó la garceta bífida casi completa y parte de la vara; **MACN-Pv: 5151 (Msp)**: porción proximal de un asta que conservó la garceta bífida casi completa y parte de la vara.

- **Procedencia geográfica y estratigráfica**: río Carcarañá, puente carretero que une Rosario con Santa Fe. "Formación Pampeana": **MACN-Pv 11408**



(Msp): porción de cráneo que conservó el basicráneo completo, y un fragmento de ambas astas, hasta la primera bifurcación de las mismas; **MACN-Pv 11410/1/2 (Msp):** astas derecha e izquierda incompletas, que conservaron únicamente el origen de la garceta y una porción de vara; **MACN-Pv 11431 (Msp):** asta derecha incompleta muy robusta y fragmentada, que conservó la garceta bífida y una pequeña porción de la vara. Además conservó el ceratóforo; **MACN-Pv 11435 (Msp):** asta derecha incompleta, que conservó la garceta casi entera ya que sólo le falta la rámula inferior. Se trata de un asta muy robusta; **MACN-Pv 11457 (Msp):** asta izquierda incompleta, que conservó parte de la vara además de una porción de la garceta hasta su bifurcación, con su rámula superior; **MACN-Pv 11479 (Msp):** porción de cráneo que conservó el basicráneo completo, y un fragmento basal de ambas astas; **MACN-Pv 11516 (Msp):** asta izquierda incompleta, que conservó la porción de la vara hasta la primera bifurcación, aunque el segundo candil se encuentra roto; **MACN-Pv 11564 (Msp):** porción de cráneo que conservó el basicráneo completo, y un fragmento de ambas astas, hasta la primer bifurcación de las mimas; **MACN-Pv 11565 (Msp):** asta derecha incompleta, que conservó parte de la garceta hasta su bifurcación, pero sin preservar las rámulas en que se divide. Se conservó además una gran porción de la vara, hasta la primera bifurcación de ésta. Lo que puede apreciarse por la porción conservada es que la segunda curvatura se da antes del segundo candil. Es un asta intermedia entre robusta y grácil; **MACN-Pv 11566 (Msp):** asta izquierda incompleta, muy robusta y fragmentada que conservó la garceta hasta su bifurcación y una porción de la vara; **MACN-Pv 11567 (Msp):** asta izquierda incompleta, que conservó parte de la vara y el origen de la garceta; **MACN-Pv 11578 (Msp):** astas derecha e izquierda incompletas. Ambas conservaron el origen de la garceta y gran porción de la vara. Son gráciles y en la cara interna están recorridas por crestas y tubérculos muy marcados. No se puede saber a que especie corresponden, es un volteo de algún individuo no adulto; **MACN-Pv 11593**



(Msp): asta derecha incompleta que conservó el ceratóforo y una pequeña porción del cráneo. El asta es muy robusta y fragmentada conservó parte de la garceta y la vara; **MACN-Pv 11594 (Msp)**: asta izquierda incompleta, que conservó el origen de la garceta y una porción de la vara; **MACN-Pv 11642 (Msp)**: asta derecha incompleta, que preservó el origen de la garceta y una porción de la vara; **MACN-Pv 11672 (Msp)**: asta izquierda incompleta, que preservó el origen de la garceta y una porción de la vara; **MACN-Pv 11683 (Msp)**: asta derecha incompleta, que presenta la garceta casi completa, sólo tiene rotas las puntas de la bifurcación de la misma. La vara se conservó hasta el 2º candil, el cual está completo. Es un asta más bien grácil; **MACN-Pv 11684 (Msp)**: asta izquierda incompleta, que sólo se conservó la vara. De la garceta, el segundo, tercero y cuarto candil se preservó únicamente el origen; **MACN-Pv 11730 (Msp)**: porción de cráneo que conservó el basicráneo completo, y un fragmento de la parte basal de ambas astas; **MACN-Pv 11783 (Msp)**: asta derecha incompleta, que preservó una porción de la vara; **MACN-Pv 12082 (Msp)**: porción de cráneo que conservó el basicráneo completo, y un fragmento del asta izquierda, hasta su primera bifurcación; **MACN-Pv 12118/1/2 (Msp)**: dos astas izquierdas incompleta, que conservaron únicamente el origen de la garceta y una porción proximal de la vara; **MACN-Pv 12138 (Msp)**: asta izquierda incompleta, pero robusta, que conservó la garceta hasta su bifurcación con parte de la rámula inferior, además de una porción proximal de la vara; **MACN-Pv 14195 (Msp)**: asta derecha incompleta, que conservó la vara hasta la primera bifurcación y sólo el origen de la garceta; **MACN-Pv 14196 (Msp)**: asta izquierda incompleta, que conservó una porción de la vara y la garceta hasta su bifurcación. Preservó además el frontal con el ceratóforo. Se trata de un ejemplar robusto; **MACN-Pv 14200 (Msp)**: asta derecha incompleta. muy robusta, que sólo conserva parte de la vara y el origen de la garceta; **MACN-Pv 14608 (Msp)**: asta derecha incompleta, que conservó una gran porción de la vara sin candiles algunos, además de la garceta bífida y grácil completa; **MACN-**



Pv 15328 (Msp): asta derecha incompleta, la cual conservó la garceta que es delgada, hasta su bifurcación y parte del segundo candil. La superficie del asta está bastante rodada, y puede apenas divisarse unas crestas longitudinales en la cara externa. Es un asta intermedia entre robusta y grácil; **MACN-Pv 15693 (Msp):** basicráneo, con porción de frontales que conservaron la parte basal del asta izquierda; **MACN-Pv 15702 (Msp):** asta derecha incompleta muy robusta, que sólo conservó parte de la vara y el origen de la garceta. Además preservó el ceratóforo; **MACN-Pv 15706 (Msp):** asta derecha incompleta muy robusta, que sólo conserva parte de la vara; **MACN-Pv 15707 (Msp):** astas izquierda y derecha incompletas, que sólo conservaron parte de la vara y el origen de la garceta. Se trata de ejemplares robustos y muy fragmentados; **MACN-Pv 16573 (Msp):** base de un asta izquierda incompleta, donde se aprecia una porción proximal de vara y el origen de la garceta; **MACN-Pv 16580 (Msp):** porción de cráneo que conservó el basicráneo completo, y un fragmento basal del asta izquierda.

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** río Coronda, bajo Hondo. Frente a la isla El Encanto. Santa Fe: **MACN-Pv 16578 (Msp):** porción de cráneo que conservó el basicráneo completo, y un fragmento basal de ambas astas.

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** río Carcarañá, puente carretero que une Rosario con Santa Fe. "Formación Pampeana": **MACN-Pv 15326 (Msp):** pequeña porción de cráneo, que conservó el asta izquierda incompleta y un fragmento del asta derecha.

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** excavaciones de los pilares del puente colgante. Laguna Setúbal, Santa Fe. A 18 m. bajo el nivel del agua. Edad Bonaerense: **MUFyCA 13 (Msp):** asta izquierda incompleta, que sólo conservó el pedúnculo con la roseta, y parte de la vara hasta la segunda bifurcación; **MUFyCA 14 (Msp):** asta izquierda incompleta, que conservó la garceta bifurcada completa y una parte de la vara hasta el segundo candil o rama; **MUFyCA 19 (Msp):** porción de basicráneo que conservó sólo el origen



del asta derecha y una porción del asta izquierda que comprende hasta la bifurcación principal.

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** margen derecha del Río Carcaraña. Santa Fe. Edad Belgranense: **MUFyCA 89 (Msp):** asta derecha incompleta, que conservó la roseta, el origen de la garceta y una parte de la rama posterior. Aparentemente por el tamaño se trata de un ejemplar juvenil.

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** lecho del río Carcarañá. Santa Fe. Edad Bonaerense: **MUFyCA 219 (Msp):** asta izquierda incompleta, que conservó el pedúnculo con la roseta, hasta el origen de la garceta y el segundo candil. además porción mandíbula que conserva la dentición casi completa sólo le falta el PM2. **Observaciones:** en la base de datos del Museo figura con el N° 1219, pero tanto en el asta como en la mandíbula figura el N° 219; **MUFyCA 177 (Msp):** porción basal de asta izquierda que conservó el ceratóforo y un fragmento de hueso frontal.

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** río Carcarañá, aguas abajo del puente Carretero, Tambues: **MUFyCA 116 (Msp):** paladar con series dentarias derecha e izquierda casi completas, sólo le falta a ambas el PM2.

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** arroyo Saladillo. Rosario: **MUFyCA 408 (Msp):** porción de rama mandibular izquierda que conservó la serie dentaria completa:

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** río Paraná, a 400 m al norte de la bajada de El Quebracho. Santa Fe: **MUFyCA 1332 (Msp):** asta derecha incompleta que conservó el ceratóforo y una porción del frontal. Es un asta atípica ya que tiene forma de palma por la posición que ocupa la garceta.

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** margen derecha del río Paraná, cerca de Fray Luis Beltrán (Puerto Borghi) al norte del Arsenal: **MUFyCA 771 (Msp):** corona terminal del asta casi completa, tiene sólo rotas las puntas. **Observaciones:** *figurado en Castellanos (1957: 9) como Rohnia minuta.*



- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** arroyo Frías. Santa Fe: MUFyCA 1432 (Msp): asta izquierda incompleta, que conservó el origen de la garceta y del segundo candil, así como también el origen de la horquilla terminal.

Hippocamelus sulcatus (Ameghino 1888)

- MLP 9-11 (Hs). Tipo de *F. seleniticus* Ameghino 1889: cráneo con astas derecha e izquierda incompletas. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** río Areco provincia de Buenos Aires. Formación Pampeana, edad Bonaerense.

CORRIENTES

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Arroyo Toropí, Bella Vista. Corrientes. Edad Lujanense (35 - 50 Ka AP): CTES-PZ 7494 (Hs): Basicráneo con ambas astas; porción de rama mandibular derecha con la dentición completa; M1-M3 superior izquierdos con parte del maxilar; 5 vértebras cervicales; 2 fragmentos de costillas aisladas; Porción de Escápula izquierda; Húmero izquierdo al cual le falta la epífisis proximal; Ulnas: izquierda muy fragmentada y derecha que sólo conserva la epífisis proximal completa; Radios: derecho al cual le falta una porción de diáfisis y la epífisis distal completa e izquierdo completo; 5 huesos carpales; Metacarpos: derecho e izquierdo completos, con los cuatro sesamoideos del metacarpo izquierdo; Tibia izquierda, a la que le falta la epífisis proximal; Astrágalo izquierdo completo y articulado a la tibia; Calcáneo izquierdo completo y articulado a la tibia; fibular; Hueso ganchoso; navicular; capitatum?; Metatarso izquierdo completo; 3 falanges I; 1 falange II y 1 falange III o ungueal (Lámina 8).



aff. Hippocamelus

CORDOBA

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** río Anizacate, a 800 m. del puente carretero. Córdoba. Ensenadense cuspidal: **MUFyCA 324 (aff.H):** ceratóforo derecho con porción de asta, que conservó sólo el origen de la bifurcación.

Paraceros fragilis (Ameghino 1888)

- **MLP 9-248 (Pf) (Plastotipo).** Tipo de *Cervus fragilis* Ameghino, 1888: asta izquierda incompleta. **Procedencia geográfica y estratigráfica:** río Arrecifes, provincia de Buenos Aires. Pampeano medio. Edad Belgranense. **Observaciones:** el tipo de *P. fragilis* fue vendido por Ameghino. *Figurado en Ameghino (1888). Pág. 11.*

Mazama sp. Rafinesque 1817

CORRIENTES

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** arroyo Toropí, provincia de Corrientes. Fm. Yupoí, Lujanense s.s. (0,50 - 0,30 Ma.): **CTES-PZ 7485 (Masp):** porción basal pequeña de asta, que conserva la roseta.

Cervidae indet.

CORRIENTES

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** canal Repossini. Goya, Corrientes: **CTES-PZ 1583 (Ci):** porción basal de asta.
- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** Arroyo Toropí, Formación Yupoí. Bella Vista, Corrientes. Edad Lujanense: **CTES-PZ 3639 (Ci):** porción proximal de asta.

CHACO

- **Procedencia geográfica y estratigráfica:** arenas de Arroyo Chacofí, Barranqueras, Chaco. Pleistoceno: **CTES-PZ 3652 (Ci):** porción de asta; **CTES-PZ 3548 b, c y d (Ci):** porciones proximales de astas, una de ellas



conserva el ceratóforo; **CTES-PZ 3651 (Ci)**: porción de asta y dos vértebras; **CTES-PZ 3653 (Ci)**: porción distal más diáfisis de radio derecho; **CTES-PZ 3660 (Ci)**: porción de rama mandibular con M2 y M3.

- **Procedencia geográfica y estratigráfica**: Resistencia, Chaco.

- **CTES-PZ 3799 (Ci)**: mandíbula con dientes muy fragmentada.

3.4. OTROS MATERIALES RELEVANTES

Antifer ultra: MLP 9-20 (tipo de *A. ultra*); S3-E0-18 MNHN de Chile; S3-E0-17 MNHN de Chile; SGO-PV-245-1 MNHN de Chile.

Antifer ensenadensis: MLP 9-44 (tipo de *A. ensenadensis*).

Antifer sp.: MACN-Pv A-1097; MACN-Pv 11488; MACN-Pv 11519; MACN-Pv 13861; MACN-Pv 13959; MLP 29-9-1-1; MLP 29-9-1-4; MLP 29-9-1-7.

Morenelaphus brachyceros: MLP 9-15 (tipo de *Morenelaphus lydekkeri*); MLP 9-21 (tipo de *Morenelaphus rothi*); MLP M-249 (calcotipo de *Cervus brachyceros*); MLP M-250 (calcotipo de *Cervus palaeoplatensis*); MLP 91-1.

Morenelaphus lujanensis: MLP 9-10 (tipo de *M. pseudoplatensis*); MLP 9-17 (tipo de *Blastocerus azpeitianus*); MLP 9-26 (tipo de *Pampaeocervus platensis*).

Morenelaphus sp.: MLP 00-XI-1-1; MLP 9-27; MLP 9-28; MLP 9-31; MLP 9-32; MLP 9-33; MLP 9-34; MLP 9-36; MLP 9-40; MLP 9-41; MLP 9-46; MLP 29-9-1-2; MLP 29-9-1-7; MLP 29-9-1-8; MLP 29-9-1-9; MLP 29-9-1-10; MLP 29-9-1-15; MLP 52-IX-29-100; MLP 63-V-31-1; MLP 85-I-30-80; MLP 85-I-30-81; MLP 86-VI-23-92; MLP 96-VIII-1-5; MLP 96-VIII-1-10; MLP 96-VIII-10-4; MLP 96-VIII-10-6; MACN-Pv 5128; MACN-Pv A-1119 (tipo de *Cervus latus*); MACN-Pv 5146; MACN-Pv 5150; MACN-Pv 5151; MACN-Pv 10466; MACN-Pv 11958; MACN-Pv 12029; MACN-Pv 12366; MACN-Pv 12373; MACN-Pv 12616; MACN-Pv



12940; MACN-Pv 14973; MACN-Pv 14978; MACN-Pv 14979; MMP 44S; MMP 524 M; MMP 4656; MMP 2M; MMP 151 S; MMP 4652; PVL 1332; PVL 1962; PVL 1997.

Paraceros fragilis: MLP 9-16 (AI y AD).

Hippocamelus sulcatus: MLP 9-11 (tipo de *Furcifer seleniticus*); MLP 9-23 (plastotipo de *Furcifer sulcatus*).

Hippocamelus sp.: MLP 9-37; MLP 9-42.

Epieuryceros truncus: MLP 69-IX-8-12; MMP 4837; MMCIPAS G1-3663.

Cervidae indet.: PVL 1065; PVL 1334; PVL 1342; PVL 3421; MACN-Pv A-227 (tipo de *Cervus avius*); MLP 29-VIII-28-3; MACN-Pv A-10986 (ejemplar que figura como tipo de *A. ensenadensis*, designado así por Ameghino).

3.5. MATERIALES DE CIERVOS ACTUALES

Blastocerus dichotomus: 1523 MLP zool.; 1524 MLP zool.; 1724 MLP zool.; 9-XI-01-2 MLP zool.; 9-XI-01-4 MLP zool.; 11.X.46.8 MLP zool.; 11.X.46.14 MLP zool.; 11.X.46.15 MLP zool.; 11.X.46.17 MLP zool.; 12-XI-01-1 MLP zool.; 12-XI-01-3 MLP zool.; 22-II-99-I MLP zool.; 3738 CML.

Ozotoceros bezoarticus: 692 MLP zool.; 1337 MLP zool.; 1340 MLP zool.; 1341 MLP zool.; 1.XII.00.2 MLP zool.; 5.VI.97.3 MLP zool.; 6.VIII.98.1 MLP zool.; 14.VI.00.2 MLP zool.; 18.VIII.92.1 MLP zool.; 18.VIII.92.2 MLP zool.; 18.VIII.92.7 MLP zool.; 18.VIII.92.9 MLP zool.; 18.VIII.92.15 MLP zool.; 4 -14 MACN zool.; 18.14 MACN zool.; 4.297 MACN zool.; 31.231 MACN zool.; 49-182 MACN zool.; 49.183 MACN zool.; 49.240 MACN zool.



Hippocamelus bisulcus: 397 MLP zool.; 423 MLP zool.; 516 MLP zool.; 1346 MLP zool.; 1350 MLP zool.; 1352 MLP zool.; 1353 MLP zool.; 1354 MLP zool.; 1359 MLP zool.; 1360 MLP zool.; 1361 MLP zool.; 1362 MLP zool.; 1363 MLP zool.; 1364 MLP zool.; 19.X.00.11 MLP zool.; 10.VIII.00.30 MLP zool.; 11.8 MACN zool.; 38.261 MACN zool. 3739 CML; 3743 CML; 3744 CML; 3776 CML.

Hippocamelus antisensis: 003583 MCN- UNSa; 01 MCN- UNSa; 03 MCN- UNSa; 01/m MCN- UNSa; 02/m MCN- UNSa; 03/m MCN- UNSa; 04 MCN- UNSa; 05 MCN- UNSa; 3737 CML; 3740 CML; 3742 CML; 3745 CML; 3777 CML; 3779 CML; 5444 CBF; 5445 CBF.



3.6. TERMINOLOGIA ANATÓMICA UTILIZADA

Morfológicamente las astas están compuestas por rasgos considerados muy importantes en la determinación sistemática de los ciervos fósiles. Estos rasgos se refieren a las distintas partes que la conforman y corresponden a: la roseta; pedúnculo; garceta; vara o rama posterior; ramas, mogotes o candiles; corona y horquilla terminal. En algunos casos las astas se preservan con una porción del cráneo llamada ceratóforos. Estos rasgos se definen a continuación, para una mejor comprensión de cada carácter diagnóstico, modificado y ampliado del trabajo de Menegaz (2000).

3.6.1. Astas

Son apéndices óseos pares, que constituyen un carácter sexual secundario presente generalmente en los machos, con excepción del género *Rangifer* donde también se encuentran en las hembras. Las astas son deciduas anualmente, y durante su desarrollo ontogenético tienen la característica de adicionar una rama cada año hasta completar el número total de ellas en la forma adulta. De esta manera, en los ciervos adultos con apéndices multirramosos se desarrollan astas complejas, cuyo número de candiles dependerá del género y la especie a la que pertenezca el individuo. Los grandes cambios en la morfología de las astas, como por ejemplo su longitud, el diámetro anteroposterior y transversal de la base, su envergadura y curvatura, están directamente influenciados por factores ambientales, donde la nutrición y el fotoperíodo constituyen los más relevantes. La interacción de estos factores con el componente genético, determina el desarrollo final de las diferentes características de las astas (Santiago-Moreno *et al.*, 2001).

Ceratóforos, pivotes o procesos cornuales del hueso frontal: son prolongaciones óseas de los huesos frontales, sobre las que se implantan las astas. No son deciduos, sino que por el contrario se conservan en los ciervos durante toda su vida. Se forman a nivel del arco superciliar y el canal supraorbital del cráneo, y están constituidos principalmente por tejido óseo esponjoso. Su diámetro y



altura varían según la edad y la especie o género a la que pertenece el ejemplar. En este sentido, estudios acerca del desarrollo de las astas realizados a *Cervus elaphus* comprobaron que existe una disminución anual de los ceratóforos (en los primeros años de 3-5 mm y posteriormente de 1-2 mm), esto determina que en los ciervos de avanzada edad, la roseta se encuentre más cerca a la cabeza (Santiago-Moreno, *et al.* 2001).

Roseta: es un conjunto de pequeñas excrecencias o tubérculos óseos, que se disponen en círculo alrededor de la base de las astas, a continuación de los ceratóforos. Cada vez que los ciervos renuevan las astas, la roseta se pierde junto con ellas, ya que la osteólisis se produce proximalmente a ella. Su diámetro varía en los ejemplares de una misma población, por lo tanto no tienen valor diagnóstico reconocido en la sistemática del grupo.

Pedúnculo: porción proximal del asta que se encuentra a continuación de la roseta, a partir del cual se proyectan la rama anterior y la posterior del asta. Su diámetro y longitud también son muy variables intraespecíficamente.

Garceta, primera rama, mogote ocular, primer mogote o primer candil: en las formas actuales también se la llama vernáculamente “luchadora”. Es la primera rama que se encuentra en el borde anterior del asta desde la base, y que se dispone a distancia variable de ella dependiendo del género o especie de la que se trate. Puede ser simple, bifurcada, y hasta en algunos casos de malformación, trifurcada.

Vara o rama posterior: es la rama principal del asta, en los ciervos que presentan apéndices multirramosos. Sobre ella se disponen el resto de las ramificaciones, cuyo número también es variable.

Ramas, mogotes o candiles sucesivos: a partir de la garceta, que sería la primera rama, el resto de los candiles (ramificaciones) se cuentan como: segundo,



tercero, cuarto y así sucesivamente hasta completar todas las ramas que tiene el asta adulta. Algunas de estas ramas pueden ser bifurcadas, al igual que la garceta, o simplemente sencillas.

Corona: conjunto de puntas terminales en forma de palma, presente en los individuos con *astas multirramosas asimétricas con eje principal no palmado* (ver Capítulo 5). Esta palma terminal, es aplanada y ensanchada transversalmente en toda su longitud en forma de lámina. La cantidad de puntas es variable en cada individuo, según la edad del ejemplar.

Primera bifurcación: se considera en este trabajo como primera bifurcación la división que se da entre la garceta y el resto de la vara. Si bien en muchos ejemplares se distingue en la garceta una bifurcación, ésta tiene que ver con un estado bífido de este rasgo, y no con la primera bifurcación del asta.

Segunda bifurcación: se toma como segunda bifurcación, la división existente entre el segundo candil y el resto de la vara. En el caso de los especímenes pertenecientes al **grupo D:** *Astas bifurcadas o rebifurcadas*, particularmente en este último, se considera a la segunda bifurcación como la rebifurcación del asta, y en consecuencia para obtener las medidas de este carácter, se miden ambas ramas del asta. En los especímenes del **grupo A:** *Astas multirramosas asimétricas con eje principal no palmado* y el **grupo B:** *Astas multirramosas asimétricas con eje principal palmado* que presenten un estadio ontogenético temprano, donde muestren sólo tres ramas, la segunda bifurcación se va a encontrar entre el 2º y 3º candil o lo que en este caso va a resultar la horquilla terminal del asta.

Tercera bifurcación: es la que se da entre el tercer candil y el resto de la vara. Para el caso de los especímenes pertenecientes al **Grupo A** y al **Grupo B**, es posible que dependiendo de la edad del ejemplar, esta corresponda a la bifurcación entre el 3º y 4º candil, o a la horquilla terminal. En el **Grupo D** es la rebifurcación de la rebifurcación.



Cuarta bifurcación: es la horquilla terminal en el **Grupo B**, mientras que en el **Grupo A** es la división que se da entre el 4º candil y la corona, o la horquilla de terminación del 4º candil.

Horquilla terminal: es la última bifurcación del asta, la cual varía entre qué ramas se forma, ya que esto depende de la edad del ejemplar.

I. Identificación del grado de lateralidad en las astas

Para obtener las medidas en un asta, primero es necesario estimar su lateralidad, de esta manera la obtención de los datos es más precisa. Para ello se la ubica siempre con la garceta hacia delante y la vara o rama posterior hacia atrás. En el caso de los especímenes pertenecientes al **grupo B**, la cara cóncava va hacia el plano sagital. Ubicada de esta manera, se obtienen correctamente los datos de cada uno de los caracteres métricos desprendidos de ella, como por ejemplo los diámetros antero- posterior y transversal, entre otros.

II. Desarrollo de las astas en la ontogenia del ejemplar

El inicio del desarrollo de las astas, se establece a partir del crecimiento de un botón germinativo situado por encima de los ceratóforos, donde se produce una división inicial de fibroblastos (Goss, 1969). Esta estructura, comienza a alargarse con la producción de cartílago primeramente, y posteriormente de hueso esponjoso. Durante la fase de crecimiento activo, el asta está recubierta por un tejido epitelial llamado "terciopelo", rico en vasos sanguíneos y que crece a partir del borde de las heridas dejadas por el asta, cuando ésta se desprende. Intracelularmente y a nivel de las mitocondrias, se produce el depósito de sales cálcicas, lo que ocasiona la transformación de las mismas en estructuras cada vez más compactas. Al mismo tiempo, esto provoca la pérdida de la vascularización que alimenta al terciopelo, y en consecuencia éste se necrosa haciéndose cada vez más quebradizo, hasta que finalmente se desprende (descorre) (Santiago-Moreno, 2001). Este proceso, es ayudado por el



frotamiento de las astas que realizan los ciervos sobre la corteza de los árboles, lo que facilita su caída (Putman, 1988).

Estudios realizados en especies actuales como *Dama dama*, *Cervus elaphus hibiscus* y *Capreolus capreolus*, comprobaron que para el otoño, las astas están completamente compactas, es decir que el hueso esponjoso inicial ya se transformó en una estructura ósea compacta, sin cavidad medular y bien implantada sobre los ceratóforos (Santiago-Moreno, 2001).

De acuerdo a Pocock (1912), el desarrollo de las astas se produce de la siguiente manera: 1) la yema o botón germinativo va creciendo y se asemeja a una protuberancia en forma de daga; 2) esta yema inicial muestra un principio de división en dos ramas, anterior y posterior, que crecen en sentido opuesto y con desigual rapidez. Este estado, es denominado bifurcado o rebifurcado; 3) el crecimiento de la rama posterior avanza más rápidamente que el de la rama anterior, y en consecuencia se obtiene un asta constituida por una rama principal o posterior sencilla, provista de una garceta que conserva el aspecto bifurcado; 4) la rama posterior sigue alargándose adquiriendo un desarrollo mayor comparado con la rama anterior, la que alcanza su tamaño definitivo que es menor. De esta manera, sobre la rama posterior se van formando un número variable de mogotes o candiles accesorios, dependiendo del género y la especie que estemos tratando.

Azorit *et al.* (2002b), al estudiar la correlación existente entre la edad, el desarrollo de las astas y el esqueleto en *Cervus elaphus hibiscus*, determinaron que los ciervos que desarrollan astas de gran longitud, grosor, y amplia separación entre ellas, tienden a presentar mayor número de puntas. Por otro lado, demostraron que las astas se van arqueando a medida que aumentan de tamaño, y hallaron una correlación entre la anchura de los ceratóforos, el diámetro anteroposterior de la roseta, la longitud total de las astas y la longitud de la mandíbula. En este sentido, el crecimiento final de las astas puede estar relacionado directamente con el desarrollo del hueso frontal. En el caso de las mandíbulas, los ciervos con mandíbulas grandes tienen más predisposición a



desarrollar astas de mayor longitud y grosor, que ciervos con mandíbulas pequeñas.

III. Volteo de las astas

Según lo propuesto por Putman (1988), el ciclo de desprendimiento y posterior regeneración de las astas, sucede de la siguiente manera: 1) en un asta adulta, se produce una reducción del hueso entre el ceratóforo y la roseta; 2) esto provoca el volteo del asta; 3) la piel cubre la superficie del hueso (ceratóforo) que queda al descubierto; 4) el asta comienza nuevamente a crecer (tanto las puntas como la roseta); 5) el asta que se forma es de un individuo adulto, pero que está cubierta por un "terciopelo", el que cae después de que éste se frota y se inicia nuevamente el ciclo.



3.7. MEDIDAS UTILIZADAS EN EL ANÁLISIS DE LOS CIERVOS FÓSILES Y ACTUALES

Se presenta a continuación una lista de las principales medidas tomadas a los distintos elementos del esqueleto axial y apendicular en los ciervos actuales y fósiles. En el caso particular de las astas se incluye entre paréntesis, el grupo de ciervos al cual se le puede aplicar ese índice, basado en la clasificación propuesta en este trabajo y desarrollada en el Capítulo 5. Para los datos cuantitativos obtenidos del cráneo, mandíbula y dientes se siguió el criterio de Von Den Driesch (1976) quien, en su trabajo toma como modelo de los ciervos a un ejemplar de *Cervus elaphus*. En el caso de los elementos del postcráneo, las medidas utilizadas fueron modificadas de Von Den Driesch (1976) y L'Heureux (2006). Las figuras correspondientes a cada una de las medidas obtenidas del esqueleto axial y apendicular fueron modificadas del trabajo de Loponte (2005) y de L'Heureux (2006).

3.7.1. Astas (Figura 1)

* Ceratóforo

- 1) (DAPC): diámetro antero-posterior de los ceratóforos, (ABCD).
- 2) (DTC): diámetro transverso de los ceratóforos, (ABCD).
- 3) (AC): altura de los ceratóforos, (ABCD).

* Roseta

- 4) (DAPR): diámetro antero-posterior de la roseta, (ABCD).
- 5) (DTR): diámetro transverso de la roseta, (ABCD).

* Pedúnculo

- 6) (DAPP): diámetro antero-posterior del pedúnculo (tomado a nivel del punto más proximal, por encima de la roseta), (ABC).
- 7) (DTP): diámetro transverso del pedúnculo (IDEM anterior), (ABC).
- 8) (DAPPD): diámetro antero-posterior del pedúnculo (tomado a nivel del punto más distal, antes de llegar a la garceta), (ABC).
- 9) (DTPD): diámetro transverso del pedúnculo (IDEM anterior), (ABC).



- 10) **(LP)**: longitud del pedúnculo (se toma por encima de la roseta, medida aproximada ya que depende del observador), **(ABC)**.
- 11) **(DsB-1°B)**: distancia base - 1° bifurcación (se toma por encima de la roseta en línea recta hasta el punto medio de la bifurcación), **(ABC)**.
- 12) **(DsB-2°B)**: distancia base - 2° bifurcación (IDEM anterior), **(AB)**.
- 13) **(DsB-3°B)**: distancia base - 3° bifurcación (IDEM anterior), **(AB)**.
- 14) **(DsB-4°B)**: distancia base - 4° bifurcación (IDEM anterior), **(AB)**.
- 15) **(DsB-5°B)**: distancia base - 5° bifurcación (IDEM anterior). Corresponde a la última bifurcación en **B**, y a la corona en **A**), **(AB)**.

*** 1° bifurcación (vara-garceta)**

- 16) **(DAP1°B)**: diámetro antero-posterior de la 1° bifurcación, **(ABC)**.
- 17) **(DT1°B)**: diámetro transversal de la 1° bifurcación, **(ABC)**.

*** Garceta o rama anterior**

- 18) **(DAPG)**: diámetro antero-posterior de la garceta (tomada en su origen, es decir en el punto donde se separa de la vara), **(ABC)**.
- 19) **(DTG)**: diámetro transversal de la garceta (IDEM anterior), **(ABC)**.
- 20) **(LG)**: longitud de la garceta (tomada en línea recta, desde su origen hasta su bifurcación), **(AB)**.
- 21) **(LRG)**: longitud roseta-garceta (tomada en línea recta, desde la roseta hasta la bifurcación de la garceta), **(AB)**.
- 22) **(DAPBG)**: diámetro antero-posterior de la bifurcación de la garceta, **(AB)**.
- 23) **(DTBG)**: diámetro transversal de la bifurcación de la garceta, **(AB)**.
- 24) **(LRSG)**: longitud de la rámara superior de la garceta (tomada en línea recta a nivel del punto medio de bifurcación de la garceta, hasta su extremo), **(AB)**.
- 25) **(LRIG)**: longitud de la rámara inferior de la garceta (IDEM anterior), **(AB)**.
- 26) **(LTG)**: longitud total de la garceta (tomada en línea recta, desde su origen a la punta más distal), **(ABC)**.
- 27) **(DsG-2°C)**: distancia de la garceta - 2° candil (tomada desde el borde superior de la garceta al borde inferior del 2° candil), **(A)**.



28) **(AG-2°C)**: altura entre la garceta y el 2° candil (tomada en línea recta, desde la base del borde inferior de la garceta, hasta el borde superior del 2° candil), **(B)**.

29) **(DsG-2°B)**: distancia de la garceta - 2° bifurcación (tomada desde el borde superior de la garceta a la horquilla de la 2° bifurcación), **(C)**.

*** Vara o rama posterior**

30) **(DAPV)**: diámetro antero-posterior de la vara (tomado inmediatamente por encima de la garceta), **(ABC)**.

31) **(DTV)**: diámetro transverso de la vara (tomado inmediatamente por encima de la garceta), **(ABC)**.

*** 2° candil o rama**

32) **(DAP2°C)**: diámetro antero-posterior del 2° candil, **(AB)**.

33) **(DT2°C)**: diámetro transverso del 2° candil, **(AB)**.

34) **(L2°C)**: longitud 2° candil (en el caso de **B**, si es bifurcado la longitud se toma hasta la bifurcación), **(AB)**.

35) **(Ds2°-R)**: distancia 2° candil - roseta (tomado por encima de la roseta y en línea recta. Si el 2° candil es bifurcado se toma la longitud hasta la bifurcación), **(B)**.

36) **(Ds2°-3°C)**: distancia 2° - 3° candil (tomada desde el borde superior del 2° candil al borde inferior del 3° candil), **(A)**.

*** 2° bifurcación (depende del grupo al que pertenece el espécimen, ver definición)**

37) **(DAP2°B)**: diámetro antero-posterior de la 2° bifurcación, **(ABC)**.

38) **(DT2°B)**: diámetro transverso de la 2° bifurcación, **(ABC)**.

39) **(Ds2°B-3°B)**: distancia 2° bifurcación - 3° bifurcación (tomada desde el borde superior de la 2° bifurcación al borde inferior de la 3° bifurcación), **(C)**.

*** 3° candil o rama**

40) **(DAP3°C)**: diámetro antero-posterior del 3° candil, **(AB)**.

41) **(DT3°C)**: diámetro transverso del 3° candil, **(AB)**.

42) **(L3°C)**: longitud del 3° candil (en el caso de **B**, si es bifurcado la longitud se toma hasta la bifurcación), **(AB)**.



43) (**Ds3°-4°C**): distancia del 3° candil - 4° candil (tomada desde el borde superior del 3° candil al borde inferior del 4° candil), (**A**).

* **3° bifurcación (depende del grupo al que pertenece el espécimen, ver definición)**

44) (**DAP3°B**): diámetro antero-posterior de la 3° bifurcación, (**ABC**).

45) (**DT3°B**): diámetro transversal de la 3° bifurcación, (**ABC**).

* **4° candil o rama**

46) (**DAP4°C**): diámetro antero-posterior del 4° candil, (**AB**).

47) (**DT4°C**): diámetro transversal del 4° candil, (**AB**).

48) (**DAP4°CB**): diámetro antero-posterior del 4° candil a nivel bifurcación, (**AB**).

49) (**DT4°CB**): diámetro transversal del 4° candil a nivel bifurcación, (**AB**).

50) (**L4°C-H**): longitud del 4° candil hasta la horquilla bifurcación, (**AB**).

51) (**DAP4°B**): diámetro antero-posterior de la 4° bifurcación, (**AB**).

* **4° bifurcación (depende del grupo al que pertenece el espécimen, ver definición)**

52) (**DT4°B**): diámetro transversal de la 4° bifurcación, (**AB**).

53) (**DAPCo**): diámetro antero-posterior de la corona en su origen, (**A**).

* **Corona**

54) (**DTCo**): diámetro transversal de la corona en su origen, (**A**).

55) (**DsC-B**): distancia del origen de la corona - bifurcación de la misma, (**A**).

56) (**DAPBCo**): diámetro antero-posterior a nivel de la bifurcación de la corona, (**A**).

57) (**DTBCo**): diámetro transversal a nivel de la bifurcación de la corona, (**A**).

* **Envergadura y Longitud total**

58) (**En**): envergadura del asta (tomada desde las dos puntas más distales), (**ABC**).

59) (**LT**): longitud total del asta (tomada desde la base al punto más distal de la vara), (**ABCD**).

* **Exclusivo del género *Epieuryceros***

60) (**AP**) Altura de la palma, (**B**)



- 61) **(DTP)** Diámetro transverso de la palma, **(B)**
- 62) **(Ds 1° y 2° P)** Distancia entre la 1° y 2° punta (a nivel de la base), **(B)**
- 63) **(Ds 2° y 3° P)** Distancia entre la 2° y 3° punta (a nivel de la base), **(B)**
- 64) **(Ds 3° y 4° P)** Distancia entre la 3° y 4° punta (a nivel de la base), **(B)**
- 65) **(Ds 4° y V)** Distancia entre la 4° punta y la vara, **(B)**
- 66) **(Ds 1° y 2° P)** Distancia entre la 1° y 2° punta (a nivel de la las puntas), **(B)**
- 67) **(Ds 2° y 3° P)** Distancia entre la 2° y 3° punta (a nivel de la las puntas), **(B)**
- 68) **(DS 3° y 4° P)** Distancia entre la 3° y 4° punta (a nivel de la las puntas), **(B)**
- 69) **(L 1° P)** Longitud de la 1° punta en línea recta, **(B)**
- 70) **(L 2° P)** Longitud de la 2° punta en línea recta, **(B)**
- 71) **(L 3° P)** Longitud de la 3° punta en línea recta, **(B)**
- 72) **(L 4° P)** Longitud de la 4° punta en línea recta, **(B)**
- 73) **(DAP1°H)** Diámetro anteroposterior de la 1° rama de la horquilla, **(B)**
- 74) **(DT1°H)** Diámetro transverso de la 1° rama de la horquilla, **(B)**
- 75) **(DAP2°H)** Diámetro anteroposterior de la 2° rama de la horquilla, **(B)**
- 76) **(DT2°H)** Diámetro transverso de la 2° rama de la horquilla, **(B)**
- 77) **(L1°P)** Longitud de la 1° punta en línea recta (desde su origen en la base del asta), **(B)**
- 78) **(DsB-H)** Distancia base - horquilla, **(B)**

3.7.2. Cráneo (Figuras 2 y 3)

- 1) Longitud total del cráneo: acrocraion - prostion **(Puntos A-P)**.
- 2) Longitud del cóndilo basal: borde de los cóndilos occipitales - prostion.
- 3) Longitud basal: basion - prostion **(Puntos B-P)**.
- 4) Longitud mínima del cráneo: basion - premolar **(Puntos B-Pm)**.
- 5) Premolar - Prostion **(Puntos Pm-P)**.
- 6) Axis basicranial: basion - sinsfenion **(Puntos B-S)**.
- 7) Axis basifacial: sinsfenion - prostion **(Puntos S-P)**.
- 8) Longitud del neurocráneo: basion - nasion **(Puntos B-N)**.
- 9) Longitud vícerocraneal: nasion - prostion **(Puntos N-P)**.
- 10) Longitud media frontal: acrocraion - nasion **(Puntos A-N)**.



- 11) Lambda - Nasion (**Puntos L-N**).
- 12) Lambda - Rinion (**Puntos L-Rh**).
- 13) Lambda - Prosthion (**Puntos L-P**).
- 14) Acrocranium - Infraorbital de un lado (**Puntos A-If**).
- 15) Longitud máxima del nasal: nasion - rhinion (**Puntos N-Rh**).
- 16) Longitud mínima lateral facial = (longitud del "hocico"): enterorbital de un lado - prosthion (**Puntos Ent-P**).
- 17) Longitud palatal media: stafilion - prosthion (**Puntos St-P**).
- 18) Longitud palatal oral: palatinooral - prosthion (**Puntos Po-P**).
- 19) Longitud lateral del premaxilar: nasointermaxilar - prosthion (**Ni-P**).
- 20) Longitud de la hilera dentaria (medida a lo largo de los alvéolos).
- 21) Longitud de la hilera molar (medida a lo largo de los alvéolos sobre el lado bucal).
- 22) Longitud de la hilera premolar (medida a lo largo de los alvéolos sobre el lado bucal).
- 23) Longitud interna máxima de la órbita: ectorbital - entorbital (**Puntos Ect-Ent**).
- 24) Altura interna máxima de la órbita.
- 25) Ancho máximo del mastoide: otion - otion (**Puntos Ot-Ot**).
- 26) Ancho máximo del cóndilo occipital
- 27) Ancho máximo de la base de los procesos paraoccipitales.
- 28) Ancho máximo del foramen magnum.
- 29) Altura del foramen magnum: basion - opisthion (**Puntos B-Op**).
- 30) Ancho máximo del neurocráneo: eurion - eurion (**Puntos Eu-Eu**).
- 31) Ancho mínimo del frontal (tomado por encima de la órbita a lo ancho de ambos lados).
- 32) Ancho máximo de la órbita = Ancho máximo frontal: Ectorbital - Ectorbital (**Puntos Ect-Ect**).
- 33) Ancho mínimo de la órbita: entorbital - entorbital (**Puntos Ent-Ent**).
- 34) Ancho del Zigomático: zygion - zygion (**Puntos Zy-Zy**).
- 35) Ancho máximo de los nasales.



- 36) Ancho máximo de los premaxilares.
- 37) Ancho máximo del palatal: (medida a través del borde externo de los alvéolos).
- 38) Basion - Punto más alto de la cresta nugal superior.
- 39) Alto del ceratóforo lateralmente (medida tomada por debajo de la roseta y por encima de la órbita).
- 40) Longitud del neurocráneo: Pto. Medio sutura sagital – acrociónion.

3.7.3. Maxilar superior

Serie dentaria (Figura 3)

- 1) Largo del P2
- 2) Ancho del P2
- 3) Largo del P3 (tomado a nivel del borde labial)
- 4) Ancho del P3
- 5) Largo del P4
- 6) Ancho del P4
- 7) Largo del M1
- 8) Ancho del M1
- 9) Largo del M2
- 10) Ancho del M2
- 11) Largo del M3
- 12) M3 ancho
- 13) Ancho del proceso palatino a nivel de las fosas ptérigo-palatina
- 14) Ancho del proceso palatino entre el M1 y M2
- 15) Ancho del proceso palatino a nivel del PM 2

3.7.4. Mandíbula

- 1) Largo del i1
- 2) Ancho del i1
- 3) Largo del i2
- 4) Ancho del i2



- 5) Largo del i3
- 6) Ancho del i3
- 7) Largo del i4
- 8) Ancho del i4
- 9) Largo del p2
- 10) Ancho del p2
- 11) Largo del p3
- 12) Ancho del p3
- 13) Largo del p4
- 14) Ancho del p4
- 15) Largo del m1
- 16) Ancho del m1
- 17) Largo del m2
- 18) Ancho del m2
- 19) Largo del m3
- 20) Ancho del m3
- 21) Longitud de la serie dentaria premolar
- 22) Longitud de la serie dentaria molar
- 23) Longitud de la serie dentaria total
- 24) Alto de la mandíbula
- 25) Longitud de la mandíbula

3.7.5. Húmero (Figura 4)

- 1) **GL:** longitud máxima. Vista anterior o posterior.
- 2) **GLC:** longitud máxima desde el punto más extremo de la cabeza humeral hasta el punto más distal del borde medial de la tróclea (epicóndilo medial: el más corto). Vista lateral.
- 3) **SD:** ancho mínimo de la diáfisis. Diámetro mediolateral tomado en el tercio medio de la diáfisis. Vista caudal o craneal.
- 4) **DDm:** profundidad media de la diáfisis. Diámetro anteroposterior, medida tomada en el mismo punto y perpendicular a la medida anterior. Vista lateral.



5) **GBD:** ancho máximo de la diáfisis. Diámetro mediolateral a la altura de la tuberosidad deltoidea. Vista posterior.

6) **GDD:** profundidad máxima de la diáfisis. Diámetro anteroposterior a la altura de la tuberosidad deltoidea. Vista lateral.

7) **BDd:** ancho distal de la diáfisis. Medida tomada donde comienza la fosa olecraneana. Vista posterior.

8) **DDd:** profundidad mínima de la diáfisis. Distancia tomada en el mismo punto y perpendicular a la medida anterior. Vista medial o lateral

***Epífisis proximal**

9) **Bp:** ancho máximo de la epífisis proximal. Vista proximal.

10) **GDT:** profundidad máxima de la tuberosidad mayor o lateral. Vista proximal.

11) **GDp:** profundidad máxima de la epífisis (diámetro anteroposterior, perpendicular al ancho máximo). Vista proximal.

12) **DH:** profundidad de la cabeza humeral. Diámetro anteroposterior. Medida tomada desde el borde craneal o anterior de la cabeza hasta la superficie articular. Vista proximal

13) **BH:** ancho de la cabeza. Medida tomada perpendicular a profundidad de la cabeza, evitando la tuberosidad media. Vista proximal.

***Epífisis distal**

14) **Bd:** ancho máximo de la epífisis distal. Vista distal o anterior.

15) **BT:** ancho máximo de la tróclea. Se toma la tróclea desde la vista craneal y se incluyen dentro de las patas del calibre los bordes más externos de los cóndilos medial y lateral. Medida paralela al eje longitudinal del cóndilo sobre su cara craneal o anterior.

16) **BTC:** ancho mínimo en el centro de la tróclea, medida paralela al eje de rotación de la articulación, tomada a lo largo de la tróclea en su cara anterior con las puntas del calibre en el centro de cada lado de la tróclea. Vista anterior.

17) **HTC:** altura central de la tróclea. Medida tomada en el diámetro mínimo de la tróclea. Vista anterior.



- 18) **HTm:** altura máxima del epicóndilo medial de la tróclea. Se debe medir sobre la faceta articular del epicóndilo. Vista medial o anterior.
- 19) **DTm:** profundidad o longitud del epicóndilo medial de la tróclea. Vista medial.
- 20) **HTI:** altura máxima del epicóndilo lateral de la tróclea. Medir sobre la faceta articular del epicóndilo. Vista lateral o anterior.
- 21) **DTI:** profundidad o longitud del epicóndilo lateral de la tróclea. Vista lateral.

3.7.6. Radio (Figura 5)

- 1) **GL:** longitud máxima. Tomada desde la superficie articular proximal del cúbito hasta la superficie articular distal en su cara medial. Vista medial o anterior.
- 2) **LI:** longitud de la parte lateral del radio. Medida tomada desde la superficie articular proximal del radio hasta la superficie articular distal lateral. Vista lateral o anterior.
- 3) **BDm:** ancho medio de la diáfisis (diámetro mediolateral; tercio medio de la diáfisis). Vista anterior.
- 4) **SDD:** profundidad mínima o diámetro anteroposterior. Medida transversal al ancho medio de la diáfisis y tomada en el mismo lugar. Vista lateral o medial
- 5) **SD:** ancho mínimo de la diáfisis. Medida tomada en el cuello por debajo de la epífisis proximal. Vista anterior
- 6) **DDp:** profundidad proximal de la diáfisis. Medida tomada en el mismo punto y transversal a la anterior. Vista lateral o medial.

*Epífisis proximal

- 7) **Bp:** ancho máximo de la epífisis proximal. Vista proximal o anterior.
- 8) **BFp:** ancho máximo de la faceta o superficie articular proximal. Medida tomada en el mismo plano que la anterior en sentido mediolateral, desde el borde medial hasta el borde lateral de la superficie articular. Vista proximal.
- 9) **GDR:** profundidad máxima de la superficie articular de la cavidad glenoidea. Vista proximal.



10) **GDC**: profundidad máxima de la carilla de articulación lateral. Vista proximal.

***Epífisis distal**

11) **Bd**: ancho máximo de la epífisis. Vista distal

12) **BFd**: ancho máximo de la faceta articular distal. Medición tomada en el mismo plano que la medida anterior. Vista distal.

13) **GDFd**: profundidad máxima o diámetro anteroposterior de la faceta articular lateral. Vista distal.

14) **GDd**: Profundidad máxima del proceso articular distal. Medida perpendicular a Bd. Vista distal.

15) **GDM**: profundidad máxima de la superficie articular carpiana medial. Diámetro anteroposterior medido sobre la faceta articular medial desde el borde más anterior. Vista distal.

3.7.7. Ulna (Figura 6)

1) **GL**: longitud máxima tomada desde el punto más alto del olécranon al punto más distal de la epífisis distal. Vista anterior o posterior.

2) **LO**: longitud del olécranon. Distancia tomada desde el punto medio más alto del extremo del proceso del olécranon hasta la apófisis ancónea. Vista lateral.

3) **BO**: ancho de la tuberosidad del olécranon. Medida tomada en sentido mediolateral. Vista anterior o posterior.

4) **DO**: profundidad –diagonal– del olécranon. Medida tomada en sentido anteroposterior. Representa generalmente el ancho máximo del proceso olecraneano. Vista lateral.

5) **SDO**: profundidad –diagonal– mínima del olécranon. Medida tomada en sentido anteroposterior. Vista lateral.

6) **GDR**: profundidad máxima de la superficie articular proximal de la cavidad glenoidea. Vista proximal.

7) **GBSn**: Ancho máximo de la escotadura semilunar. Medida tomada en sentido mediolateral, perpendicular al eje del proceso del olécranon sobre el punto más distal de la faceta de la escotadura. Vista dorsal.



8) **DSn**: profundidad de la escotadura semilunar. Medida transversal del eje del proceso del olécranon. Vista dorsal.

3.7.8. Tibia (Figura 8)

1) **GL**: longitud máxima. Medida tomada desde los tubérculos de la espina proximal hasta lo más extremo de la epífisis distal. Vista anterior.

2) **LI**: longitud lateral. Medida tomada desde la superficie articular del cóndilo lateral de la epífisis proximal hasta la superficie articular del maléolo lateral de la epífisis distal. Vista anterior.

3) **BDC**: ancho central de la diáfisis. Medida tomada en sentido mediolateral. Vista anterior.

4) **DDC**: profundidad central de la diáfisis. Medida tomada en sentido anteroposterior en el mismo punto que la anterior. Vista lateral.

5) **SD**: ancho mínimo de la diáfisis. Medida tomada en el tercio distal de la diáfisis. Vista anterior.

6) **SDD**: profundidad mínima o diámetro anteroposterior. Medida perpendicular al ancho mínimo de la diáfisis. Vista medial o lateral.

7) **BTN**: ancho del cuello de la tuberosidad. Medida tomada en el punto de unión de la tuberosidad con la cresta tibial. Vista anterior.

3.7.9. Metapodios (Metacarpo; Figuras 7) (Metatarso; Figura 9)

1) **GL**: longitud máxima. Vista posterior

2) **GLI**: longitud máxima de la parte lateral. Vista posterior

3) **SD**: ancho máximo de la diáfisis. Medida tomada en el tercio medio de la diáfisis. Vista posterior

4) **DDm**: profundidad media o diámetro anteroposterior en el centro de la diáfisis. Vista lateral o medial

5) **BDD**: ancho distal o diámetro transversal distal de la diáfisis. Medida tomada en el mismo punto y transversal a la profundidad mínima de la diáfisis. Vista posterior



6) **SDD**: profundidad mínima de la diáfisis. Diámetro dorsoplantar tomado en el tercio distal de la diáfisis. Vista medial o lateral

7) **GBDG**: ancho máximo del surco posterior de la diáfisis. Medida tomada en sentido mediolateral en el tercio medio de la diáfisis, donde el surco se encuentra más marcado y antes que comience a disminuir sus bordes. Vista posterior

* **Epíffisis proximal metacarpo**

8) **Bp**: ancho máximo de la epíffisis o diámetro transversal de la epíffisis. Vista proximal

9) **Dp**: profundidad máxima de la epíffisis. Diámetro anteroposterior. Vista proximal

10) **GBFI**: ancho máximo de la faceta articular externa o lateral. Vista proximal

11) **LFI**: longitud máxima de la faceta articular lateral o externa o del cuarto carpiano en los MC y del cuarto tarsiano en MT. Vista proximal

12) **GBFm**: ancho máximo de la faceta articular medial o interna. Vista proximal

13) **LFm**: longitud máxima de la faceta articular medial o interna o del segundo y tercer carpiano en los MC y del tercer tarsiano en los MT. Vista proximal

* **Epíffisis proximal metatarso**

14) **BPml**: ancho de la sección posterior proximal del metatarso. Medida tomada en sentido mediolateral desde el borde más externo de la faceta lateral hacia el extremo de la faceta medial del proceso posterior. Vista proximal

* **Epíffisis distal metapodios**

15) **Bd**: ancho máximo de la epíffisis o diámetro mediolateral. Vista distal

16) **Dd**: profundidad máxima de la epíffisis o diámetro anteroposterior. Vista distal

17) **WCM**: ancho del cóndilo medial. Vista posterior

18) **WCL**: ancho del cóndilo lateral. Vista posterior

19) **DVM**: profundidad o diámetro anteroposterior del reborde del cóndilo medial. Vista distal o medial

20) **DEM**: Profundidad o diámetro anteroposterior de la tróclea externa del cóndilo medial. Vista medial o distal



-
- 21) **DIM:** profundidad o diámetro anteroposterior de la tróclea interna del cóndilo medial. Vista distal
 - 22) **DVL:** profundidad o diámetro anteroposterior del reborde del cóndilo lateral. Vista distal o lateral
 - 23) **DEL:** profundidad o diámetro anteroposterior de la tróclea externa del cóndilo medial. Vista lateral o distal
 - 24) **DIL:** profundidad o diámetro anteroposterior de la tróclea interna del cóndilo lateral. Vista distal



4. ÁREA DE ESTUDIO

4.1. CONTEXTO GEOGRÁFICO

Existen diferentes puntos de vista respecto a la división geográfica del actual territorio argentino dada su diversidad de ambientes, climas y relieve. Desde el punto de vista geográfico, Aparicio (1958) divide al territorio, en grandes regiones dependiendo del clima y relieve, los que determinan la distribución de las especies. De esta manera, reconoce para la Argentina: la región Pampeana, región Chaqueña, región Mesopotámica, Sierras Pampeanas, Noroeste, región Andino-Cuyana, Patagonia-andina y Patagonia-extraandina. Este criterio geográfico ha sido la base utilizada en la caracterización biogeográfica y zoogeográfica (Cabrera y Willink, 1973; Ringuelet, 1961).

Ringuelet (1961), clasifica el territorio argentino desde un punto de vista zoogeográfico, en tres grandes Subregiones (I, II Y III), que se dividen a su vez en Dominios, Distritos y Sectores (**Mapa 1**):

I. *Guayano-brasileña*:

- 1) Dominio Subtropical: Distrito Misionero
Distrito Chaqueño
Distrito Tucumano - Salteño
Distrito Mesopotámico: Sector Septentrional
Sector Meridional
Sector Entrerriano
- 2) Dominio Pampásico: Sector Tandilico
Sector Costero

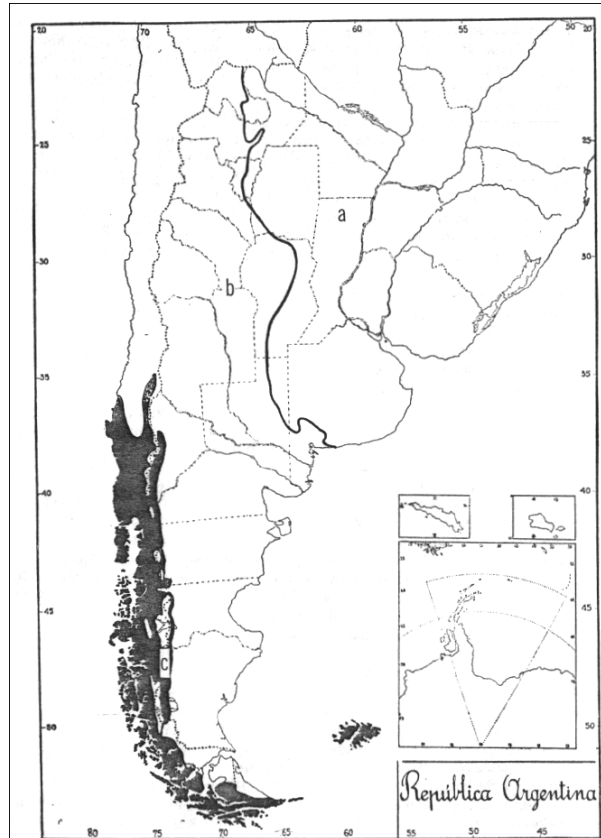
II. *Andino-patagonico*:

- 3) Dominio Andino: Distrito Sud-oriental
Distrito Subandino
- 4) Dominio Patagónico
- 5) Dominio Central o subandino



III. Araucano:

6) Dominio Austral-cordillerana: Distrito Continental Distrito Malvinense



Mapa 1. Subregiones de la región Neotrópica que interesan a la Argentina. a: Subregión Guayano-brasileña. b: Subregión Andino-Patagónica. c: Subregión Araucana. (En Argentina abarca una estrecha franja interrumpida de la cordillera patagónico-fueguina, con las islas Malvinas; en Chile abarca casi todo el territorio meridional a partir de los 38° de latitud S). (Extraído de Ringuelet, 1960).

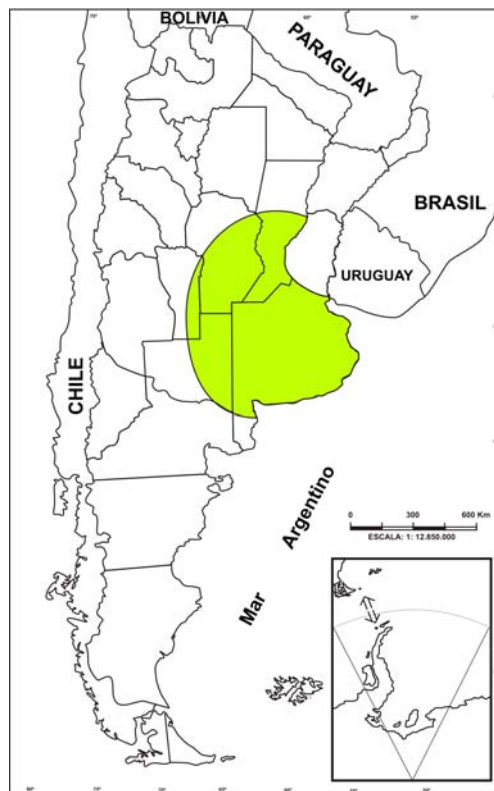
Este trabajo de tesis, está dirigido al estudio de los ciervos pleistocenos que se encuentran comprendidos dentro de las áreas extraandinas de la Argentina, y fuera del sector bonaerense de la región Pampeana.

A continuación se proporciona una síntesis de cada una de las regiones comprendidas dentro del área en estudio de esta tesis. En este sentido, se siguió la clasificación establecida por Aparicio (1958), y se consideró en ella, la división establecida por Ringuelet (1961), pero sólo a nivel de subregiones; ellas se caracterizan de la siguiente manera:



1. Región Pampeana

Dentro de la región Pampeana se diferencian tres subregiones, apoyadas en los aspectos geomorfológicos que presenta: Pampa ondulada, Pampa deprimida y Pampa alta. Los límites de la región Pampeana son: hacia el norte, la región Mesopotámica y llanura Chaqueña; al oeste, las Sierras Pampeanas y región de Cuyo; al sur limita con la Patagonia-extraandina y al este con el Océano Atlántico y el río de La Plata. Está compuesta por el centro-sur de la provincia de Santa Fe, centro-sur de Córdoba, parte del este de San Luis, noreste de La Pampa y casi toda la provincia de Buenos Aires, excepto su extremo sur (**Mapa 2**). Según el esquema de clasificación propuesto por Ringuelet (1961), esta región comprendería el Dominio Pampásico y el Dominio Central o Subandino; el primero correspondiente a la Subregión *Guayano-brasileña* y el último a la Subregión *Andino-Patagonica* (**Mapa 1**).



Mapa 2. Región Pampeana



2. Región Chaqueña

Esta región limita al norte con Bolivia y Paraguay; al oeste, con la región de las sierras pampeanas y el Noroeste; al sur con la llanura Pampeana y al este, con la región Mesopotámica. Abarca la provincia de Formosa, Chaco, este de Salta, parte de Santiago del Estero y centro-norte de Santa Fe (**Mapa 3**). Según Ringuelet (*op. cit*) la región Chaqueña estaría incluida dentro de la subregión *Guayano-brasileña* (**Mapa 1**).



Mapa 3. Región Chaqueña

Según Cabrera y Wiillink (1973), esta región comprende en la Argentina el norte de nuestro país hasta Córdoba, San Luis y Santa Fe, desde la base de la cordillera, hasta las riberas del río Paraná y algo más al este en el noroeste de Corrientes. En un contexto geomorfológico, abarca llanuras y sierras de poca elevación. Posee un clima continental con lluvias estivales que varían entre los 500 mm en el oeste a los 1200 mm en el este. La temperatura media anual varía entre 20° y 23° C. En cuanto a la vegetación, predominan los bosques xerófilos



caducifolios, con estratos herbáceos de gramíneas, Cactáceas y Bromeliáceas. Desde una perspectiva zoogeográfica, existe una marcada diferencia entre la fauna de la parte oriental, húmeda y la occidental más seca.

3. Región Mesopotámica

La región Mesopotámica es la única que presenta límites bien marcados, ya que éstos se encuentran establecidos por accidentes naturales como el río Paraná y el Uruguay (Herbst y Santa Cruz, 1985). Esta región comprende un clima subtropical, y en ella se diferencian dos grandes áreas de acuerdo al régimen fluvial: la oriental, con precipitaciones durante todo el año que alcanzan los 1.000 mm , y la occidental con un período seco invernal que puede prolongarse hasta ocho meses.



Mapa 4. Región Mesopotámica

Se distinguen en la región Mesopotámica tres unidades geomorfológicas claramente definidas: la meseta misionera, que es la más septentrional y presenta un relieve bien pronunciado; la unidad constituida por Corrientes y

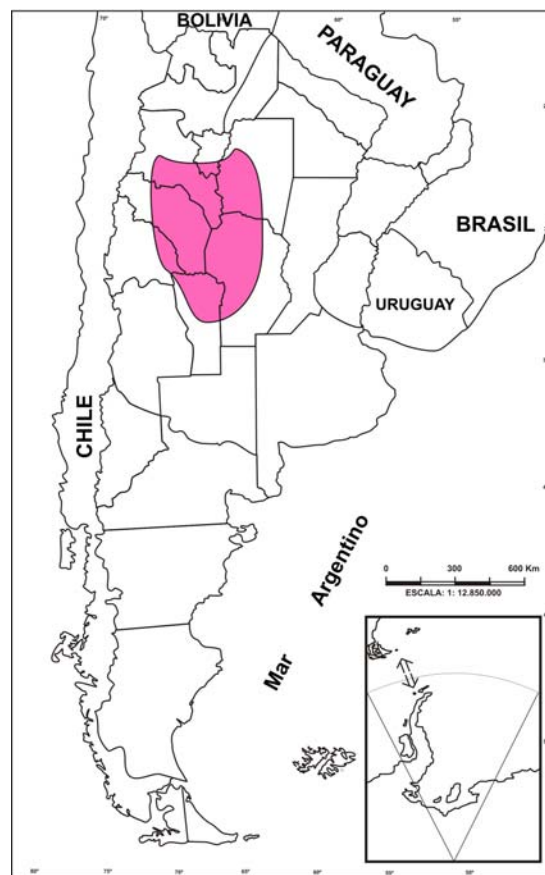


Entre Ríos, que se encuentra al sur de la anterior y tiene un relieve suavemente ondulado; y finalmente, el delta del río Paraná que constituye la unidad más austral (Gentili y Rimoldi, 1979) (**Mapa 4**).

Según Ringuelet (*op. cit*), la región Mesopotámica se encuentra dentro de la Subregión *Guayano-brasileña* (**Mapa 1**).

4. Sierras Pampeanas

Las Sierras Pampeanas deben su existencia a los movimientos terciarios que fracturaron la peneplanicie en diferentes bloques, algunos de los cuales se hundieron y otros se elevaron. Los bloques elevados, constituyen las actuales Sierras Pampeanas (Aparicio, 1958).



Mapa 5. Sierras Pampeanas

Esta región se encuentra en la zona centro-oeste de nuestro país limitada por las regiones Pampeana, Chaqueña, Cuyana y el Noroeste. Está conformada por las sierras de Córdoba (Sierra Grande y Sierra Chica), San Luis (Sierra de



Comechingones y de San Luis), Tucumán (Sierra del Aconquija), Catamarca (Sierra de Fiambala, de Ambato y de Ancastio), La Rioja (Sierra Brava, del Valle Fértil, de Velasco, de Sañogasta, de Chepes y de Ulapes), San Juan (Sierra de Famatina) y Santiago del Estero (Sierra de Sumampa, que se extiende hasta Córdoba) (**Mapa 5**). Según Ringuelet (*op. cit*), las sierras pampeanas forman parte de la subregión *Guayano-brasileña* (**Mapa 1**).

5. Noroeste

Esta región se encuentra limitada al norte con Bolivia; al sur con las Sierras Pampeanas y Andes centrales; al oeste, con Chile y al este, con la llanura chaqueña. Desde el punto de vista físico se diferencian tres ambientes: la Puna, la Cordillera Oriental y las Sierras Subandinas. El Noroeste argentino comprende la provincia de Catamarca, el sector oeste de Santiago del Estero, Tucumán, Salta y Jujuy (Aparicio, 1958) (**Mapa 6**). Ringuelet (*op. cit*) incluye el noroeste argentino, en la subregión *Guayano-brasileña* (**Mapa 1**).



Mapa 6. Sierras Pampeanas



6. Patagonia-extraandina

El área que comprende la Patagonia-extraandina limita hacia el norte, con la región de Cuyo y la llanura Pampeana; al oeste y sur, con Patagonia Andina y Chile; y al este con el mar Argentino. Se extiende hasta el Estrecho de Magallanes prolongándose hasta las planicies de Tierra del Fuego, conformando bajo el nivel del mar la plataforma continental que incluye las Islas Malvinas. Abarca las provincias de Neuquén, Río Negro, Chubut, Santa Cruz y Tierra del Fuego (Aparicio, 1958) (**Mapa 7**). Según Ringuelet, esta región corresponde a la subregión *Andino-Patagonica* (**Mapa 1**).



Mapa 7. Región Extraandina



4.2. LOCALIDADES FOSILIFERAS ESTUDIADAS

A continuación se presenta un marco de referencia de cada una de las provincias con yacimientos pleistocenos, de las que se han exhumado los restos fósiles de ciervos aquí estudiados. Se mencionan además, algunos aspectos geomorfológicos de cada una de ellas, así como también una descripción general de las Formaciones portadoras de fósiles, en los casos en los cuales se tiene conocimiento acerca de la procedencia estratigráfica precisa de los restos.

4.2.1. Provincia de Chaco

La provincia de Chaco forma parte de la gran región Chaqueña, geográficamente se ubica a los 24° y 28° de latitud S y entre los 58° y 63° de longitud O, con una superficie aproximada de 99.633 Km². Según Iriondo y García (1993), se caracteriza por presentar un clima árido a semiárido con una larga estación seca que se prolonga de marzo a septiembre. Más específicamente, esta provincia tiene un clima subtropical, existiendo diferencias muy marcadas entre el Distrito Oriental (más seco, cuyas precipitaciones tienen un promedio anual de 600 mm aproximadamente) y el Distrito Occidental (más húmedo, con precipitaciones que alcanzan hasta los 1200 mm anuales).

Los ciervos actualmente presentes en Chaco son: *Mazama americana* (corzuela colorada) y *Mazama guazoubira* (corzuela parda) (Dellafiore y Maceira, 2001; Canevari y Balboa, 2003), aunque históricamente fueron avistados en la zona *Blastoceros dichotomus* (ciervo de los pantanos) y *Ozotoceros bezoarticus* (venado de las Pampas), que hoy tienen una distribución más restringida, dada la reducción de su territorio natural.

4.2.1.1. Geomorfología

Desde el punto de vista geomorfológico la provincia del Chaco se compone de extensas llanuras. El Cuaternario en ella, está representado por los grandes abanicos aluviales de los ríos Salado, Bermejo, Pilcomayo, Parapetí y Grande (este último fuera del territorio argentino), que fluyen desde las



montañas del oeste hacia los ríos Paraguay y Paraná; además, la Faja Paraguay-Paraná y los depósitos eólicos (Iriondo, 1999a; Iriondo y Paira, 2007). Según Iriondo (1992), los sedimentos más antiguos de la provincia del Chaco corresponden al Lujanense. Por encima de ellos, se encontrarían limos eólicos y derrames de limos aluviales depositados bajo condiciones secas durante el Último Máximo Glacial (UMG), denominados por Iriondo (1990) como Formación Urundel. Rabassa *et al.* (2005), establecen el UMG en *ca.* 25.000 – 16.000 años AP, mientras que para Thompson (2000), y Cook y Vizy (2006) el UMG se dio hacia los 18.000 años AP.

Hasta el momento, no puede hacerse una asignación estratigráfica precisa de los restos, dada la falta de estudios de los sedimentos portadores de los fósiles en la provincia de Chaco.

4.2.2. Provincia de Corrientes

La provincia de Corrientes se ubica aproximadamente entre los paralelos 27° y 30° de latitud sur, y los 56° y 58° de longitud oeste; tiene una superficie que abarca unos 88.000 Km² y forma parte de la región Mesopotámica. Dentro de dicha región, Corrientes es casi una isla ya que se encuentra limitada al norte y al oeste por el río Paraná, al este con el río Uruguay, y al sur con la provincia de Entre Ríos a través de los ríos Guayquiraró y Mocoetá (Herbst y Santa Cruz, 1985). El clima, que no es homogéneo, puede describirse en líneas generales como mesotermal, es decir cálido templado sin estación seca en otoño y con veranos cálidos. Las precipitaciones anuales rondan los 900 a 1000 mm, situación que varía de este a oeste, y de norte a sur.

Los ciervos actualmente presentes en esta área son: *Blastocerus dichotomus*, *Ozotoceros bezoarticus*, *Mazama americana* y *Mazama guazoubira* (Dellafiore y Maceira, 2001; Canevari y Balboa, 2003), aunque históricamente la distribución de los dos primeros taxones era más amplia que actualmente.



4.2.2.1 Geomorfología

Desde el punto de vista geomorfológico, Corrientes forma parte de la cuenca sedimentaria del Paraná, la cual está cubierta por sedimentos que transforman el relieve en una extensa llanura. Esta llanura, se prolonga hacia el sur y oeste de la provincia mostrando suaves colinas hacia el este, sobre todo en el límite con la provincia de Misiones. A lo largo de las barrancas del río Paraná afloran dos unidades litoestratigráficas pleistocenas denominadas Formación Toropí y Formación Yupoí, de donde fueron exhumados numerosos restos de ciervos fósiles (Herbst y Santa Cruz, 1985). Para Iriondo y Kröling (2008), ambas Formaciones constituyen una sola (Formación Toropí-Yupoí). Esta Formación no afloraría hacia el este de la provincia de Corrientes en las costas del río Uruguay y ríos interiores, como lo establecieron Herbst y Santa Cruz (1985). En ese sector del río Uruguay, la unidad expuesta corresponderían en realidad, a la Formación Tapebicua, datada en 18.000 años AP (Iriondo y Kröling, 2008).

I. Formación Toropí

La Fm. Toropí aflora a lo largo de las barrancas del río Paraná, desde la ciudad de Ituzaingó en el este, y desde Corrientes hacia el sur, hasta el límite con la provincia de Entre Ríos (donde se continúa) (Herbst y Santa Cruz, 1985). También aflora en los arroyos y afluentes del río Paraná, como en el Arroyo Toropí, la localidad tipo. El Arroyo Toropí está ubicado a 10 km al sur de la ciudad de Bella Vista, y es el lugar donde la Formación Toropí alcanza su máxima potencia, alrededor de los 6-8 m. de espesor. Desde el punto de vista litológico, está compuesta por “arenas arcillosas, limos arenosos y en parte arcillas arenosas”. Su límite estratigráfico superior está dado por la Formación Yupoí, y el inferior por la Formación Ituzaingó, para la cual se estima una antigüedad pliocena (Herbst y Santa Cruz, 1985). Análisis efectuados a los sedimentos de la Formación Toropí con la técnica por Luminiscencia Estimulada Ópticamente (OSL), arrojaron como resultado una edad de 50.000 AP, esto es Lujanense (Pleistoceno tardío) (Tonni *et al.*, 2005).



II. Formación Yupoí

La Formación Yupoí suprayace a la Formación Toropí, por lo que la distribución geográfica a lo largo de las barrancas del río Paraná es casi la misma, aunque en algunos tramos no se la encuentra. Aparece además, a lo largo de las barrancas de los actuales cauces que atraviesan la provincia, constituyendo la Formación pleistocena con mayor extensión areal. Cuando aflora, tiene espesores que llegan a los 8-10 m. Según su descripción litológica (Herbst y Santa Cruz, 1985), está representada por areniscas bastante pelíticas hasta pelitas bastante arenosas, con proporciones variables de ambos componentes, de color gris, verdoso, castaño claro e incluso hasta rojizos. Sus límites estratigráficos superior e inferior están dados directamente por el suelo actual y por la Formación Toropí, respectivamente. Entre las Formaciones Toropí y Yupoí, no existe una verdadera discordancia, sino más bien en algunos casos una "costra" y en otros un horizonte arcilloso de pocos centímetros de espesor, que indicarían cambios de condiciones de depositación; sin embargo, esta situación está discutida, en tanto la "costra" puede ser de desarrollo post deposicional. La base de la Formación Yupoí, por encima de la duricostra, dio una edad OSL de 35.000 años AP (Tonni et al., 2005).

4.2.3. Provincia de Formosa

La provincia de Formosa se ubica entre los 22° y 26° de latitud sur y los 58° y 62° de longitud oeste. Forma parte de la región Chaqueña o el Gran Chaco Sudamericano que es una llanura interior, dentro de la que comprende un área de aproximadamente 72.066 Km². El clima es subtropical con lluvias uniformes durante todo el año en el este; a orillas del río Paraguay las máximas precipitaciones oscilan entre los 1000 y 1200 mm anuales, mientras que en el resto del territorio muestra una estación seca en el invierno.

Actualmente en esta provincia la fauna de ciervos está representada por, *Mazama americana*, *Mazama guazoubira* y *Blastoceros dichotomus*, este último restringido al sector oriental de Formosa (Dellafiore y Maceira, 2001; Canevari y



Balboa, 2003). Históricamente existía otro representante del grupo en la zona, *Ozotoceros bezoarticus*, hoy ausente y restringido a unas pocas poblaciones en Argentina (Dellafiore y Maceira, 2001).

4.2.3.1. Geomorfología

Los sedimentos de la provincia de Formosa, fueron definidos como una serie de grandes abanicos aluviales, generados por los grandes ríos que fluyen desde las montañas del oeste hacia los ríos Paraguay y Paraná (Zurita *et. al.*, 2009). Estos abanicos comprenden varias unidades sedimentarias, depositadas en diferentes épocas del Cuaternario (Iriondo, 1993). Durante el Ultimo Máximo Glacial (30.000 - 19.000 años AP; Mix *et al.*, 2001) y el Holoceno tardío (3.500 - 1.400 años AP) existieron climas áridos en la región, que provocaron el desarrollo de campos de dunas y mantos de loess. En los lapsos temporales mencionados, se formaron al este de la región depósitos palustres, producto de la acumulación de polvo eólico sobre ambientes de pantano Iriondo (1987).

El Gran Chaco estuvo dividido desde un punto de vista ambiental en tres grandes sistemas durante gran parte del Pleistoceno: **a)** el Chaco Occidental; **b)** el Chaco Oriental y **c)** la Faja Paraguay-Paraná. En este contexto, el Chaco Oriental está formado por las áreas distales de los mega-abanicos de los principales ríos (Iriondo, 1984). La acumulación sedimentaria en dichas áreas fue permanentemente de sedimentos finos en ambientes palustres. Esos grandes pantanos dominan el Chaco Oriental y están cruzados por algunas fajas fluviales de menores dimensiones. El depósito durante las épocas húmedas se produjo mediante aportes aluviales, y en forma de lluvias de polvo sobre los pantanos en épocas secas (Iriondo, 2007). Este substrato palustre del Chaco Oriental ha sido descrito formalmente como Formación Fortín Tres Pozos (Iriondo, 2007).

I. Formación Fortín Tres Pozos

Esta unidad se encuentra ampliamente distribuida, especialmente en todo el lóbulo de derrame del río Bermejo; forma las áreas distales de los ríos Pilcomayo, Bermejo y Salado. Su espesor varía entre 15 a 25 m y la coloración



de los sedimentos puede ser gris verdoso a marrón grisáceo en perforaciones y marrón claro en afloramientos; su granulometría es limo arcillosa, con perfil grano-decreciente. De acuerdo a Iriondo (1987) y desde un punto de vista litológico, gran parte de los sedimentos que integran estos abanicos están constituidos por limo y arcilla, y la fracción de arena es escasa, limitada en algunas fajas. Iriondo (2007), por correlación con formaciones geológicas pampeanas adyacentes, le atribuye una edad correspondiente al Pleistoceno tardío.

4.2.4. Provincia de Entre Ríos

La provincia de Entre Ríos forma parte de la región Mesopotámica, está localizada latitudinalmente entre los 28° y 32° sur, y los 58° y 60° de longitud oeste, abarcando un área de aproximadamente 70.000 km². Los principales ríos que la delimitan: Paraná y Uruguay, además de sus tributarios, son los que determinan la morfología de su paisaje. Uno de los tributarios más importantes, lo constituye el Río Gualeguay, que divide a la provincia en dos amplias regiones (Iriondo, 1998; Aceñolaza, 2007). Las precipitaciones oscilan entre los 1200 y 1000 mm anuales, en el este y el oeste respectivamente. El clima desarrollado actualmente es húmedo subtropical, con temperaturas medias anuales de 19° C en el límite norte y de 17° C en el sur, cerca de la provincia de Buenos Aires.

Los ciervos actualmente presentes en Entre Ríos son *Blastocerus dichotomus* y *Mazama guazoubira* (Dellafiore y Maceira, 2001; Canevari y Balboa, 2003). Según Cabrera y Yepes (*op. cit*) *Ozotoceros bezoarticus* también estuvo presente en el área, en épocas pasadas.

4.2.4.1. Geomorfología

La geomorfología de Entre Ríos difiere a lo largo de su borde Oriental y Occidental, delimitados por los ríos Uruguay y Paraná respectivamente. Su paisaje es el resultado de una serie de acontecimientos, dados por un lado, por fallas producidas en el basamento cristalino, y por el otro, por la depositación



en los terrenos bajos de sedimentos de origen marino, fluvial y/o eólico (Iriondo, 1987).

Las fallas que afectan la provincia de Entre Ríos son dos, siendo la fractura Tostado-Guaaleguaychú una de las más antiguas ya que se produjo durante el Paleozoico. Esta se dirige en sentido noroeste-sureste y la divide en dos unidades geomorfológicas diferentes. Por otro lado se encuentra la falla del Paraná que abarca cuatro tramos: de Corrientes a Goya; Goya-Reconquista a La Paz; Ituzaingó-La Paz a El Cerro y hacia el sur la fractura se desarrolla en sentido perpendicular a la anterior, llegando hasta el delta del Paraná y el río de La Plata. Estas fallas indican que la región está sometida constantemente a esfuerzos generalizados de compresión (Iriondo, 1987). En Entre Ríos, afloran varias Formaciones depositadas durante el Pleistoceno, repartidas a lo largo de su borde oriental y occidental. Las del borde oriental son, Fm. Arroyo Feliciano, Fm. San Salvador y Fm. El Palmar; mientras que en el borde occidental siguiendo el mismo orden que el anterior, corresponden a: Fm. Hernandarias, Fm. La Juanita, Fm. Punta Gorda, Fm. San Salvador Fm. Arroyo Feliciano y Fm. Tezanos Pinto (Ferrero, 2009).

I. Formación Tezanos Pinto

Se trata de la unidad loésica aflorante en la provincia de Entre Ríos (Iriondo, 1980) y el sur de Santa Fe (Iriondo, 1987), formando parte de la región Pampeana norte (Iriondo, 1980). La composición litológica de estos sedimentos, incluye limos con bajas proporciones de arena fina y arcilla, atravesados por canalículos radiculares y escasos poros tubulares. Su coloración es castaño clara, de textura friable y permeable, siendo un depósito muy calcáreo en la parte inferior, y con contenido de CaCO_3 bajo o nulo en la parte superior (Kröhling y Orfeo, 2002).

En la zona de interfluvio, se diferencian dos miembros separados por una discordancia erosiva intraformacional: el miembro inferior y superior. El miembro inferior es un loess de 2 a 3 m de potencia, de consolidación media, representado por pantanos no permanentes con períodos de exposición



subaérea. El miembro superior tiene una potencia algo mayor, de 2 a 4 m de espesor, y se trata del loess pampeano típico. Es friable, masivo y algo calcáreo también depositado en ambientes subaéreos (Kröhling y Orfeo, 2002).

Iriondo (1987) adjudicó a estos depósitos una antigüedad referida al Pleistoceno final. Dataciones por termoluminiscencia (TL) realizadas al miembro inferior de esta formación, indican que se habría depositado hacia los 35.890 ± 1.030 y 31.690 ± 1.620 años AP, mientras que el superior lo habría hecho a los 8150 ± 400 y 9390 ± 630 años AP (Kröhling, 1999). La depositación de esta Formación, es atribuida a la acción eólica bajo condiciones climáticas áridas a semiáridas, correspondientes en parte al EIO2 (ca. 28.000 -10.000 años AP) y (EIO1) (Kröhling, 1999).

4.2.5. Provincia de Santa Fe

La provincia de Santa Fe se ubica entre los 28° y 34° de latitud sur, y los 58° y 60° de longitud oeste. Abarca un área de aproximadamente 133.007 km^2 .

La inclusión de la provincia en dos zonas geográficas como la región Chaqueña al norte y la región Pampeana al sur, marca dos ambientes climáticos claramente diferenciados. La parte norte, se caracteriza por su temperatura elevada, con promedios de 21° C y precipitaciones entre 800 y 1.100 milímetros anuales, que disminuyen hacia el oeste. Por otro lado, la porción Pampeana norte, posee un clima templado con temperaturas moderadas, que disminuyen de norte a sur por influencia de la latitud, con una media anual de 17° C . Las precipitaciones regulares decrecen del noreste al sudoeste y su media anual es de 944 mm.

Actualmente en la provincia de Santa Fe se cita la presencia de *Blastocerus dichotomus*, *Mazama guazoubira* y *Ozotoceros bezoarticus*. Este último se encuentra restringido al norte de la provincia, siendo su registro histórico mucho más amplio para esta misma región.



4.2.5.1. Geomorfología

Esta provincia es parte de la gran llanura Chaco-Pampeana, formada en gran medida por sedimentos cuaternarios continentales depositados sobre formaciones terciarias de origen marino y continental (Iriondo, 1987). Santa Fe está dividida geomorfológicamente en bloques elevados, hundidos y basculados formados a partir de un gran número de fallas dispuestas a lo largo y ancho de casi toda la provincia (Iriondo, 1987). Entre estas fracturas se destacan principalmente dos, una de ellas divide a Santa Fe longitudinalmente hacia el centro, en dos regiones desiguales y la otra se extiende hasta la provincia de Córdoba. Iriondo (1982), estableció una posible antigüedad Pleistoceno medio para ambas fallas.

El dominio fluvial en la provincia de Santa Fe abarca el área sudeste de la llanura Chaqueña con características geomorfológicas y ecológicas definidas. Dentro de este dominio se destacan el sistema de los ríos Salado, Bermejo y Paraná.

Los sedimentos de origen eólico, se encuentran hacia la zona sur y fueron transportados por vientos del sudoeste bajo condiciones secas y frías, constituyendo un ambiente desértico en el que se depositó un manto de loess que constituye la Formación Tezanos Pinto (Iriondo, 1987).

El Pleistoceno en esta provincia está representado por varias Formaciones denominadas: Formación Carcarañá (informal), Formación Tezanos Pinto y Formación San Guillermo (Iriondo, 1987). La falta de precisión en las procedencias de los materiales, impiden su asignación estratigráfica a alguna de ellas.

4.2.6. Provincia de Neuquén

La provincia de Neuquén forma parte de la Patagonia, esta ubicada entre los 36° y 41° de latitud sur, y los 70° y 71° de longitud oeste y posee un clima de tipo continental frío con estación templada. En la región de la Cordillera de los Andes, este es frío y húmedo, con temperaturas que oscilan entre los 5-12 °C y



precipitaciones que alcanzan los 2.000 mm anuales. En la zona montañosa, al norte del lago Aluminé, el clima es semiárido, con precipitaciones entre 150 y 300 mm anuales. En el resto de la provincia es frío, seco, ventoso y con lluvias inferiores a 150 mm. Esta provincia tiene una extensión aproximada de 94.078 Km².

Los representantes de la familia Cervidae que actualmente habitan el Neuquén son *Hippocamelus bisulcus* y *Pudu pudu*.

4.2.6.1. Geomorfología

En su relieve se distinguen dos zonas principales: el oeste montañoso, con abundantes lluvias, lagos y vegetación; y la parte oriental propia de la meseta patagónica, con pocas precipitaciones y muy árida. La cordillera se divide en los Andes de transición y los Andes Patagónicos, mientras que la región Extraandina de esta provincia, comprende el sistema de los Patagónides y las Mesetas o Terrazas Patagónicas. El sistema Patagónico, se inserta entre la cordillera y las mesetas, está formado por sierras aisladas compuestas por sedimentos marinos, que fueron cubiertos posteriormente por rocas volcánicas. Las Mesetas o Terrazas Patagónicas por su parte, también denominadas Escudo Nord-Patagónico, conforman un basamento de antiguas rocas cristalinas que descienden en forma escalonada, desde la cordillera hasta el mar.



5. RESULTADOS

5.1. CLAVE PARA LA DETERMINACIÓN DE CIERVOS FÓSILES EN BASE A LA MORFOLOGÍA DE LAS ASTAS

Se propone aquí una nueva clasificación basada en los trabajos de Ameghino (1889) y Menegaz (2000), con la inclusión de nuevas observaciones. Consideramos que para el estudio de este carácter tan particular en los ciervos, es necesario contar con una clave que permita determinar de manera más precisa al espécimen bajo estudio. De esta forma, distribuimos los representantes de los géneros y especies analizadas según la morfología de las astas, en cinco grupos diferentes:

Grupo A: *astas multirramosas asimétricas con eje principal no palmado:* ramas dispuestas a distancia variable unas de otras, sobre un eje principal cilíndrico o cilíndrico-aplastado.

I - De tamaño medianas a grandes.

- Astas desde robustas a algo gráciles en los individuos adultos. En las formas muy jóvenes son pequeñas y marcadamente gráciles.

- Garceta ubicada muy próxima a la roseta o bien a una distancia máxima de 64 mm en algunos ejemplares. Bifurcada en las formas adultas, aunque también puede ser trifurcada, pero esto se presenta raras veces. En los individuos jóvenes es siempre simple.

- Dirección de la garceta antero-externa, dispuesta formando un ángulo agudo u obtuso con el resto de la vara.

- Pedúnculo que varía entre los 11 - 64 mm de longitud dada la proximidad de la garceta a la roseta.

- Eje principal o vara, de sección cilíndrico-aplanada en toda su longitud.



- Vara curvada en forma de una "S" pronunciada, en algunos ejemplares vista internamente parece casi recta hasta el 3º candil, terminada en una corona palmada bi o trifurcada que involucra a los últimos mogotes.

- 4º candil dirigido hacia atrás, mientras que el resto de las ramificaciones (1º, 2º, 3º candil y corona) se encuentran orientadas hacia delante.

- Ramas o candiles dispuestos a distancia variable uno de otro.

- Asta recorrida en toda su longitud por una línea o surco poco profundo pero bien definido, que se aprecia en la cara interna y externa, así como también en menor medida a lo largo de los mogotes o ramas.

- Presencia de tubérculos transversales bien marcados, que se distribuyen principalmente sobre la cara interna y el borde posterior de la vara. Con menor frecuencia, también pueden observarse en la cara anterior de algunos ejemplares: (*Morenelaphus*)

II - De tamaño pequeñas

- Aastas muy gráciles.

- Garceta simple, ubicada a cierta distancia de la roseta.

- Pedúnculo bien definido, con una longitud entre 40-53 mm., dado que la garceta se encuentra a mayor distancia de la roseta que en el género *Morenelaphus*.

- Eje principal cilíndrico en sección, curvado en forma de lira o "S" muy suave y terminado en puntas.

- Asta completamente lisa en toda su longitud, es decir sin presencia de surcos, crestas ni tubérculos: (*Paraceros*)

Grupo B: *astas multirramosas asimétricas con eje principal palmado:* ramas dispuestas sobre un eje principal ensanchado, a distancia variable unas de otras, formando una palma o abanico.

- De gran tamaño y muy robustas, comparables en dimensiones y complejidad a las astas de *Blastocerus dichotomus* (ciervo de los pantanos).



- Garceta robusta y bifurcada en las formas adultas, siendo simple en los individuos jóvenes, ubicada a variable distancia de la roseta y ensanchada en sentido transversal.

- Pedúnculo aplanado transversalmente con forma de "V" en sección y medianamente largo, de base circular pequeña y fuertemente inclinada hacia delante y el plano sagital; o bien cilíndrico, recto y largo, de forma columnar en algunos ejemplares, con base circular grande y robusta.

- Asta aplanada en toda su extensión sobre todo a nivel de las bifurcaciones, con las ramas cilíndrico-aplastadas dispuestas en forma de abanico en los especímenes adultos. En las formas jóvenes, la vara presenta gran desarrollo y aparece como un eje principal recto y ensanchado, que soporta pocas ramas dispuestas en un mismo plano y poco divergentes entre sí.

- Ambas caras del asta recorridas por surcos y estrías longitudinales muy pronunciadas, sobre todo a nivel de las ramas.

- Presencia de tubérculos, en algunos casos distribuidos por toda el asta de forma irregular.

- Cara interna con gran concavidad, y externa marcadamente convexa haciendo que todas las ramas del asta se inclinen fuertemente hacia el plano sagital: (*Antifer*):

Grupo C: *astas multirramosas asimétricas con presencia de lámina ósea basal:* ramas dispuestas formando una lámina ósea proximal, con la rama posterior cilíndrica casi recta.

- De tamaño mediano a grande. Vista de perfil las ramas proximales del asta se ven como una delgada lámina.

- Garceta simple o quizás bifurcada, formando parte de la lámina ósea.

- Pedúnculo completamente ausente como en el ejemplar tipo, o con poco desarrollo.



- Presencia de surcos y crestas longitudinales muy suaves en ambas caras del asta.

- Astas con las ramas unidas desde su base hasta las 2/3 partes de su longitud, formando una lámina ósea proximal. De esta lámina, quedan únicamente libres las puntas de esas ramas, dispuestas todas sobre un mismo plano y a distancia variable unas de otras.

- Rama posterior larga y cilíndrica terminada en una horquilla, desprendida del borde posterior de la lámina proximal. Constituye una rama completamente independiente y morfológicamente destacable del resto de las ramas del asta: (*Epieuryceros*)

Grupo D: *astas bifurcadas y rebifurcadas:*

III - Astas simplemente bifurcadas, caracterizadas por una división dicotómica que puede ser simétrica o asimétrica, y ocurrir a variable distancia de la roseta, aunque casi siempre es próxima a ésta.

- Pedúnculo ensanchado transversalmente, corto y en algunos casos inexistente, dependiendo a la altura que se produce la bifurcación del asta.

- Asta recorrida por crestas longitudinales bien marcadas, sobre todo a nivel del pedúnculo: (*Hippocamelus*)

IV - Astas rebifurcadas, caracterizadas por una primera división dicotómica simétrica, seguida de una segunda división simétrica o subigual de la rama anterior y posterior respectivamente.

- Pedúnculo cilíndrico, ensanchándose hacia la primera bifurcación, largo y robusto.

- Asta recorrida en toda su extensión por crestas y surcos longitudinales bien marcados, con presencia de abundantes tubérculos claramente diferenciados y distribuidos al azar: (*Blastocerus*)

Grupo E: *astas simples:* presentan una sola rama estiliforme puntiaguda, sin bifurcación: (*Mazama*)



5.2. ANALISIS SISTEMÁTICO Y ANATÓMICO

El análisis morfológico y morfométrico detallado de nuevos ejemplares de ciervos fósiles y extintos, permitió por un lado ampliar la diagnosis de algunos taxones y por el otro, derivó en un ajuste de la nomenclatura utilizada hasta el momento.

Si bien el registro pleistoceno de la familia Cervidae es muy rico en las áreas extrandinas de la Argentina, como pudo constatarse en el Capítulo 3, muchos de los materiales que de allí provienen se encuentran incompletos o han preservado porciones no diagnósticas para su determinación a nivel específico. En este contexto, se describen a continuación aquellos ejemplares considerados relevantes, y que han aportado información única que ayudo no sólo a mejorar la sistemática del grupo, sino además, proporcionó nuevo y más completo conocimientos acerca de cada taxón.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Orden Artiodactyla Owen, 1848

Suborden Ruminantia Scopoli, 1777

Infraorden Pecora Lineo, 1758

Superfamilia Cervoidea Simpson, 1931

Familia Cervidae Gray, 1821

Subfamilia Odocoileinae Pocock, 1893

Tribu Odocoileini Webb, 1974



5.2.1. GENERO *Epieuryceros* Ameghino 1889

Antecedentes

Ameghino fundó en su obra de 1889 dos nuevos géneros, *Antifer* y *Epieuryceros*, el primero representado por la especie *Antifer ultra* y el segundo por *Epieuryceros truncus*, ambos referidos a porciones de astas. Como ya se especificó en el Capítulo 2, la validez de ambos taxones fue cuestionada durante mucho tiempo por diversos autores (Lydekker, 1893 y 1915; Carette, 1922; Cabrera, 1929; Churcher, 1966).

En 1932, Kraglievich argumentó convincentemente a favor de la existencia de ambos géneros como entidades independientes, estableciendo además para *Antifer* las dos especies actualmente aceptadas: *Antifer ultra* y *Antifer ensenadensis*.

En 1945 Castellanos fundó una nueva especie sobre la base de un asta completa a la que nominó *Epieuryceros proximus*, apoyando de ésta manera lo propuesto por Kraglievich (1932).

Bagnalasta en 1980, dio a conocer un asta casi completa que se encontraba depositada en la colección del Museo de La Plata, la que designó *Epieuryceros truncus scillatoi* (MLP 69-IX-8-12) (Lámina 1.b).

Menegaz (2000) consideró que las diferencias observadas por Bagnalasta (1980) no justificaban la denominación de una subespecie, dejándola sin efecto. Seguidamente, incluyó el ejemplar dentro de *Epieuryceros truncus* y adoptó la nomenclatura establecida por Kraglievich (1932) y Castellanos (1945), la que actualmente considera como válidas las formas extintas *Antifer ultra*, *Antifer ensenadensis*, *Epieuryceros truncus* y *Epieuryceros proximus*.

Es importante aclarar que el ejemplar tipo de *Epieuryceros truncus* se encuentra perdido hace varios años quedando de él, además de su descripción original, sólo la figura publicada por Ameghino (1889) (Lámina 1a).

Como lo estableció Bagnalasta (1980), el espécimen por ella descrito, reproduce los caracteres mencionados por Ameghino para el ejemplar tipo.



A continuación, se presenta la descripción detallada y el análisis anatómico de los nuevos ejemplares atribuidos a *Epieuryceros truncus*. Los mismos fueron comparados con el ejemplar MLP 69-IX-8-12 (Bagnalasta, 1980).

Epieuryceros truncus Ameghino, 1889

SINÓNIMOS

Epieuryceros truncus Ameghino, 1889; 1984; 1898

Cariacus ultra Lydekker, 1893

Epieuryceros truncus Castellanos, 1924; 1945

Blastocerus sp. Churcher, 1966

Epieuryceros truncus truncus Bagnalasta, 1980

Epieuryceros truncus scillatoi Bagnalasta, 1980

Epieuryceros truncus Menegaz, 2000

Materiales referidos: MMP 4837, asta derecha casi completa (Lámina 2) (Tabla 1)

Procedencia geográfica y estratigráfica: arenas verdes, aproximadamente a 20 km. de Necochea. Provincia de Buenos Aires. Lujanense.

Descripción: el asta es de tamaño mediano y muy grácil, a diferencia del ejemplar MLP 69-IX-8-12 que es más grande y robusta. Se encuentra proximalmente rota, así que no puede establecerse con exactitud la longitud del pedúnculo, ni a que distancia de la base se disponía la roseta. Aunque si se considera la porción conservada y el hecho de que el pedúnculo no presenta casi desarrollo en los demás ejemplares de esta especie, puede hipotetisarse que seguramente era muy corto.

Morfológicamente, el asta está conformada por una lámina ósea anterior proximal con forma de palma y una larga rama posterior cilíndrica.

La lámina ósea proximal es ensanchada transversalmente y está conformada por la fusión de cuatro ramas desde su base, las que quedan libre



sólo en las puntas y le otorgan el aspecto palmado. De estas cuatro puntas la primera y más larga corresponde a la garceta, y a partir de ella, las demás van disminuyendo su tamaño. En esta lámina se distingue una cara interna suavemente cóncava y una cara externa plana, ambas recorridas por surcos y estrías longitudinales.

La rama posterior nace a continuación del borde posterior de la lámina ósea, como también sucede en el ejemplar descrito por Bagnalasta (1980), pero aquí, constituye una larga prolongación cilíndrica perfectamente independiente del resto de las ramas y bifurcada a cierta distancia, finalizando en una horquilla. Esta horquilla, presenta una rama anterior y una posterior también cilíndrica, la rama anterior es más corta que la posterior y se dirige hacia adentro. La rama posterior más larga, está rota en su extremo, pero puede verse como se dirigiría primero hacia fuera y luego hacia adentro de estar completa. Esta larga rama y su horquilla, están recorrida en toda su superficie por crestas longitudinales poco marcadas.

En el ejemplar MLP 69-IX-8-12, Bagnalasta (1980), no menciona como tal a esta alongada rama posterior cilíndrica. En primer lugar, porque está rota casi a nivel de la lámina ósea proximal y en consecuencia la considera junto a la rama adyacente parte de la horquilla terminal del asta. En segundo término, porque si bien se trata de una rama más robusta que el resto, no es cilíndrica, sino algo comprimida en sentido transversal. Este aplanamiento de la rama posterior no parece ser natural, sino más bien, el resultado del proceso tafonómico que sufrió el espécimen.

Materiales referidos: MMCIPAS G1-3663, porción de cráneo con el asta derecha (Lámina 3) (Tabla 1)

Procedencia geográfica y estratigráfica: arroyo del Medio, San Nicolás, provincia de Buenos Aires. Ensenadense.



Descripción

El asta es de tamaño mediano, está conformada por una lámina ósea anterior proximal y una rama posterior cilíndrica que se desprende de ella, rota en el espécimen.

Este ejemplar conservó gran parte de la roseta, la que presenta protuberancias óseas bien desarrolladas. Por encima de ella, se encuentra el pedúnculo el cual es corto, robusto y bien ancho.

Si bien la lámina ósea proximal no está completa, se observa en ella, dos de las puntas que le dan el aspecto palmado y el origen de otras tres faltantes. Entre ellas, la segunda punta tiene una longitud semejante a la del espécimen MMP 4837 y la cuarta si bien está rota, es de menor tamaño que la segunda. Las demás puntas junto a la garceta, no se conservaron en este ejemplar.

Como también sucede en el espécimen MMP 4837, la cara interna de la lámina proximal es suavemente cóncava, mientras que la externa es plana.

La rama posterior es cilíndrica y robusta, pero no puede apreciarse su longitud, pues se encuentra rota a unos centímetros de su origen. Esta rama se desprende a partir la cara externa de la lámina proximal, a diferencia de lo que sucede en los especímenes MMP 4837 y MLP 69-IX-8-12, donde se dispone a continuación de su borde posterior. Esta disposición diferente resulta muy llamativa, pero si se observa detenidamente el asta, parece responder a una malformación propia de la misma, estableciéndose así que su posición original es la observada en los ejemplares MMP 4837 y MLP 69-IX-8-12, es decir continua al borde posterior de la lámina proximal.

Dada la preservación del ejemplar no puede apreciarse si existen o no estrías longitudinales que lo recorran.

El cráneo es robusto y de tamaño mediano. De él sólo se conservó la porción del basicráneo, la bóveda craneal y los frontales con parte de ambos ceratóforos. Sus medidas se expresan en la Tabla 3C.

En vista anterior, los frontales son muy anchos y al parecer tenían la sutura sagital bien marcada. Este hueso se conservó un poco más allá de los forámenes supraorbitarios y muestra en vista lateral a nivel de los ceratóforos



un gran grosor. La distancia en este punto entre el extremo distal de los ceratóforos y la región supraorbitaria, es corta, en comparación a otros ejemplares extintos de gran tamaño como por ejemplo el espécimen MACN 11722 perteneciente a *Morenelaphus lujanensis*. Esta porción del frontal, se dirige en ambos taxones hacia delante y en sentido oblicuo respecto al resto del cráneo.

Los ceratóforos son cortos, anchos, robustos y muy divergentes entre sí, en consecuencia las astas se orientan de manera bien inclinada lateralmente.

La bóveda craneana es ancha y corta, y muestra una forma más bien cuadrada semejante a la observada en *Morenelaphus lujanensis*.

El basicráneo presenta la mayoría de sus huesos fracturados, lo único que se mantuvo casi intacto es la porción basilar del hueso occipital que es de forma triangular pero algo más angosta que en *Morenelaphus lujanensis* y finaliza distalmente en un canal más ancho y profundo, que corre entre los cóndilos del occipital.

La importancia de este espécimen radica en que conservó gran parte del cráneo con una de sus astas asociada. Hasta esta contribución, no se conocen ejemplares tan completos y los pocos asignados a esta especie se remiten sólo a las astas. De esta manera, el hallazgo de un cráneo aunque incompleto, viene a ampliar la diagnosis de esta especie tan cuestionada y acotada en el registro paleontológico.

Por otro lado, es importante mencionar que las astas así conformadas, no han sido observadas en ninguna especie actual ni extinta de América del Sur. Sin embargo, existe una notable semejanza de estos apéndices óseos con los del género *Bretzia* Fly y Gustafson 1974 de América del Norte. En este sentido, la diferencia entre este taxón y *Epieuryceros truncus*, está dada por el gran desarrollo que presenta el pedúnculo del asta de *Bretzia*, contrariamente a lo que sucede en la especie extinta de Argentina.

Dentro del género norteamericano, se reconocen dos especies con una distribución temporal muy distinta: *Bretzia pseudalces* del Plioceno tardío del



sudeste de Washington (Blancan V), y *Bretzia nebrascensis* del Pleistoceno tardío-Holoceno temprano de Nebraska (Gunnell y Foral, 1994).

5.2.1.1. Caracterización de una nueva combinación taxonómica: *Antifer proximus* (Castellanos, 1945)

Introducción

La especie *Epieuryceros proximus* Castellanos 1945, fue caracterizada en base a las figuras y diagnosis publicada por Ameghino (1889), no en su comparación con el ejemplar original.

La revisión de materiales de distintas colecciones posibilitó el análisis de nuevos y más completos especímenes de ciervos pleistocenos, lo que llevó a plantear como un problema nomenclatural, las semejanzas observadas entre *Epieuryceros proximus* y *Antifer ultra*. En este contexto, se realizaron comparaciones morfológicas y morfométricas entre materiales de *Epieuryceros truncus* (MLP 69-IX-8-12; MMP 4837 y MMCIPAS G1-3663), incluyendo la descripción del tipo referida en la obra de Ameghino (1889); ejemplares de *Antifer ultra* (MUFyCA 289; CICYTTP-PV-M-1-94; S3-E0-17; S3-E0-18; SGO-PV-245-1) y el espécimen tipo de *Epieuryceros proximus* (MUFyCA 418).

A partir de estos análisis se pudo constatar, que las diferencias entre *Antifer ultra* y *Epieuryceros proximus* se remiten a meras variaciones de tamaño, lo que resulta poco convincente para sostener la segregación en especies, de dos géneros distintos. Se comprobó además, que las dos especies de *Epieuryceros* distan una de otra, no sólo morfométricamente sino también desde el punto de vista morfológico; y por otro lado, que *Epieuryceros proximus* muestra mayores afinidades con el género *Antifer*.

Caracteres utilizados por Castellanos (1945), en la nominación de su nueva especie: *Epieuryceros proximus*

En la diagnosis original del género *Epieuryceros*, Ameghino (1889) lo describe de la siguiente manera: "Cuernos cortos y anchos, formados por una lámina



ósea en forma de abanico, que se ensancha inmediatamente encima de la corona para terminar en un borde delgado del cual salen cuatro o cinco puntas, poco marcadas” (Lámina 1a).

El ejemplar de *Epieuryceros proximus* (Lámina 7) muestra grandes diferencia con esta diagnosis proporcionada por Ameghino, por tal motivo a continuación se listan y analizan detalladamente los caracteres utilizados por Castellanos para argumentar la denominación de su nueva especie:

- ✓ **Disposición de las ramas del asta a partir de la rama posterior o principal:** Castellanos menciona que en *Epieuryceros proximus* todas las ramas del asta parten de la rama principal, condición que también se da en el género *Antifer* y que fue citada por Ameghino para el tipo de *Epieuryceros truncus*. Respecto a éste último taxón, es importante tener en cuenta lo observado en los nuevos y más completos ejemplares, donde las ramas se disponen de un modo muy diferente a *Epieuryceros proximus* y *Antifer ultra*. En este sentido como se mencionó en el punto anterior, el ejemplar MMP 4837 muestra una rama posterior que constituye una prolongación larga y cilíndrica, perfectamente independiente de las otras ramas y bifurcada a cierta distancia. La rama posterior se destaca morfológicamente del resto, ya que las demás, se unen desde su base hasta las 2/3 partes de su longitud, formando una lámina ósea proximal con las puntas libres, dispuestas todas sobre un mismo plano y a distancia variable unas de otras. En el género *Antifer* en cambio, al igual que en *Epieuryceros proximus*, el patrón de ramificación se distribuye a partir de la rama posterior. Si bien las demás ramas se disponen sobre un mismo plano a variable distancia unas de otras, están unidas a la rama posterior únicamente por su base, quedando completamente libres en el resto de su extensión. Es así como en estas dos formas extintas, no se forma ninguna lámina ósea basal, lo que difiere claramente de lo observado en los ejemplares de *Epieuryceros truncus*. Por el



contrario en ambas especies, la rama principal y el resto de los mogotes se disponen de tal manera que dan al asta el aspecto de una palma o abanico ensanchado transversalmente. Este ensanchamiento de las ramas, se presenta desde la porción distal del pedúnculo hasta las bifurcaciones.

- ✓ **Rama principal o posterior ensanchada:** éste rasgo fue citado para *Epieuryceros truncus* por Ameghino, sin embargo el análisis de nuevos y más completos ejemplares de esta especie como el MMP 4837 demuestra, como ya se describió, que la rama posterior es en realidad una prolongación cilíndrica horquillada, que difiere morfológicamente del resto de las ramas. Para el género *Antifer* en cambio, Ameghino (1889) postuló que "Los representantes de éste género se distinguen con facilidad por sus cuernos grandes, aplastados en todo su largo y fuertemente ensanchados en las bifurcaciones, tomando el aspecto de las del reno y del Megaloceros". La diagnosis enmendada hecha por Menegaz (2000) manifiesta que en *Antifer* "...la sección de la vara es achatada lateralmente con ensanchamiento marcado en las bifurcaciones, en el pedúnculo la sección es subcilíndrica, algo comprimida hacia arriba...". En este sentido, el análisis efectuado a materiales más completos de *Antifer ultra* (CICYTTP-PV-M-1-94; S3-E0-17; S3-E0-18; SGO-PV-245-1) (Láminas 6 y 7) mostró que al igual que en *Epieuryceros proximus*, la rama posterior es efectivamente ensanchada transversalmente, aunque la de *Antifer ultra* es más angosta en sentido anteroposterior (Tabla 2B).
- ✓ **Presencia de un borde posterior formando una cara angosta:** este carácter según lo expuso Ameghino, está presente en *Epieuryceros truncus*. Sí bien se lo observa en *Epieuryceros proximus*, no es un rasgo propio del género ya que en los especímenes de *Antifer ultra* también se encuentra. En este sentido, el borde posterior tanto en *Epieuryceros proximus* como en *Antifer ultra* comienza proximalmente muy ancho, con su base inclinada hacia adelante y



medialmente, y se vuelve más angosto hacia la parte distal. Además en ambas especies, se curva pronunciadamente hacia el plano sagital y muestra crestas longitudinales marcadas que recorren de extremo a extremo su superficie (Láminas 6 y 7). En el tipo de *Epieuryceros truncus*, este borde comienza igualmente ancho proximalmente y va adelgazándose hacia arriba, pero se diferencia en que es casi recto y sobre él se dispone una línea de tubérculos bien visibles, que son los únicos del asta (Ameghino, 1889). En los nuevos ejemplares de *Epieuryceros truncus*, este borde también es recto, mientras que en el tipo, es redondeado y no forma una cara angosta recorrida por tubérculo ni crestas longitudinales.

- ✓ **Cara interna cóncava y cara externa convexa:** en casi todos los ejemplares de *Epieuryceros truncus* la cara externa es casi plana y la interna presenta una concavidad apenas insinuada, a excepción del material tipo de ésta especie, para la que Ameghino mencionó una cara interna fuertemente cóncava. En *Epieuryceros proximus* y *Antifer ultra* la cara interna es marcadamente cóncava y la externa presenta una fuerte convexidad que hace que todas las ramas del asta se dirijan hacia el plano sagital, de ahí que el borde posterior presente tal curvatura.
- ✓ **Cara interna de la rama posterior con una depresión longitudinal que abarca desde el pedúnculo hasta la horquilla terminal:** en *Epieuryceros truncus* se observa sobre la cara interna una pequeña concavidad, pero ésta es poco excavada y se encuentra hacia el centro del asta a pocos centímetros de la base (Ameghino, 1889). Esto también se repite en los ejemplares MMP 4837 y MMCIPAS G1-3663. En el espécimen de *Antifer ultra*, CICYTTP-PV-M-1-94 en cambio, existe una marcada depresión longitudinal que se distribuye de igual manera que en *Epieuryceros proximus*, desde el pedúnculo a la horquilla terminal.



- ✓ **Cara externa con depresiones marcadas a nivel de las bifurcaciones:** este rasgo observado por Castellanos en *Epieuryceros proximus* se repite igualmente en los ejemplares de *Antifer ultra* MUFyCA 289; CICYTTP-PV-M-1-94; S3-E0-17; S3-E0-18; SGO-PV-245-1. En los más completos, puede verse claramente la presencia en la cara externa de depresiones bien marcadas entre la garceta y el segundo candil, y entre éste y el tercer candil. Este carácter no ha sido citado por Ameghino en *Epieuryceros truncus*, en su lugar, el autor describe en la cara externa una marcada depresión que corre a lo largo del borde posterior. Tampoco se observa en los ejemplares de la misma especie MLP N° 69-IX-8-12; MMP 4837 y MMCIPAS G1-3663. Castellanos además, hace mención en ésta cara, de la existencia de una gran depresión de base triangular superior que se ubica a nivel de la horquilla terminal. Depresión que también está marcadamente presente y dispuesta de igual forma, en el ejemplar CICYTTP-PV-M-1-94 de *Antifer ultra*.
- ✓ **Presencia de pedúnculo:** el ejemplar tipo de *Epieuryceros truncus*, según lo expuesto por Ameghino, carecía por completo de pedúnculo y en consecuencia el asta se ensanchaba directamente por encima de la base. El espécimen MLP 69-IX-8-12 presenta un pequeño esbozo de pedúnculo de 35,6 mm de longitud. Por su parte el ejemplar MMP 4837 tiene roto el pedúnculo, pero por la porción conservada puede verse que su longitud no debía diferir mucho de la del ejemplar MLP arriba mencionado. El otro espécimen de esta especie, MMCIPAS G1-3663, tiene un pedúnculo de 34,7 mm. de longitud. Por otro lado, el pedúnculo que presenta el tipo de *Epieuryceros proximus* está desarrollado de tal manera, que se diferencia perfectamente del resto del asta alcanzado una longitud de 51 mm. Sí bien su análisis permitió ver que en sección presenta forma de "V", esto no fue mencionado en



la diagnosis de Castellanos (1945). En los especímenes de *Antifer ultra*, el pedúnculo cumple con las mismas características de desarrollo y conformación en "V" que en *Epieuryceros proximus*, variando su longitud entre 43 y 70 mm. (ver Tabla 2B).

- ✓ **Cantidad de ramas:** Sí bien este es un rasgo muy variable ya que depende de la ontogenia del asta, aquí se lo cita como parámetro de comparación con el espécimen CICYTTP-PV-M-1-94, que corresponde al ejemplar de *Antifer ultra* más completo de Argentina, descubierto hasta el momento. En este sentido, Castellanos enumera en *Epieuryceros proximus* una primer rama o garceta bífida, una segunda y tercera ramas simples, además de un cuerpo o rama principal terminado en horquilla (Lámina 7). El ejemplar CICYTTP-PV-M-1-94 presenta exactamente el mismo patrón de ramificación, pero se diferencia en que su rama posterior es más angosta y grácil terminando en una horquilla más pequeña, ya que sus râmulas tienen poco desarrollo en comparación con las de *Epieuryceros proximus*. Ameghino representa en su reconstrucción a *Epieuryceros truncus*, de una manera muy distinta a *Epieuryceros proximus* y *Antifer ultra* (Lámina 1a). Para este autor el ejemplar habría tenido cuatro o cinco ramas incluyendo la garceta, todas ellas simples. En el ejemplar MLP N° 69-IX-8-12 (Láminas 1b) se observa el origen de seis ramas con la garceta. Los otros especímenes de *Epieuryceros truncus*, por ejemplo el MMP 4837 (Láminas 2) tiene en total cinco ramas, donde la posterior es cilíndrica bifurcada y las cuatro restantes forman la lámina ósea anterior. Por otro lado, el espécimen MMCIPAS G1-3663 (Láminas 3) tiene seis ramas, las cinco primeras forman la característica lámina ósea, y la posterior si bien está rota, es robusta y cilíndrica. En estos tres ejemplares el



plan de ramificación es totalmente distinto al de *Epieuryceros proximus*.

- ✓ **Finalización de la rama principal o posterior en horquilla terminal:** según lo manifestó Ameghino es posible que el asta de *Epieuryceros truncus* finalizara en dos puntas cortas, lo cual no podía apreciarse ya que el material estaba roto justo en esa parte. El ejemplar completo MMP 4837 permitió observar éste carácter, mostrando que el asta de ese taxón efectivamente termina en una horquilla. En este sentido, la diferencia con *Epieuryceros proximus* está dada por la morfología de la rama posterior, que en *Epieuryceros truncus* constituye un largo pedúnculo cilíndrico que se destaca por sobre el resto de las ramas (Lámina 2). En *Antifer ultra* y *Epieuryceros proximus* en cambio, la horquilla terminal se desprende de la rama posterior que es ensanchada transversalmente. Si bien ésta rama es la que forma el cuerpo del asta, no se destaca morfológicamente del resto.
- ✓ **Presencia de crestas y surcos longitudinales muy marcados:** este carácter se observa en las tres especies. A diferencia de *Epieuryceros truncus*, en *Antifer ultra* y en *Epieuryceros proximus*, las crestas y surcos son más marcados a nivel de las ramas que en el cuerpo principal. Éstas se distribuyen por toda la superficie del asta comenzando por el pedúnculo y siguiendo la forma de palma. En algunos especímenes de *Antifer* por ejemplo, a nivel del pedúnculo las crestas son muy fuertes y suelen dirigirse oblicuamente hacia la cara externa, pero este patrón no se observó en *Epieuryceros proximus*.
- ✓ **Primera rama o garceta bífida:** en el tipo de *Epieuryceros truncus* la primera rama se encontraba rota, pero Ameghino la describió de acuerdo a la porción conservada, como una prolongación ocular muy corta. El ejemplar MMP 4837 muestran que la garceta forma parte de la lámina ósea proximal, quedando libre únicamente su



punta que es bífida, y no muy larga. En el género *Antifer* al igual que en *Epieuryceros proximus*, la garceta es bien robusta y a cierta distancia variable se vuelve bífida. En consecuencia, las diferencias para éste carácter entre ambas especies están dadas a nivel morfométrico, y las variables observadas se dan en la longitud de las râmulas superior e inferior, la longitud total de la garceta y su diámetro anteroposterior y transversal (Tabla 2B). Por otro lado la orientación de la râmula superior en ambos es algo distinta, ya que en *Epieuryceros proximus* se dirige hacia arriba, afuera y adelante, mientras que en el espécimen CICYTTP-PV-M-1-94 lo hace hacia arriba, adentro y adelante. La rama inferior en cambio, se orienta hacia adentro y un poco adelante en *Epieuryceros proximus*, y hacia abajo, adelante y un poco hacia adentro en *Antifer ultra*.

- ✓ **Segundo candil simple dirigido hacia arriba, adelante y un poco adentro, ofreciendo una curvatura interna. Su nacimiento es común con el de la garceta y constituye un ensanchamiento de la rama principal:** en *Epieuryceros truncus* el segundo candil estaba roto, por lo que Ameghino no se ocupó de él en su descripción. En los demás ejemplares de *Epieuryceros truncus*, éste forma parte de la lámina ósea basal y es recto. En los especímenes CICYTTP-PV-M-1-94 y S3-E0-18 puede verse que el segundo candil se dirige como en *Epieuryceros proximus*, pero su origen no es común con el de la garceta, sino más bien independiente de ésta primera rama, lo que puede responder a una variación intraespecífica (Láminas 6 y 7).
- ✓ **Tercer candil simple, más cóncavo hacia delante que el segundo y doblado hacia arriba constituyendo un pequeño codo que se dirige hacia la horquilla terminal:** en *Epieuryceros truncus*, sucede con este carácter exactamente lo mismo que con el rasgo anterior, es decir que Ameghino no reparó en él en su diagnóstico, y en el



resto de los ejemplares de la misma especie forma parte de la lámina ósea. En *Antifer ultra* por el contrario, el tercer candil se dirige casi recto hacia adelante y adentro, pero no forma ningún codo hacia la horquilla terminal como en *Epieuryceros proximus*. Esto también puede responder a una variación intraespecífica.

- ✓ **Plan general del asta:** en *Epieuryceros truncus* el asta es muy característica, está conformada por una lámina ósea anterior basal ensanchada transversalmente formando una palma, de la que se desprende a partir de su borde posterior, una rama posterior cilíndrica y horquillada distalmente. Por el contrario, en *Epieuryceros proximus* y *Antifer ultra* el plan general del asta es el mismo y difiere completamente del de *Epieuryceros truncus*. Ambas especies presentan el asta ensanchada transversalmente desde la base hasta las bifurcaciones, y a partir de allí las ramas que se desprenden son comprimidas anteroposteriormente y dispuestas en forma de abanico.

Discusión de los resultados

A partir del análisis realizado, se pudo comprobar que los caracteres propuestos por Castellanos (1945) como exclusivos de *Epieuryceros proximus* no son tales, ya que se observan igualmente en el género *Antifer* y muchos de ellos particularmente en la especie *Antifer ultra*. En consecuencia *Epieuryceros proximus* presenta mayores similitudes con *Antifer ultra*, que con *Epieuryceros truncus*, lo que hace suponer que éstos dos estarían más emparentados entre sí. Sin embargo, ambos taxones presentan algunas pequeñas diferencias morfométricas siendo *Antifer ultra* de mayor tamaño que *Epieuryceros proximus*. En este sentido, se registraron resultados distintos en la longitud total del asta, su envergadura, la longitud del pedúnculo y la longitud de la garceta junto con sus râmulas (ver Tabla 2B). De igual modo, se han observado también algunas diferencias morfológicas tales como: la orientación de las râmulas de la garceta; el origen independiente del segundo candil respecto de la garceta; la ausencia



en el tercer candil de una curva hacia arriba en forma de pequeño codo dirigido hacia la horquilla terminal; y el desarrollo de la rama posterior y su horquilla terminal. Todas las diferencias observadas podrían responder tranquilamente a variaciones intraespecíficas, sino se considerara como un rasgo muy importante, la relación existente entre el tamaño general de las astas de ambas especies, con el desarrollo de cada una de sus ramas. En este contexto, si se tiene en cuenta que *Antifer ultra* es de mayor tamaño que *Epieuryceros proximus*, podríamos suponer que el asta CICYTTP-PV-M-1-94 representaría un estado ontogenético más avanzado que el del tipo MUFyCA 418. Si observamos ambos ejemplares podemos ver, que *Epieuryceros proximus* tiene la rama principal robusta, ancha y la horquilla terminal con dos ramas bien desarrolladas. Por el contrario *Antifer ultra*, tiene la rama principal más grácil, angosta anteroposteriormente y la horquilla presenta dos râmulas apenas diferenciadas, no pudiendo ser consideradas verdaderas ramas. Esta observación nos está indicando, contrariamente a lo esperado, que el asta de *Epieuryceros proximus* correspondería a un estado ontogenético más avanzado que el de *Antifer ultra*. En este sentido, tal condición sería posible sólo si ambos ejemplares pertenecieran a especies distintas, ya que la tendencia durante el desarrollo ontogenético de las astas, es al aumento de tamaño, complejidad y desarrollo de las ramas con la edad (ver Capítulo 2); o bien, que respondan a simples variaciones entre poblaciones distintas.

En este contexto, los resultados obtenidos son suficientes para apoyar la inclusión de la especie *Epieuryceros proximus* dentro del género *Antifer*. De igual modo, las diferencias encontradas entre ambos taxones deben ser tenidas en cuenta, hasta tanto no se cuente con otros ejemplares que señalen lo contrario. En consecuencia, se considera adecuado respetar el epíteto específico propuesto por Castellanos y referir el ejemplar MUFyCA 418 a *Antifer proximus* (Castellanos, 1945), estableciéndose así una nueva combinación sistemática.



5.2.1.2 Proposición de neotipo por extravío del tipo de *Epieuryceros truncus*

Ubicación institucional del tipo de *Epieuryceros truncus*

Como se expuso en el apartado anterior, el tipo de *Epieuryceros truncus* está perdido hace varios años y en su diagnóstico, Ameghino no indicó el número de colección del ejemplar ni su repositorio. Los diferentes autores que durante largo tiempo dudaron de la validez de este taxón, no estudiaron el material original, sino que basaron sus discusiones en la descripción hecha por Ameghino (1889). En este contexto, ninguno de ellos proporcionó información concerniente a la posible ubicación del material tipo.

Recién en 1966, Churcher en su estudio sobre... "*Status taxonómico de Epieuryceros...*" (Pág. 353) dice: "el ejemplar tipo de *E. truncus* fue localizado en la "colección Ameghino" del Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires por el señor Enrique J. Ortega, quien con la asistencia del Dr. Rosendo Pascual, ambos del Museo de La Plata, me envió un calco de él... la ficha del tipo dice N° 1114 CA (colección Ameghino).

La búsqueda exhaustiva del tipo de *Epieuryceros truncus* (MACN N° 1114 CA), durante los años 2006-2009 en la colección del Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires "Bernardino Rivadavia" (MACN), junto a sus curadores el Dr. Alejandro Kramarz y la Lic. Laura Cruz, confirman que efectivamente el ejemplar está extraviado, aunque el tipo ha sido debidamente asentado en el catálogo de la colección de Paleovertebrados de ese Museo.

Por otro lado teniendo en cuenta el antecedente de un calco del tipo, que al parecer fue hecho bajo la asistencia del Dr. Rosendo Pascual en el Museo de La Plata, se investigó junto a los curadores de esa colección acerca de su efectiva existencia. Al respecto, el Dr. Marcelo Reguero y el Lic. Lucas Pomi ambos a cargo de la colección de la División Paleontología de Vertebrados, han ratificado que no hay registros de esa réplica en los catálogos del Museo.

El extravío del tipo de una especie, cuya validez ha sido el centro de opiniones dispares a lo largo de estudios vinculados con la sistemática de los



ciervos extintos, implica la no resolución de los problemas nomenclaturales conexos. Para evitar confusiones futuras respecto a la identidad de *Epieuryceros truncus* es imprescindible la designación de un neotipo.

Neotipo

De acuerdo con lo establecido en el artículo 75 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Cuarta Edición) (Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, 2000) (ICZN): “*un Neotipo es el tipo portanombre de un taxón nominal de nivel especie designado bajo condiciones especificadas en éste Artículo si se cree que no existe ejemplar tipo portanombre... y un autor considere que para definir el taxón nominal de manera objetiva es necesario un tipo portanombre...*”.

En dicho Artículo, se enumeran una serie de requisitos que deben cumplirse en caso de la necesidad de la designación de un neotipo:

(1) Artículo 75.3.1 del ICZN: la designación del neotipo se hace bajo el explícito propósito de clarificar el estatus taxonómico o localidad tipo del taxón nominal; (2) Artículo 75.3.2: se debe proveer de una lista de caracteres, o una referencia a los mismos, que permita distinguir a la especie para la cuál se está asignando un neotipo de otros taxones; (3) Artículo 75.3.3: proveer de información suficiente que permita el reconocimiento del espécimen designado; (4) Artículo 75.3.4: mencionar explícitamente las razones por las cuales se considera que el tipo está perdido o destruido, y los pasos que se han dado para tratar de encontrarlo; (5) Artículo 75.3.5: aportar evidencia de que el neotipo concuerda con lo que se conoce del tipo portanombre previo, a través de la descripción original y otras fuentes, aunque el neotipo puede tener sexo o edad reproductiva diferente si esto asegura la estabilidad nomenclatural; (6) Artículo 75.3.6: dar evidencia de que el neotipo proviene de tan cerca como sea posible, de la localidad tipo original, y del mismo horizonte geológico o especie patrón que el tipo portanombre; (7) Artículo 75.3.7: hacer mención que el neotipo es propiedad de una institución educativa o científica, citada por su nombre, que mantiene una colección de investigación, con las condiciones apropiadas para la preservación del neotipo, y que éste es accesible para subsecuentes estudios.



Teniendo en cuenta los requisitos expuestos, en este trabajo de tesis se presenta toda la información requerida por el ICZN, para justificar la proposición del neotipo de la especie *Epieuryceros truncus* Ameghino.

- Elección del neotipo de *Epieuryceros truncus*

Son varios los atributos que deben tenerse en cuenta en la designación de un neotipo, ya que éste va a suplantar al tipo portanombre original. En consecuencia, el ejemplar elegido debe ser lo más similar posible y mostrar todas las características observadas en el tipo original, para así facilitar su reconocimiento por parte de ulteriores revisores.

En el apartado 5.2.1. se hizo mención de dos nuevos ejemplares de *Epieuryceros truncus*, el MMP 4837 y el MMCIPAS G1-3663, además del espécimen MLP 69-IX-8-12 descrito por Bagnalasta (1980) (Lámina 1b). El más completo de los tres es el MMP 4837, mientras que a los otros dos les falta la rama posterior, de la que conservan algo más de su porción proximal. Por otro lado, el ejemplar MMCIPAS G1-3663 está asociado a una porción del cráneo que incluye los frontales y parte del basicráneo. Si bien estos caracteres son importantes en la determinación del neotipo, ya que se trata de ejemplares más completos que el original, también lo es la localidad de procedencia de cada uno de ellos. En este sentido, la ficha del espécimen MLP 69-IX-8-12 señala que el material proviene de la Formación Ensenada, de los alrededores de La Plata provincia de Buenos Aires. El tipo de *Epieuryceros truncus*, según Ameghino (1889), procede del “ensenadense” o “pampeano inferior” del Puerto de La Plata, en Ensenada. Los otros dos ejemplares tienen procedencias distintas a las del tipo, como se detalla en el acápite 5.2.1.

En resumen, el material estudiado por Bagnalasta es un ejemplar en buen estado de preservación aunque algo restaurado, en el que pueden observarse los caracteres referidos por Ameghino en la designación del tipo, teniendo asimismo igual procedencia estratigráfica y procedencia geográfica próxima a la del tipo original. De esta manera, cumple perfectamente con los requisitos del ICZN enunciados más arriba en el Artículo 75.



Dado que el material ya fue estudiado, no se desarrollan aquí los caracteres que comparte con el tipo original, que han sido descriptos por Bagnalasta (1980).

- *Epieuryceros truncus*

Holotipo: (MACN 1114 CA)

Material: porción de asta muy fragmentaria.

Procedencia: Puerto de La Plata. Ensenada. Formación Pampeana. Edad Ensenadense.

Neotipo: (MLP 69-IX-8-12)

Material: asta casi completa.

Procedencia: alrededores de La Plata, provincia de Buenos Aires. Formación Ensenada.

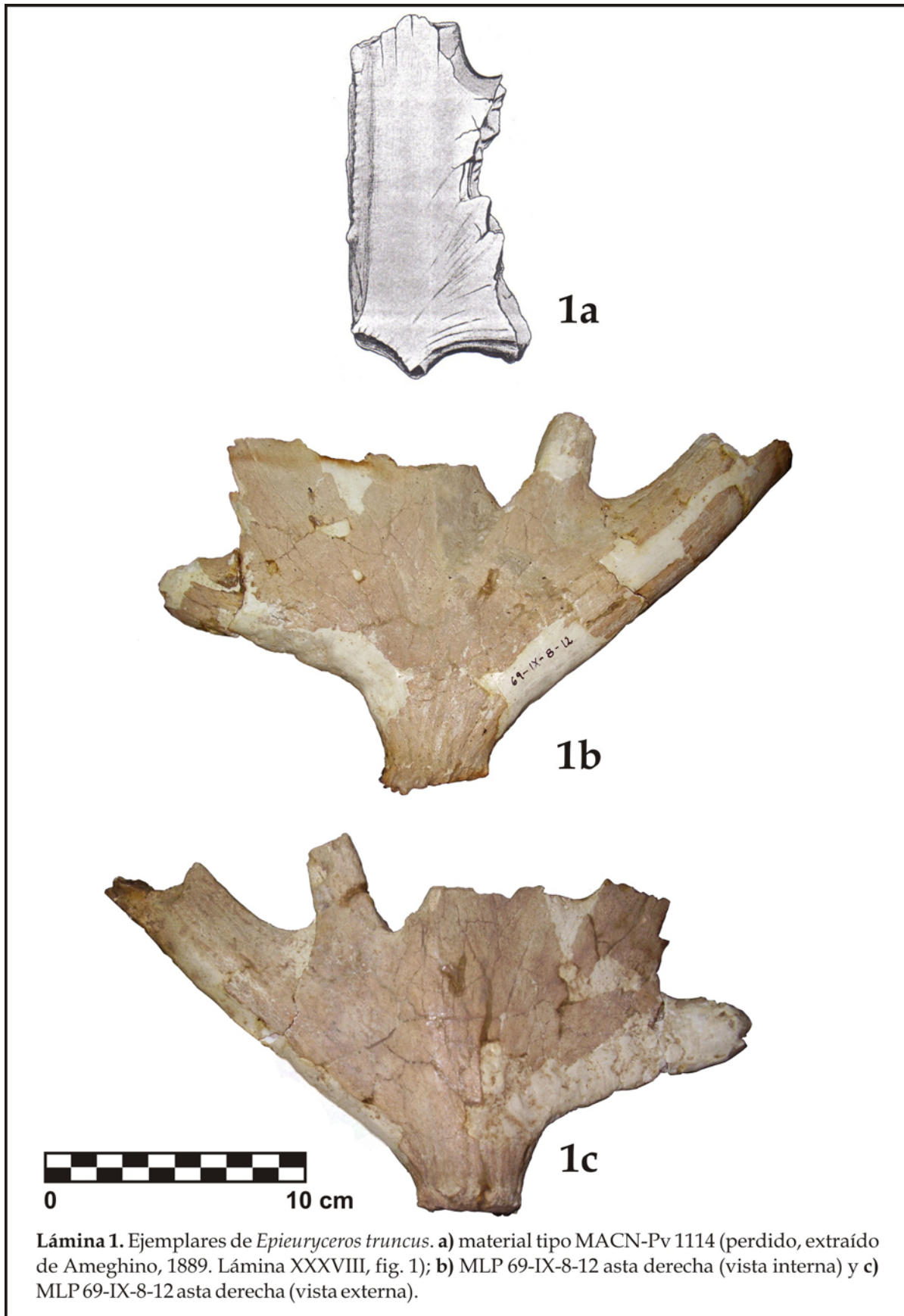
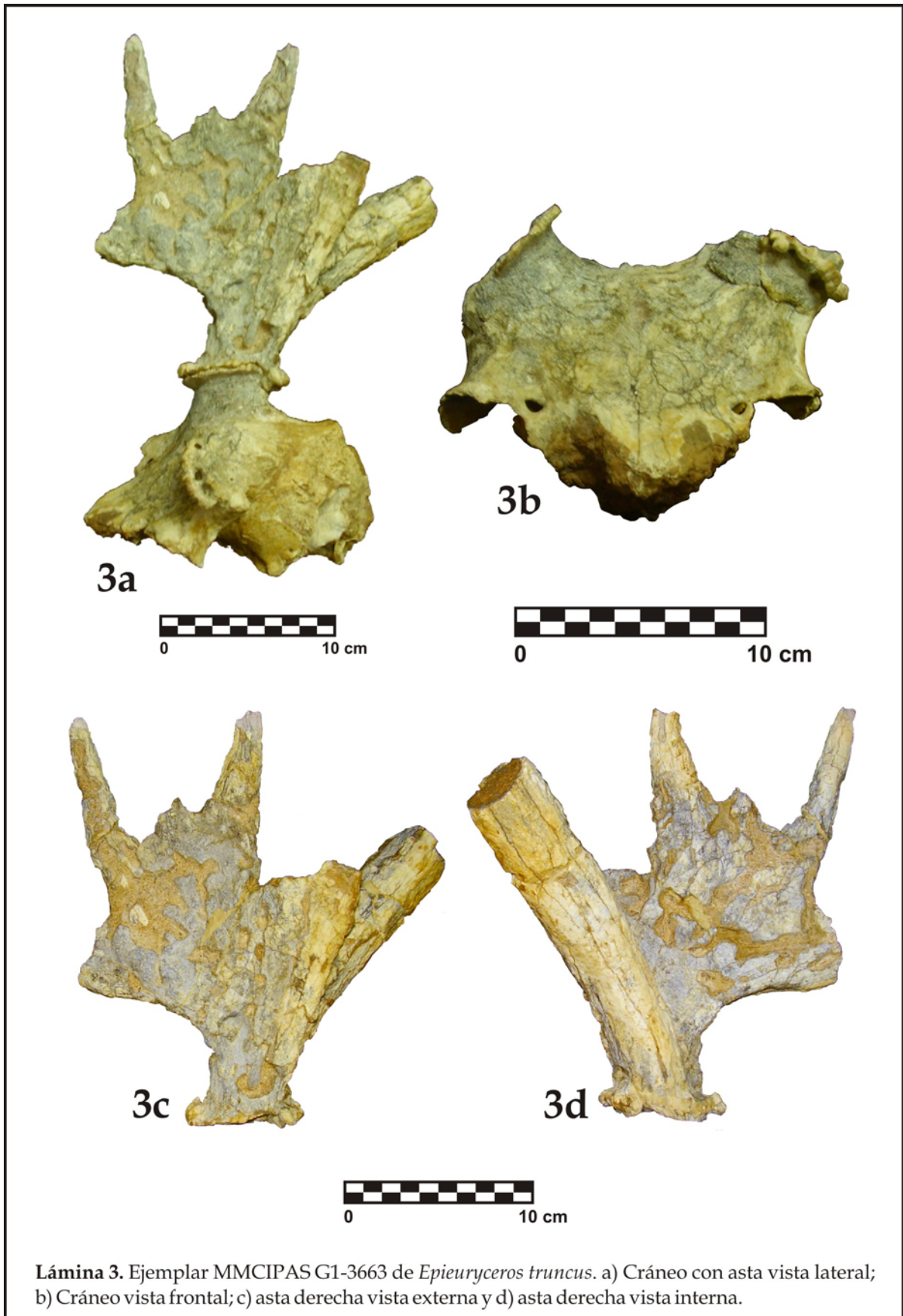




Lámina 2. Ejemplar MMP 4837 de *Epieuryceros truncus*. a) vista externa y b) vista interna.





5.2.2. GÉNERO *Antifer* Ameghino, 1889

Antecedentes

Como se hizo mención en el Capítulo 2, a lo largo de las investigaciones paleontológicas se han suscitado grandes discusiones acerca de la validez de muchos de los géneros y especies de ciervos extintos, y el género *Antifer* no es una excepción.

Las diferencias entre las dos especies nominales de éste género, han sido fijadas sobre bases morfológicas y morfométricas escasamente fundamentadas, y de allí la necesidad de una revisión más profunda que se ve favorecida con el análisis de materiales más completos.

Antifer ultra (Ameghino, 1888) (tipo MLP 9-20), fue fundada a base de una gran porción de asta del lado izquierdo, que conservó la parte distal y la bifurcación entre el segundo candil y el resto de la vara (Lámina 6). En la diagnosis original, Ameghino (1888) escribió: “ciervo de gran tamaño. Astas con todas las ramificaciones colocadas sobre un mismo lado, prolongándose el otro en un borde continuo con una doble curvatura que afecta el conjunto del trozo y otra lateral menos pronunciada. Asta curvada en sentido perpendicular a su mayor diámetro. Cara interna cóncava y cara externa convexa, ambas con crestas y canales longitudinales muy marcados sobre todo en las extremidades del asta, más que en el cuerpo principal”.

En cuanto *Antifer ensenadensis* (Ameghino, 1888) (tipo MLP 9.44), fue descrito a base de una porción de asta que conservó la roseta y el pedúnculo hasta la bifurcación principal (Lámina 4). En su diagnosis original, Ameghino indicó: “ciervo de gran tamaño comparable al ciervo de Canadá o aún más grande. Asta con base casi cilíndrica, apenas un poco aplastada. Rama principal fuertemente comprimida de adelante hacia atrás. Cara anterior completamente lisa y algo convexa. Primera ramificación a 10 cm. de la base. Cara posterior aplastada, casi plana y con fuertes surcos longitudinales”.

Kraglievich (1932: 166), quien se ocupó del *status* taxonómico de las dos especies, consideró para la diferenciación entre ellas, el menor tamaño y cierta convexidad del borde posterior del asta de *Antifer ensenadensis*, carácter al que



se refirió como inconstante. Por otro lado, ante la falta de atributos diagnósticos que definan claramente a cada uno de estos taxones, propuso como rasgo a tener en cuenta la procedencia estratigráfica diferencial: *Antifer ensinadensis* para el Ensenadense y *Antifer ultra* para el Bonaerense.

Menegaz (2000: 106), argumentó que los rasgos morfológicos mencionados por Kraglievich (1932) eran escasos para plantear una separación específica y podrían responder a variables poblacionales; pero ante la falta de nuevos materiales y el hecho de que procedían estratigráficamente de niveles diferentes, juzgó conveniente mantener la nomenclatura biespecífica propuesta originalmente.

Independientemente de que la procedencia estratigráfica no es un criterio sistemático, trabajos posteriores han demostrado que *Antifer ultra* tiene un biocrón más amplio, ya que fueron hallados restos de este taxón extinto en la Formación Tezanos Pinto en Diamante, provincia de Entre Ríos, referidos al Lujanense (Pleistoceno tardío) (CICYTTP-PV-M-1-94) (ver Alcaraz, *et al.*, 2005). Además, existen nuevos materiales provenientes de la provincia de Corrientes (CTES-PZ 7160; CTES-PZ 7290; CTES-PZ 7367), también exhumados de sedimentos asignados al Lujanense *s.st.*, y otro perteneciente a *Antifer sp.* procedente del Lujanense de la provincia de Formosa (ver Alcaraz y Zurita, 2004).

En cuanto a *Antifer ensinadensis*, fueron hallados nuevos ejemplares del taxón en sedimentos también referidos al Lujanense (CTES-PZ 7486 y S/N Lobos), además de un asta completa proveniente de la provincia de Neuquén (MLP 57-III-7-1).



Antifer ensenadensis (Ameghino 1888)

SINÓNIMOS

Cervus ensenadensis Ameghino 1888

Cariacus paludosus Lydekker 1893

Cervus (Paraceros) ensenadensis Ameghino 1894

Cariacus (Paraceros) ensenadensis Trouessart 1898

Blastocerus ensenadensis Carette 1922

Odocoileus ensenadensis Castellanos 1924

Blastocerus ensenadensis Cabrera 1929

Antifer ensenadensis Kraglievich 1932

Blastocerus dichotomus Churcher 1966

Materiales referidos: s/nº Lobos, asta izquierda casi completa (Lámina 4) (Tabla 2A)

Procedencia geográfica y estratigráfica: lecho del río Salado, entre los partidos de Lobos y Roque Pérez, provincia de Buenos Aires. Lujanense.

Descripción: se trata de un ejemplar muy grande y robusto, con la roseta bien definida, formada por protuberancias óseas marcadas.

El asta tiene un pedúnculo muy desarrollado, fuerte y ancho, de base circular perfecta suavemente inclinada hacia delante. Este pedúnculo es cilíndrico, recto y largo, haciéndose comprimido transversalmente cerca de la bifurcación principal. Presenta un borde anterior cóncavo que hacia arriba se continúa en la garceta y un borde posterior recto y ensanchado formando una cara angosta, como lo definió Ameghino (1889) para éste género.

La garceta es fuerte y robusta, está rota en su extremo distal pero antes de la fractura se observa su bifurcación en una pequeña rama superior apenas esbozada, y en una inferior ancha y robusta rica interiormente en hueso esponjoso. A nivel del borde inferior de la garceta, existe una fosa profunda que lo recorre íntegramente, este carácter ya ha sido mencionado en otros especímenes del género *Antifer* (ver Alcaraz *et al.*, 2005).



En líneas generales se trata de un asta que presenta la típica forma en abanico del género *Antifer*.

La rama posterior del ejemplar conservó intacto sólo el 2º candil, mientras que el resto está roto a nivel de la 2º bifurcación. La porción conservada de la rama posterior muestra que esta es robusta, ancha y comprimida en sentido transversal. Su fractura distal deja ver el tejido esponjoso bien desarrollado en su interior.

Todas las ramas del asta están fuertemente inclinadas hacia el plano sagital, lo que marca la concavidad de la cara interna a diferencia de la cara externa que es convexa. Ambas caras están recorridas por estrías y surcos longitudinales bien marcados que se distribuyen uniformemente por toda el asta. Dichas estrías en el pedúnculo se disponen de manera recta, pero a nivel de su borde anterior se hacen oblicuas, dirigiéndose hacia la cara externa. En el borde posterior, se observan las estrías más pronunciadas de toda el asta.

La cara externa presenta, a nivel de la segunda bifurcación una depresión bien marcada con forma triangular y de base superior, característica del género.

Materiales referidos: CTES-PZ 7486, asta derecha incompleta (Lámina 5) (Tabla 2A)

Procedencia geográfica y estratigráfica: localidad de Lavalle, a 180 km al sur de la ciudad de Corrientes. Formación Toropí. Lujanense (ca. 50.000 años AP)

Descripción: se trata de un espécimen muy robusto, que conservó el pedúnculo completo sin roseta y parte de la bifurcación principal.

El pedúnculo es columnar muy desarrollado, cilíndrico, recto y largo comprimiéndose transversalmente a nivel de la bifurcación principal. Presenta una base ancha y circular perfecta que es completamente recta. El borde anterior del pedúnculo es algo cóncavo, mientras que el posterior es bien recto y ancho.

La garceta es grácil, está rota en su extremo pero por la porción conservada se aprecia que era simple.



La rama posterior, de la que sólo se conservó una pequeña porción, es aplanada transversalmente y en la fractura que presenta se observa su interior hueco.

La cara externa es convexa y la interna suavemente cóncava, ambas están recorridas por crestas longitudinales apenas marcadas en este ejemplar.

Si bien se conservó sólo una porción de las ramas de la bifurcación principal, puede verse en vista lateral que estas tienen una leve inclinación hacia el plano sagital.

Materiales referidos: MLP 57-III-7-1, asta derecha completa (Lámina 5) (Tabla 2A)

Procedencia geográfica y estratigráfica: margen derecha del río Limay, a 11 km de la confluencia con el río Neuquén. Pleistoceno.

Descripción: el espécimen está casi completo, es de gran tamaño y robusto. Aparentemente pertenece a un individuo joven dado el desarrollo de sus ramas y la garceta simple.

Este ejemplar presenta una roseta bien definida, por encima de la que se dispone un largo pedúnculo bien desarrollado, columnar, cilíndrico y recto que se vuelve aplanado recién a nivel de la bifurcación principal. Su base es circular muy amplia y recta, al igual que la del ejemplar CTES-PZ 7486. El borde anterior del pedúnculo es cóncavo y el posterior comienza con una pequeña curva entrante por encima de la roseta, luego continúa suavemente convexo, para volver a mostrar una curva hacia el plano sagital, cerca de la primera bifurcación, siguiendo el contorno de la rama posterior.

Su conformación general está dada por la presencia de tres ramas: la garceta, el segundo candil y la rama posterior.

La garceta es simple y aplanada transversalmente, pero a cierta distancia se observa lo que parece ser el inicio de su bifurcación, ya que en ese punto muestra una ramula superior bien desarrollada y cilíndrica terminada en punta, e inferiormente una protuberancia apenas marcada. Esta insinuación de una bifurcación, indica que el asta pertenecería a un individuo joven. Por otra parte,



la garceta es muy larga, se dirige hacia delante y adentro, y se implanta formando un ángulo oblicuo respecto a la vara y uno recto con el pedúnculo. Llama la atención en este espécimen la longitud que tiene esta rama, ya que se extiende alcanzando casi la misma extensión que el 2º candil.

El 2º candil termina en una horquilla, que muestra una rama anterior y otra posterior cilíndricas, pero en el resto de su extensión desde su nacimiento es aplanado en sentido transversal, al igual que la garceta. La rama anterior de la horquilla está rota y la posterior completa, se dirige hacia delante y adentro.

La rama posterior del asta, es la más larga de las tres, finaliza también en una horquilla, pero no puede saberse la extensión que tendría ya que sus puntas están rotas casi desde su origen.

El asta presenta, como ya es característico en el género *Antifer* y en otros individuos con astas en forma de palma o abanico, una cara externa, una interna y dos bordes, anterior y posterior.

La cara externa es convexa, y está recorrida por crestas longitudinales poco marcadas a lo largo de toda su superficie.

La cara interna es cóncava dada la convergencia de las tres ramas hacia el plano sagital.

El borde anterior es cóncavo, ancho en la base y más angosto hacia la parte distal, presenta estrías longitudinales muy marcadas las cuales se disponen de manera oblicua y se dirigen hacia la cara externa.

Por su parte el borde posterior es recto y tiene la misma conformación del anterior, es decir ancho en la base y angosto hacia arriba.



Antifer ultra (Ameghino 1888)

Materiales referidos: CICYTTP-PV-M-1-94, asta izquierda completa (Lámina 6) (Tabla 2B)

Procedencia geográfica y estratigráfica: barrancas del Arroyo Ensenada, departamento de Diamante, provincia de Entre Ríos. Formación Tezanos Pinto. Lujanense.

Observaciones: es importante aclarar en este punto, antes de comenzar su descripción, que este material fue estudiado por Alcaraz *et al.* (2005) y en ese trabajo se lo refirió erróneamente a la Formación Arroyo Feliciano (Lujanense). Sin embargo, los nuevos estudios realizados en la provincia de Entre Ríos por Ferrero (2009), permitieron enmendar este error. De esta manera, los mismos demostraron que las facies eólicas de la Formación Arroyo Feliciano, no afloran en el sudoeste de la provincia de Entre Ríos, y que estas fueron confundidas con las facies con retrabajo fluvial de la Formación Tezanos Pinto (Lujanense), que sí está representada en el área (Ferrero, 2009).

Descripción: se trata del asta de *Antifer ultra* más completa hallada hasta el momento, que corresponde a un adulto de gran tamaño, por las dimensiones de la misma (ver Tabla 2B).

El asta presenta la característica forma palmada o de abanico atribuida al género *Antifer*, dada por la disposición de todas sus ramas sobre un mismo plano y a distancia variable unas de otras. Esta morfología tan particular que presenta el asta de *Antifer*, no se observa actualmente entre los ciervos sudamericanos.

Se trata de un asta ensanchada transversalmente en toda su extensión, sobre todo a nivel de las bifurcaciones, donde este carácter se acentúa. A partir de ellas, nacen ramas comprimidas anteroposteriormente a excepción de la garceta y la rama posterior que se comprimen primero en sentido transversal hasta sus respectivas bifurcaciones, y a partir de ahí lo hacen en sentido anteroposterior.



La conformación general del asta está dada por la presencia de una primera rama o garceta, un segundo y tercer candil, además del cuerpo principal o rama posterior terminada en horquilla.

La base del asta no está completa, pero igualmente muestra una suave inclinación hacia delante y medialmente.

El ejemplar carece de roseta, por no haberse conservado, sin embargo pueden observarse claramente rastros de su existencia gracias a las cicatrices dejadas por las excrecencias óseas a ese nivel.

Presenta un pedúnculo aplanado en sentido transversal desde su base, siendo más marcado este ensanchamiento a nivel de la primera bifurcación. La forma del pedúnculo es de "V" en sección, lo que constituye una característica observada en los ejemplares de esta especie. A nivel del pedúnculo, las crestas que recorren el asta se vuelven algo oblicuas dirigiéndose hacia la garceta. Se observa además a este nivel una depresión media interna y otra anterior que se extiende por el borde inferior de la garceta, hasta el punto donde esta se bifurca. Este rasgo también se aprecia en ejemplares de *Antifer ensinadensis*.

El asta consta de un borde anterior, que es cóncavo a nivel del pedúnculo y distalmente sigue el contorno del borde inferior de la garceta. Por otro lado se observa un borde posterior que se dispone de manera recta a la altura del pedúnculo para luego continuar curvado medialmente siguiendo el contorno de la rama posterior. Este borde, como lo mencionó Ameghino (1889) para el género *Antifer*, parece formar una cara angosta.

La garceta es bifurcada, robusta y se implanta formando un ángulo recto con el pedúnculo y agudo con el resto del asta. Muestra sus ramulas superior e inferior fuertes y cilíndricas, donde la ramula superior se dirige hacia arriba, adentro y adelante, mientras que la rama inferior lo hace hacia abajo, adelante y un poco hacia adentro.

El segundo candil simple es comprimido en sentido ánteroposterior, y se dispone hacia arriba, adelante y un poco adentro.



El tercer candil también es sencillo y comprimido anteroposteriormente en toda su extensión, tiene su nacimiento en común con el resto de la vara y se dirige casi recto hacia adelante y adentro.

La rama posterior o vara, que se origina junto al tercer candil, presenta una horquilla terminal conformada por una rama anterior y otra posterior. La rama anterior si bien está rota es más pequeña que la posterior, que se conservó intacta.

La cara externa del asta está recorrida por fuertes crestas y surcos longitudinales pronunciados. Se trata de una cara marcadamente convexa, dada la fuerte inclinación que tienen todas las ramas del asta hacia el plano sagital. Esta cara presenta además unas depresiones a nivel de las bifurcaciones, siendo la más excavada y característica del género, la que aparece en la rama posterior (entre el tercer candil y el resto de la vara en este ejemplar). Esta depresión tiene forma de triángulo invertido, de manera que se dispone con la base superior y el vértice proximal.

La cara interna es en contraposición a la externa, fuertemente cóncava y también está recorrida por estrías longitudinales marcadas. Presenta en la región media, una gran depresión que se extiende hacia la horquilla de terminación de la rama posterior en que se bifurca la vara.

Materiales referidos: CTES-PZ 7367, asta derecha completa (Lámina 8) (Tabla 2B)

Procedencia geográfica y estratigráfica: Lavalle, provincia de Corrientes. Lujanense.

Descripción: se trata de un asta pequeña y grácil, correspondiente al volteo de un ejemplar juvenil. Consta de tres ramas representadas por la garceta y la rama posterior bifurcada.

La base del asta es circular, angosta y está inclinada hacia delante y medialmente. Presenta una pequeña protuberancia o almohadilla central sobresaliente en la zona de desprendimiento del asta, la que se aprecia en muchos de los ejemplares de esta especie.



Por encima de la base, se encuentra la roseta que no se conservó completa en este ejemplar, por lo que se observa de ella sólo algunas pequeñas excrescencias óseas.

El pedúnculo está bien desarrollado, comienza basalmente cilíndrico y se va ensanchando transversalmente hacia su extremo distal, alcanzando su máximo aplanamiento a nivel de la bifurcación principal. Está constituido por un borde anterior marcadamente cóncavo y uno posterior convexo, que otorgan al pedúnculo la característica morfología de "V" en sección.

La garceta es simple y grácil, se encuentra implantada formando un ángulo obtuso respecto al pedúnculo del asta y agudo con la rama posterior. Tiene un borde superior y otro inferior, ambos delgados, además de una cara externa y otra interna. En la cara interna se observa un canal bien marcado que se origina en el pedúnculo próximo a la base, aunque su mayor profundidad se da a nivel de la garceta. La cara externa muestra a nivel de la bifurcación principal, una fosa profunda que se extiende hasta la mitad del recorrido de la garceta conservada.

La vara es delgada y a cierta distancia se bifurca dando origen a una rama anterior y otra posterior, que forman un ángulo agudo entre sí. En la cara externa de la vara y a nivel de la horquilla, se dispone una fosa bien profunda de forma triangular y base superior, ya mencionada en otros ejemplares de *Antifer ultra* (ver Alcaraz *et al.*, 2005).

Tanto la cara interna como externa del asta, presentan en toda su superficie estrías y surcos longitudinales bien marcados.

Todas las ramas del asta están fuertemente inclinadas hacia el plano sagital.

Materiales referidos: CTES-PZ 7290, asta izquierda incompleta (Lámina 8) (Tabla 2B)

Procedencia geográfica y estratigráfica: Lavalle, provincia de Corrientes. Lujanense.



Descripción: se trata de un volteo de un individuo joven pero mayor que el ejemplar anterior, por el tamaño del asta.

El ejemplar presenta en su base, la almohadilla central mencionada en el espécimen CTES-PZ 7367 por encima de la que se observa la roseta poco marcada.

El pedúnculo es ensanchado transversalmente desde la base, mostrando su máximo aplanamiento a nivel de la bifurcación principal, con la característica forma de "V". Presenta en su borde anterior cóncavo, a unos centímetros de la roseta, un gran tubérculo. Y uno posterior angosto y recto/convexo.

De la primera bifurcación sólo se conservó su origen por lo que no puede apreciarse la longitud ni disposición de la garceta, así como tampoco de la rama posterior. Lo que si se observa que ambas ramas eran muy comprimidas transversalmente en su origen.

La cara externa del asta es convexa, y muestra la característica fosa triangular a nivel de la bifurcación.

La cara interna es suavemente cóncava y ambas están recorridas por cresta longitudinales, aunque las de la externa son algo más marcadas.

Materiales referidos: CTES-PZ 7160, asta izquierda incompleta (Lámina 9) (Tabla 2B)

Procedencia geográfica y estratigráfica: Lavalle, provincia de Corrientes. Lujanense.

Observaciones: este ejemplar ya ha sido anteriormente publicado por Zurita y Lutz (2002), por lo que no va a ser nuevamente descrito.

Lo que se va a tratar aquí, es el status taxonómico del ejemplar CTES-PZ 7160, cuyos autores asignaron a *Antifer cf. ensenadensis*. El análisis de nuevos materiales y su comparación con los mismos, demostraron que en realidad este espécimen corresponde a un individuo de *Antifer ultra*.

A continuación se presenta un espécimen de idéntica forma y talla, que se ajusta perfectamente a la descripción del ejemplar CTES-PZ 7160, detallándose las comparaciones llevadas a cabo con el mismo.



Materiales referidos: MUFyCA 289, asta derecha incompleta (Lámina 9) (Tabla 2B)

Procedencia geográfica y estratigráfica: barrancas del río Paraná. El Quebracho. Provincia de Santa Fe. Bonaerense.

Descripción: se trata de un asta de tamaño grande que no conservó la roseta.

La base del asta es circular angosta y está fuertemente inclinada hacia adelante y medialmente. Por encima de ella se encuentra el pedúnculo, el cual es comprimido transversalmente desde la base, alcanzando su máximo ensanchamiento a nivel de la bifurcación principal, lo que le otorga la forma de sección en "V" característica de la especie. El pedúnculo tiene un borde anterior cóncavo de base ancha, que va adelgazándose hacia la garceta. El borde posterior presenta un diámetro más uniforme en toda su extensión, es recto y ancho. En el espécimen CTES-PZ 7160 estos rasgos se presentan de igual manera.

De la garceta sólo se conservó el origen, del que puede apreciarse lo aplanada que era en sentido transversal al menos cerca de la bifurcación con la vara, carácter que ya fue mencionado para el género. Esto también puede comprobarse en el ejemplar CTES-PZ 7160, donde se preservó la misma porción de la garceta.

La vara o rama posterior es ensanchada transversalmente, sobre todo a nivel de su bifurcación, que está rota. De esta bifurcación sólo se conservó el inicio de ambas ramas, las cuales en su origen son igualmente comprimidas en sentido transversal. Estos caracteres se presentan de igual modo en el asta CTES-PZ 7160. La única diferencia a este nivel entre ambos especímenes, esta dada por el hecho de que en este ejemplar, tanto la rama anterior como posterior de la bifurcación presentan el mismo diámetro; mientras que en el espécimen CTES-PZ 7160 la rama anterior es anteroposteriormente más angosta que la rama posterior. Lo cual puede responder a simples variaciones intraespecíficas.

El asta en su conformación general es bien comprimida lateralmente mostrando su máximo ensanchamiento a nivel de las bifurcaciones.



La cara externa en ambos materiales es convexa, mostrando a nivel de la segunda bifurcación la fosa triangular de base superior ya mencionada en otros ejemplares de la especie. Esta cara está recorrida por marcadas crestas longitudinales que en el ejemplar de Corrientes no pueden apreciarse dada la preservación del material.

Igualmente la cara interna en ambos, es bien cóncava estableciéndose así la inclinación de sus ramas hacia el plano sagital.

Antifer cf. ultra

Materiales referidos: CTES-PZ 7291, asta izquierda incompleta (Lámina 10)

Procedencia geográfica y estratigráfica: barranca derecha del río Pilcomayo, a la altura de la localidad de Laguna Blanca, provincia de Formosa. Lujanense.

Descripción: el fragmento de asta sólo conservó su porción basal. Se trata de un espécimen de tamaño mediano cuya base es circular, un poco ancha e inclinada suavemente hacia delante y hacia el plano sagital.

El pedúnculo es cilíndrico en la base pero se ensancha transversalmente hacia su extremo distal, donde está fracturado. Esta fractura deja ver que la cara externa e interna del asta, son dos láminas que delimitan un interior hueco comprimido a ese nivel. La porción conservada, reproduce perfectamente la morfología típica en "V" del pedúnculo, cuyo borde anterior es cóncavo y el posterior si bien está roto es algo recto.

Las caras externa e interna de la porción conservada del asta, presentan crestas longitudinales bien definidas.

Hacia la porción distal de la cara externa se observa claramente una suave depresión, ésta seguro corresponde a la característica fosa que se forma a nivel de la bifurcación principal, rota en este ejemplar.



5.2.2.1. Caracterización específica de *Antifer ultra* Ameghino y *Antifer ensenadensis* Ameghino.

En este punto, se presentan los resultados del análisis de los nuevos materiales de ambas especies que apoyan su validez como taxones independientes. Por otro lado, se discute además su distribución temporal y geográfica, así como los requerimientos ecológicos inferidos.

El reconocimiento de las dos especies del género *Antifer*.

* **Pedúnculo:** en la morfología de esta estructura se encontraron los pocos caracteres distintivos a considerar en la diferenciación entre las dos especies del género *Antifer*; en tanto podemos apreciar con el estudio de nuevo material que el resto de los caracteres enumerados por otros autores, se encuentran presentes en ambas especies aunque expresados de forma diferente (ver Kraglievich, 1932 y Mengaz, 2000).

- *Antifer ultra*: el pedúnculo de los ejemplares de esta especie, presenta forma subtriangular o de "V" en sección haciéndose cada vez más aplanado distalmente, a medida que se aleja de la roseta. De esta manera, alcanza su máximo ensanchamiento transversal a nivel de la primera bifurcación, que se da entre la garceta y la rama posterior. La base del pedúnculo es de sección circular y de diámetro pequeño, en comparación a los ejemplares de *Antifer ensenadensis* con desarrollo ontogenético semejante. En algunos especímenes correspondientes a volteos, se observa una pequeña protuberancia o almohadilla central sobresaliente en la zona de desprendimiento del asta, característica no apreciable hasta el momento en *Antifer ensenadesnsis*. Vista de perfil el asta, muestra la base marcadamente inclinada hacia el plano sagital y adelante, lo que se condice con lo mencionado por Kraglievich (1932) para el género. El borde anterior del pedúnculo es cóncavo, y el borde posterior comienza recto y ancho proximalmente, volviéndose distalmente más angosto y curvado hacia el plano sagital.

- *Antifer ensenadensis*: la morfología del pedúnculo de esta especie es muy distinta a la anterior. Es más largo que el de *Antifer ultra*, cilíndrico en sección y



casi recto, mostrando un ensanchamiento transversal recién a nivel de la bifurcación principal. La base del asta es también cilíndrica pero de mayor diámetro que en *Antifer ultra*, junto a una roseta muy marcada, y no presenta una almohadilla o protuberancia central. En vista lateral, la base tiene una inclinación poco pronunciada y en algunos individuos es casi recta. El borde anterior del pedúnculo es cóncavo y, en algunos ejemplares, el posterior comienza con una pequeña curva entrante por encima de la roseta, luego se conserva recto/convexo, para volver a mostrar una curva hacia el plano sagital, cerca de la primera bifurcación que sigue el contorno de la rama posterior. En especímenes de mayor tamaño por ejemplo, el borde posterior del pedúnculo es bien ancho y simplemente recto, volviéndose distalmente curvado hacia el plano sagital, tal como sucede en *Antifer ultra*.

*** Tamaño y robustez general del asta:**

- *Antifer ultra*: el rango de tamaño de esta especie puede constatarse en la Tabla 2B, de donde se desprende que, contrariamente a lo manifestado por otros autores, *Antifer ultra* cuenta con ejemplares de igual y menor tamaño que los de *Antifer ensenadensis*.
- *Antifer ensenadensis*: el análisis de ejemplares más completos permitió reconocer que los especímenes de esta especie son algo más grandes y robustos que los de *Antifer ultra* (Tabla 2A).

Discusión de los resultados

Es importante tener en cuenta que hasta este momento, no se habían hallado y descrito astas completas referidas a *Antifer ensenadensis*, y todas las citas previas de ejemplares del taxón se remitían solo a porciones basales de ellas.

A partir de los nuevos y más completos materiales analizados, se pudo observar que la morfología del pedúnculo es el rasgo que permite distinguir a ambas especies, teniendo en cuenta que no se conocen casos donde durante el desarrollo ontogenético del asta, un pedúnculo de sección cilíndrica recta/convexa, se modifique en uno de sección en "V", aplanado a lo largo casi



desde su origen, o viceversa. En consecuencia, su tan distintiva morfología apoya la existencia de dos especies.

Otra opción para explicar las escasas diferencias morfológicas entre ambos, es considerar que tanto la forma del pedúnculo, como el tamaño general del asta, responden a un marcado dimorfismo sexual intraespecífico, en el poco frecuente caso de que machos y hembras desarrollen astas, y así sólo estaríamos ante la existencia de una sola especie. En este sentido, hay que tener en cuenta que actualmente los individuos machos y hembras de *Rangifer tarandus* (reno), ciervos de tamaño corporal grande comparable al del género *Antifer* presentan, al igual que ellos, astas multirramosas ensanchadas formando una palma, donde las astas de las hembras tienen menor tamaño y desarrollo general que las de los machos. Si así fuera, sería el primer cérvido sudamericano en mostrar esta situación, sin embargo y lamentablemente, por el momento esta hipótesis no puede ser contrastada paleontológicamente.

Teniendo en cuenta los elementos disponibles, limitados a los análisis morfológicos y morfométricos de las astas, se acepta la existencia de dos especies de gran tamaño, donde *Antifer ensinadensis* es de mayor tamaño y robustez que *Antifer ultra*.



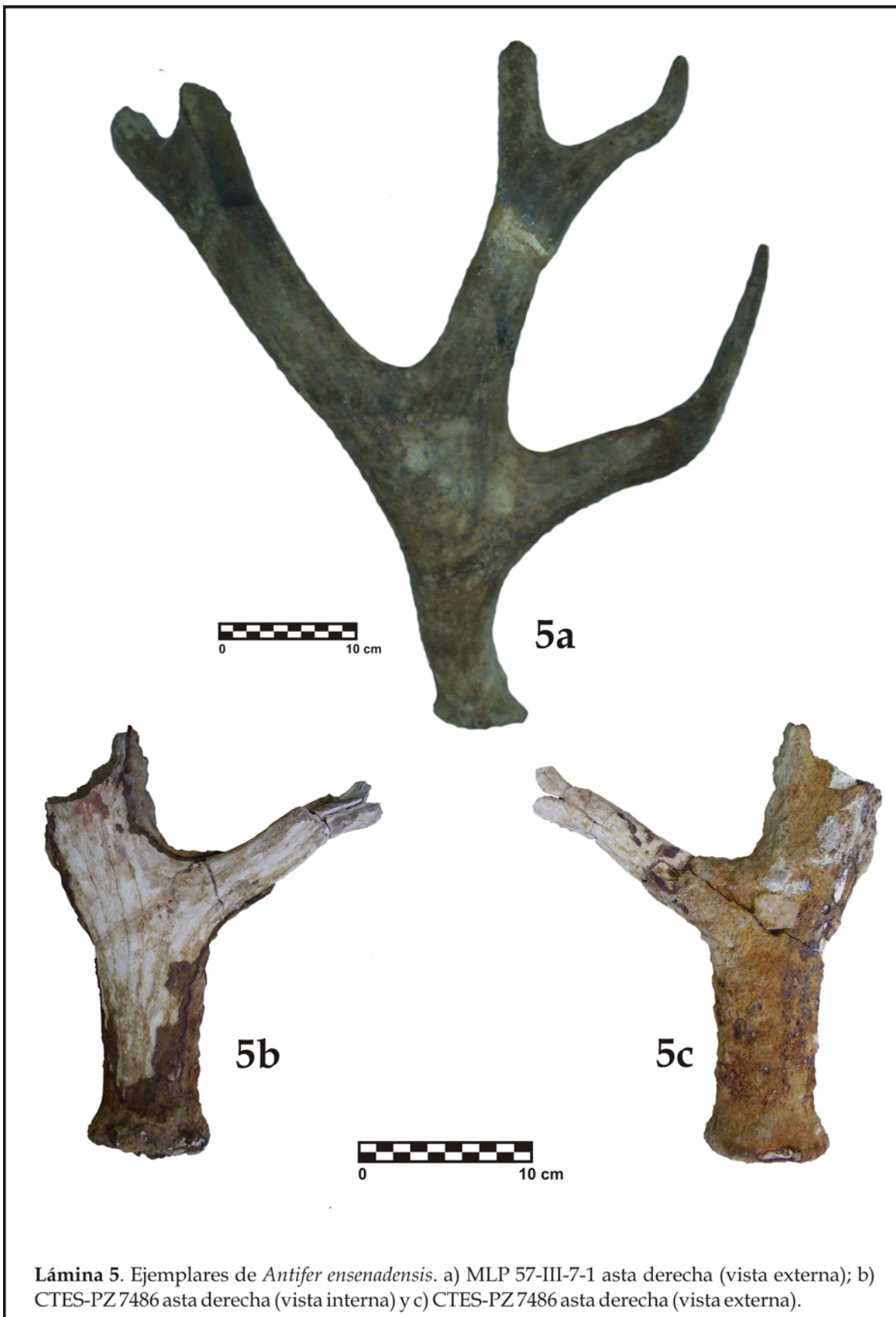
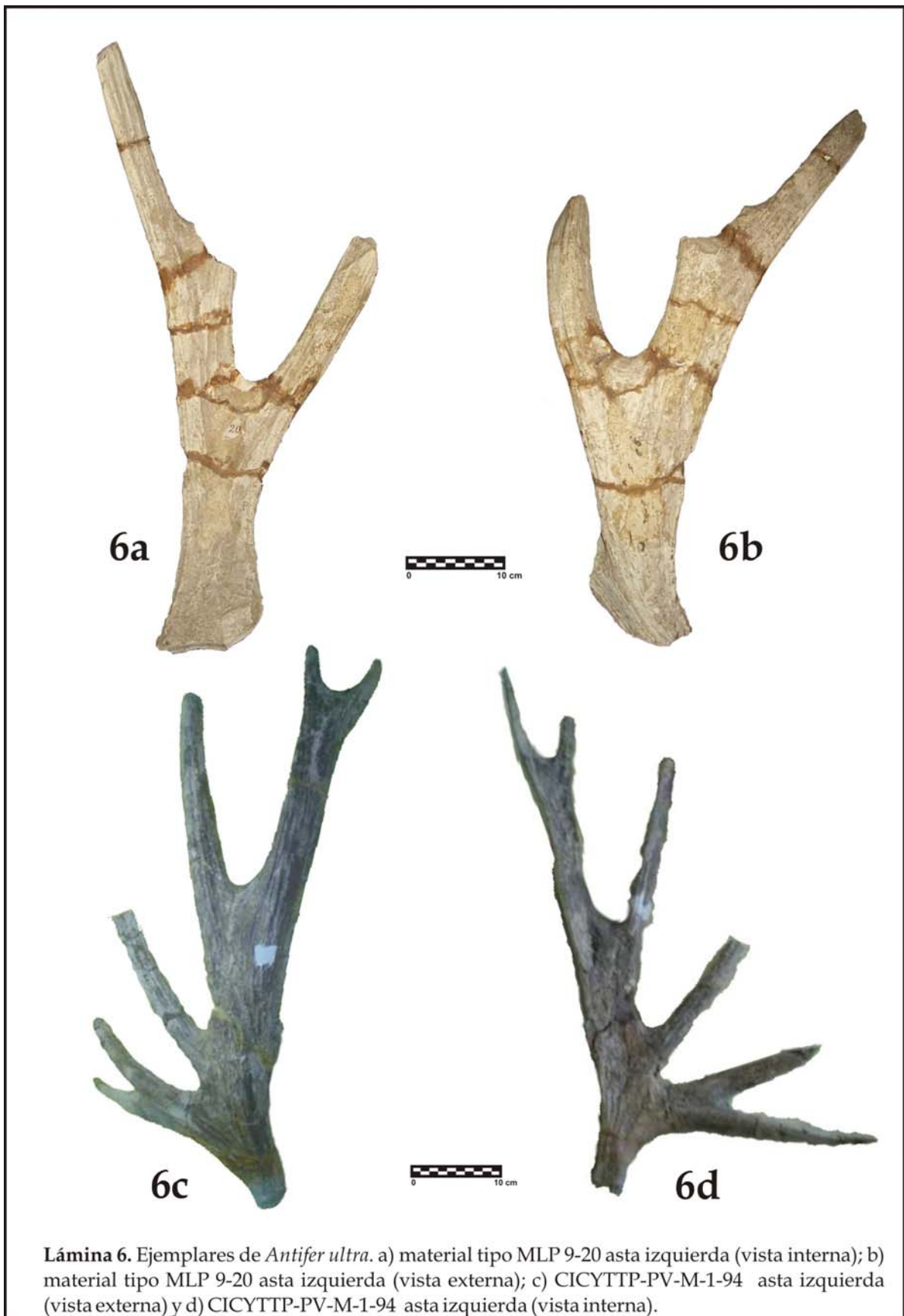
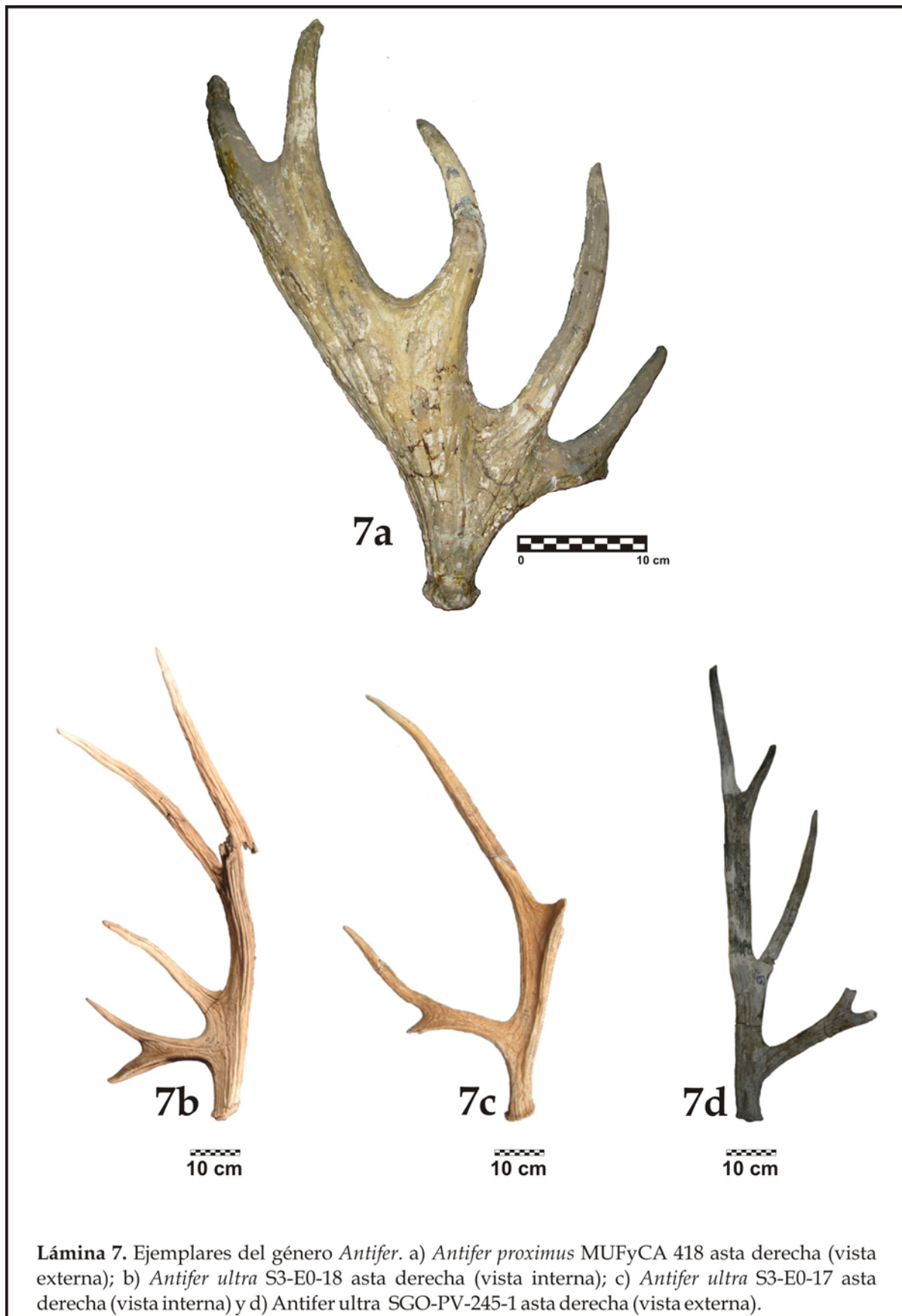
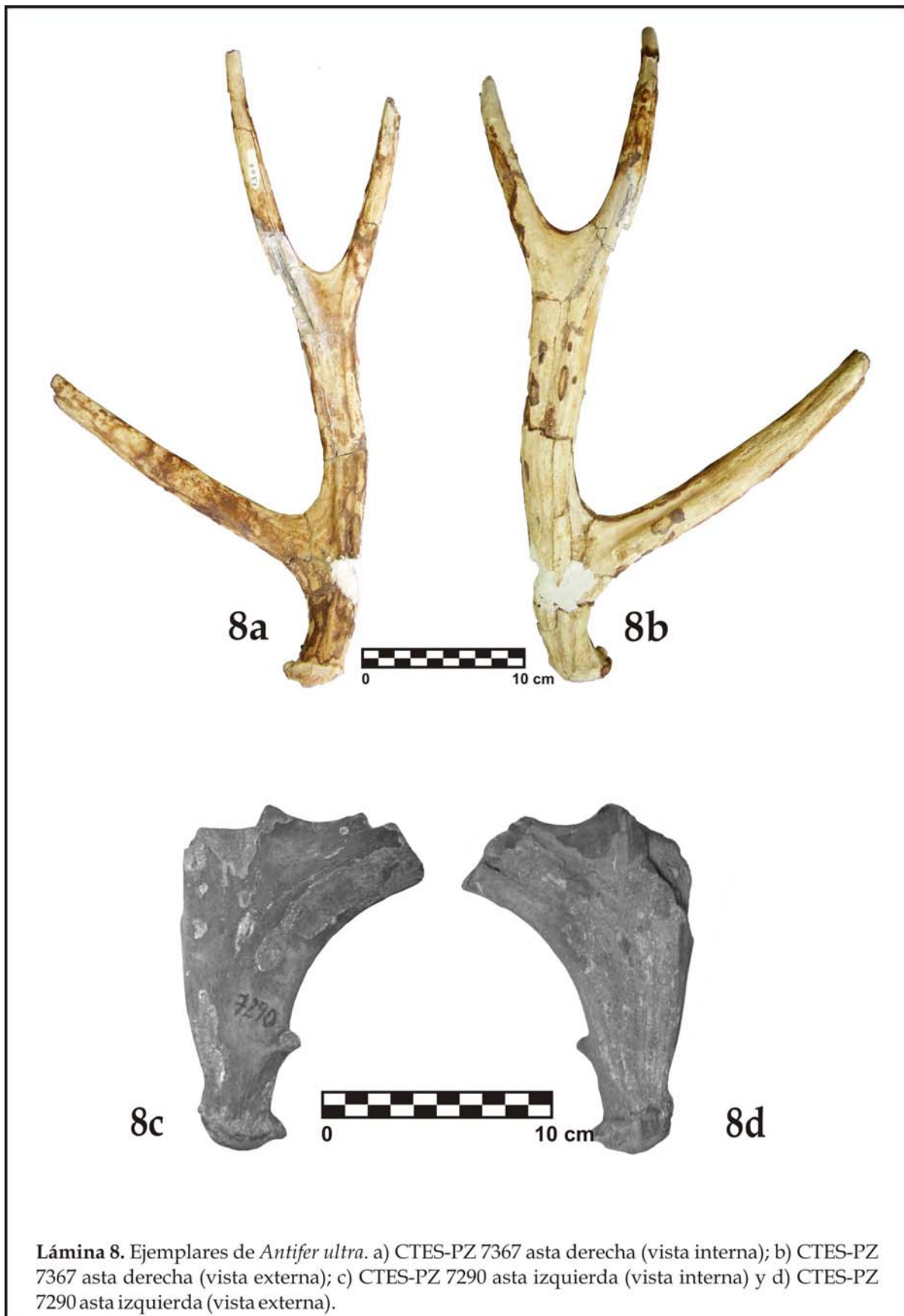


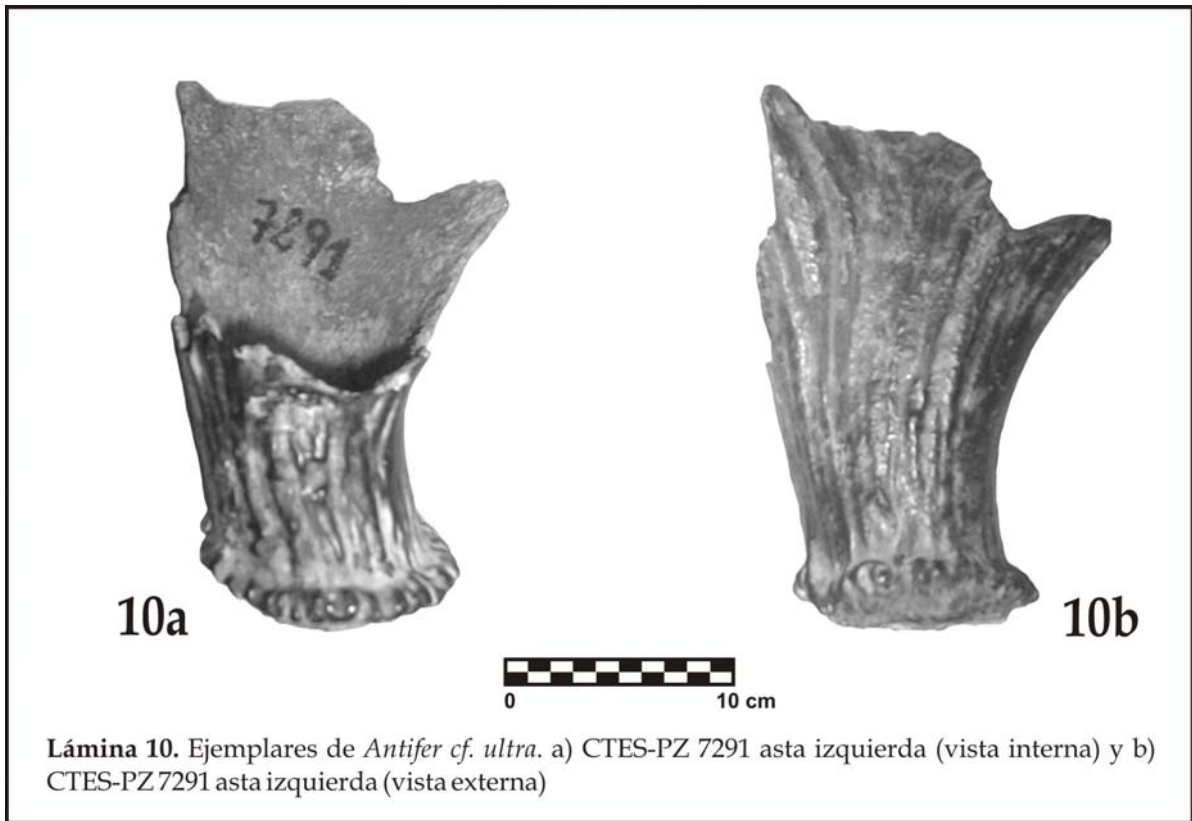
Lámina 5. Ejemplares de *Antifer ensenadensis*. a) MLP 57-III-7-1 asta derecha (vista externa); b) CTES-PZ 7486 asta derecha (vista interna) y c) CTES-PZ 7486 asta derecha (vista externa).













5.2.3. GÉNERO *Morenelaphus* Carette, 1922

Antecedentes

En 1880, H. Gervais y Ameghino fundaron la especie *Cervus brachyceros* en base a una porción de asta correspondiente a la garceta bífida, que erróneamente confundieron con la rama principal bifurcada. Esta pieza forma parte de la colección del Museo de Historia Natural de París, pero existe una réplica del ejemplar depositada en el Museo de La Plata (MLP M-249) (Lámina 11a).

En su contribución de 1888, Ameghino fundó otra especie parecida a la precedente, pero según él de un tamaño algo mayor, a la que nominó *Cervus lujanensis*, cuyo tipo está perdido.

Posteriormente, en su obra de 1889, y a partir del estudio de un ejemplar más completo, Ameghino enmendó su error aclarando que el material tipo del que se valió junto a H. Gervais en 1880 para fundar *Cervus brachyceros*, era en realidad la garceta bífida de esta especie. El nuevo ejemplar estudiado por él, constaba de parte del cráneo y el asta derecha casi completa, material que está actualmente perdido. En esta misma contribución, Ameghino amplió la diagnosis de *Cervus lujanensis*.

Fue Carette (1922), quien en su trabajo fundó el género *Morenelaphus* dentro del que incluyó las dos especies nominadas por H. Gervais y Ameghino (1880) y Ameghino (1889). Como se expuso en el Capítulo 2, posteriores autores como Castellanos (1924), Cabrera (1929) y Kraglievich (1932) entre otros, se han ocupado extensamente de la validez de las dos especies actualmente aceptadas, *Morenelaphus lujanensis* y *Morenelaphus brachyceros*.

La última revisión acerca de los cérvidos del Pleistoceno, propone una serie de caracteres que apoyan la segregación de ambos taxones como formas independientes (Menegaz, 2000).

En el presente trabajo, a partir del análisis de materiales más completos, se establecieron nuevos caracteres en las astas que sustentan a los ya conocidos en la diferenciación específica. De esta manera se amplía la diagnosis de ambas



especies a partir de ellos, y de otros rasgos inéditos observados en el cráneo y la serie dentaria superior, elementos no considerados hasta el momento en las diagnósicos del género.

A continuación se presenta la descripción detallada y el análisis anatómico de los nuevos ejemplares atribuidos a *Morenelaphus brachyceros* y *Morenelaphus lujanensis*.

Morenelaphus brachyceros (H. Gervais y Ameghino, 1880)

Sinónimos

Cervus (especie inédita) H. Gervais y Ameghino, 1880

Cervus brachyceros H. Gervais y Ameghino, 1880

Cervus palaeoplatensis Ameghino, 1888

Cervus tapalquenensis Moreno, 1888 (nomen nudum)

Cariacus brachyceros Lydekker, 1893

Mazama brachyceros Lydekker, 1898

Odocoileus brachyceros Trouessart, 1905

Morenelaphus lidekkeri Carette, 1922

Morenelaphus pseudoplatensis Carette, 1922

Morenelaphus rothi Carette, 1922

Paraceros brachyceros Castellanos, 1924

Paraceros rothi Castellanos, 1924

Morenelaphus brachyceros Cabrera, 1929

Habromerix venustus Cabrera, 1929

Morenelaphus (Morenelaphus) brachyceros Kraglievich, 1932

Paraceros fragilis Castellanos, 1945

Morenelaphus brachyceros Menegaz, 2000



Material referido: MLP 00-XI-1-1, asta izquierda casi completa con porción del cráneo (Lámina 12) (Tabla 3B)

Procedencia geográfica y estratigráfica: Estancia Santa Bárbara, por ruta 20. Río San Borombón, Buenos Aires. Pleistoceno.

Descripción: es un asta muy grande y bastante grácil en relación a otros ejemplares de la especie como por ejemplo el MLP 9-15 (tipo de *Morenelaphus lidekkeri*) (Lámina 11b). El asta está casi completa, ya que presenta la garceta, el 2º, 3º y 4º candil, además de la corona que sólo conservó su bifurcación, pero no las ramas en que se divide. Preservó también una porción del cráneo que involucra parte del frontal con el ceratóforo y una pequeña porción del parietal. El ceratóforo es corto y angosto.

La base del asta presenta la roseta marcada que está conformada por excrescencias óseas pequeñas. Por encima de ella se encuentra el pedúnculo algo desarrollado, plano medialmente y cóncavo en su cara externa.

La garceta es muy particular en este ejemplar ya que se dispone en forma de lira, es aplanada en toda su extensión y está bifurcada en dos pequeñas rámulas, la superior está rota. Dada esta morfología tan peculiar, forma con la vara un ángulo agudo.

El 2º candil se dispone paralelo a la garceta y surge a una distancia de 118 mm de ella. En el espécimen MLP 9-15 esta distancia es de 140 mm, mientras que en el ejemplar completo referido en Ameghino (1889) (Lámina 11b) es menor a 140 mm, ya que este valor corresponde a la distancia tomada desde la base del asta al 2º candil, y no como en los demás, desde el borde superior de la garceta hasta la base del 2º candil (ver tabla 3B). Según Kraglievich (1932), la distancia que separa la garceta del 2º candil en esta especie es de 110 a 160 mm. Este 2º candil, está curvado hacia el plano sagital, es cilíndrico en sección y corto, si bien está roto en la punta.

Kraglievich (1932) estableció para esta especie, que la distancia entre el 2º y el 3º candil es de 120 a 150 mm. En este punto, esa distancia en el ejemplar MLP 00-XI-1-1 es de 145 mm, de 100 mm en el MLP 9-15 y de 150 mm en el ejemplar descrito por Ameghino (1889).



El 3º candil es achatado en toda su extensión y un poco más largo y recto que el 2º.

El 4º candil, se dispone del lado opuesto a los anteriores, es decir sobre el borde posterior, es ancho, aplanado y bífido. Presenta la rámica superior muy pequeña y la inferior algo más alargada y curvada hacia arriba y adelante. Por encima de este candil se halla la corona, que es comprimida en sentido transversal y muy ancha, excepto a nivel de su origen donde es un poco más angosta.

Además de la línea profunda que recorre toda el asta en ambas caras, presenta también los característicos tubérculos del género los cuales son más numerosos sobre el borde posterior y la cara medial; en el borde anterior se los observa recién a partir del 2º candil. El asta tiene todas sus ramas completamente dirigidas hacia el plano sagital.

La rama principal o vara es cilíndrico-aplanada en toda su extensión, Esta rama principal es marcadamente curvada en "S", primero hacia atrás y abajo, para orientarse luego (a la altura del 2º candil) hacia delante.

Morenelaphus lujanensis (Ameghino, 1888)

Sinónimos

Cervus lujanensis Ameghino, 1889

Cariacus brachyceros Lydekker, 1893

Mazama bachyceros Lydekker, 1898

Cariacus lujanensis Trouessart, 1898

Odocoileus lujanensis Trouessart, 1905

Pampaeocervus lujanensis Carette, 1922

Pampaeocervus platensis Carette, 1922

Paraceros lujanensis Castellanos, 1924

Paraceros lujanensis platensis Castellanos, 1924

Morenelaphus azpeitianus Cabrera, 1929

Morenelaphus (pampaeocervus) lujanensis Kraglievich, 1932



Morenelaphus lujanensis Menegaz, 200

Materiales referidos: CTES-PZ 7369, asta derecha casi completa (Lamina 13b) (Tabla 3A)

Procedencia geográfica y estratigráfica: arroyo Toropí, Bella Vista, provincia de Corrientes. Formación Toropí (ca. 50.000 años AP), Lujanense.

Observaciones: este material fue mencionado por Scillato- Yané *et al.* (1998) y asignado a *Morenelaphus brachyceros*.

Descripción: es un asta grácil, que presenta en su base la roseta bien marcada aunque conformada por excrescencias óseas pequeñas. Por encima de ella, se encuentra el pedúnculo un poco más largo que los descritos en otros ejemplares de la especie. Este tiene una cara externa cóncava y una medial plana, como ya es característico en el género. La garceta es bifurcada y se implanta formando un ángulo casi recto con la vara. La rámica superior de la bifurcación está rota y la inferior completa, se dirige hacia adelante y adentro. Por encima de esta, se encuentra el 2º candil que se ubica a 166 mm de ella. El 2º candil se conservó completo, es largo y cilíndrico. Se dispone sobre el borde anterior de la vara y se dirige hacia arriba y adentro. Por encima de él, la vara se continúa y a cierta distancia se bifurca dando origen al 3º candil y a una rama aplanada transversalmente. La distancia que separa el 2º del 3º candil es de 209 mm. El 3º candil también está completo y comparte con el 2º candil, su ubicación anterior, forma cilíndrica y orientación hacia arriba y adentro. A su mismo nivel, pero dispuesta sobre el borde posterior, emerge una rama aplanada transversalmente que podría corresponder al 4º candil, o la corona. En este sentido, el 4º candil en general es cilíndrico al igual que 2º y 3º candil, por lo que la presencia de una rama con tal morfología, puede estar mostrando que se trata de la corona que comienza a esbozarse, dada la ontogenia temprana del ejemplar, en comparación al material MUFyCA 788 descrito más adelante en este mismo acápite.

La vara es cilíndrico-aplanada como es característico del género y presenta la típica curvatura en "S", que se arquea primeramente hacia atrás y



afuera, para dirigirse rápidamente, antes de llegar al 2º candil, en sentido contrario, hacia delante y adentro.

El asta está recorrida en ambas caras, interna y externa, por crestas poco marcadas, presentando además en la cara externa y el borde posterior, gran cantidad de tubérculos transversales dispuestos entre el 2º y 3º candil. Además de la línea profunda que recorre toda el asta, mencionada para el género.

Material referido: MUFyCA 10, asta derecha casi completa mal formada (Lámina 14a)

Procedencia geográfica y estratigráfica: margen derecha del Río Carcarañá. Santa Fe. Belgranense *sensu* Frenguelli (1928).

Descripción: se trata de un asta completamente atípica, con la presencia de ramas supernumerarias que posiblemente indiquen que se trata de un individuo de edad muy avanzada. En vista superior sus ramas parecen disponerse helicoidalmente, ya que el 3º candil está muy cercano al 2º, dirigiéndose de una manera diferente que en los demás ejemplares, esto es posteriormente y hacia afuera. La base del asta presenta una roseta bien marcada. Por encima de ella se dispone el pedúnculo desarrollado, que tiene una longitud semejante a la observada en el ejemplar CTES-PZ 7369 (ver tabla 3A). Este es igualmente comprimido transversalmente, con su cara externa algo cóncava y la interna plana.

La garceta es comprimida en sentido transversal hasta su bifurcación, a partir de allí, muestra una rámula superior (rota) y una inferior cilíndrica dirigida hacia delante, arriba y medialmente. Esta si dispone a 134 mm del 2º candil. Del 2º candil sólo se preservó su origen, que se dispone sobre el borde anterior de la vara, siguiendo la posición de la garceta. Este se ubica a 20 mm del 3º candil, ya que se encuentran casi al mismo nivel, pero ubicados en sentido opuesto. Es decir, que el 3º candil se dispone sobre el borde posterior de la vara y dirigido hacia atrás y medialmente. La posición normal del 3º candil es sobre el borde anterior de la vara y dirigido hacia delante, en consecuencia la ubicación observada en este ejemplar es totalmente atípica. Este 3º candil es



largo y cilíndrico-aplanado, mostrando hacia su extremo el inicio de una bifurcación.

La vara se continúa por encima del 3º candil hasta el origen del 4º y la corona, ambos rotos en su inicio. El 4º candil está dispuesto sobre el borde anterior de la vara, si bien está roto, se aprecia que se dirigía hacia adelante, carácter también llamativo ya que en todos los especímenes de este género, este candil es posterior y se orienta siempre hacia atrás. A poca distancia del 4º candil, se observa el origen de la corona que es bífida pero que no ha conservado sus ramas. La corona es comprimida en sentido transversal, sobre todo a nivel de su bifurcación, como es característico de *Morenelaphus*. A diferencia de otros ejemplares del género, la porción conservada de la corona muestra, que sus ramas son cilíndrico-aplanadas y no aplanadas en toda su extensión. La vara es también cilíndrico-aplanada, casi recta, ya que muestra una curva suave que cambia de dirección antes de llegar al 2º candil, de esta manera, primero se dirige lateralmente y luego medialmente, terminando la corona sobre el plano sagital.

La cara externa del asta está recorrida por surcos longitudinales más marcados que los de la cara interna, y también se disponen sobre ella los tubérculos característicos del género.

La morfología que presenta el ejemplar, responde claramente a una malformación del asta durante su desarrollo ontogenético. Esto se concluye, teniendo en cuenta ciertos caracteres tales como: la ubicación posterior del 3º candil totalmente opuesta a su implantación normal, y al 2º candil; la proximidad entre el 2º y 3º candil dispuestos al mismo nivel y de manera opuesta; y la ubicación anterior del 4º candil, contraria a lo observado en *Morenelaphus*. Como se hizo referencia en el Capítulo 3, las astas conservan su patrón característico aún cuando sufren algún tipo de malformación o multiplicación de ramas llegando a la senectud del individuo, en este sentido, los atributos así observados permiten asignarla sin problema a *Morenelaphus lujanensis*.



Material referido: MUFyCA 11, asta derecha incompleta (Lámina 14b) (Tabla 3A)

Procedencia geográfica y estratigráfica: margen izquierda del Río Carcarañá. Santa Fe. Belgranense *sensu* Frenguelli (1928).

Descripción: el asta está rota pero conservó parte de la garceta y el 2º candil. Se trata de un asta con la roseta bien marcada, por encima de la que se dispone un pedúnculo corto aplanado en sentido transversal. La garceta si bien no está completa, puede observarse claramente que era bifurcada y aplanada transversalmente, implantándose de manera que forma un ángulo obtuso con la vara. Esta rama dista del 2º candil unos 140 mm. Del 2º candil sólo se preservó el origen, así que no puede apreciarse como se disponía. A unos cuantos centímetros por encima de él la vara está rota. Esta vara, es cilíndrico-aplanada en toda su extensión y al igual que en el ejemplar anterior, muestra una suave curvatura dirigida lateralmente, que antes de llegar al 2º candil se dirige en sentido contrario, es decir arqueándose hacia el plano sagital.

El asta presenta surcos y crestas longitudinales tanto en la cara externa como interna, y entre la garceta y el 2º candil, aunque poco marcadas.

Material referido: MUFyCA 788, asta derecha casi completa (Lámina 15) (Tabla 3A)

Procedencia geográfica y estratigráfica: margen izquierda del Río Salado del Norte. Santa Fe. Belgranense superior.

Descripción: se trata de un asta de gran porte pero grácil para su tamaño. Está conformada por la garceta, y la vara que presenta el 2º y 3º candil, además del 4º candil bifurcado en dos ramas que a su vez se dividen. La base muestra la roseta bien marcada y por encima de ella se encuentra un pedúnculo corto, internamente plano y cóncavo en su cara externa. La garceta está rota casi desde su origen, pero la porción conservada permite ver como se implantaba en ángulo obtuso respecto a la vara. La distancia que separa esta rama del segundo candil es de 172 mm. El 2º candil, también roto en este espécimen, se ubica a mitad de distancia de la garceta y el 2º candil, o sea a aproximadamente 183



mm de él. El 3º candil es cilíndrico-aplanado y se dirige hacia atrás. Tanto este candil, como el 2º, se implantan sobre el borde anterior de la vara, es decir que se ubican en el mismo plano que la garceta. Por su parte, el 4º candil es posterior, comienza aplanado en sentido transversal y, a nivel de la bifurcación, se vuelve cilíndrico dando origen a una rama anterior y otra posterior. La rama anterior, a su vez se subdivide en dos ramas, que se encuentran rotas en este ejemplar pero que mantienen su origen. La rama posterior por su parte, está fuertemente inclinada hacia atrás, también presenta una subdivisión, en una rámula anterior corta y pequeña, y una posterior más larga y cilíndrica. La cara externa del asta está recorrida por surcos y crestas longitudinales bastante definidos, aunque se nota que el ejemplar está algo erosionado. En la cara interna, se observan tubérculos que se disponen entre la garceta y el segundo candil, además del característico surco que recorre toda el asta, aunque aquí se encuentra poco definido seguramente debido a la erosión que presenta. En esta cara, los surcos y crestas longitudinales no se observan tan bien como en la cara externa. La vara es cilíndrico-aplanada en toda su longitud y casi recta en vista interna, presenta una suave curvatura hacia fuera, que visiblemente se dirige medialmente antes del 2º candil. Todas sus ramas están fuertemente inclinadas hacia el plano sagital.

Material referido: MUFyCA 1220, asta derecha incompleta (Lámina 16b) (Tabla 3A)

Procedencia geográfica y estratigráfica: lecho del Río Carcarañá. Santa Fe. Belgranense *sensu* Frenguelli (1928).

Observaciones: dadas las semejanzas que presenta con *Paraceros fragilis*, se discute comparativamente ambas especies, fundamentando su inclusión dentro de *Morenelaphus lujanensis*.

Descripción: se trata del asta de un individuo juvenil dado su pequeño tamaño y marcada gracilidad.

El ejemplar conservó parte del frontal con su ceratóforo que es largo y angosto, lo que demuestra la corta edad del individuo, ya que como se



mencionó en el Capítulo 3, los ceratóforos tienen mayor longitud en ciervos jóvenes y van disminuyendo de tamaño con la edad, en consecuencia en aquellos de corta edad, las rosetas están más alejadas de los frontales (Santiago-Moreno, et al. 2001).

El asta conservó intacta su roseta que está bien marcada y formada por excrescencias óseas pequeñas. El pedúnculo, que se encuentra por encima de ella, es corto y presenta la cara medial plana y la externa suavemente cóncava.

La garceta está rota en su origen, pero puede verse que era cilíndrica y seguramente simple como sucede en los ejemplares jóvenes del género *Morenelaphus*. Se implantaba muy cerca de la base, formando un ángulo obtuso con el resto de la vara.

A 169 mm de la garceta, se encuentra el 2º candil que está apenas esbozado, es pequeño, corto y cónico. Por encima de él, la vara está rota, pero se observa en el punto quebrado que era cilíndrico-aplanada, al igual que en el resto conservado.

La rama principal presenta una curva de concavidad interna, que pronto antes de llegar al 2º candil, empieza a cambiar de dirección, pero no puede apreciarse como se continuaba ya que se encuentra rota a pocos milímetros de este. El asta muestra estrías longitudinales poco marcadas en ambas caras y, hacia la parte superior de la vara, a nivel del 2º candil, se disponen los característicos tubérculos del género.

El ejemplar MUFyCA 1220 es muy semejante a otro espécimen que se encuentra depositado en la misma colección, MUFyCA 9 (Lámina 16a). Castellanos (1945) describió y refirió este último material a *Paraceros fragilis* y posteriormente Menegaz (2000), lo incluyó en *Morenelaphus brachyceros*. Los nuevos análisis realizados al ejemplar, determinaron su asignación a *Morenelaphus lujanensis*, especie a la que se refiere el material MUFyCA 9 en este trabajo.

A continuación se detallan los resultados obtenidos a partir de la comparación de ambos especímenes, y se justifica su inclusión dentro de la especie *Morenelaphus lujanensis*. Por otro lado, se mencionan y discuten las



diferencias halladas con *Paraceros fragilis* especie morfológicamente semejante, de tamaño pequeño y muy grácil, como fue descrito por Ameghino (1888; 1889).

Discusión: la comparación de los dos ejemplares de la colección MUFyCA demuestra que se trata de astas que presentan estadios ontogenéticos diferentes, pero muy cercanos entre sí. En este sentido estamos en presencia de individuos juveniles, cuya ontogenia es más avanzada en el ejemplar MUFyCA 9.

La gracilidad de ambos, su tamaño y morfología general, hacen pensar que se trata de dos individuos de *Paraceros fragilis*, como lo supuso Castellanos (1945), en referencia al ejemplar MUFyCA 9. En este sentido, tanto el asta MUFyCA 1220 como el MUFyCA 9, presentan la vara curvada en forma de "S". La primera curva es convexa hacia la cara interna, y comienza a hacerse cóncava internamente antes de llegar al 2º candil, como sucede en ejemplares de *Morenelaphus lujanensis*. En *Paraceros fragilis* en cambio, la vara tiene forma de lira (Lámina 17).

La garceta se implanta muy cerca de la base en los ejemplares de la colección MUFyCA, y en consecuencia, el pedúnculo en ambos es corto y algo comprimido en sentido transversal, al igual que en el género *Morenelaphus*. Por el contrario, la garceta en *Paraceros fragilis*, se encuentra a una distancia mayor de la base y entonces el pedúnculo es largo, y cilíndrico. Ameghino (1889), estableció que en *Paraceros fragilis* todas las ramificaciones se encuentran situadas sobre el mismo lado. En el género *Morenelaphus* la mayoría de las ramificaciones del asta se ubican sobre un mismo plano, ya que el 4º candil se dispone de manera opuesta al resto, como sucede en el ejemplar MUFyCA 9. Este rasgo no puede ser observado en el MUFyCA 1220 ya que está roto por encima del 2º candil.

La vara de ambos ejemplares (MUFyCA 1220 y MUFyCA 9) es cilíndrica-aplanada en toda su extensión, mientras que en *Paraceros fragilis* es marcadamente cilíndrica ya desde su base. Las únicas semejanzas halladas entre las tres astas, son aquellas relacionadas con su gracilidad y tamaño pequeño, lo que estaría demostrando en base a la información proporcionada,



que los individuos de *Paraceros fragilis*, tendrían un tamaño semejante a los ejemplares jóvenes del género *Morenelaphus*, y en este caso de *Morenelaphus lujanensis*, siendo sus astas morfológicamente parecidas.

Materiales referidos: MACN 11722, cráneo casi completo con las astas derechas e izquierdas asociadas aunque incompletas (Laminas 18 y 19)

Procedencia geográfica y estratigráfica: Río Carcarañá, cerca del puente carretero que une Rosario con Santa Fe. Atribuido a la Formación Pampeana.

Observaciones: este material corresponde al espécimen de *Morenelaphus lujanensis* más completo dentro del área de estudio, por lo que reviste gran importancia desde el punto de vista anatómico y taxonómico para la especie. El análisis de materiales que no sean astas, que constituye el elemento principal en las determinaciones sistemáticas, permitió ampliar la diagnosis de la especie aportando nuevos rasgos morfológicos no considerados hasta ahora.

Para una mejor comprensión de los rasgos desprendidos del estudio del cráneo, se comparó el espécimen con materiales de ciervos actuales de dimensiones corporales similares, correspondientes a las especies: *Blastocerus dichotomus* (ciervo de los pantanos) (MACN-Zool 21646) e *Hippocamelus bisulcus* (huemul) (MACN- Zool 44-28).

Descripción:

Las astas en este ejemplar son gráciles, la derecha está casi completa y a la izquierda le falta su porción distal (Lámina 18). El asta más completa, permitió corroborar los rasgos típicos observados en la especie *Morenelaphus lujanensis*.

Presenta una vara con una leve curva en "S", que se arquea primero hacia atrás y abajo, pero que antes del 2º candil se dispone de manera opuesta, es decir hacia arriba y adelante, acentuándose a nivel del 3º candil.

La base del asta tiene una roseta marcada, conformada por excrecencias óseas pequeñas. Por encima de ella, el pedúnculo está desarrollado, con la cara medial plana y la externa cóncava.



La garceta está implantada en ángulo recto respecto del resto de la vara y se encuentra separada del 2º candil por una distancia de 212 mm (ver Tabla 3A). Kraglievich (1932) hace mención que en los ejemplares de esta especie, la misma distancia varía entre 180 y 230 mm. En el ejemplar tipo, Ameghino (1889) mencionó, que el 2º candil distaba de la base del asta 270 mm; en consecuencia, este valor para el carácter mencionado –distancia de la garceta al 2º candil- debe ser algo menor, ya que su medición abarca sólo desde el borde superior de la garceta, hasta el borde inferior del 2º candil.

El 2º candil está roto en su origen, se dispone sobre el borde anterior de la vara y a 233 mm del 3º candil. En el ejemplar tipo esta distancia es de 180 mm, cayendo ambos valores dentro de los rangos establecidos para la especie por Kraglievich (1932).

Por encima del 2º candil, se observa la tercera bifurcación que da origen al 3º y 4º candil. De estos, sólo se conservó su origen que permite apreciar su posición relativa, el 3º candil anterior y el 4º posterior.

El 4º candil es comprimido en sentido transversal, y muestra el inicio de la bifurcación. A partir de allí, la vara está rota así que no puede apreciarse cómo continuaría el asta.

Tanto la cara externa como interna del asta, está recorrida por surcos longitudinales marcados, no observándose la presencia de tubérculos en el ejemplar.

El cráneo es muy grande, ancho y robusto comparable en dimensiones al de *Blastocerus dichotomus*, y un poco mayor en tamaño que el de *Hippocamelus bisulcus*. Está casi completo, ya que sólo le falta el premaxilar.

Los ceratóforos son cortos y pequeños, de 14 mm de altura, están inclinados lateralmente y se encuentran bastante alejados uno de otro (ver Tabla 3A). El frontal es ancho y aplanado, sobre todo entre las órbitas y por encima del hueso nasal, mostrando los forámenes supraorbitarios bien marcados y profundos como sucede en el actual *Blastocerus dichotomus*. Cabrera (1929) mencionó estos caracteres, en referencia al cráneo extraviado de *Morenelaphus brachyceros* publicado por Ameghino (1889). La sutura parieto-frontal es



complicada, los parietales se articulan con los frontales penetrando hacia delante y formando una punta o cuña bien marcada, carácter definido por Ameghino (1889) para *Morenelaphus brachyceros*. En *Blastocerus dichotomus* este rasgo se presenta similar a como sucede en el género extinto, la diferencia entre ambos, está dada en la conformación marcadamente más irregular que presenta dicha sutura en *Blastocerus* respecto a *Morenelaphus*. Por el contrario, en *Hippocamelus bisulcus* la sutura parieto-frontal forma una "U" bien definida. Las órbitas son grandes, aunque están reconstruidas en ciertas partes y posiblemente se haya exagerando un poco su tamaño real.

Las fosas lagrimales, muy profundas, tienen forma ovalada en sentido antero-posterior. Son incluso más profundas que en ejemplares de *Blastocerus dichotomus* e *Hippocamelus bisulcus*, aunque de forma diferente. En el ciervo de los pantanos se presenta alargada y dirigida ánteroposteriormente, en tanto que en el huemul, la fosa lagrimal es de forma triangular, con la base orientada hacia la órbita y el vértice dirigido en dirección al foramen infraorbitario. El maxilar presenta el tubérculo facial muy pronunciado, que en vista frontal ensancha esa porción del cráneo. Si bien el cráneo no está completo, pues le falta el premaxilar, se tomó una medida estimativa de su longitud total, la cual dio un valor de 320 mm. La bóveda del cráneo es corta, ancha y presenta una forma sub-cuadrada. Las medidas del cráneo se pueden apreciar en la tabla 3C. Algunas de ellas fueron comparadas con otros ejemplares de *Morenelaphus* sp., hallados en la colección del MACN, y registrados en la tabla 3D. Es importante aclarar, que dichos materiales no están completos y en consecuencia su asignación se realizó a nivel genérico. La procedencia de esos ejemplares puede ser consultada en el Capítulo 3.

La serie dentaria, no conservo los PM2 y PM3 derechos e izquierdos. En el PM4, se observa un ligero desgaste, este premolar es más ancho que largo y tiene su borde lingual dirigido hacia delante y medialmente. El M1 es bilobulado, con ambos lóbulos de igual tamaño. Este molar, presenta un desgaste marcado, donde la cantidad de dentina expuesta es mayor que la de esmalte. La fosa dentaria está casi cerrada, y la superficie oclusal del diente



muestra una concavidad pronunciada. En este sentido, en vista lateral la corona es baja y roma, y tanto su pronunciado desgaste como el del PM4, denotan que se trata de un individuo adulto. Tanto el M2 como el M3, tienen un desgaste poco marcado, el M3 aún menor que el M2. En la intersección de los lóbulos anterior y posterior de ambos molares (M2 y M3), se observa una crista accesoria denominada, *eocrista* por Hershkovitz (1980). El lóbulo posterior de los dos molares, es de menor tamaño que el anterior, esto puede observarse claramente en el M3 donde la diferencia en las dimensiones de ambos lóbulos está bien marcada, el posterior es notoriamente más pequeño que el anterior.

En *Blastocerus dichotomus* en cambio, la morfología de los dientes es distinta a la de este taxón extinto. En este sentido, el PM4 se dirige de manera diferente, hacia delante y lateralmente. En líneas generales, los dientes de *Blastocerus*, son de mayor tamaño que en *Morenelaphus* y presentan además, cristas accesorias orientadas hacia el interior de la fosa dentaria del PM4 y en los lóbulos anteriores del M1 - M3, carácter ausente en *Morenelaphus*. En *Hippocamelus bisulcus*, por su parte, el PM4 está dirigido hacia delante y lateralmente. La dentición es de tamaño similar a la de *Morenelaphus*, es decir de dimensiones menores que en *Blastocerus dichotomus*. Al igual que en el ciervo de los pantanos, *Hippocamelus bisulcus* presenta *eocrista* en los M1, M2 y M3. En este sentido, en *Morenelaphus* sólo se observa *eocrista* en el M2 y M3, es posible que el M1 también tuviera esta laminilla entre el lóbulo anterior y posterior, y que no se haya preservado en este ejemplar dado su desgaste.

Respecto del ejemplar extinto, lo que parece diferenciar a *Hippocamelus bisulcus* de *Morenelaphus* es la orientación del PM4, y la presencia de las cristas accesorias en la serie dentaria de la forma actual, este último carácter compartido con *Blastocerus dichotomus*, y completamente ausente en *Morenelaphus*.



Material referido: MLP 63-V-31-1, cráneo casi completo con porción de ambas astas (Lámina 20)

Procedencia geográfica y estratigráfica: margen derecha del Río Quequén Salado. Paso del Médano próximo a Oriente, Partido de Tres Arroyos, Buenos Aires.

Observaciones: se trata de un ejemplar muy semejante al MLP 9-10 (tipo de *Morenelaphus pseudoplatensis*) (Carette, 1922).

Descripción: ambas astas del ejemplar MLP 63-V-31-1 se conservaron casi hasta la segunda bifurcación, siendo la izquierda la que está algo más completa y en consecuencia sobre la que se basará esta descripción. Se trata de un asta que presenta la roseta bien formada, con un pedúnculo bastante desarrollado de 24,4 mm de longitud, que tiene su cara medial plana y la externa suavemente convexa. La garceta está rota a pocos centímetros de su origen, pero puede verse igualmente como se implantaba formando un ángulo recto con el resto de la vara. Esta rama, dista unos 175 mm del 2º candil. La vara por encima de la garceta, muestra una curva con convexidad interna, la que se vuelve suavemente cóncava medialmente antes del 2º candil. A este nivel, que coincide con la segunda bifurcación, el asta está rota y no puede apreciarse cómo continuaría la curvatura. En el ejemplar MLP 9-10 que está más completo, se observa por encima del 2º candil, que la curva muestra nuevamente una concavidad interna.

El asta presenta en su cara medial y externa estrías longitudinales, y además sobre el borde posterior y la cara interna, gran cantidad de los característicos tubérculos transversales bien marcados. Por otro lado, se observa además en la cara interna, la línea profunda que recorre toda el asta desde la base.

El cráneo del ejemplar MLP 63-V-31-1 está reconstruido a nivel del maxilar, premaxilar, y el proceso palatino del paladar. Se trata de un cráneo de tamaño mediano. En comparación con el ejemplar MACN 11722, tienen un tamaño menor (ver Tabla 3C) y siendo en vista frontal, más angostos y menos robustos que aquel.



Los ceratóforos son cortos, de 15,1 mm y divergentes entre sí, lo que provoca que las rosetas de las astas se encuentren distanciadas una de otra.

El frontal es ancho y aplanado sobre todo entre las órbitas, como ya fue mencionado para el espécimen MACN 11722. Por encima de los nasales, los forámenes supraorbitarios están bien marcados y son profundos. La sutura parieto-frontal es complicada, y los parietales se articulan con los frontales, extendiéndose hacia delante y formando una punta o cuña bien marcada, como se hizo mención en el espécimen MACN 11722. Este carácter fue definido por Ameghino (1889) para la especie *Morenelaphus brachyceros*.

Las fosas lagrimales tienen forma ovalada en sentido antero-posterior y son profundas.

La bóveda del cráneo es corta, ancha y tiene una forma más bien cúbica. El basicráneo se encuentra casi completo, pero no presenta ningún carácter distintivo de otros ejemplares de tamaño semejante como por ejemplo *Hippocamelus bisulcus*, que deban ser mencionados. Las medidas del cráneo se pueden ver en la tabla 3C.

El maxilar conservó la dentición casi completa, ya que falta el PM2 de la serie dentaria izquierda. El mayor desgaste de los dientes se observa en el M1, al que le sigue en menor medida el PM4. El PM2 es pequeño, está formado por un solo lóbulo y muestra un desgaste donde la dentina queda expuesta en mayor medida que el esmalte. El PM3 es un poco más grande que el anterior, también constituido por un solo lóbulo y presenta un desgaste parecido. El M1 por su parte, es el que muestra mayor desgaste de todos los dientes. En él, la superficie oclusal se hace suavemente cóncava, quedando expuesta casi por completo la dentina, y el esmalte restringido a la fosa dentaria y los bordes del molar. La fosa dentaria está casi cerrada y las aristas linguales y labiales de los dos lóbulos del molar están unidas entre sí. El M1 es bilobulado, y ambos lóbulos presentan igual tamaño. Este molar es más ancho que largo, por lo que su sección es rectangular en sentido perpendicular al plano sagital.

El M2 y M3 son semejantes, los dos son bilobulados y presentan el lóbulo anterior de tamaño algo mayor que el lóbulo posterior. Si bien ambos tienen



desgaste, no es tan marcado, hay mayor proporción de esmalte expuesto y la fosa dentaria sigue siendo profunda. Por otro lado, las aristas linguales y labiales no están intercomunicadas. Sobre el borde lingual del lóbulo posterior de los dos molares, se ubica una columnilla interlobular o *eocrista* de Hershkovitz (1982), carácter que no fue observado en el M1. El desgaste general que presentan los dientes, es similar al observado en el espécimen MACN 11722, por lo que se deduce que ambos comparten el rango etario. En referencia a ambos materiales (MLP 63-V-31-1 y MACN 11722), como ya se mencionó en el acápite 5.2.4.1., las edades en los ciervos están establecidas a partir del desgaste y erupción de la dentición inferior, además del grado de fusión del postcráneo. Teniendo en cuenta esto, si bien no es certero asignarles una edad por tratarse de los caracteres de la dentición superior, es posible especular acerca de ella. En este contexto, hay que tener en cuenta que además de presentar ambos la dentición completa con un marcado desgaste, tienen todos los huesos del cráneo soldados. Estos caracteres, indicarían que tanto el ejemplar MLP 63-V-31-1 como el MACN 11722 son individuos adultos.

Material referido: MLP 9-10, cráneo casi completo, con el asta izquierda incompleta y la derecha rota a nivel de la segunda bifurcación (Lámina 21)

Procedencia: provincia de Buenos Aires. Formación Pampeana.

Observaciones: este material, corresponde al tipo de *Morenelaphus pseudoplatensis*, y fue previamente estudiado por Lydekker (1983) y Carrette (1922) (ver Capítulo 2). Las descripciones realizadas por ambos autores, se restringieron a los rasgos de las astas, sin ser estudiados hasta el momento, los caracteres del cráneo, que incluye además, la serie dentaria casi completa. Dada la importancia que tiene este material, ya que constituye uno de los pocos cráneos completos de *Morenelaphus lujanensis* asociado a las astas, se incluye aquí su descripción. De esta manera, se proporciona a continuación, un análisis detallado de la serie dentaria superior, que complementa a las descripciones de los otros dos ejemplares completos de *Morenelaphus lujanensis*, en la diagnosis de la especie.



Descripción:

Las astas de este ejemplar ya fueron descritas por otros autores como se hizo mención más arriba (Lydekker, 1893 y Carette, 1922), por lo que aquí no se la incluye. Lo que sí es importante mencionar en este punto, es su parecido morfológico de este carácter con el ejemplar MLP 63-V-31-1, del que sólo difiere morfométricamente, como consta en la tabla 3A.

El cráneo es de tamaño mediano, al igual que el ejemplar MLP 63-V-31-1 y de menores dimensiones que el MACN 11722 (ver Tabla 3C). Tiene reconstruida toda la región nasal y carece por completo del hueso occipital, que aún no estaba fusionado.

Los ceratóforos son un poco más largos que en los otros dos ejemplares de la misma especie (MACN 11722 y MLP 63-V-31-1), ya que tienen una altura de 16,6 mm (ver tabla 3A).

El frontal es ancho y aplanado sobre todo entre las órbitas. Por encima de los nasales, los forámenes supraorbitarios son bien marcados y profundos. Mientras que como ya se mencionó, la sutura parieto-frontal es complicada, y los parietales articulan con los frontales formando una cuña. Sus fosas lagrimales son ovaladas antero-posteriormente y profundas.

La bóveda del cráneo muestra la misma morfología que en los otros dos ejemplares: es corta, ancha y cúbica. El basicráneo se encuentra casi completo.

El maxilar del ejemplar, muestra la serie dentaria casi completa, ya que no se han preservado los PM2 de ambas series dentarias. La morfología de los dientes es igual a la descrita para el ejemplar MLP 63-V-31-1, pero varía respecto a este, en el grado de desgaste que presenta.

El PM3 y PM4 muestran apenas un desgaste, donde la proporción de dentina y esmalte es casi la misma. Con el M1 sucede algo similar a los premolares, ya que tiene poco desgaste. Presenta las cúspides ahusadas, con las aristas linguales y labiales no comunicadas entre sí, en consecuencia la fosa dentaria es abierta y profunda, a diferencia de lo observado en el ejemplar MLP 63-V-31-1.

El M2 y M3 no tienen casi desgaste, sus cúspides son bien ahusadas y la fosa dentaria es más abierta y profunda que en el M1, lo que denota la corta edad



del ejemplar. Según lo observado, el desgaste dentario en esta especie se da de la siguiente manera: 1º) comienza en el M1, logrando un desgaste severo; 2º) un poco antes de alcanzar el nivel anterior, comienza a desgastarse el PM4; 3º) siguen el resto de los premolares, y recién luego el desgaste involucra a los M2 y M3.

De lo recién expuesto se desprende que el MLP 9-10 es un ejemplar joven, dado que sus dientes no muestran casi desgaste y por otro lado no tiene aún fusionado el hueso occipital. Teniendo en cuenta además que presenta la dentición definitiva, se sugiere que ya ha alcanzado la madurez sexual como lo establecieron Bianchini y Delupi (1993) para ejemplares de *Ozotoceros bezoarticus*.

Esta información proporciona una edad estimada del espécimen, que no puede ser tomada como exacta. El hecho de contar con más de un ejemplar con cráneos que preservaron la dentición completa o casi completa y asociados a las astas, tiene gran importancia, ya que permite observar el desarrollo ontogenético alcanzado, teniendo en cuenta la posible edad de los individuos. De esta manera, se puede hipotetizar acerca del patrón de ramificación en los ciervos extintos, hasta su conformación definitiva en los adultos. La posible secuencia de ramificación en las astas de esta especie, se desarrolla en el acápite 5.2.3.1.

Morenelaphus cf. lujanensis

Material referido: PVE-F 26, porción del maxilar con la serie dentaria derecha completa y la izquierda sin el M3 (Lámina 22a)

Procedencia geográfica y estratigráfica: barrancas del río Bermejo (26° 36' S y 58° 40' O), en cercanías a la localidad de Villa Escolar. Sedimentos tentativamente referidos a la Formación Fortín Tres Pozos. Pleistoceno tardío.

Descripción: La morfología de la dentición en esta especie, ya fue descrita en otros ejemplares, en consecuencia, en vez de ahondar en la descripción de los dientes, se hará referencia sólo al grado de desgaste que presentan. El PM2 que es el más pequeño de los premolares, no tiene desgaste, y con el borde de la



arista lingual dirigido medialmente. El PM3 tiene un desgaste poco marcado, ya que la proporción de esmalte es mayor a la de dentina. En el PM4 también se observa poco desgaste, pero mayor al del PM3. El M1 está muy desgastado en su lóbulo anterior, no así en el posterior, en consecuencia la fosa dentaria del primero de estos lóbulos está algo cerrada y la superficie oclusal muestra mayor proporción de dentina expuesta. Este molar, tampoco tiene la laminilla interlobular o eocrista como ya se observó en los ejemplares anteriores. El M2 y el M3 no presentan casi desgaste, sus fosas dentarias están bien abiertas y son profundas. Como en los demás especímenes de la especie, aquí también se observa en la intersección de los lóbulos anterior y posterior de ambos molares la eocrista de Hershkovitz (1980).

Morenelaphus sp.

Material referido: MACN s/n, porción del cráneo que conservó el maxilar, paladar y la dentición casi completa (Lámina 22b)

Procedencia geográfica y estratigráfica: sin procedencia geográfica ni estratigráfica precisas.

Descripción: las fosas vestibulares de este ejemplar son grandes y profundas, como se describió previamente para *Morenelaphus lujanensis*, aunque morfológicamente diferentes, ya que tienen una forma sub oval en vez de triangular. El paladar presenta la sutura palatina transversal irregular, mostrando ondulaciones redondeadas y marcadas. Por su parte en *Blastocerus dichotomus* se observa una sutura con forma de "U" que se extiende a la altura del espacio interlobular entre el M1 y M2, mientras que en *Hippocamelus bisulcus* la misma sutura es irregular, pero a diferencia del ejemplar de *Morenelaphus sp.*, termina en un vértice a nivel del lóbulo anterior del M1 (ver Lámina). En cuanto a la dentición, se preservaron ambas series dentarias del maxilar casi completas ya que sólo falta el PM4 derecho, y el PM3 y PM4 izquierdos.

La serie dentaria, muestra que el PM3 es más pequeño que el PM4, tiene el borde lingual dirigido hacia el plano sagital y atrás, presenta gran desgaste y se ubica medialmente respecto al PM4. Por su parte el PM4, en el que también



se observa un desgaste, tiene el borde lingual orientado hacia delante y adentro, en este sentido el ejemplar de *Morenelaphus lujanensis* (MACN 11722) muestra la misma disposición. Esta inclinación, hace que los bordes linguales de ambos premolares se encuentren en la región medial del paladar. El M1, también con gran desgaste, está formado por un lóbulo anterior y un lóbulo posterior de igual tamaño. El M2 tiene un desgaste poco marcado y el M3 casi no presenta desgaste. En la intersección de los lóbulos anterior y posterior de ambos molares (M2 y M3), se observa una crista accesoria denominada por Hershkovitz (1980), eocrista, que también está presente en *Morenelaphus lujanensis*. En ambos molares, el lóbulo posterior es de menor tamaño que el anterior, como se mencionó para *Morenelaphus lujanensis*. En *Blastocerus dichotomus* en cambio, la morfología de los dientes es distinta a la de este taxón extinto. En este sentido, la orientación del PM3 respecto del PM4 es diferente, el PM4 se dirige hacia delante y afuera, mientras que el PM3 se ubica medialmente al paladar de forma perpendicular al hueso palatino. De esta manera, los bordes linguales del PM3 y PM4 no convergen hacia el paladar. Si bien los M1 y M2 presentan eocrista, en líneas generales, los dientes son de mayor tamaño que en el género extinto. *Blastocerus* presenta además, cristas accesorias orientadas hacia el interior de la fosa dentaria de los tres premolares y en los lóbulos anteriores del M1 - M3, carácter ausente en *Morenelaphus*. Por su parte *Hippocamelus bisulcus*, tiene los PM3 y PM4 dirigidos hacia delante y lateralmente, siempre con el PM3 ubicado medialmente respecto del PM4. La dentición es de tamaño similar a la de *Morenelaphus*, es decir de menor tamaño que en *Blastocerus dichotomus*. Al igual que en el ciervo de los pantanos, *Hippocamelus bisulcus* también presenta eocrista en los M1, M2 y M3. En este sentido, en *Morenelaphus* sólo se observa eocrista en el M2 y M3, es posible que el M1 también tuviera esta laminilla entre el lóbulo anterior y el posterior, y que no se haya preservado en este ejemplar dado el desgaste que presenta. Respecto del ejemplar extinto, lo que parece diferenciar a *Hippocamelus bisulcus* de *Morenelaphus* es la orientación del PM3 y del PM4, y la presencia de las cristas accesorias en la serie dentaria de la forma actual, este último carácter



compartido con *Blastocerus dichotomus*, y completamente ausente en *Morenelaphus*.

5.2.3.1. Posible secuencia de desarrollo ontogenético en las astas de *Morenelaphus lujanensis*

En este análisis se involucra a los tres ejemplares de la especie ya descritos, que corresponde a los más completos: MACN 11722; MLP 9-10 y MLP 63-V-31-1, además de las astas MUFyCA 788 y CTES-PZ 7369.

De lo expuesto más arriba se resume que los especímenes MLP 63-V-31-1 Y MACN 11722 serían individuos adultos, y el MLP 9-10 un sub-adulto. En este sentido el desarrollo que presentan las astas es bastante similar en los tres. Hay que tener en cuenta que el ejemplar MLP 63-V-31-1 presenta sus astas rotas a nivel de la segunda bifurcación, y el asta MUFyCA 788 y CTES-PZ 7369, no tienen cráneo asociado.

El ejemplar más joven (MLP 9-10) (Lámina 21), conservó casi completa el asta izquierda en relación a la derecha. El asta izquierda está rota muy por encima de la segunda bifurcación y la porción conservada de la vara por sobre ella, se adelgaza distalmente pero no se sabe como finalizaba por estar rota.

Un modelo hipotético de ramificación de las astas en esta especie, teniendo en cuenta los datos presentes, sería la siguiente: en individuos semiadultos, con poco desgaste dentario y algunos huesos del cráneo aún sin fusionar, como por el ejemplo el occipital (MLP 9-10), el asta estaría conformada por una garceta anterior simple o con esbozo de bifurcación; un 2º candil anterior tal vez simple, ubicado a 180 mm aproximadamente de la primera rama; una vara muy larga por encima de él, terminada en una punta redondeada o bien en una bifurcación apenas insinuada. Una posible secuencia siguiente, estaría representada por el material MACN 11722 (Láminas 18 y 19), cuyo desgaste dentario se observa a nivel del M1 y PM4, y presenta todos los huesos del cráneo fusionados. En este mismo grado de desarrollo ontogenético se encuentra el ejemplar CTES-PZ 7369 (Lámina 13b), donde se observa por encima del 2º candil, que la rama principal sufre una tercera bifurcación. Este



plan de ramificación en el asta muestra: una garceta anterior con el inicio de su bifurcación; un 2º candil anterior dispuesto a una distancia de 172 mm de la primera rama; una tercera bifurcación que da origen al 3º y 4º candil: el 3º candil anterior ubicado a 183 mm del 2º candil, y un 4º candil posterior que comienza a bifurcarse, ubicado al mismo nivel que el 3º candil.

El ejemplar MUFyCA 788 (Lámina 15) representaría el estado ontogenético más avanzado, ya que por encima de la tercera bifurcación el asta presenta una nueva división, donde sus ramas resultantes, a la vez se bifurcan. En este sentido, en su plan de ramificación se observa: una garceta anterior bifurcada; un 2º candil anterior, no pudiendo especificarse si era simple o bífido por estar roto; un 3º candil anterior también roto, y por encima de él la prolongación de la rama principal, que se vuelve hacia atrás y se bifurca, dando origen a: un 4º candil posterior bífido, y la corona anterior también bifurcada. Es posible dado el desarrollo que presentan estas ramas, que exista al menos un estadio intermedio antes que este.



5.2.3.2. Caracterización específica entre *Morenelaphus brachyceros* y *Morenelaphus lujanensis*

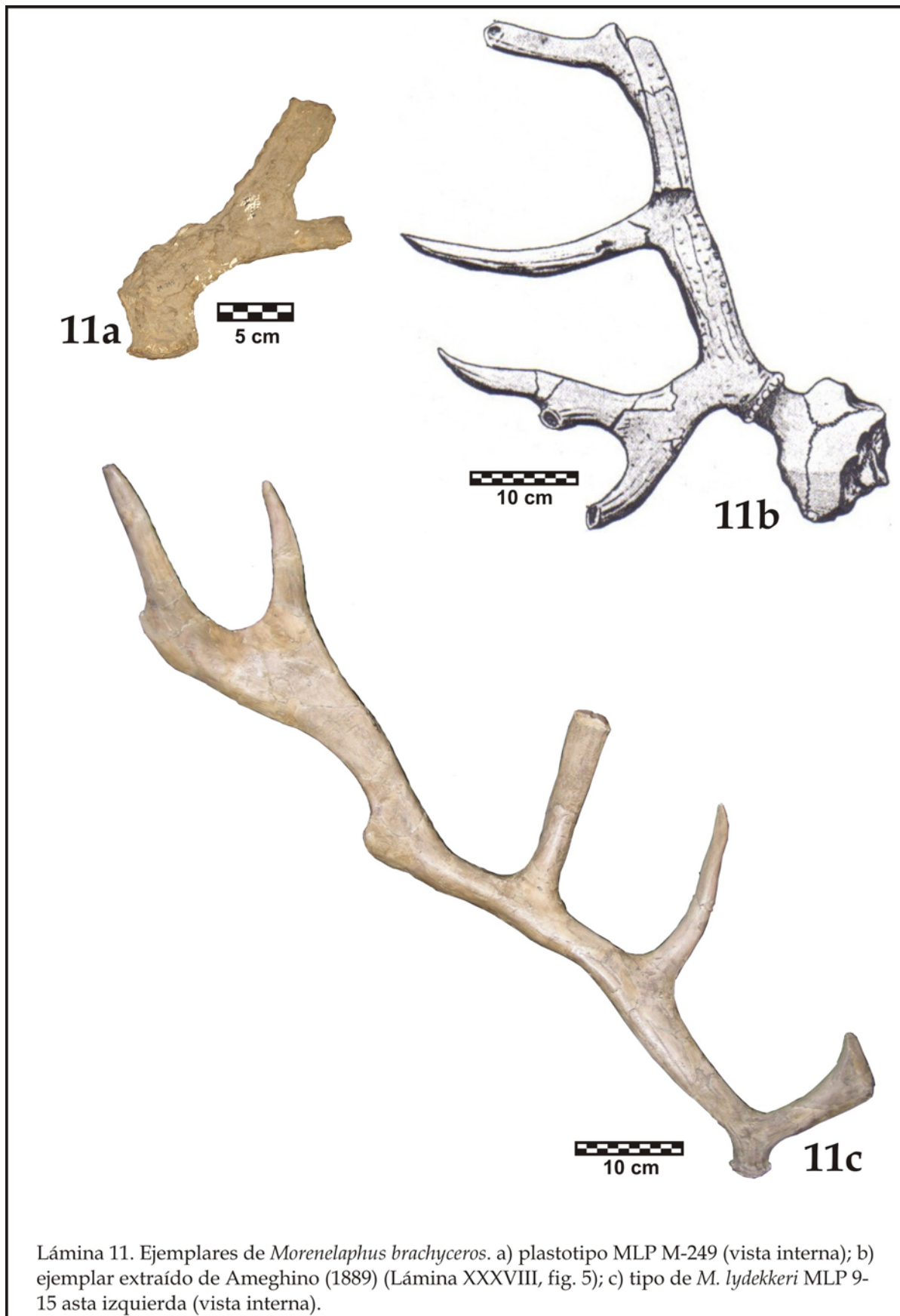
Caracteres	<i>M. brachyceros</i>	<i>M. lujanensis</i>
Tamaño del asta	De menor tamaño que <i>M. lujanensis</i> .	De mayor tamaño que <i>M. brachyceros</i> .
Robustez/Gracilidad del asta	En proporción, más robusta que el asta de <i>M. lujanensis</i> .	En proporción, más grácil que el asta de <i>M. brachyceros</i> .
Forma de la rama principal o vara	La rama principal está curvada en forma de "S". Esta curva primero se dirige hacia atrás y abajo y luego del 2º candil o al mismo nivel de este, se orienta hacia delante. A nivel del 3º candil, la vara continúa algo recta y sobre su mismo plano.	La rama principal está arqueada en forma de "S". Esta curva primero se dirige hacia atrás y abajo, y antes del 2º candil, se orienta hacia delante acentuándose más a nivel del 3º candil. En algunos ejemplares sin embargo, la rama principal es casi recta hasta el 3º candil, y a partir de él se dobla acentuadamente hacia atrás, dispuesto sobre un plano diferente, como se observa en el ejemplar MUFyCA 788.



<p>Presencia de tubérculos y surcos longitudinales</p>	<p>Cara anterior e interna casi lisas, con algunas verrugas aisladas.</p> <p>Cara posterior y externa con surcos longitudinales marcados a lo largo de toda la superficie.</p>	<p>Cara anterior e interna con gran cantidad de verrugas transversales y aisladas, que desaparecen en la parte superior, reemplazadas por surcos poco marcados.</p> <p>Cara posterior y externa con surcos longitudinales poco marcados en la parte inferior.</p>
<p>Garceta</p>	<p>Bífida y hasta trífida.</p> <p>Robusta. Forma un ángulo agudo, recto u obtuso con la vara.</p>	<p>Bífida. Desde grácil a robusta, pero en menor medida que <i>M.</i></p> <p><i>brachyceros</i>. Forma un ángulo recto u obtuso con la vara.</p>
<p>2º y 3º candil</p>	<p>Ambos son anteriores y se disponen casi paralelos entre sí y con la garceta, dirigiéndose hacia delante.</p>	<p>Ambos son anteriores y se disponen casi paralelos entre sí, pero divergentes respecto a la garceta. Los dos se dirigen hacia arriba.</p>



4° candil	4° candil dispuesto sobre el borde posterior del eje principal, el que se mantiene en el mismo plano por encima del 3° candil.	El 4° candil dispuesto sobre el borde posterior del eje principal, pero a diferencia de <i>M. brachyceros</i> , el eje principal se ubica en un plano distinto por encima del 3° candil, ya que se curva fuertemente hacia atrás.
-----------	--	---



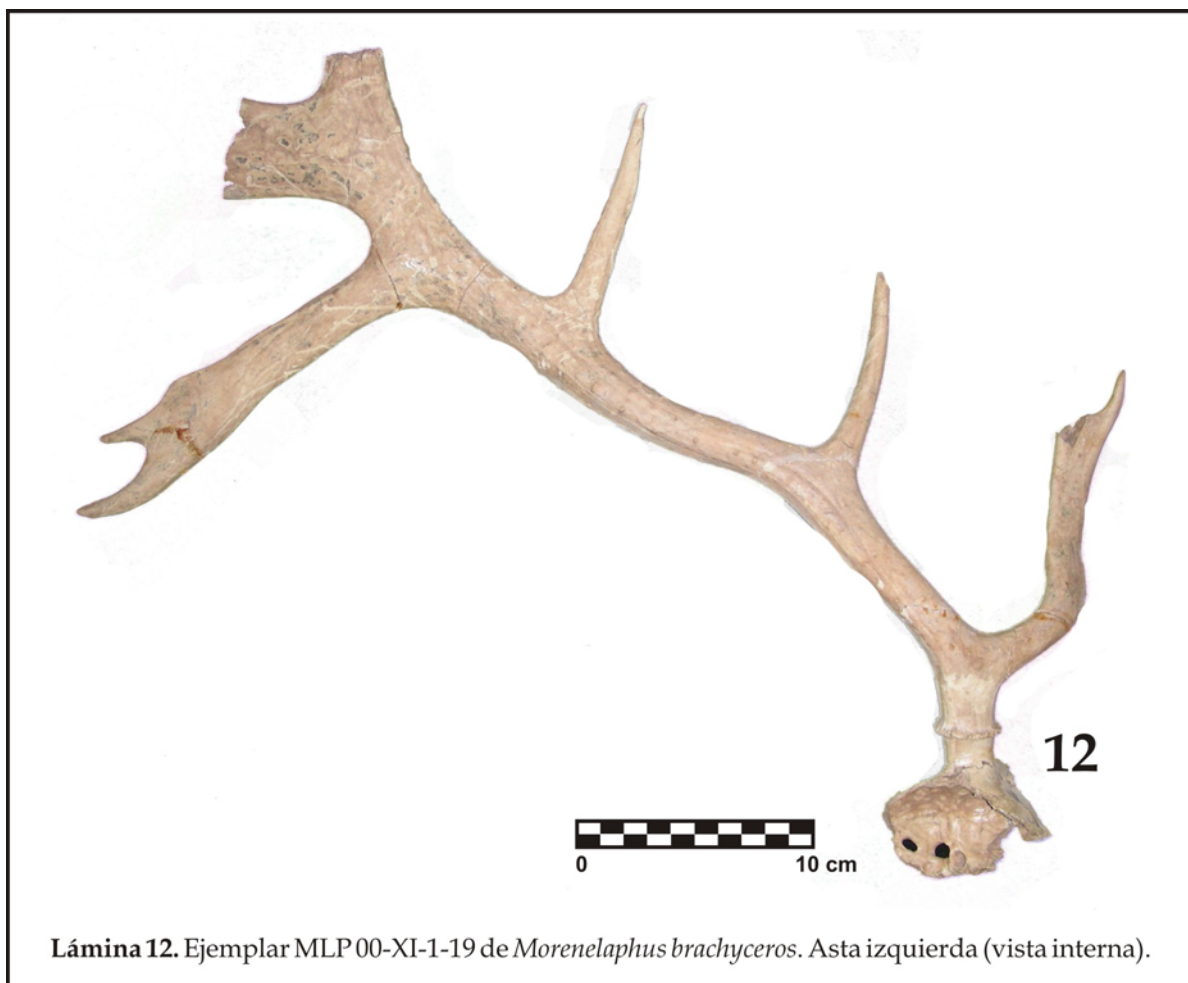
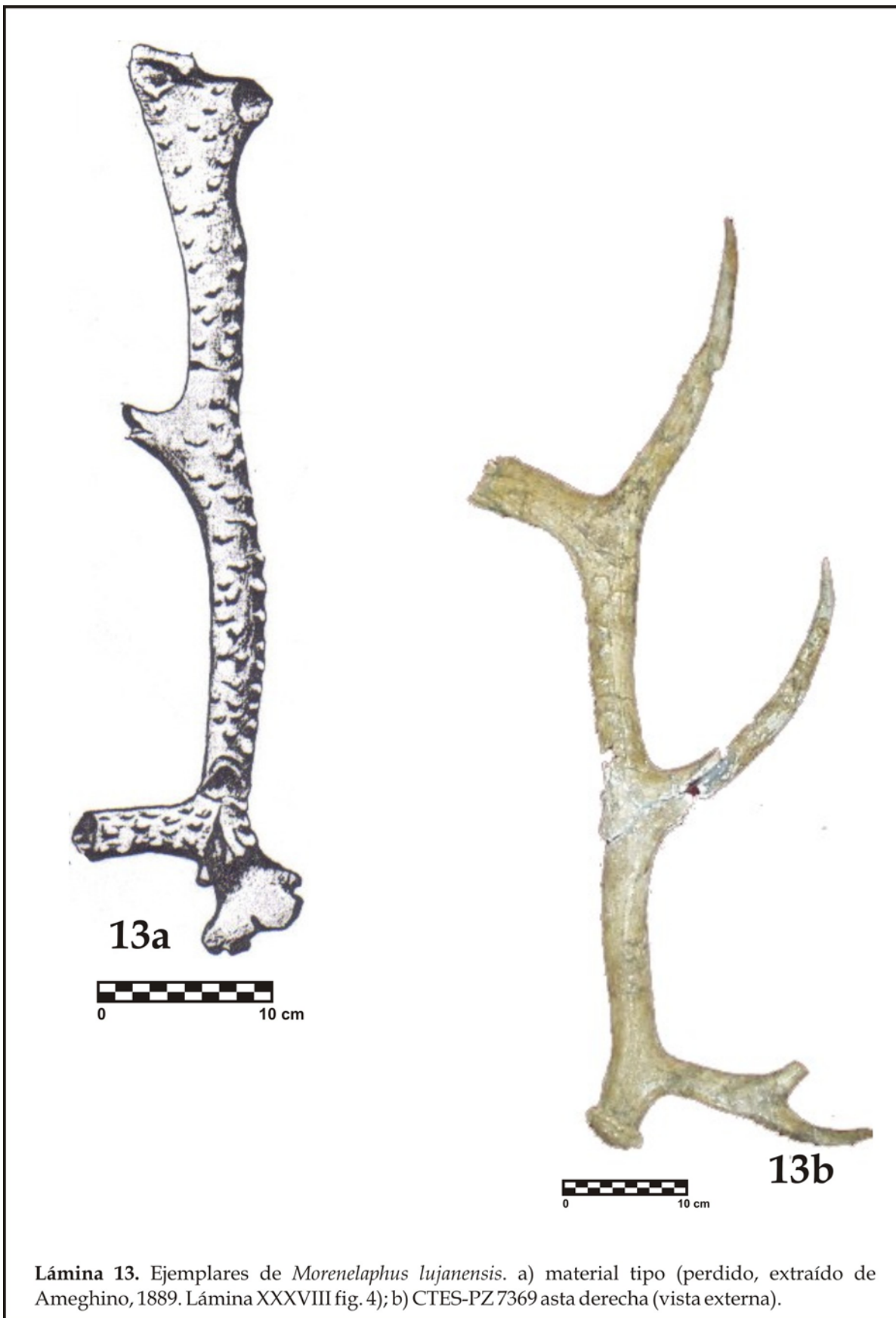
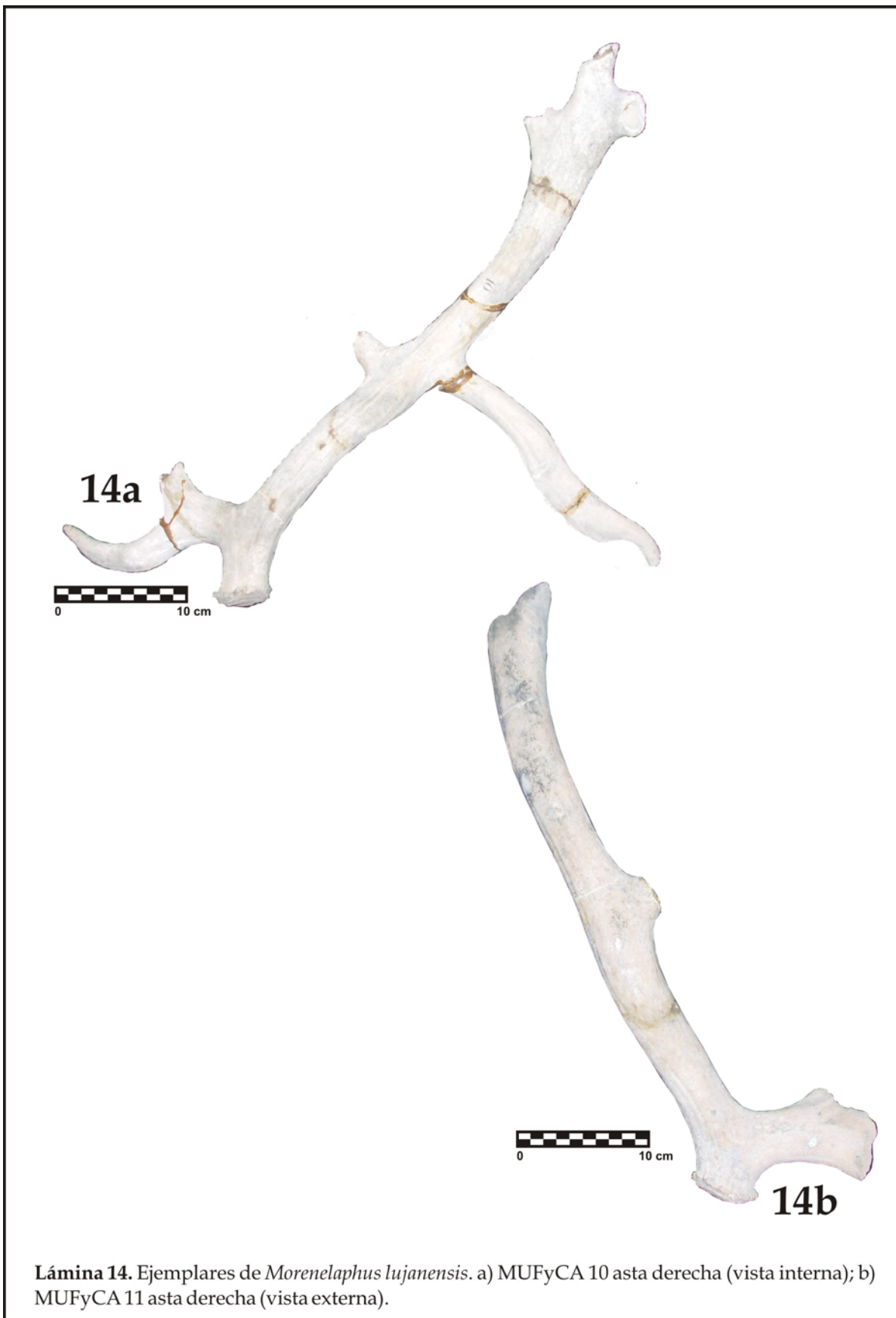


Lámina 12. Ejemplar MLP00-XI-1-19 de *Morenelaphus brachyceros*. Asta izquierda (vista interna).









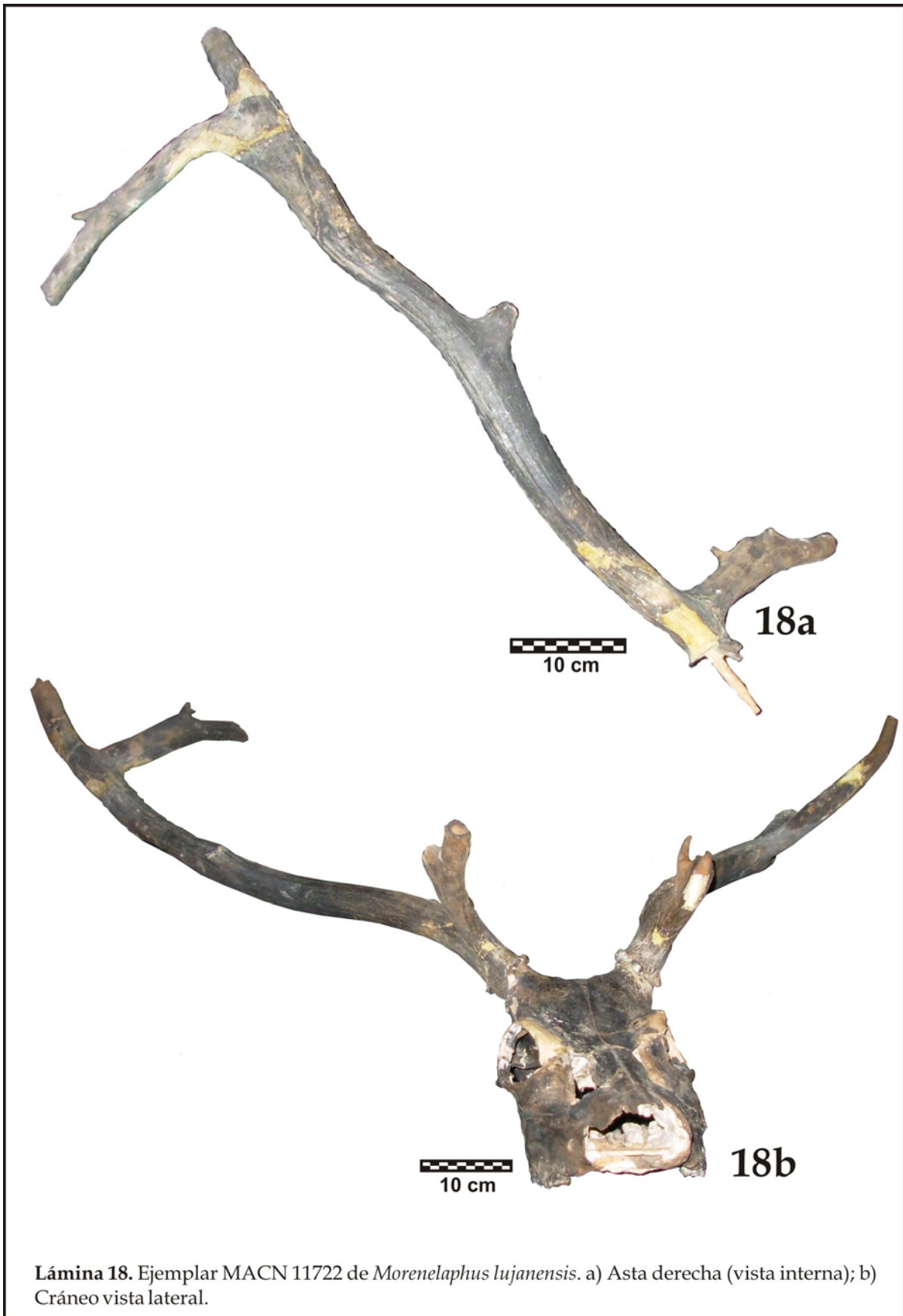
16a

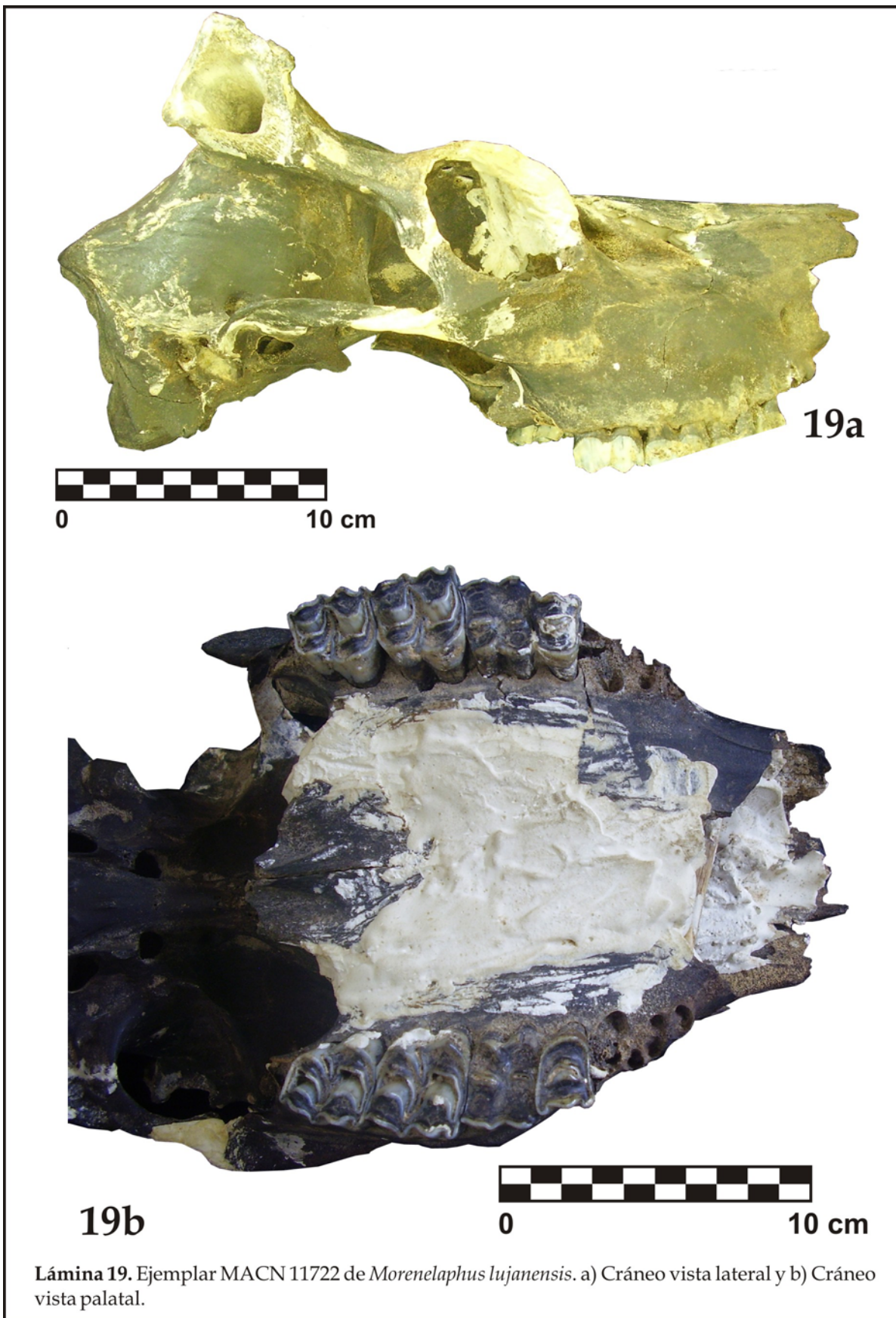
16b



Lámina 16. Ejemplares de *Morenelaphus lujanensis*: a) MUFyCA 9 asta izquierda (vista externa); b) MUFyCA 1220 asta izquierda (vista externa).







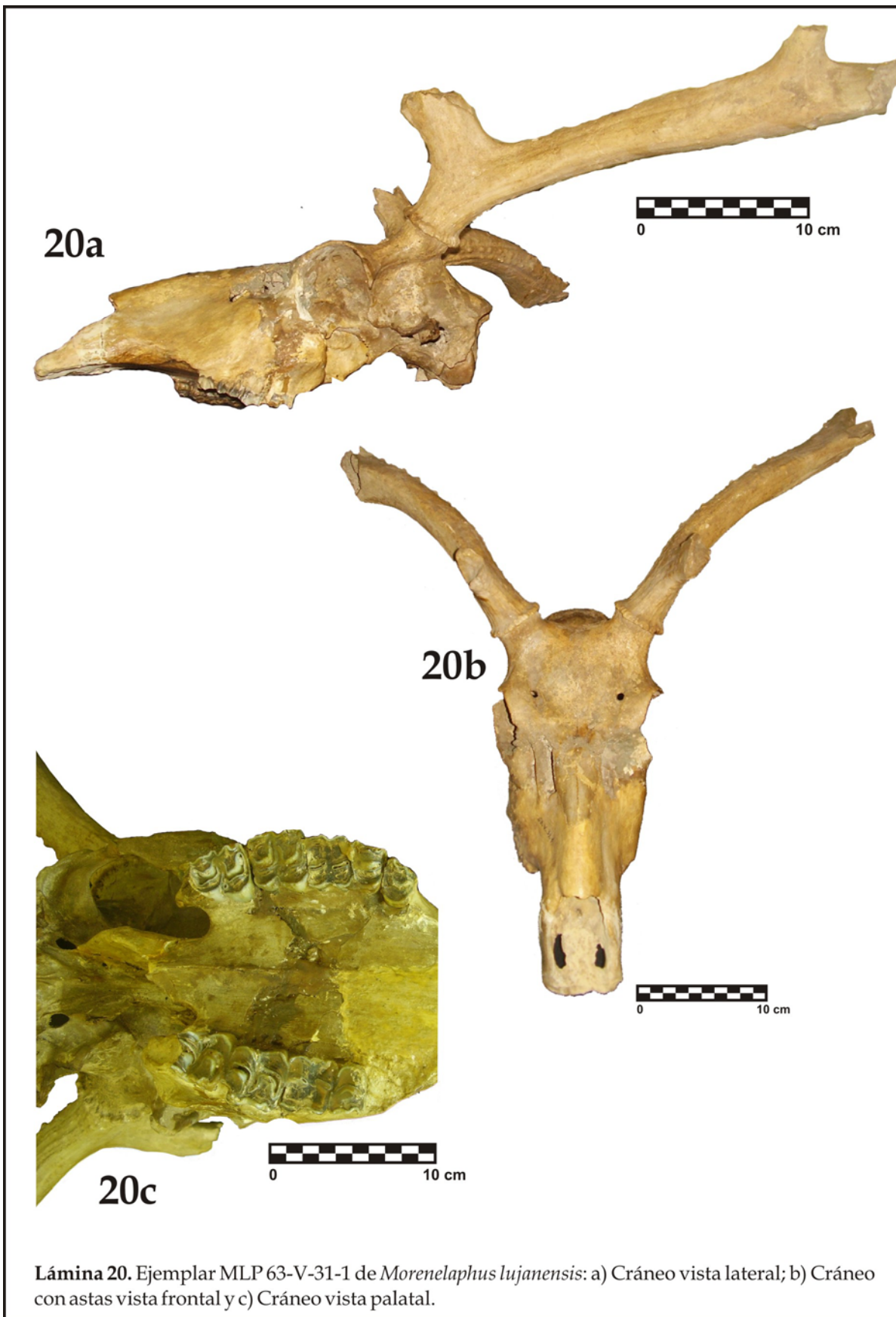
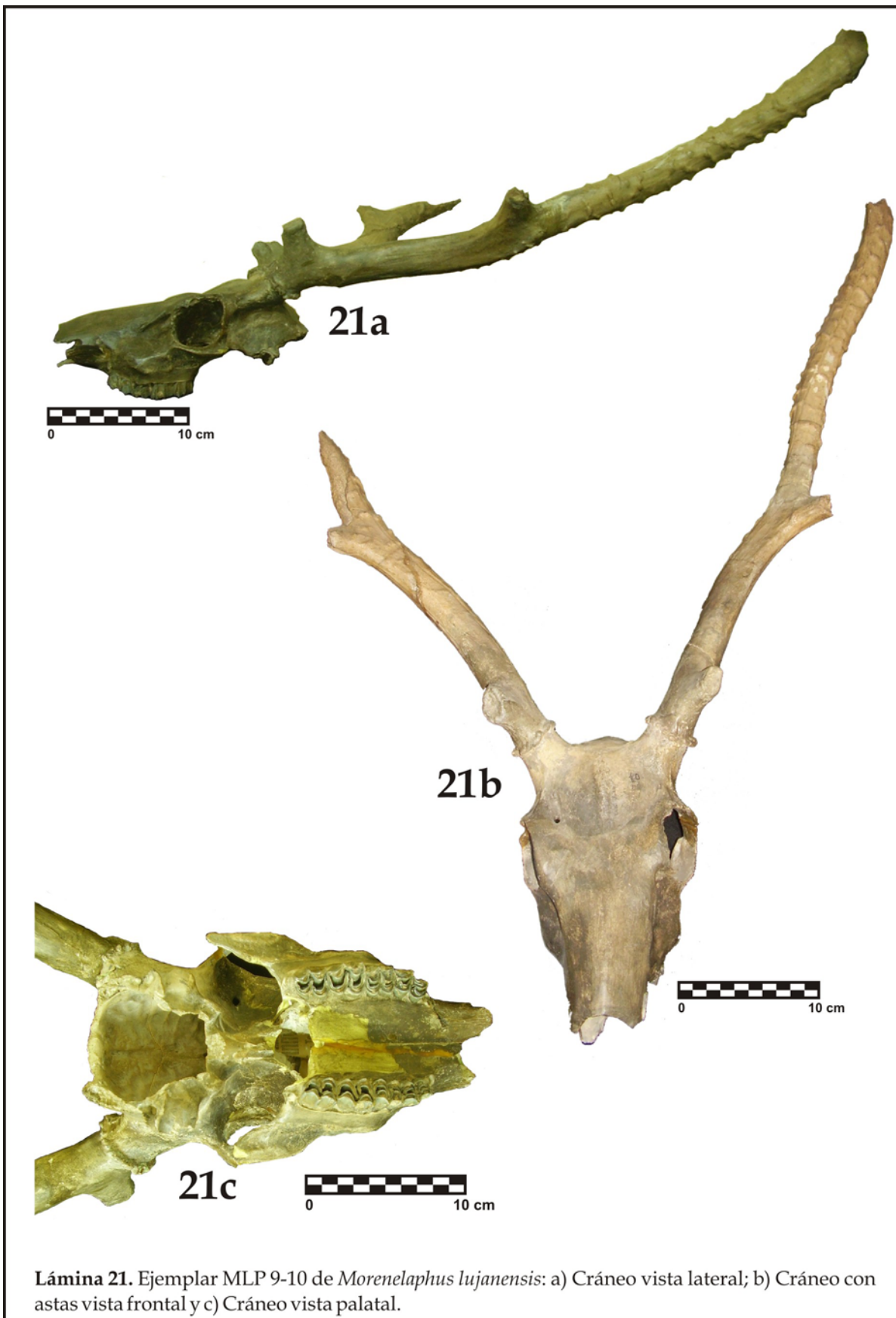
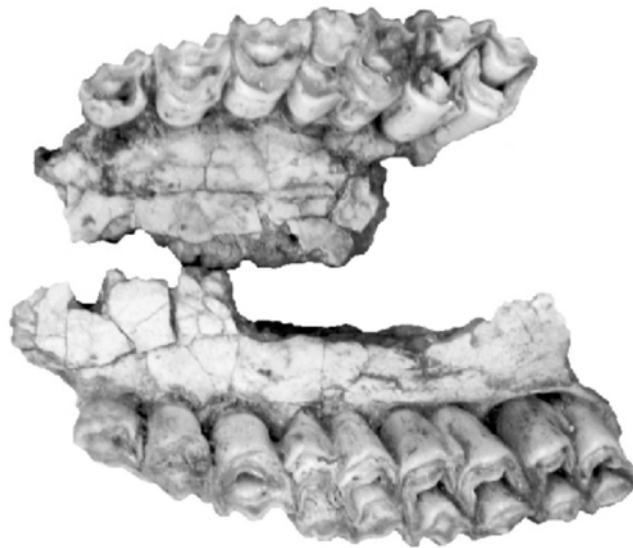


Lámina 20. Ejemplar MLP 63-V-31-1 de *Morenelaphus lujanensis*: a) Cráneo vista lateral; b) Cráneo con astas vista frontal y c) Cráneo vista palatal.



22a



22b



Lámina 22. a) Ejemplar PVE-F 26 de *Morenelaphus cf. lujanensis* (vista palatal) y b) MACN s/nº *Morenelaphus sp.* (vista palatal)



5.2.4. GÉNERO *Hippocamelus* Leuckart, 1816

Introducción

Como se destacó en esta tesis, la mayoría de los materiales descriptos para cérvidos sudamericanos corresponden a astas, siendo escasos elementos del cráneo y postcráneo. En este contexto, el hallazgo de un espécimen que preservó gran parte del esqueleto postcraneal y del cráneo con ambas astas, reviste especial interés ya que permite una más apropiada revisión de los materiales atribuidos al género *Hippocamelus*.

A este género pertenecen las dos especies actuales *H. bisulcus* (el huemul) e *H. antisensis* (la taruca), ambas con una distribución Andina. La primera de ellas se registra hacia el sur en las provincias de Neuquén, Río Negro, Chubut, y Santa Cruz llegando hasta el Estrecho de Magallanes (Serret, 1992; Chébez, 1996) y fuera de la Argentina, se la encuentra en los Nevados de Chillan en Chile central (López *et al.*, 1999; Povilitis, 2002). Por su parte, la distribución actual de *H. antisensis* en la Argentina comprende las provincias de Jujuy, Salta, Tucumán, Catamarca y La Rioja (Cabrera y Yepes, 1960; Chébez, 1996). Fuera del territorio argentino, su distribución se extiende hasta la región cordillerana de Bolivia y Perú (Kowald, 1988; Tarifa, 1996). En cuanto a su registro fósil, actualmente se le asigna a *Hippocamelus* una sola especie extinta *H. sulcatus* Ameghino, registrada únicamente en el Pleistoceno de la provincia de Buenos Aires (Menegaz, 2000). Los pocos materiales atribuidos a este taxón corresponden al plastotipo de un asta (MLP 9-23, *Furcifer sulcatus*), cuyo holotipo se encuentra en el Museo de Historia Natural de París (H. Gervais y Ameghino, 1880); y un cráneo casi completo que conservó parte de la dentición y de sus astas MLP 9-11 (tipo de *Furcifer seleniticus*= *Hippocamelus sulcatus*) (Carette, 1922; Kraglievich, 1932), ambos ejemplares depositados en el Museo de La Plata (plastotipo y tipo) y de edad Bonaerense (Menegaz y Ortiz-Jaureguizar; Menegaz, 2000). En este contexto, el material MACN 1119 (tipo de *Cervus latus*), referido a *Hippocamelus sulcatus* por Menegaz (2000), es aquí



considerado como *cf. Hippocamelus*, dado que no conservó ningún rasgo diagnóstico. En este sentido, resulta importante mencionar además, la existencia de una pequeña porción de asta, procedente de la provincia de Córdoba (ver Capítulo 3). Este ejemplar, fue referido por Castellanos (1944) a *Hippocamelus sulcatus*, pero dado lo fragmentario del material y la falta de atributos conservados en él, en este trabajo se lo asigna a *aff. Hippocamelus*. La problemática acerca de *Furcifer sulcatus*, *Furcifer seleniticus*, *Cervus latus*, e *Hippocamelus sulcatus* se encuentra desarrollada en el Capítulo 2.

Es importante mencionar, que los únicos restos atribuidos a esta especie fuera del territorio argentino corresponden a tres porciones de astas descritas por Kraglievich (1932) para los departamentos de Soriano y Río Negro en el oeste de la República de Uruguay, referidos al Pleistoceno.

El nuevo espécimen (CTES-PZ 7494) estudiado aquí, comparte grandes semejanzas tanto con el ciervo viviente *H. antisensis*, como con la especie extinta *H. sulcatus*. Teniendo en cuenta esto, se llevó a cabo una detallada comparación morfológica y morfométrica entre este ejemplar y las dos especies mencionadas, además de un análisis factorial discriminante (AFD) como herramienta de apoyo al estudio morfológico tradicional.

A partir de los resultados obtenidos, en los estudios morfológicos y morfométricos, se hicieron inferencias relacionadas con su anatomía, sistemática y requerimientos ecológicos durante el Pleistoceno.

A continuación se presenta la descripción detallada del nuevo material.

Material referido: CTES-PZ 7494, parte del cráneo que conservó el basicráneo casi completo con los parietales y frontales intactos, estos últimos con ambos ceratóforos y las astas unidas a ellos; porción de la hemimandíbula derecha con la dentición premolar y molar completa; fragmento del maxilar izquierdo con los M1-M3; 5 vértebras cervicales; 2 fragmentos de costillas aisladas; escápula izquierda incompleta; húmero izquierdo sin epífisis proximal; ambas ulnas (izquierda casi completa, y derecha que sólo conservó la mitad proximal);



ambos radios (izquierdo completo y derecho al que le falta la mitad distal completa); carpo izquierdo (escafoides, semilunar, piramidal, pisciforme, hueso ganchoso y capitatum); metacarpos (derecho e izquierdo completos, con los cuatro sesamoideos del matacarpo izquierdo); tibia izquierda a la que le falta la epífisis proximal; hueso maleolar; tarso izquierdo (astrágalo, calcáneo, gran cuneiforme y cuboideo-navicular); metatarso izquierdo completo; 3 falanges I; 1 falange II y 1 falange III o ungueal (Láminas 23 - 26)

Procedencia geográfica y estratigráfica: Arroyo Toropí. Bella Vista, Corrientes. Formación Toropí, Lujanense (Pleistoceno tardío). Una datación por TL de los sedimentos portadores dio una antigüedad de *ca.* 50.000 años AP (Tonni *et al.*, 2005).

Descripción:

Las astas de acuerdo a lo propuesto en este trabajo de tesis, las astas del ejemplar pertenecen al **GRUPO D:** *astas bifurcadas y rebifurcadas*. Se trata de un espécimen que presenta el asta bifurcada a poca distancia de la roseta formando un corto pedúnculo, el cual es comprimido transversalmente, cóncavo en la cara externa y casi plano en la cara interna. La roseta está bien marcada, formada por gran cantidad de tubérculos óseos bien definidos. La conformación de las astas es sencilla, presentan una rama anterior y una posterior cilíndrico-comprimidas en sentido transversal, donde la anterior es más corta que la posterior. El asta izquierda está completa, su rama anterior muestra una doble curvatura la que primero se dirige hacia delante y lateralmente, para luego hacerlo hacia atrás y medialmente. En el asta derecha, la rama anterior está rota en su extremo, pero la porción conservada permite ver que, de estar completa, se dirigiría de igual modo que la rama anterior del asta izquierda. La rama posterior de ambas astas también presenta una doble curvatura, menos marcada que la de la rama anterior, que se dirige de manera diferente primero lateralmente y luego hacia el plano sagital. Ambas ramas del asta forman un ángulo agudo entre sí.

La parte conservada del cráneo, involucra la bóveda craneana con gran parte del basicráneo, frontal con ambos ceratóforos, parietales, porción escamosa del temporal, parte de las bulas timpánicas y el occipital con sus



cóndilos. El cráneo es grácil, sus medidas se encuentran expresadas en la Tabla 4A. En vista anterior, los frontales son angostos y presentan la sutura sagital complicada.

Los ceratóforos son largos, gráciles y rectos, presentan un tamaño mediano y se encuentran separados uno de otro por una corta distancia, que hace que las rosetas de las astas estén muy próximas entre sí. En vista lateral, se observa como se disponen de manera recta, es decir en sentido perpendicular al resto del cráneo.

La bóveda del cráneo es pequeña, angosta y alargada (ver Tabla 4A). El basicráneo conservó intacta la porción basilar del hueso occipital, este es de forma triangular y finaliza distalmente en un canal angosto y largo que corre entre ambos cóndilos del occipital. Los cóndilos del occipital por su parte, presentan forma alargada en sentido antero-posterior y delimitan al foramen mágnum.

El maxilar izquierdo conservado, tiene el M1, M2 y M3 completos. El M1 y M2 presentan en la intersección de sus lóbulos anterior y posterior, una laminilla vertical accesoria denominada *eocrista* por Hershkovitz (1980), no observada en el M3. Los molares son algo más largos que anchos, por lo que su morfología en vista oclusal es más bien rectangular. En el M1 como en el M2 los lóbulos anteriores y posteriores tienen tamaño muy semejante, sin embargo en el M3, el lóbulo posterior es más pequeño que el lóbulo anterior. Por otro lado en el lóbulo anterior de los tres molares, existe una pequeña cresta dirigida hacia la fosa dentaria, algo desgastada en el M1.

La porción de mandíbula preservada, está representada por la rama horizontal de la hemimandíbula derecha, con parte de la dentición, ya que no hay incisivos ni canino. El pm2 es pequeño y bilobulado, con el lóbulo anterior de mayor tamaño que el posterior y con las crestas de ambos lóbulos dirigidas hacia la cara lingual. El pm3 es de tamaño mayor que el anterior, en vista oclusal sus cúspides forman una “m” con las crestas dirigidas hacia la cara lingual. Por su parte el pm4 es el más grande de los tres, bilobulado, con el



lóbulo anterior de mayor tamaño que el posterior. El m1 y el m2 también presentan dos lóbulos, son semejantes morfológicamente y en cuanto a su tamaño, aunque el m2 es algo más grande que el precedente. En ambos se observa una cúspide o laminilla medial, ubicada entre el lóbulo anterior y posterior. El m3 en cambio es trilobulado y el tamaño de sus lóbulos va disminuyendo hacia atrás.

El postcráneo es grácil, y de tamaño pequeño en relación a individuos de *Hippocamelus antisensis*. Los elementos del esqueleto, presentan las epífisis y diáfisis ya fusionadas, por lo que además de la evidencia dentaria, es considerado un adulto.

La escápula que se preservó es la izquierda, que si bien no está completa, la porción faltante no es relevante. Se trata de un hueso plano y de contorno triangular, en vista lateral se observa la espina escapular, que según la porción conservada deja ver que era delgada y recta, si alcanzar distalmente la cavidad glenoidea. Esta espina divide a la escápula en una fosa supraespinosa pequeña y poco excavada, y en una infraespinosa más grande y profunda. En vista medial se observa únicamente la gran fosa supraespinosa. Distalmente la escápula muestra la cavidad glenoidea de forma algo ovoidal, separado por un cuello bien pronunciado de más diámetro proximal. Puede distinguirse además en la escápula, un borde anterior que es una cresta cortante y uno posterior que es algo grueso y aplanado.

El húmero preservado, no está completo, ya que no tiene su extremo proximal. La diáfisis muestra una torsión sobre su propio eje, y en su cara anterior la tuberosidad deltoidea está poco elevada. La epífisis distal en vista anterior, tiene el labio medial de la tróclea más desarrollado que el capitulum, separados entre sí, por el labio lateral bien pronunciado. En vista posterior, se observa la cresta epicondiloidea medial y lateral redondeadas, delimitando la fosa olecraneana que es profunda y de forma semicircular. Por otro lado, el epicóndilo medial, roto en el ejemplar descrito, denota por su porción



conservada mayor robustez que el epicóndilo lateral. Ambos epicóndilos delimitan a la foseta supratroclear, que es poco excavada.

La ulna con su gran desarrollo de la epífisis proximal, y la diáfisis reducida a una larga espina curvada suavemente hacia delante, termina distalmente en un proceso estiloide. La epífisis proximal muestra la tuberosidad del olécranon, que en vista lateral es subrectangular, con el borde superior marcadamente redondeado. Esta tuberosidad se proyecta anteriormente en un borde también redondeado, que finaliza en la apófisis ancónea, que es algo filosa. Por debajo de esta apófisis, se observan las carillas articulares para el húmero, que tienen forma troclear. La carilla medial más pequeña, y la lateral, alargada en sentido antero-posterior y de mayor tamaño. La epífisis distal es prismática, formando un arco que termina en una cresta articular para la unión con la epífisis distal del radio.

El radio tiene la epífisis proximal con tres carillas bien diferenciadas, una para su articulación con el húmero y el extremo proximal de la ulna. De estas, la de mayor tamaño es la cavidad glenoidea que se ubica medialmente y contiene a la foseta sinovial; la otra más pequeña, es la carilla articular lateral que se encuentra más baja respecto de la cavidad glenoidea. Separando a estas dos carillas, está la fosa articular para el cóndilo medial del húmero. La diáfisis tiene un diámetro uniforme en casi toda su longitud. Presenta en la cara anterior y a nivel de su extremo distal, dos crestas bien marcadas de superficie cortante paralelas entre sí, que delimitan el surco para el extensor carpo-radial. La cara posterior de la diáfisis es ancha, plano /cóncava y muestra un angosto canal longitudinal donde se asienta la parte delgada de la ulna. La epífisis distal, presenta tres carillas de articulación para los elementos del carpo, siendo la faceta lateral de tamaño mayor que la faceta central, y ésta mayor que la faceta medial. Las dos primeras facetas son las principales, tienen forma alargada y corresponden a las superficies de articulación para el escafoides y semilunar respectivamente. La faceta medial más pequeña, tiene forma subcuadrada y articula con el piramidal. El metacarpo es alargado y comprimido antero-



posteriormente, con poca diferencia de longitud con el metatarso (ver Tabla 4B). La epífisis proximal tiene dos facetas articulares, donde la faceta medial es de tamaño mayor que la faceta lateral. La primera de ellas articula con el hueso capitatum y la segunda con el ganchoso. La diáfisis del metacarpo presenta en su cara anterior y hacia el extremo distal, el agujero nutricio característico en todos los cérvidos, que se continúa en su cara posterior. En la cara posterior, se encuentra además, un surco vascular poco profundo delimitado por dos bordes paralelos entre sí, que son gruesos y redondeadas en este ejemplar. La epífisis distal por su parte es troclear, donde ambas trócleas en los cérvidos, están separados por una hendidura central. Cada una de estas trócleas, está dividida en dos por una cresta redondeada bien pronunciada, delimitando dos subtrócleas asimétricas y ubicadas a niveles diferentes. La tibia está articulada con los huesos del tarso. Dada esta excepcional preservación, inusual en el registro paleontológico de los cérvidos sudamericanos, se resolvió durante el proceso de limpieza y acondicionamiento del material conservar su estado original para futuros estudios (*eg.* tafonómicos). La tibia no conservó su extremo proximal. La diáfisis muestra en vista anterior, la cresta tibial muy marcada, delgada y de borde agudo dirigido lateralmente. En vista posterior presenta las características crestas para la inserción del músculo flexor digital lateral, que en este taxón son bien pronunciadas. Lo que llama la atención de este hueso, es su marcada gracilidad en las $\frac{3}{4}$ partes de su longitud total. El tarso, se encuentra articulado a la tibia. El calcáneo, es bien comprimido lateralmente. Como este se encuentra articulado con los restantes huesos del tarso y la tibia distal, no puede apreciarse la porción proximal del mismo. El cuerpo en vista anterior y posterior presenta un diámetro uniforme en toda su longitud, ensanchándose un poco a nivel de su porción distal. En vista medial se observa que el borde plantar y dorsal son rectos casi hasta llegar a su extremo distal, mientras que en vista lateral el borde plantar es algo convexo y el dorsal más bien recto. La porción distal conformada por la tuberosidad del calcáneo es bien pronunciada.



El metatarso, presenta una longitud total similar al metacarpo, constituyendo ambos junto a la tibia, los huesos más gráciles del postcráneo (ver Tabla 4B). La epífisis proximal presenta dos carillas articulares principales para su articulación con el gran cuneiforme y cuboide-navicular. La diáfisis en vista anterior, tiene el surco vascular, angosto y profundo, que finaliza distalmente en un agujero nutricio constituyendo un canal interóseo. En vista posterior, se observa el surco vascular posterior. La epífisis distal tiene al igual que el metacarpo, las trócleas articulares separadas por una hendidura central, característica.

Las falanges, son la falange I, que presenta la superficie de articulación proximal conformada por dos carillas articulares, una medial y otra lateral, separadas entre sí por un surco o muesca central bien excavada. El cuerpo de la falange es proximalmente ancho y se va haciendo más angosto hacia el extremo distal. Su cara anterior es en sección redondeada, mientras que la posterior o plantar es recta y plana. Distalmente termina en un cóndilo articular, que en vista anterior presenta una carilla plana y en vista posterior una carilla dividida por una ligera hendidura. La falange II es más pequeña que la I y se diferencia, por no presentar una muesca central en la superficie articular proximal. Posee también dos carillas articulares proximales, pero estas están separadas entre sí por una cresta apenas marcada. La falange III o ungueal, es de forma piramidal y más corta que las otras dos. La extremidad proximal es cóncava y presenta una ligera cresta que la divide en dos superficies articulares. Se trata de una falange comprimida en sentido transversal, mientras que anteriormente muestra un borde agudo.

5.2.4.1. Estimación de la edad del ejemplar CTES-PZ 7494

Como se hizo mención en el Capítulo 1, los dientes de los Artiodáctilos se caracterizan por la morfología de sus cúspides en forma de medialunas, denominada dentición selenodonta. Los cérvidos en particular, presentan dientes con crecimiento protohypsodonte por lo que sus coronas son bajas.



Según Bianchini y Delupi (1993) la secuencia de emergencia, crecimiento, reemplazo y desgaste de los dientes es uno de los métodos más precisos para establecer la edad de un individuo. En su trabajo, a partir del análisis de una muestra de ejemplares de *Ozotoceros bezoarticus* (venado de las pampas) donde consideraron una serie de caracteres para la determinación de edades, establecieron distintos grados de desgaste a partir de los dientes de la mandíbula: ligero, moderado, marcado y severo. Por otro lado, diferenciaron rangos de edades agrupados en clases separadas, divididas en subclases, basadas en los diferentes estadios de desarrollo de la dentición de un individuo: Clase 1 (hasta 12 meses de edad); Clase 2 (de 12 a 24 meses); Clase 3 (de 2 a 3 años); Clase 4 (de 3 a 8 años) y Clase 5 (8 o más años).

Mariezkurrena (1983) estudió el desarrollo de la dentición y el esqueleto postcraneal en individuos de *Cervus elaphus* procedentes de las montañas de Cantabria en Los Pirineos, al norte de España. Identificó tres edades entre los individuos analizados, teniendo en cuenta, por un lado, el grado de desgaste de los dientes de la mandíbula y su secuencia de erupción; y por el otro, la fusión de las epífisis con la diáfisis de cada elemento óseo. En su trabajo propuso un modelo de notación para el desgaste que presentan los dientes (ver figura 1). Entre las edades diferenció individuos de 8 meses, 20 meses y 32 meses, las edades fueron determinadas ya que se conocía la fecha de muerte de estos ejemplares y contaba además con datos aproximados del momento de su nacimiento, con un error de \pm un mes.

A partir de ambas clasificaciones (Mariezkurrena, 1983; Bianchini y Delupi, 1993), se estimó la edad del espécimen CTES-PZ 7494 y de los demás ejemplares pertenecientes al género *Hippocamelus* con los que se realizaron las comparaciones morfológicas y morfométricas.

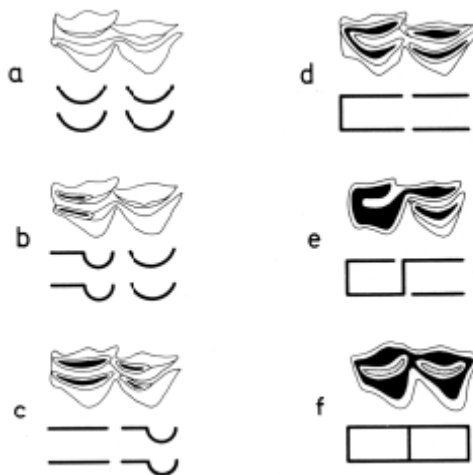


Figura 1: notación en el desgaste de los dientes de *Cervus elaphus* extraída de Mariezkurrena (1983). Referencias: a) Molar sin desgaste; b) Desgaste del molar en la parte anterior de las dos aristas del primer lóbulo, el resto sin desgaste; c) Desgaste en toda la extensión de las aristas del primer lóbulo y la parte anterior de las aristas del segundo lóbulo; d) Desgaste de todas las aristas, y comunicación de las dos primeras en el lóbulo anterior dado por el desgaste en la zona anterior; e) Desgaste dentario que comunica la arista bucal del lóbulo anterior con la labial del lóbulo posterior; f) Todas las aristas están comunicadas por el desgaste.

El espécimen CTES-PZ 7494 muestra los caracteres citados por Bianchini y Delupi (1993) para la Clase 3, correspondiente a individuos de 2 a 3 años de edad:

- Presencia de la dentición definitiva en la mandíbula.
- Fosetas del lóbulo anterior y posterior profundas desde el pm3 al m3, pero en este último más angostas.
- Lóbulo accesorio del m3 también con presencia de una foseta profunda, pero de contorno más bien circular.
- Desgaste moderado de la serie dentaria: aumento en el biselado de las crestas y exposición de dentina, pero en menor cantidad que el esmalte. Las cúspides si bien presentan desgaste mantienen su condición de agudas y filosas.

Al respecto de los individuos pertenecientes a esta clase etaria, Bianchini y Delupi (1993) sostienen que ya han alcanzado su madurez sexual y que los premolares y molares finalizaron su crecimiento.

Es importante mencionar en este punto, que si bien en este trabajo no se establecen las relaciones filogenéticas de la familia Cervidae, los estudios que



existen acerca de ellas, basados en análisis genéticos, muestran una mayor vinculación del género *Hippocamelus* con *Ozotoceros* y *Odocoileus*, que con los *Cervus*.

De acuerdo a lo propuesto por Mariezkurrena (1983) y según la notación de desgaste que muestra el ejemplar CTES-PZ 7494, este espécimen tendría más de 32 meses.

Para la edad de 32 meses, Mariezkurrena estableció, que no existe comunicación entre los molares a nivel de las aristas del lóbulo posterior, en la región posterior del mismo. En este sentido, el ejemplar CTES-PZ 7494 muestra en el m1 y m2 las aristas linguales y labiales del lóbulo posterior, comunicadas entre sí en la región posterior. Por otro lado, también se mencionó que en el m2 de ejemplares de *Cervus elaphus* de esta edad, no se observa la comunicación de sus aristas ni en el lóbulo anterior ni en el lóbulo posterior. Situación que no se da en el material CTES-PZ 7494, ya que en él hay comunicación entre las aristas no sólo a nivel de la región posterior del lóbulo posterior, sino además, entre la arista labial del lóbulo anterior con la arista lingual del lóbulo posterior. Para el m3, se mencionó que en *Cervus elaphus* ninguna de las aristas de los tres lóbulos del molar están intercomunicadas, por el contrario en el espécimen CTES-PZ 7494 las aristas linguales y labiales de la región anterior del lóbulo anterior están comunicadas entre sí. Estas diferencias halladas en el desgaste de los dientes de ambos taxones, pueden responder por un lado, a una secuencia de erupción diferencial de sus molares, ya que el tiempo de erupción puede verse afectado por factores genéticos y ambientales (Azorit, 2002a). Y por el otro, ser variaciones normales dadas por el área de distribución distinta que ocupan, lo que ha sido observado en individuos actuales de otros grupos dentro de los Artiodáctilos. En este sentido, tienen mucho que ver los vegetales que consumen y los sedimentos asociados a ellos, que pueden resultar más o menos abrasivos, y de esa manera contribuir a un mayor o menor desgaste dentario.

En formas norteamericanas como *Odocoileus hemionus* y *Odocoileus virginianus* y por otro lado, en *Ozotoceros bezoarticus* la secuencia de erupción,



crecimiento y reemplazo de los dientes es diferente en las tres especies (Bianchini y Delupi, 1993). En el caso de individuos de *Cervus elaphus* procedentes de áreas geográficas diferentes, sucede algo similar. En este contexto Azorit *et al.* (2002a) analizaron una muestra procedente de Sierra Morena ubicada en el sur de España, estableciendo que la cúspide accesoria del m3 emerge entre los 37 y 39 meses de edad, surgiendo por completo entre los 40 y 41 meses; a diferencia de lo observado por Mariezkurrena (1983) que propone que el m3 ya está completo a los 32 meses. En este sentido, otros autores que han dedicado sus estudios a la determinación de la edad de individuos de *Cervus elaphus* a partir de su dentición inferior, no han llegado a un acuerdo en la secuencia de desarrollo de los mimos (ver Tabla 5).

M1	M2	I1	I2	C	I3	I4	M3	P2	P3	P1	Referencias
								27-30	27-30	27-30	ONC, 1984
4	12	14	16	17	19	19	21	25	25	25	Wagenknecht, 1980
4	12	14	15	16	19	19	21	25	25	25	Muller-Using, 1971
5	13						26				Brown & Chapman, 1991
4-6	12-15	12-15	19	21		21-28	33	21-28	21-28	21-28	Mitchell, 1967
antes	12	16					30				Godawa, 1989
		15							24		Grue & Jensen, 1979
después	8						32				Mariezkurrena, 1983

Tabla 5. Extraída de Azorit *et al.*, 2002a. Secuencia y edad (en meses) de erupción de los dientes permanentes dado por diferentes autores.

La clasificación establecida por Mariezkurrena (1983) está basada además de los rasgos dentarios, en los caracteres del postcráneo, donde en las tres edades ya mencionadas para *C. elaphus* se determinó el grado de fusión de las epífisis con las diáfisis.

El ejemplar CTES-PZ 7494 presenta todos los elementos del postcráneo con las epífisis soldadas a las diáfisis, y de su fusión, no queda ninguna sutura aparente. Los individuos de 32 meses de edad, muestran en *Cervus elaphus*,



algunos de sus elementos óseos aún no fusionados o fusionados recientemente, ya que tienen las suturas de unión muy marcadas.

En este sentido, el húmero en *Cervus elaphus* muestra a los 32 meses de edad que la epífisis proximal aún no está soldada, mientras que la epífisis distal ya se fusionó a los 20 meses. El ejemplar fósil tiene rota la porción proximal de este hueso, no pudiendo apreciarse si estaba o no soldada a la diáfisis.

El radio en *Cervus elaphus*, al igual que el húmero, tiene la epífisis distal soldada desde los 20 meses de edad, mientras que la epífisis proximal a los 32 meses aún no lo está.

En el caso de la ulna, a los 32 meses, no tienen aún fusionadas ninguna de las epífisis a la diáfisis.

Por otro lado, tanto los metacarpos como metatarsos presentan fusión de la epífisis proximal, y la distal aún sin fusionar.

El calcáneo presenta en *Cervus elaphus* la epífisis proximal aún sin soldar.

Las diferencias halladas en el grado de fusión de las epífisis con la diáfisis a nivel del postcráneo, demuestran que el ejemplar CTES-PZ 7494 tendría una edad no inferior a los 32 meses, ya que sus elementos óseos se encuentran totalmente fusionados y sin rastros de que ello se haya producido recientemente (ej. líneas de sutura).

Teniendo en cuenta además el desgaste que muestran los dientes y la presencia de la dentición definitiva, entre otros rasgos dentarios ya mencionados, se ubica al ejemplar entre los 2 y 3 años de edad, según lo establecido por Bianchini y Delupi (1993). Por otro lado considerando la clasificación propuesta por Mariezkurrena (1983), el espécimen CTES-PZ 7494 muestra un desgaste superior al de los ejemplares de *Cervus elaphus* de 32 meses de edad, lo que supone una edad mayor del ejemplar. En este contexto, Azorit *et al.* (2002a) han observado en individuos de esta especie europea, que la completa erupción de la cúspide accesoria del tercer molar sucede a una edad más tardía, comprendida entre los 37 y 44 meses.



En resumen, los datos disponibles apuntan a una posible edad del ejemplar CTES-PZ 7494 de alrededor de los 3 años (o algo mayor), edad en la que se establece para los ciervos actuales, su madurez sexual.

5.2.4.2. Comparación del ejemplar CTES-PZ 7494 con *Hippocamelus antisensis* E *Hippocamelus sulcatus*

La comparación del espécimen CTES-PZ 7494 a nivel del postcráneo, se llevó a cabo a partir de los dos únicos esqueletos de *Hippocamelus antisensis* hallados en las colecciones visitadas. Es importante aclarar en este sentido, que los repositorios de mastozoología de Argentina referidos en el Capítulo 3, carecen de materiales del postcráneo de esta especie actual. En consecuencia, los únicos ejemplares de comparación analizados son los de la colección boliviana de fauna de la ciudad de La Paz, detallados a continuación.

Hippocamelus antisensis D' Orbigny, 1834

Materiales referidos: CBF 5444, hemimandíbula izquierda con p3 y p4, m1-m3; 3 vértebras cervicales; todas las vértebras dorsales y lumbares; parte del sacro; todas las costillas; pelvis sin illion ni isquion de ambos lados; fémur derecho e izquierdo sin epífisis distal; tibia izquierda sin epífisis proximal; metatarso izquierdo completo; calcáneo; astrágalo y maléolo izquierdos; 1 falange I.

Procedencia geográfica: Dto. La Paz, provincia Sud Yungas. Cantón Lambate. Laguna Kasiri a 3940 m de altura, Bolivia.

Observaciones: Se desconoce el sexo del espécimen pero posiblemente se trate de una hembra, ya que las características observadas en el postcráneo son muy semejantes a las del ejemplar CBF 5445.

El ejemplar presenta algunos elementos óseos como el metatarso y la falange I completamente fusionados, mientras otros como el fémur muestra en el extremo proximal aún la sutura de unión con la diáfisis, y la tibia la fusión completa de la epífisis distal. La sínfisis pubiana no está soldada todavía, al igual que ninguna de las vértebras cervicales, dorsales y lumbares, lo que indica



una edad del ejemplar cercana (poco menos) a los 32 meses según la clasificación de Mariezkurrena (1983). El desgaste dentario por otro lado, también apoyaría esta estimación asignada al ejemplar.

Materiales referidos: CBF 5445, vértebras cervicales, dorsales y lumbares en número completas; húmero derecho e izquierdo completos; ulna y radio derechos e izquierdos completos; fémur derecho e izquierdo completos; tibia derecha e izquierda completas; escápula derecha e izquierda completas; pelvis completa.

Procedencia geográfica: Dto. La Paz, provincia Sud Yungas, Cantón Lambate, Laguna Kasiri a 3940 m de altura, Bolivia.

Observaciones: es trata de una hembra que aún no tiene soldados ninguno de los elementos del postcráneo. Se determinó a partir de la clasificación de Mariezkurrena (1983), que el ejemplar CBF 5445 tiene aproximadamente 20 meses de edad.

I. Comparaciones a nivel del postcráneo

Las comparaciones entre la escápula del espécimen CTES-PZ 7494 y el ejemplar CBF 5445, muestran algunas diferencias a nivel de la espina escapular. En este sentido la espina escapular del espécimen fósil es algo más delgada que la de la especie actual, cerca de la cavidad glenoidea. Por otro lado, la ancha lámina ósea de forma triangular dividida por esta espina, presenta una superficie algo mayor respecto a la de *H. antisensis*.

El húmero del ejemplar CTES-PZ 7494 es morfológicamente semejante al del espécimen CBF 5445. Las diferencias halladas entre ambos taxones en este punto, se dan a nivel morfométrico (ver Tabla 4C).

En cuanto a la ulna, existen pocas diferencias morfológicas en este hueso entre ambos ejemplares, y sólo se observan en el borde superior del olécranon. En el espécimen fósil este borde forma dos mamelones bien marcados separados por una suave concavidad en vista lateral, mientras que en *Hippocamelus antisensis* el mismo borde es redondeado conformando uno sólo



de aspecto abultado. Por otro lado, sí se observan diferencias a nivel morfométrico expresados en la tabla 4C.

Morfológicamente los radios de ambos especímenes son muy parecidos. La única diferencia observada se da a nivel del extremo distal de la diáfisis en su cara anterior. En este punto, la disposición y forma de las crestas que delimitan el surco para el extensor carpo-radial son diferentes, siendo paralelas entre sí y de superficie cortante en el ejemplar fósil, mientras que en *Hippocamelus antisensis* se disponen de manera divergente distalmente y presentan superficie roma. Es importante mencionar que si bien se encuentran estas diferencias con el ejemplar actual comparado, Altamirano Enciso (1983) describió en especímenes de *Hippocamelus antisensis* de Perú, las mismas características observadas en el ejemplar fósil, para este rasgo particular del radio.

A nivel de la tibia, las diferencias son poco evidentes, notándose una curvatura ligeramente más pronunciada de la cresta tibial, en vista medial, en el ejemplar fósil respecto a la especie actual. Por otro lado esta cresta es algo más delgada, pronunciada y de borde más agudo en el espécimen CTES-PZ 7494, mientras que en *Hippocamelus antisensis* es más bien redondeado.

El metatarso del ejemplar fósil, no muestra diferencias morfológicas en este elemento óseo con el material de La Paz. Sin embargo existe entre ambos una marcada diferencia en la robustez y longitud total del hueso, que llama mucho la atención. En este sentido, el metatarso del ejemplar fósil es bien grácil y alargado, mientras que el de *Hippocamelus antisensis* es robusto y más corto (ver Tabla 4C).

De las falanges, sólo pudo compararse la falange I, la que difiere en la mayor robustez que presenta en *Hippocamelus antisensis*.

Como pudo constatarse morfológicamente, las diferencias a nivel del postcráneo son escasas y pueden responder incluso a simples variaciones intraespecíficas. Pero en el análisis, deben considerarse también las diferencias morfométricas encontradas entre los elementos esqueléticos analizados. En



este punto, hay que tener en cuenta además como rasgo muy importante, la marcada diferencia existente en la longitud total y el grado de gracilidad/robustez de los metatarsos de la forma actual y el ejemplar fósil.

En este contexto, fueron comparados por un lado, hembras de *H. antisensis* jóvenes, con metatarsos robustos y cortos, y de tamaño corporal mayor; y por el otro, el ejemplar CTES-PZ 7494 correspondiente a un macho subadulto, con metatarsos gráciles y alongados, de tamaño corporal menor. Teniendo en consideración estos datos, si bien las comparaciones fueron hechas entre individuos de edades y sexos diferentes, lo habitual entre los ciervos actuales de una misma especie es que el dimorfismo sexual este dado, entre otros caracteres, por el mayor tamaño y robustez del macho respecto de la hembra. Esta situación, se presenta de manera totalmente opuesta entre estos ejemplares, hecho que no ha sido observado en los ciervos vivientes y estaría apoyando la idea de que el material CTES-PZ 7494 puede pertenecer a una especie distinta a *Hippocamelus antisensis*, pero muy vinculado a ella.

II. Comparaciones a nivel del cráneo

Las comparaciones a nivel del cráneo se realizaron con el ejemplar de *Hippocamus sulcatus* (MLP 9-11) (Lámina 27) y un cráneo de *Hippocamelus antisensis*. El análisis morfológico y morfométrico de los tres taxones incluyen caracteres propios de los huesos del cráneo así como también de la dentición superior. Por otro lado, como *Hippocamelus sulcatus* carece de mandíbula, se realizaron igualmente comparaciones de este elemento entre *Hippocamelus antisensis* y el espécimen CTES-PZ 7494, para establecer o no diferencias entre ambos.

El ejemplar de *Hippocamelus sulcatus* (MLP 9-11) ya fue referido en el Capítulo 3, mientras que los materiales craneanos de *Hippocamelus antisensis* se detallan a continuación.



Materiales referidos: MCN-UNSa 01, cráneo completo con ambas astas y dentición superior completa; mandíbula completa con todos sus elementos dentarios.

Procedencia geográfica: provincia de Salta.

Observaciones: se trata de un macho subadulto de más de 32 meses de edad dado el desgaste que muestran sus dientes, según las clasificaciones propuestas. Corresponde al único cráneo completo de la especie, en todas las colecciones visitadas.

El análisis de las astas, en siete ejemplares de *Hippocamelus antisensis*, mostró grandes diferencias en cuanto a su tamaño y robustez, revelando el rango de variación normal de esta característica estructuras para la especie.

En este punto, el patrón observado en las astas de *Hippocamelus sulcatus* se ajusta perfectamente al descrito para el ejemplar CTES-PZ 7494, donde la dirección de ambas ramas y su curvatura, la conformación del pedúnculo y la gracilidad del asta es muy similar.

A nivel del cráneo, las diferencias más marcadas se dan a nivel de:

1) Divergencia de los ceratóforos: los ceratóforos en el ejemplar CTES-PZ 7494 se encuentran a corta distancia uno de otro, y en consecuencia las rosetas de las astas están muy próximas entre sí. En vista lateral, se observa como se disponen de manera recta. En la especie actual sin embargo, los ceratóforos son divergentes y la distancia entre ellos es mayor a la observada en el ejemplar fósil, mientras que en vista lateral, se aprecia la inclinación que tienen hacia atrás. En este sentido *Hippocamelus sulcatus*, representa un estadio intermedio entre estos dos, ya que sus ceratóforos muestran una divergencia apenas marcada, pero las rosetas de las astas se encuentran próximas entre sí al igual que en el ejemplar CTES-PZ 7494. En cuanto a la orientación de los ceratóforos en vista lateral, se observa como se dirigen de igual manera que en el ejemplar CTES-PZ 7494, es decir de manera recta.



2) Altura y gracilidad de los ceratóforos: los ceratóforos del ejemplar fósil de Corrientes muestran una altura mayor a la de las otras dos especies, siendo ésta de 19,8 mm. En *H. antisensis* los ceratóforos tienen 16 mm de largo, mientras que en *H. sulcatus* se registraron 15 mm de longitud. En este punto hay que considerar que el espécimen de *H. sulcatus* es un ejemplar adulto avanzado por el gran desgaste que muestran sus dientes, y como se hizo mención en el Capítulo 2 la tendencia con la edad es a la disminución de la altura de los ceratóforos. En cuanto a la gracilidad de este carácter en las tres especies, en la forma actual y en el ejemplar CTES-PZ 7494 son semejantes. Por su parte los ceratóforos en *Hippocamelus sulcatus* son algo más robustos.

3) Forma de la bóveda craneana: este rasgo es prácticamente igual en las dos formas fósiles (CTES-PZ 7494 e *Hippocamelus sulcatus*), en ambas la bóveda del cráneo angosta, mostrando valores morfométricos semejantes. Mientras que en la especie actual, bóveda del cráneo es algo más ancha (ver Tabla 4A).

4) Crestas del occipital: en la bóveda de la especie actual, las crestas del occipital son primeramente paralelas entre sí y a nivel de la sutura occipito-parietal divergen, en tanto que, en ambas formas fósiles, estas crestas son paralelas entre sí hasta llegar a la sutura occipito-parietal.

5) Sutura occipito-parietal: esta sutura está bien marcada en la forma actual, y no en ambos ejemplares fósiles.

A nivel de la dentición, en el maxilar se observa:

1) M1, M2 y M3: en el ejemplar CTES-PZ 7494 se observa una columnilla interlobular (*eocrista*), apoyada sobre el lóbulo posterior de los molares, menos desarrollada en el M3. Por otro lado, en el lóbulo anterior de los tres, existe una pequeña cresta dirigida hacia la fosa dentaria, que está algo gastada en el M1. En el material de *H. sulcatus* se observa parte de la columnilla interlobular en el M1, pero dado el desgaste que muestran los dientes no puede apreciarse si este carácter se repite en los otros dos molares. Por esta misma razón, la presencia o ausencia de la cresta mencionada para el lóbulo anterior del ejemplar CTES-PZ



7494, tampoco puede constatararse. En este punto *H. sulcatus* tiene en vista oclusal, las criptas linguales de los tres molares con la dentina totalmente expuesta, por lo que si esta cresta existió ya se desgastó por completo.

En *H. antisensis* en cambio, no se observa la mencionada cresta en el lóbulo anterior de ninguno de sus molares, pero sí se encuentra presente la *eocrista* desarrollada en los tres molares.

Mientras que en la mandíbula, las diferencias se observan en:

1) pm3: la forma de este premolar parece muy diferente a primera vista del de *H. antisensis*, pero esto está dado por el mayor desgaste que presenta el pm3 del ejemplar fósil. En consecuencia, la morfología de ambos es semejante.

2) m1 y m2: ambos molares del ejemplar CTES-PZ 7494 tienen la columnilla interlobular, este rasgo en *H. antisensis* está presente sólo en el m1.

3) pm2; pm4 y m3: no presentan diferencias morfológicas, sólo a nivel morfométrico, dadas por el mayor tamaño de la especie fósil (ver tabla 4B).

5.2.4.3. Discusión de los resultados

A nivel de las astas, el cráneo y la dentición, se registraron mayores diferencias morfométricas entre el ejemplar CTES-PZ 7494 e *Hippocamelus antisensis*, que con la especie extinta *Hippocamelus sulcatus*. En este sentido, se observa que el cráneo de *Hippocamelus sulcatus* y el ejemplar fósil de Corrientes son muy semejantes entre sí. Sin embargo, el material CTES-PZ 7494 pertenece a un individuo subadulto de mayor tamaño que el ejemplar de *Hippocamelus sulcatus*, que por el desgaste de los dientes, denota ser un adulto de edad avanzada. Esta característica de individuos jóvenes de tamaño más grandes que los adultos, no se observa en ninguna especie actual. En este sentido, entre los materiales actuales de *Ozotoceros bezoarticus*, se encuentra un solo ejemplar adulto avanzado proveniente de la provincia de Chaco. El resto de la muestra corresponde a individuos jóvenes colectados en Santiago del Estero y distintos partidos de la provincia de Buenos Aires. El espécimen de referencia (MLP 692) presenta un cráneo con dimensiones menores, iguales y mayores a las observadas en los juveniles, dependiendo del rasgo que se tome en



consideración. Estas diferencias morfométricas encontradas, parecen responder a simples variaciones intrapoblacionales (ver gráfico 1). De este modo, las diferencias observadas entre las formas fósiles podrían estar sustentadas por la distribución geográfica diferencial, y en la distribución temporal.

En este trabajo, y a partir de los datos disponibles de las astas, el cráneo, la dentición y el postcráneo, se atribuye el ejemplar CTES-PZ 7494 a la especie *Hippocamelus sulcatus* por las mayores afinidades que presenta con ella. Si bien los materiales de la especie actual y la extinta, con los que se comparó el ejemplar en cuestión son escasos, la nueva información aportada por ellos, sostienen su asignación a *Hippocamelus sulcatus*.



5.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se llevó a cabo un análisis factorial discriminante (AFD), que es una técnica multivariada, utilizada para establecer si existen o no diferencias significativas entre grupos de objetos, respecto a un conjunto de variables independientes medidas sobre ellos. Permite identificar las características que diferencian (discriminan) a dos o más grupos, y crear una función capaz de distinguir con la mayor precisión posible, a los miembros de uno u otro. Dichos grupos, a partir de las observaciones, son representados en un gráfico donde sus diferencias son maximizadas y se vuelven evidentes. El objetivo de este análisis involucra además, la construcción de una regla de decisión que asigne un objeto nuevo, que no sabemos clasificar previamente, a uno de los grupos prefijados con cierto grado de riesgo.

En este trabajo, el AFD se llevó a cabo a partir de medidas tomadas en los cráneos de individuos del género *Hippocamelus*, tanto fósiles como actuales, que involucraron a ejemplares de *Hippocamelus sulcatus*, *Hippocamelus antisensis* e *Hippocamelus bisulcus*, además de la especie *Ozotoceros bezoarticus*. La inclusión en el análisis de *Hippocamelus bisulcus* (huemul) y *Ozotoceros bezoarticus* (venado de las pampas), tuvo como fin introducir en el análisis a grupos bien definidos a priori y perfectamente discriminados entre sí, para mostrar gráficamente las relaciones entre ellos y con los grupos en discusión. De esta manera, se pretendió demostrar a partir de la estadística aplicada, que el ejemplar CTES-PZ 7494 corresponde a un individuo de *Hippocamelus sulcatus*, como ya fue establecido más desde el punto de vista morfológico y morfométrico. Y por otro lado, señalar la estrecha relación que guarda la forma fósil *Hippocamelus sulcatus* con *Hippocamelus antisensis*. La elección de las otras dos especies actuales involucradas (*Hippocamelus bisulcus* y *Ozotoceros bezoarticus*), se llevó a cabo en el caso del huemul, porque representa la otra especie del género *Hippocamelus*; mientras que el venado de las pampas fue seleccionado porque se trata de un taxón con una distribución que abarca áreas geográficamente distintas y por su tamaño corporal pequeño, que guarda relación con el de *Hippocamelus sulcatus* e *Hippocamelus antisensis*.



Es importante aclarar antes de presentar los resultados de este análisis, que los ejemplares de *Hippocamelus bisulcus* representan una muestra heterogénea, ya que comprenden individuos juveniles, adultos hasta adultos avanzados. Por su parte, los de *Ozotoceros bezoarticus* llevados a la matriz, corresponden todos a individuos juveniles, quedando fuera el único ejemplar de edad adulta avanzada, que no preservó los caracteres considerados en el análisis del AFD. En el caso de *Hippocamelus antisensis* sólo se pudo comparar el cráneo de un ejemplar macho (MCN-UNSa 01) y el de una hembra (MCN-UNSa 003583) ambos de la provincia de Salta, ya que las colecciones de nuestro país cuentan con escasos materiales de esta especie. A continuación se presenta la matriz de datos utilizada y los resultados obtenidos al aplicar el AFD a la muestra de ciervos fósiles y actuales. Para su cálculo se utilizó el programa estadístico XLSTAT 7.5.3.

Matriz de datos utilizada en el AFD: Referencias de los caracteres: **C30:** Ancho máximo del neurocráneo= Eurion - Eurion; **C31:** Ancho mínimo del frontal; **C32:** Ancho máximo de la órbita=Ectorbital - Ectorbital; **C38:** Basion - Punto más alto de la cresta nugal superior; **C40:** Longitud del neurocráneo: punto medio sutura sagital - acrocránion.

Especies	Carácter 30	Carácter 31	Carácter 32	Carácter 38	Carácter 40
<i>H. antisensis</i>	66	79.6	96	58	69
<i>H. antisensis</i>	68	62	95.8	53	70
<i>H. sulcatus</i>	67	81	87	59	70
<i>H. sulcatus</i>	70	92	108	58	70
<i>H. bisulcus</i>	76	102	111	67	76
<i>H. bisulcus</i>	77	98.4	113	65	72.6
<i>H. bisulcus</i>	80	101	103.5	63	74
<i>H. bisulcus</i>	85	111	116.4	67	80
<i>H. bisulcus</i>	78.6	101.8	107	68	83
<i>H. bisulcus</i>	76.6	103	107	67	71
<i>H. bisulcus</i>	77	98	109.7	65	72.2
<i>H. bisulcus</i>	82	111	114.4	73	72
<i>H. bisulcus</i>	78.5	101	112.4	64	75
<i>H. bisulcus</i>	80.7	106.5	112.3	65.6	73
<i>O. bezoarticus</i>	59	77.4	93	52	63
<i>O. bezoarticus</i>	64.7	86	93	59	63.6
<i>O. bezoarticus</i>	61	72	84	47.8	61.7
<i>O. bezoarticus</i>	63	80.2	87	53	63.5
<i>O. bezoarticus</i>	61	66	74.6	53.6	58
<i>O. bezoarticus</i>	64	76.6	88	54.5	60.6
<i>O. bezoarticus</i>	60	77	89	52	64
<i>O. bezoarticus</i>	61	68	79	51	61
<i>O. bezoarticus</i>	61.8	73.3	81	49	60



Cuadrados de las distancias de Mahalanobis entre grupos:

	<i>H. antisensis</i>	<i>H. bisulcus</i>	<i>H. sulcatus</i>	<i>O. bezoarticus</i>
<i>H. antisensis</i>	0	38.654	13.459	33.203
<i>H. bisulcus</i>	38.654	0	22.778	72.110
<i>H. sulcatus</i>	13.459	22.778	0	16.066
<i>O. bezoarticus</i>	33.203	72.110	16.066	0

Valor del F de Fisher asociados a los cuadrados de las distancias de Mahalanobis entre grupos:

	<i>H. antisensis</i>	<i>H. bisulcus</i>	<i>H. sulcatus</i>	<i>O. bezoarticus</i>
<i>H. antisensis</i>	0	7.731		6.037
<i>H. bisulcus</i>	7.731	0	4.556	52.241
<i>H. sulcatus</i>		4.556	0	2.921
<i>O. bezoarticus</i>	6.037	52.241	2.921	0

En rojo se muestran los valores significativos al umbral alfa=0.050 (prueba unilateral)

p-values unilaterales del F de Fisher:

	<i>H. antisensis</i>	<i>H. bisulcus</i>	<i>H. sulcatus</i>	<i>O. bezoarticus</i>
<i>H. antisensis</i>	1	0.014		0.035
<i>H. bisulcus</i>	0.014	1	0.046	< 0.0001
<i>H. sulcatus</i>		0.046	1	0.132
<i>O. bezoarticus</i>	0.035	< 0.0001	0.132	1

Prueba de Lambda de Wilks:

Lambda	0.018
F (valor observado)	9.181
F (valor crítico)	1.913
GDL 1	15
GDL 2	42
p-value unilateral	< 0.0001
Alpha	0.05

Utilizando la aproximación de Rao se calcula el valor de F. Valores significativos.

Valores propios y porcentaje de varianza:

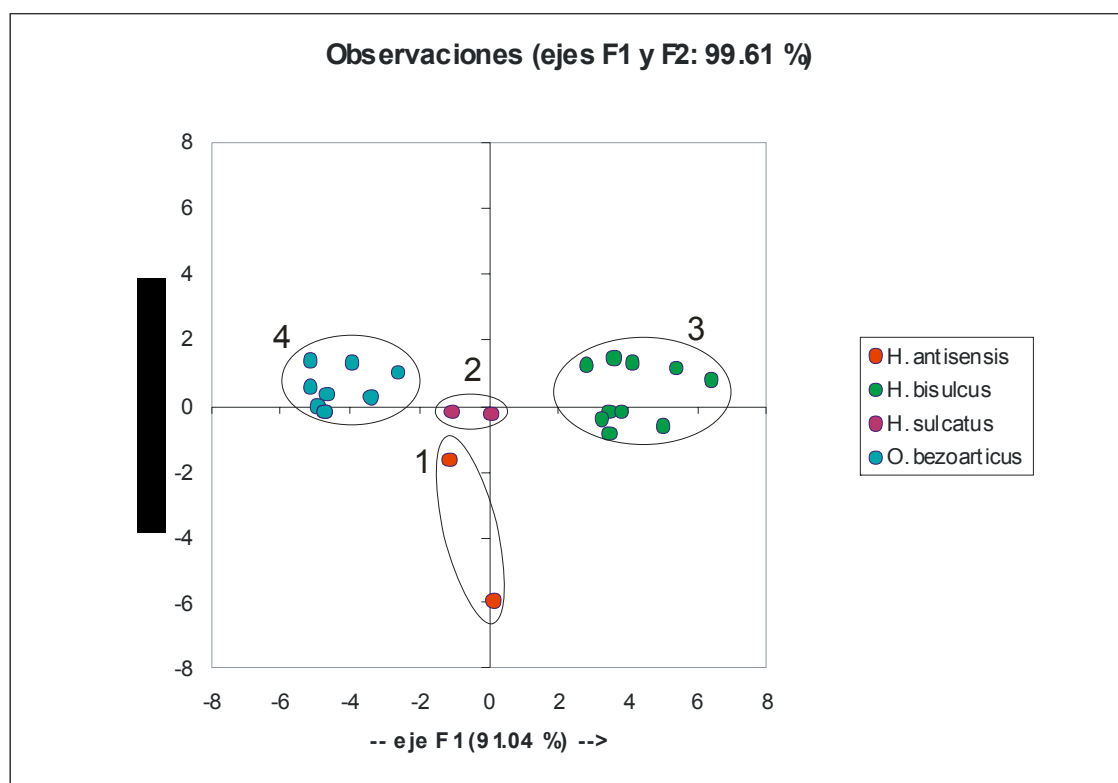
	F1	F2	F3
Valor propio	18.040	1.698	0.076
% varianza	91.042	8.572	0.386
% acumulado	91.042	99.614	100.000



Los valores del F de Fisher muestran que existen diferencias significativas entre las cuatro especies analizadas, valores resaltados en rojo, que pueden constatarse en el gráfico 1.

La prueba de Lambda de Wilks nos dió un valor significativo (0.0001), resaltado en rojo, ya que es menor al umbral alfa = 0,050.

Gráfico 1: Distribución discriminante de las especies analizadas: **1. A)** *H. antisensis* (MCN-UNSa 01) (macho juvenil); **B)** ejemplar CTES-PZ 7494 (*H. sulcatus*); **C)** ejemplar MLP 9-11 (*H. sulcatus*); **D)** *H. antisensis* (MCN-UNSa 003583) (hembra juvenil). **2.** *H. bisulcus*; **3.** *O. bezoarticus*.



5.3.1. Discusión de los resultados

El gráfico 1 muestra cuatro grupos claramente diferenciados entre sí. El grupo de interés en este análisis, corresponde al grupo 2 que contiene a los ejemplares de *Hippocamelus sulcatus* (CTES-PZ 7494 y MLP 9-11). Como puede observarse, el grupo 2 se encuentra más relacionado al grupo 1, que contiene a los individuos de *Hippocamelus antisensis*. Entre ellos, el ejemplar más cercano al grupo 2 corresponde al macho de esta especie (MCN-UNSa 01), mientras el más



alejado, a la hembra (MCN-UNSa 003583), lo que demuestra el marcado dimorfismo sexual en la especie.

Teniendo en cuenta el N=2 tanto del grupo 1 como el 2, el cual es muy bajo, sería necesario agrandar la muestra a partir del análisis de nuevos ejemplares. En este sentido, se revisaron todas las colecciones de mastozoología de nuestro país que cuentan con materiales de la especie *Hippocamelus antisensis*, los mismos resultaron escasos además de incompletos, y en algunos casos no presentaban los rasgos observados en los fósiles, por lo que fueron dejados fuera del análisis.

De esta manera, los resultados estadísticos obtenidos, apoyan la inclusión del espécimen CTES-PZ 7494 dentro de la especie *Hippocamelus sulcatus* como ya fue establecido a partir de los resultados morfológicos y morfométricos. Este constituye el primer registro de la especie para la región Mesopotámica, durante el Pleistoceno tardío.



Lámina 23. Ejemplar CTES-PZ 7494 de *Hippocamelus sulcatus*. a) Cráneo con astas vista frontal; b) Cráneo con astas vista lateral.



24a



5 cm



24b



2 cm

Lámina 24. Ejemplar CTES-PZ 7494 de *Hippocamelus sulcatus*. a) Porción de maxilar y b) Mandíbula.

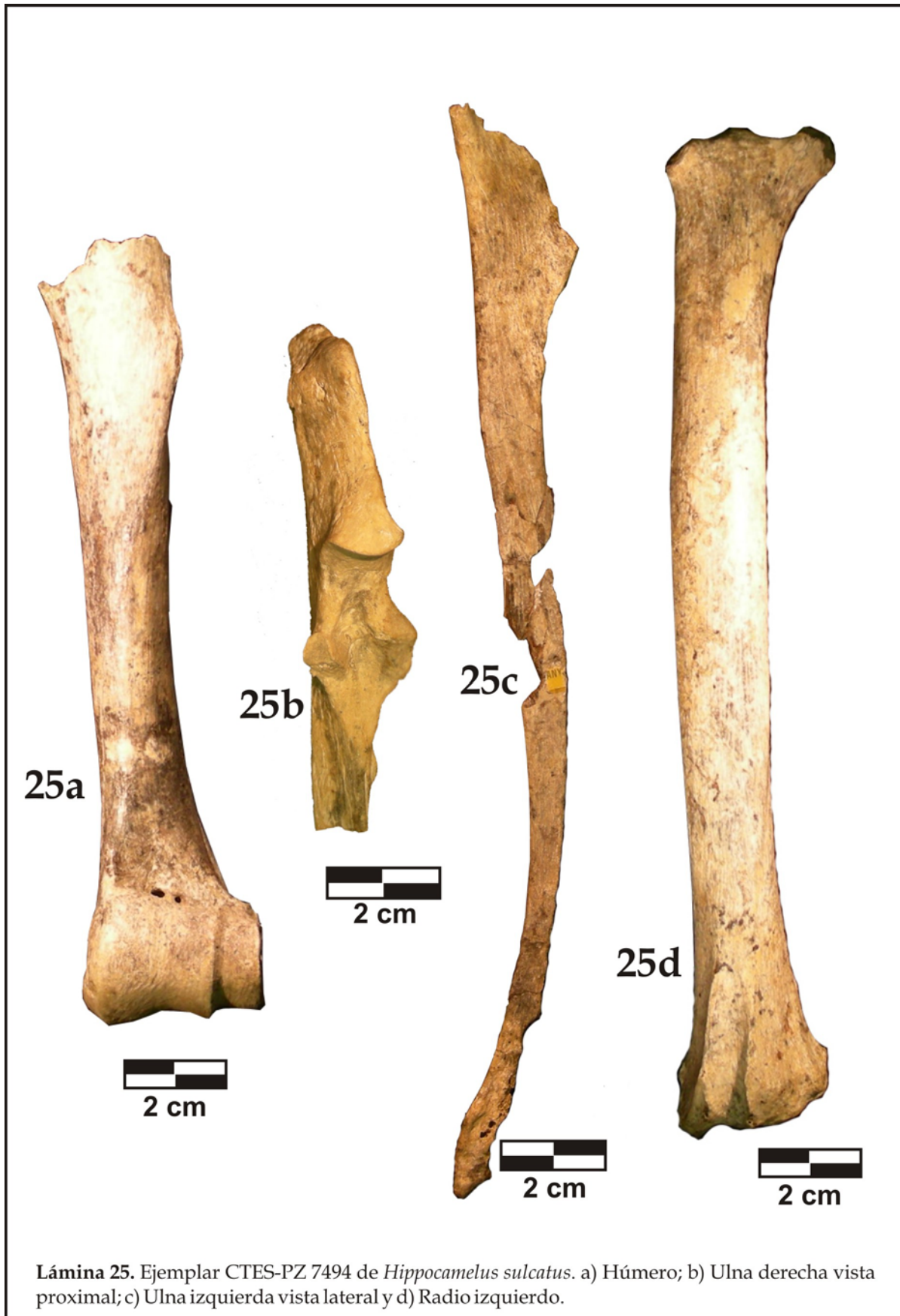


Lámina 25. Ejemplar CTES-PZ 7494 de *Hippocamelus sulcatus*. a) Húmero; b) Ulna derecha vista proximal; c) Ulna izquierda vista lateral y d) Radio izquierdo.

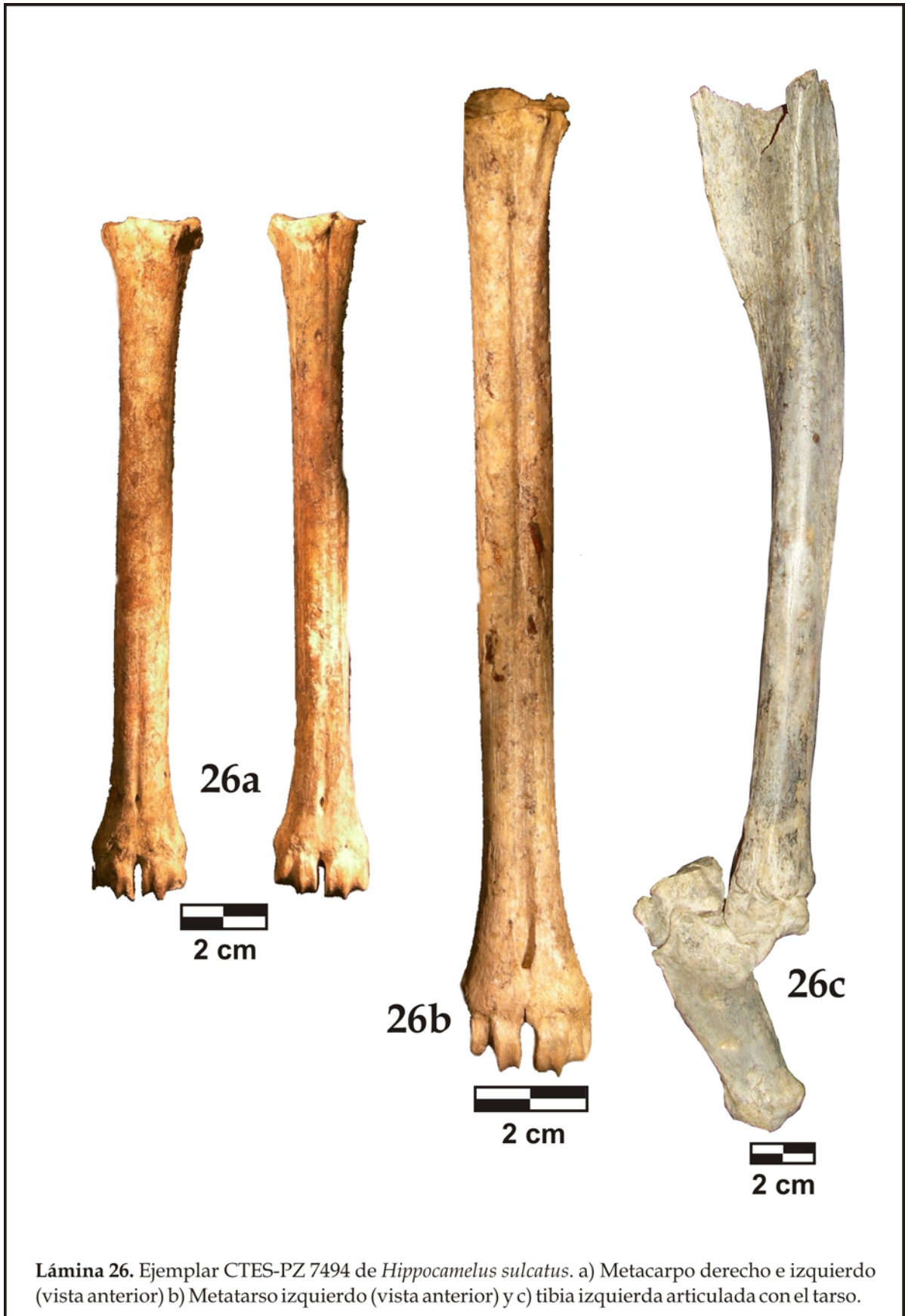
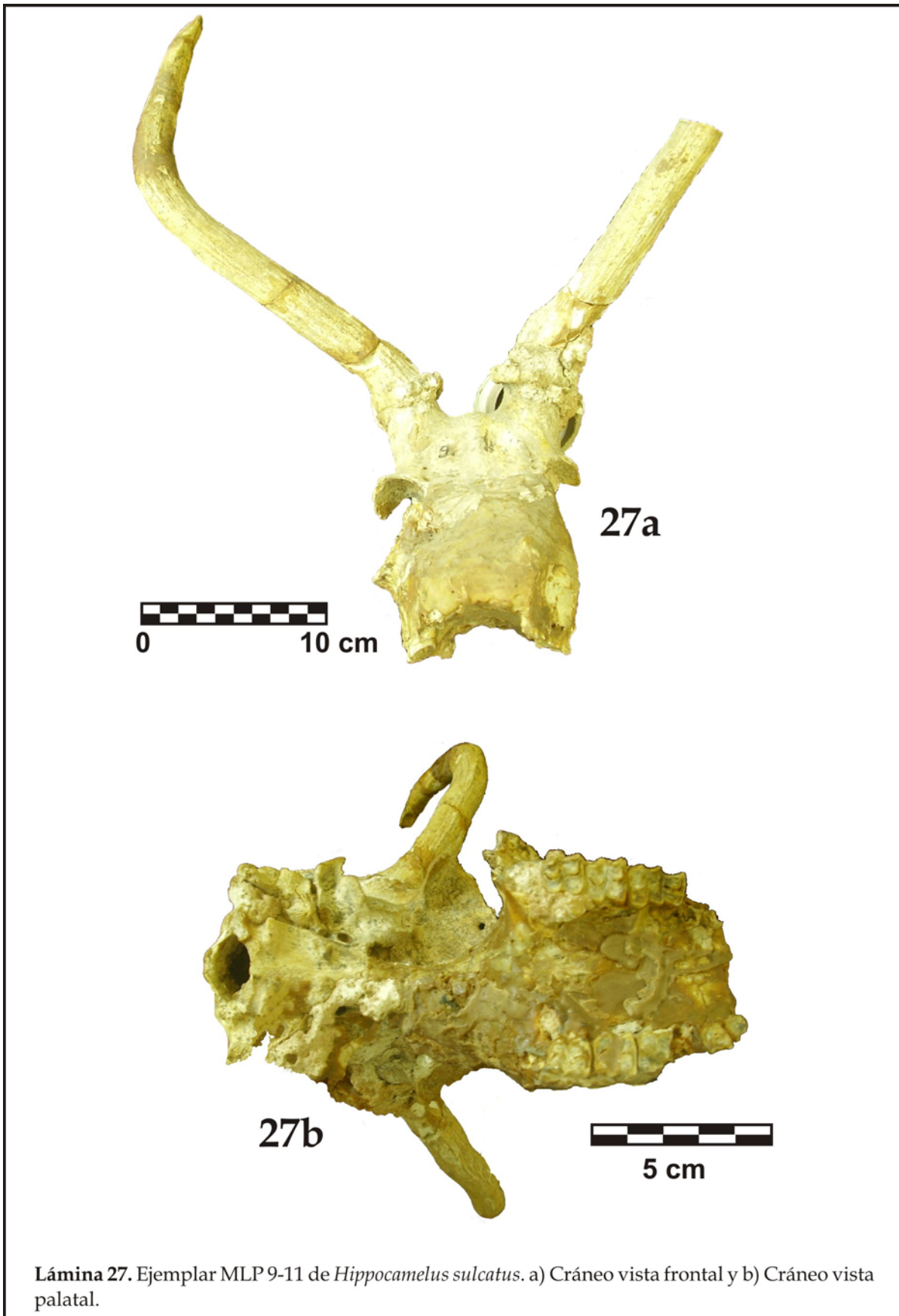


Lámina 26. Ejemplar CTES-PZ 7494 de *Hippocamelus sulcatus*. a) Metacarpo derecho e izquierdo (vista anterior) b) Metatarso izquierdo (vista anterior) y c) tibia izquierda articulada con el tarso.





5.2.5. GÉNERO *Mazama* Rafinesque 1817

Antecedentes

El género *Mazama*, se caracteriza por la presencia de astas simples formadas por una sola rama de forma puntiaguda. Actualmente tiene una amplia distribución en la Argentina, incluyendo tres especies: *Mazama gouazoubira* Fischer 1814 (corzuela parda); *Mazama nana* Hensel 1872 (corzuela enana) y *Mazama americana* (Erxleben 1777) (corzuela colorada).

Mazama gouazoubira se distribuye extensamente en la Argentina desde la región mesopotámica y región chaqueña, hasta parte de Catamarca, Jujuy, Salta, Santiago del Estero, Tucumán y el norte de la región Pampeana. Fuera del territorio argentino se la encuentra desde el sur de México (norte de la península de Yucatán e Isla de San José), Panamá, este de los Andes desde Colombia, sur de Venezuela y Brasil hasta Uruguay.

Mazama nana es la especie que abarca menor territorio de distribución de las tres, restringiéndose geográficamente en Argentina a la provincia de Misiones, mientras que en el resto de Sudamérica aparece en el sur de Brasil y el este de Paraguay.

Por su parte *Mazama americana*, habita en el sur de México y sudeste de Brasil. En Argentina, se distribuye en algunas provincias del noroeste como Salta, Tucumán y Jujuy, y hacia el noreste en Corrientes, Chaco, Formosa y Misiones.

En cuanto a su registro paleontológico, el género *Mazama* fue citado por Roth (1904) bajo la denominación *Cervus (Coassus) entrerrianus*, especie fundada a partir de un molar. La procedencia de este material fue erróneamente atribuida al Paranense de la Formación Entrerriana.

Ameghino (1906), dio a conocer molares sueltos y restos de mandíbulas exhumados de la Formación Pampeana, que atribuyó a cuatro especies: *Mazama americana*, *Mazama simplicicornis* (= *Mazama gouazoubira*), *Mazama rufa* (= *Mazama*



americana) y *Mazama mesolithica*, esta última correspondiente una especie extinta y de mayor tamaño que las otras según el propio Ameghino.

Carette (1922) consideró escasos los materiales descritos por Ameghino, otorgándole a las especies citadas un carácter provisorio. En cuanto a la especie de Roth (1904), la incluyó provisoriamente dentro del género *Mazama* como *M. (?) entrerriana* y además fundó la especie *Mazama lafonequevedoi* basándose en dos molares procedentes de la provincia de Santa Fe, y de tamaño mayor a los descritos por Roth (1904).

Estas especies fueron tratadas posteriormente por Castellanos (1924) quien, por un lado, enmendó el error cometido por Roth (1904), en cuanto a la procedencia del molar descrito por él en 1904, alegando al respecto: “*nosotros creemos en cambio, que los restos proceden de la Formación Pampeana como tantos otros atribuidos erróneamente a la Formación Entrerriana*”(Castellanos 1924: 115). Por el otro, mantuvo parte de la nomenclatura utilizada por Ameghino (1906) y Carette (1922) reconociendo a *Mazama rufa*; *Mazama simplicicornis*; *Mazama mesolithica* y *Mazama (?) entrerriana*. A excepción de esta última que no se conoce su antigüedad, las demás provienen del Platense de la región Pampeana.

Discusión

Aquí se describe el único resto atribuido a *Mazama*, hallado en la provincia de Corrientes en sedimentos asignados al Lujanense (Pleistoceno tardío) de la Formación Yupoí. En este punto es importante mencionar, que el molar referido a *Mazama (?) entrerriana* procedente de la Formación Pampeana, cuya antigüedad no se conoce con certeza, nunca fue comparado con ejemplares del género según la bibliografía. Este material, se encuentra actualmente perdido en el Museo de La Plata, aunque no se sabe, si fue vendido por Roth a Canadá junto a otras tantas piezas de Mamíferos.

De esta manera, el ejemplar CTES-PZ 7485 constituye el primer registro fehaciente del género para el Pleistoceno de Argentina. Ya que fuera de nuestro territorio, se reportó la presencia de *Mazama americana* y *Mazama gouazoubira* en



sedimentos del Pleistoceno tardío - Holoceno temprano del noreste de Brasil, en el Parque Nacional Serra da Capibara (Guérin y Faure, 2008).

Mazama sp.

Materiales referidos: CTES-PZ 7485, pequeña porción de asta, que involucra esencialmente a la roseta (**Lámina 10**)

Procedencia geográfica y estratigráfica: arroyo Toropí, provincia de Corrientes. Fm. Yupoí, Lujanense s.s. (ca. 30.000 años AP).

Observaciones: dada la escasez del material, no pudo ser determinado a nivel específico.



5.3 ANÁLISIS PALEOBIOGEOGRÁFICO, BIOESTRATIGRÁFICO Y PALEOAMBIENTAL

Introducción

La panbiogeografía reafirma la importancia del contexto geográfico como un elemento clave para comprender la evolución biológica, otorgándole importancia a la distribución de los organismos en el espacio (Crisci *et al.*, 2000). El análisis biogeográfico histórico utiliza un enfoque panbiogeográfico, el que realiza el papel de la localidad y de la ubicación en la historia de la vida, como ejes fundamentales de la biogeografía (Croizat, 1981).

Así, los patrones de distribución de las especies de ciervos en las áreas extraandinas de la Argentina, pueden ser interpretados en un contexto paleobiogeográfico, analizando la distribución de los organismos en el pasado.

Cox y Moore (2000) sostienen que existen grandes limitaciones a la hora de utilizar taxones extintos en las interpretaciones biogeográficas. Entre ellas, citan la amplia distribución temporal que presentan estas especies y su registro muy fragmentario, al mismo tiempo que aseguran que pueden hallarse dichos patrones, aunque resultan difíciles de explicar en algunos casos.

La última revisión paleontológica de los cérvidos, se restringe a la distribución de las especies del Cuaternario de la región Pampeana, en especial del sector bonaerense (Menegaz, 2000). En este sentido, es bien conocido el patrón de localización espacial y temporal de esos taxones sólo para esa región de Argentina.

Aquí se presentan los resultados obtenidos y los mapas de distribución de cada una de las especies reconocidas para el Pleistoceno de las áreas extraandinas de Argentina. Se discute además, la nueva distribución temporal y espacial de cada una de ellas, así como también sus registros previos dentro del área de estudio, en comparación con los de la provincia de Buenos Aires.



5.3.1. Paleobiogeografía y Bioestratigrafía

5.3.1.1. GÉNERO *Epieuryceros* Ameghino 1889

Epieuryceros truncus Ameghino 1889

Todas las citas de la especie se encuentran restringidas al sector bonaerense de la región Pampeana. Dentro de este sector, su distribución abarca el norte en el límite con Santa Fe, y el este a la altura de las ciudades de Ensenada y La Plata, constituyendo su registro más austral el hallado en la ciudad de Necochea (Mapa 3).

Epieuryceros truncus aparecía en provincia de Buenos Aires acotado al Ensenadense, pero el material MMP 4837 proveniente del Lujanense de Necochea permite ampliar su distribución temporal. Esto podría indicar, entre otras cosas, que hacia el sur de la provincia, la especie pudo tener mayor tolerancia climático/ambiental, logrando así extender su biocrón hasta el Pleistoceno tardío; o tal vez entrar en un pulso climático apropiado para el taxón. Otra posibilidad, sería explicarlo desde el punto de vista de la supervivencia del taxón, ante la presencia de potenciales competidores, dada la aparición de nuevas especies de ciervos. En este contexto, durante el Ensenadense se registraban en Buenos Aires sólo *Epieuryceros truncus* y *Antifer ensenadensis* (Cuadro 1), para las que se atribuyó un hábito ramoneador, aunque con particulares especializaciones tróficas (Menegaz y Ortiz-Jaureguizar, 1995). Ya en el Bonaerense (Pleistoceno medio), comienzan a aparecer otras formas de mediano y gran porte, siendo probable que los nuevos taxones compitieran ecológicamente con los ya existentes, y en consecuencia *Epieuryceros truncus* haya sido desplazada, donde sobrevivió hasta su extinción.



5.3.1.2. GÉNERO *Antifer* Ameghino, 1889

Antifer ensenadensis (Ameghino 1888)

Esta especie tiene amplia distribución en las áreas extraandinas, ya que se la encuentra en la provincia de Corrientes, hacia el centro en las provincias de Santa Fe (Castellanos, 1945) y Buenos Aires (Menegaz, 2000), y en la provincia de Neuquén (39° S y 67° O) (Mapa 4). En el resto de Sudamérica ha sido citada para el Pleistoceno tardío del sur de Brasil (Souza Cunha y Magalhães, 1981) aunque estos materiales necesitan ser confirmados, y el oeste de Uruguay en la cuenca del río Negro (Kraglievich, 1932).

En el sector bonaerense de la región Pampeana, se vincula bioestratigráficamente a esta especie con sedimentos de antigüedad Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio). En este sentido, el hallazgo de un ejemplar proveniente del Pleistoceno tardío, extraído del río Salado a la altura de la ciudad de Lobos, amplía su distribución temporal para la provincia de Buenos Aires.

El material de esta especie mencionado por Castellanos (1945), proviene de areniscas grises verdosas asignadas al Bonaerense (Pleistoceno medio). Como ya se hizo mención en el Capítulo 4, ante la falta de nuevos estudios estratigráficos en la provincia de Santa Fe, se mantienen las edades propuestas por Castellanos (1945) y Frenguelli (1928).

En la provincia de Corrientes, los restos asignados a *Antifer ensenadensis* proceden de la Formación Toropí, para la cual, dataciones por Luminiscencia Estimulada Ópticamente (OSL), dieron como resultado una antigüedad de ca. 50.000 años AP (Lujanense) (Tonni *et al.*, 2005).

El Cuaternario de la provincia de Neuquén ha sido estudiado de forma esporádica y en consecuencia, no se tiene un conocimiento acabado acerca de él. El asta completa hallada en esta provincia, asignada a *Antifer ensenadensis*, proviene del río Limay a la altura de su confluencia con el río Neuquén. Si bien no se dispone de datos acerca de la estratigrafía del lugar, existe información sobre fauna cuaternaria exhumada en las Sierras de Portezuelo, ubicadas a



aproximadamente 120 km de la confluencia de ambos ríos. Garrido y Álvarez (2004), quienes estudiaron esos materiales, hicieron referencia de la existencia de restos del género *Equus* Linneaus 1758, en el área mencionada. En su trabajo, no aportan datos estratigráficos, pero atribuyen estos depósitos al Pleistoceno tardío, por sus relaciones geomorfológicas y estratigráficas sin dar mayores detalles.

Estos hallazgos, modifican el biocrón de *Antifer ensenadensis* que ahora se extiende hasta el Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano). Por otro lado, amplían su distribución geográfica hacia el noreste y suroeste de Argentina, dada su presencia en las provincias de Corrientes y Neuquén respectivamente. Para esta última, desde el punto de vista paleozoogeográfico, constituye el primer registro y el más austral, no sólo del género y la especie, sino además de la familia.

***Antifer ultra* (Ameghino 1888)**

La distribución de este taxón, es bien conocida en las provincias de Santa Fe (Castellanos, 1945) y Buenos Aires (Menegaz, 2000); fuera del territorio argentino, se lo registra en el Pleistoceno tardío del sur de Brasil (Souza Cunha y Magalhães, 1981) y Uruguay (Kraglievich, 1932; Ubilla, 1996). En este contexto, se suman nuevas áreas de distribución, ya que su registro se extiende geográficamente a la región Mesopotámica y posiblemente Formosa, de donde proviene un ejemplar referido en este trabajo a *Antifer cf. ultra* (Mapa 4).

Tanto en Buenos Aires, como en la provincia de Santa Fe, *Antifer ultra* se encuentra vinculado a sedimentos de antigüedad Bonaerense (Pleistoceno medio). Sin embargo, fuera de estas dos provincias, los sedimentos portadores de los restos fósiles son más recientes (Lujanense, Pleistoceno tardío) y de esta manera, se establece un biocrón más amplio para el taxón.

Los restos de *Antifer ultra* en la provincia de Corrientes, tienen buena procedencia estratigráfica, ya que fueron exhumados de la Formación Toropí. Teniendo en cuenta además, que en esta misma Formación, se registra *Antifer*



ensenadensis, resulta llamativa la posible simpatria de dos especies de gran tamaño. Si bien actualmente no se presenta un caso similar entre los ciervos vivientes, es posible que ambas especies hayan sido simpátricas sólo en algunas áreas, como por ejemplo en la provincia de Corrientes durante el Lujanense. Las condiciones ambientales de la región Mesopotámica durante ese lapso temporal, con predominio de climas más cálidos y húmedos que los de la región Pampeana (Iriondo y García, 1993; Carlini *et al.*, 2004), posiblemente hayan facilitado -con la abundancia de recursos disponibles- la simpatria de ambos taxones.

El asta más completa de *Antifer ultra*, procede de la provincia de Entre Ríos. El material, fue referido a la Formación Tezanos Pinto, para la que se adjudica una edad Lujanense basada en la presencia de *Equus (Amerhipus) neogeus*, y dentro de ella, el Lujanense tardío (Ferrero, 2009). Dataciones por termoluminiscencia realizadas a los sedimentos portadores de ambos miembros de esta Formación, indican que el superior se habría depositado hacia los 35.890 ± 1.030 y 31.690 ± 1.620 años AP (Pleistoceno tardío), mientras que el superior lo habría hecho a los 8150 ± 400 y 9390 ± 630 años AP (Kröhling, 1999), mientras que el inferior lo habría hecho en el Pleistoceno tardío - Holoceno temprano (*ca.* 14.000 - 8.000 años AP), bajo condiciones secas (Kröhling 1998 a y b).

En la provincia de Formosa, el material estudiado que fue determinado como *Antifer cf. ultra*, proviene de las barrancas de la margen derecha del río Pilcomayo, y fue exhumado a la altura de la localidad de Laguna Blanca (ver Alcaraz y Zurita, 2004). Litológicamente los sedimentos portadores son similares a los del Miembro Guerrero de la Formación Luján de la provincia de Buenos Aires (Fidalgo y Tonni, 1983). Más aún, la megafauna del área muestra una marcada similitud con aquella del Pleistoceno tardío de la región Pampeana. El Miembro Guerrero de la Formación Luján en la región pampeana tiene dataciones C^{14} entre 21.040 ± 450 AP y 10.290 ± 130 AP (Tonni, 2007)

Es importante mencionar en este punto, lo que ocurre con esta especie en Chile central. El trabajo de Casamiquela (1984), daba cuenta de la presencia



en ese territorio de una especie diferente a las conocidas para el género, denominada por él *Antifer niemeyeri*. Nuevos estudios de esos ejemplares, demostraron que en realidad ellos pertenecen a *Antifer ultra*, quedando *Antifer niemeyeri* como sinónimo de *Antifer ultra* (Labarca y Alcaraz, en prensa). De este modo, los registros procedentes de los sitios Taguatagua 2 y quebrada Quereo en Chile central, cuya antigüedad fue asignada a la transición Pleistoceno - Holoceno (ca. 13.000 - 11.000 años AP), son los más recientes de Sudamérica para *Antifer ultra* (Labarca y Alcaraz, en prensa).

5.3.1.3. GÉNERO *Morenelaphus* Carette, 1922

El género *Morenelaphus* presenta una amplia distribución geográfica, ya que además de las citas conocidas para Buenos Aires y Santa Fe (Menegaz, 2000), Corrientes (Scillato-Yané *et al.*, 1998) y Entre Ríos (Ferrero, 2007; 2009), se lo registra también en las provincias de Formosa y Chaco (Mapa 5). Esta información, permite ampliar la distribución geográfica del género en Argentina, hacia la región Chaqueña. Mientras que en el resto de América del sur, *Morenelaphus* ha sido reportado en el sur de Brasil (Scherer *et al.*, 2007), Uruguay (Kraglievich, 1932; Ubilla, 1996) y Paraguay (Carlini y Tonni, 2000).

Es importante aclarar que para la provincia de Corrientes, el material CTES-PZ 1605, asignado previamente por Álvarez (1974) a *Blastocerus* Gray 1872, y exhumado de la Formación Yupoí, es reasignado aquí a *Morenelaphus* sp. De esta manera, se sostiene lo propuesto por Menegaz (2000), quien establece que no existen registros de *Blastocerus* previos al Holoceno.

Los restos de cérvidos procedentes de la provincia de Chaco son muy escasos, y algunos de ellos no han conservado los rasgos diagnósticos, por lo que las determinaciones sistemáticas fueron hechas sólo a nivel genérico y corresponden a *Morenelaphus* sp. Los materiales proceden del arroyo Chacofí, ubicado en la ciudad de Barranqueras, a pocos kilómetros de la capital chaqueña. Si bien no existen hasta el momento dataciones radimétricas de los sedimentos portadores de los fósiles, Zurita *et. al* (2004), han inferido a partir



del conjunto faunístico acompañante, que éstos tendrían una antigüedad referida al Pleistoceno tardío, dada la presencia de *Equus (Amerhipus) neogeus*, fósil guía del Piso Lujanense *s.st.*, lo que coincide con lo propuesto por Iriondo (1992). De igual modo, sostienen que la presencia de ese taxón indicaría además, una vinculación con el Último Máximo Glaciar correspondiente al EIO2. Paleo-zoogeográficamente, la provincia del Chaco muestra una marcada similitud, desde el punto de vista de la megafauna, con aquella desarrollada en el Pleistoceno de la región Pampeana (Carlini *et al.*, 2004). Esta homogeneidad faunística (compuesta por elementos típicamente australes) parece extenderse más al norte, hacia la provincia de Formosa (Tonni y Scillato-Yané, 1997), gran parte de Paraguay (Hoffstetter, 1978; Carlini y Tonni, 2000) y el sudeste de Bolivia (Hoffstetter, 1968).

Morenelaphus brachyceros (H. Gervais y Ameghino, 1880)

Existen buenos registros de esta especie en Argentina, para las provincias de Santa Fe y Buenos Aires (Menegaz, 2000), además de Entre Ríos (Ferrero, 2009) (Mapa 5). La cita de la especie para la provincia de Corrientes (Scillato-Yané *et al.*, 1998), es atribuida en este trabajo a *Morenelaphus lujanensis*, dado los caracteres anatómicos compartidos con ella, desprendidos de los nuevos análisis efectuados sobre el mismo material.

Fuera de la Argentina, se la registra en el oeste y sur de Uruguay (Kraglievich, 1932; Ubilla, 1996).

En cuanto a su biocrón, en la región Pampeana la especie estaba restringida al Bonaerense (Pleistoceno medio), pero el hallazgo de un nuevo ejemplar en la provincia de Buenos Aires, procedente del río San Borombón de sedimentos referidos al Pleistoceno tardío, amplía su biocrón hasta el Lujanense *s.st.* En la región Mesopotámica, la especie se encuentra en el Lujanense (Pleistoceno tardío), ya que en Entre Ríos (Formación Tezanos Pinto), los sedimentos habrían sido depositados durante el Último Máximo Glacial



***Morenelaphus lujanensis* (Ameghino, 1888)**

Esta especie, al igual que *Morenelaphus brachyceros*, fue nombrada por Menegaz (2000) para las provincias de Santa Fe y Buenos Aires y por Ferrero, *et al.* (2007) para Entre Ríos. Además, en la presente revisión, se suman los materiales exhumados de la provincia de Corrientes asignados por Scillato-Yané *et al.* (1998) a *Morenelaphus brachyceros*. Por último, nuevos materiales procedentes de la provincia de Formosa, asignados a *Morenelaphus cf. lujanensis* determinan una probable distribución ampliada del taxón (Mapa 5). Estos restos de *Morenelaphus cf. lujanensis*, fueron colectados en las barrancas del río Bermejo (26° 36' S y 58° 40' O), cerca de la localidad de Villa Escolar, Formosa. Estos materiales tienen buena procedencia estratigráfica ya que se asignaron a la Formación Fortín Tres Pozos (Zurita *et al.*, 2009). Recientes dataciones de esos sedimentos (OLS), indican una antigüedad de 58.160 ± 4390 años AP (Pleistoceno tardío), que es correlacionable con el EIO3 (59.000 - 28.000 años AP) (Zurita *et al.*, 2009). Esta información para la provincia de Formosa, extiende su distribución geográfica hacia la región Chaqueña.

En la región Mesopotámica, en la provincia de Corrientes, los restos reasignados a *Morenelaphus lujanensis* fueron exhumados de la Formación Toropí (Lujanense), mientras que en la provincia de Entre Ríos, el material proviene de la Formación El Palmar, asignada al Lujanense temprano y vinculada al EIO5 (Ferrero, 2009). Estos sedimentos han sido datados en 80.000 ± 130 años AP por Iriondo y Kröhling (2003).

5.3.1.4. GÉNERO *Hippocamelus* Leuckart, 1816

***Hippocamelus sulcatus* (Ameghino 1888)**

Hasta este trabajo, los registros de la especie *Hippocamelus sulcatus* estaban restringidos en la Argentina a la provincia de Buenos Aires (Mapa 6), aunque fue citada también para el Pleistoceno tardío de Uruguay (Kraglievich, 1932). En este contexto, los nuevos restos del taxón exhumados en la provincia de Corrientes, permiten ampliar su corología.



En cuanto a su distribución temporal, en el sector bonaerense se restringe al Pleistoceno medio (Bonaerense); mientras que en Corrientes se registra en el Lujanense, constituyendo el registro más reciente, y además el más septentrional de Sudamérica de la especie.

Como ya se hizo mención, *Hippocamelus sulcatus* estaría muy relacionada a *Hippocamelus antisensis* (taruca) con la que comparte varias semejanzas desde el punto de vista anatómico. La taruca se encuentra vinculada a pastizales de altura entre los 1.800 y 5.500 m.s.n.m. (Cabrera y Yepes, 1960), regidos por un clima frío de altura, árido a semiárido, donde la especie se limita a las quebradas y bordes de faldeos como estrategia de evasión de predadores. Su alimentación consiste de plantas suculentas, líquenes, musgos, gramíneas y algunos arbustos (Dellafiore y Maceira, 2001). La presencia de una especie muy similar durante el Pleistoceno, no necesariamente indicaría, que debió desarrollarse en un hábitat semejante al de la forma actual. En este contexto, desde el punto de vista geomorfológico, la provincia de Corrientes forma parte de una extensa llanura cuyas mayores altitudes se encuentran hacia el oeste, en el límite con la provincia de Misiones en forma de suaves colinas (Herbst y Santa Cruz, 1985). Por otro lado, las condiciones climático-ambientales inferidas en el área para el lapso temporal mencionado, responden a más húmedas y cálidas, donde el ambiente predominante era abierto de pastizales con vegetación arbórea dispersa. El paisaje de la provincia de Buenos Aires, donde también fue hallado *Hippocamelus sulcatus*, es geomorfológicamente distinto al actual hábitat de la taruca, donde a diferencia de Corrientes, el clima inferido es frío y árido.

Teniendo en cuenta la distribución temporal y espacial de la especie, tanto en la Argentina como en el Uruguay, es posible hipotetizar acerca de la vía de ingreso y la manera en que este se produjo. En este sentido, resulta probable que la entrada de *Hippocamelus sulcatus* al territorio argentino, haya ocurrido en más de una oportunidad. De esta manera, su ingreso pudo producirse primeramente hacia el Bonaerense, apoyado por su registro en



provincia de Buenos Aires; y durante el Lujanense, como lo certifica la presencia del taxón en la provincia de Corrientes.

Las posibles relaciones filogenéticas con la especie *Hippocamelus antisensis*, no fueron analizadas. En cuanto a la distribución de ambas especies, si se considera la distribución de la especie actual en relación al registro paleontológico de *Hippocamelus sulcatus* (Mapa 6), se observa que no existe conexión geográfica entre ellas, ya que *Hippocamelus antisensis* se distribuye hacia el noroeste de Argentina y la especie fósil, tuvo una localización acotada al este. En este sentido, resulta importante mencionar la existencia de una porción de asta procedente de la provincia de Córdoba, referida por Castellanos (1944) a *Hippocamelus sulcatus*, asignada en este trabajo a *aff. Hippocamelus*, dado lo fragmentario del material.

5.3.1.5. GÉNERO *Mazama* Rafinesque 1817

Mazama sp.

El único resto atribuido a *Mazama*, fue hallado en la provincia de Corrientes, exhumado de la Formación Yupoí (ca. 35.000 años AP) (Pleistoceno tardío) (Tonni *et al.*, 2005). Como ya se mencionó, este representa el primer registro para el Pleistoceno en Argentina.

5.3.1.6. GÉNERO *Paraceros* Ameghino 1889

Paraceros fragilis (Ameghino 1888)

Hasta el momento, en Argentina, no se han encontrado restos asignables a esta especie fuera de la provincia de Buenos Aires y todas las citas previas del taxón, están referidas al Bonaerense (Pleistoceno medio; Menegaz, 2000). Tal distribución geográfica quizás responda a un sesgo en el registro paleontológico, dado por la falta de prospección en las áreas extraandinas, por la falta de sedimentos de esa edad, o simplemente a que la especie tuvo una distribución restringida. Fuera del territorio argentino, la especie ha sido reportada en sedimentos del Pleistoceno tardío de la Formación Sopas en



Uruguay (Ubilla, 1996), aunque es de destacar que esta Fm. puede incluir sedimentos más antiguos. Esta distribución diferencial de la especie, podría estar vinculada a una preferencia del taxón por las condiciones más benignas imperantes en Uruguay para el lapso mencionado, más cálidas y húmedas que las inferidas para la región Pampeana (Tonni y Fidalgo, 1979; Tonni y Fidalgo, 1982; Tonni *et al.*, 1985; Carlini *et al.*, 2004).

5.3.2. Paleoambiente

Según el modelo paleoclimático inferido para el Pleistoceno de la región Pampeana, las condiciones ambientales para ese lapso temporal serían áridas y frías, probablemente desde el Ensenadense tardío hasta el Lujanense tardío. Esta tendencia climático-ambiental habría sido interrumpida por otras breves, más húmedos y cálidos. En consecuencia, bajo el modelo propuesto se habrían desarrollado predominantemente ambientes abiertos de pastizales, con presencia de vegetación arbórea dispersa (Tonni y Fidalgo, 1979, 1982; Tonni *et al.*, 1985; Prado *et al.*, 1987; Cione y Tonni, 1995 a y b; Nabel *et al.*, 1993; Cione y Tonni, 1999; Zurita *et al.*, 2004). A tales condiciones, se vinculan las especies *Epieurycerus truncus* y *Paraceros fragilis*, ambas relacionadas a la presencia de vegetación arbustiva dado el hábito ramoneador que se les adjudica (Menegaz y Ortiz-Jaureguizar, 1995).

Zurita *et al.* (2004) sugieren para la provincia de Chaco, condiciones semejantes a las inferidas para la región Pampeana durante el Pleistoceno tardío, basándose en la similitud faunística entre ambas. De igual modo, la presencia de *Equus (Amerhipus) neogeus* podría estar sugiriendo el desarrollo de extensos pastizales (Alberdi y Prado, 1992). Y además, el abundante registro de *Morenelaphus* (ramoneador) (Menegaz, 2000), puede estar indicando la presencia de zonas arbolado-arbustivas.

El panorama paleoambiental que puede inferirse para la provincia de Formosa, resulta congruente con las condiciones áridas y más frías bajo las cuales se habrían depositados los sedimentos loésicos que componen el



abanico aluvial del río Bermejo, correlacionable en parte con el EIO3, el EIO2 (ca. 28.000 -10.000 años AP) y el EIO 1 (Iriondo, 1999) (ver tabla 1). Particularmente, las edades obtenidas para la Formación Fortín Tres Pozos, indican que esta se vincularía al EIO3. Este Estadio Isotópico, según Kröhling e Iriondo (1999), fue muy complejo, ya que se caracterizó por la alternancia de climas relativamente húmedos y cálidos con otros lapsos más áridos y semiáridos fríos (Iriondo, 1999), bajo estas condiciones se habrían desarrollado ambientes abiertos de pastizales. En este contexto, es probable que *Morenelaphus cf. lujanesis*, se relacionara con algunas de las fases frías y semiáridas detectadas durante este lapso temporal. Por otro lado, dado que al género *Morenelaphus* se lo vincula a vegetación arbórea (Menegaz y Ortiz-Jaureguizar, 1995), es también probable que haya habido formaciones boscosas esparcidas.

Las condiciones climático-ambientales para la provincia de Santa Fe durante el Pleistoceno, se relacionan con las imperantes en la región Pampeana (Zurita *et al.*, 2002), lo que es congruente con la presencia de los géneros *Antifer* y *Morenelaphus*, ambos ramoneadores (Menegaz y Ortiz-Jaureguizar, 1995).

La región Mesopotámica, y en este caso la provincia de Corrientes, presenta ciertas particularidades climáticas durante el Pleistoceno tardío, ya que se encuentran más relacionadas con aquellas imperantes en el sur de Brasil y oeste de Uruguay para el mismo lapso temporal, que con las de la región Pampeana (Carlini *et al.*, 2004). En este sentido, se infieren para esta parte de la Mesopotamia, condiciones más cálidas y húmedas, bajo las que se habrían desarrollado ambientes abiertos de pastizales con vegetación arbustiva dispersa (Zurita y Lutz, 2002; Carlini *et al.*, 2004).

Durante el Cuaternario, la provincia de Entre Ríos estuvo afectada por intervalos de secuencias de climas secos y fríos a húmedos y tropicales, similares a lo ocurrido en la región Pampeana, aunque algo más húmedos y cálidos (Iriondo, 1998). Hacia el Lujanense más tardío, representado por la Formación Tezanos Pinto, las condiciones climáticas inferidas fueron frías y áridas. Bajo tales características climáticas, los ambientes desarrollados



corresponderían a extensos pastizales con escasa vegetación arbórea (Ferrero, 2009). Para el lapso temporal correspondiente al Lujanense temprano, representado por la Formación El Palmar, Ferrero (2009), estableció la ocurrencia de climas más cálidos y húmedos, con el desarrollo de bosques tropicales y selvas en galería próximas a los cuerpos de agua, en alternancia con áreas abiertas de pastizales. Estas condiciones habrían sido similares a las del sur de Brasil y oeste de Uruguay (Zurita et al., 2004; Ferrero, 2009).

Si bien para la provincia de Neuquén, no se cuenta con mayores datos, la presencia de *Equus* podría estar indicando la existencia de ambientes abiertos de pastizales y estepas, e incluso áreas abiertas de altura (Deschamps y Tonni, 1992; Alberdi y Prado, 1992; Alberdi y Prado, 1995). Estas condiciones posiblemente se hayan extendido hacia el este de la provincia, donde la presencia de *Antifer ensenadensis* vinculado a vegetación arbustiva (según Menegaz y Ortiz-Jaureguizar 1995), podría señalar además, la existencia de zonas parcialmente cubiertas por estratos arbustivos y arbóreos.

Cuadro 1. Distribución temporal de cérvidos en el Pleistoceno del sector bonaerense de la región Pampeana. ▲: presencia del taxón; ¿?: presencia dudosa del taxón. Extraído de Menegaz (2000).

TAXONES	ENSENADENSE	BONAERENSE	LUJANENSE
<i>Antifer ensenadensis</i>	▲		
<i>Antifer ultra</i>		▲	
<i>Epieuryceros truncus</i>	▲		
<i>Hippocamelus sulcatus</i>		▲	▲
<i>Morenelaphus brachyceros</i>		▲	
<i>Morenelaphus lujanensis</i>		▲	▲
<i>Ozotoceros bezoarticus</i>			¿?
<i>Paraceros fragilis</i>		▲	



Cuadro 2. Distribución temporal de cérvidos en el Pleistoceno de las áreas extraandinas de la Argentina y fuera del sector bonaerense de la Región Pampeana. ▲: presencia del taxón.

TAXONES	ENSENADENSE	BONAERENSE	LUJANENSE
<i>Antifer ensinadensis</i>			▲
<i>Antifer ultra</i>			▲
<i>Antifer proximus</i>		▲	
<i>Hippocamelus sulcatus</i>			▲
<i>Morenelaphus brachyceros</i>		▲	▲
<i>Morenelaphus lujanensis</i>		▲	
<i>Mazama sp.</i>			▲

Cuadro 3. Distribución temporal de cérvidos durante el Pleistoceno de Argentina. ▲: Sector bonaerense de la Región Pampeana; ▲: Áreas extraandinas de la Argentina, exceptuando la provincia de Buenos aires.

TAXONES	ENSENADENSE	BONAERENSE	LUJANENSE
<i>Antifer ensinadensis</i>	▲		▲
<i>Antifer ultra</i>		▲	▲
<i>Antifer proximus</i>		▲	
<i>Epieuryceros truncus</i>	▲		
<i>Hippocamelus sulcatus</i>		▲	▲ ▲
<i>Morenelaphus brachyceros</i>		▲	▲
<i>Morenelaphus lujanensis</i>		▲	▲
<i>Ozotoceros bezoarticus</i>			¿?
<i>Paraceros fragilis</i>		▲	
<i>Mazama sp.</i>			▲

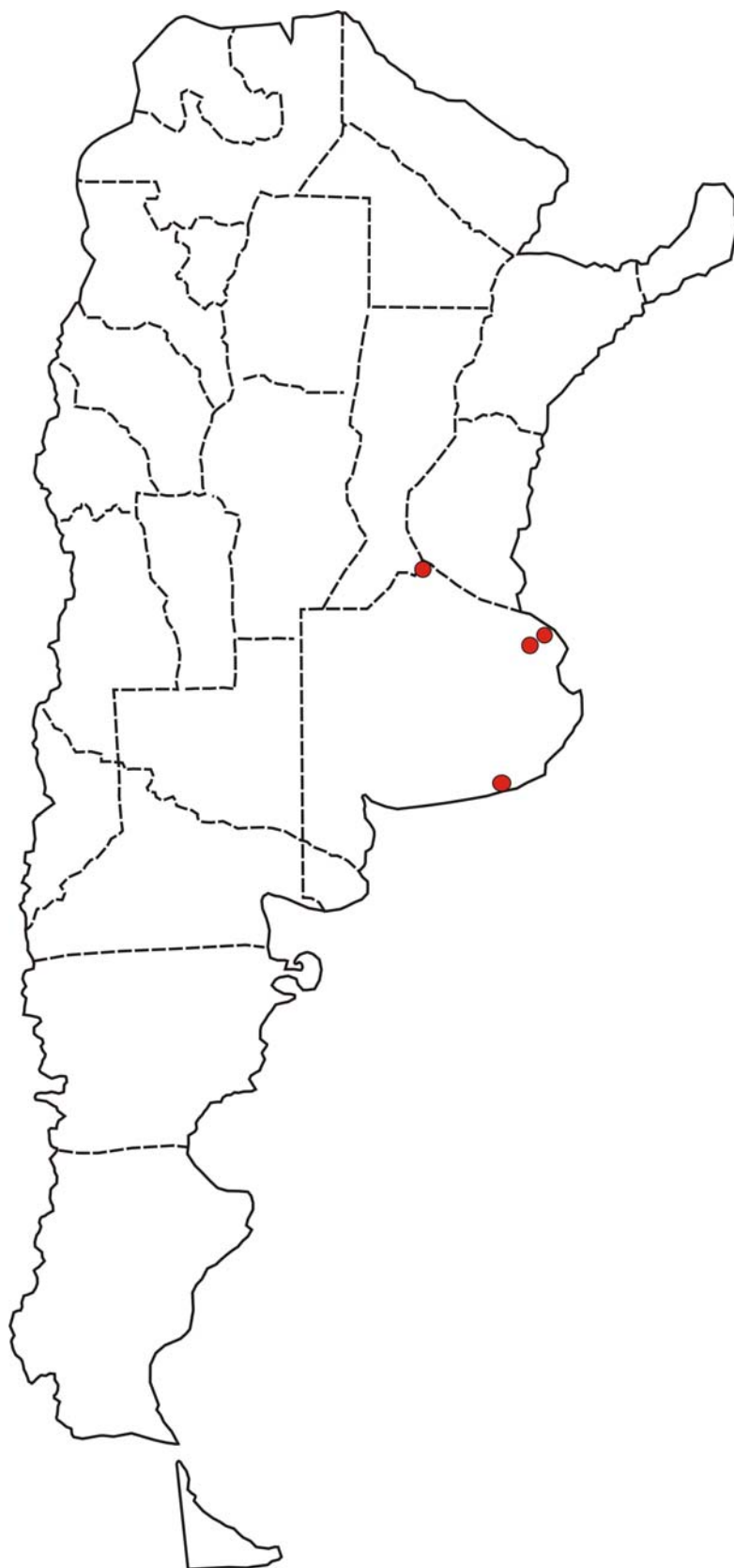


La información reunida muestra que en el área de estudio para el Ensenadense, la diversidad de ciervos era baja, ya que estaba representada sólo por dos especies: *Antifer ensenadensis* y *Epieuryceros truncus*. A partir del Bonaerense, esta diversidad se vio incrementada con la aparición de nuevas formas de pequeño, mediano y gran porte como *Paraceros fragilis*, *Hippocamelus sulcatus*, *Morenelaphus lujanensis*, *Morenelaphus brachyceros*, *Antifer proximus* y *Antifer ultra*. En el Lujanense, se registró la incorporación de *Mazama* al elenco de ciervos ya existente, mientras que el resto de los taxones que ya estaban, continuaron hasta esa edad y luego se extinguieron. Dentro de este marco biostratigráfico, *Paraceros fragilis* constituye una excepción, ya que su registro conocido hasta el momento, muestra que desapareció de la zona de estudio hacia el Bonaerense, y permaneció en el Uruguay hasta el Lujanense.

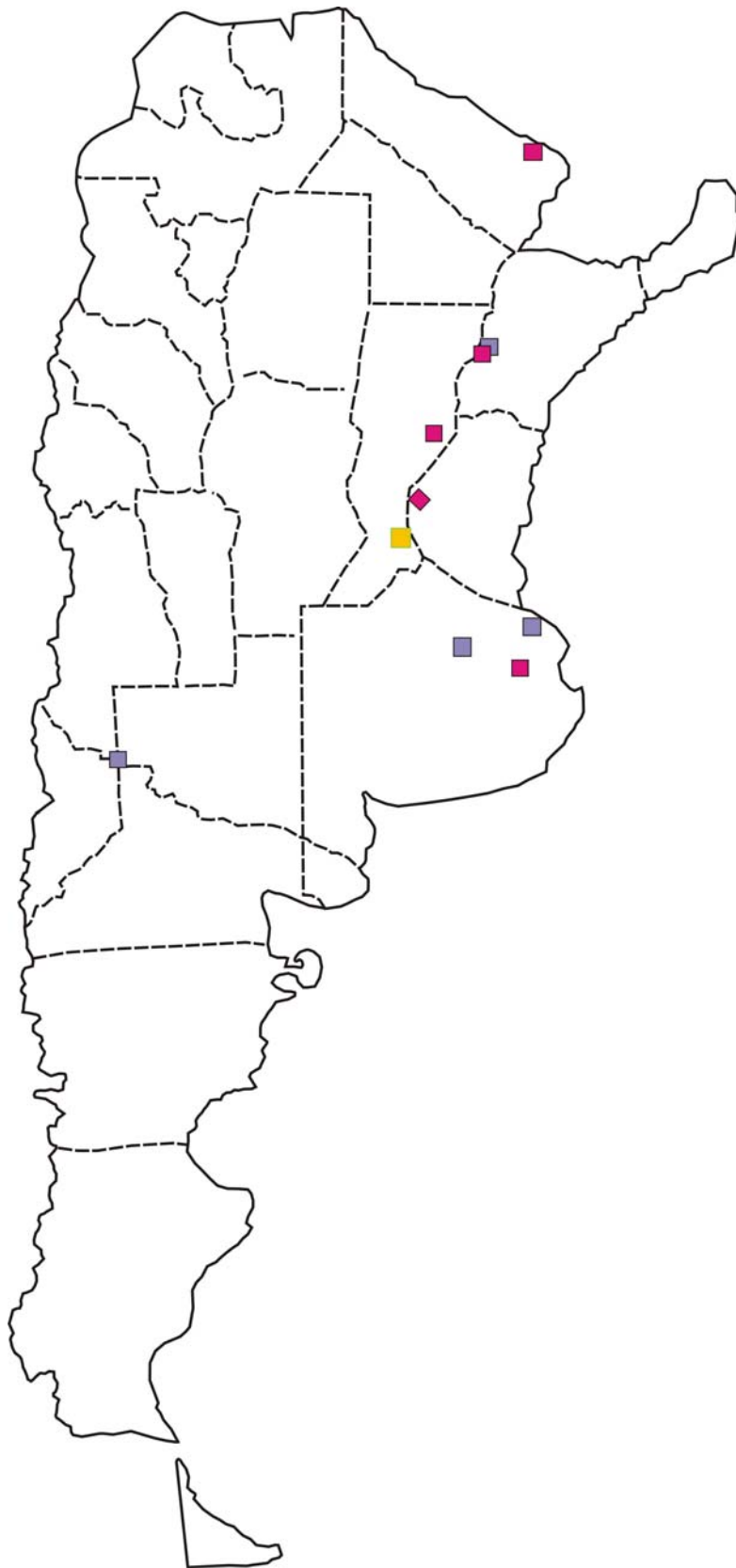


TAXONES	FORMOSA	CHACO	CORRIENTES	SANTA FE	ENTRE RIOS	CORDOBA	NEUQUÉN	BUENOS AIRES
<i>Antifer ensenadensis</i>			▲	▲			▲	▲
<i>Antifer ultra</i>			▲	▲	▲			▲
<i>Antifer proximus</i>				▲				
<i>Antifer cf. ultra</i>	▲							
<i>Antifer sp.</i>		▲	▲	▲	▲			▲
<i>Epieuryceros truncus</i>								▲
<i>Hippocamelus sulcatus</i>			▲					▲
<i>aff. Hippocamelus</i>						▲		
<i>Morenelaphus brachyceros</i>			▲	▲	▲			▲
<i>Morenelaphus lujanensis</i>				▲	▲			▲
<i>Morenelaphus sp.</i>	▲	▲	▲	▲				▲
<i>Ozotoceros bezoarticus</i>								¿?
<i>Paraceros fragilis</i>								▲
<i>Mazama sp.</i>			▲					

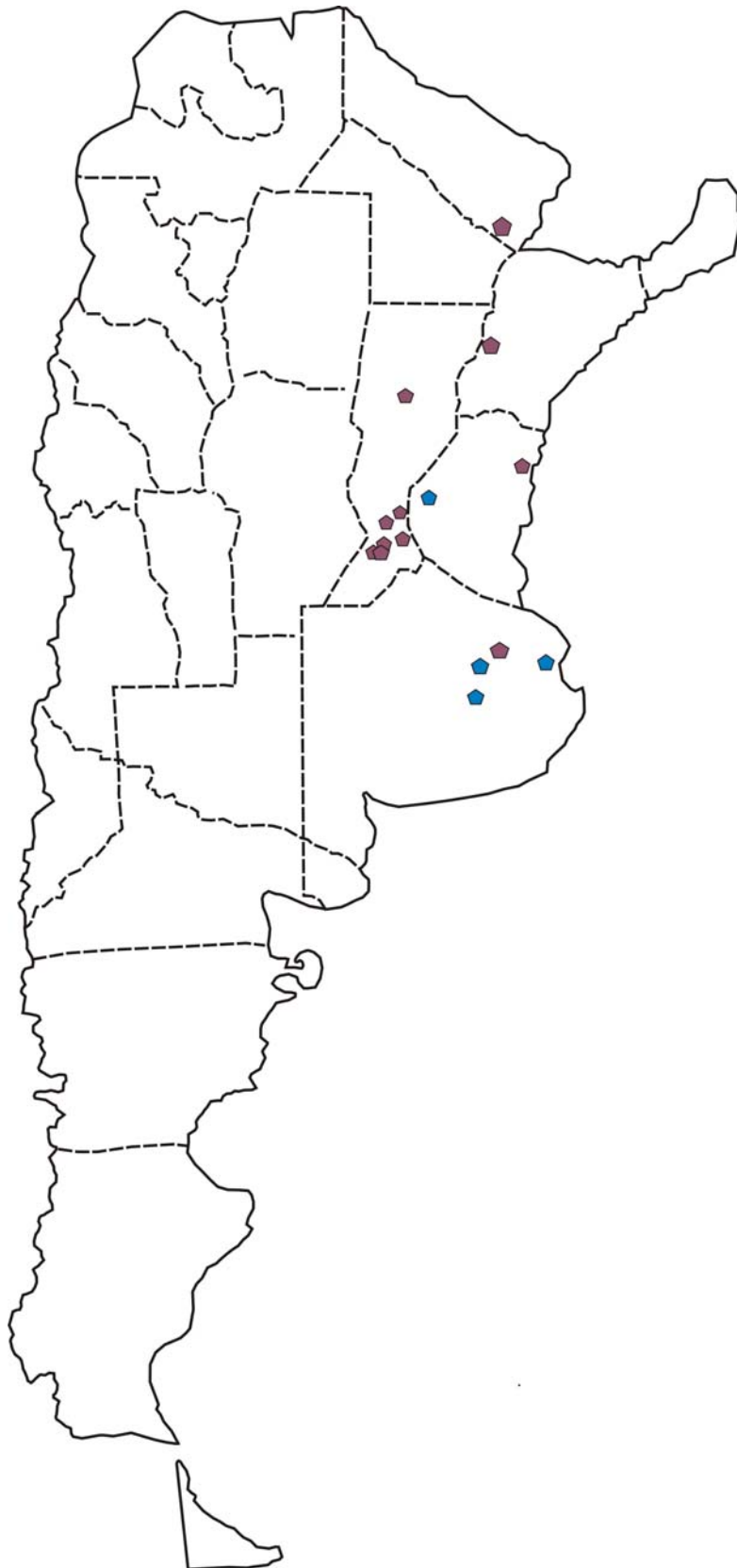
Cuadro 4. Distribución geográfica de los cérvidos durante el Pleistoceno en Argentina. ▲: presencia del taxón; ¿?: presencia dudosa del taxón.



Mapa 8. Distribución de *Epieuryceros truncus*



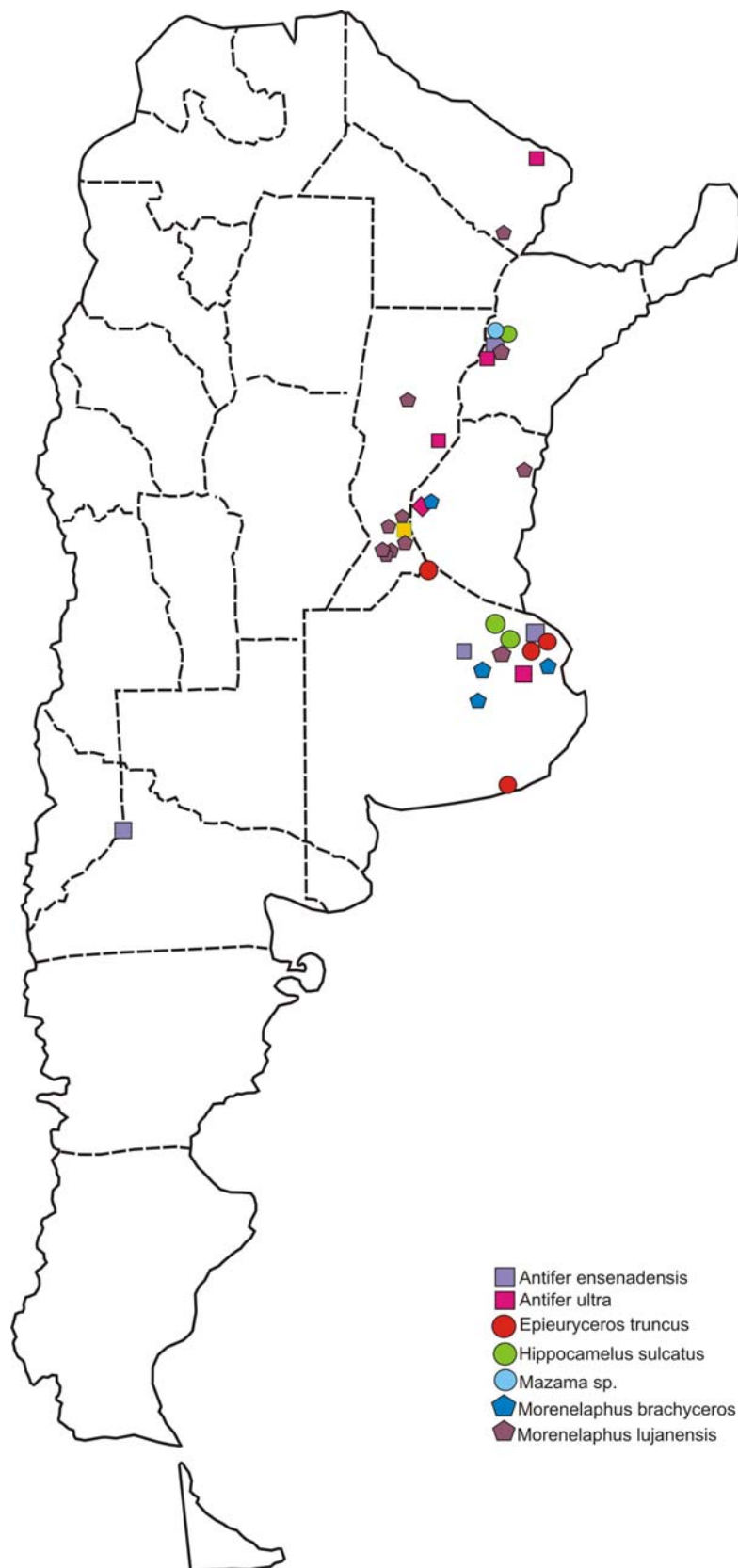
Mapa 9. Distribución del género *Antifer*



Mapa 10. Distribución de *Morenelaphus lujanensis* y *Morenelaphus brachyceros*



Mapa 11. Distribución de *Mazama* sp. durante el Pleistoceno



Mapa 12. Distribución de la familia Cervidae durante el Pleistoceno



6. CONCLUSIONES

6.1. SISTEMÁTICAS

La gran diversidad de ciervos en el Pleistoceno de Argentina, involucró formas de pequeño, mediano y gran porte, repartidas en seis géneros: *Antifer*, *Epieuryceros*, *Hippocamelus*, *Mazama*, *Morenelaphus* y *Paraceros*. A partir de los nuevos hallazgos de ejemplares más completos, se ajustó la sistemática utilizada hasta el momento. De esta manera, se estableció una nueva combinación taxonómica para *Epieuryceros proximus*, proponiéndose su asignación a *Antifer proximus*. Para las otras dos especies de *Antifer*, *Antifer ultra* y *Antifer ensinadensis*, se establecieron los rasgos específicos, destacándose entre otros, el mayor tamaño y robustez de *Antifer ensinadensis* respecto de *Antifer ultra*, contrariamente a lo previamente establecido. Los rasgos descritos en el capítulo 5 permiten sostener la segregación en especies distintas, ya que ontogenéticamente ninguno de ellos puede transmutarse en el otro, durante su desarrollo. De este modo el género *Antifer*, está representado por tres especies: *Antifer proximus*, *Antifer ultra* y *Antifer ensinadensis*.

Se determinó que *Epieuryceros truncus*, es la única especie del género *Epieuryceros*, que pasa a ser monotípico. De igual modo, se amplió su diagnosis a partir de materiales de astas más completos y rasgos del cráneo, hasta ahora no conocidos para el taxón. La morfología observada en las asta, no mostraron relaciones con las de los ciervos sudamericanos actuales y extintos, pero si con el género *Bretzia* de América del Norte. Por otro lado, se propuso la designación de un neotipo de *Epieuryceros truncus*, ante el extravío del ejemplar tipo portanombre. Se sugiere como tal, al ejemplar MLP 69-IX-8-12, por reunir las características establecidas por el Art. 75 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN) (Cuarta Edición). Esta necesidad está fundamentada en la importancia de *Epieuryceros truncus*, cuya validez ha sido muy discutida, debido a lo incompleto del material sobre el que fue fundado.



Respecto de *Morenelaphus*, se amplió la diagnosis de *Morenelaphus lujanensis*, incorporando en ella rasgos observados en el cráneo y la dentición superior, caracteres no utilizados hasta el momento en las determinaciones específicas. Además, se establecieron nuevos atributos en las astas, tanto para esta especie como para *Morenelaphus brachyceros*. De igual modo, se propuso para *Morenelaphus lujanensis*, un plan de ramificación de estos apéndices óseos, teniendo en cuenta la edad estimada de los ejemplares, inferida a partir de aquellos materiales que conservaron el cráneo con la dentición superior. Se sugiere que el mismo patrón de desarrollo, está presente en *Morenelaphus brachyceros*.

El hallazgo de un ejemplar casi completo de *Hippocamelus sulcatus* en la provincia de Corrientes, proporcionó información más detallada acerca de esta especie extinta, ampliando su diagnosis, con la incorporación de caracteres del cráneo y postcráneo. Su estudio mostró, que presenta similitudes anatómicas con la especie actual *Hippocamelus antisensis*, lo que podría estar indicando estrechas relaciones filogenéticas entre ambas, hipótesis que aún no ha sido contrastada.

6.2. BIOESTRATIGRÁFICAS Y PALEOBIOGEOGRÁFICAS

La presencia de *Morenelaphus brachyceros* en sedimentos lujanenses de la provincia de Buenos Aires tiene importancia bioestratigráfica, ya que previamente la especie estaba restringida en esa provincia al Bonaerense (Pleistoceno medio).

Se descartó en la provincia de Corrientes, la presencia de *Blastocerus* en sedimentos lujanenses, ya que ese material corresponde a *Morenelaphus* sp.; el registro de *Blastocerus* en Argentina es Holoceno-Actual. En esa misma provincia, el material asignado a *Morenelaphus brachyceros*, fue atribuido a *Morenelaphus lujanensis*. Este último, constituye el primer registro de la especie para la provincia de Corrientes y el segundo en la región Mesopotámica, restringiéndose los demás, a la provincia de Buenos Aires.



La presencia de *Morenelaphus cf. lujanensis* en la provincia de Formosa, constituye la cita más septentrional para el género dentro del territorio argentino.

El género actual *Mazama*, se registra en la provincia de Corrientes en sedimentos lujanenses. Este hallazgo tiene importancia bioestratigráfica, porque corresponde al primero para el Pleistoceno de Argentina, ya que previamente se lo citó para el Holoceno-Actual.

La especie *Hippocamelus sulcatus*, se restringe estratigráficamente en la provincia de Buenos Aires al Bonaerense, ya que el material MACN 1119 de edad Lujanense, fue atribuido a *cf. Hippocamelus*. De esta manera, el hallazgo de los nuevos materiales de esta especie en la Formación Toropí de la provincia de Corrientes, representan el primer registro fehaciente para el Pleistoceno tardío en Argentina, extendiendo así su biocrón, y ampliando su distribución geográfica hacia el noreste, en la región Mesopotámica.

La nueva combinación taxonómica establecida para el género *Antifer*, *Antifer proximus*, se encuentra restringida a la provincia de Santa Fe y acotada estratigráficamente al Bonaerense, aunque estos sedimentos podrían ser más recientes.

Se extiende la distribución temporal y geográfica de la especie *Antifer ultra*, al Lujanense de la región Mesopotámica, a partir de los hallazgos en las provincias de Corrientes y Entre Ríos. La cita para la provincia de Formosa de *Antifer cf. ultra*, en sedimentos también lujanenses, indica la distribución más septentrional del género en la Argentina.

Los nuevos registros de *Antifer ensenadensis* en las provincias de Corrientes, Neuquén y Buenos Aires, permitieron extender su biocrón hasta el Lujanense, considerando que previamente se encontraba restringido al Ensenadense. De igual modo, las citas fuera de provincia de Buenos Aires, ampliaron la distribución geográfica del taxón, que por otro lado, constituye la especie con mayor distribución latitudinal en Argentina, ya que se la encuentra aproximadamente entre los 28° y 39° S. El registro en Neuquén, corresponde al



más austral, no sólo del género y la especie, sino también de la familia Cervidae durante el Pleistoceno. En la provincia de Corrientes, se registró la posible simpatria de dos especies de gran tamaño como *Antifer ultra* y *Antifer ensenadensis*. En este sentido, las condiciones ambientales de la región Mesopotámica durante el Lujanense, con predominio de climas más cálidos y húmedos que los de la región Pampeana, pueden haber facilitado -con la abundancia de recursos disponibles- la simpatria de ambos taxones.

No se han hallado nuevos materiales de la especie *Paraceros fragilis* y hasta el momento los restos atribuidos a ella, provienen del Bonaerense de la provincia de Buenos Aires. Ya fuera del territorio argentino, se la cita también en el sur de Uruguay (Formación Sopas; Pleistoceno tardío). Tal distribución geográfica en nuestro país, quizás responda a un sesgo en el registro paleontológico, dado por la falta de prospección en las áreas extraandinas o simplemente a que la especie tuvo una distribución restringida.

A partir de toda esta información, se observa un marcado sesgo de la distribución de la familia Cervidae hacia el sector este de la Argentina, con un solo registro hacia el sur-oeste, correspondiente al de *Antifer ensenadensis* para la provincia de Neuquén. La concentración del registro en los países limítrofes, demostraría que el ingreso de los cérvidos a la Argentina se llevó a cabo a través de Brasil, Paraguay y Uruguay. Esta inmigración, pudo suceder en varios momentos durante el Pleistoceno. De esta manera, es posible que *Antifer ensenadensis* y *Epieuryceros truncus* hayan ingresado en el Ensenadense; otras especies como *Paraceros fragilis*, *Hippocamelus sulcatus*, *Morenelaphus brachyceros*, *Antifer ultra* y *Morenelaphus lujanensis*, lo hayan hecho en el Bonaerense; mientras que las formas más reciente como *Mazama* sp., posiblemente arribaran durante el Lujanense, al igual que otros integrantes de las especies ya representadas en el Pleistoceno más temprano. El ingreso del género *Antifer* en Chile central, pudo producirse desde Argentina, a través de los pasos bajos de la Cordillera Andina, teniendo en cuenta el registro de *Antifer ensenadensis* a los 39° S, en la provincia de Neuquén.



De acuerdo a la información obtenida, los representantes de la familia Cervidae no son buenos indicadores biostratigráficos, ya que en general presentan biocrones amplios. Una excepción es *Paraceros fragilis*, especie que se encuentra restringida al Bonaerense.

6.3. PALEOAMBIENTALES

Desde un enfoque Paleoambiental, el conjunto de cérvidos presentes en las áreas extraandinas de Argentina, indican la presencia de ambientes abiertos de pastizales con la existencia de vegetación arbustiva dispersa, habida cuenta de que desde un punto de vista trófico, esta familia tiene una clara especialización de tipo ramoneador. Este tipo de ambiente, se desarrolló bajo la influencia de climas variables durante el Pleistoceno. Las condiciones climático-ambientales habrían sido más cálidas y húmedas en la región Mesopotámica, extendiéndose hacia el sur de Brasil, y sur y oeste de Uruguay. En la región Pampeana, Chaco, Formosa y Santa Fe, habría predominado un clima relativamente más árido y frío, condiciones que pudieron desarrollarse igualmente en Paraguay y sur de Bolivia. De esta manera, la vinculación de los representantes de la familia Cervidae con estos modelos climático-ambientales, demuestran la gran plasticidad del grupo para adaptarse a condiciones diferentes. Esta plasticidad, es marcadamente notoria en los géneros *Antifer* y *Morenelaphus* que constituyen los dos con mayor amplitud geográfica en Argentina.



- ACEÑOLAZA, F.G. 2007. Geología y Recurso Geológicos de la Mesopotamia Argentina. Serie de Correlación Geológica. 22:149 pp.
- ALBERDI, M. T. Y PRADO, J. L. 1992. El registro de *Hippidion* Owen 1896 y *Equus* (*Amerhipus*) Hoffetter 1950 (Mammalia, Perissodactyla) en Am.rica del Sur. *Ameghiniana* 29 (3):265-284.
- ALBERDI, M. T. Y PRADO, J. L. 1995. Los Équidos de América del Sur. En: Alberdi, M.T., Leone, G.; Tonni E.P (eds.). *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Monografías 12: 295 - 308. Madrid.
- ALCARAZ, M.A.; CARLINI, A.A. 2003. Los cérvidos (Mammalia, Artiodactyla) de las Formaciones Toropí y Yupoí (Pleistoceno medio-tardío) de la provincia de Corrientes, Argentina. *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes*. Versión on line sin paginación ([http//www.unne.edu.ar](http://www.unne.edu.ar)).
- ALCARAZ, M.A.; ZURITA, A.E. 2004. Nuevos registros de cérvidos poco conocidos: *Epieuryceros* cf. *proximus* Castellanos y *Antifer* sp. (Mammalia, Artiodactyla, Cervidae): *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*. Nueva Serie 6(1): 41-48.
- ALCARAZ, M.A; FERRERO, S.B.; NORIEGA J.I. 2005. Primer registro de *Antifer ultra* Ameghino 1889 (Artiodactyla: Cervidae) en el Pleistoceno de Entre Ríos. *Revista del Instituto Superior de Correlación Geología* (Misceláneas) 14: 65-70.



- ALTAMIRANO ENCISO, A.J. 1983. Guía osteológica de cérvidos andinos. Universidad Nacional Mayor San Marcos. Departamento académico de Ciencias Histórico-Sociales. Gabinete de arqueología colegio real. Serie Investigaciones N° 6. Lima, Perú: pp. 42.
- ÁLVAREZ, B. B. 1974. Los mamíferos fósiles del Cuaternario de Arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. *Ameghiniana* 11, (3): 295-311.
- AMEGHINO, F. 1881. Mamíferos fósiles del terreno pampeano. En: Masson-Igon Hermanos (Eds.): *La antigüedad del hombre en el Plata*. Buenos Aires-Paris: pp. 309.
- AMEGHINO, F. 1888. Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina. *Obras Completas* 5: 471-480.
- AMEGHINO, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 1-1027.
- AMEGHINO, F. 1894. Sur les ongulés fossiles de l' Argentine. Examen critique de l' ouvrage de M. R. Lydekker. Cervidae, en *Revista del jardín zoológico*. Tomo II, pp. 292-94 y 296. Buenos Aires.
- AMEGHINO, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica, in Segundo Censo de la República Argentina. 1: 111-225. Fig. 1 - 104. Buenos Aires.
- AMEGHINO, F. 1902. Nota sobre algunos mamíferos fósiles nuevos o poco conocidos del Valle de Tarija. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*. VIII, pp. 250.



- AMEGHINO, F. 1906. Les Formations sédimentaires du Crétacé Supérieur et du Tertiaire de Patagonie. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3 (8): 1-568.
- APARICIO, F. 1958. La Argentina. Suma de Geografía. Tomo I. Ed. Peuser. Buenos Aires.
- AZORIT, C.; MOHAMED; A.; CARRASCO, R.; CALVO, J.A.; y MUÑOZ-COBO, J. 2002a. Teeth eruption pattern in red deer (*Cervus elaphus hispanicus*) in southern Spain. *Anales de Biología* 24: 107-114.
- AZORIT, C.; MOHAMED, A.; CARRASCO, R.; CARRASCO, A. Y MUÑOZ-COBO, A. 2002b. Aostas, esqueleto y edad del ciervo (*Cervus elaphus hispanicus*) de Sierra Morena oriental: Estudio de correlación. *Anales de Biología* 24: 195-200.
- BAGNALASTA, M.B. 1980, Algunas consideraciones sobre la validez del género *Epieuryceros* Ameghino, 1889. *II Congreso Argentino Paleontología y I Congreso Latinoamericano Paleontología*. Buenos Aires. 1978. T. III (1980), 183-192.
- BIANCHINI J.J. Y DELUPI J.H. 1979. El estado sistemático de los ciervos Neotropicales de la tribu Odocoileinae Simpson 1945. *Physis*. V 38 (94) 83-89.
- BIANCHINI J.J. Y DELUPI J.H. 1993. Determinación de la edad en ciervos de las pampas (*Odocoileus bezoarticus*) mediante el estudio comparado del desarrollo y desgaste de los dientes. *Physis*. Secc. C, 48 (114-115): 27-40. 1990 (1993). Buenos Aires.



- BOMBÍN, M. 1976. Modelo Paleoecológico-evolutivo para o Neocuaternário da região da Campanha- Oeste do Rio Grande do Sul (Brasil). A Formação Touro Passo, seu conteúdo fossilífero e a pedogénesis pós-deposicional. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRGS*, 15: 1-90.
- BRANCO, W. 1883. Ueber eine fossile fauna von Punin bei Riobamba. *Palaeontol. Abhandl.*, Bd. I, H. 2, pp. 130, Taf. XVIII, fig. 1-5. Berlín.
- BRAVARD, A. 1857. Observaciones geológicas sobre diferentes terrenos de transporte, en la Hoya del Plata. Biblioteca del Diario la Prensa, Imprenta y Linotipia de J. Bernheim: pp. 1-80.
- BURMEISTER, G. 1864-1869. Fauna argentina: mamíferos fósiles en: *Anales del Museo Público de Buenos Aires*. Tomo I, pp. 234-235. Buenos Aires.
- CABRERA A. 1929. Sobre los ciervos fósiles sudamericanos llamados *Paraceros* y *Morenelaphus*. *Memorias de la real Sociedad Española de Historia Natural*. T. XV: 55 p. Madrid.
- CABRERA, A. y YEPES, J. 1960. Mamíferos Sudamericanos. Tomo II, 2º edición. Ed. Ediar. 160 pp.
- CABRERA, A. L. Y WILLINK, A. 1973. Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, 122 pp. Washington.
- CANEVARI, M. Y BALBOA, C.F.. 2003. 100 mamíferos argentinos. Ed. Albatros. Buenos Aires. 1-159 pp.



- CARETTE, E. 1922. Cérvidos actuales y fósiles de Sudamérica. Revisión de las formas extinguida pampeanas. *Revista del Museo de la Plata*. 26: 393-472.
- CARLINI, A.A., TONNI, E.P., 2000, Mamíferos Fósiles del Paraguay. Cooperación Técnica Paraguayo-Alemana. Proyecto Sistema Ambiental del Chaco-Proyecto Sistema Ambiental Región Oriental, 108 p. Buenos Aires.
- CARLINI, A.A.; ZURITA, A.E.; GASPARINI, G.M.; NORIEGA, J.I. 2004, Los mamíferos del Pleistoceno de la Mesopotamia argentina y su relación tanto con aquéllos del Centro Norte de la Argentina, Paraguay y Sur de Bolivia, como con los del Sur de Brasil y Oeste de Uruguay: Paleobiogeografía y Paleoambientes: *Revista del Instituto Superior de Correlación Geología (Misceláneas)* 12: 83-90.
- CASAMIQUELA, R. 1968. Catalogación crítica de algunos vertebrados fósiles chilenos. I. Los Ciervos. La presencia de *Antifer* (= *Blastocerus*?) en el Pleistoceno Superior. *Revista Universitaria* 53: 101-106.
- CASAMIQUELA, R. 1976. Los vertebrados fósiles de Tagua-Tagua, Chile. In *Congreso Geológico Chileno, No.1, Actas, C87-C102*. Santiago.
- CASAMIQUELA R. 1984. Critical catalogue of some Chilean fossil vertebrates. I. The Deers: Complementary considerations on *Antifer* (*Antifer niemeyeri* n.sp.), the Pleistocene Giant Deer. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*. 2: 41-50.
- CASAMIQUELA, R.; MONTANÉ, J.; SANTANA, R. 1967. Convivencia del hombre con el mastodonte en Chile central. *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 132: 1-6.



- CASTELLANOS, A. 1924. Ciervos vivientes y extinguidos de la República Argentina (Nota preliminar). *Revista de la Universidad de Córdoba* 11: 111-134.
- CASTELLANOS, A. 1944. Paleontología estratigráfica de los sedimentos neógenos de la provincia de Córdoba. Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la Facultad de Ciencias matemáticas, Físico-Química y Naturales aplicadas a la industria de la Universidad del Litoral. pp: 1-47.
- CASTELLANOS, A. 1945. Nota sobre algunas cornamentas de ciervos de los géneros *Epieuryceros*, *Antifer* y *Paraceros* y descripción de la de *Epieuryceros proximus* n. sp.. Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología de la facultad de Ciencias Físico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria de la Universidad Nacional del Litoral. T XXIV: 5-23. Santa Fe.
- CASTELLANOS, A. 1957. Nuevos géneros de Clamiterio y de Ciervo y una nueva especie de Plohophorus. Nota paleontológica. *Ameghiniana* T1, N° 3.
- CHEBEZ, J.C. 1996. Los que se van. Especies argentinas en peligro. Ed. Albatros. Buenos Aires. 604 pp.
- CHURCHER, C.S. 1966. Observaciones sobre el status taxonómico de *Epieuryceros* Ameghino, 1889 y sus especies *E. truncus* y *E. proximus*. *Ameghiniana* 10: 351 -362.
- CIONE, A. L. Y E. P. TONNI. 1995a. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico de la región Pampeana. En: Alberdi, M. T., G. Leone y E. P. Tonni, (eds.).



- Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental. *Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Monografías, 12: 47-74.*
- CIONE, A. L. y TONNI, E P. 1995b. Chronostratigraphy and Land-Mammal Ages in the Cenozoic of Southern South America: Principles, Practices, and the Uquian Problem. *Journal of Paleontology, Vol. 69, No. 1, p. 135-159.*
- CIONE, L.A. Y E. P. TONNI. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of upper-most Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. En: Rabassa, J. y M. Salemme, (eds.). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula, 12: 23- 52.*
- CIONE, L.A. Y E. P. TONNI. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South America and European vertebrate-bearing units. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana 40 (2): 167-173.*
- CIONE, A.L., TONNI, E.P., 2005, Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico Superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina (trabajo completo) en *XVI Congreso Geológico Argentino, La Plata, Argentina, Relatorio, 183-200.*
- COOK, K.H. y VIZY, E.K. 2006. Delayed onset of the South American summer monsoon during the Last Glacial Maximum. *PAGES News, pp 17-18.*
- COX, C.B Y MOORE, P.D. 2000. Biogeography. An ecological and evolutionary approach. Sexta edición. Blackwell Ltd.



- CRISCI J. V.; L. KATINAS Y P. POSADAS. 2000. Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica. Sociedad Argentina de Botánica. Buenos Aires 169 pp.
- CROIZAT, L. 1981. Biogeography: past, present and future. En: Vicariance biogeography: a critique, G. Nelson y D. E. Rosen (eds.) Columbia University Press, New York.: 501-523.
- DELLAFIORE, C.M. y MACEIRA, N.O. (Ed.). 2001. Los ciervos autóctonos de Argentina y la acción del hombre. Ed. GAC, Buenos Aires. 95 pp.
- DESCHAMPS, C. M. Y TONNI, E. P. 1992. Los vertebrados del Pleistoceno tardío del arroyo Napostá Grande, provincia de Buenos Aires. Aspectos paleoambientales. *Ameghiniana* 29 (3): 201-210.
- FERRERO, B.S. 2009. Mamíferos del Cuaternario de la provincia de Entre Ríos, Argentina: Diversidad y evolución. Aspectos bioestratigráficos y paleozoogeográficos de una fauna particular. *Tesis Doctoral* (Inédita). Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.
- FERRERO, B.S., BRANDONI, D., NORIEGA, J.I., CARLINI, A.A., 2007. Mamíferos de la Formación El Palmar (Pleistoceno tardío) de la provincia de Entre Ríos, Argentina: *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 9(2): 109-117.
- FIDALGO, F. y E.P. TONNI. 1983. Geología y Paleontología de los sedimentos encauzados del Pleistoceno tardío y Holoceno en Punta Hermengo y Arroyo Las Brusquitas (Partido de General Alvarado y General Pueyrredón, Prov. de Buenos Aires). *Ameghiniana*, 20(3-4): 281-296.



- FRENGUELLI, J. 1928. Sobre un perfil geológico del río Carcarañá. Publicaciones de la Facultad de Ciencias de la Educación. Universidad Nacional del Litoral. Sección de Historia y Geografía N° 11. Tomo III: 101-130.
- GARRIDO, A.C. y ÁLVAREZ, D. 2004. Primer registro de Equidae para el Cuaternario de nordpatagonia. *Ameghiniana* (Suplemento), 41 (4): 47R.
- GENTILI, C. Y RIMOLDI, H. 1979. "Mesopotamia" en J. Turner (ed.): Geología Regional Argentina, II. Simposio Geología Regional Argentina, Vol. I. Córdoba. pp. 185-223.
- GERVAIS, H. y AMEGHINO, F. 1880. Los mamíferos fósiles de la América del Sud. Sabih e Igon. París - Buenos Aires. 225 pp.
- GOSS, R.J., 1969. Horns and antlers. En: Principles of Regeneration. Goss R.J., ed. New York, Academic Press, pp 223-255.
- GUÉRIN, C. Y FAURE, M. 2009. Les Cervidae (Mammalia, Artiodactyla) du Pléistocène supérieur - Holocène ancien de la région du Parc Nacional Serra da capibara (Piauí, brasil). Elsevier. *Geobios*. 42: 169-195.
- GUNNELL, G.F. Y FORAL, A. 1994. New species of *Bretzia* (Cervidae, Artiodactyla) from the latest Pleistocene or earliest Holocene of Nebraska and south Dakota. *Journal of Mammalogy*. 75 (2): 378-381.
- HERSHKOVITZ, P. 1982. Neotropical deer (Cervidae) Part I. *Pudus*, genus *Pudus* Gray. *Fieldiana Zoology*. Publisher by Field Museum of Natural History. New Series, N° 11. 86 pp.



-
- HERBST, R. Y SANTA CRUZ, J. N. 1985. Mapa litoestratigráfico de la provincia de Corrientes. *D'Orbignyana* 2: 1-69.
- HOFFSTETTER, R. 1952. Les Mammifères pleistocènes de la République del Equateur. *Memories de la Societe Geologique de France*, n.s. 66: 1-391. París.
- HOFFSTETTER, R. 1963. La faune Pléistocène de Tarija (Bolivie). Note préliminaire. *Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle*. 2^o serie. Tomo 35, N^o 2. pp. 194-203.
- HOFFSTETTER, R. 1968. Ñuapua, Un Gisement de Vertébrés Pléistocènes dans le Chaco Bolivien. *Bulletin Du Museum National D'Histoire Naturelle*. 2^o Serie. Tomo 40. N^o 4, pp: 823 - 836.
- HOFFSTETTER, R. 1978. Une faune de Mammifères pléistocènes au Paraguay. *Comptes Rendus Sommaires des Sciences de la Societé Géologique de France*, Vol. 1. pp: 32-33.
- HULBERT, C.H. 2001. Mammalia, Artiodactyls. En: Richard Hulbert, Jr. (ed.). *The fósil vertebrates of Florida*. *University Press of Florida*. 349 pp.
- INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE. 1999. International Code of Zoological Nomenclature adopted by the XX General Assembly of the International Union of Biological Sciences. 1-306. *Internacional Trust for Zoological Nomenclature*, London.
- IRIONDO, M.H. 1980. El Cuaternario de Entre Ríos. *Rev. Asoc. Cient. Nat. Lit.*, 11: 125-141. Santo Tomé.



-
- IRIONDO, M.H. 1984. The Quaternary of North-eastern Argentina: Quaternary of South America and Antarctic Peninsula 2, 51-79.
- IRIONDO, M.H. 1987. Geomorfología y cuaternario de la Provincia de Santa Fe (Argentina): *D'Orbignyana*. Corrientes. 4: 1-54.
- IRIONDO, M.H. 1990. Map of the South American Plains. Its presents state. En: Rabassa, J. (ed.): Quaternary of the South America and Antarctic Peninsula. 6: 297-308.
- IRIONDO, M.H. 1992. Geomorphological map of South American Plains, Wall map scale 1: 5000000. Grant 4127/88 National Geogrphic Society and PID 95100/88. CONICET.
- IRIONDO, M.H. 1993. Geomorphology and late Quaternary of the Chaco (South America): *Geomorphology*, 7, 289-303.
- IRIONDO, M.H. 1998 Loess in Argentina: Temperate and Tropical. Excursión Guide N.º3. Province of Entre Ríos. Internacional Union for Quaternary Reserch. Internacional Join Field Meeting 1-12pp.
- IRIONDO, M.H. 1999a. El Cuaternario del Chaco y Litoral. En: R. Caminos, (ed.) *Geología Argentina*. Servicio Geológico Minero Argentino. Instituto de Geología y Recursos Minerales, *Anales* 29: 696-699.
- IRIONDO, M. 1999b. Climatic changes in the South American plains: Records of a continent-scale oscillation. *Quaternary International*, 57/58: 93-112.



- IRIONDO, M.H. 2007. El Chaco Santafesino – Neógeno y Geomorfología: Museo Provincial de Ciencias Naturales Florentino Ameghino, Comunicación, 13, 1-38.
- IRIONDO, M.H. y GARCÍA, O. 1993. Climatic variation in the Argentine plains during the last 18.000 years. *Palaentology, Palaeoclimatology, Palaeocology*. (101): 209-220.
- IRIONDO, M.H. y KRÖHLING D.M. 1995. El Sistema Eólico Pampeano. Comunicación del Museo Provincial de Ciencias Naturales de Santa Fe “Florentino Ameghino”. Subsecretaría de cultura. Provincia de Santa Fe. pp: 1-68.
- IRIONDO, M.H. y KRÖHLING D.M. 2003. A neoformed kaolinitic mineral in the upper Pleistocene of northeastern Argentina. En: Domínguez E.A, Mas G. y Cravero F, A clay Odyssey (eds.): 109-116.
- IRIONDO, M. y PAIRA, A. 2007. Physical Geography of the basin. En: The Middle Parana River, Limnology of a Subtropical River (Iriondo, Paggi y Parma, eds.) pp. 7-32. Springer Verlag. Berlin.
- IRIONDO, M.H. y KRÖHLING D.M. 2008. Cambios ambientales en la cuenca del río Uruguay desde dos millones de años hasta el presente. Universidad Nacional del Litoral. Santa Fe. Argentina.
- IUGS 2007. Request for IUGS Ratification to Establish the Quaternary as a System/Period of the Cenozoic and revise the associated base of the Pleistocene Series. <http://www.iugs.org/>.



- KOWALD, S. 1988. Estudio de la taruca (*Hippocamelus antisensis*) en Chile. Proyecto CONAF/PNUD/FAOCHI/831017. Universidad Antonio Pratt. Iquique.
- KRAGLIEVICH, J. L. 1932. Contribución al conocimiento de los ciervos fósiles del Uruguay. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo* 2(3): 355-438.
- KRÖHLING, D.M. 1998a. Geomorfología y Geología del Cuaternario de la cuenca del río Carcaraña, desde la confluencia de los ríos Tercero y Cuarto, provincias de Santa Fe y Córdoba. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. *Tesis Doctoral (Inédita)*. pp: 224.
- KRÖHLING, D.M. 1998b. Excursión Guide N°2: North Pampa (Carcaraña river basin, Santa Fe province). *Int. Joint Field Meeting "Loess in Argentina: Temperate and Tropical" (INQUA, PASH, CLIP, UNER)*. pp: 33.
- KRÖHLING, D.M. 1999. Sedimentary maps of loessic units outcropping in North Pampa, Argentina. En: (Ed.) M. Iriondo, South American Loess and related topics. *Quaternary International* 62:49-55.
- KRÖHLING, D.M., Y ORFEO, O. 2002. Sedimentología de unidades loésicas (Pleistoceno tardío-Holoceno) del centro sur de Santa Fe. *Revista de la Asociación Argentina de Sedimentología* 9:135-154.
- LABARCA, R.E. y ALCARAZ, M.A. El registro de *Antifer ultra* Ameghino, 1889 y la validez de *A. niemeyeri* Casamiquela, 1984 (Artiodactyla: Cervidae) en el Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano) de Chile central. *Andean Geology* (en prensa).



- LARA, L.; WALL, R.; STOCKL, D. 2008. La ignimbrita Pudahuel (Asociación Piroclástica Pumícea) y la caldera El Diamante (33°S): Nuevas edades U-TH-HE. In Congreso Geológico Argentino, No. 17, Actas 1: 1365. Jujuy.
- L'HEUREUX, L.G. 2006. "El Estudio Arqueológico del Proceso Coevolutivo entre las Poblaciones Humanas y las Poblaciones de Guanaco en Patagonia Meridional y Norte de Tierra del Fuego". Tesis doctoral inédita. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. La Plata.
- LOPONTE, D.M. 2005. Atlas osteológico de *Blastocerus dichotomus* (ciervo de los pantanos). Ed. Los Argonautas. Buenos Aires.
- LÓPEZ, R.; SERRET, A.; FAUNDEZ, R. y PALE, G. 1999. Estado del conocimiento actual de la distribución del huemul (*Hippocamelus bisulcus*, Cervidae) en Argentina y Chile. FVSA, WWF, CODEFE. Argentina/Chile. 32 pp.
- LUND, 1842. Meddelelse af det udbytte de i 1844 undersøgte knoglehnter have afgivet til kundskaben om Brasiliens dyreverden för sidste jordomvælltning. Vid selk. Naturvidog mathem. Afh., XII, Lagoa Santa. pp: 86-89.
- LYDEKKER, R. 1885-1887. Catalogue of the fósil mammalia in the British Museum, Pt. II y V, suplement. pp: 78-139 y 329. London.
- LYDEKKER, R., 1893. Estudios sobre los Ungulados extinguidos de la Argentina. Paleontología Argentina. *Anales del Museo de La Plata*. 2: 1-91.
- LYDEKKER, R., 1915. *Catalogue of the Ungulate mammals in the Britihsh Museum* (Natural History) Vol IV. Artiodactyla, families Cervidae (deer),



Tragulidae (chevrotains), Camelidae (camels and llamas), Suidae (pigs and peccaries), and Hippopotamidae (hippopotamuses). *Rustees of the British Museum*: 438 p. Londres.

MARES, M.A.; OJEDA, R.A. y BARQUEZ, R. M. 1989. *Guide of Mammals of Salta province, Argentina*. University of Oklahoma. Museum of Natural History. 303 pp.

MARIEZKURRENA, K. 1983. Contribución al conocimiento del desarrollo de la dentición y el esqueleto postcraneal de *Cervus elaphus*. *MUNIBE* (35): 149-202. San Sebastián. Sociedad de Ciencias Aranzadi.

MARSHALL, L. G.; BERTA, A.; HOFFSTETTER, R.; PASCUAL, R.; REIG, O. A., BOMBIN, M.; y MONES, A. 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing quaternary of South America. *Palaeovertebrata, Montpellier, Mémorial Extraordinaire*, pp. 1-76.

MC KENNA, M. C. Y BELL. S. K. 1997. Classification of mammals. Above the species level. *Columbia University Press, New York*. 1-631 pp.

MENEGAZ, A.N.; ORTIZ-JAUREGUIZAR, E. 1995. Los Artiodáctilos. En: Alberdi, M.T., Leone, G.; Tonni E.P (eds.). *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Monografías 12: 311-337. Madrid.



- MENEGAZ, A.N. 2000. Los Camélidos y Cérvidos del Cuaternario del Sector Bonaerense de la Región Pampeana (Inédito). *Tesis Doctoral*. Universidad Nacional de La Plata, Argentina, 240 p.
- MIX, A.C., BARD, E., SCHNEIDER, R., 2001, Environmental process of the ice age land, oceans, glaciers (EPILOG): *Quaternary Scienc Review*, 20, 627-657.
- MONTANÉ, J. 1968. Paleo-Indian Remains from Laguna de Tagua Tagua, Central Chile. *Science* 161: 1137-1138.
- MORALES, J. y SORIA, D. 1995. Artiodáctilos. Capítulo 11. En: *Paleontología 3*, Vol. 2. Mamíferos (2º parte). Ed: Bermudo Melendez. Madrid, España. pp. 27 - 90.
- MORENO, F.P. 1888. Informe preliminar de los progresos del Museo de La Plata durante el primer semestre de 1888. *Boletín del Museo de La Plata* (prov. de Buenos Aires). Pp: 13 y 19. Buenos Aires.
- NABEL, P.; CAMILIÓN, M.; MACHADO, G.; SPIEGELMAN, A.; MORMENEO, L. 1993. Magneto y litoestratigrafía de los sedimentos pampeanos en los alrededores de la ciudad de Baradero, Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, No. 48, p. 193-206
- NORIEGA, J.I., CARLINI, A.A. Y TONNI, E.P. 2004. Vertebrados del Pleistoceno tardío de la cuenca del Arroyo Ensenada (Departamento Diamante, Provincia de Entre Ríos). *Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica, Miscelánea* 12:71-77.



- NOWAK, R. M. 1999. *Walker's book of mammals*, vol. II. Johns Hopkins University Press, London. 1936 pp.
- NÚÑEZ, L.; VARELA, J.; CASAMIQUELA, R. 1983. Ocupación paleoindia en Quereo: reconstrucción multidisciplinaria en el territorio semiárido de Chile (IV Región). Imprenta Universitaria. Universidad del Norte: 130 p. Antofagasta.
- OLIVEIRA, E.V. 1992. Mamíferos fósseis do Cuaternario do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Curso de pós-graduação em Geociências. Brasil.
- PASCUAL, R., ORTEGA HINOJOSA, E.J., GONDAR, D., TONNI, E.P. 1966. *Paleontografía Bonaerense*. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, Fascículo IV, Vertebrata, 1- 202.
- PAULA COUTO, C. 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciencias. Río de Janeiro, Brasil.
- POCOCK, R.I. 1912. On the antler growth of the Cervidae, with special referente to *Elaphus* and *Odocoileus* (*Dorcelaphus*). Proceed zool. Soc. Of London. pp. 193-303. Obras completas, II. Art. LXXXIX, 5-204. Londres.
- POVILITIS, A. 2002. El estado actual del huemul (*Hippocamelus bisulcus*) en Chile central. *Gayana* 66(1): 59-68.
- PRADO, J.L.; MENEGAZ, A.N.; TONNI, E.P.; SALEMME, M.C. 1987. Los mamíferos de la fauna local Paso Otero (Pleistoceno tardío), Provincia de



- Buenos Aires. Aspectos Paleoambientales y Bioestratigráficos. Ameghiniana, Vol. 24, Nos. 3-4, p. 217-233.
- PUTMAN, R. 1988. The Natural History of Deer. Ed. Christopher Helm. London.
- RABASSA, J. CORONATO, A.M. y SALEMME, M. 2005. Chronology of the Late Cenozoic Patagonian glaciations and their correlation with biostratigraphic units of the Pampean region (Argentina). Elsevier. *Journal of South American Earth Sciences*. 20: 81-103.
- RINGUELET, R. A. 1961. Rasgos fundamentales de la Zoogeografía de la Argentina. *Physis* 22 (63): 151-170.
- ROTH, S. 1904. Noticias preliminares sobre nuevos mamíferos fósiles del Cretáceo superior y terciario inferior de la Patagonia. (Apéndice). *Revista del Museo de La Plata*. Tomo XI. Pp: 158.
- SANTIAGO-MORENO, J.; GONZÁLEZ-BULNES, A.; GÓMEZ-BRUNET, A.; LÓPEZ-SEBASTIÁN, A. 2001. Influencia medioambiental (fotoperíodo, nutrición) y control endocrino del desarrollo del cuerno/a en rumiantes de interés cinegético (Revisión). *Invest. Agr.: Prod. Sanid. Anim.* Vol. 16 (1). Madrid, España.
- SAVAGE, D. E. Y RUSSELL, D. E. 1983. Mammalian paleofaunas of the World. *Addison-Wesley Publishing Company, Massachusetts*.
- SCILLATO-YANÉ, G.J., TONNI, E.P., CARLINI, A.A., NORIEGA J.I., 1998, Nuevos Hallazgos de Mamíferos del Cuaternario en el Arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. Aspectos Bioestratigráficos, Paleoambientales y



- Paleozoogeograficos. 6° Congreso Latinoamericano de Geología y 10° Congreso Nacional de Geología Económica, Actas 1: 263-268.
- SCHERER, C.S., PITANA, V.G. y RIBEIRO, A.M. 2007. Novas considerações sobre os Cervidae (Mammalia, Artiodactyla) no Quaternário do Rio Grande do Sul, Brasil. In: *XXIII Jornadas argentinas de paleontología de vertebrados*, 23, Trelew. Libro de Resúmenes, pp. 32.
- SERRET A. 1992. Distribución actual del huemul (*Hippocamelus bisulcus*) en la República Argentina - Fundación Vida Silvestre Argentina - Boletín Técnico N° 1, Buenos Aires. 16 pp.
- SIMPSON, G. G. 1945. The Principles of Classification and a Classification of Mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: XVI + 350 pp. New York.
- STEHLI, F. G. Y WEBB, S. D. 1985. The great american biotic interchange. Plenum Press, N. York and London.
- SOIBELZON, E., TONNI, E. P. Y BIDEGAIN, J. C. 2008. Cronología, magnetoestratigrafía y caracterización bioestratigráfica del Ensenadense (Pleistoceno inferior-medio) en la ciudad de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*. 63 (3): 421 - 429.
- SOUZA CUNHA, F.L. Y MAGALHÃES R.M.M. 1981. Cervídeos pleistocénicos de Santa Vitoria do Palmar, Rio Grande do Sul, Brasil. 2° Congreso Latino-Americano Paleontología (Porto Alegre), Anais II: 795-803.



- TARIFA, T. 1996. Sección mamíferos. En Ergueta P. y C. de Morales (Eds.). Libro rojo de los vertebrados de Bolivia. Centro de datos para la conservación. La Paz, Bolivia. pp 165-294.
- TAVERA, J. 1978. Noticia sobre el hallazgo de material de cornamenta de cérvido en depósito cuaternario (Pleistoceno) de Pudahuel. Comunicaciones Departamento de Geología Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas Universidad de Chile 23: 26-29.
- THOMPSON, L.G. 2000. Ice core evidence for climate change in the Tropics: Implications for our future. *Quat Sci Rev* 19:19-35.
- TOMIATI C. y ABBAZZI L. 2002. Deer fauna from Pleistocene and Holocene localities of Ecuador (South America). Elsevier. *Geobios* 35: 631-645.
- TONNI, E.P. 2007. Mamíferos del Cuaternario de la región Pampeana. Workshop de Quaternário Do RS "Integrando conocimientos". Libro de Resúmenes. Canoas, Brasil, p. 48-50.
- TONNI, E.P.; FIDALGO, F. 1979. Consideraciones sobre los cambios climáticos durante el Pleistoceno tardío-Reciente en la Provincia de Buenos Aires. Aspectos Ecológicos y Zoogeográficos Relacionados. *Ameghiniana*, Vol. 15, Nos. 1-2, p. 235-253.
- TONNI, E.P.; FIDALGO, F. 1982. Geología y Paleontología de los sedimentos del Pleistoceno en el Área de Punta Hermengo (Miramar, Prov. de Buenos Aires, República Argentina): Aspectos Paleoclimáticos. *Ameghiniana*, Vol. 19, Nos. 1-2, p. 79-108.



- TONNI, E.P.; PRADO, J.L.; MENEGAZ, A.N.; SALEMME, M.C.1985. La Unidad Mamífero (Fauna) Lujanense. Proyección de la Estratigrafía mamaliana al Cuaternario de la región pampeana. *Ameghiniana*, Vol. 22, Nos. 3-4, p. 255-261.
- TONNI, E.P.; CARLINI, A.A.; ZURITA, A.; FRECHEN, M.; GASPARINI, G.; BUDZIAK, D.; KRUCK, W. 2005. Cronología y Bioestratigrafía de las unidades del Pleistoceno aflorantes en el arroyo Toropí, provincia de Corrientes, Argentina. In *Congreso Latino-Americano de Paleontología*, No. 4, Resúmenes. Rio de Janeiro.
- UBILLA, M. 1996. Paleozoología del Cuaternario continental de la cuenca norte del Uruguay: biogeografía, cronología y aspectos climáticos-ambientales. *Tesis doctoral*. Univ. Rep. de Montevideo. PEDECIBA: 1-132. Uruguay.
- UBILLA, M. y PEREA, D. 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: A biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. . En: Rabassa, J. y M. Salemme, (eds.), *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 75-90.
- VAUGHAN, T.A. 1986. Mamíferos. Ed. Interamericana-McGraw-Hill, México. Capítulo 13: orden Artiodactyla, pp: 202-219.
- VERZI D.H., DESCHAMPS C.M., TONNI E. P. 2004. Biostratigraphic and palaeoclimatic meaning of the Middle Pleistocene South American rodent *Ctenomys kraglievichi* (Caviomorpha, Octodontidae). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. Elsevier, 212. 315- 329.
- VON DEN DRIESCH, A. 1976. Guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. *Peabody Museum Bulletin* 1. Peabody Museum



- of Archaeology and Ethnology, Harvard University Press, Cambridge Mass.
- WOLF, T.H. 1875. knochenschlucht von Punin bei Riobamba, in Nenes Jahrbuch für Min. Geol. u. Palaeontologie. Pág. 155. 1880 (citado por Braco).
- ZURITA, A.E. Y LUTZ, A.E. 2002. La Fauna Pleistocena de la Formación Toropí en la Provincia de Corrientes (Argentina). *Mastozoología Neotropical* 9 (1): 47-56.
- ZURITA, A. E., CARLINI, A. A., SCILLATO-YANÉ, G. J., PARENT, H., NIETO, M.C. y FRANCO, D.C. 2002. Un nuevo yacimiento de mamíferos pleistocenos en el arroyo el Tapialito, Reconquista, provincia de Santa Fe. Consideraciones bioestratigráficas y paleoambientales. 8º Congreso de Paleontología y Bioestratigrafía. Resúmenes: 57.
- ZURITA, A. E., CARLINI, A. A., SCILLATO-YANÉ, G. J. Y TONNI, E. P. 2004 (a). Mamíferos extintos del Cuaternario de la provincia del Chaco (Argentina) y su relación con aquellos del este de la región pampeana y de Chile. *Revista Geológica de Chile*. 31 (1): 65-89.
- ZURITA, A. E., GASPARINI, G. M., SOIBELZON, E., ALCARAZ, M. A. Y MIÑO-BOILINI, ANGEL R. 2007. "Mamíferos Pleistocenos del Oeste de la Región Pampeana". *Revista Española de Paleontología*. 22 (1), pp: 77-87.
- ZURITA, A.E.; MIÑO-BOILINI, A.R.; CARLINI, A.A.; IRIONDO, M.H. Y ALCARAZ, M.A. 2009. Paleontología del Chaco Oriental. Una nueva localidad con mamíferos fósiles pleistocenos en el río Bermejo (Formosa,



Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, v. 26, núm. 2, 2009, p. 277-288.

FIGURAS

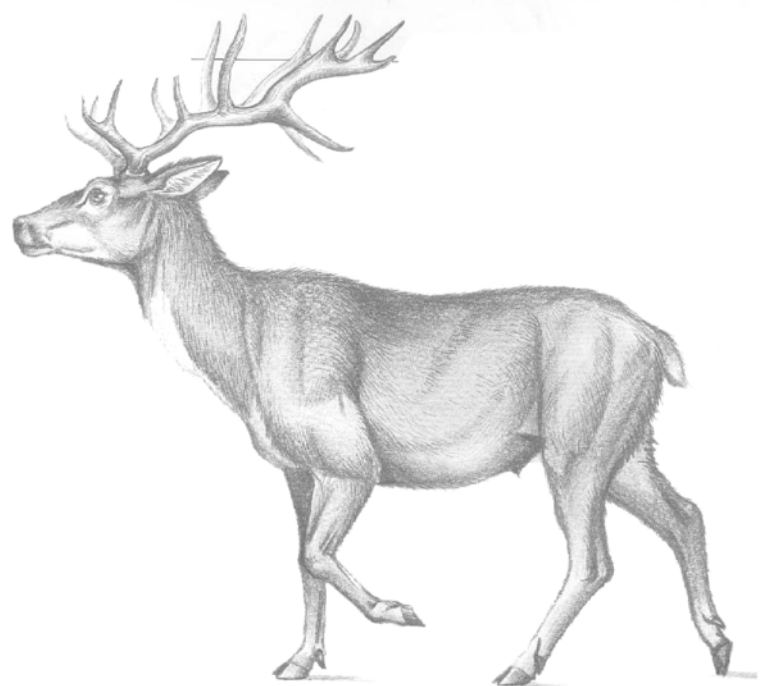
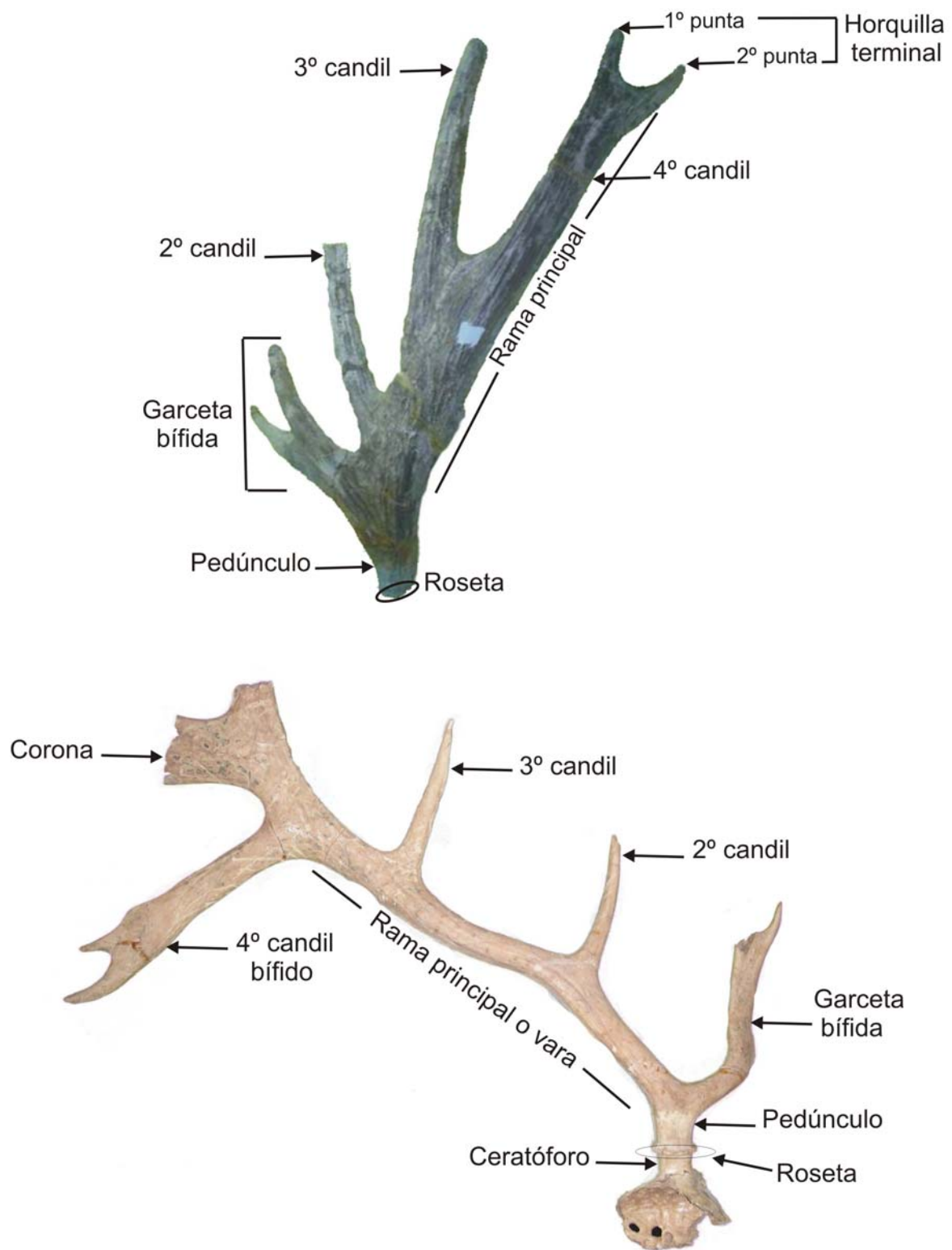
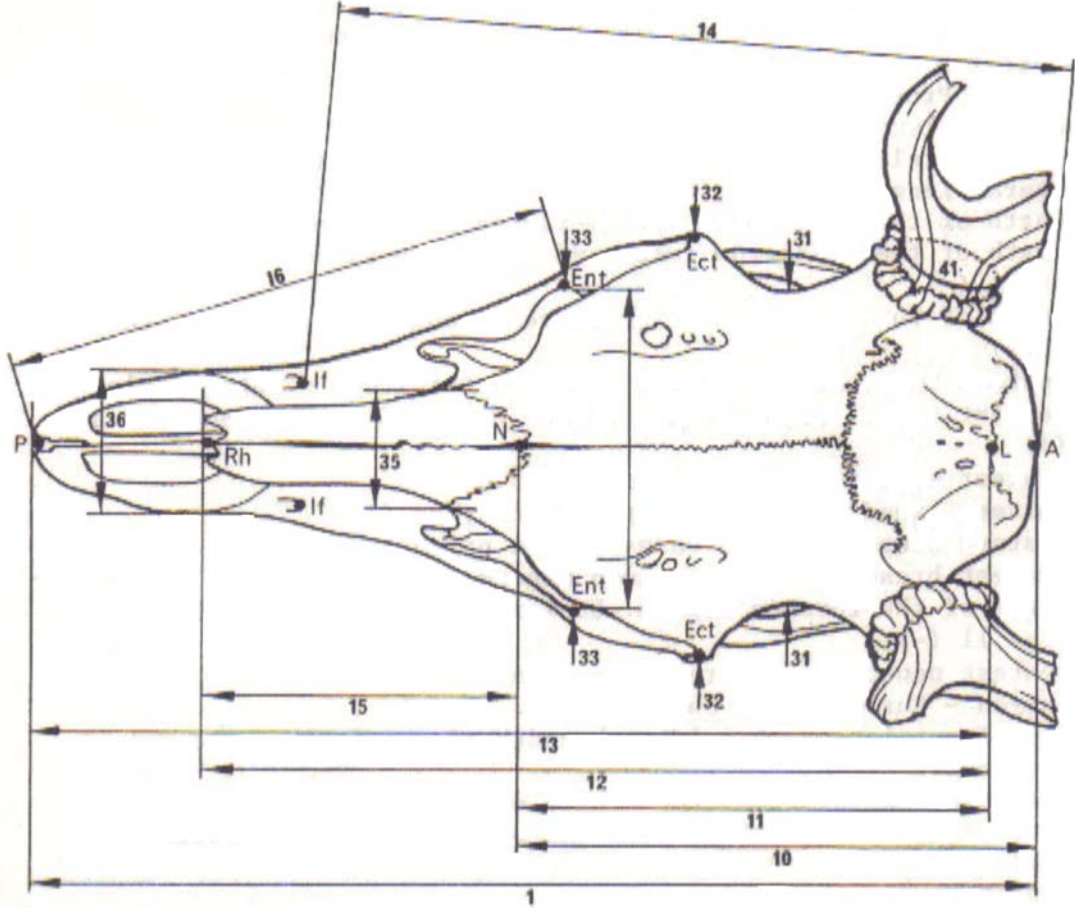


Figura 1



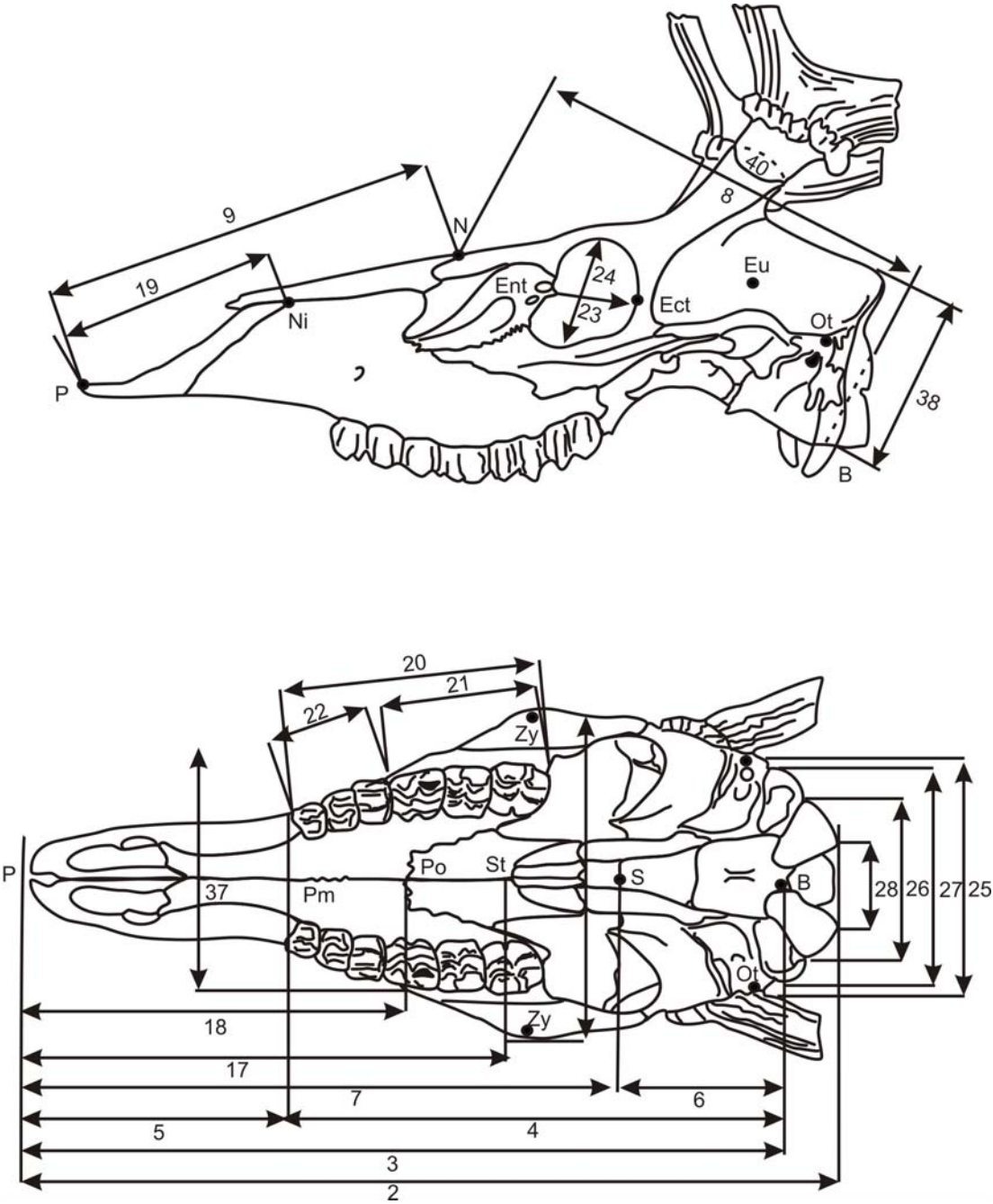
Caracteres considerados en las astas. A) *Antifer ultra*; B) *Morenelaphus brachyceros*.

Figura 2



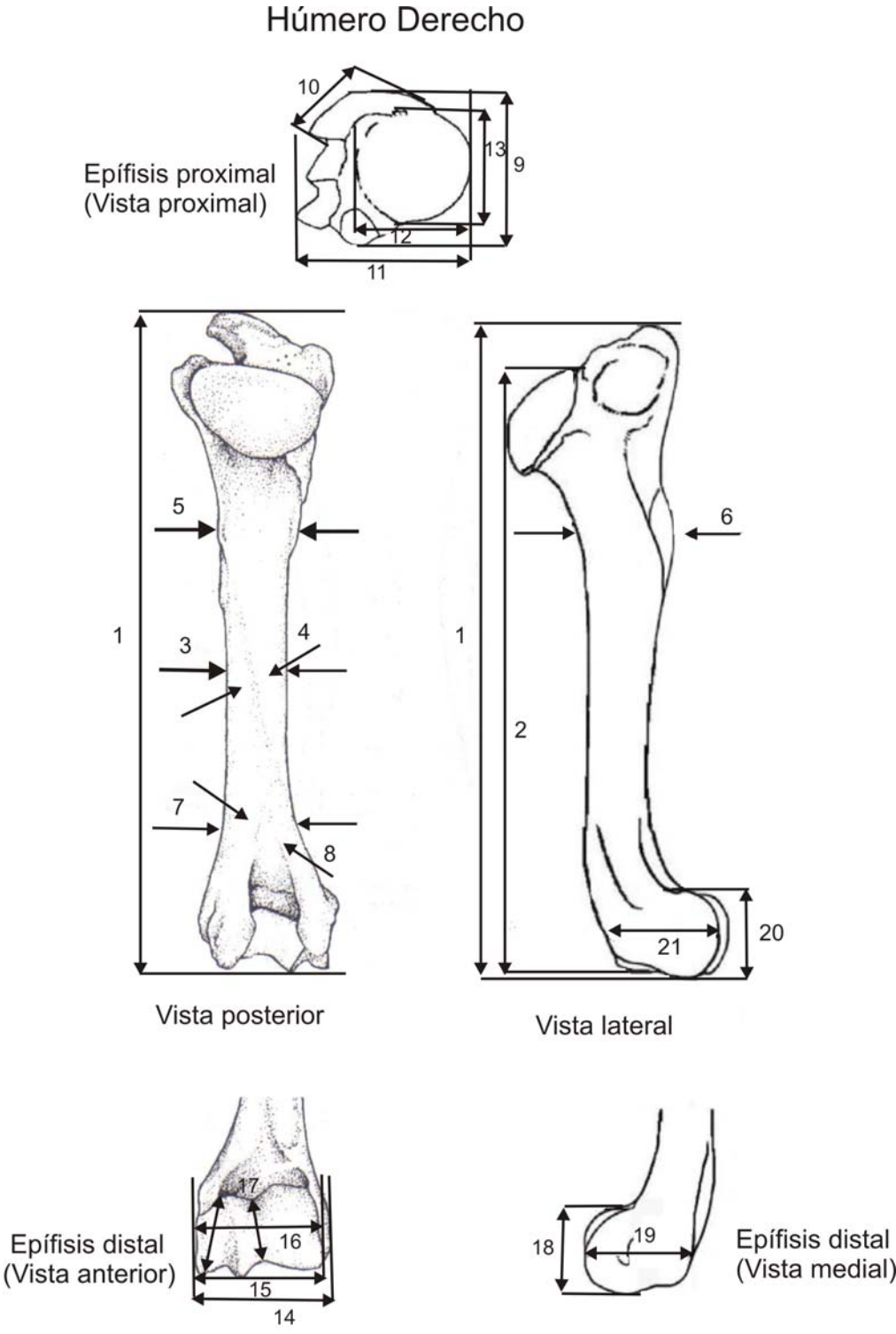
Variáveis osteométricas tomadas em el cráneo. Vista frontal. Extraído de Von Den Driesch (1976).

Figura 3



Variabes osteométricas tomadas en el cráneo. Vista lateral y palatal. Extraído de Von Den Driesch (1976).

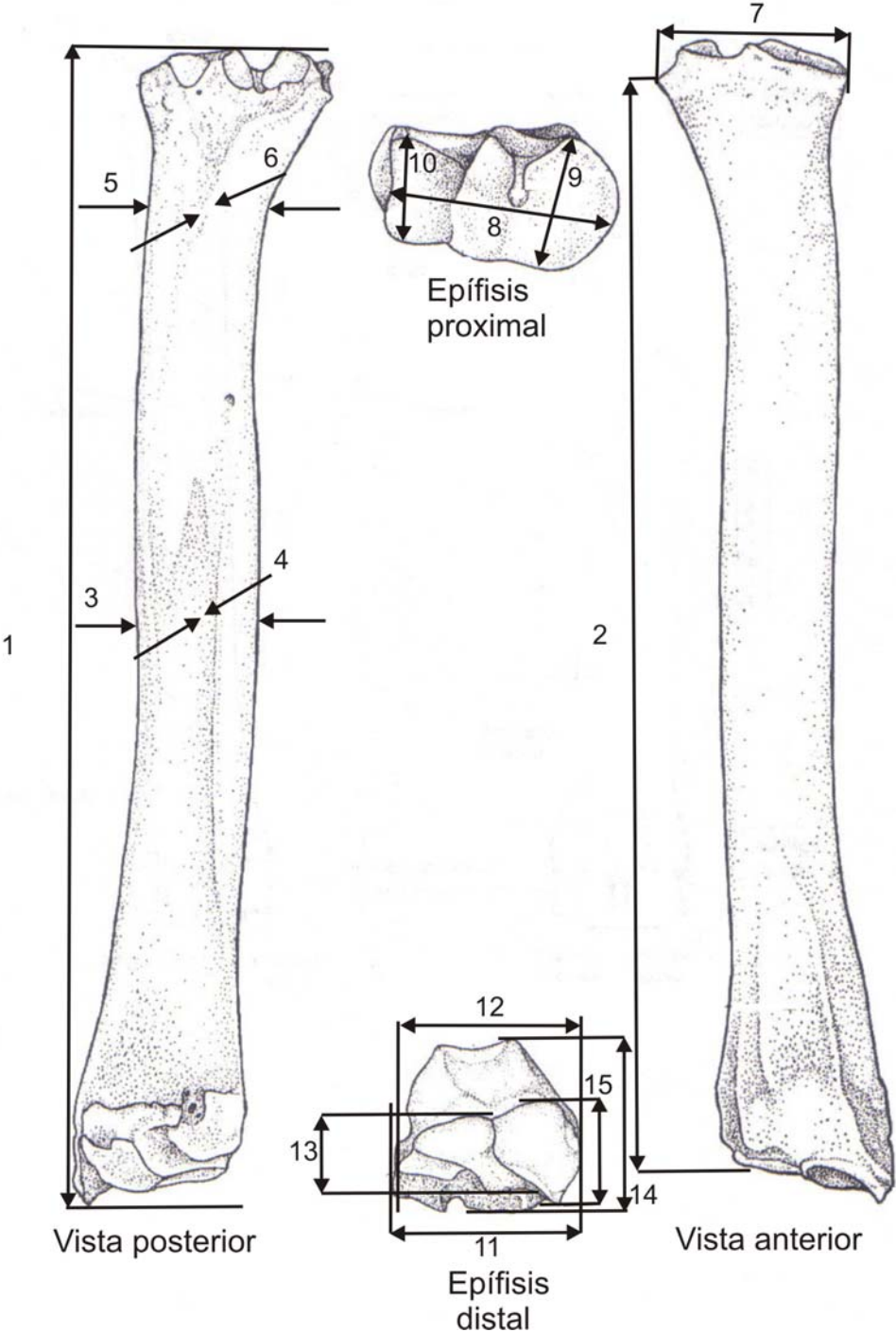
Figura 4



Variáveis osteométricas tomadas em el húmero. Dibujos extraídos de Loponte (2005).

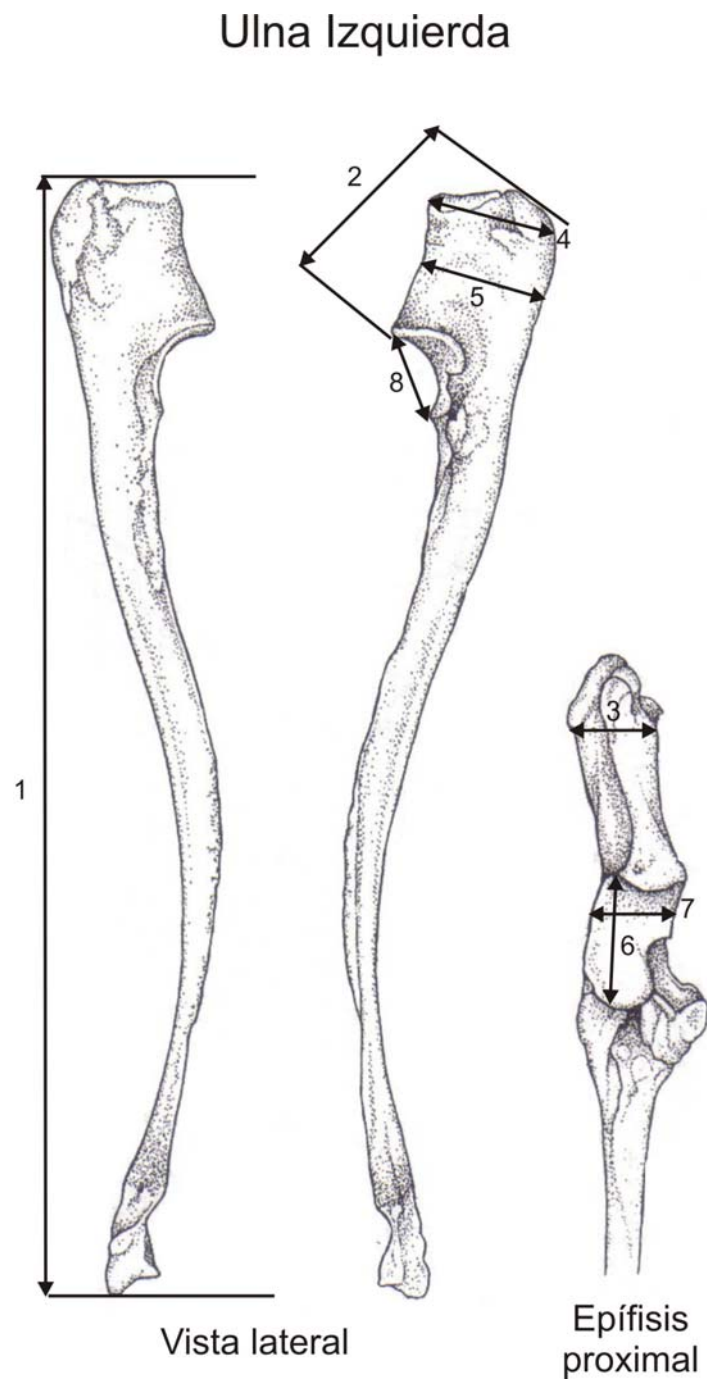
Figura 5

Radio Derecho



Variables osteométricas tomadas en el radio. Dibujos extraídos de Loponte (2005).

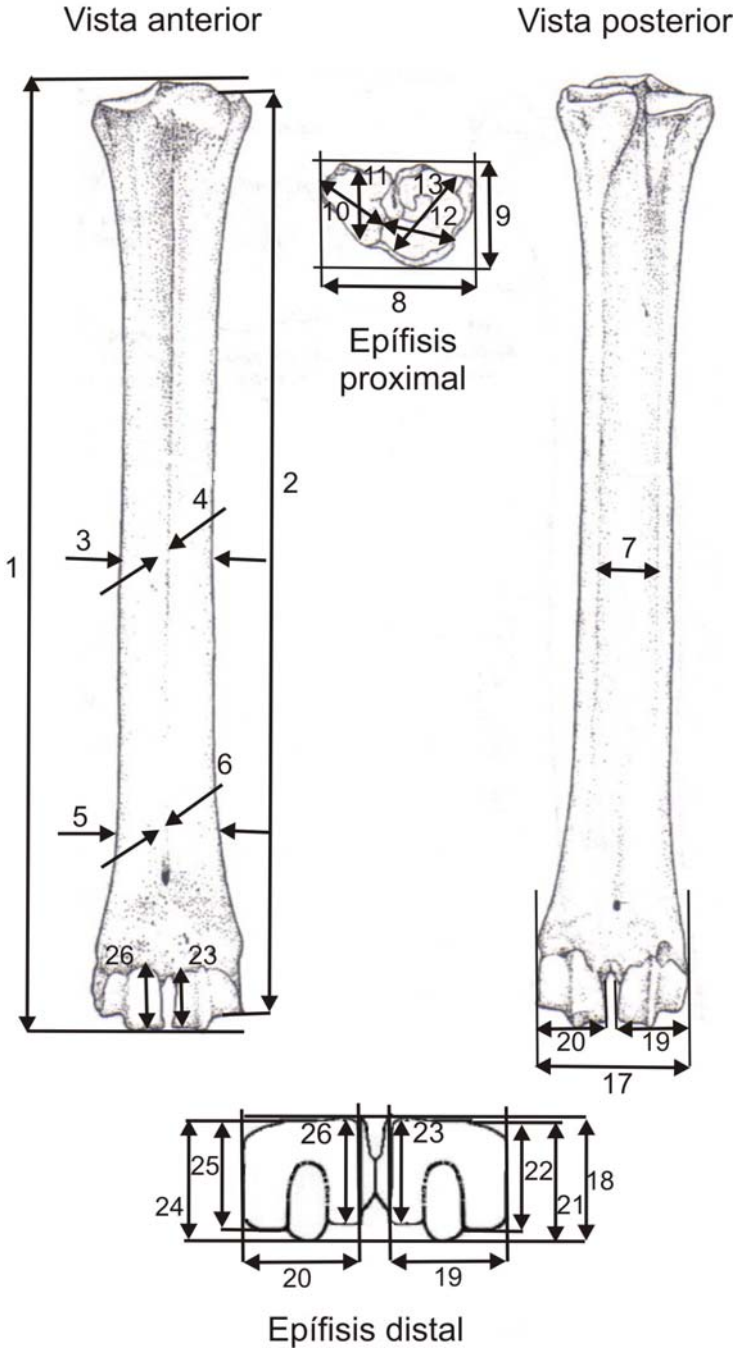
Figura 6



VARIABLES OSTEOMÉTRICAS TOMADAS EN LA ULNA. DIBUJOS EXTRAÍDOS DE LOPONTE (2005).

Figura 7

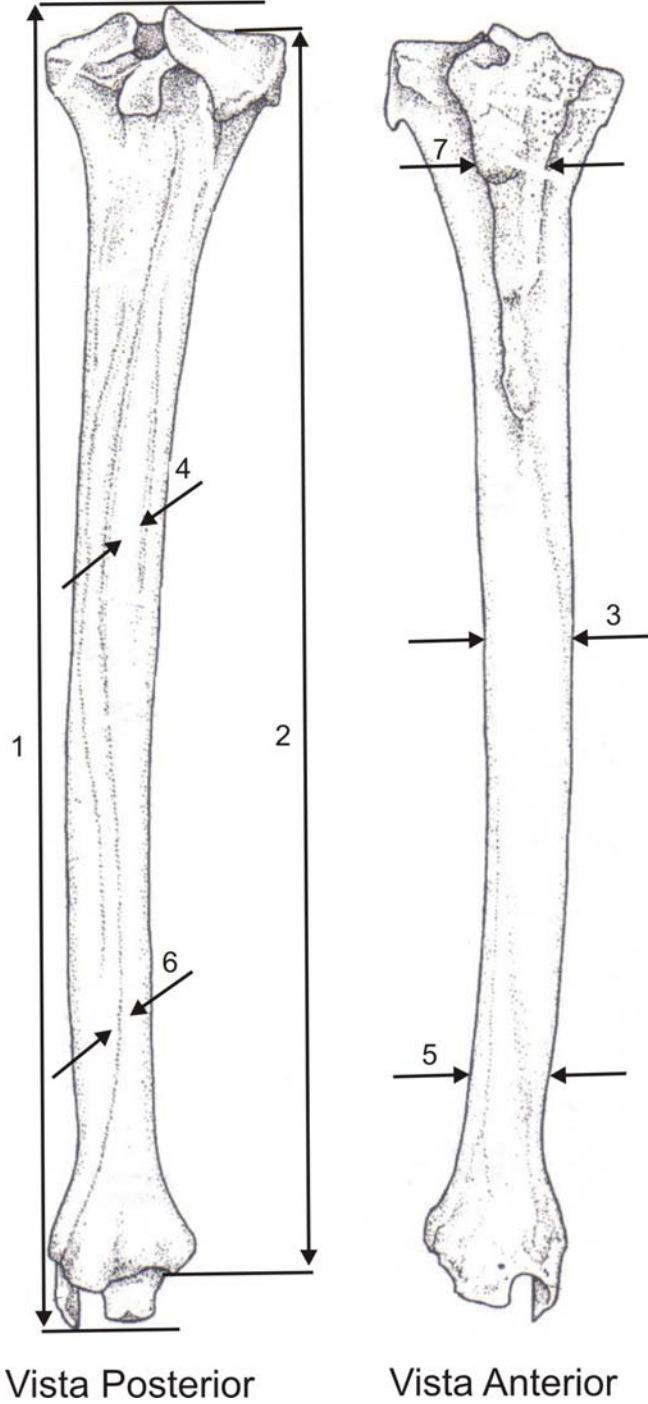
Metacarpo Derecho



Variáveis osteométricas tomadas en el metacarpo. Dibujos extraídos de Lopont (2005).

Figura 8

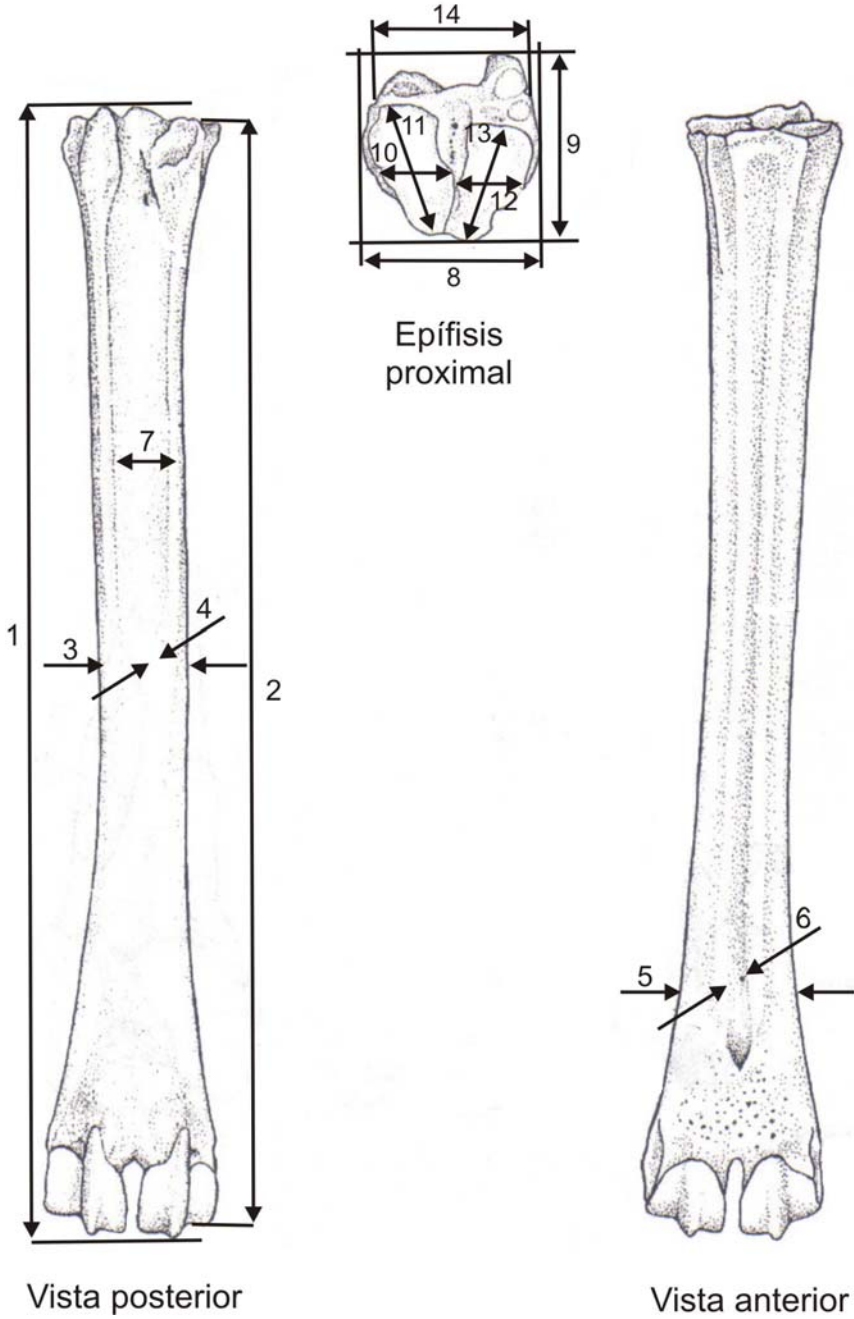
Tibia Derecha



Variables osteométricas tomadas en la tibia. Dibujos extraídos de Loponte (2005).

Figura 9

Metatarso derecho



Variáveis osteométricas tomadas en el metacarpo. Dibujos extraídos de Loponte (2005).

TABLAS

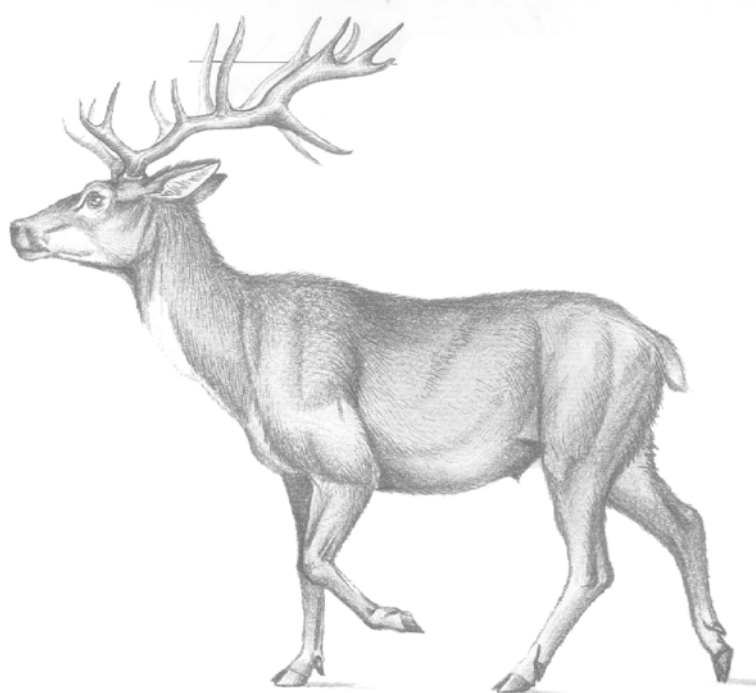


Tabla 1. Medidas de las astas en *Epieuryceros truncus* (Et), expresadas en mm. Las dimensiones del ejemplar tipo de Et, fueron extraídas de la contribución de Ameghino (1889), y en consecuencia muchos de los rasgos aquí considerados, no fueron analizados por Ameghino.

CARACTERES	Tipo de Et Lámina XXXVIII fig. 1 (Ameghino 1889)	MMP 4837 (Et)	MLP 69-IX-8-12 (Et)	MMCIPAS G1- 3663 (Et)
Diám. ant- post. ceratóforo	-	-	-	42
Diám. trans. ceratóforo	-	-	-	45.3
Altura del ceratóforo	-	-	-	15.3
Diám. ant- post. roseta	40	-	45.6	63
Diám. trans. roseta	-	roto	55.4	53
Diám. ant- post. pedúnculo (a nivel del punto más proximal)	-	roto	47.7	45.5
Diám. trans. pedúnculo (IDEM anterior)	no tiene	roto	46	44.7
Diámetro ant- post. pedúnculo (a nivel del punto más distal)	no tiene	roto	64.3	52
Diám. trans. pedúnculo (IDEM anterior)	no tiene	roto	29.6	41
Longitud del pedúnculo	no tiene	roto	27.5	31.4
Diám. ant- post. garceta	rota	26	35	rota
Diám. trans. garceta	rota	15	18.6	rota
Long. garceta (desde su origen hasta la bifurcación)	rota	54	es simple	rota
Long. garceta (desde la roseta hasta la bifurcación)	rota	roseta rota	no se puede tomar	rota
Diám. ant-post. bifurcación garceta	-	28	no tiene	rota
Diám. trans. bifurcación garceta	-	13.5	no tiene	rota
Long. rámula sup. garceta	-	apenas esbozada	no tiene	rota
Long. ramula inf. Garceta	-	30	no tiene	rota
Long. Total garceta	-	82	37 (simple y corta)	rota
Diám. ant- post. vara	-	39	47.7	39
Diám. trans. vara	-	25.5	30.4	37
Envergadura	-	592	rota	rota
Longitud total	140 (rota)	526	rota	rota
Altura de la palma	-	79	129	106
Diámetro transversal de la palma	40	15	23	16

CARACTERES	Tipo de Et Lámina XXXVIII fig. 1 (Ameghino 1889)	MMP 4837 (Et)	MLP 69-IX-8-12 (Et)	MMCIPAS G1- 3663 (Et)
Distancia entre la 1° y 2° punta (a nivel de la base)	-	26.8	26.8	30.6
Distancia entre la 2° y 3° punta (a nivel de la base)	-	19	19	16.3
Distancia entre la 3° y 4° punta (a nivel de la base)	-		34	14
Distancia entre la 4° punta y la vara	-		16	14.1
Distancia entre la 1° y 2° punta (a nivel de la las puntas)	-		92	rota
Distancia entre la 2° y 3° punta (a nivel de la las puntas)	-		58.5	rota
Distancia entre la 3° y 4° punta (a nivel de la las puntas)	-		71.6	rota
Longitud de la 1° punta en línea recta	-		79	rota
Longitud de la 2° punta en línea recta	-		76	96
Longitud de la 3° punta en línea recta	-		58.5	rota
Longitud de la 4° punta en línea recta	-		28	53 (rota)
Diámetro anteroposterior de la 1° rama de la horquilla	-		25	rota
Diámetro transversal de la 1° rama de la horquilla	-		23.5	rota
Diámetro anteroposterior de la 2° rama de la horquilla	-		28.6	rota
Diámetro transversal de la 2° rama de la horquilla	-		27	rota
Longitud de la 1° punta en línea recta (desde su origen en la base del asta)	-		165	rota
Distancia base - horquilla de la rama posterior	-		189	rota

Tabla 2A. Medidas de las astas de *Antifer ensenadensis* (Ae), expresadas en mm.

CARACTERES	MLP N° 9-44 (Ae) Tipo	MLP N° 57-III-7-1 (Ae.)	Ejemplar de Lobos s/n° (Ae)	CTES-PZ N° 7368 (Ae)
Diám. ant- post. ceratóforo	-	-	-	-
Diám. trans. ceratóforo	-	-	-	-
Altura del ceratóforo	-	-	-	-
Diám. ant- post. roseta	50,2	68,7	68.8	48
Diám. trans. roseta	45,7	66,3	68	48.5
Diám. ant- post. pedúnculo (a nivel del punto más proximal)	42,7	55,4	55	38
Diám. trans. pedúnculo (IDEM anterior)	40,8	57,8	54	39
Diámetro ant- post. pedúnculo (a nivel del punto más distal)	48,3	71,7	69.4	61
Diám. trans. pedúnculo (IDEM anterior)	34,5	45,5	45.6	32
Longitud del pedúnculo	58,8	129,7	88	92
Distancia base- 1° bifurcación	149,6	202	178	148
Distancia base- 2° bifurcación	no tiene	268	328	no tiene
Distancia base- 3° bifurcación	no tiene	458	rota	no tiene
Distancia base- 4° bifurcación	no tiene	no tiene	no tiene	no tiene
Diám. ant- post. 1° bifurcación	rota	128,8	83.7	rota
Diám. trans. 1° bifurcación	rota	38,6	39	rota
Diám. ant- post. garceta	66,7	56,5	50	rota
Diám. trans. garceta	28	37,6	48	rota
Long. garceta (desde su origen hasta la bifurcación)	rota	178	175	rota
Long. garceta (desde la roseta hasta la bifurcación)	rota	290	270	rota
Diám. ant-post. bifurcación garceta	rota	58,3	69	rota
Diám. trans. bifurcación garceta	rota	21	35	rota
Long. rámula sup. garceta	rota	125	22	rota

CARACTERES	MLP N° 9-44 (Ae) (Tipo)	MLP N° 57-III-7-1 (Ae)	Ejemplar de Lobos s/n° (Ae)	CTES-PZ N° 7368 (Ae)
Long. ramula inf. garceta	rota	rota	rota	rota
Long. Total garceta	rota	280	185 (rota)	rota
Altura entre la garceta y el 2° candil	rota	104,6	173	rota
Diám. ant- post. vara	51	34,5	89.6	rota
Diám. trans. vara	34,9	34,5	37	rota
Diám. ant- post. 2° candil	no tiene	65,6	49	-
Diám. trans. 2° candil	no tiene	30,5	32	-
Long. 2° candil	no tiene	173	303	-
Distancia 2° candil - roseta	no tiene	410	304	-
Diám. ant- post. 2° bifurcación	no tiene	136,3	191	-
Diám. trans. 2° bifurcación	no tiene	35,6	36	-
Diám. ant- -post. 3° candil	no tiene	60	roto	-
Diám. trans. 3° candil	no tiene	39	roto	-
Long. 3° candil	no tiene	238	roto	-
Diám. ant- post. 3° bifurcación	no tiene	87,9	roto	-
Diám. trans. 3° bifurcación	no tiene	35,6	roto	-
Diám. ant- post. 4° candil	no tiene	no tiene	no tiene	-
Diám. trans. 4° candil	no tiene	no tiene	no tiene	-
Diám. ant- post. 4° candil a nivel bifurcación	no tiene	no tiene	no tiene	-
Diám. trans. 4° candil a nivel bifurcación	no tiene	no tiene	no tiene	-
Long. 4° candil hasta horquilla de bifurcación	no tiene	no tiene	no tiene	-
Diám. ant- post. 4° bifurcación	no tiene	no tiene	no tiene	-
Diám. trans. 4° bifurcación	no tiene	no tiene	no tiene	-
Envergadura	rota	504	389	rota
Longitud total	rota	523	576	rota

Tabla 2B. Medidas de las astas de *Antifer ultra* (Au) y *Antifer proximus* (Ap), expresadas en mm.

CARACTERES	MUFyCA 418 (Ap)	CICYTTP- PV-M-1-94 (Au)	CTES-PZ 7367 (Au) (juvenil)	CTES-PZ 7290 (Au)	CTES-PZ 7160 (Au)	MUFyC A 289 (Au)
Diám. ant- post. ceratóforo	-		-			
Diám. trans. ceratóforo	-		-			
Altura del ceratóforo	-		-			
Diám. ant- post. roseta	43	49	35	42	42,7	43
Diám. trans. roseta	48.8	42	31	39	33,7	54!
Diám. ant- post. pedúnculo (a nivel del punto más proximal)	36.5	54	26	35	40	39.2
Diám. trans. pedúnculo (IDEM anterior)	41	44	24	33	32,4	39
Diámetro ant- post. pedúnculo (a nivel del punto más distal)	59		28	-	43	50.6
Diám. trans. pedúnculo (IDEM anterior)	37.4		18	-	36,3	34.6
Longitud del pedúnculo	51	52	43	70	51	50
Distancia base- 1º bifurcación	143	385	93.6	126	141	101
Distancia base- 2º bifurcación	142		254	-	247	240
Distancia base- 3º bifurcación	225		-	-	-	-
Distancia base- 4º bifurcación	348		-	-	-	-
Diám. ant- post. 1º bifurcación	91		44	-	79.5	-
Diám. trans. 1º bifurcación	40		18	-	30.7	-
Diám. ant- post. garceta	43	69	29	-	61.6	-
Diám. trans. garceta	26	31	18.6	-	23.6	-
Long. garceta (desde su origen hasta la bifurcación)	117	115	153	-	-	47
Long. garceta (desde la roseta hasta la bifurcación)	203		Garceta simple	-	-	22.5
Diám. ant-post. bifurcación garceta	61.6		-	-	-	-
Diám. trans. bifurcación garceta	21		-	-	-	-
Long. rámula sup. garceta	117.8		-	-	-	-
Long. ramula inf. garceta	65		-	-	-	-
Long. Total garceta	236		196	-	rota	rota
Altura entre la garceta y el 2º candil	19.4		153	-	198	-

CARACTERES	MUFyCA 418 (Ap)	CICYTTP- PV-M-1-94 (Au)	CTES-PZ 7367 (Au) (juvenil)	CTES-PZ 7290 (Au)	CTES-PZ 7160 (Au)	MUFyC A 289 (Au)
Diám. ant- post. vara	116.6	89	34	-	70	57.8
Diám. trans. Vara	34.7	30	21	-	23	29.6
Diám. ant- post. 2º candil	38	40	22.6	-	44	-
Diám. trans. 2º candil	23.6	40	13.6	-	27.4	-
Long. 2º candil	254		151		rota	-
Distancia 2º candil - roseta	125		238	-	220	-
Diám. ant- post. 2º bifurcación	117		49	-	104.7	rota
Diám. trans. 2º bifurcación	36		14	-	25.5	rota
Diám. ant- -post. 3º candil	37		23	-	59.5	-
Diám. trans. 3º candil	27.7		16.3	-	23	-
Long. 3º candil	204		roto	-	roto	-
Diám. ant- post. 3º bifurcación	101.5			-	-	-
Diám. trans. 3º bifurcación	27.8			-	-	-
Diám. ant- post. 4º candil	-			-	-	-
Diám. trans. 4º candil	-			-	-	-
Diám. ant- post. 4º candil a nivel bifurcación	-			-	-	-
Diám. trans. 4º candil a nivel bifurcación	-			-	-	-
Long. 4º candil hasta horquilla de bifurcación	-			-	-	-
Diám. ant- post. 4º bifurcación	80			-	-	-
Diám. trans. 4º bifurcación	23.8			-	-	-
Envergadura	520	765	300	rota	rota	rota
Longitud total	518	675	366	rota	rota	rota

Tabla 3A. Medidas de las astas de *Morenelaphus lujanensis* (MI), expresadas en mm.

CARACTERES	MUFyCA N° 788 (MI)	MUFyCA N° 10 (MI)	MUFyCA N° 11 (MI)	MUFyCA N° 1220 (MI)	MUFyCA N° 9 (MI)	MLP N° 63-V-31-1 (MI)	MLP N° 9 - 10 (MI)	CTES-PZ N° 7369 (MI)	MACN N° 11722 (MI)	Tipo de MI Lámina XXXVIII fig. 4 (Ameghino 1889)
Diám. ant- post. Ceratóforo	-	-	-	24	22	32,6	35		30	33
Diám. trans. ceratóforo	-	-	-	22	21,1	34,3	31		24 (roto)	-
Altura del ceratóforo	-	-	-	22	16	15,1	16,6		14	-
Diám. ant- post. roseta	43,6	43,5	43,6	30,5	30	42,3	41	50	39	-
Diám. trans. roseta	39,6	43,4	41	28	28	42,2	39,7	49,4	30 aprox.	-
Diám. ant- post. pedúnculo (a nivel del punto más proximal)	38	31,5	39	26	22,5	34	32,7	36,5	33,8	35
Diám. trans. pedúnculo (IDEM anterior)	30,4	31	31	24,1	19	31,7	30	33,6	28,2	28
Longitud del pedúnculo	12,7	31	10	21	13,9	24,4	17,6	32	23	10
Distancia base- 1° bifurcación	44	70	51	42	40	65,6	43,9	69	55	-
Distancia base- 2° bifurcación	270	223	222	225	198	269	-	275	280	-
Distancia base- 3° bifurcación	417	242	-	-	295	-	-	494	528	500
Distancia base- 4° bifurcación	515	456	-	-	-	-	-	no tiene	563	-
Distancia base- 5° bifurcación	687	486	-	-	-	-	-	no tiene	no tiene	-
Diám. ant- post. 1° bifurcación	45,7	54,3	63	38	30	53,9	40	66	54,6	-
Diám. trans. 1° bifurcación	28,7	26,6	30,7	20,7	18	28,8	27,2	31,5	27,5	-

CARACTERES	MUFyCA N° 788	MUFyCA N° 10	MUFyCA N° 11	MUFyCA N° 1220	MUFyCA N° 9	MLP N° 63-V-31-1	MLP N° 9 - 10	CTES-PZ N° 7369	MACN N° 11722	Tipo de MI Lámina XXXVIII fig. 4 (Ameghino 1889)
Diám. ant- post. Garceta	rota	35	37,5	21,9	20,9	39,3	28	31	31	-
Diám. trans. garceta	rota	20	22,1	14,9	12,5	20,3	18	24	18,8	-
Long. garceta (desde su origen hasta la bifurcación)	rota	78	87	-	94	rota	rota	106	105	80-90
Long. garceta (desde la roseta hasta la bifurcación)	rota	rota	rota	-	97	rota	rota	146	131	-
Diám. ant-post. bifurcación garceta	rota	39	rota	-	garceta simple	rota	rota	45,7	rota	-
Diám. trans. bifurcación garceta	rota	17,9	rota	-	garceta simple	rota	rota	16	rota	-
Long. rámula sup. garceta	rota	-	-	-	garceta simple	rota	rota	rota	rota	-
Long. ramula inf. garceta	rota	-	-	-	garceta simple	rota	rota	85,8	40,6 (rota)	-
Long. total garceta	rota	-	-	-	97	rota	rota	190	145,7	-
Dist. garceta - 2° candil	172	134	140	169	131	175	180	166	212	menos de 270
Diám. ant- post. vara	30	33,6	36	23,2	20,6	32	33,3	38	33	25
Diám. trans. vara	27	28,6	30	19	19,8	28	28	31,6	27,5	18
Diám. ant- post. 2° candil	roto	29	32,1	17	18,5	22,6	22,3	38,6	26	-
Diám. trans. 2° candil	roto	21	21,1	11	14,4	16,2	18	22,7	17,4	-
Long. 2° candil	roto	roto	roto	54,2	137	roto	roto	259	roto	-
Distancia 2° - 3° candil	183	20	-	juntos en horquilla	juntos en horquilla	-	roto	209	233	180

CARACTERES	MUFyCA N° 788	MUFyCA N° 10	MUFyCA N° 11	MUFyCA N° 1220	MUFyCA N° 9	MLP N° 63-V-31-1	MLP N° 9 - 10	CTES-PZ N° 7369	MACN N° 11722	Tipo de MI Lámina XXXVIII fig. 4 (Ameghino 1889)
Diám. ant- post. 2° bifurcación	rota	46	-	40,4	40,8	-	46,8	68	52	-
Diám. trans. 2° bifurcación	rota	31,4	-	18,6	17,9	-	26	28,4	29,4	-
Diám. ant- post. 3° candil	34	28	-	-	20,8	-	-	37	31	-
Diám. trans. 3° candil	25	23	-	-	17,8	-	-	24	26	-
Long. 3° candil	179	229	-	-	roto	-	-	325	92,7 (roto)	-
Distancia 3°- 4° candil	96	-	-	-	-	-	-	28	Muy juntos	-
Diám. ant- post. 3° bifurcación	50	-	-	-	30,7	-	-	82	52,6	-
Diám. trans. 3° bifurcación	32	-	-	-	19	-	-	24,5	25,7	-
Diám. ant- post. 4° candil	37,5	34,9	-	-	-	-	-	44,6	33,7	-
Diám. trans. 4° candil	34,5	29,1	-	-	-	-	-	22	16,7	-
Diám. ant- post. 4° candil a nivel bifurcación	51	63,1	-	-	-	-	-	no tiene	32,6	-
Diám. trans. 4° candil a nivel bifurcación	39,1	27,5	-	-	-	-	-	no tiene	16	-
Long. 4° candil hasta horquilla de bifurcación	65,1	-	-	-	-	-	-	roto	140	-
Diám. ant- post. 4° bifurcación	43,2	-	-	-	-	-	-	no tiene	-	-
Diám. trans. 4° bifurcación	34	-	-	-	-	-	-	no tiene	-	-

CARACTERES	MUFyCA Nº 788	MUFyCA Nº 10	MUFyCA Nº 11	MUFyCA Nº 1220	MUFyCA Nº 9	MLP Nº 63-V-31-1	MLP Nº 9 - 10	CTES-PZ Nº 7369	MACN Nº 11722	Tipo de MI Lámina XXXVIII fig. 4 (Ameghino 1889)
Diám. ant- post. corona en su origen	33,5	-	-	-	-	-	-	no tiene	-	-
Diám. trans. corona en su origen	28,9	-	-	-	-	-	-	no tiene	-	-
Dist. origen corona a bifurcación de la misma	187	-	-	-	-	-	-	no tiene	-	-
Diám. ant- post. a nivel bifurcación de la corona	59	-	-	-	-	-	-	no tiene	-	-
Diám. trans. a nivel bifurcación de la corona	17,5	-	-	-	-	-	-	no tiene	-	-
Envergadura	440	493	rota	rota	313	rota	rota	786	590	-
Longitud total	685,8	rota	rota	rota	353	rota	ver	782	595	500

Tabla 3B. Medidas de las astas de *Morenelaphus brachyceros* (Mb), expresadas en mm.

CARACTERES	MLP N° 00-XI-1-19 (Mb)	MLP N° 9-15 (Mb)	Ejemplar figurado en Ameghino (1889) (Lámina XXXVIII, figura 5) (Mb)
Diám. ant- post. ceratóforo	31	-	30
Diám. trans. ceratóforo	29	-	-
Altura del ceratóforo	15,9	-	-
Diám. ant- post. roseta	38	37,2	-
Diám. trans. roseta	35	37,3	-
Diám. ant- post. pedúnculo (a nivel del punto más proximal)	31,3	31,1	35
Diám. trans. pedúnculo (IDEM anterior)	29,6	28,9	28
Longitud del pedúnculo	24,9	12,9	15
Distancia base- 1° bifurcación	50,4	50,4	-
Distancia base- 2° bifurcación	192	217	-
Distancia base- 3° bifurcación	347	337	-
Distancia base- 4° bifurcación	444	455	-
Distancia base- 5° bifurcación	522	620	-
Diám. ant- post. 1° bifurcación	51,9	55,2	-
Diám. trans. 1° bifurcación	24,9	25,2	-
Diám. ant- post. Garceta	29,6	31,2	30
Diám. trans. garceta	18,6	21	20

Long. garceta (desde su origen hasta la bifurcación)	175	102,8	60-70
CARACTERES	MLP N° 00-XI-1-19 (Mb)	MLP N° 9-15 (Mb)	Ejemplar figurado en Ameghino (1889) (Lámina XXXVIII, figura 5) (Mb)
Long. garceta (desde la roseta hasta la bifurcación)	210	137	-
Diám. ant-post. bifurcación garceta	rota	rota	-
Diám. trans. bifurcación garceta	8,7	rota	-
Long. rámula sup. garceta	rota	rota	-
Long. ramula inf. garceta	31,9	rota	-
Long. Total garceta	198	rota	180-200
Dist. garceta - 2° candil	118	140	menos de 140
Diám. ant- post. vara	29,4	32	-
Diám. trans. vara	26	27,7	-
Diám. ant- post. 2° candil	23,4	32,7	-
Diám. trans. 2° candil	17,8	16,7	-
Long. 2° candil	115	160	180
Distancia 2° - 3° candil	145	100	150
Diám. ant- post. 2° bifurcación	53,4	69,6	-
Diám. trans. 2° bifurcación	25,5	30,6	-
Diám. ant- post. 3° candil	25,7	34,6	-

CARACTERES	MLP N° 00-XI-1-19 (Mb)	MLP N° 9-15 (Mb)	Ejemplar figurado en Ameghino (1889) (Lámina XXXVIII, figura 5) (Mb)
Diám. trans. 3° candil	16,5	27	-
Long. 3° candil	127	163 (roto)	-
Distancia 3°- 4° candil	69	143	-
Diám. ant- post. 3° bifurcación	46	63,5	-
Diám. trans. 3° bifurcación	29,2	35	-
Diám. ant- post. 4° candil	34,6	roto	-
Diám. trans. 4° candil	20	roto	-
Diám. ant- post. 4° candil a nivel bifurcación	42,3	roto	-
Diám. trans. 4° candil a nivel bifurcación	16	roto	-
Long. 4° candil hasta horquilla de bifurcación	179	roto	-
Diám. ant- post. 4° bifurcación	55	-	-
Diám. trans. 4° bifurcación	26,6	-	-
Diám. ant- post. corona en su origen	43,4	37	-
Diám. trans. corona en su origen	23,8	28	-
Dist. origen corona a bifurcación de la misma	92,5	193	-
Diám. ant- post. a nivel bifurcación de la corona	72	105	-
Diám. trans. a nivel bifurcación de la corona	22,2	22,7	-
Envergadura	594	754	-
Longitud total	523	763	420 (roto)

Tabla 3C. Medidas de los cráneos en *Morenelaphus lujanensis* (Ml) y *Epieuryceros truncus* (Et), expresadas en mm.

CARACTERES	MACN N° 11722 (Ml)	MLP N° 9-10 (Ml) (tipo de <i>M. pesudoplatensis</i>)	MACN N° 63-V-31-1 (Ml)	MMCIPAS G1-3663 (Et)
1) Longitud total del cráneo: acrocranion - prosthion (Puntos A-P)	prosthion roto	rosthion roto	porción reconstruida	-
2) Longitud del cóndilo basal: borde de los cóndilos occipitales - prosthion.	prosthion roto	prosthion roto	porción reconstruida	-
3) Longitud basal: basion - prosthion (Puntos B-P)	prosthion roto	prosthion roto	porción reconstruida	-
4) Longitud mínima del cráneo: basion - premolar (Puntos B- Pm)	199	basion roto	183	-
5) Premolar - Prosthion (Puntos Pm-P)	prosthion roto	prosthion roto	porción reconstruida	-
6) Axis basicranial: basion - sinsfenion (Puntos B-S)	60.5	basion roto	Sinsfenion roto	-
7) Axis basifacial: sinsfenion - prosthion (Puntos S-P)	prosthion roto	prosthion roto	sinsfenion roto	-
9) Longitud vícerocraneal: nasion - prosthion (Puntos N-P)	prosthion roto	prosthion roto	porción reconstruida	-
10) Longitud media frontal: acrocranion - nasion (Puntos A-N)	154.4	porción reconstruida	150	-
11) Lambda - Nasion (Puntos L-N)	137.6	porción reconstruida	135.8	-
12) Lambda - Rinion (Puntos L-Rh)	251	rinion roto	196	-
13) Lambda - Prosthion (Puntos L-P)	prosthion roto	prosthion roto	prosthion roto	-
14) Acrocranion - Infraorbital de un lado (Puntos A-If)	229	178 (aprox. porque está roto)	porción reconstruida	-
15) Longitud máxima del nasal: nasion - rhinion (Puntos N-Rh)	102	porción reconstruida	102	-

CARACTERES	MACN N° 11722 (MI)	MLP N° 9-10 (MI) (tipo de <i>M. pseudoplatensis</i>)	MACN N° 63-V-31-1 (MI)	MMCIPAS G1-3663 (Et)
16) Longitud mínima lateral facial = (longitud del "hocico"): enterobital de un lado - prostion (Puntos Ent-P)	prostion roto	prostion roto	porción reconstruida	-
17) Longitud palatal media: stafilion - prostion (Puntos St-P)	Ambos rotos	prostion roto	porción reconstruida	-
18) Longitud palatal oral: palatinooral - prostion (Puntos Po-P)	prostion roto	prostion roto	porción reconstruida	-
19) Longitud lateral del premaxilar: nasointermaxilar - prostion (Ni-P)	prostion roto	prostion roto	porción reconstruida	-
20) Longitud de la hilera dentaria (medida a lo largo de los alvéolos)	84	78	70,8 (hasta el P3)	-
21) Longitud de la hilera molar (medida a lo largo de los alvéolos sobre el lado bucal)	50.8	49.4	50.7	-
22) Longitud de la hilera premolar (medida a lo largo de los alvéolos sobre el lado bucal)	31.4	29	17,6 (sólo P4 y P3)	-
23) Longitud interna máxima de la órbita: ectorbital - entorbital (Puntos Ect-Ent)	42.3	42	46	-
24) Altura interna máxima de la órbita	36.7	40.6	41.3	-
25) Ancho máximo del mastoide: otion - otion (Puntos Ot-Ot)	94.2	81,2 (aprox. porque está rota)	90.6	
26) Ancho máximo del cóndilo occipital	58.4	occipital no fusionado	51.8	-
27) Ancho máximo de la base de los procesos paraoccipitales.	81	occipital no fusionado	74	-
28) Ancho máximo del foramen mágnum.	24	occipital no fusionado	19	-

CARACTERES	MACN N° 11722 (MI)	MLP N° 9-10 (MI) (tipo de M. <i>pesudoplatensis</i>)	MACN N° 63-V-31-1 (MI)	MMCIPAS G1-3663 (Et)
29) Altura del foramen magnum: basion - opistion (Puntos B-Op)	22.6	occipital no fusionado	21	-
30) Ancho máximo del neurocráneo: eurion - eurion (Puntos Eu-Eu)	74.9	73	77	81
31) Ancho mínimo del frontal (tomado por encima de la órbita a lo largo de ambos lados).	103.9	95.4	105	116
32) Ancho máximo de la órbita = Ancho máximo frontal: Ectorbital - Ectorbital (Puntos Ect-Ect)	119.9	110.8	115	127
33) Ancho mínimo de la órbita: entorbital - entorbital (Puntos Ent-Ent)	89	85.7	87	-
34) Ancho del Zigomático: zygion - zygion (Puntos Zy-Zy)	131	128	132 aprox. (roto el Zygion del lado izq.)	-
35) Ancho máximo de los nasales.	37	porción reconstruida	31.7	-
36) Ancho máximo de los premaxilares.	rotos	premaxilares rotos	porción reconstruida	-
37) Ancho máximo del palatal: (medida a través del borde externo de los alvéolos).	138 (aprox. porque está roto el premaxilar)	84 (aprox.)	porción reconstruida	-
38) Basion - Punto más alto de la cresta nugal superior.	65	occipital no fusionado	59	-
39) Alto del ceratóforo lateralmente (medida tomada por debajo de la roseta y por encima de la órbita).	44,6	-	-	35
40) Longitud del neurocráneo: Pto. Medio sutura sagital - acroción.	74	-	-	94.4 aprox. (rota a nivel del occipital)

Tabla 3D. Medidas de cráneos incompletos del *Morenelaphus sp* (Msp), expresadas en mm. En la tabla sólo se incluyen las medidas obtenidas en los ejemplares, dado lo incompleto de los materiales.

CARACTERES	MACN N° 12082 (Msp.)	MACN N° 11730 (Msp.)	MACN N° 16578 (Msp.)	MACN N° 11479 (Msp.)	MACN N° 15693 (Msp.)	MACN N° 16580 (Msp.)	MACN N° 11408 (Msp.)	MACN N° 11564 (Msp.)	MACN N° 15976 (Msp.)	MACN N° 12134 (Msp.)
25) Ancho máximo del mastoide: otion - otion (Puntos Ot-Ot)	94,8	107	96	100	94	98,8	96,5	96	98,6	96
28) Ancho máximo del foramen mágnum.	21,5	21	23,6	25	22,4	21	20	20	21	24
29) Altura del foramen magnum: basion - opistion (Puntos B-Op)	22,7	21,6	23,3	25	19	22	17	22,4	22	20
30) Ancho máximo del neurocráneo: eurion - eurion (Puntos Eu-Eu)	86	85	80	87	77	86	84	81	81	84
31) Ancho mínimo del frontal (tomado por encima de la órbita a lo ancho de ambos lados).	118	110	121	roto	roto	roto	96,4	114,5	roto	roto
38) Basion - Punto más alto de la cresta nucal superior.	68	65,7	70	64,6	63,3	67	59	70	66,5	68,7
40) Longitud del neurocráneo: Pto. Medio sutura sagital - acroción.	76,5	77,3	85	81,3	75,4	81	76	80,7	79	78

Tabla 4A. Medidas de cráneos de *Hippocamelus sulcatus* (Hs) e *Hippocamelus antisensis* (Ha), expresadas en mm.

CARACTERES	CTES-PZ N° 7494 (Hs)	MLP N° 9-11 (Hs) (tipo de <i>F. seleniticus</i>)	MCN-UNSa N° 01 (Ha)	MCN-UNSa N° 003583 (Ha) (Hembra)
1) Longitud total del cráneo: acrocranium - prosthion (Puntos A-P)	roto	194 (roto el punto P)	252	245
2) Longitud del cóndilo basal: borde de los cóndilos occipitales - prosthion.	roto	178 (roto el punto P)	241	233
3) Longitud basal: basion - prosthion (Puntos B-P)	roto	163 (roto pto. P)	228	211
4) Longitud mínima del cráneo: basion - premolar (Ptos B-Pm)	roto	164	168	139,5
5) Premolar - Prosthion (Puntos Pm-P)	roto	roto	64	73
6) Axis basicranial: basion - sphenion (Puntos B-S)	26	49	60 (aprox.)	45,6
7) Axis basifacial: sphenion - prosthion (Puntos S-P)	roto	roto	143.8	162
9) Longitud vícerocraneal: nasion - prosthion (Puntos N-P)	roto	roto	144	124
10) Longitud media frontal: acrocranium - nasion (Puntos A-N)	117 (roto)	roto	131	120
11) Lambda - Nasion (Puntos L-N)	129 (roto)	roto	116	113
12) Lambda - Rinion (Puntos L-Rh)	roto	roto	218	193
13) Lambda - Prosthion (Puntos L-P)	roto	roto	250	235
14) Acrocranium - Infraorbital de un lado (Puntos A-If)	roto	tiene mastic	167	161
15) Longitud máxima del nasal: nasion - rhinion (Puntos N-Rh)	roto	tiene mastic	95	73
16) Longitud mínima lateral facial = (longitud del "hocico"): enterorbital de un lado - prosthion (Puntos Ent-P)	roto	roto	153	130

CARACTERES	CTES-PZ N° 7494 (Hs)	MLP N° 9-11 (Hs) (tipo de <i>F. seleniticus</i>)	MCN-UNSa N° 01 (Ha)	MCN-UNSa N° 003583 (Ha) (Hembra)
17) Longitud palatal media: stafilion - prostion (Puntos St-P)	roto	roto	157	145,7
18) Longitud palatal oral: palatinooral - prostion (Puntos Po-P)	roto	roto	117	116
19) Longitud lateral del premaxilar: nasointermaxilar - prostion (Ni-P)	roto	roto	64.8	63
20) Longitud de la hilera dentaria	no está completa	69	28,5	no se tomó (muy desgastados)
21) Longitud de la hilera molar (sobre el borde bucal)	44	41	45	no se tomó (muy desgastados)
22) Longitud de la hilera premolar (medida a lo largo de los alvéolos sobre el lado bucal)	no conservó	29	72	no se tomó (muy desgastados)
23) Longitud interna máxima de la órbita: ectorbital - entorbital (Puntos Ect-Ent)	roto	orbitas rotas	39.6	36,9
24) Altura interna máxima de la órbita	roto	orbitas rotas	36	38
25) Ancho máximo del mastoide: otion - otion (Puntos Ot-Ot)	70	73	85.3	75,6
26) Ancho máximo del cóndilo occipital	43.5	40 aprox. (roto)	46	49,2
27) Ancho máximo de la base de los procesos paraoccipitales.	63	68.8	74	67
28) Ancho máximo del foramen mágnum.	18	25	22	23
29) Altura del foramen magnum: basion - opistion (Ptos B-Op)	19.4	19	22.8	24

CARACTERES	CTES-PZ N° 7494 (Hs)	MLP N° 9-11 (Hs) (tipo de <i>F. seleniticus</i>)	MCN-UNSa N° 01 (Ha)	MCN-UNSa N° 003583 (Ha) (Hembra)
30) Ancho máximo del neurocráneo: eurion - eurion (Puntos Eu-Eu)	67	66	70	68
31) Ancho mínimo del frontal (tomado por encima de la órbita a lo largo de ambos lados).	81	79.6	92	62
32) Ancho máximo de la órbita = Ancho máximo frontal: Ectorbital - Ectorbital (Puntos Ect-Ect)	87	96	108	95,8
33) Ancho mínimo de la órbita: entorbital - entorbital (Puntos Ent-Ent)	roto	roto	81	78
34) Ancho del Zigomático: zygion - zygion (Puntos Zy-Zy)	92.4 (roto)	roto	108.4	110
35) Ancho máximo de los nasales.	roto	roto	36.4	24,7
36) Ancho máximo de los premaxilares.	roto	roto	36	33
37) Ancho máximo del palatal: (medida a través del borde externo de los alvéolos).	roto	roto	69	66
38) Basion - Punto más alto de la cresta nugal superior.	59	58	58	53
39) Alto del ceratóforo lateralmente (medida tomada por debajo de la roseta y por encima de la órbita).	42	40	37.6 (I)	
40) Longitud del neurocráneo: Pto. Medio sutura sagital - acrocránion.	70	69	70	70

Tabla 4B. Medidas del postcráneo en *Hippocamelus sulcatus* (Hs) e *Hippocamelus antisensis* (Ha), expresadas en mm. Abreviaturas: Epífisis (Ep); Diáfisis (Df); proximal (px); distal (ds); Metacarpo (MT); Metatarso (MT); Derecho (D) e Izquierdo (I).

Húmero	CTES-PZ N° 7494 (Hs) (I)	CBF N° 5445 (Ha) (I)	
1) GL: longitud máxima. Vista anterior o posterior.	138,3 aprox. (rota la Ef px)	163	
2) GLC: longitud máxima desde el punto más extremo de la cabeza humeral hasta el punto más distal del borde medial de la tróclea (epicóndilo medial: el más corto).	Ef px rota	150	
3) SD: ancho mínimo de la diáfisis.	14	13	
4) DDm: profundidad media de la diáfisis.	19.4	16	
5) GBD: ancho máximo de la diáfisis.	19.6	16,9	
6) GDD: profundidad máxima de la diáfisis.	23.7	20,8	
7) BDd: ancho distal de la diáfisis.	21.9	17,8	
8) DDd: profundidad mínima de la diáfisis.	25	20,5	
9) Bp: ancho máximo de la epífisis proximal.	Ef px rota	37,5	
10) GDT: profundidad máxima de la tuberosidad mayor o lateral.	Ef px rota	29	
11) GDp: profundidad máxima de la epífisis	Ef px rota	44	
12) DH: profundidad de la cabeza humeral.	Ef px rota	26,5	
13) BH: ancho de la cabeza.	Ef px rota	29	
14) Bd: ancho máximo de la epífisis distal.	34	31	
15) BT: ancho máximo de la tróclea.	32.2	29	
16) BTC: ancho mínimo en el centro de la tróclea, medida paralela al eje de rotación de la articulación.	31	29	
17) HTC: altura central de la tróclea.	19	16,4	
18) HTm: altura máxima del epicóndilo medial de la tróclea.	25	19,6	

19) DTm: profundidad o longitud del epicóndilo medial de la tróclea.	29 aprox. (roto)	24	
20) HTI: altura máxima del epicóndilo lateral de la tróclea.	20	20,7	
21) DTI: profundidad o longitud del epicóndilo lateral de la tróclea.	24.5	29	
Ulna	CTES-PZ N° 7494 (Hs) (D)	CBF N° 5445 (Ha) (D)	
1) GL: longitud máxima tomada desde el punto más alto del olécranon al punto más distal de la epífisis distal.	roto	200	
2) LO: longitud del olécranon.	44.3	39	
3) BO: ancho de la tuberosidad del olécranon.	7,5	9	
4) DO: profundidad –diagonal– del olécranon.	31.5	23	
5) SDO: profundidad –diagonal– mínima del olécranon.	26	22,4	
6) GDR: profundidad máxima de la superficie articular proximal de la cavidad glenoidea.	14.4	–	
7) GBSn: Ancho máximo de la escotadura semilunar.	10	14	
8) DSn: profundidad de la escotadura semilunar.	18	17,4	
Radio	CTES-PZ N° 7494 (Hs) (I)	CBF N° 5445 (Ha) (I)	
1) GL: longitud máxima.	191	147,4	
2) LI: longitud de la parte lateral del radio.	175	153	
3) BDm: ancho medio de la diáfisis	16	14	
4) SDD: profundidad mínima o diámetro anteroposterior.	20	18	
5) SD: ancho mínimo de la diáfisis.	17	11,7	
6) DDp: profundidad proximal de la diáfisis.	20.9	19	

7) Bp : ancho máximo de la epífisis proximal.	28.5	30	
8) BFp : ancho máximo de la faceta o superficie articular proximal.	29.3	28	
9) GDR : profundidad máxima de la superficie articular de la cavidad glenoidea.	15	15	
10) GDC : profundidad máxima de la carilla de articulación lateral.	12.6	10	
11) Bd : ancho máximo de la epífisis.	26	28,2	
12) BFd : ancho máximo de la faceta articular distal.	25.8	27	
13) GDFd : profundidad máxima o diámetro anteroposterior de la faceta articular lateral.	14.6	16,6	
14) GDd : Profundidad máxima del proceso articular distal.	19.8	19	
15) SDm : profundidad mínima de la superficie articular de la faceta carpiana medial.	9.6	14	
Tibia	CTES-PZ N° 7494 (Hs) (D)	CBF N° 5445 (Ha) (D)	CBF N° 5444 (Ha) (I)
1) GL : longitud máxima.	225 aprox. (Ef px rota)	231	250 aprox. (sin Ef ds)
2) LI : longitud lateral.	215	219	238
3) BDC : ancho central de la diáfisis.	18,2	15	20
4) DDC : profundidad central de la diáfisis.	19	15,5	22
5) SD : ancho mínimo de la diáfisis.	17,2	16	19
6) SDD : profundidad mínima o diámetro anterioposterior.	15	13,6	16,6
Metapodio	CTES-PZ N° 7494 (Hs) (MTI)	CTES-PZ N° 7494 (Hs) (MCI)	CBF N° 5444 (Ha) (MTI)
1) GL : longitud máxima.	190	169	177
2) GLI : longitud máxima de la parte lateral.	183	165	168
3) SD : ancho máximo de la diáfisis.	13	12	15

4) DDm : profundidad media o diámetro anteroposterior en el centro de la diáfisis.	18.2	15.4	18
5) BDD : ancho distal o diámetro transversal distal de la diáfisis.	16	15.2	18,5
6) SDD : profundidad mínima de la diáfisis.	20	16.8	20
7) GBDG : ancho máximo del surco posterior de la diáfisis.	6.4	9	7,6
8) Bp : ancho máximo de la epífisis proximal o diámetro transversal de la epífisis.	23.6	24.7	27
9) Dp : profundidad máxima de la epífisis proximal.	24.7	15.9	24
10) GBFI : ancho máximo de la faceta articular externa o lateral.	10.7	70.9	9,7
11) LFI : longitud máxima de la faceta articular lateral o externa	13	13.9	18,5
12) GBFm : ancho máximo de la faceta articular medial o interna.	8.4	9.3	8
13) LFm : longitud máxima de la faceta articular medial o interna	15.7	17.7	15
14) BPml : ancho de la sección posterior proximal del metatarso.	19		22,4
15) Bd : ancho máximo de la epífisis o diámetro mediolateral.	11.7		16,4
16) Dd : profundidad máxima de la epífisis distal del metapodio o diámetro anteroposterior.	14,6 aprox.		-
17) WCM : ancho del cóndilo medial.	25.8	23.2	28,5
18) WCL : ancho del cóndilo lateral.	19	17.5	18,4
19) DVM : profundidad o diámetro anteroposterior del reborde del cóndilo medial.	12	10.9	12,4
20) DEM : Profundidad o diámetro anteroposterior de la tróclea externa del cóndilo medial.	12	11	13
21) DIM : profundidad o diámetro anteroposterior de la tróclea interna del cóndilo medial.	18,5	-	14,7
22) DVL : profundidad o diámetro anteroposterior del reborde del cóndilo lateral.	13	13.4	10,6
23) DEL : profundidad o diámetro anteroposterior de la tróclea externa del cóndilo medial.	17	15.4	11
24) DIL : profundidad o diámetro anteroposterior de la tróclea interna del cóndilo lateral.	19	-	15,8

Tabla 5. Medidas de las astas de *Paraceros fragilis* (Pf), expresadas en mm. Referencias: (AD) asta derecha; (AI) asta izquierda.

CARACTERES	MLP N° 9-16 (Pf) (AI)	MLP N° 9-16 (Pf) (AD)	MLP N° 9-248 (Pf) (tipo)
Diám. ant- post. ceratóforo	20,4	20	-
Diám. trans. ceratóforo	21	20,6	-
Altura del ceratóforo	10,8	11,1	-
Diám. ant- post. roseta	26	26	30,3
Diám. trans. roseta	27	28,1	27,4
Diám. ant- post. pedúnculo (a nivel del punto más proximal)	18,8	17,5	19,4
Diám. trans. pedúnculo (IDEM anterior)	19	19,7	18,7
Diámetro ant- post. pedúnculo (a nivel del punto más distal)	26	25	22,2
Diám. trans. pedúnculo (IDEM anterior)	17,7	18,6	20
Longitud del pedúnculo	48,8	52,4	47
Distancia base- 1° bifurcación	77	75,9	72,6
Distancia base- 2° bifurcación	227	235	191
Distancia base- 3° bifurcación	308	304	278
Distancia base- 4° bifurcación	334	347	no tiene
Distancia base- 5° bifurcación	no tiene	no tiene	no tiene
Diám. ant- post. 1° bifurcación	32,4	32,2	27,7
Diám. trans. 1° bifurcación	17,7	18	20,6
Diám. ant- post. garceta	21,4	20	18,4
Diám. trans. garceta	15,5	14,3	16
Long. garceta (desde su origen hasta la bifurcación)	rota	rota	rota
Long. garceta (desde la roseta hasta la bifurcación)	rota	rota	rota
Diám. ant-post. bifurcación garceta	rota	rota	rota
Diám. trans. bifurcación garceta	rota	rota	rota
Long. rámula sup. garceta	rota	rota	rota
Long. ramula inf. garceta	rota	rota	rota
Long. Total garceta	rota	rota	rota
Distancia garceta - 2° candil	130,6	123,9	109
Diám. ant- post. vara	23	20,2	18,5
Diám. trans. vara	17,4	18,6	19,4
Diám. ant- post. 2° candil	20	21,4	20,1
Diám. trans. 2° candil	14	14,1	14,3

CARACTERES	MLP N° 9-16 (Pf) (AI)	MLP N° 9-16 (Pf) (AD)	MLP N° 9-248 (Pf) (tipo)
Long. 2° candil	124	roto	roto
Distancia 2° - 3° candil	90	90,3	89
Diám. ant- post. 2° bifurcación	47,3	38,6	31
Diám. trans. 2° bifurcación	19,6	13,7	18
Diám. ant- -post. 3° candil	19,6	22	16,3
Diám. trans. 3° candil	14,7	14,7	14
Long. 3° candil	roto	roto	108
Distancia 3° candil - 4° candil	12,7	13	no se puede tomar
Diám. ant- post. 3° bifurcación	36,4	35,7	31,5
Diám. trans. 3° bifurcación	16	17,9	18
Diám. ant- post. 4° candil	19,4	17,3	roto
Diám. trans. 4° candil	16,5	18	roto
Diám. ant- post. 4° candil a nivel bifurcación	35	27,5	roto
Diám. trans. 4° candil a nivel bifurcación	15,4	14	roto
Long. 4° candil hasta horquilla de bifurcación	19,3	141	roto
Diám. ant- post. 4° bifurcación	29,7	30	no tiene
Diám. trans. 4° bifurcación	16	12,7	no tiene
Diám. ant- post. corona en su origen	no tiene	no tiene	no tiene
Diám. trans. corona en su origen	no tiene	no tiene	no tiene
Dist. origen corona a bifurcación de la misma	no tiene	no tiene	no tiene
Diám. ant- post. a nivel bifurcación de la corona-	no tiene	no tiene	no tiene
Diám. trans. a nivel bifurcación de la corona	no tiene	no tiene	no tiene
Envergadura	rota	rota	rota
Longitud total	485 (siguiendo la curvatura)	479 (siguiendo la curvatura)	rota