

LA DISTRIBUCIÓN DE *CHRYSOCYON BRACHYURUS* (ILLIGER, 1811) (MAMMALIA: CARNIVORA: CANIDAE) DURANTE EL HOLOCENO EN LA ARGENTINA: IMPLICANCIAS PALEOAMBIENTALES

Francisco J. Prevosti¹, Mariano Bonomo² y Eduardo P. Tonni³

¹ LATYR, Museo de La Plata, Paseo del Bosque S/Nº, 1900, La Plata, Buenos Aires, Argentina, Becario de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires (CIC) <protocyon@yahoo.com>. ² Departamento Científico de Arqueología, Museo de La Plata, Paseo del Bosque S/Nº, 1900, La Plata, Buenos Aires, Argentina, y CONICET, <mbonomo@museo.fcnyu.unlp.edu.ar>. ³ Departamento Científico Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque S/Nº, 1900, La Plata, Buenos Aires, Argentina, y CONICET, <eptonni@museo.fcnyu.unlp.edu.ar>.

RESUMEN. A partir de la distribución actual de la especie y de los factores climáticos (temperatura y precipitaciones) en el área, se evalúa y describe el registro paleontológico y arqueológico, así como los datos históricos y etnohistóricos con el objetivo de reconstruir su distribución durante el Holoceno. Con el mismo fin se discuten las evidencias sobre cambios climáticos en el último milenio, tanto a escala regional como global. Además, se da a conocer un nuevo registro de *C. brachyurus* encontrado en sedimentos del Holoceno tardío en un sitio arqueológico del sudeste de la región pampeana. El nuevo resto (un metatarsiano quinto) constituye el registro más austral de *C. brachyurus*, encontrándose a 500 km al sur del registro fósil más cercano, y a más de 1000 km de su área de distribución actual. A su vez, corresponde al registro más antiguo de la República Argentina. La revisión bibliográfica no permitió encontrar evidencias que sustenten la presencia de *C. brachyurus* al sur de su área de distribución actual en tiempos históricos. La distribución actual de *C. brachyurus*, y probablemente la del Holoceno tardío, está vinculada con temperaturas medias no inferiores a 19°C y precipitaciones medias de amplio rango (entre 1500 y 550 mm). La presencia de esta especie durante el Holoceno estaría relacionada con momentos de menor aridez y mayor temperatura.

ABSTRACT. The distribution of *Chrysocyon brachyurus* (Illiger, 1811) (Mammalia: Carnivora: Canidae) in Argentina during the Holocene: Paleoenvironmental implications. On the basis of the current distribution of *C. brachyurus* and the climatic factors (temperature and precipitation) of the area, the paleontological and archaeological record as well as the historical and ethnohistorical data are evaluated and described in order to reconstruct its distribution during the Holocene. The evidences of climatic changes in the area are discussed within regional and global scale. It is also reported a new record of *C. brachyurus* found in sediments of the Late Holocene of an archaeological site in the southeastern Pampean region. The new material (a fifth metatarsal) is the southernmost record of *C. brachyurus*, being 500 km south from the nearest fossil record, and more than 1000 km farther south from the present distribution area. In addition, it is the oldest record in Argentina. The bibliographical revision showed that there are no evidences supporting the presence of *C. brachyurus* in historical times south of the area of its current distribution. The current distribution of *C. brachyurus*, and probably that of the Late Holocene, is linked to mean temperatures higher than 19°C and mean precipitation between 1500 and 550 mm. The presence of this species during the Holocene would be related to moments of less aridity and higher temperatures.

Palabras clave: *Chrysocyon brachyurus*, Carnivora, Holoceno, clima.

Key words: *Chrysocyon brachyurus*, Carnivora, Holocene, climate.

INTRODUCCIÓN

El aguará guazú, *Chrysocyon brachyurus* (Illiger, 1811), es el mayor de los cánidos sudamericanos vivientes. Probablemente debido a sus hábitos solitarios, nocturnos o crepusculares, no se cuenta con registros precisos acerca de su distribución en el pasado reciente. Datos no confirmados hacen referencia a su registro en áreas muy alejadas del rango geográfico actual y bajo condiciones climáticas ambientales distintas de las actuales.

En la presente contribución, a partir de la distribución actual de la especie (**Fig. 1**) y de los parámetros climáticos del área (temperatura y precipitaciones; **Fig. 2**), se describe y evalúa el registro paleontológico y arqueológico, así como los datos históricos y etnohistóricos con el objetivo de reconstruir la distribución durante el Holoceno. Con el mismo fin se discuten las evidencias sobre cambios climáticos en el último milenio, tanto a escala regional como global. Además, se da a conocer un nuevo registro de *C. brachyurus* en el Holoceno tardío de un sitio arqueológico del sudeste de la región pampeana.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las medidas se tomaron con un calibre manual con una precisión de 0,1 mm y se muestran en la **Tabla 1**. En los aspectos bioestratigráficos y geocronológicos se sigue a Cione y Tonni (1999). Los datos climáticos en los que se basa la **Fig. 2** fueron extraídos de las Estadísticas Climatológicas publicadas por el Servicio Meteorológico Nacional.

Abreviaturas. MACN-Ma (Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Colección Nacional de Mastozoología), MLPMa (Museo de La Plata, Departamento Científico Zoología Vertebrados, Sección Mastozoología), NM1 (Museo de La Plata, Departamento Científico de Arqueología, Colección Sitio Arqueológico Nutria Mansa 1).

DISTRIBUCIÓN ACTUAL DE *Chrysocyon brachyurus*

Chrysocyon brachyurus habita en la República Federativa del Brasil, desde los estados de Piauí hasta Río Grande do Sul y Mato Grosso, en la región oriental de Bolivia, en Perú, Pa-

raguay y el noreste de Argentina (Dietz, 1985; Ginsberg y Macdonald, 1990; Chebez, 1994; **Fig. 1**). El límite norte es el río Parnaíba (Cabrera, 1957; Chebez, 1994). En la República Oriental de Uruguay se lo menciona en épocas recientes en los departamentos de Río Negro (en el año 1890), Soriano, Maldonado, Treinta y Tres (1987), Tacuarembó (1900), como también en el de Cuareim y Yaguarón (1959); fue registrado recientemente en el departamento de Río Negro (bañado del arroyo Amarillo, véase Mones y Olazarri, 1990).

En la República Argentina se encuentra en el este de las provincias de Formosa y Chaco, sudeste de Santiago del Estero, norte de Santa Fe (departamentos de Vera y General Obligado), norte de Córdoba (departamento de San Justo) y gran parte de Corrientes (Beccaceci, 1992, 1993; Jayat et al., 1999; Richard et al., 1999; Haro et al., 2001; **Fig. 1**). El límite sur se estima a los 30° de latitud sur, correspondiendo a las márgenes del río Salado cerca de Aguará Grande en Santa Fe, nordeste de Córdoba y el departamento de Esquina en Corrientes (Beccaceci, 1993; Haro et al., 2001). Dentro de esta distribución, presenta áreas de mayor densidad en el este de Formosa, sur del Chaco, norte de Corrientes y noroeste de Santa Fe. Las primeras dos áreas corresponden a zonas con actividad antrópica menos marcada (Beccaceci, 1992: 51). La presencia de esta especie en el sur de Misiones (Chebez, 1994) y norte de Entre Ríos (Ceruti, 1990), debe ser confirmada.

Varias citas de crónicas de viajeros (e.g. sacerdotes jesuitas, funcionarios coloniales) y topónimos registrados entre los siglos XVIII y XX fueron empleados para extender la distribución de *C. brachyurus*, en tiempos post-hispánicos, hasta las provincias de Córdoba, San Luis, La Pampa, Buenos Aires y el norte de la región patagónica. Sin embargo, la mayoría de estas menciones carecen de datos contrastables.

HÁBITOS Y DIETA

Chrysocyon brachyurus es un cánido de hábitos principalmente nocturnos y crepusculares. Se encuentra en ambientes abiertos, incluyendo pastizales, sabanas con parches de árboles,

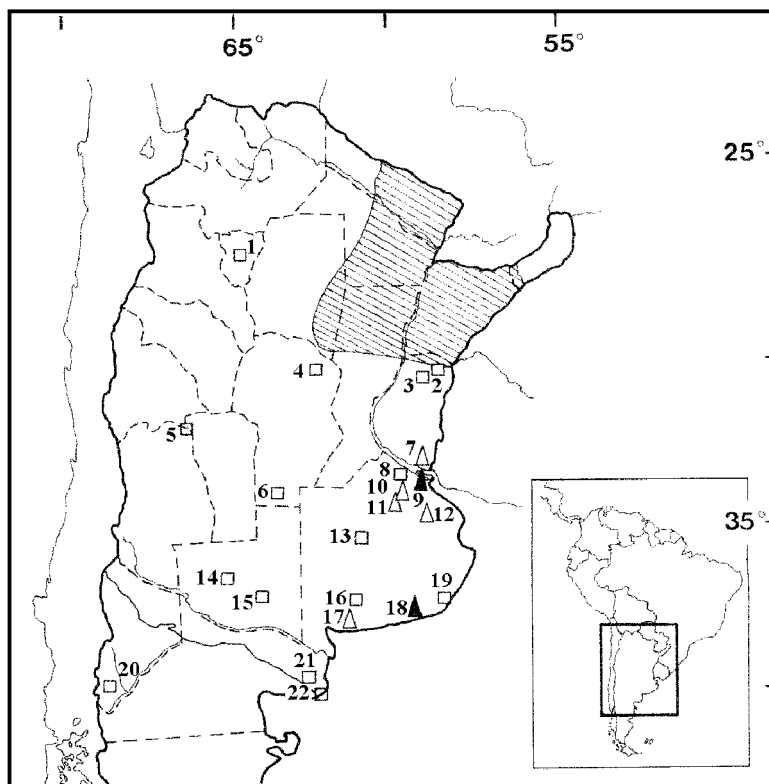


Fig. 1. Distribución actual, registros escritos anteriores a 1950 y arqueo-paleontológicos de *C. brachyurus* en Argentina. Triángulo blanco: registro arqueológico/paleontológico no confirmado; triángulo negro: registro arqueológico/paleontológico confirmado; cuadrado blanco: menciones históricas (anteriores a 1950).

Present and past records of C. brachyurus in Argentina. White triangle: non confirmed archeological/paleontological record; black triangle: confirmed archeological/paleontological record; white square: historical record (prior to 1950). 1. Tucumán, capital; 2. Federación, Entre Ríos; 3. Federal, Entre Ríos; 4. Mar Chiquita, Córdoba; 5. Bañados de Guanacache, Mendoza, San Luis, San Juan; 6. Sur de Córdoba; 7. Sitio arqueológico Brazo Largo, Entre Ríos; 8. Baradero, Buenos Aires; 9. Sitio arqueológico La Bellaca 2, Buenos Aires; 10. Sitio arqueológico Río Luján, Buenos Aires; 11. Sitio arqueológico Cañada de Rocha, Buenos Aires; 12. Sitio arqueológico La Maza 1, Buenos Aires; 13. Bolívar, Buenos Aires; 14. Juntas del Potral y el Chadileuvu, La Pampa; 15. Casa de Piedra, La Pampa; 16. Sierra de La Ventana, Buenos Aires; 17. Pehuenco, Buenos Aires; 18. Sitio arqueológico Nutria Mansa 1, Buenos Aires; 19. Montes de Juancho, Buenos Aires; 20. Nahuel Huapi, Neuquén; 21. Carmen de Patagones, Buenos Aires; 22. Desembocadura del Río Negro.

matorrales y/o de palmares de caranday (*Copernicia* sp.), en el Cerrado y el Chaco; también habita en las zonas deforestadas de la Mata Atlántica. Es frecuente registrarlo en zonas pantanosas, inundadas o inundables y en la cercanía de ríos, pero estos cuerpos y cursos de agua no son prerrequisitos para su existencia (Cabrera y Yepes, 1940; Ginsberg y Macdonald, 1990; Beccaceci, 1992).

C. brachyurus es un omnívoro generalista y oportunista que se alimenta según la abundan-

cia y estacionalidad de diferentes elementos, los cuales varían a lo largo de su distribución geográfica. En el sector más septentrional de su área de distribución actual (centro de Brasil), predominan en su dieta los productos vegetales, seguidos de pequeños roedores, aves e insectos diversos (Dietz, 1984; Juárez y Marinho-Filho, 2002). En esta área, ocupa el 43% de su tiempo en el Cerrado, el 34% en los pastizales abiertos y el 24% en "bosques" (Eisenberg y Redford, 1999), prefiriendo cla-

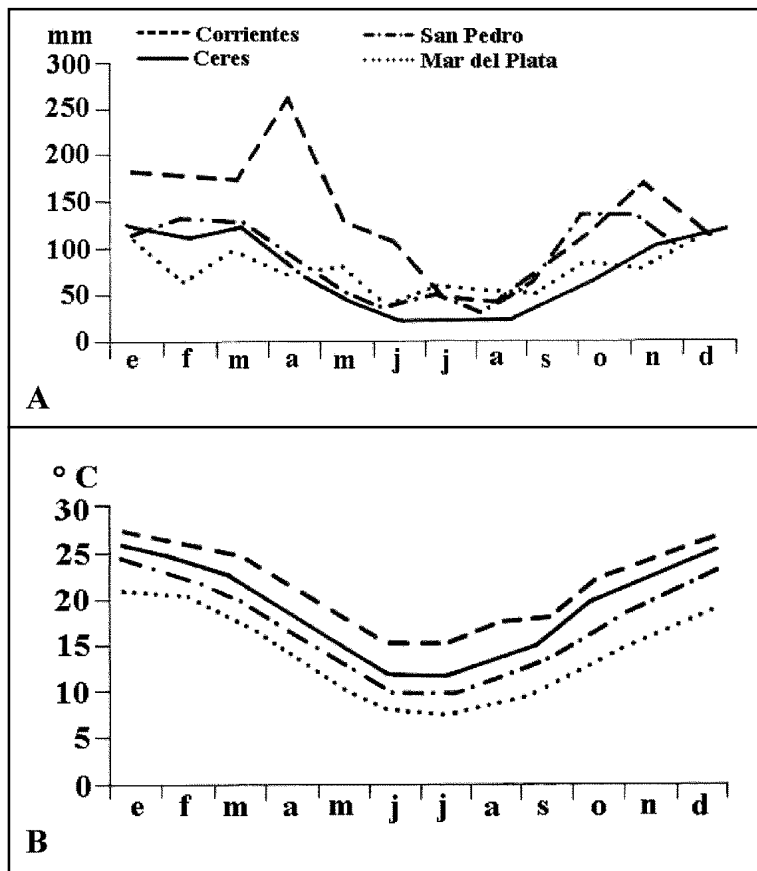


Fig. 2. Precipitaciones (A) y temperaturas (B) medias mensuales (1981-1990) de las ciudades de Corrientes, Ceres, San Pedro y Mar del Plata

Mean monthly precipitations (A) and temperatures (B) (1981-1990) of the cities of Corrientes, Ceres, San Pedro, and Mar del Plata.

ramente los ambientes de sabanas arboladas (Juarez y Marinho-Filho, 2002).

En el nordeste de la Argentina, se encuentra en los “malezales” de Corrientes, en zonas abiertas con palmares de *Copernicia* sp. de Formosa, bañados y zonas inundables de Chaco y Santa Fe (Beccaceci, 1992). Posee una dieta variada, ya que aunque se alimenta especialmente de pequeños roedores (fundamentalmente de *Cavia aperea*), también ingiere aves, reptiles, anfibios, moluscos, cangrejos, insectos, peces, varios tipos de frutos –especialmente de *Solanum lycocarpum*–, cañas de azúcar y coipos (*Myocastor coypus*) atrapados en tramperas de cazadores (Beccaceci, 1992:52, 1993:22; Motta Junior y Martins, 2002). En

ocasiones se lo ha observado persiguiendo y cazando venados de las pampas (*Ozotoceros bezoarticus*, Bestelmeyer y Westbrook, 1998).

TEMPERATURAS Y PRECIPITACIONES EN EL ÁREA DE DISTRIBUCIÓN ACTUAL

Considerando los puntos extremos del área de distribución dentro del territorio argentino, el rango de *C. brachyurus* está comprendido entre los valores de precipitación y temperatura que se detallan seguidamente a partir de las estadísticas climatológicas para el período 1981-1990 (**Fig. 2**):

Tabla 1

Medidas (mm) del metatarsiano quinto de *C. brachyurus* (NMI C4SN115120-3) encontrado en el sitio arqueológico Nutria Mansa 1 comparado con ejemplares actuales. LT: largo máximo; ANDIAF: diámetro transverso de la diáfisis medido a la mitad de su largo; LAPDIAF: diámetro anteroposterior de la diáfisis medido perpendicularmente al ANDIAF; ANEPD: ancho de la epífisis distal; LAPEPD: diámetro anteroposterior de la epífisis distal, medido perpendicularmente al ANEPD. * = medida aproximada

*Measurements (mm) of the fifth metatarsal of C. brachyurus (NMI C4SN115120-3) found at the archeological site Nutria Mansa 1, in comparison with recent specimenes. LT: total length; ANDIAF: width of the diaphysis at its middle length; LAPDIAF: anteroposterior width of the diaphysis at its middle length; ANEPD: width of the distal epiphysis; LAPEPD: anteroposterior length of the distal epiphysis. * = approximate measurement.*

	LT	ANDIAF	LAPDIAF	ANEPD	LAPEPD
MACN - Ma 30.29	113,30	5,20	6,80	8,70	10,60
MACN - Ma 13466	128,70	5,01	9,30	8,90	10,05
MACN - Ma 30231	121,15	5,05	7,90	9,40	10,50
MLPMa 1032	132,40	5,30	8,95	9,50	11,90
MLPMa S/N°	127,90	5,70	9,25	11,10	9,20
NMI C4SN115120-3	127,30 (*)	5,25	9,55	10,06	11,20

- Corrientes (provincia de Corrientes, 27° 39' sur y 58° 46' oeste). Precipitación media: 1582,2 mm; temperatura media: 21,2 °C; temperatura máxima media: 22,1 °C; temperatura mínima media: 20,8 °C.

- Formosa (provincia de Formosa, 26° 12' sur y 58° 14' oeste). Precipitación media: 1498,5 mm; temperatura media: 22,2 °C; temperatura máxima media: 22,9 °C; temperatura mínima media: 21,7 °C.

- Ceres (provincia de Santa Fe, 29° 53' sur y 61° 57' oeste). Precipitación media: 941,5 mm; temperatura media: 19 °C; temperatura máxima media: 19,5 °C; temperatura mínima media: 14,8 °C.

- Santiago del Estero (provincia de Santiago del Estero, 27° 46' sur y 64° 18' oeste). Precipitación media: 593,3 mm; temperatura media: 20,4 °C; temperatura máxima media: 21,5 °C; temperatura mínima media: 19,5 °C.

En consecuencia, el área actual de distribución de *C. brachyurus* está comprendida aproximadamente entre valores medios de precipitación de 1582,2 mm a 593,3 mm y de temperaturas medias entre 21,2 °C y 19 °C. Teniendo en cuenta estos valores, si la distribución estuviese controlada principalmente por facto-

res climáticos, ciertamente una limitante podrían ser las temperaturas y no las precipitaciones que varían en un rango muy amplio.

En la **Fig. 2** se grafican las temperaturas y precipitaciones de dos localidades correspondientes al área actual de distribución (Corrientes, en el noreste y Ceres, en la provincia de Santa Fe, al oeste); se incluyen a modo de comparación las gráficas de dos localidades en la región pampeana (San Pedro y Mar del Plata).

CONDICIONES CLIMÁTICAS DURANTE EL HOLOCENO

A finales del Pleistoceno, luego de la "Reversión Fría Antártica-Younger Dryas" (McCulloch et al., 2000) y a comienzos del Holoceno, se registra un aumento de la temperatura que culmina con un óptimo climático a los 9 ka AP (Thompson, 2000). Con posterioridad, en torno a los 8.2 ka AP (Stager y Mayewski, 1997; Alley et al., 2003) se registra un abrupto descenso de las temperaturas globales, seguido por el óptimo climático del Holoceno que comienza en torno a 7 ka AP y se prolonga por más de 3 ka (Thompson, 2000).

El óptimo climático del Holoceno está re-

presentado en la región Pampeana por los sedimentos marinos de la Formación Las Escobas (Tonni et al., 1999). En esta misma región, además del suelo actual, fueron reconocidos tres eventos pedogenéticos fechados entre 10-7, 6.5-4 (Geosol Puesto Callejón Viejo) y 3-2 ka AP (Geosol Puesto Berrondo) (Tonni et al., 2001).

Los registros climáticos de alta resolución permitieron asimismo detectar cambios significativos durante el último milenio (Jones et al., 2001), entre los cuales se destacan dos eventos: el Máximo Térmico Medieval (Williams y Wigley, 1983; Campbell et al., 1998; Broecker, 2001) y la Pequeña Edad de Hielo (Robock, 1979; Campbell et al., 1998; Christiansen, 1998; Domack y Mayewski, 1999; Ekman, 1999). De estos dos eventos, la Pequeña Edad de Hielo ha sido reconocida mayoritariamente como de carácter global, mientras que el Máximo Térmico Medieval no ha sido aceptado por algunos investigadores, aunque recientemente Broecker (2001) aportó evidencias acerca de su globalidad.

Las variaciones observadas en la composición y distribución de la biota en distintas partes del globo durante el Holoceno fueron mayoritariamente generadas por los frecuentes cambios climáticos. En la Argentina no se cuenta aún con datos cuantitativamente significativos, pero los disponibles permiten una síntesis general.

Entre 1000 y 1200 AD en el centro sur de la provincia de Santiago del Estero se verificó una situación ambiental propicia para la expansión de elementos tales como *Catagonus wagneri* y *Myrmecophaga tridactyla* (Kraglievich y Rusconi, 1931) y otras especies ligadas a ambientes acuáticos (e.g. *Myocastor coypus*, véase Cione et al., 1979). Estas mismas condiciones podrían haber provocado la expansión de especies con requerimientos similares (incluido *C. brachyurus*) incluso hacia el oeste (e.g. los bañados de Guanacache; véase abajo), donde posteriormente y como consecuencia de una nueva fluctuación árida (y probablemente más fría) como la Pequeña Edad de Hielo en los siglos XVIII y XIX, habrían quedado como relicto hasta su extinción local. El evento cálido y húmedo del 1000-1200 AD

(Período Cálido Medieval o Anomalía Térmica Medieval), parece haber sido de carácter global (Broecker, 2001) y ha quedado evidenciado aún en altas latitudes, por ejemplo a través del predominio de procesos pedogenéticos en ambientes actualmente fríos y secos (Favier Dubois, 1998). En el mismo sentido, Villalba (1994 a y b) y Boninsegna (1995) consideran que un intervalo con temperaturas por encima del promedio se encuentra entre 1080 y 1250 AD al este de la cordillera de los Andes, representando el período cálido y seco más prolongado registrado en los últimos 1000 años.

EL REGISTRO ARQUEOLÓGICO Y PALEONTOLÓGICO

Registros previos

La presencia del aguará guazú en diferentes sitios arqueológicos y paleontológicos de la región Pampeana (**Fig. 1**) fue comentada recientemente por García Esponda et al. (2001) quienes presentan el primer registro verificable de la especie en la provincia de Buenos Aires. Esta especie fue mencionada en los siguientes sitios arqueológicos y paleontológicos:

A. Río Luján (provincia de Buenos Aires). Burmeister (1879:142) menciona el hallazgo de un cráneo de "*Canis jubatus*" (= *C. brachyurus*) en "aluviones antiguos" de la época actual. Esta referencia es citada por Gervais y Ameghino (1880: 38) y Ameghino (1889: 302-303), quienes agregan que esta especie sólo ha sido hallada en terrenos del Platense superior (Holoceno superior) Luego, Ameghino (1881a:319; 1881b:319) considera que este ejemplar pertenece a "*Canis protojubatus*" (= *Dusicyon avus*), pero posteriormente (Ameghino, 1902:233) crea la especie extinta *Canis nehringi* basándose en este mismo cráneo (véase Kraglievich, 1928:21-22).

B. Sitio arqueológico Cañada de Rocha (provincia de Buenos Aires). Ameghino (1880:337) da a conocer un cráneo y restos postcraneos de un gran cánido, que podrían corresponder a un aguará guazú. No brinda ninguna información para sustentar esta hipótesis sistemática

C. La Plata (provincia de Buenos Aires). En el apartado sobre *C. brachyurus* de su obra de 1889, Ameghino (1889:302-303) menciona la presencia de esta especie en esta localidad pero sin agregar ningún otro dato. También proveniría de la parte superior del Platense (Holoceno superior).

D. Sitio arqueológico Brazo Largo (provincia de Entre Ríos). Gatto (1939:368) refiere el hallazgo de un cráneo de *C. brachyurus* formando parte de un ajuar funerario, sin dar otra información.

E. Sitio arqueológico Río Luján (provincia de Buenos Aires). *C. brachyurus* fue incluido, con dudas, en la fauna de este sitio sobre la base de un cráneo y una mandíbula (véase Kriskautzky, 1975), pero estos materiales luego fueron asignados a un perro doméstico (*Canis familiaris*; Tonni y Politis, 1981:260). Sin embargo, una reciente revisión por parte de uno de los autores (FJP), determinó que el material es referible a *Dusicyon avus*.

F. Sitio arqueológico La Maza I (provincia de Buenos Aires). Salemme et al. (1985:175) mencionan el hallazgo de un fragmento de metacarpiano determinado como Canidae indet., que podría corresponder a *C. brachyurus* o a un individuo de gran tamaño de *C. familiaris*.

G. Pehuén-Có (provincia de Buenos Aires). En el yacimiento icnológico del Pleistoceno tardío que se encuentra en esta localidad, fue considerada la posibilidad de que una rastrillada correspondiera a *C. brachyurus*, aunque también podría pertenecer a un félido (Aramayo y Manera de Bianco, 1987).

H. Sitio arqueológico La Bellaca 2 (provincia de Buenos Aires). García Esponda et al. (2001:7-8) describen un canino inferior aislado y un fragmento mandibular derecho con los p4-m1 (MLPMA 1-IX-00-62) determinado como *C. brachyurus*. Según un fechado radiocarbónico, la edad de la ocupación a la que se asocia el material es de 680 ± 80 años radiocarbono AP; calibrada en años calendario con 1δ esta edad corresponde al lapso entre 1279 y 1396 AD. Este es el único registro confirmado de *C. brachyurus* en la provincia de Buenos Aires.

Es necesario considerar la posible identifi-

cación incorrecta de los restos de aguará guazú cuando se los compara con sus homólogos de perros cimarrones, cuyos restos se hallan con frecuencia en sedimentos de origen eólico o de planicie de inundación del Holoceno tardío. Sólo a partir del trabajo de Cabrera (1932) se pone atención a la presencia en estos sedimentos de restos de perros cimarrones, por lo que las citas previas (e.g. Ameghino, 1880) pueden no haber considerado esta posibilidad y referido los hallazgos de grandes cánidos a *Chrysocyon*. Coincidentemente, estos supuestos registros no incluyen descripciones que permitan corroborar la asignación sistemática.

Nuevos registros

Recientemente se hallaron restos de *C. brachyurus* en el sitio arqueológico Nutria Mansa 1 (NM1), ubicado a los 38° 24' 54.2" sur y 58° 15' 50.1" oeste, en la margen izquierda del curso inferior del arroyo homónimo (partido de General Alvarado; Bonomo, 2004). En el sitio se recuperaron abundantes artefactos líticos y faunísticos. La mayoría del material arqueológico del Componente Inferior está contenido en un paleosuelo desarrollado sobre sedimentos fluviales del Miembro Guerrero de la Formación Luján; por encima de este paleosuelo se encuentran depósitos palustres del Miembro Río Salado. Tres dataciones radió carbónicas AMS (AA55114 AA55115, AA55116) sobre restos óseos ubican las ocupaciones del Componente Inferior de NM1 entre los 2.700 y los 3.100 años A.P. Por su posición estratigráfica y los fechados obtenidos el paleosuelo probablemente pueda correlacionarse con el tercer evento pedogenético descrito por Tonni et al. (2001) en el Holoceno tardío en la región pampeana, relacionado con condiciones climáticas cálidas y húmedas.

El resto recuperado en NM1 consiste en un metatarsiano quinto derecho incompleto (NM1 C4SN115120-3, véase **Fig. 3** y **Tabla 1**), que conserva gran parte de la diáfisis junto a la epífisis distal y un fragmento separado con parte de la epífisis proximal. Es proporcionalmente largo, angosto y esbelto, su epífisis distal está bien destacada de la diáfisis y es asimétrica. La diáfisis es muy comprimida transversalmente, siendo su cara lateral convexa y la medial

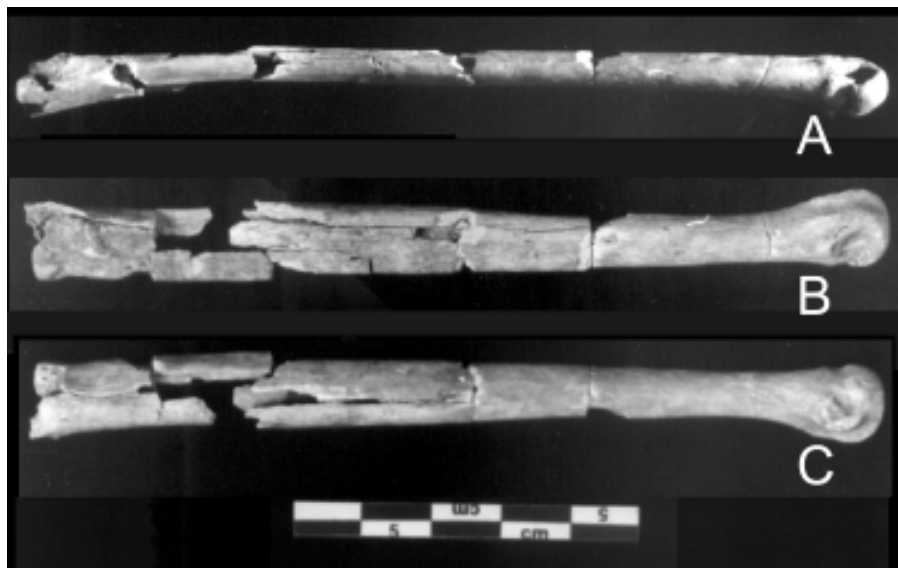


Fig. 3. Metatarsiano quinto (NM1 C4SN115120-3) de *C. brachyurus* encontrado en el sitio arqueológico Nutria Mansa 1. **A:** vista posterior, **B:** vista medial y **C:** vista lateral. Escala = 5 cm.

Fifth metatarsal of C. brachyurus (NM1 C4SN115120-3) found at the archeological site Nutria Mansa 1. A: posterior view. B: medial view and C: lateral view. Scale = 5 cm.

plana. El fragmento proximal del metatarsiano conserva parte de las facetas que articulan con el cuboides y con el metatarsiano cuarto. La morfología del metatarsiano y su tamaño corresponden al de un gran cánido. Dentro de la familia Canidae solo *C. brachyurus* posee metatarsianos del tamaño y proporciones del aquí estudiado, ya que en el resto de los cánidos son proporcionalmente mucho más cortos (véase Langguth, 1969; Berta, 1988).

EL REGISTRO ESCRITO

Distintos relatos de sacerdotes jesuitas, funcionarios coloniales, viajeros y naturalistas de los siglos XVIII al XX, han sido utilizados por algunos autores (Casamiquela, 1975; Fernández, 1976; Roig, 1988) para sustentar la presencia de *C. brachyurus* en sectores ubicados hacia el sur y el oeste de su distribución actual. Las diferentes citas relevadas mencionan su existencia en las provincias de Chubut, Río Negro, La Pampa, Buenos Aires, Córdoba, Entre Ríos, Misiones, San Luis, San Juan, Mendoza y Salta (Tabla 2). Sin embargo, otros

investigadores (Cabrera y Yepes, 1940; Cabrera, 1957; Chebez, 1994) consideran que no existen pruebas contrastables que permitan sostener esta distribución, al menos en áreas australes. Justamente, uno de los mejores conocedores de la fauna del Paraguay y nordeste argentino de comienzos del siglo XIX, Félix de Azara, sostuvo que este gran cánido no habitaba al sur del Río de la Plata (Azara, 1802:207).

La mayoría de las referencias anteriores al siglo XX se basan en datos indirectos, descripciones dudosas, topónimos, vocablos de grupos etnográficos y, en muchos casos, en referencias generalizadas al término aguará o a otros supuestamente relacionados. Por consiguiente, es necesaria una evaluación más detallada de las fuentes utilizadas para discutir la distribución geográfica del aguará guazú en tiempos posteriores a la conquista hispánica.

Las menciones referidas por distintos autores pueden ser agrupadas en tres clases operativas en orden creciente de probabilidad. La clase I involucra referencias de los autores acerca de comentarios de informantes y citas

en las que no existen datos concretos del registro por el autor; en ningún caso se realiza una caracterización del cánido. La clase II incluye los escritos en los que, si bien se describe al animal, la fuente es indirecta o no se hace explícita. Por último, la clase III comprende los escasos relatos en los cuales la observación es directa y se realiza una descripción de los ejemplares registrados.

Ciertamente, estas categorías de información, especialmente las dos primeras, son de difícil o escasa contrastación y por lo tanto no tienen el mismo valor que los datos basados en capturas de ejemplares y/o hallazgos de restos óseos. Sin embargo, es necesario considerarlas y analizarlas críticamente.

Clase I. A fines del siglo XVIII, el secretario de Viedma, Pérez (en Casamiquela, 1975) apunta el testimonio de un informante que intentó cazar un “guará” en la desembocadura del Río Negro. No se puede concluir de esta cita si la persona realmente observó al animal o sólo escuchó su grito y si se trataba efectivamente de un aguará guazú. Cabe destacar que Entraigas (en Casamiquela, 1975) considera que el “guará” mencionado era en realidad un zorro.

Por su parte, Greslebín (1961[1864]) revela que en la entrevista realizada en 1923 al indígena Quintino Toledo, éste atestigua la existencia a mediados del siglo XIX del aguará guazú en la provincia de San Luis. Para este siglo también existen numerosas citas por parte de Lynch Arribálzaga (1878), Holmberg (1878), Doering (1881), Lista (1883), Ambrosetti (1887), Rohde (1889), Río y Achával (1904), d'Orbigny (1945a[1842]) y Moreno (1969[1876]), que suministran datos sobre la presencia de “*Canis jubatus*” o “*Chrysocyon jubata*” en las provincias de Chubut, Río Negro, La Pampa, norte de Buenos Aires, Entre Ríos, Córdoba, Misiones y Salta.

Respecto al norte de la provincia de Buenos Aires, cabe destacar que la mención de Lynch Arribálzaga (1878) para los alrededores de Baradero, corresponde a una localidad próxima al sitio arqueológico La Bellaca 2 (García Sponda et al., 2001) del Holoceno tardío.

Con relación a las citas de Doering (1881) y

Rohde (1889) para la provincia de La Pampa, se debe tener en cuenta que existe el topónimo Aguará en las cercanías de la localidad Casa de Piedra (Fernández, 2002), lo cual podría sugerir la presencia de este animal en la zona (véase abajo discusión acerca del término aguará). No obstante, los autores mencionados no dan a conocer el registro concreto de ningún ejemplar, ni cuál ha sido su fuente de información. Además, en algunos casos (ver por ejemplo similitudes entre Doering, 1881:14 y Rohde, 1889:18), podría tratarse de la transcripción de datos previos sin evaluar su veracidad. Esto implica que un mismo dato pudo ser utilizado por diferentes autores, por lo cual no deberían ser considerados como testimonios independientes. Cabe agregar que la caza de un aguará guazú en La Tablada fue utilizada para sostener su presencia en la provincia de Buenos Aires; sin embargo luego se constató que era un ejemplar que se había escapado de una estancia y era procedente de la provincia de Santiago del Estero (Cabrera, 1932; Cabrera y Yepes, 1940).

Clase II. Las descripciones reunidas en este grupo son poco precisas y en algunos casos podrían hacer referencia a distintos tipos de cánidos como el zorro gris pampeano, *Pseudalopex gymnocercus*, o el colorado, *P. culpaeus*, félidos o lutrinos. Algunos datos aportados por los autores, como el tamaño, la forma o la coloración del pelaje, pueden corresponder no sólo al aguará guazú; es significativo que en ninguna de las descripciones se mencione una de las características más singulares de esta especie que son sus miembros locomotores desproporcionadamente largos (**Tabla 3**).

Entre los relatos de fines del siglo XIX, se destaca el documento del sacerdote de la Compañía de Jesús Joseph Sánchez Labrador (1936) que fue utilizado para extender la distribución espacial de *C. brachyurus* a las cercanías de la Sierra de la Ventana. Este autor realiza una particular caracterización de este animal y hace referencia al vocablo tehuelche *Guequen* para designar a este cánido (véase también Vignati, 1938:127-128). Sin embargo, este jesuita nunca estuvo presente en el sector al que se refiere, y sus escritos se basan en datos secundarios

Tabla 2

Referencias empleadas para apoyar la presencia de *C. brachyurus* fuera de su distribución actual en tiempos históricos

Historic references of C. brachyurus outside its recent range.

Autor	Año	Observación	Descripción	Nombres	Lugar
Draghi Lucero (1940) en Roig (1988:27)	1767	S/d	Si	Ayguará / lobo terrestre	Pantanos y bosques de San Juan
Sánchez Labrador (1936:74-75, 170)	1772	Indirecta	Si	Aguara guazu / Zorra grande / <i>Guequen</i> de los Tehuelches	Cercanías a la Sierra de la Ventana
Pérez en Casamiquela (1975:120)	Alrededor de 1780	Indirecta (informante)	No	Guará	Desembocadura del Río Negro
De la Cruz (1835:110)	1784	Indirecta (informantes)	Si	<i>Oop de los</i> Pehuneches	Río Colorado en el sudeste de La Pampa
De Moussy (1860-1864, T. II:6 y T. III: 500-501)	1841-1859	S/d cita bibliográfica?	Si	Aguará, aguará-guazú / Loup rouge d'Amérique / <i>Canis jubatus</i> / <i>Canis rufus</i>	Uruguay, Chaco, Corrientes y Mendoza y San Juan
Gresleblín (1961:67)	1864	Indirecta (informante)	No	Aguaraguazú	San Luis
Seymour (1947:112)	1865-1868	Directa	Si	Yaguarrás / lobo	Sudeste de Córdoba
Musters (1997:126-127, 321 y 345)	1869-1870	Indirecta (informantes, piel)	Si	Aguará / <i>Lupus manatus</i> / tigres del agua	Carmen de Patagones, Valle del Río Negro y Lago Nahuel Huapi
Larraín (1906:337)	1872	Directa	Si	Aguará / yaguará / alguaraz / aguará-guazú / guará	Lagunas de Huanacache, entre Mendoza, San Luis y San Juan
Burmeister (1943:303, 494, 1944:420)	1857-1869	Indirecta (informantes)	Si	Aguará / lobo sudamericano / <i>Canis-jubatus</i>	Ciénaga al norte de Mendoza
Igarzabal (1873:178)	Alrededor de 1873	S/d	Si	Aguará / <i>Canis jubatus</i>	Lagunas y ciénagas de San Juan
Moreno (1969:80)	1876-1877	S/d	No	Aguará / Lobo rojo / <i>Canis jubatus</i>	Entre los ríos Negro y Chubut
Lynch Arribáizaga (1878:8, 13)	1875-1877	S/d	No	Aguará-guazú / <i>Chrysocyon jubata</i>	Islas vecinas a Baradero
Holmberg (1878:22, 29)	1878	Indirecta	No	<i>Canis (Chrysocyon) jubatus</i>	Provincia de Salta
Doering (1881:14, 26)	1879	S/d cita bibliográfica?	No	<i>Canis jubatus</i>	La Pampa meridional y Patagonia septentrional
Lista (1883:84)	1883	S/d	No	<i>Canis jubatus</i>	Provincia de Misiones
Ambrosetti (1887:23)	1887	S/d	No	Zorro aguará / <i>Canis jubatus</i>	Entre Ríos
Rohde (1889:18)	1889	S/d cita bibliográfica?	No	<i>Canis jubatus</i>	Esteros, lagunas dulces de La Pampa
Saenz (h) en Hudson (1953:42)	1914 y 1920	S/d	Si	Aguará guazú / zorro grande / <i>Canis jubatus</i>	Partidos de Bolívar, Gral. Madariaga y el río Colorado
A. d'Orbigny (1945a:889)	1826 - 1833	S/d	No	Lobo rojo / <i>Canis jubatus</i>	Norte de Patagonia
Río y Achával (1904:344)	1904	S/d	Si	Aguará / <i>Canis jubatus</i>	Mar Chiquita, Córdoba

Nota: S/d= sin datos

aportados por otros misioneros. Así, otro jesuita, Falkner (1911:61-62), quien estuvo más próximo a Ventana y en contacto con grupos étnicos procedentes de este sector, sólo menciona en 1774 la presencia de "*Canis jubatus*"

en el delta del río Paraná. Además, Casamiquela (1975:112) señala que probablemente el término "Guequen" sea de origen araucano, con lo que agrega mayor controversia a este tema (véase Fernández, 1974-76:280).

Para este mismo período, de la Cruz (1835) menciona los testimonios de individuos pehuenches, que le manifestaron la presencia en el río Colorado, en el sudeste de La Pampa, de un anfibio similar a un perro denominado “oop”. Estos elementos condujeron a Casamiquela (1975:112-113) a interpretarlo como un lobito de río, “*Lutra provocax*”, aunque luego Fernández (1974-76:280-283) por la descripción del mismo consideró que podría tratarse del aguará guazú. Estas citas evidencian que la interpretación subjetiva de determinadas citas genera datos de escaso o nulo valor, a falta de elementos precisos que las contrasten.

Otra referencia para fines del siglo XIX es la de Musters (1997[1873]), quien en Carmen de Patagones observó un cuero que, según le afirmaron, pertenecía a un “aguará” (sin el calificativo de “guazú”). A su vez, Musters mencionó el testimonio de algunos tehuelches acerca de la existencia en el valle del río Negro y el lago Nahuel Huapi de los denominados “tigres del agua”. Este autor duda en identificar dichos tigres con el “aguará”, señalando que también podría tratarse de una nutria grande de pecho anaranjado que habita en el río Paraná. Otros autores se han inclinado a asociar esta cita con el yaguararé, *Panthera onca*, (véase Carman, 1984:294) generando aún más confusión.

Otras evidencias empleadas para proponer la distribución austral del aguará guazú se basan en el vocablo “huica” de los tehuelches septentrionales relevado por el misionero anglicano Hunziger (Outes, 1928:280) como equivalente a aguará, y en el nombre –Aguará– de una estación de ferrocarril ubicada entre Bahía Blanca y Viedma (Vignati, 1938:128). Por su parte Claraz (1988:149), en su diario de exploración al Chubut, incluye el vocablo “hueca” empleado por los tehuelches para designar al aguará.

El término “aguará” (o “guará”), utilizado por la mayoría de los autores incluidos en esta clase, es de origen guaraní y es empleado en forma genérica para nombrar distintas especies de zorros en el litoral mesopotámico. Así por ejemplo existe el “aguará-chay” o “chai” (*P. gymnocercus*) y el “aguará-ñ” (*Cerdocyon*

thous). Por ello, la sola presencia del término aguará no es prueba suficiente para sostener la existencia del aguará guazú (Saenz, en Hudson, 1953[1895]; Chebez, 1994). Probablemente, los misioneros familiarizados con grupos guaraníes del noreste hayan introducido el término en algunos sectores como el norte de la Patagonia. En este sentido, Hudson (1953:41) diferencia en nordpatagonia un cánido que era denominado aguará diferente de “*C. jubatus*”, mientras que d’Orbigny (1945b) refiere que en bahía San Blas (provincia de Buenos Aires) los pobladores denominan guaracha (supuestamente por corrupción del término guaraní “aguarchay”) a una especie común de zorro.

Los hábitos nocturnos y solitarios del aguará guazú (véase arriba), sumado a la expansión desde el siglo XIX de otra especie de zorro, el *P. culpaeus* (Chebez, 1994), y de los perros cimarrones, puede haber conducido a denominar aguará o aguará guazú indistintamente a diferentes clases de cánidos (véase **Tabla 3**). Con respecto al perro cimarrón existen numerosas coincidencias en cuanto a sus características físicas. Así, éstos eran de gran tamaño con aspecto similar al de un lobo, con orejas erectas y puntiagudas, pelaje color bayo, colorado o amarillo, pronunciaban gritos nocturnos y habitaban zonas con agua permanente como en sectores del partido de General Madariaga (Cabrera, 1932). Es importante destacar que autores que realizaron detalladas descripciones de la fauna patagónica no mencionan al aguará guazú en esas latitudes (véase por ejemplo Lista, 1880)

Con respecto a la provincia de Buenos Aires, en los comentarios a la edición en castellano de “El Naturalista del Plata” de Hudson (1953), Justo P. Saenz (h) apuntaba a pie de página la existencia en el pasado del aguará guazú en los montes de tala del partido de General Madariaga y en el río Colorado. Además, este autor mencionaba la caza de un ejemplar en las proximidades de la laguna de Juancho en el año 1914 y la posibilidad de que hubiera sido capturado otro en el partido de Bolívar en 1920 (Hudson, 1953:41-42).

Para el sector de lagunas y bañados ubicados entre San Juan y Mendoza, existen referencias indirectas o sin datos de las fuentes de

Tabla 3

Caracterización de los ejemplares identificados por algunos autores como *C. brachyurus*
Characteristics of the specimens mentioned as C. brachyurus by several authors.

Autor	Ecología y etología	Tamaño y forma	Pelaje y color	Otras observaciones/ Nombres
Draghi Lucero (1940) en Roig (1988)	Anfibio	Forma y tamaño de un perro bastante grande con boca apuntada y delgada, dentadura delgada y firme con colmillos y orejas paradas	Pelaje color blanco amarillento	Aguará / lobo terrestre
Sánchez Labrador (1936)	Dieta carnívora, hábitos nocturnos	Tamaño de una ternera grande con orejas de burro, cabeza de perro y colmillos grandes	Pelo largo, suave, de color castaño	Grito particular / Aguará guazú/ Zorra grande / <i>Guequen</i>
De la Cruz (1835)	Anfibio	Tamaño de un perro y cabeza, manos y cola de vaca	Pelaje color alazán con crin	Grito particular / <i>Oop</i>
Burmeister (1943, 1944)	Áreas arbustivas con cuerpos de agua	Tamaño de un lobo grande	Pelaje colorado con nuca, nariz y patas negras, con ancha garganta blanca	Aguará / lobo sudamericano / <i>Canis jubatus</i>
De Moussy (1860-1864)	Dieta omnívora	Tamaño y forma de lobo y cabeza de zorro		Aguará o aguará-guazú / Loup rouge d'Amérique / <i>Canis jubatus, Canis rufus</i>
Seymour (1947)	Habita zonas boscosas		Pelo muy largo, color marrón rojizo	Yaguaras / lobo
Musters (1997)	Cuerpos de agua	Tamaño mayor a un puma, con huellas similares a un félido de grandes dimensiones	Pelaje amarillo	Aguará / <i>Lupus manatus</i>
Larraín (1906)	Cuerpos de agua; dieta carnívora y frugívora, hábitos nocturnos.	Tamaño de un perro de Terranova (54 pulgadas de largo desde el hocico a la cola) cabeza de zorro, orejas más grandes que las del zorro pero más cortas y anchas con pelos internos y externos, garra de perro pero más grácil	Pelo corto hacia el lomo y las patas y largo con crin (de 5 pulgadas) en el pescuezo, color rojizo oscuro con el vientre blancuzco	Grito particular (entre un aullido y un ladrido) Aguará / yaguará, algaraz / aguará-guazú / guará
Igarzabal (1873)	Cuerpos de agua; dieta omnívora, hábitos nocturnos	Forma de perro grande con cola larga, manos y patas de gato, dimorfismo sexual	Pelaje color bayo o amarillo	Aguará / <i>Canis jubatus</i>
Saenz en Hudson (1953)	-	1 m. de alzada,	Pelaje color bermejo, cabos, hocico y orejas negras, rabón y con una lista de pelos negros a lo largo del lomo.	Aguará guazú / zorro grande / <i>Canis jubatus</i>

origen, tanto para fines del siglo XVIII (Draghi Lucero, en Roig, 1988), como para mediados y fines del siglo XIX (de Moussy, 1860-64; Igarzabal, 1873; Burmeister, 1943, 1944[1861]). Además, Fernández (1974-76:281) menciona el topónimo Yalgaraz en este sector, que podría referir al aguará guazú.

Clase III. Dentro del último grupo de referencias sólo se encuentran dos autores que aportan datos sobre la existencia del aguará guazú en la zona del Desaguadero (límite entre las provincias de San Juan, San Luis y Mendoza) y probablemente el sur de Córdoba; estos autores se basan en sus propias observaciones.

Para fines del siglo XIX Larraín (1906) lo observó en la zona del Desaguadero. Este autor manifiesta la captura de un ejemplar en dicha zona y realiza una descripción pormenorizada. Esta referencia apoya con robustez las citas anteriormente mencionadas (de Moussy, 1860-64; Igarzabal, 1873; Burmeister, 1943, 1944; Greslebin, 1961; Draghi Lucero en Roig, 1988) en el sector de lagunas y bañados entre San Luis, San Juan y Mendoza en el período que abarca desde mediados del siglo XVIII a fines del XIX.

Las evidencias para la región de lagunas y bañados de San Luis, San Juan y Mendoza son sólidas como para aceptar la presencia del aguará guazú en este sector antes del siglo XX. Su presencia en el área puede constituir un relicto de una expansión mayor producida como consecuencia de condiciones más cálidas y húmedas que llevaron a la distribución más austral y occidental de elementos chaqueños.

La cita de Seymour (1947), que menciona la caza de un lobo o “yaguaras” a mediados del siglo XIX en el sudeste de Córdoba, podría considerarse relevante (ver también datos para esta provincia citados en Río y Achával, 1904), aunque no utiliza exactamente su nombre y la descripción brindada es muy breve.

En suma, los datos escritos para el norte de la Patagonia, Entre Ríos, Buenos Aires y La Pampa son poco precisos o ambiguos, no contrastables. Por lo tanto, la extensión a estas áreas del aguará guazú antes del siglo XX, a base de esas fuentes, debe ser reconsiderada.

CONCLUSIONES

Chrysocyon brachyurus habita generalmente zonas con cuerpos de agua, bajo condiciones subtropicales a intertropicales, aunque parece estar limitado en especial por las temperaturas (véase **Temperaturas y Precipitación y Fig. 2**). Los únicos registros arqueológicos y/o paleontológicos verificables –La Bellaca 2 y Nutria Mansa 1– confirman situaciones climático ambientales similares a las actuales. El resto proveniente del sitio La Bellaca 2 tiene una antigüedad muy próxima al Período Cálido Medieval, en tanto que el resto del sitio Nutria Mansa 1 proviene de un paleosuelo

desarrollado durante el Holoceno tardío en sedimentos fluviales; esto último indica predominio de la pedogénesis vinculada con condiciones cálidas y húmedas. El ejemplar de Nutria Mansa 1 constituye el registro corroborable más austral de *C. brachyurus*, encontrándose a 500 km al sur del registro fósil más cercano, y a más de 1000 km al sur de su área de distribución actual. A su vez, corresponde al registro más antiguo para la República Argentina.

Si las condiciones climático ambientales son los principales determinantes del área de distribución de *C. brachyurus*, el incremento de dicha área en el pasado podría estar relacionado con cambios climáticos que tiendan especialmente a mayores temperaturas. Para la región pampeana se han determinado tres eventos pedogenéticos que corresponden a condiciones cálidas y húmedas (Tonni et al., 2001), los cuales son aproximadamente sincrónicos con eventos de mayores temperaturas registrados en todo el hemisferio sur (Thompson, 2000; Blunier y Brook, 2001).

A partir de comienzos de la década de 1980 (véase Jones et al., 2001) se registra un incremento global en las temperaturas y en la mayor parte de la Argentina, también de las precipitaciones (véase **Estadísticas Climatológicas**). Ciertamente se estarían verificando condiciones favorables para el incremento del área de distribución de este cánido, aunque dicha expansión podría estar limitada por factores antrópicos a los que los carnívoros son particularmente sensibles. En tal sentido, Roig (1988) menciona que la desertificación, los cambios en los cursos de agua, la construcción de presas, el avance de la agricultura y la deforestación causaron la extinción de *C. brachyurus* de la provincia de San Juan.

Las supuestas áreas de distribución más australes (provincias de La Pampa, Río Negro y Chubut) no pueden corroborarse. Aún considerando que el factor antrópico haya sido un importante modificador en la distribución de *C. brachyurus*, estas regiones durante la segunda mitad del siglo XIX tenían una baja demografía y consecuentemente escasa alteración de los ambientes naturales. Tanto es así que otros carnívoros de gran porte (*Puma concolor* y *Panthera onca*) habitaron a comien-

zos del siglo XX al menos hasta la provincia de La Pampa (Cabrera, 1961). Por otra parte, las condiciones climático ambientales tampoco deben haber sido favorables para la expansión del área de distribución, ya que no coinciden con las actuales ni con las inferidas para los registros arqueológicos; a mediados del siglo XIX aún persistía la aridez o semiaridez del evento global conocido como Pequeña Edad del Hielo (Politis, 1984).

En suma, la distribución actual de *C. brachyurus* así como la del Holoceno tardío parecen estar vinculadas con temperaturas medias de escaso rango de variación pero no inferiores a 19°C, y precipitaciones medias de amplio rango (entre 1500 y 550 mm). Como se indicó, en el Holoceno de la región pampeana y en otras áreas del hemisferio sur se registran al menos tres eventos favorables a la expansión del área de distribución de este gran cánido. El último, previo al período actual, corresponde al Período Cálido Medieval y pudo representar asimismo el último episodio de expansión en la distribución de *C. brachyurus*.

AGRADECIMIENTOS

A Mariano Merino y Olga Vaccaro, quienes facilitaron la consulta de materiales actuales de *C. brachyurus* bajo su custodia. Ulyses F.J. Pardiñas, Diego Queirolo Montes y Lucía Soler leyeron críticamente una temprana versión del original; Bruno Pianzola (Laboratorio de Fotografía del MLP) fotografió el metatarsiano hallado en NM1. A los editores (R. Barquez y G. Vucetich) y árbitros (L. de Santis y C. Deschamps) por los oportunos comentarios. A la Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires, CONICET, Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y Universidad Nacional de La Plata por el apoyo financiero.

LITERATURA CITADA

- ALLEY, R., J. MAROTZKE, W. NORDHAUS, J. OVERPECK, D. PETEET, R. PIELKE, R. PIERREHUMBERT, P. RHINES, T. STOCKER, L. TALLEY y J. WALLACE. 2003. Abrupt climate change. *Science*, 299:2005-2010.
- AMBROSETTI, J.B. 1887. Fauna de Entre Ríos. Museo de la provincia de Entre-Ríos, 1:1-23.
- AMEGHINO, F. 1880. La Antigüedad del Hombre en el Plata. Tomo I. G. Masson – Igon Hnos., París–Buenos Aires, 640 pp.
- AMEGHINO, F. 1881a. La Antigüedad del Hombre en el Plata. Tomo 2. G. Masson – Igon Hnos., París–Buenos Aires, 557 pp.
- AMEGHINO, F. 1881b. La formación pampeana ó estudio sobre los terrenos de transporte de la cuenca del Plata. G. Masson–Igon Hnos., París–Buenos Aires, 376 pp.
- 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, 98 Pls.
- AMEGHINO, F. 1902. Notas sobre algunos mamíferos fósiles nuevos ó poco conocidos del valle de Tarija. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 3° serie, 1:225-261.
- ARAMAYO, S.A. y T. MANERA DE BIANCO. 1987. Hallazgo de una icnofauna continental (Pleistoceno tardío) en la localidad de Pehuén-Có (Partido de Coronel Rosales), Provincia de Buenos Aires, Argentina. Parte II. Carnívora, Artiodactyla y Aves. 4° Congreso Latinoamericano de Paleontología (La Paz, 1987), Resúmenes 1:532-547.
- AZARA, F. DE. 1802. Apuntamiento para la historia natural de los cuadrúpedos del Paraguay y del Río de La Plata. La Viuda de Ibarra, Madrid, 2 vol., 646 pp.
- BECCACECI, M.D. 1992. The maned wolf, *Chrysocyon brachyurus*, in Argentina. Pp. 50-56. *En: Internationalstudbook for the maned wolf Chrysocyon brachyurus* (Illiger, 1811) (Matern B., ed.). Frankfurt Zoological Garden, Frankfurt, 345 pp.
- BECCACECI, M.D. 1993. El aguará guazú, *Chrysocyon brachyurus*, en la provincia de Corrientes. *Facena*, 10:19-31.
- BERTA, A. 1988. Quaternary Evolution and Biogeography of the Large South American Canidae (Mammalia: Carnívora). University of California Publications in Geological Sciences, 132:1-149.
- BESTELMEYER, S. V. y C. WESTBROOK. 1998. Maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) predation on pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) in Central Brazil. *Mammalia*, 62(4):591-595.
- BLUNIER, T. y E.J. BROOK. 2001. Timing of millennial-scale climate changes in Antarctica and Greenland during the last glacial period. *Science*, 291:109-112.
- BONINSEGNA, J. 1995. South America dendroclimatological records. Pp. 446-462. *En: Climate since A.D. 1500* (Bradley R.S. y P.D. Jones, eds.). Routledge, London: 635 pp.
- BONOMO, M. 2004. Ocupaciones humanas en el litoral marítimo pampeano: un enfoque arqueológico. Tesis Doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales y Museo UNLP, La Plata
- BROECKER, W. 2001. Was the Medieval Warm Period Global? *Science*, 291:1497-1499.
- BURMEISTER, H. 1879. Description physique de la République Argentine d'après des observations personnelles et étrangères. Tome 3 (animaux vertébrés, 1: Mammifères vivants et éteints). P.E. Coni. Buenos Aires, 555 pp.
- BURMEISTER, H. 1943. Viaje por los Estados del Plata con especial referencia a la constitución física y al estado de cultura de la República Argentina, realizado en los años 1857, 1858, 1859 y 1860, Tomo I. Unión Germánica en la Argentina, Buenos Aires, 521 pp.

- BURMEISTER, H. 1944. Viaje por los Estados del Plata con especial referencia a la constitución física y al estado de cultura de la República Argentina, realizado en los años 1857, 1858, 1859 y 1860, Tomo II. Unión Germánica en la Argentina, Buenos Aires, 568 pp.
- CABRERA, A. 1932. El Perro Cimarrón de la Pampa Argentina. Publicaciones del Museo Antropológico y Etnográfico de la Facultad de Filosofía y Letras, Serie A, 2:7-29.
- CABRERA, A. 1957. Catálogo de los Mamíferos de América del Sur. Parte I. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Zoología, 4(1):1-307.
- CABRERA, A., 1961. Los félicos vivientes de la República Argentina. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" 6 (5):160-247.
- CABRERA, A. y J. YEPES. 1940. Mamíferos sudamericanos: vida, costumbres y descripción. Compañía Argentina de Editores, Buenos Aires, 370 pp.
- CAMPBELL, I.D., C. CAMPBELL, M.J. APPS, N.W. RUTTER y A.B.G. BUSH. 1998. Late Holocene approximately 1500 yr climatic periodicities and their implications. *Geology*, 26(5):471-473.
- CARMAN, R.L. 1984. Límite austral de la distribución del tigre o yaguararé (*Leo onca*) en los siglos XVII y XIX. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales, 13(29):293-296.
- CASAMIQUELA, R.M. 1975. Nota sobre la dispersión, en época histórica, de algunos mamíferos en el ámbito pampeano-patagónico. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología*, 9:111-117.
- CERUTI, C. 1990. Sitio arroyo Las Mulás I (Departamento La Paz. Pcia. de Entre Ríos): Aportes para un estudio del ecosistema. *Revista de Antropología*, 9:60-76.
- CHEBEZ, J.C. 1994. Los que se van. Especies argentinas en peligro. Editorial Albatros, Buenos Aires, 604 pp.
- CHRISTIANSEN, H.H. 1998. 'Little Ice Age' nivination activity in northeast Greenland. *The Holocene* 8(6):719-728.
- CIONE, A.L., A.M. LORANDI y E.P. TONNI. 1979. Patrón de subsistencia y adaptación ecológica en la aldea prehispánica "El Veinte", Santiago del Estero. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* (n.s.), 8:103-116.
- CIONE, A.L. y E. P. TONNI. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of upper-most Cenozoic in the Pampean Area, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 12:23-51.
- CLARAZ, J. 1988. Diario de viaje de exploración al Chubut (1865-1866). Marymar, Buenos Aires, 192 pp.
- CRUZ, L. DE LA. 1835. Viaje a su costa, del Alcalde provincial del Muy Ilustre Cabildo de Concepción de Chile, D. Luis de la Cruz, desde el Fuerte Ballenar, frontera de dicha Concepción. Pp. 3-212. *En*: Colección de Obras y Documentos relativos a la Historia antigua y moderna de las Provincias del Río de La Plata, Tomo I (de Angelis, P. ed.). Buenos Aires, 212 pp.
- DIETZ, J.M. 1984. Ecology and Social Organization of the Maned Wolf (*Chrysocyon brachyurus*). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 392:1-51
- DIETZ, J.M. 1985. *Chrysocyon brachyurus*. *Mammalian Species*, 234:1-4.
- DOERING, A.O. 1881. Enumeración sistemática de las especies observadas durante la expedición. Vertebrados. Informe Oficial de la Comisión Científica Agregada a la Expedición al Río Negro de 1879. Entrega I, Zoología. Imprenta de Oswald y Martínez, Buenos Aires, 168 pp.
- DOMACK, E.W. y P.A. MAYEWSKI. 1999. Bi-polar linkages; evidence from late-Holocene Antarctic and Greenland ice-core records. *The Holocene*, 9(2):247-251.
- D'ORBIGNY, A. 1945a. Viaje a la América Meridional. Tomo 3. Editorial Futuro, Buenos Aires, 356 pp.
- D'ORBIGNY, A. 1945b. Viaje a la América Meridional. Tomo 2. Editorial Futuro, Buenos Aires, 367 pp.
- EISENBERG, J.F. y K.H. REDFORD. 1999. *Mammals of the Neotropics 3. The central Neotropics*. University of Chicago Press, Illinois, 609 pp.
- EKMAN, M. 1999. Climate changes detected through the world's longest sea level series. *Global and Planetary Change*, 21(4):215-224.
- FALKNER, T. 1911. Descripción de la Patagonia. Tomo I. Universidad Nacional de La Plata, Biblioteca Centenaria, Coni Hermanos, Buenos Aires, 126 pp.
- FAVIER DUBOIS, M. 1998. Dinámica sedimentaria y cambios ambientales en relación al registro arqueológico y tafonómico del cerro Cabeza de León Bahía San Sebastián (Tierra del Fuego, Argentina). *Anales del Instituto de la Patagonia, serie Ciencias Humanas*, 26:137-152.
- FERNÁNDEZ, J. 1974 (1976). Modificaciones recientes en el hábitat de algunos mamíferos pampásicos-patagónicos. Implicaciones arqueológicas. *Anales de Arqueología y Etnología*, 19-21:277-293.
- FERNÁNDEZ, M. 2002. El Aguará-guazú en La Pampa. *World Wide Web*: <http://orbita.starmedia.com/~faunapampeana/ma/5aguara.htm>
- GARCIA ESPONDA, C., A. ACOSTA, D. LOPONTE, y L. DE SANTIS. 2001. Registro de *Chrysocyon brachyurus* (Carnívora: Canidae) en contextos arqueológicos en el Noreste de la Provincia de Buenos Aires. *Mastozoología Neotropical*, 8(2):159-163.
- GATTO, S. 1939. El paradero-cementerio de Brazo Largo (Delta del Paraná). *Physis*, 16:365-376.
- GERVAIS, H. y F. AMEGHINO. 1880. Los mamíferos Fósiles de la América Meridional. Igon-Savy, Paris-Buenos Aires, 225 pp.
- GINSBERG, J. y D. MACDONALD. 1990. Foxes, Wolves, Jackals, and Dogs. An Action Plan for the Conservation of Canids. IUCN/SSC Canid Specialist Group - IUCN/SSC Wolf Specialist Group, 320 pp.
- GRESLEBÍN, H. 1961. Interrogatorios ranquelinos. Cuadernos del Instituto Nacional de Investigaciones Folklóricas, 2:51-70.
- HARO, J.G., R.M. TORRES, y M. BISTONI. 2001. Presencia del aguará guazú *Chrysocyon brachyurus* en el Sistema de Humedales Laguna Mar Chiquita - Bañados del Río Dulce. *Facena*, 17:95-98.

- HOLMBERG, E.L. 1878. Contribuciones para el conocimiento de la fauna de Salta. *El Naturalista Argentino*, 1:18-52.
- HUDSON, G.E. 1953. *El Naturalista Del Plata*. Emecé Editores, 563 pp.
- IGARZABAL, R.S. 1873. La Provincia de San Juan en la Exposición de Córdoba. Geografía y estadística. Imprenta, litografía y fundición de tipos á vapor de la Sociedad Anónima, Buenos Aires, 165 pp.
- JAYAT, J.P., R.M. BARQUEZ, M.M. DIAZ y P.J. MARTÍNEZ. 1999. Aportes al conocimiento de la distribución de los carnívoros del noroeste de Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 6(1):15-30.
- JONES, P.D., T.J. OSBORNS y K.R. BRIFFA. 2001. The evolution of climate over the last millenium. *Science*, 292:662-667.
- JUAREZ, K. y J. MARINHO-FILHO. 2002. Diet, habitat use, and home ranges of sympatric canids in central Brazil. *Journal of Mammalogy*, 83(4):925-933.
- KRAGLIEVICH, L. 1928. Contribución al conocimiento de los grandes cánidos extinguidos de Sud América. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, 106:25-66.
- KRAGLIEVICH, L. y C. RUSCONI. 1931. Restos de vertebrados vivientes y extinguidos hallados por los señores E.R. Wagner y hermano en túmulos precolombinos de Santiago del Estero. *Physis*, 10:229-241.
- KRISKAUTZKY, N. 1975. Nuevos aportes para el conocimiento de los materiales arqueológicos obtenidos en la excavación del sitio Río Luján en la llanura aluvial de dicho curso. *Arqueología*, 1:9-13.
- LANGGUTH, A. 1969. Die südamerikanischen Canidae unter besonderer Berücksichtigung des Mähnenwolfes *Chrysocyon brachyurus* Illiger. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 179:1-188.
- LARRAIN, N. 1906. El país de Cuyo. Relación histórica hasta 1872. Edit. Juan Alsina. Buenos Aires, 485 pp.
- LISTA, R. 1880. Mis exploraciones y descubrimientos en la Patagonia. 1877-1880. Imprenta de Martín Biedma, Buenos Aires, 213 pp.
- LISTA, R. 1883. El territorio de las Misiones. Imprenta La Universidad de J.N. Klingelfuss. Buenos Aires, 114 pp.
- LYNCH ARRIBALZAGA, E. 1878. Rápida ojeada sobre la fauna de Baradero. *El Naturalista Argentino*, 1:1-18.
- MCCULLOCH, R.D., M.J. BENTLEY, R.S. PURVES, N.R.J. HULTON, D.E. SUGDEN y C.M. CLAPPERTON. 2000. Climatic inferences from glacial and palaeoecological evidence at the last glacial termination, southern South America. *Journal of Quaternary Science*, 15(4):409-417.
- MONES, A. y J. OLAZARRI. 1990. Confirmación de la existencia de *Chrysocyon brachyurus* (Illiger) en el Uruguay (Mammalia: Carnivora: Canidae). *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 174(12):1-6.
- MORENO, F.P. 1969. Viaje a la Patagonia Austral. 1876-1877. Solar-Hachette. Buenos Aires, 407 pp.
- MOTTA JUNIOR, J.C. y K. MARTINS. 2002. The Frugivorous diet of the Maned Wolf, *Chrysocyon brachyurus*, in Brazil: Ecology and Conservation. Pp. 291-303 *En: Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. (Levey, D.J., W.R. Silva y M. Galetti, eds.). CAB International: 544 pp.
- MOUSSY, J.A.V.M. DE. 1860-1864. *Description Géographique et Statistique de la Confederation Argentine*. Fermin Didor. Paris, 3 tomos, 2005 pp.
- MUSTERS, G.C. 1997. Vida entre los Patagones. *El Elefante Blanco*. Buenos Aires, 375 pp.
- OUTES, F. 1928. Vocabulario y fraseario Genaken (Puelche). Reunidos por Juan Federico Hunziger. *Revista del Museo de La Plata*, 31:261-297.
- POLITIS, G. 1984. Climatic variations during historical times in Eastern Buenos Aires Pampas, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 2:133-161.
- RICHARD, E., A. GIRAUDO y C. ABDALA. 1999. Confirmación de la presencia del aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*, Mammalia: Canidae) en la provincia de Santiago del Estero, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana*, 45(1):155-156.
- RIO, M.E. y L. ACHAVAL. 1904. Geografía de la provincia de Córdoba. Compañía Sud-Americana de Billetes de Banco, Buenos Aires, 569 pp.
- ROBOCK, A. 1979. The Little Ice Age: Northern Hemisphere Average observations and Model Claculations. *Science*, 206:177-210.
- ROHDE, J. 1889. Descripción de las Gobernaciones Nacionales de La Pampa, Río Negro y del Neuquén como complemento del plano general de las mismas. Compañía Sud-Americana de Billetes de Banco, Buenos Aires, 53 pp.
- ROIG, V.G. 1988. Los estudios faunísticos de las regiones áridas y su contribución a las investigaciones arqueológicas (Distribuciones actuales e históricas de algunos mamíferos). *Xama*, 1:17-42.
- SALEMME, M., E.P. TONNI y C. CERUTI. 1985. Los materiales del sitio arqueológico "La Maza I" (Partido de Berisso, Prov. Buenos Aires): revisión crítica. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 16(2):169-175.
- SANCHEZ LABRADOR, J. 1936. Los indios pampas-puelches-patagones. *Via y Zona*, Buenos Aires, 251 pp.
- SEYMOUR, R.A. 1947. Un poblador de las Pampas. Vida de un Estanciero de la frontera sudeste de Córdoba entre los años 1865 y 1868. Editora y distribuidora del Plata, Buenos Aires, 325 pp.
- STAGER, J. y P. MAYEWSKI. 1997. Abrupt Early to Mid-Holocene climatic transition registered at the Equator and the Poles. *Science*, 276:1834-1836.
- THOMPSON, L.G. 2000. Ice core evidence for climate change in the Tropics: implications for our future. *Quaternary Science Review*, 19:19-35.
- TONNI, E.P. y G. POLITIS, 1981. Un gran cánido del Holoceno de la Provincia de Buenos Aires y el registro prehispánico de *Canis (Canis) familiaris* en las áreas Pampeana y Patagónica. *Ameghiniana*, 18(3-4):251-265.
- TONNI, E.P., A.L. CIONE y A.J. FIGINI. 1999. Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the Late Pleistocene and Holocene. *Palaeogeography Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 147:257-281.

- TONNI, E.P., A.L. CIONE y A.J. FIGINI. 2001. Chronology of Holocene pedogenetic events in the Pampean Area of Argentina. *Current Research in the Pleistocene*, 18:124-127.
- VIGNATI, M.A. 1938. Miscelánea etnográfica y toponímica. *Notas del Museo de La Plata*, 3:125-129.
- VILLALBA, R. 1994a. Tree-ring and glacial evidence for the Medieval Warm Epoch and the Little ice Age in southern South America. *Climatic Change*, 26:183-197.
- VILLALBA, R. 1994b. Fluctuaciones climáticas en latitudes medias de América del Sur durante los últimos 1000 años, su relación con la oscilación del Sur. *Revista Chilena de Historia Natural*, 67:453-461
- WILLIAMS, L.D. y T. WIGLEY. 1983. A comparison of evidence for Late Holocene Summer Temperature variations in the Northern Hemisphere. *Quaternary Research*, 20(3):286-307.