

LA EXTINCION DE LA MEGAFUNA EN LA PATAGONIA

LUIS ALBERTO BORRERO*

RESUMEN

La mayoría de las discusiones acerca de la extinción de la megafauna pleistocénica del sur de Sudamérica utilizan fechados radiocarbónicos que fechan depósitos dentro de los cuales se recuperaron huesos. Un análisis centrado en fechas taxón realizadas sobre hueso, cuero o excremento de mamíferos, la mayoría de los cuales son el resultado de recientes trabajos en la región de Última Esperanza, Chile, sugiere la necesidad de reorganizar el marco cronológico para el resto de Fuego-Patagonia. Además se presentan algunas implicaciones para la discusión del modelo de Desequilibrio coevolutivo.

THE MEGAFUNA EXTINCTION IN PATAGONIA

SUMMARY

Most chronological discussions of the extinction of the Pleistocene megafauna in Southern south America use radiocarbon dates made on deposits within which the bones were recovered. An analysis centered on taxon-dates made on mammal bone, hide or dung, the majority of which resulted from recent work in the ultima Esperanza region, Chile, suggest the need of reorganizing the chronological framework for the rest of Fuego-Patagonia. Moreover, some implications for the assesment of the model of Coevolutionary Disequilibrium are introduced.

INTRODUCCION

En este trabajo se presentará un suscinto análisis del tema de la extinción de

la megafauna pleistocénica en Fuego-Patagonia que, en lo cronológico, dependerá del concepto de fecha-taxón, y no de fechas de depósitos como ha ocurrido en los trabajos previos (i.e., Borrero 1984, Miotti 1993a). Se

* Programa de Estudios Prehistóricos (CONICET)
Facultad de Filosofía y Letras (UBA)

procurará mostrar que este cambio de perspectiva altera sustancialmente nuestra percepción del problema.

Para esta discusión es importante el concepto de fechas-taxón, o sea la datación de las últimas apariciones de una especie en el registro fósil (Grayson 1987). El uso que se hará en este trabajo de fecha-taxón, sin embargo, difiere del de Grayson. Este autor está interesado en disponer de muestras grandes de fechas, para luego someterlas a diferentes análisis estadísticos. Para ello extiende la datación obtenida en un depósito a todos los taxa representados en el mismo. Esta forma de operar ignora las complejidades de los procesos de formación. Hasta ahora la discusión se sustentó en la datación de los depósitos que contenían los huesos de megafauna; pero ese criterio ya no es suficiente. Solo por esa vía se pudo sostener que el mylodon sobrevivió hasta bien avanzado el Holoceno (Saxon 1976, Borrero 1977). Las complicaciones del registro arqueológico son suficientes como para dudar de la mera asociación física como criterio (ver Figini 1993). La confiabilidad de las asociaciones o de los fechados de los niveles inferiores de Los Toldos (Cardich *et al.* 1973), por ejemplo, son dudosas. Y esta es la base que utilizan muchos autores para referirse a últimas apariciones de megafauna. Hoy se requiere datar los restos mismos del animal, sean sus huesos, cuero o excrementos (ver Stafford *et al.* 1991). Esa información otorga un marco de referencia para discutir el lapso de la superposición temporal entre humanos y megafauna. La reorganización de la información que se presenta aquí también sirve, entre otras cosas, para discutir la aplicabilidad del modelo coevolutivo de extinción desarrollado por Graham y Lundelius (Graham y Lundelius 1984, Lundelius 1989).

CRONOLOGIA DE LA DESAPARICION DE LA FAUNA PLEISTOCÉNICA

Examinaremos los casos de las principales especies fósiles recuperadas en localidades fuego-patagónicas.

Hippidion saldiasi. Ha habido mucha discusión terminológica con respecto al caballo fósil (ver Alberdi *et al.* 1987). Más allá de

esta variedad, sus restos se recuperaron en Cueva del Mylodon (Alberdi y Prado 1992), Piedra Museo (AEP1) (Miotti 1993b), Los Toldos (Miotti 1993b), Las Buitreras (Sanguinetti 1976), Cueva Lago Sofía 1 y 4 (Prieto 1991), Cueva del Medio (Nami y Menegaz 1991) y en Fell, Pali Aike y Cerro Sota (Bird 1988). Con excepción de Cueva del Medio las fechas corresponden al depósito o son fechas-taxón de Mylodon. Si fuera válida la fecha de caballo fósil del Nivel 11 de Los Toldos, lo que resulta difícil de sostener sobre la base de la evidencia disponible, habría casi 4,000 años de hiato entre mínimas presencias de caballo en el mismo sitio, ya que a su registro en la capa 9 se le atribuye un fechado de 8,750 A.P. (Cardich *et al.* 1973). Esta última fecha de Los Toldos también debería ser revisada, o por lo menos debería ser aclarada su relación con lo que se quiere fechar (ver Borrero 1989 para algunas objeciones). No existen elementos para defender esta extensión temporal en la superposición caballo/humanos. La fecha de Pali-Aike, por otro lado, es una fecha mínima (Bird 1988: 107). Por ello no sirve para sostener su supervivencia en el Holoceno (contra Ochsenius 1985). La aplicabilidad al caballo de las fechas de la Tabla 1 está sujeta a múltiples interrogantes y las fechas de Cueva del Medio, hacia 10,800 A.P., constituyen la evidencia más confiable.

Mylodon darwini: Hay depósitos fechados conteniendo esta especie en varios sitios (Tabla 3). Es el único caso para el cual existen abundantes fechas-taxón (Tabla 4), aunque todas provienen de Ultima Esperanza. También se registra esta especie en Cerro Sota (Bird 1988), aunque sin fechados publicados. Durante mucho tiempo a este sitio se le asignó una asociación con restos humanos que, al ser fechados por AMS, mostraron tener solo ca. 4,000 años radiocarbónicos (Hedges *et al.* 1992).

Lama (Vicugna) gracilis (Tabla 5): Registrada en Los Toldos, Niveles 11 y 9 (Salemme y Miotti 1987: 45, Miotti 1993b), Piedra Museo (AEP 1) (Miotti 1993b). La fecha de AEP 1 aparentemente no es fecha-taxón, ya que se refiere a "una vértebra de camélido" (Miotti 1993a). También se registró, sin fe-

chado publicado, en El Ceibo (Miotti 1993a). Ver Menegaz *et al.* (1989) para casos pampeanos. Todas las fechas son de depósitos, no hay fechas-taxón.

Palaeolama: En Monte Verde (Casamiquela y Dillehay 1989). Sin fecha-taxón.

Lama sp. Son restos de gran tamaño, que no se pueden asignar a guanaco, *Hemiauchenia* o a *Palaeolama* (Nami y Menegaz 1991: 122). Se registran en Cueva del Medio (Nami y Menegaz 1991) y en Tres Arroyos (Mengoni Goñalons 1987). Están en depósitos datados (ver Tabla 1), pero en ninguno de los dos casos se dispone de fecha taxón. En trabajos posteriores de Nami se presentan fechados sobre restos de *Lama cf. owenii* (Tabla 6), sin aclarar su relación con los materiales informados previamente (Nami y Nakamura 1995).

Macrauchenia sp. Solo se ha asignado una segunda falange en Cueva del Mylodon, nivel C (Nordenskiöld 1900: 16). No hay fecha taxón.

Smilodon sp. Los únicos registros son de Cueva Lago Sofia 4 (Canto 1991) y de Cueva del Mylodon (ver Prieto 1991). El último es dudoso. Al caso de Lago Sofia le corresponde la fecha de depósito indicada en la Tabla 1. No hay fecha-taxón.

Canis (Duscicyon) avus: Además de los casos de la Tabla 7 se lo registró en Cueva Las Buitreras (Caviglia 1976-1980), y en Los Toldos (Cardich *et al.* 1978)¹ pero sin fechados. Parte del material de Tres Arroyos Nivel III (Caviglia 1985-86) ha sido considerado como redepositado por roedores (Massone 1987: 51). En ese sitio también hay material atribuido a esta especie en los depósitos inferiores (Mengoni Goñalons 1987). En Cueva del Medio hay restos en superficie (Borrero *et al.* 1988). Sobre la base de fechas de depósitos en Pampa (Tonni y Politis

1981) y en Patagonia [Punta Bustamante] (Miotti y Berman 1988) se sugiere que este taxón perdura hasta el Holoceno. Pero la ausencia de fechas-taxón obliga a ser cautos.

Panthera onca mesembrina (Tabla 8): El fechado de Cueva del Mylodon es el único directamente atribuible a un sector del depósito en que se recuperó un metapodio de pantera. De todas maneras es difícil atribuir directamente esa fecha al hueso. En ese sitio existen abundantes restos, todos indirectamente relacionados con las fechas de los depósitos de excrementos (Tabla 4). En Cueva del Medio los huesos están por debajo de los niveles fechados. No hay fechas-taxón.

Cuvieronius sensu Casamiquela (Mastodonte). Existe una fecha-taxón, procedente de Monte Verde, con un resultado de $11,990 \pm 200$ A.P. (TX-3760), sobre colágeno de húmero (Dillehay y Pino 1989).

Gliptodontidae. Existe un solo caso para Patagonia². Emperaire informó sobre restos de gliptodonte en Cueva Fell (Emperaire 1988: 82), pero parecen ser restos paleontológicos muy antiguos, de la Formación Palomares, de 15 a 18 millones de años (Marshall y Salinas 1989-90).

DISCUSION

En resumen, sólo hay fechas taxón para *Mylodon darwini* y caballo fósil. Esto significa que nuestro manejo de la extensión temporal de las demás especies de megafauna extinguida es muy débil, y que está expuesto a la falta de control sobre procesos postdeposicionales. A partir de esto una serie de posiciones necesitan revalorización. Por ejemplo, en la literatura se encuentran expresiones tales como:

"*Hippidion saldiasi*, está restringido al intervalo temporal entre 13,000 y 8,500 BP en la región Patagónica de Argentina y Chile" (Alberdi y Prado 1992: 278).

¹ Este material fué atribuido a *Canis familiaris* (Cardich *et al.* 1978), lo mismo que el correspondiente a los niveles inferiores de Cueva Fell (Clutton-Brock 1988). Esta identificación ha sido disputada por Caviglia (1985-86) quién lo atribuye a *Duscicyon avus*.

² Hay referencias a conjuntos paleontológicos que incluyen gliptodontes, pero ninguno está fechado (ver Menegaz *et al.* 1990).

“Se confirma la supervivencia de la ‘megafauna pleistocénica’, al menos hasta el 8,000 A.P.” (Menegaz *et al.* 1990: 156).

Esta extensión temporal al Holoceno temprano es indefendible. Para Patagonia, simplemente, faltan datos que la respalden.

Paradójicamente, el caso más citado de supervivencia postglacial es el de *Mylodon darwini* (Borrero 1977, Saxon 1976, 1979, Sutcliffe 1985, Ochsnius 1985), justamente aquel para el que existen abundantes fechas-taxón que claramente marcan una desaparición en el Pleistoceno tardío. Un reanálisis estratigráfico en Cueva del Mylodon (Borrero *et al.* 1991) mostró que la base sobre la cual se había sostenido la supervivencia era endeble.

El caso de Ultima Esperanza es, entonces, uno de los mejor estudiados en el sur de Sudamérica, y difiere totalmente del caso patagónico en general. En Ultima Esperanza hay casos, como el de la pantera patagónica que carecen de registros posteriores al 12,000 A.P., aún utilizando fechas de depósitos. En la Patagonia centro-sur está el caso del mastodonte con una fecha-taxón de más de 12,000 años. El mylodon desaparece casi en el 10,000 A.P.. El caso del caballo, principalmente por las fechas de Cueva del Medio, puede ser semejante. No está bien definido el caso del zorro extinguido, aunque algunos elementos sugieren su supervivencia holocénica.

Por contraste en el resto de la Patagonia continental carecemos completamente de fechas-taxón y otras fechas que se manejan dependen excesivamente de asociaciones poco sustentadas. La falta de presencias en contextos tardíos del Pleistoceno (cf. palaeolama, pantera patagónica) puede ser un indicador de extinción previa (ver Grayson 1987).

Una alternativa que se ha considerado es pensar en procesos y secuencias de extinción regionales (Borrero 1977), pero la calidad de la información impide una evaluación. Se sugiere entonces que la mayor parte de la información de la Patagonia debe ponerse en duda. De manera que, aunque es posible que Ultima Esperanza y el resto de Patagonia tengan registros temporales diferentes, aún ese caso no puede defenderse por

falta de fechas taxón fuera de Ultima Esperanza.

Resumiendo, parece defendible que: el mastodonte llega hasta aproximadamente el 12,000 A.P., el caballo hasta el 10,800 A.P., el mylodon hasta el 10,000 A.P. y el zorro extinguido hasta el Holoceno tardío. Carecemos de evidencia confiable sobre las fechas de desaparición de las restantes especies extinguidas. Las diferencias cronológicas apuntadas no están sustentadas en un número suficiente de fechados radiocarbónicos, pero si se mantuvieran podrían considerarse varias implicaciones.

Según Grayson (1987) una implicación principal que surge del hecho de reconocer un período de extinción mayor que el comúnmente aceptado, es que las hipótesis globales clásicas (depredación humana, cambio climático) deberían ser modificadas. Como se observó que ese es probablemente el caso en Patagonia, examinaremos la propuesta de Grayson con mayor detenimiento.

TEMPO

En Norte América pareciera que el período de extinciones se extiende más allá de los 2,000 años comprendidos entre 12,000 y 10,000 A.P., donde solo siete de los 38 géneros extinguidos tienen fechas que caen en ese lapso (Grayson 1989). La consideración preliminar de fechas-taxón y de ciertas fechas de depósitos muestra un panorama semejante para Patagonia. De ser así no estaríamos tratando con un evento, sino con un proceso a largo plazo, el que abarca desde ca. 13,000 hasta ca. 2,500 A.P.³

El ejemplo de Norteamérica muestra que los lapsos extendidos de extinción son más una norma que una excepción. Esto transforma la visión un tanto esencialista que asimilaba la presencia de megafauna al

³ También existen en el mundo ejemplos de extinciones rápidas. Recordemos que el caso de Madagascar, donde la extinción es muy reciente (Holoceno tardío) y las causas parecen ser múltiples, mostró que se necesitaron unos 1,000 años para que se cumpliera el proceso (Dewar 1984, Burney 1993). En Nueva Zelanda la moa se extinguió en unos 600-800 años y la causa principal parece haber sido la acción humana directa e indirecta (Anderson 1984).

Pleistoceno y su ausencia al Holoceno. Para la definición temporal disponible en Fuego-Patagonia esa caracterización es demasiado estrecha. Resulta posible considerar depósitos pleistocénicos, o sea previos a 10,000 A.P., que no incluyen algunos de los elementos clave de la fauna del Pleistoceno. Es necesario entonces desacoplar las faunas, pues es probable que no desaparezcan al mismo tiempo.

También resulta necesario, para evaluar el tema de la extinción, buscar información para momentos previos a la dispersión humana. Solo recientemente se explotó este aspecto en las muestras de Cueva del Mylodon, y se obtuvo alguna información en Dos Herraduras Oeste (Borrero *et al.* 1991, Massone *et al.* 1993), Lago Sofía 1 y 4 (Prieto 1991, Borrero *et al.* 1997) y Cueva del Medio (Nami y Menegaz 1991: 121) para muestras no asociadas con humanos. Pero estamos muy lejos de conocer los rangos temporales de las especies involucradas, inclusive el rango local (ver MacFadden 1992).

¿FAUNAS DISARMONICAS O PROMEDIADAS?

Dentro de las hipótesis más modernas para explicar la extinción hay que considerar la hipótesis de las llamadas 'Faunas disarmónicas' (Lundelius 1989). Básicamente dice que durante el Pleistoceno hubo mayor diversidad de habitats, implicando una mayor diversidad de especies y la formación de conjuntos faunísticos con elementos hoy alopátricos. Esas condiciones ocurrirían con climas en los que los extremos en temperatura estaban más cercanos. La extinción y la alopatria actual son dos resultados de la disminución en la diversidad de habitats. Esta hipótesis tiene aplicabilidad en Patagonia sobre la base de las características ambientales (aparentemente sin análogos actuales) definidas para el Pleistoceno Superior. Tiene buen poder explicativo, pero está limitada por el escaso conocimiento de los procesos de formación de sitios. Como veremos, este es un prerequisite para su aplicación. No podemos dejar de lado ese tema sin discusión como lo hacen Graham y Lundelius (1984: 224).

Para Patagonia se había sostenido que: "Probably, the absence of this flightless

bird (*Rhea americana*) in the upper levels of the sequence and the presence of another related bird (*Pterocnemia pennata*) are due to the fact that the ecological niche left by the former species when it searched for refuge to the north, was occupied by *P. pennata*, the species living in Los Toldos area at present ... This situation could indicate an environmental deterioration" (Salemme y Miotti 1987: 45-6). Pero posteriormente Miotti halló restos de *Pterocnemia pennata* y *Rhea americana* en un mismo depósito en Piedra Museo (Miotti 1993b), transformándolo entonces en un caso interpretable a la luz del modelo de Lundelius.

Sobre la base de faunas asociadas en ese depósito Miotti sostiene que: "...entre 11,000 y 10,000 A.P. las condiciones de la Patagonia extrandina deben haber sido diferentes a las actuales, pero con ciclos alternantes de mayor humedad que habrían permitido el desarrollo de condiciones más erémicas que las actuales con la concomitante persistencia de especies que hoy se registran más al norte" (Miotti 1993b: 9). La información palinológica (Markgraf 1985, 1988) y paleoentomológica (Ashworth y Markgraf 1989) disponible para distintos sectores patagónicos también atestiguan cambios para esos tiempos.

Según la hipótesis de Lundelius se puede sugerir que la existencia de ambientes más equilibrados es parte de la explicación. Las alternativas, entonces, son: (1) Son faunas disarmónicas, o (2) Sus rangos temporales no están superpuestos y la alternativa de deterioro ambiental planteada originalmente por Salemme y Miotti es más consistente. El caso no se puede resolver en este momento, pues es necesario saber el verdadero rango cronológico implicado antes de defender una hipótesis de simpatria.

Situaciones semejantes también se pueden defender para la Cueva Tixi en la zona pampeana, durante el Holoceno tardío. En ese caso: (1) La fauna del Conjunto A (Niveles 3 a 8), presentada como una 'fauna transicional', tiene una "definida influencia de elementos brasílicos, pero aún acompañada por supérstites centrales y/o patagónicos" (Tonni *et al.* 1988: 108). (2) El sitio la Toma incluye: "species from Patagonian and Central Dominions (*L. guanicoe*, *Dolichotis*

patagonum, *Zaedyus pichiy*) and the Pampasic Dominion (*Ozotoceros bezoarticus*, *Chaetophractus villosus*) whose association indicates arid or semiarid environments ... Only two species from Subtropical stock were recorded (*Dasyus hybridus* and *Cavia aperea*)" (Salemme y Miotti 1987: 46).

Tonni tuvo en cuenta la alternativa de que estos y otros ejemplos sean "el resultado de los rápidos cambios climático-ambientales del Holoceno (y del Pleistoceno) que provocan la superposición de los rangos de distribución de especies alopatridas" Tonni (1990: 13). Para La Toma, en cambio, se ha concluido que: "... the hunters who inhabited the site would have been in a transitional adaptative situation during which the environmental conditions would be changing" (Salemme y Miotti 1987: 46). Para Piedra Museo se postulan condiciones más erémicas (Miotti 1993b: 9). En todos estos casos queda sin discusión la alternativa de que estemos enfrentados a muestras promediadas.

En los ejemplos que vimos se toma cada fauna como indicativa de un tipo de clima y ambiente. Este uso oscurece la posibilidad de reconocer ambientes carentes de análogos actuales, dado que los rangos de tolerancia de distintas especies no son totalmente conocidos. Pero este es también el problema del modelo de las faunas disarmónicas.

Se puede decir que uno de los problemas generales para nuestra comprensión del fenómeno de extinción es que el tema ha sido tratado en un nivel ecológico, esto es en una escala temporal corta, cuando este requiere un análisis a largo plazo. Por ejemplo, vimos que la casuística patagónica-pampeana no se limita a la Transición Pleistoceno-Holoceno, sino que se extiende varios miles de años más allá. Cuando se aplican estas escalas nos enfrentamos con ciertos hechos: (1) si no hay fechas taxón no podemos separar las faunas que fueron contemporáneas de las temporalmente desacopladas, (2) eso invita a una conclusión en la línea de Lundelius, pero con pobre sustento por no poder discutir la hipótesis de que se trata de muestras promediadas, o a otras interpretaciones climáticas poco defendibles por los mismos motivos.

Se sugiere que es necesario defender la reconstrucción climática con información

independiente de las faunas, más directamente relacionada con el clima (i.e. polen, ostrácodos, isótopos estables), y usar las grandes faunas para discutir posibles cambios de rango o de conducta. Usar a estas últimas propiedades como indicadores de cambio climático es muy peligroso, dada su natural flexibilidad (Cf. Sunquist y Sunquist 1989).

Desde el punto de vista metodológico estas discusiones requieren fechas-taxón y análisis de procesos de formación. Bajo estas condiciones se puede atacar el problema de las muestras promediadas.

Incidentalmente mencionemos que para el caso de Pampa se da una situación interesante en términos del modelo de Lundelius. Este se presenta como una alternativa al modelo defendido por Tonni acerca de las invasiones de fauna brasílica, pero la cronología es holocénica. Luego, no acarreraría necesariamente extinción masiva, lo que le resta fuerza a la especificidad del argumento de Lundelius. Los ambientes y climas con menos extremos en sus temperaturas y capaces de albergar especies hoy alopatridas pueden existir en cualquier momento, no exclusivamente en el Pleistoceno Superior. El caso reseñado del zorro extinguido lleva a la misma conclusión, no solo porque su desaparición ocurre en el Holoceno, sino porque este pudo ocurrir por hibridización con otras especies (Berman y Tonni 1987), con lo que sería un ejemplo de transformación, y no de extinción (ver Peters *et al.* 1994).

EXPLICACION GLOBAL

A pesar de defender el desacople entre los procesos de extinción en distintas regiones, sostenemos que puede existir un mecanismo global. Pensamos en los cambios climáticos ocurridos a fines del Pleistoceno (ver Clapperton 1993), y en que estos produjeron diferentes procesos en distintas regiones. Es decir, las variables precipitación, temperatura, cobertura vegetal, calidad de los pastos y otras, debieron asumir diferentes valores en diferentes regiones, determinando diferentes condiciones y velocidades de extinción. En algunas regiones la acción humana pudo ser un factor contribuyente. Una implicación de este modelo es una secuencia

cronológica diferencial para la extinción en distintas regiones. Por ello, y a diferencia de Grayson (1987), no pensamos que las fechas holocénicas de extinción en islas oceánicas (Lister 1993, Burney 1993, Vartanyan *et al.* 1993) o la existencia de un lapso prolongado de extinción en Patagonia impliquen que la causa climática es indefendible (ver Burney 1993).

Finalmente queremos resaltar la necesidad de conducir estos estudios en escalas amplias, y no restringir los análisis a los componentes faunísticos. La extinción pudo producir un efecto sobre la diversidad vegetal. Owen-Smith sugirió que los animales más grandes se extinguen primero, y que eso desata una serie de cambios en las comunidades de plantas y produce extinciones de especies menores (Owen-Smith 1988)⁴. Esta hipótesis puede ser discutida con fechas-taxón y con material paleoecológico. Entendemos que nuestra comprensión del elusivo tema de la

extinción se basará menos en tratar de recorarlo temporal o espacialmente, que en ampliar las escalas de análisis.

AGRADECIMIENTOS

A Andrew P. Carrant, del Museo Británico (Natural History) de Londres. A Pedro Cárdenas, Mateo Martinic y Alfredo Prieto del Instituto de la Patagonia, de Punta Arenas. A Craig Morris y al desaparecido John Hyslop del American Museum of Natural History de New York.

⁴ Un análisis general de herbivoría terrestre mostró la existencia "residual" de plantas con adaptaciones contra la depredación de grandes herbívoros, probablemente la megafauna pleistocénica (Bucher 1987, ver también Janzen y Martin 1981, Janzen 1988).

TABLA 1

Depósitos fechados que contienen restos de *Hippidion saldiasi* o de 'caballo fósil' en contextos fechados de Patagonia.* = Nami y Menegaz (1991) corrigen a Nami (1987), donde decía "Carbón". ** = El material asignado a *Hippidion* sp. se recuperó por debajo de los niveles fechados. *** Martinic 1996

Sitio	Fecha	Sigla	Observación
Piedra Museo AEP 1	10.400 ± 80	AA-8428	vértebra de camélido
Los Toldos, Nivel 11	12.600 ± 600	no tiene	carbones sueltos
Los Toldos, Nivel 9	8.750 ± 480	no tiene	carbones
Cueva del Mylodon	varias	-	ver Tabla 4
Dos Herraduras 3	dos	-	ver Tabla 4
Cueva del Medio	9.595 ± 115 9.770 ± 70 10.310 ± 70 10.350 ± 130 10.430 ± 80 10.550 ± 120 10.930 ± 230 11.570 ± 100*** 11.990 ± 100*** 12.390 ± 180	PITT-0344 Beta-40281 CrN-14913 Beta-58105 Beta-52522 GrN-14911 Beta-39081 AA-12578 AA-12577 PITT-0343	Carbón Hueso Carbón Hueso quemado Carbón Hueso quemado* Carbón Hueso Hueso Hueso quemado*
Cueva Lago Sofía 1	11.570 ± 60 10.910 ± 260***	PITT-0684 A-7283	carbones de fogón Carbón
Cueva Lago Sofía 4	11.590 ± 100 13.400 ± 90***	PITT-0940 AA-11498	Vértebra mylodon H. dérmico
Cueva Fell	10.080 ± 160 10.720 ± 300 11.000 ± 170	I-5146 W-915 I-3988	Carbón Carbón Carbón
Pali Aike	8.639 ± 450	C-485	huesos de guanaco, mylodon y caballo
Tres Arroyos	11.880 ± 25	Beta-20219	Carbón
Tres Arroyos	10.420 ± 420	Dic-2733	Hueso sin determinar
Tres Arroyos	10.280 ± 110	Dic-2732	Hueso camélido

TABLA 2
 Fechas para *Hippidion saldiasi*.

Sitio	Fecha	Sigla	Observación
Cueva del Medio	10.710 \pm 100	NUTA-1811	Vértebra caballo
Cueva del Medio	10.860 \pm 160	NUTA-2331	Tibia caballo

TABLA 3

Depósitos fechados que contienen *Mylodon* sp. (excluyendo fechas-taxon) (ver Tabla 4)

Sitio	Fecha	Sigla	Observaciones
Cueva Lago Sofía 1	11.570 \pm 60	PITT-0684	carbones de fogón
Cueva Fell	varios	-	Ver Tabla 1
Tres Arroyos	varios	-	Ver Tabla 1.
Cueva del Medio	Varias	-	Ver Tabla 1

TABLA 4

Fechas para *Mylodon* sp. (Borrero *et al.* 1988)* = Ultima aparición fechada # = Long y Martin 1974: 639
 ** Martinic 1996

Sitio	Fecha	Sigla	Observaciones
Dos Herraduras 3*	11.380 \pm 150	LP- 421	Costilla mylodon
Dos Herraduras 3	12.825 \pm 110**	AA-12574	Hueso mylodon
Cueva del Mylodon*	10.200 \pm 400	Sa-49	excrementos
Cueva del Mylodon	10.400 \pm 330	A-1391	cuero
Cueva del Mylodon	10.575 \pm 400	GX-6248	excrementos
Cueva Lago Sofía 1*	12.990 \pm 490	PITT-0939	huesos mylodon
Cueva del Mylodon	10.832 \pm 400	C-484	excrementos
Cueva del Mylodon	10.880 \pm 300	GX-6243	excrementos
Cueva del Mylodon	11.775 \pm 480	GX-6246	excrementos
Cueva del Mylodon	11.810 \pm 229	BM-1210	excrementos
Cueva del Mylodon	11.905 \pm 335	GX-6247	excrementos
Cueva del Mylodon	12.020 \pm 460	GX-6244	excrementos
Cueva del Mylodon	12.240 \pm 150	A-2447	excrementos
Cueva del Mylodon	12.270 \pm 350	A-2445	excrementos
Cueva del Mylodon	12.285 \pm 480	GX-6245	excrementos
Cueva del Mylodon	12.308 \pm 288	BM-1210B	excrementos
Cueva del Mylodon	12.496 \pm 148	BM-1209	excrementos
Cueva del Mylodon	12.552 \pm 128	BM-1375	excrementos
Cueva del Mylodon	12.870 \pm 100	A-2448	excrementos
Cueva del Mylodon	12.984 \pm 76	BM-728	colágeno hueso mylodon
Cueva del Mylodon	13.183 \pm 202	BM-1208	colágeno hueso mylodon
Cueva del Mylodon	13.260 \pm 115	LU-794	colágeno hueso mylodon
Cueva del Mylodon	13.470 \pm 189	A-2446	excrementos
Cueva del Mylodon	13.500 \pm 470	NZ-1680	cuero
Cueva del Mylodon	13.560 \pm 180	A-1390	excrementos
Cueva del Mylodon	11.330 \pm 140	LP-255	excrementos
Cueva del Mylodon	12.570 \pm 160	LP-257	excrementos
Cueva del Mylodon	10.812 \pm 325	LP-34	excrementos
Cueva del Mylodon	10.377 \pm 481	LP-49	colágeno hueso
Cueva del Mylodon	13.500 \pm 410	R-4299	cuero#

TABLA 5

Depósitos fechados que tienen restos de *Lama (Vicugna) gracilis*. * = Salemmé y Miotti (1987: 45)

Sitio	Fecha	Sigla	Observaciones
Piedra Museo AEP 1	10.400 ± 80	AA-8428	vértebra de camélido
Los Toldos Nivel 11	12.600 ± 600	no tiene	carbones sueltos
Los Toldos Nivel 9*	8.750 ± 480	no tiene	carbones

TABLA 6

Fechas para *Lama cf. owenii*.

Sitio	Fecha	Sigla	Observación
Cueva del Medio	10.430 ± 100	NUTA-1734	Fg. metapodio
Cueva del Medio	10.960 ± 150	NUTA-2330	Falange
Cueva del Medio	11.040 ± 250	NUTA-2197	Fg. diáfisis
Cueva del Medio	11.120 ± 130	NUTA-1737	Epífisis metapodio

TABLA 7

Depósitos fechados que contienen restos de *Canis (Dusicyon) avus*.

Sitio	Fecha	Sigla	Observaciones
Pali Aike	8.639 ± 450	C-485	Huesos de guanaco, mylodon y caballo
Punta María 2	ca. 300 A.P.		
Tres Arroyos	Varias	-	Nivel V, Ver Tabla 1
Tres Arroyos	700 ± 70		carbón, Nivel III
Punta Bustamante	ca. 3.000 A.P.		Mansur-Franchomme 1988
Cueva Fell	Varias para niveles inferiores	-	Ver Tabla 1
Cueva Fell	6.485 ± 115	I-5140	Carbón
Cueva Fell	6.560 ± 115	I-5141	Carbón
Cueva Fell	6.740 ± 130	I-5138	Carbón
Cueva Fell	8.180 ± 135	I-5142	Carbón
Cueva Fell	8.480 ± 135	I-5143	Carbón
Cueva Fell	9.030 ± 230	I-5145	Carbón y sedimento
Cueva Fell	9.100 ± 150	I-5144	Carbón
Cueva del Mylodon	ca. 5.500 A.P.		Carbones; probable redepositación (Borrero <i>et al.</i> 1991)

TABLA 8

Depósitos con restos de *Panthera onca mesembrina*.

Sitio	Fecha	Sigla	Observaciones
Cueva del Mylodon	13.183 ± 202	BM-1208	Colágeno Mylodon, Trinchera 2, Nivel 10 (Saxon 1979)
Cueva del Medio	pre-niveles fechados	-	Ver Tabla 1

BIBLIOGRAFIA

- ALBERDI, M.T. Y J.L. PRADO, 1992. El registro de *Hippidion* Owen, 1869 y *Equus (Amerhippus)* Hofstetter, 1950 (Mammalia, Perissodactyla) en América del Sur. *Ameghiniana* 29(3): 265-284
- ALBERDI, M.T., A. MENEGAZ Y J.L. PRADO, 1987. Formas terminales de *Hippidion* (Mammalia, Perissodactyla) de los yacimientos del Pleistoceno tardío-Holoceno de la Patagonia (Argentina y Chile). *Estudios Geológicos* 43: 107-115
- ANDERSON, A., 1984. The Extinction of Moa in Southern New Zealand. *Quaternary Extinctions* (Ed. R. Klein y P.S. Martin), pp. 728-740, The University of Arizona Press, Tucson
- ASHWORTH, A.C. Y V. MARKGRAF, 1989. Climate of the Chilean Channels between 11,000 to 10,000 yr B.P. based on Fossil Beetle and Pollen Analyses. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 61-74
- BERMAN, W.D. Y E. P. TONNI, 1987. *Canis (Dusicyon) avus* Burmeister, 1864 (Carnivora, Canidae) en el Pleistoceno tardío y Holoceno de la Provincia de Buenos Aires. Aspectos sistemáticos y bioestratigráficos relacionados. *Ameghiniana* 24(3-4): 245-50
- BIRD, J., 1988. *Travels and Archaeology in South Chile* (Ed. by J. Hyslop), University of Iowa Press, Iowa City
- BORRERO, L.A., 1977. La extinción de la megafauna: Su explicación por factores concurrentes. La situación en Patagonia austral. *Anales del Instituto de la Patagonia* 8: 81-93
- BORRERO, L.A., 1983. Los factores de extinción de la megafauna: la hipótesis de competencia interespecífica. *Arqueología Contemporánea* 1: 38-48, Buenos Aires
- BORRERO, L.A., 1984. Pleistocene Extinctions in South America. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 2: 115-125, Balkema, Amsterdam
- BORRERO, L.A., 1989. Replanteo de la arqueología patagónica. *Interciencia* 14: 127-135, Caracas
- BORRERO, L.A., J.L. LANATA Y F. BORELLA, 1988. Reestudiando huesos: nuevas consideraciones sobre sitios de Ultima Esperanza. *Anales del Instituto de la Patagonia* (Serie Ciencias Sociales) 18: 133-56, Punta Arenas
- BORRERO, L.A., J.L. LANATA Y P. CARDENAS, 1991. Reestudiando cuevas: nuevas excavaciones en Ultima Esperanza, Magallanes. *Anales del Instituto de la Patagonia* (Serie Ciencias Sociales) 20: 101-110, Punta Arenas
- BORRERO, L.A., F.M. MARTIN Y A. PRIETO, 1997. La Cueva Lago Sofía 4, Ultima Esperanza: una madriguera de felino del Pleistoceno tardío. *Anales del Instituto de la Patagonia* 25 (Serie Ciencias Sociales)
- BUCHER, E.H., 1987. Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 265-273
- BURNEY, D.A., 1993. Recent Animal Extinctions: Recipes for Disaster. *American Scientist* 81: 530-541
- CANTO, J., 1991. Posible presencia de una variedad de *Smilodon* en el Pleistoceno tardío de Magallanes. *Anales del Instituto de la Patagonia* 20: 96-99, Punta Arenas
- CARDICH, A., L. CARDICH Y A. HAJDUK, 1973. Secuencia arqueológica y cronología radiocarbónica de la Cueva 3 de Los Toldos. *Relaciones* 7: 87-122
- CARDICH, A., E.P. TONNI Y N. KRISCAUTSKY, 1978. Presencia de *Canis familiaris* en restos arqueológicos de Los Toldos. *Relaciones* 11: 115-19
- CASAMIQUELA, R. Y T.D. DILLEHAY, 1989. Vertebrate and invertebrate

- faunal analysis. *Monte Verde. A Late Pleistocene Settlement in Chile* (Ed. T.D. Dillehay), pp.205-210, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- CAVIGLIA, S.E., 1976-1980. La presencia de *Dusicyon avus* (Burmeister), 1846 en la capa VIII de la cueva "Las Buitreras" (Patagonia, Argentina): su relación con otros hallazgos en Patagonia. *Runa* 13: 31-33
- CAVIGLIA, S.E., 1985-86. Nuevos restos de cánidos tempranos en sitios arqueológicos de Fuego-Patagonia. *Anales del Instituto de la Patagonia* (Serie Ciencias Sociales) 16: 85-94
- CLAPPERTON, C., 1993. *Quaternary Geology and Geomorphology of South America*. Elsevier Science Publisher B.V.. Amsterdam.
- CLUTTON-BROCK, J., 1988. The Carnivore Remains Excavated at Fell's Cave in 1970. *Travels and Archaeology in South Chile* (Ed. J. Hyslop), pp. 188-195, University of Iowa Press, Iowa City
- DEWAR, R.E., 1984. Extinctions in Madagascar. The Loss of the Subfossil Fauna. *Quaternary Extinctions* (Ed. R. Klein y P.S. Martin), pp. 574-593, The University of Arizona Press, Tucson
- DILLEHAY, T.D. Y M. PINO, 1989. Stratigraphy and Chronology. *Monte Verde. A Late Pleistocene Settlement in Chile* (Ed. T.D. Dillehay) pp. 133-145, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- EMPERAIRE, J., 1988. Paisajes y hombres prehistóricos de la Patagonia. *Anales del Instituto de la Patagonia* (Serie Ciencias Sociales) 18: 79-94, Punta Arenas
- FIGINI, A.J., 1993. Geocronología: métodos de datación en el Cuaternario. Publicaciones LATYR, CONICET-UNLP
- GRAHAM, R. Y E. LUNDELIUS, 1984. Coevolutionary Disequilibrium and Pleistocene Extinctions. *Quaternary Extinctions* (Ed. R. Klein y P.S. Martin), pp. 223-249, The University of Arizona Press, Tucson
- GRAYSON, D.K., 1987. An analysis of the chronology of Late Pleistocene extinctions in North America. *Quaternary Research* 28: 281-289
- GRAYSON, D.K., 1989. The Chronology of North American Late Pleistocene Extinctions. *Journal of Archaeological Science* 16: 153-165
- HEDGES, R.E.M., R.A. HOUSLEY, C.R. BRONK Y G.J. VAN KLINKEV, 1992. Radiocarbon Dates from the Oxford AMS System: *Archaeometry* Datelist 15. *Archaeometry* 34: 337-357
- JANZEN, D.H., 1986. Chihuahua desert nopalares: defaunated big mammal vegetation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 595-636
- JANZEN, D.H. Y P.S. MARTIN, 1981. Neotropical anachronisms: the fruits the Gonphotheres ate. *Science* 215: 19-23
- LISTER, A.M., 1993. Mammoths in Miniature. *Nature* 362: 288-289
- LONG, A. Y P.S. MARTIN, 1974. Death of American Ground Sloths. *Science* 186: 638-640
- LUNDELIUS, E., 1989. The implications of disharmonious assemblages for Pleistocene Extinctions. *Journal of Archaeological Science* 16: 407-417
- MACFADDEN, B.J., 1992. Interpreting extinction from the fossil record: methods, assumptions, and case examples using horses (Family Equidae). *Extinction and Phylogeny* (Ed. M.J. Novacek and Q.D. Wheeler), pp. 17-45, Columbia University Press, New York
- MANSUR-FRANCHOMME, M.E., 1988. Estudios arqueológicos en sitios costeros al Norte del Río Gallegos, Provincia de Santa Cruz: la zona de Punta Bustamante. *Resú-*

- menes IX Congreso Nacional de Arqueología Argentina, pp. 74-75, Buenos Aires
- MARKGRAF, V., 1985. Late Pleistocene Faunal Extinctions. *Science* 228: 1110-1112
- MARKGRAF, V., 1988. Fell's Cave: 11,000 years of Changes in Paleoenvironments. *Travels and Archaeology in South Chile* (Ed. by J. Hyslop), pp. 196-201, University of Iowa Press, Iowa City
- MARSHALL, L. Y P. SALINAS, 1989-90. Vertebrados continentales del Mioceno Inferior de Magallanes (Chile), *Anales del Instituto de la Patagonia* (Serie Ciencias Naturales) 19(1): 27-38
- MARTINIC, M., 1996. La Cueva del Milodon: Historia de los hallazgos y otros sucesos. Relación de los estudios realizados a lo largo de un siglo (1895-1995). *Anales del Instituto de la Patagonia* 14 (Serie Ciencias Sociales): 43-80
- MASSONE, M., 1987. Los cazadores paleoindios de Tres Arroyos (Tierra del Fuego). *Anales del Instituto de la Patagonia* (Serie Ciencias Sociales) 17: 47-59
- MASSONE, M. L.A. BORRERO, F.M. MARTIN Y P. CÁRDENAS, 1993. Investigaciones arqueológicas en Dos Herraduras, Ultima Esperanza. Informe National Geographic Society- Universidad de Magallanes, MS
- MENEGAZ, A., F.J. GOIN Y E. ORTIZ JAUREGUIZAR, 1989. *Lama (Vicugna) gracilis* (Artiodactyla, Camelidae) del Pleistoceno tardío de la región pampeana (Argentina): Aspectos sistemáticos, ecológicos y bioestratigráficos. *Ameghiniana* 26: 153-172
- MENEGAZ, A., M. SALEMME Y L. MIOTTI, 1990. Extinciones plaeistocénicas: un aporte zooarqueológico. *Resúmenes Expandidos* (Ed. M. Iriondo y C. Cerrutti), pp. 154-158, Paraná
- MENEGAZ, A., G.L. MENGONI GOÑALONS, 1987. Modificaciones culturales y animales en los huesos de los niveles inferiores del sitio Tres Arroyos 1 (Tierra del Fuego, Chile). *Anales del Instituto de la Patagonia* (Serie Ciencias Sociales) 17: 61-65, Punta Arenas
- MIOTTI, L., 1993a. La ocupación humana de la Patagonia austral durante el Holoceno. *El Holoceno en la Argentina* (M. Iriondo Ed.) Vol. 2, pp. 94-130, CADINQUA
- MIOTTI, L., 1993b. Piedra Museo, nuevos datos para la ocupación Pleistocénica en Patagonia. Trabajo presentado a las Segundas Jornadas de Arqueología de la Patagonia, Puerto Madryn
- MIOTTI, L. Y W. D. BERMAN, 1988. Mámíferos del Holoceno tardío de Punta Bustamante, Provincia de Santa Cruz, Argentina. *Resúmenes V Jornadas de Paleontología de Vertebrados*, pp. 68-9, La Plata
- NAMI, H.G. Y A. MENEGAZ, 1991. Cueva del Medio: aportes para el conocimiento de la diversidad faunística hacia el Pleistoceno/Holoceno en Patagonia austral. *Anales del Instituto de la Patagonia* (Serie Ciencias Sociales) 20: 117-132, Punta Arenas
- NAMI, H.G. Y T. NAKAMURA, 1995. Cronología radiocarbónica con AMS sobre muestras de hueso procedentes del sitio Cueva del Medio (Ultima Esperanza, Chile). *Anales del Instituto de la Patagonia* (Serie Ciencias Sociales) 23: 125-133, Punta Arenas
- NORDENSKIÖLD, E., 1900. Jackttagelser Ochfynd y Grottor vid Ultima Esperanza y Sydvestra Patagonien. *Konglingas Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar* 33(3): 1-24, Helsinki
- OCHSENIUS, C., 1985. Pleniglacial Desertization, Large-animal Mass Extinction and Pleistocene-Holocene Boundary in South America. *Revista de Geografía Norte Grande* 12: 35-47
- OWEN-SMITH, R.N., 1988. *Megaherbivores*.

- Cambridge University Press, Cambridge
- PETERS, J., A. GAUTIER, J.S. BRINK Y W. HAENEN, 1994. Late Quaternary Extinctions of Ungulates in Sub-Saharan Africa: a Reductionist Approach. *Journal of Archaeological Science* 21: 17-28
- PRIETO, A., 1991. Cazadores tempranos y tardios en Cueva Lago Sofia 1. *Anales del Instituto de la Patagonia* (Serie Ciencias Sociales) 20: 75-100, Punta Arenas
- SALEMME, M. Y L. MIOTTI, 1987. Zooarchaeology and palaeoenvironments: some examples from the Patagonian and Pampean Regions (Argentina). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 5: 33-57, Balkema, Amsterdam
- SANGUINETTI, A.C., 1976. Excavaciones prehistóricas en la Cueva de Las Buitreras. *Relaciones* 10: 271-292
- SAXON, E.C., 1976. La prehistoria de Fuego-Patagonia: colonización de un habitat marginal. *Anales del Instituto de la Patagonia* 7: 63-73
- SAXON, E.C., 1979. Natural Prehistory: The Archaeology of Fuego-Patagonian Ecology. *Quaternaria* 12: 329-356
- STAFFORD, T.W., JR., P.E. HARE, LL. CURRIE, A.J.T. JULL Y D.J. DONAHUE, 1991. Accelerator Radiocarbon Dating at the Molecular Level. *Journal of Archaeological Science* 18: 35-72
- SUNQUIST, M.E. Y F.C. SUNQUIST, 1989. Ecological constraints on predation by large felids. *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution* (Ed. J.L. Gittleman), pp. 283-301, Cornell University Press, Ithaca
- SUTCLIFFE, A.J., 1985. *On the Track of Ice Age Mammals*. Harvard University Press, Cambridge
- TONNI, E.P., 1990. Mamíferos del Holoceno en la Provincia de Buenos Aires. *Paula-Coutiana* 4: 3-21, Sao Paulo
- TONNI, E.P., M.S. BARGO Y J.L. PRADO, 1988. Los cambios ambientales en el Pleistoceno tardío y Holoceno del S.E. de la Provincia de Buenos Aires a través de una secuencia de mamíferos. *Ameghiniana* 25(2): 99-110
- TONNI, E.P. Y G. POLITIS, 1981. Un gran cánido del Holoceno de la Provincia de Buenos Aires y el registro prehistórico de *Canis (Canis) familiaris* en las áreas Pampeana y Patagónica. *Ameghiniana* 18: 251-65
- VARTANYAN, S.L., V.E. GARUTT Y A.V. SHER, 1993. Holocene Dwarf Mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic. *Nature* 362: 337-340