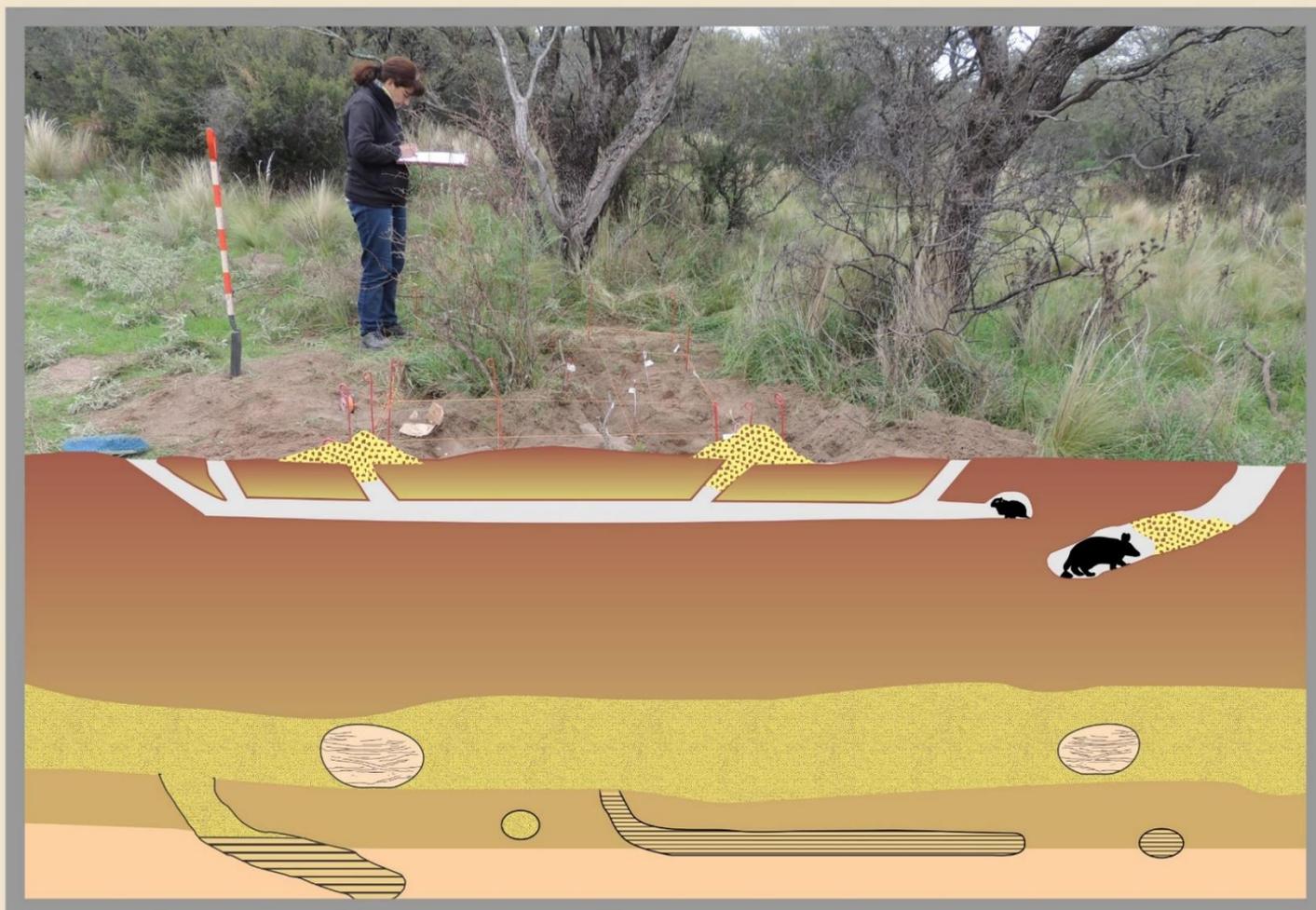


# NEOICNOLOGÍA DE CUEVAS DE MAMÍFEROS Y SU APLICACIÓN A LA INTERPRETACIÓN DE EJEMPLOS FÓSILES



Trabajo de Tesis para optar al título de Doctor en Biología

**Lic. María Cristina CARDONATTO**

Universidad Nacional del Comahue  
Centro Regional Universitario Bariloche

**2019**



**Universidad Nacional del Comahue  
Centro Regional Universitario Bariloche**

**NEOICNOLOGÍA DE CUEVAS DE MAMÍFEROS Y SU APLICACIÓN A LA  
INTERPRETACIÓN DE EJEMPLOS FÓSILES.**

**Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor en Biología**

**Licenciada en Ciencias biológicas: María Cristina CARDONATTO**

**Directora: Dra. Claudia Inés MONTALVO**

**Codirector: Dr. Jorge Orlando CALVO**

**Año: 2019**

*Dedicada a mis padres Chon y Elsa.*

Imagen de portada diseñada por Ricardo MELCHOR

## AGRADECIMIENTOS

A lo largo de todo este tiempo he tenido la posibilidad de compartir momentos con mucha gente que me han brindado su apoyo, sin el cual este proyecto no hubiese podido llevarse adelante. Asimismo, en lo institucional mi reconocimiento a la UNLPam y la ANPCyT por el financiamiento recibido, y a la UNCo por haberme admitido para realizar el Doctorado. El aporte laboral y emocional fue muy importante y siento que son parte del resultado, por lo tanto, quiero aprovechar esta oportunidad para darles todo mi agradecimiento.

A mi equipo de dirección formado por Claudia Montalvo, con quien he compartido muchos años de docencia y nos une una linda relación de amistad, y Jorge Calvo quien me brindó su confianza y apoyo durante el desarrollo de esta tesis.

A todas las personas con quienes he compartido las largas tareas de campo Miguel Santillán, Mauricio Fernández, Angélica Tamame, Nahuel Espinoza, Silverio Feola, Luciana Cobo, Sofía Mulatero y Luis Torres. Especialmente a Fátima Mendoza Belmontes con quien compartí la mayoría de las campañas y su acompañamiento fue fundamental, siempre con aportes productivos y atenta a cada necesidad que pudiera surgir; además de su colaboración en fotogrametría.

Por el aporte de conocimientos y calidad humana a Marcelo Zárate y Teresa Manera, así como la ayuda recibida por Nadia Icassati, Marina Cock. Pablo Villegas, Juan Zanon y Ricardo Bonini,

A mi amiga Marta Kin por su asesoramiento y enseñanza como bióloga de campo. A mi dulce Ana por su compañía. A mi apreciado Profesor Enrique Justo y su familia, a mis primos Graciela y Ricardo, a Sonia y a mi querido hermano quienes me abrieron las puertas de sus casas cada vez que los visité para realizar los moldeos de cuevas. Así como a dueños o encargados de los establecimientos donde se hicieron las demás campañas.

Agradezco el acompañamiento diario de mis colegas amigas Viviana Martínez, Renata Sostillo, Graciela Visconti, Elena de Elorriaga, Gabriela Pineda Salgado y Eugenia Estanga.

A mis hijos, Tomás y Leo, que son el motor que lleva adelante mi vida; y a mi esposo Ricardo que sin su tiempo, paciencia e inmenso amor no hubiese podido llegar a este momento.

---

## RESUMEN

En esta tesis se estudiaron cuevas actuales de mamíferos fosoriales y subterráneos de La Pampa (Argentina), para identificar sus rasgos distintivos y su posible historia tafonómica; para luego aplicar estos resultados al estudio de excavaciones fósiles cenozoicas de Argentina. Las tareas desarrolladas incluyeron 1) moldeado de cuevas activas de mamíferos de productor conocido con espuma de poliuretano, junto a la documentación de los sedimentos portadores, geomorfología y vegetación asociada; 2) estudio de cuevas inactivas (rellenas o vacías) y 3) búsqueda, descripción e interpretación de cuevas fósiles cenozoicas de la región central de Argentina. Para el trabajo neocnológico se estudiaron cuevas de xenartros (*Chaetophractus villosus*, *C. vellerosus* y *Zaedyus pichiy*) y roedores (*Microcavia australis*, *Tympanoctomys barrerae*, *Ctenomys azarae* y *C. talarum occidentalis*). Se moldearon tres sistemas de cada especie por provincia fitogeográfica de acuerdo a su distribución, totalizando 36 moldes. En cada sitio se realizaron esquemas a escala y registro fotográfico, para completar la documentación y usar técnicas de fotogrametría y morfometría geométrica. En este trabajo, se ha duplicado la cantidad de sistemas de cuevas documentada para la mayoría de las especies estudiadas, siendo única la información de rasgos útiles en icnología. Para el estudio paleocnológico se visitaron localidades fosilíferas de edad miocena (Formación Cerro Azul), pliocena (Formación Monte Hermoso), plio-pleistocena (unidades innominadas) y holocena (Formación Meaucó) de las provincias de La Pampa y suroeste de Buenos Aires. Fue posible medir un total de 225 rellenos de cuevas fósiles, en aquellos expuestos en sección transversal se estimó la masa corporal de sus productores.

Las cuevas actuales de xenartros (Dasypodidae) eran rampas con una entrada abierta a la superficie, generalmente sin ramificar, con cámara (*Chaetophractus* spp.) o carente de ella (*Z. pichiy*). El diámetro horizontal (Dh) promedio fue de 154,70 mm y 108,62 mm, respectivamente. En los moldes de *Chaetophractus* spp. la relación promedio entre diámetro vertical y horizontal (IDR) fue 0,87; indicando una sección transversal elíptica aplanada y para *Z. pichiy* igual a 1,03; sugiriendo una morfología subcircular. El piso era liso, con abundante sedimento suelto. La ornamentación superficial primaria formada por sets de tres trazas de garras registró promedios de anchura (AS) de 33,80 y 22,62 mm, en tanto que la anchura de cada traza de garra (AT) fue de 5,08 mm y 3,50 mm, para *Chaetophractus* spp. y *Z. pichiy*, respectivamente. Las cuevas de los roedores eran sistemas subhorizontales complejos, formados por varias entradas que conducían a túneles ramificados con cámaras. Las cuevas abiertas a la superficie se asociaban con organismos fosoriales (Caviidae y Octodontidae) y las selladas se vinculaban con organismos subterráneos (Ctenomyidae). Los túneles de los sistemas de Caviidae (*M. australis*) tenían un Dh promedio de 78,92 mm y se disponían en uno o dos niveles, incluyendo circuitos cerrados. El IDR promedio de estas cuevas fue de 0,79; indicando una sección transversal elíptica aplanada. Las trazas de garras

agrupadas de a tres, registraron promedios de AS= 11,82 mm y AT= 2,13 mm. También se observó ornamentación superficial secundaria formada por excavaciones de invertebrados, presencia de varias cámaras con abundantes heces y restos vegetales secos. El piso estaba cubierto de heces y en su mayoría era bilobulado. Las cuevas de Octodontidae (*T. barrerae*) tenían túneles (Dh promedio= 85,16 mm) dispuestos hasta en tres niveles, con circuitos cerrados y cámaras, su IDR= 0,77 señaló una morfología elíptica aplanada. Presentaban ornamentación primaria y secundaria, estando las trazas de garras agrupadas de a cuatro, con promedios de AS= 14,17 mm y AT= 2,37 mm. El piso era liso o bilobulado y tenía escasos restos vegetales y heces dispersas. Las cuevas de Ctenomyidae (*C. azarae* y *C. talarum occidentalis*) tenían los túneles (Dh promedio= 65,71 mm) dispuestos en un nivel, el IDR promedio igual a 1,12 indicó una sección transversal elíptica vertical. Estos sistemas tenían reservas de material vegetal en túneles y mostraban únicamente ornamentación primaria, formada por sets de tres trazas de garras, con promedios de AS= 11,60 mm y AT= 2,27 mm. El piso estaba limpio y con ocasionales trazas de garras. Para diferenciar las cuevas de los xenartros y roedores estudiadas se propuso una clave dicotómica. Considerando que el registro fósil de los géneros cuyas cuevas se estudiaron llega al Pleistoceno o Plioceno, se proponen cinco grupos de potenciales productores tipificados por sus preferencias ecológicas y comportamiento vinculados con rasgos morfológicos y tafonómicos distintivos. Esta generalización permite interpretar cuevas fósiles del Cenozoico con rasgos similares a las modernas como construidas por productores análogos u homólogos, con los mismos requerimientos ecológicos y etológicos.

Los rellenos de cuevas fósiles miocenas eran rampas simples (Dh= 0,15 – 1,50 m), sugiriendo productores de hábitos fosoriales. Los posibles constructores de las cuevas, considerando el rango de diámetro horizontal, serían Hegetotheriidae y pequeños Dasypodidae (Dh= 0,15 – 0,34 m); Mesotheriidae, grandes Dasypodidae y Glyptodontidae (Dh= 0,39 – 0,98 m); y Mylodontidae (Dh= 1,05 – 1,50 m). Aunque no existe acuerdo acerca de la habilidad para excavar de Glyptodontidae, en esta tesis se considera que serían productores probables de cuevas de tamaño mediano y contorno subcircular. Los rellenos de cuevas pliocenas eran rampas simples y sistemas subhorizontales ramificados. Para los ramificados con Dh= 0,14 – 0,28 m se infirió como constructores a Ctenomyidae (*Actenomys priscus*) y Chinchillidae (*Lagostomus* sp.), y para las rampas simples del mismo tamaño a Hegetotheriidae y Dasypodidae. Los rellenos de mayor tamaño eran rampas simples, y los posibles constructores fueron Mesotheriidae, Dasypodidae y Pamphathiidae (rango Dh= 0,46 – 0,92 m) y Mylodontidae (para Dh= 1,05 – 1,21 m). Los rellenos de cuevas de grandes dimensiones (Dh= 1,2 – 2,20 m) identificados cortando depósitos miocenos se reinterpretaron como de edad más moderna (pleistocena?) y se asignaron a Mylodontidae y Glyptodontidae (con dudas). Entre las cuevas inactivas holocenas se reconocieron rellenos activos meniscados (Dh promedio= 0,06 m) comparables a *Nagtuichnus* isp. y atribuidos a Chlamyphorinae, y rellenos pasivos (macizos y/o laminados). Dentro de éstos últimos se distinguieron dos tamaños: los de Dh= 0,10 – 0,26 m que podrían pertenecer a Dasypodidae o Chinchillidae (*Lagostomus*); y aquellos de Dh= 0,04 – 0,07 m se asignaron a Ctenomyidae, teniendo en cuenta además la arquitectura general y ornamentación superficial.

Considerando los resultados neoicnológicos y paleoicnológicos, así como propuestas previas en la literatura, se sugiere un conjunto de icnotaxobases para la taxonomía de cuevas fósiles. Las icnotaxobases genéricas son: arquitectura, sección transversal, relleno y presencia/ausencia de cámaras. Las icnotaxobases específicas son: ornamentación superficial, ángulos de bifurcación e inclinación, rasgos de las cámaras y diámetro horizontal.

## SUMMARY

In this thesis, the burrows of extant fossorial and subterranean mammals from La Pampa province (Argentina) were studied, to identify their distinctive features and likely taphonomic history, and then to apply these results to the interpretation of Cenozoic fossil burrows. The performed activities included: 1) casting of active burrows of known producer with polyurethane foam, characterization of the hosting sediments, geomorphology and vegetation of the site; 2) study of inactive burrows (filled or empty); and 3) search, description and interpretation of Cenozoic fossil tetrapod burrows from central Argentina. Neoichnologic studies included xenarthran (*Chaetophractus villosus*, *C. vellerosus* y *Zaedyus pichiy*) and rodent (*Microcavia australis*, *Tympanoctomys barrerae*, *Ctenomys azarae* and *C. talarum occidentalis*) burrows. Three systems of each species and from the three phytogeographic provinces of La Pampa were casted, totaling 36 casts. At every site, a scaled diagram and photographic documentation (also used to build 3D models and apply geometric morphometric techniques) was done. In this thesis, the number of documented burrow systems for most of the studied species was doubled, being the unique source of features of use in ichnology. For the paleoichnological study, several fossil localities were visited (from La Pampa and Buenos Aires provinces), of Miocene (Cerro Azul Formation), Pliocene (Monte Hermoso Formation), Plio-pleistocene (unnamed units) and Holocene age (Meaucó Formation). A total of 225 fossil burrows were measured, and those in transverse section were used to estimate the body mass of the producer.

Extant xenarthran (Dasypodidae) burrows are ramps with an open entrance, generally lacking bifurcation, with a chamber (*Chaetophractus* spp.) or lacking a chamber (*Z. pichiy*). The average horizontal diameter (Dh) was 154.70 mm and 108.62 mm, respectively. In *Chaetophractus* spp. casts, the average ratio between vertical and horizontal diameter (IDR) was 0.87; pointing to a flattened elliptical cross-section; and 1.03 for *Z. pichiy*, suggesting a subcircular morphology. The floor was smooth and covered by abundant loose sediment in these Dasypodidae. Primary surface ornamentation was composed of sets of three claw traces with average width (AS) of 33.80 and 22.62 mm, whereas the average trace width (AT) was 5.08 mm and 3.50 mm, for *Chaetophractus* spp. and *Z. pichiy*, respectively. Rodent burrows were complex subhorizontal systems composed of several entrances with ramps linked to bifurcated tunnels with chambers. The rodent burrows with open entrances (Caviidae and Octodontidae) were related to fossorial organisms and those with plugged entrances (Ctenomyidae) are related to subterranean organisms. The tunnels of the Caviidae systems (*M. australis*) exhibited an average Dh of 78.92 mm and were arranged in one or two levels, including closed circuits. The mean IDR of these burrows was 0.79; suggesting an elliptical cross-section. Claw traces were grouped in sets of three, the average AS was 11.82 mm and the average AT reached 2.13 mm. These systems also exhibited secondary surface ornamentation formed by invertebrate burrows, several chambers with abundant feces and dry plant remains. The tunnel floor was covered by feces and mostly bilobed. Octodontidae (*T. barrerae*) burrow systems exhibited tunnels (average Dh= 85.16 mm) forming closed circuits, with chambers and arranged in up to three levels, and an average IDR= 0.77, suggesting a flattened elliptical cross-section. These burrows showed primary and secondary surface ornamentation, with sets of four claw traces showing average AS= 14.17 mm and

AT= 2.37 mm. The flat or bilobed floor exhibited scarce plant remains and feces. The Ctenomyidae (*Ctenomys azarae* and *C. talarum occidentalis*) burrows had tunnels (average Dh= 65.71 mm) in a single level, their IDR averaged 1.12 thus pointing to an elliptical vertical cross-section. These systems showed stored grass in tunnels and only showed primary surface ornamentation composed by sets of three claw traces showing average AS= 11.60 mm and AT= 2.27 mm. The floor was clean with occasional blunt claw traces. In order to help distinguishing the studied xenarthran and rodent burrows a dichotomic key is proposed. Considering that the fossil record of the genera of the studied species reaches the Pleistocene or Pliocene, five groups involving the potential producers typified by their ecologic preferences and ethology linked to morphologic and taphonomic features of the burrow systems are proposed. This simplification allows interpreting Cenozoic fossil burrows with features similar to the modern ones as constructed by analogous or homologous producers, with similar ecologic requirements and behavior.

The Miocene fossil burrows were simple ramps (Dh= 0.15-1.50 m), suggesting producers with fossorial habits. The likely burrow producers considering the range of horizontal diameter would be the Hegetotheriidae and small Dasypodidae (Dh= 0.15 – 0.34 m); Mesotheriidae, large Dasypodidae and Glyptodontidae (Dh= 0.39 – 0.98 m); and Mylodontidae (Dh= 1.05 – 1.50 m). Although there is no agreement about the digging ability of Glyptodontidae, in this thesis they are considered as likely producers of medium-sized burrows of subcircular outline. Pliocene burrow fills were bifurcated subhorizontal burrows and simple ramps (Dh= 0.11 – 1.21 m). For the bifurcated burrows with Dh= 0.14 – 0.28 m, the likely producers were Ctenomyidae (*Actenomys priscus*) and Chinchillidae (*Lagostomus* sp.); and for the simple small ramps were Hegetotheriidae and Dasypodidae. In the same locality, the larger burrow fills were simple ramps and the likely excavators were Mesotheriidae, Dasypodidae and Pamphathiidae (Dh= 0.46 – 0.92 m), and Mylodontidae (Dh= 1.05 – 1.21 m). Large burrow fills (Dh= 1.2 – 2.20 m) in late Miocene deposits from another locality are reinterpreted as of younger age (Pleistocene?) and are tentatively assigned to Mylodontidae and Glyptodontidae (with doubts). Among the inactive Holocene burrows, it is possible to distinguish those with meniscate fillings (average Dh= 0.06 m) comparable with *Nagtuichnus* isp. and assigned to Chlamyphorinae; and those with passive fillings (massive and/or laminated). Among the latter, two size classes were distinguished: those with Dh= 0.10 – 0.26 m could belong to Dasypodidae or Chinchillidae (*Lagostomus*); and those with Dh= 0.04 – 0.07 m were assigned to Ctenomyidae (on the basis of size, overall architecture and surface ornamentation).

Considering neo - and paleoichnological results of this work and the literature on ichnotaxonomy of fossil burrows, a set of ichnotaxobases are proposed. The generic ichnotaxobases are: overall architecture, cross-section, fill and the presence/absence of chambers; whereas, the specific ichnotaxobases are: surface ornamentation, angles of bifurcation and inclination, details of the chambers and horizontal diameter.

# TABLA DE CONTENIDOS

<b>Capítulo 1</b> .....	1
<b>INTRODUCCIÓN, OBJETIVOS Y ANTECEDENTES</b> .....	1
INTRODUCCIÓN.....	1
OBJETIVOS .....	6
HIPÓTESIS DE TRABAJO .....	7
ANTECEDENTES SOBRE CUEVAS DE MAMÍFEROS DE LA REGIÓN SEMIÁRIDA DE ARGENTINA.....	7
<b>Dasypodidae</b> .....	8
<b>Caviidae</b> .....	14
<b>Octodontidae</b> .....	17
<b>Ctenomyidae</b> .....	18
ANTECEDENTES SOBRE CUEVAS FÓSILES.....	20
ANTECEDENTES SOBRE ICNOTAXONOMÍA DE CUEVAS FÓSILES .....	24
<b>Capítulo 2</b> .....	27
<b>METODOLOGÍA DE TRABAJO Y LOCALIDADES DE ESTUDIO</b> .....	27
TERMINOLOGÍA USADA .....	27
METODOLOGÍA NEOICNOLÓGICA .....	32
<b>Trabajo de gabinete</b> .....	33
<b>Trabajo de campo</b> .....	37
<b>Trabajo de laboratorio</b> .....	43
METODOLOGÍA PALEOICNOLÓGICA.....	50
<b>Estudio de cuevas inactivas</b> .....	50
<b>Estudio de cuevas fósiles</b> .....	51
ÁREAS DE ESTUDIO.....	54
<b>Localidades de estudio neoicnológico</b> .....	55
<b>Localidades de estudio paleoicnológico</b> .....	56
<b>Capítulo 3</b> .....	62
<b>CARACTERIZACIÓN DE LAS LOCALIDADES NEOICNOLÓGICAS</b> .....	62
INTRODUCCIÓN.....	62
<b>La Porfía</b> .....	62
<b>Campus UNLPam</b> .....	65
<b>Granulometría de las muestras de sedimento</b> .....	65
<b>Capítulo 4</b> .....	71
<b>SISTEMAS DE EXCAVACIONES DE DASYPODIDAE (XENARTHRA)</b> .....	71
ASPECTOS DE LA BIOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN DE DASYPODIDAE .....	71

RESULTADOS.....	73
Rasgos de campo para identificar sus cuevas .....	74
Cuevas de <i>Chaetophractus villosus</i> .....	74
Cuevas de <i>Chaetophractus vellerosus</i> .....	88
Cuevas de <i>Zaedyus pichiy</i> .....	92
Cuevas y hozaduras de dasipódidos: morfometría y orientación .....	96
Capítulo 5 .....	101
<b>SISTEMAS DE EXCAVACIONES DE CAVIIDAE (RODENTIA): <i>MICROCAVIA AUSTRALIS</i></b> .....	101
ASPECTOS GENERALES SOBRE ROEDORES CAVIOMORFOS.....	101
SISTEMAS DE EXCAVACIONES DE CAVIIDAE .....	102
SISTEMAS DE EXCAVACIONES DE <i>MICROCAVIA AUSTRALIS</i> .....	103
RESULTADOS.....	104
Rasgos diagnósticos para identificar cuevas de <i>Microcavia australis</i> en el campo.....	104
Cuevas de <i>Microcavia australis</i> .....	105
Orientación de las entradas de <i>Microcavia australis</i> .....	125
Capítulo 6 .....	127
<b>SISTEMAS DE EXCAVACIONES DE OCTODONTIDAE (RODENTIA): <i>TYMpanoCTOMYS BARRERAE</i></b> .....	127
ASPECTOS DE LA BIOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN.....	127
RESULTADOS.....	129
Rasgos diagnósticos para identificar cuevas de <i>Tympanoctomys barrerae</i> en el campo.....	129
Cuevas de <i>Tympanoctomys barrerae</i> .....	130
Orientación de las entradas de los sistemas de cuevas de <i>Tympanoctomys barrerae</i> .....	140
Capítulo 7 .....	142
<b>SISTEMAS DE EXCAVACIONES DE CTENOMYIDAE (RODENTIA): <i>CTENOMYS AZARAE</i> Y <i>CTENOMYS TALARUM OCCIDENTALIS</i></b> .....	142
ASPECTOS DE LA BIOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN.....	142
RESULTADOS.....	144
Rasgos de campo para identificar sus cuevas .....	144
Cuevas de <i>Ctenomys azarae</i> .....	145
Cuevas de <i>Ctenomys talarum occidentalis</i> .....	170
Orientación de las entradas de sistemas de <i>Ctenomys azarae</i> y <i>Ctenomys talarum occidentalis</i> .....	176
Capítulo 8 .....	178

<b>ESTUDIO DE CUEVAS FÓSILES E INACTIVAS</b> .....	178
CUEVAS DE LA FORMACIÓN CERRO AZUL (MIOCENO SUPERIOR).....	178
<b>Marco geológico</b> .....	178
<b>Facies sedimentarias</b> .....	179
<b>Descripción de los rellenos de cuevas</b> .....	182
<b>Iconofósiles asociados</b> .....	189
<b>Restos fósiles incluidos en los rellenos de cuevas</b> .....	193
CUEVAS DE LA FORMACIÓN MONTE HERMOSO (PLIOCENO INFERIOR) .....	195
<b>Marco geológico</b> .....	195
<b>Descripción de los rellenos de cuevas</b> .....	198
<b>Iconofósiles asociados</b> .....	205
<b>Restos fósiles incluidos en los rellenos de cuevas</b> .....	205
CUEVAS DEL PLIOCENO-PLEISTOCENO (CANTERA SANDRINI) .....	206
<b>Marco geológico</b> .....	206
<b>Descripción de los rellenos de cuevas</b> .....	206
CUEVAS PLEISTOCENAS (CORTE DE RUTA NACIONAL 154) .....	207
<b>Marco geológico</b> .....	207
<b>Descripción de los rellenos de cuevas</b> .....	208
<b>Iconofósiles asociados</b> .....	210
<b>Restos fósiles incluidos en los rellenos de cuevas</b> .....	211
CUEVAS HOLOCENAS E INACTIVAS .....	211
<b>Cuevas holocenas de Quehué</b> .....	211
<b>Cuevas holocenas: Cantera Lorda</b> .....	215
<b>Cuevas holocenas: La Porfía</b> .....	223
<b>Capítulo 9</b> .....	225
<b>DISCUSIÓN</b> .....	225
<b>MORFOLOGÍA DE CUEVAS ACTUALES</b> .....	225
<b>Dasypodidae</b> .....	225
<b>Caviidae</b> .....	231
<b>Octodontidae</b> .....	238
<b>Ctenomyidae</b> .....	241
<b>DISTINCIÓN DE LOS SISTEMAS DE CUEVAS ACTUALES</b> .....	248
<b>Comparación y diferenciación de los sistemas de cuevas de xenartros y roedores</b> .....	248
<b>Comparación y diferenciación de los sistemas de cuevas de roedores</b> .....	253
<b>Otras características morfológicas y tafonómicas distintivas</b> .....	255

CRITERIOS MORFOLÓGICOS Y TAFONÓMICOS DE LAS CUEVAS VINCULADOS A PREFERENCIAS ECOLÓGICAS Y COMPORTAMIENTO DEL PRODUCTOR .....	258
PRODUCTORES Y TAFONOMÍA DE LAS CUEVAS FÓSILES E INACTIVAS: APLICACIÓN DE LA INFORMACIÓN PALEONTOLÓGICA Y NEOICNOLÓGICA .....	261
<b>Productores de las cuevas miocenas de la Formación Cerro Azul</b> .....	262
<b>Productores de cuevas pliocenas de la Formación Monte Hermoso</b> .....	267
<b>Productores de cuevas plio-pleistocenas (Cantera Sandrini)</b> .....	269
<b>Productores de cuevas pleistocenas (corte ruta nacional 154)</b> .....	270
<b>Productores de cuevas holocenas e inactivas</b> .....	271
<b>Orientación de las cuevas fósiles</b> .....	274
<b>Tafonomía de las cuevas fósiles e inactivas</b> .....	274
POTENCIALES ICNOTAXOBASES PARA CUEVAS DE VERTEBRADOS .....	276
<b>Capítulo 10</b> .....	278
<b>CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS</b> .....	278
CONCLUSIONES .....	278
PERSPECTIVAS FUTURAS .....	282
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	283
<b>APÉNDICES</b> .....	303
<b>APÉNDICE 1: DATOS DE CUEVAS ACTUALES</b> .....	304
APÉNDICE 1.1: CUEVAS DE XENARTROS .....	305
APÉNDICE 1.2: CUEVAS DE ROEDORES .....	310
<b>APÉNDICE 2: CUEVAS FÓSILES</b> .....	348
APÉNDICE 2.1: CUEVAS MIOCENAS .....	348
APÉNDICE 2.2: CUEVAS PLIO- PLEISTOCENAS .....	351
APÉNDICE 2.3: CUEVAS HOLOCENAS E INACTIVAS .....	353
<b>ARTÍCULO DE RESPALDO</b> .....	355

## Capítulo 1

### INTRODUCCIÓN, OBJETIVOS Y ANTECEDENTES

#### INTRODUCCIÓN

Los vertebrados excavan para vivir, alimentarse, almacenar recursos alimenticios, reproducirse o para protección, ya sea ante condiciones ambientales desfavorables y/o para escapar de sus depredadores (por ejemplo, Kinlaw, 2006; Vizcaíno *et al.* 2016). Kinlaw (1999) describió cuevas de acuerdo a su función y enumeró las siguientes como las principales: protección ante el ambiente adverso, disminución del riesgo de depredación, creación de un microhábitat propicio, almacenamiento de alimentos, reparo para individuos enfermos, y uso para la reproducción, sociabilización y comunicación.

Las cuevas pueden ser sistemas subterráneos bien formados, semipermanentes o permanentes, a menudo de considerable complejidad; pasajes temporarios excavados a través de capas superficiales del suelo, o excavaciones someras para forrajeo. Algunos mamíferos utilizan refugios acondicionados aprovechando irregularidades del terreno y pasadizos entre la vegetación. Existen distintas categorías de hábitos cavícolas dentro de los tetrápodos (Kinlaw, 1999): constructores, modificadores y ocupantes. Aquellos tetrápodos que construyen cuevas extensas, complejas y abiertas a la superficie, causan un significativo impacto ambiental. La construcción de cuevas permanentes permite introducir en el ambiente un espacio en el que pueden vivir otras especies y modificar físicamente el ambiente abiótico y la disponibilidad de los recursos; así los sistemas de cuevas están asociados con un enriquecimiento de la biodiversidad (Kent y Snell, 1994; Kinlaw y Grasmueck, 2012). Otros excavadores actúan como modificadores, ya que habitan y cambian una cueva preexistente y, por último, están aquellos organismos que son sólo simples ocupantes transitorios de cuevas sin causar modificaciones en su estructura (Kinlaw, 1999).

Si bien los vertebrados construyen cuevas bajo diferentes condiciones climáticas y en diferentes regiones biogeográficas, los que habitan en zonas áridas lo hacen para amortiguar las condiciones ambientales extremas. Por ejemplo, para evitar las altas temperaturas construyen sistemas extensos con varios niveles, como es el caso de roedores diurnos; para evitar la deshidratación utilizan cuevas más profundas que retienen humedad; una estrategia también utilizada para evitar la exposición frente a la ausencia de la cobertura vegetal causada por fuegos estacionales (Kinlaw, 2006).

Los mamíferos adaptados para la vida en cuevas muestran distinto **grado de fosorialidad**, habiéndose distinguido entre fosoriales y semi-fosoriales (Shimer, 1903; Ebensperger y Bozinovic, 2000) o entre fosoriales y subterráneos (Ellerman, 1956; Nevo, 1979; Begall *et al.*, 2007; Lessa *et al.* 2008; Vassallo y Echeverría, 2009; Vizcaíno *et al.*, 2016). Estos términos son generalmente equivalentes y difieren básicamente en si el forrajeo se realiza en superficie o debajo de la tierra. La morfología de las estructuras corporales utilizadas por el productor para excavar (especialmente si usan dientes, garras o ambos), así como su dieta tienen influencia en el **modo de excavación**.

La **estructura de las cuevas** es el producto de muchas variables que interactúan y es afectada además por aspectos de la biología del productor. La historia filogenética se refleja en la morfología, comportamiento (por ejemplo, excavar usando garras o dientes) y dieta de los diversos grupos. La fisiología de los productores determina los requerimientos microambientales (temperatura, humedad, disponibilidad de oxígeno y niveles de dióxido de carbono) que se deben generar en la cueva y que determinarán su arquitectura. Los túneles profundos aseguran estabilidad en la temperatura y alta humedad, la longitud influye en la difusión de los gases y forrajeo (Hickman, 1990). Por ejemplo, los armadillos son considerados homeotermos imperfectos, por ello necesitan construir excavaciones más profundas en las que la temperatura sea más estable y de ese modo se facilita la regulación de su temperatura corporal (Abba *et al.*, 2005). Todas estas variables interactuando hacen que la estructura de la cueva esté en constante modificación, respondiendo a cambios externos (densidad de vegetación, temperatura, lluvias,

entre otros) y cambios inherentes al productor; por ejemplo, época de reproducción (Hickman, 1990).

Aquellas especies que reutilizan cuevas existentes tienen como ventajas el ahorro de la energía y del tiempo necesarios para la construcción de la cueva, dado que pueden acceder rápidamente a una cueva existente. Estas cuevas al ser reutilizadas por animales diferentes a los que la excavaron originalmente, pueden presentar modificaciones en su arquitectura. Un ejemplo conocido (Machicote *et al.*, 2004) es la reutilización por parte de *Athene cunicularia* (Molina, 1782) de cuevas abandonadas de *Lagostomus maximus* (Desmarest, 1817) y/o de *Chaetophractus villosus* (Desmarest, 1804).

Existen pocos indicios sobre las tendencias en la complejidad morfológica de las cuevas de mamíferos actuales, es decir de qué modo evolucionaron los rasgos propios de cada tipo de cueva (Hickman, 1990). Existe una propuesta de secuencia evolutiva para Octodontoidea (Rodentia) que indica diferentes grados de especialización en la construcción de cuevas (Genise, 1989; Lessa *et al.*, 2008). La secuencia comienza con la modificación de cavidades o refugios naturales y cuevas excavadas a partir de refugios preexistentes, pasando por cuevas formadas por rampas simples excavadas en suelo desnudo, cuevas con túneles horizontales seguidos de túneles oblicuos; hasta cuevas esencialmente horizontales con funciones de alimentación. No hay estudios previos que indiquen si este patrón puede aplicarse a otros mamíferos fosoriales y subterráneos. La estructura básica de las cuevas de mamíferos sociales parece mostrar pocos cambios en comparación con aquellos de hábitos solitarios (Hickman, 1990). Pueden tener más entradas, más cámaras, o la cámara de cría puede ser más grande, los túneles de forrajeo pueden ser más extensos o más ramificados; pero aparentemente ningún carácter es único. En el caso de los mamíferos sociales, varios animales excavan a mayor velocidad, pero el costo energético resulta similar a nivel de cada individuo (Hickman, 1990).

La evolución de los hábitos subterráneos en mamíferos puede ser estudiada analizando el comportamiento y ecología de los animales excavadores modernos, especialmente el de xenartros (Crespo, 1944; Abba *et al.*, 2005, 2007; Superina y Loughry, 2012; Arteaga y Venticinque, 2008; Ruiz Aravena, 2012); y roedores

(Vassallo, 1998; Ojeda *et al.*, 1996, 1999; Mares *et al.*, 1997a; Luna y Antinuchi, 2006; Taraborelli *et al.*, 2007; Vassallo y Echeverría, 2009). Estos estudios se focalizan en la **morfología funcional de los órganos excavadores** (Lessa *et al.*, 2008; Vassallo, 1998), o en el **comportamiento** de excavación en **terrarios** bajo condiciones controladas (Gobetz, 2005; Melchor *et al.*, 2012). Otro enfoque, el cual provee nueva y abundante información, es el **estudio de cuevas actuales** cuyo productor se conoce y la comparación de los resultados obtenidos con sistemas de cuevas fósiles (Benton, 1988; Melchor *et al.*, 2012). Precisamente, esta última aproximación es la que se plantea en este proyecto de tesis.

El proyecto incluye estudiar la morfología de cuevas de micro y mesomamíferos actuales seleccionados, de hábitos fosoriales y subterráneos de la zona central de Argentina, contrastar sus características y su posible historia tafonómica; con el fin de aplicar estos resultados al estudio de excavaciones fósiles preservadas en unidades litoestratigráficas cenozoicas de Argentina. El análisis de cuevas actuales activas permitirá identificar procesos vinculados con su productor, o con otros posibles ocupantes. Se podrá evaluar como modifican el sustrato, y si hay restos de alimentos, heces o desperdicios dentro de la cueva, como así también cercano a las entradas. La evaluación de cuevas inactivas, ya rellenas y el estudio de ese relleno, servirá para distinguir otros aspectos tafonómicos, que se vinculan más con la obliteración de la cueva, los procesos actuantes, tipos de rellenos (macizo, laminado, meniscado) y la composición de esos sedimentos; así como la posibilidad de encontrar incluido en el sedimento restos óseos de los posibles productores u ocupantes y/o de restos introducidos pasivamente en la cueva.

Las observaciones sobre trazas modernas han contribuido al conocimiento actual sobre icnología de ambientes continentales (por ejemplo, Chamberlain, 1975; Davis *et al.*, 2007; Genise *et al.* 2009; Melchor *et al.*, 2012) aunque son insuficientes para una adecuada evaluación comportamental, tafonómica y paleoecológica de las cuevas fósiles de vertebrados. Un aspecto que ha sido escasamente tenido en cuenta es la información que puede derivarse de la geometría tridimensional, ornamentación superficial y relleno de excavaciones de vertebrados actuales para ser aplicado a la interpretación de excavaciones fósiles. Aunque la literatura referida a la biología y morfología de cuevas de vertebrados de regiones semiáridas es muy

amplia (ver recopilaciones en Hickman, 1990; Kinlaw, 1999; entre otros), existe en dichos trabajos muy poca información que pueda ser utilizada en investigaciones paleoicnológicas. Por otra parte, los estudios sobre cuevas de vertebrados con un criterio icnológico son escasos (Gobetz, 2006; Melchor *et al.*, 2012).

La tafonomía realiza interpretaciones acerca de factores bajo los cuales se originaron asociaciones de fósiles y trazas fósiles, mediante el estudio de procesos que afectan asociaciones modernas; basada en dos postulados, el actualismo y el uniformitarismo. Muchas de estas inferencias involucran argumentos contruidos por analogías. Una analogía es una comparación en la cual se relacionan dos entidades para comprender el significado de una de ellas. El grado de similitud entre las entidades puede ser variable, desde analogías completamente abarcadoras (isomorfismo) hasta analogías informales (Marengo, 2003). Según Lyman (1994), los datos derivados del conocimiento actualista son usados como fuente de generalizaciones empíricas o analogías formales, más que analogías relacionales, y suelen postular criterios diagnósticos. En una analogía formal el sistema modelo es una estructura de relaciones abstractas que nos resultan conocidas. Dos o más objetos se dicen ser similares por compartir ciertos atributos (Marengo, 2003).

Las trazas fósiles representan el registro fósil directo de comportamiento en el pasado y por lo tanto ofrecen un gran potencial como elementos para reconstruir la evolución del comportamiento a escala geológica (Ekdale *et al.*, 1984; de Gibert, 2003). Dos o más icnotaxones que comparten características similares pueden explicarse desde el punto de vista evolutivo en dos escenarios (de Gibert, 2003; Genise, 2017): 1) el comportamiento compartido tiene un único origen y, por lo tanto, es un comportamiento homólogo y los icnotaxones serían monofiléticos; 2) el comportamiento compartido corresponde a convergencia evolutiva y habría sido adquirido independientemente en dos o más líneas evolutivas. En este caso el comportamiento representaría una analogía u homoplasia y el icnotaxón resultante sería polifilético. Para establecer una homología en icnología se pueden utilizar los siguientes criterios (de Gibert, 2003; Genise, 2017): a.- criterio del productor común; b.- criterio de la complejidad del icnotaxón; c.- criterio de conexión de estadios intermedios y d.- criterio de continuidad estratigráfica. El criterio del productor común se aplica si es posible atribuir una traza fósil a un taxón biológico definido,

teniendo en cuenta el registro fósil conocido de dicho productor. Estas atribuciones pueden realizarse sobre la base de la preservación del productor (muy poco común) o por trazas modernas comparables a las fósiles en distintos tipos de detalles (de Gibert, 2003). El criterio de complejidad del icnotaxón se refiere a que cuanto mayor sea el grado de complejidad morfológica, lo cual significa un comportamiento más complejo y/o involucra una mayor cantidad de información biológica, es más probable que los productores tengan un origen monofilético (Genise, 2017). El criterio de estadios intermedios propone que dos morfologías pueden estar vinculadas por formas intermedias. El criterio estratigráfico se refiere a la continuidad del registro estratigráfico de un determinado icnotaxón. Un registro discontinuo favorece la interpretación como un taxón análogo u homoplásico (de Gibert, 2003).

En este trabajo se propone establecer analogías u homologías, con sus alcances y limitaciones, en el campo de la icnología; mediante el estudio de cuevas actuales y extrapolación de aquellos aspectos que se preservaron en el registro fósil.

## OBJETIVOS

Los objetivos específicos de este estudio son:

- Caracterizar la morfología de las excavaciones de especies seleccionadas de micro y mesomamíferos (fosoriales y subterráneos), de la provincia de La Pampa, Argentina; así como el ambiente, la vegetación y los sedimentos portadores.
- Identificar rasgos morfológicos y tafonómicos en las cuevas actuales de los distintos mamíferos estudiados, que puedan ser aplicados para determinar el productor de cuevas fósiles, así como aportar a la interpretación paleoambiental y paleoecológica.
- Identificar icnotaxobases (criterios morfológicos) para usar en la taxonomía de cuevas fósiles de tetrápodos.

- Hacer un detallado relevamiento de cuevas fósiles en varias localidades del Mioceno, Plioceno, Pleistoceno y Holoceno del centro de Argentina; indicando su morfología, tamaño y orientación, y caracterizar la composición y textura de sus rellenos.
- Aplicar las inferencias realizadas durante los estudios neocnológicos a la interpretación de cuevas fósiles del Cenozoico tardío del centro de Argentina.

## HIPÓTESIS DE TRABAJO

En este trabajo de tesis doctoral se proponen dos hipótesis:

- Es posible vincular la geometría, sección transversal, tamaño, ornamentación superficial, tipo de relleno de excavaciones y sedimentos portadores con un determinado taxón de mamífero fosorial y/o subterráneo moderno, y con sus preferencias ecológicas y etológicas.
- La caracterización de cuevas actuales puede ser usada como análogo u homólogo para interpretar excavaciones de mamíferos fósiles del Cenozoico.

## ANTECEDENTES SOBRE CUEVAS DE MAMÍFEROS DE LA REGIÓN SEMIÁRIDA DE ARGENTINA

Las descripciones de sistemas de excavaciones de mamíferos de la región semi-árida de Argentina son numerosas. Dichos estudios contienen valiosa información biológica pero frecuentemente no describen la ornamentación superficial y otros rasgos morfológicos que son claves al estudiar las cuevas fósiles. En consecuencia, frecuentemente carecen de la información necesaria para los estudios icnológicos. En este trabajo se focalizará en las especies de meso y micromamíferos

seleccionadas, considerando los taxones que se citan para la provincia de La Pampa sobre la base de la información del inventario de fauna (Siegenthaler *et al.*, 2004) y la última categorización de la fauna silvestre (Bruno *et al.*, 2012). Las especies seleccionadas son: *Chaetophractus villosus* (Desmarest, 1804), *C. vellerosus* (Gray, 1865), *Zaedyus pichiy* (Desmarest, 1804) (Dasypodidae, Xenarthra); *Microcavia australis* (Geoffroy y d'Orbigny, 1833) (Caviidae, Rodentia), *Tympanoctomys barrerae* (Lawrence, 1941) (Octodontidae, Rodentia), *Ctenomys azarae* Thomas, 1903, y *C. talarum occidentalis* Justo, 1992 (Rodentia, Ctenomyidae). La revisión de la información existente se realizará comenzando por los sistemas más simples correspondientes a Dasypodidae, para luego tratar a los sistemas más complejos de Rodentia. Dentro de este último clado, se tratará en primer lugar las especies que muestran hábitos fosoriales, para finalizar con las que tienen hábito subterráneo. En esta revisión se mencionarán aquellas contribuciones que realizaron aportes acerca de las características de las cuevas de las especies analizadas.

Los estudios que presentan esquemas de la arquitectura general de las cuevas de las especies a estudiar son escasos. Para los sistemas de dasipódidos, Abba *et al.* (2005) documentaron cinco sistemas de *C. villosus*; Greigor (1974) estudió veintisiete cuevas de *C. vellerosus*; y no existe información previa acerca de la geometría de las cuevas de *Z. pichiy*. En cuanto a las especies de roedores; Rood (1970) y Melchor *et al.* (2012) documentaron sendos sistemas de *M. australis*; otros dos sistemas de *T. barrerae* fueron estudiados por Ojeda *et al.* (1996) y Mares *et al.* (1997b); Melchor *et al.* (2012) mapearon un sistema de *C. azarae*; en tanto que Bruch (1937) y Antinuchi y Busch (1992) dieron a conocer la arquitectura de tres sistemas de *C. talarum*. No se conocen descripciones previas de cuevas de *C. talarum occidentalis*. Excepto por los aportes de Melchor *et al.* (2012) para *M. australis* y *C. azarae*, no existe información previa acerca de la ornamentación superficial de ninguna de las especies estudiadas.

## **Dasypodidae**

### Cuevas de *Chaetophractus villosus*, *Chaetophractus vellerosus* y *Zaedyus pichiy*

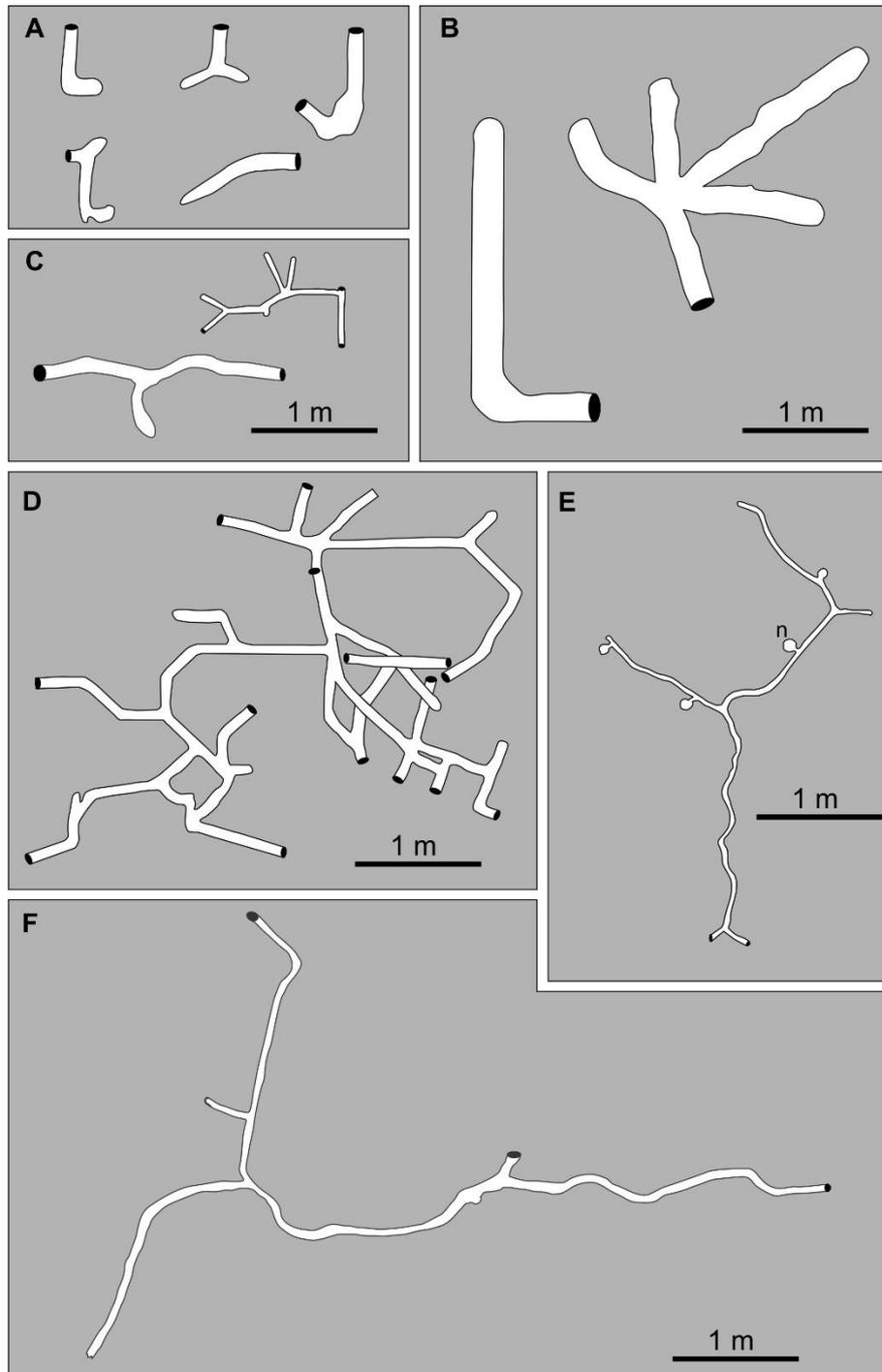
Las dimensiones de las cuevas son diagnósticas para identificar a las especies de armadillos que las produjeron. Los juveniles no excavan cuevas propias, sino que

ocupan aquella hecha por los adultos (McDonough *et al.*, 2000). La primera contribución destacada en Argentina corresponde a Crespo (1944), quien hizo un estudio detallado de las dimensiones y orientación de las cuevas de los armadillos presentes en cuatro localidades del noroeste y centro del país. Para la provincia fitogeográfica del espinal en el sur de San Luis, caracterizada por vegetación herbácea y algunos arbustos y árboles dispersos, citó la presencia de *C. villosus*, *Z. pichiy* y *C. vellerosus*, este último taxón de presencia rara, por lo que no menciona datos de sus cuevas. Para las cuevas de *C. villosus* registra una longitud promedio de 0,66 m, anchura de las entradas promedio de 156 mm y de forma plano-convexa con un ángulo de inclinación promedio de 35° (Tabla 1.1). En tanto que para *Z. pichiy* registró una longitud promedio de 0,28 m, las entradas subcirculares con una anchura promedio de 102 mm; siendo el ángulo de inclinación promedio de 49° (Tabla 1.1). En un área semidesértica en el noroeste de la provincia de Catamarca, ubicada en la provincia fitogeográfica del monte, Crespo (1944) documentó la presencia de *C. vellerosus* y encontró sus cuevas asociadas a gramíneas altas. Para estas cuevas indica una longitud promedio de 0,34 m, con entradas de forma abovedada, con una anchura promedio 131 mm, siendo la inclinación promedio de 24° (Tabla 1.1). Crespo (1944) señaló que estas especies de armadillos tienen preferencia por los suelos arenosos poco cohesivos, y construyen sus cuevas entre las raíces para evitar así que se derrumben. Greigor (1974) estudió a *C. vellerosus* en Catamarca dentro de la provincia fitogeográfica del monte desértico, donde predominan arbustos xerófilos. En relación con las cuevas de *C. vellerosus*, dicho autor las encontró vinculadas a la base de arbustos y en suelos ondulados; describiéndolas como estructuras simples, con una a tres entradas y sin material de nido (Fig. 1.1.A). Las medidas promedio registradas fueron profundidad de 0,51 m, longitud de 1,38 m, diámetro de entrada de 100 mm y un ángulo de inclinación de 28°, siendo los ángulos menores en los terrenos inclinados (Tabla 1.1). Abba *et al.* (2005) describieron excavaciones de *C. villosus* en la provincia de Buenos Aires, dentro de la provincia fitogeográfica pampeana, discriminando dos tipos: aquellas de estructura compleja usadas como sitios de descanso construidas en suelos calcáreos y las simples, que son los hoyos de forrajeo (hozaduras), las que aparecen en suelos húmicos (Fig. 1.1.B). Observaron las siguientes medidas promedio: entradas cilíndricas con una anchura de 207 mm y una altura de 195 mm, siendo la longitud de las cuevas de 1,04 m, y la profundidad

de 0,41 m (Tabla 1.1). La estructura compleja típica consta de una rampa (excavación inclinada) que conduce a un túnel horizontal. También describieron un sistema más complejo, con cinco ramificaciones que alcanzaba los 3 m de longitud total, teniendo cada ramificación entre 0,45 y 0,75 m de largo. Mencionaron la presencia de ensanchamientos o cámaras (200 x 300 x 500 mm), cercanos a la entrada o al final de los túneles, las que carecen de material vegetal. Según Abba *et al.* (2007) los caracteres útiles para diferenciar las especies: *D. hybridus* (Desmarest 1804), *C. villosus* y *C. vellerosus*, son la forma y anchura de las entradas, esta última relacionada con la forma de la sección transversal del cuerpo. Las entradas subcirculares corresponden a *Dasyopus* y las elipsoidales a *Chaetophractus*. Hozaduras de *Zaedyus pichiy* depredando celdillas de abejas en la provincia de La Rioja, fueron descritas por Sarzetti y Genise (2011). Ciuccio (2014), en su trabajo de ecología comportamental de los dasipódidos del pastizal pampeano (suroeste de la provincia de Buenos Aires), no encontró diferencias significativas entre los tamaños de las cuevas de cuatro especies de armadillos que allí estaban presentes.

Especie	n	Diámetro horizontal (mm)	Diámetro vertical (mm)	Inclinación	Profundidad (m)	Longitud (m)	Fuente
<i>C. villosus</i>	14	130 - 200	sd	22° - 42°	sd	0,34 – 1,00	Crespo (1944)
	56	150 – 300	120 – 260	24° - 90°	0,18 – 1,0	0,25 – 4,85	Abba <i>et al.</i> (2005)
	61	175*	166*	sd	sd	sd	Ciuccio (2014)
<i>C. vellerosus</i>	19	120 - 190	sd	10° - 35°		0,20 – 0,48	Crespo (1944)
	27	80 – 150	sd	0,5° - 60°	0,15 – 1,8	0,30 – 6,54	Greigor (1974)
	2	180*	190*	sd	sd	sd	Ciuccio (2014)
	sd	80 – 150	sd	sd	sd	sd	Carlini <i>et al.</i> (2016)
<i>Z.pichiy</i>	22	90 – 110	sd	32° - 65°		0,15 – 0,47	Crespo (1944)
	27	173*	157*	sd	sd	sd	Ciuccio (2014)
	sd	150*	80*	sd	1,5**	sd	Superina y Abba (2014)

**Tabla 1.1.** Compilación de la información morfométrica existente en la literatura sobre los sistemas de cuevas de los taxones de dasipódidos que se encuentran en la provincia de La Pampa y que se han incluido en el presente trabajo de tesis. (\*) Indica valores promedio, (\*\*) indica valores máximos.



**Figura 1.1.** Recopilación de diagramas publicados (vista en planta) sobre la arquitectura de cuevas de las especies de mamíferos estudiadas en esta tesis. Las elipses negras indican entradas. (A) Cuevas de *C. vellerosus*, sin escala. Modificado de Greigor (1974). (B) Cuevas de *C. villosus*, modificado de Abba *et al.* (2005). (C) Sistemas de cuevas de *M. australis*. Modificado de Rood (1970) (el superior) y Melchor *et al.* (2012) (el inferior). (D) Sistema de *T. barrerae*. Modificado de Ojeda *et al.* (1996). (E) Sistema de *C. talarum*. Modificado de Bruch (1937). (F) Sistema de *C. azarae*. Modificado de Melchor *et al.* (2012).

Indicó valores medios para la anchura de las entradas de *C. villosus* (n= 61) de 175 mm; para *Z. pichiy* (n= 27) de 173,3 mm; para *D. hybridus* (n= 19) de 182 mm y

para *C. vellerosus* (n= 2) de 180 mm. Para la altura registró los siguientes promedios 165,9 mm; 157 mm; 177,4 mm y 190 mm, respectivamente (Tabla 1.1). Superina y Abba (2014) describieron para *Z. pichiy* cuevas no bifurcadas, de varios metros de largo, con una única entrada en forma de domo, con 150 mm de anchura y 80 mm de altura; y la presencia de una cámara terminal sin material de nido. Indicaron que la profundidad es variable de acuerdo a la estación y latitud, alcanzando hasta 1,5 m en invierno, relacionada con el mantenimiento de una temperatura adecuada. Por último, Carlini et al. (2016) mencionaron cuevas de *C. vellerosus* de varios metros de longitud, con numerosas entradas, que no presentaban orientación preferencial y cuyos diámetros oscilaban entre 80 y 150 mm.

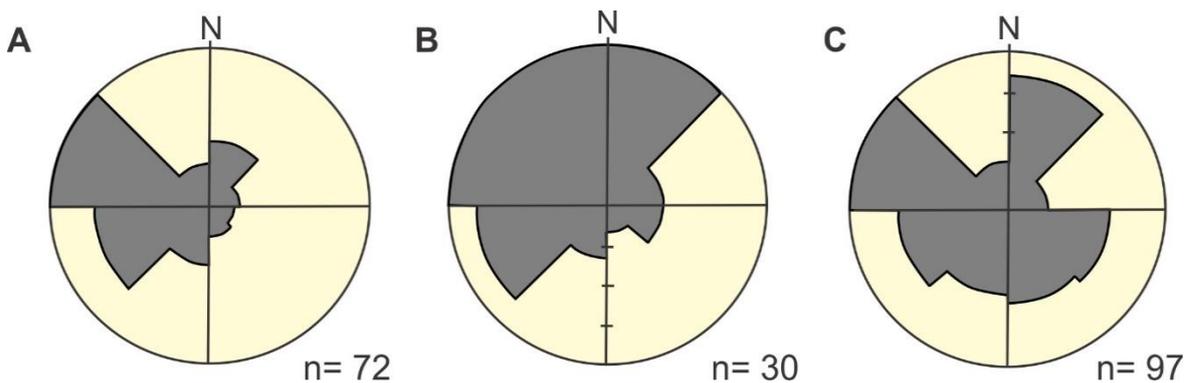
### Orientación de cuevas de *dasipódidos*

La orientación de las entradas de las cuevas de armadillos generalmente no coincide con la de los vientos dominantes en una determinada región, aunque en la literatura se ha registrado tanto orientación preferencial como aleatoria (McDonough y Loughry, 2008). Los casos en que las entradas no muestran una orientación preferencial corresponden a *Dasyus novemcinctus* Linnæus, 1758 y han sido registradas en el sur de los Estados Unidos (Texas, Alabama, Oklahoma) y Belize (Clark, 1951, Zimmerman, 1990; Platt *et al.*, 2004; Sawyer *et al.*, 2012). Esta información corresponde a áreas con vegetación arbustiva o arbórea. Por otro lado, los estudios que documentan una orientación preferencial en varias especies de armadillos corresponden a ambientes abiertos de Argentina, Uruguay y Brasil (Crespo, 1944; Carter y Encarnaçao, 1983; González *et al.*, 2001; Abba *et al.*, 2005; Ceresoli y Fernandez Duque, 2012).

El estudio pionero de Crespo (1944) en el monte y espinal del noroeste de Argentina incluyó información de orientación de las cuevas de *C. vellerosus*, *C. villosus* y *Z. pichiy*. Un diagrama de rosa elaborado con la compilación de la información de la orientación de entradas proporcionada por Crespo (1944) indica que se ubican preferencialmente hacia el oeste (Fig. 1.2.A). Los vientos predominantes en el norte de Argentina son húmedos y a veces cálidos los procedentes del este y norte (por ejemplo, Barros *et al.*, 2015), en tanto que los vientos fríos proceden del sur. En consecuencia, el patrón de orientación documentado por Crespo (1944) para la

región semiárida de Argentina, puede interpretarse como resultado de evitar tanto los vientos fríos como los cálidos.

Otros estudios también han documentado patrones similares de orientación de cuevas de armadillos evitando los vientos predominantes; incluyendo a Carter y Encarnaçao (1983) en Minas Gerais, Brasil; González *et al.* (2001) en Uruguay y Abba *et al.* (2005) en la provincia de Buenos Aires, Argentina. Trabajando en el Parque Nacional Serra da Canastra, Carter y Encarnaçao (1983) encontraron que la orientación de cuevas de armadillos de cuatro especies: *Priodontes maximus* (Kerr, 1792), *Euphractus sexcinctus* (Linnæus, 1758), *Cabassous unicinctus* (Linnæus, 1758) y *Cabassous tatouay* (Desmarest, 1804) era muy similar y promedió N 252°. Esta dirección es casi opuesta a aquella de los vientos predominantes (N 69°), aunque los autores también argumentaron que, como los armadillos buscan comida siguiendo un olor, generalmente se aproximan al sitio donde construirán su cueva en la dirección opuesta en la que viene el viento y excavan a sotavento (Carter y Encarnaçao, 1983). González *et al.* (2001) encontraron que sólo unas pocas cuevas de *Dasyopus hybridus* en un pastizal estaban orientadas hacia el sur y este, en tanto que Abba *et al.* (2005) observaron que las entradas de cuevas de *C. villosus* evitaban el norte y este (Fig. 1.2.B y C).



**Figura 1.2.** Diagramas en rosa mostrando una recopilación de la orientación de las entradas de cuevas de dasipódidos de la literatura. (A) Orientación de las entradas de cuevas de varias especies de dasipódidos en emplazamientos semiáridos del noroeste y centro de Argentina tomada de Crespo (1944). (B) Orientación de las entradas de cuevas de *Dasyopus hybridus* en una pradera de Uruguay (González *et al.*, 2001). (C) Orientación de las entradas de cuevas de *Chaetophractus villosus* en tierras cultivadas de la provincia de Buenos Aires, Argentina (Abba *et al.*, 2005).

Las cuevas del mayor armadillo viviente, *Priodontes maximus*, han sido estudiadas en la provincia de Formosa por Ceresoli y Fernandez Duque (2012). Dichos autores notaron que la mayor parte de las cuevas se orientaba hacia el oeste, probablemente para maximizar la exposición a los rayos solares durante el invierno. Sin embargo, dado que la mayor parte de las cuevas estaban ubicadas en nidos de hormigas y que la longitud promedio de las cuevas ( $36 \pm 7$  cm) es menor que la longitud cabeza-cola de un adulto de *P. maximus* (más de 70 cm, según Carter *et al.*, 2016), éstas pueden ser consideradas hozaduras o excavaciones de forrajeo (*food probes*).

## **Caviidae**

### Cuevas de *Microcavia australis*

*Microcavia australis* comparte sus cuevas comunitariamente, estas asociaciones tienden a ser estables, socialmente cohesivas y los sistemas son usados durante varios años (Ebensperger *et al.*, 2006). Las primeras descripciones de los sistemas de cuevas de esta especie corresponden a Rood (1970) y fueron realizadas en el extremo sureste de la provincia de Buenos Aires, dentro de la provincia fitogeográfica del monte. Describió senderos de 50 a 70 mm de diámetro, tapizados de heces que conectaban arbustos cercanos (por ejemplo, *Condalia*, *Schinus*). Detalló un sistema excavado que tenía tres entradas y un túnel principal; sin ensanchamientos ni heces (Fig. 1.1.C). El túnel registró 50 mm de diámetro, 1,34 m de longitud y alcanzó una profundidad de 0,28 m (Tabla 1.2). Mencionó que *M. australis* puede reutilizar cuevas de mamíferos más grandes, tales como *Chaetophractus villosus* o *Lagostomus maximus* (Rood, 1970).

Tognelli *et al.* (2001) citaron los datos del estudio sobre ecología y estructura de las cuevas de *M. australis australis* en la provincia de Mendoza (provincia fitogeográfica del monte), realizado por Contreras y Roig (1978). Describieron un sistema de cuevas que constaba de 26 entradas, los túneles con un diámetro promedio de 80 mm y una profundidad aproximada de 0,20 m; alcanzando el sistema una longitud de 42 m. Posteriormente Taraborelli *et al.* (2007) estudiaron cuiseras de la puna sanjuanina ubicada a más de 2500 m.s.n.m, donde los suelos son inmaduros, con bajo contenido de materia orgánica y pedregosos, lo que origina un costo de excavación más alto; y la dieta es pobre lo que limita la energía disponible para

excavar. El individuo capturado registró un tamaño corporal menor (119 g) comparado con datos de masa corporal citado en bibliografía previa (Taraborelli *et al.*, 2007). En cuanto a las cuiseras estudiadas (n= 9) citaron la presencia de entradas activas e inactivas, las primeras se reconocen por la presencia de orina y excrementos frescos, en tanto las entradas inactivas tienen telas de arañas y hojas que las obstruyen; siendo el promedio de diámetro horizontal de 120 mm y el de diámetro vertical de 101 mm. La orientación promedio fue de las entradas es N 300°, la cual coincide con la dirección predominante de los vientos. La inclinación promedio de los túneles era de 10° y la profundidad promedio hasta su bifurcación alcanza los 0,66 m (Taraborelli *et al.*, 2007). Asimismo, estos autores indicaron que el alto costo energético de excavación en la Puna se minimizaría con la estructura más pequeña de las cuiseras, cuyos túneles son más cortos y con menor inclinación. Taraborelli *et al.* (2009) distinguieron entre cuiseras principales, situadas debajo de arbustos y ocupadas continuamente; y cuiseras satélites que son usadas ocasionalmente como refugios, y se encuentran más distanciadas de la vegetación. El estudio se hizo en dos áreas del monte desértico (San Juan y Mendoza), con distinta cobertura vegetal y concluyeron que en la localidad con monte arbustivo donde predomina *Larrea nitida* mostraban menor número de entradas, ángulo de inclinación y la profundidad promedio de los túneles. En tanto que, para la otra localidad con mayor cobertura vegetal, con diferenciación de los estratos arbóreo, arbustivo y herbáceo; donde existe alto riesgo de depredación por rapaces; los valores correspondientes fueron mayores (Taraborelli *et al.*, 2009). El diámetro vertical de las entradas fue semejante en ambos sitios, con rango entre 83 y 91 mm, en tanto que no consignan el diámetro horizontal de las mismas (Tabla 1.2). En cuanto a la orientación de las entradas en la primera localidad fue hacia el este, evitando los vientos predominantes del sureste y sur; y hacia el noroeste en la otra localidad, recibiendo los vientos cálidos y secos (Taraborelli *et al.*, 2009).

Melchor *et al.* (2012) describieron dos sistemas de cuevas de *M. australis* en dunas vegetadas (*nabkhas*), ubicados debajo de arbustos halófitos tales como, Chenopodiáceas (*Atriplex*, *Suaeda*, *Sarcoconia*) y Asteráceas (*Chuquiraga*). Los sistemas ocupaban un montículo de arena de 1,5 m de largo y 0,63 m de anchura; presentando cinco entradas (y una menor en la base), de sección transversal plano convexa y con sus dimensiones agrandadas. Las entradas conducían a dos túneles

abiertos, el superior en forma de Y, con una cámara terminal y el inferior con morfología de T también terminando en una cámara (Fig. 1.1.C). Las entradas eran de sección transversal plano-convexa y registraron un diámetro horizontal promedio de 86,3 mm (n= 26) y un diámetro vertical promedio de 74,2 mm (n= 26). La información acerca de los túneles indicó una sección elíptica aplanada, donde el diámetro horizontal (66 - 86 mm) fue usualmente mayor que el vertical (64 - 75 mm) (Tabla 1.2). El piso era plano o bilobulado y con heces, en las paredes laterales había túneles de invertebrados y en el techo describieron mamelones circulares. Las dos cámaras de *M. australis* descritas por Melchor *et al.* (2012) tenían un diámetro horizontal variable entre 110 y 125 mm; un diámetro vertical de 90 y 100 mm, siendo la longitud de 150 y 190 mm, respectivamente.

Especie	n	Diámetro horizontal (mm)	Diámetro vertical (mm)	Inclinación rampa	Profundidad (m)	Longitud máxima (m)	Fuente bibliográfica
<i>M. australis</i>		50	50	sd	0,28	1,34	Rood (1970)
<i>M. australis</i>	1	80	80	sd	0,20	42	Tognelli <i>et al.</i> (2001)
<i>M. australis</i>	9	120*	101*	10° *	0,66*	sd	Taraborelli <i>et al.</i> (2007)
<i>M. australis</i>	15	sd	89*	18° *	0,67*	sd	Taraborelli <i>et al.</i> (2009)
<i>M. australis</i>	31	sd	84*	23° *	0,86*	sd	Taraborelli <i>et al.</i> (2009)
<i>M. australis</i>	4	66-86	64 - 75	20 - 30°	0,90	1,5	Melchor <i>et al.</i> (2012)
<i>T. barrerae</i>	5	sd	sd	sd	0,62	18	Ojeda <i>et al.</i> (1996)
<i>T. barrerae</i>		80*	80 - 100	sd	sd	33,7	Mares <i>et al.</i> (1997b)
<i>T. barrerae</i>	59	sd	sd	20°*	0,28*	sd	Torres <i>et al.</i> (2003)
<i>C. talarum</i>	3	50 – 60	50 – 60	sd	0,60		Bruch (1937)
<i>C. talarum</i>	22	81*	sd	sd	0,40*	13,8*	Antinuchi y Busch (1992)
<i>C. talarum</i>	13	57 – 64	sd	sd	sd	sd	Schleich y Antenucci (2009)
<i>C. azarae</i>	1	56 – 80	58 – 79	28 - 35°	0,20 – 0,40	9,7	Melchor <i>et al.</i> (2012)

**Tabla 1.2.** Compilación de la información morfométrica existente en la literatura sobre los sistemas de cuevas de los taxones de roedores que se encuentran en la provincia de La Pampa y que se han incluido en el presente trabajo de tesis. (\*) indica valores promedio.

Las paredes laterales de las cámaras presentaban trazas de garras, formando un ángulo de 45° con el eje medio del túnel. Las trazas estaban dispuestas en conjuntos

de hasta cuatro crestas paralelas, siendo el rango de anchura del set de 9 a 17,8 mm, el rango de anchura de cada traza de garra de 2,6 a 4 mm y el rango de separación entre ellas desde 2,4 a 5,3 mm.

## **Octodontidae**

### Cuevas de *Tympanoctomys barrerae*

*Tympanoctomys barrerae* es un octodóntido que muestra una distribución acotada a lagos salinos en el centro-oeste de Argentina. En las fases de especialización en la construcción de cuevas de mamíferos propuesta por Genise (1989), se lo ubica construyendo cuevas complejas, con túneles oblicuos excavados en suelo desnudo. Otras descripciones de casos particulares especifican que los túneles están dispuestos en tres niveles interconectados (Ojeda *et al.*, 1996; Diaz *et al.*, 2000; Torres *et al.*, 2003), con varias entradas. En un estudio realizado en la provincia de Mendoza, Ojeda *et al.* (1996) indicaron que construyen sus sistemas de túneles en montículos de arena (*nabkhas*), los cuales llegan a alcanzar hasta 13,59 m de longitud; 8,71 m de anchura y una altura de 1,25 m; con un número de entradas promedio por montículo de 22,7 (Fig. 1.1.D). Dichos autores ilustraron un sistema en detalle, pero ofrecieron escasa información acerca de las dimensiones de las cuevas y otros datos morfométricos. El sistema estaba formado por túneles activos e inactivos y cámaras de almacenamiento de alimentos (conteniendo restos de *Atriplex*, *Heterostachys* y *Alternanthera*) alcanzando profundidades de hasta 0,62 m (Ojeda *et al.*, 1996).

Mares *et al.* (1997b) mencionaron la presencia de sistemas desarrollados en montículos principales, con hasta 37 túneles interconectados, rodeados por sistemas satélites, que consisten en un túnel simple con dos entradas. El sistema del montículo principal cubría un área de 4,9 m de anchura, 7,6 m de largo, tenía 27 entradas que abrían debajo de arbustos y sin orientación preferencial. Los túneles estaban dispuestos en dos o tres niveles interconectados, con un diámetro horizontal de 80 mm y un diámetro vertical de 80 - 100 mm. Citaron la presencia de una cámara con restos vegetales y heces, con anchura de 400 mm, altura de 150 mm y 0,40 m de longitud (Tabla 1.2).

Torres *et al.* (2003) analizaron la influencia de distintos factores ambientales (intensidad y dirección de los vientos, incidencia luz solar y temperatura) en la determinación de la arquitectura del sistema de cuevas de *T. barrerae* en dos áreas de dunas con vegetación arbustiva, de la provincia de Mendoza (provincia fitogeográfica del monte). Registraron un promedio de 4,6 a 3,9 entradas por sistema de cuevas con una inclinación promedio de 20°; la profundidad promedio del túnel hasta la primera curva fue de 0,28 m; siendo la orientación preferencial de las entradas hacia el norte y noreste (Tabla 1.2). Interpretaron que la inclinación y orientación de las entradas estaban relacionadas con la cantidad de radiación solar que entra en las cuevas en verano e invierno y la dirección predominante de los vientos fríos (Torres *et al.*, 2003).

## **Ctenomyidae**

### Cuevas de *Ctenomys talarum* y *Ctenomys azarae*

Los ctenómidos actuales son considerados subterráneos, esto hace que la estructura de su sistema de cuevas sea compleja con túneles de forrajeo horizontales (Genise, 1989; Vassallo y Echeverría, 2009). Las cuevas de tuco tucos se distinguen fácilmente por la presencia de montículos con tierra removida, en la mayoría de las varias entradas que conducen al túnel principal. Los sistemas de cuevas de *Ctenomys* consisten generalmente de túneles subhorizontales a los que se accede por rampas. La construcción de túneles y rampas de baja inclinación se ha vinculado con la eficacia en la excavación dado que el costo de transportar el sedimento suelto es más alto en túneles con ángulos de inclinación mayores a 40° (Luna y Antinuchi, 2007). Otro factor importante que influye en dicha eficacia es la dureza de los suelos (Luna y Antinuchi, 2006). Dentzien Dias y Figueiredo (2015), trabajando con *C. flamarioni* en dunas costeras del sur de Brasil, concluyen que los túneles excavados en estos ambientes son más complejos y con ángulos de inclinación mayores que aquellos de las zonas semiáridas; mencionando que las rampas excavadas en arena por *C. flamarioni* alcanzan los 38°.

Si bien hay muchos trabajos sobre las distintas especies de *Ctenomys* aquí se detallan aquellos que tienen datos morfométricos de los sistemas de cuevas, y considerando las especies que se encuentran distribuidas en la provincia de La Pampa (*C. talarum* y *C. azarae*).

La primera descripción detallada de sistemas de cuevas de *Ctenomys* fue ofrecida por Bruch (1937), quien estudió tres sistemas ubicados en el noreste de la provincia de Buenos Aires (provincia fitogeográfica pampeana), correspondientes a *C. talarum*. Dicho autor mencionó la presencia de dos entradas tapadas que conducían a un túnel principal subhorizontal, de sección circular con diámetro promedio 50 - 60 mm; con bifurcaciones en Y que llevaban a túneles laterales, algunos de los cuales tenían terminaciones ciegas (Fig. 1.1.E). Los túneles alcanzaban una profundidad máxima de 0,60 m. Bruch (1937) indicó la presencia de tres a cinco cámaras laterales (considerados nidos por el autor), las que contenían escasos restos vegetales o estaban llenas con pasto fresco o seco y ocasionales tubérculos de *Solanum*. Estas cámaras laterales de forma subelíptica, con diámetro horizontal de 150 mm, un diámetro vertical de 100 - 120 mm, y una longitud de 150 mm, estaban precedidas por un corto túnel de diámetro semejante al túnel principal.

Antinuchi y Busch (1992) estudiaron numerosos sistemas de *C. talarum* en el sureste de la provincia de Buenos Aires (provincia fitogeográfica pampeana), reconociendo que los sistemas se componían de segmentos de  $0,9 \pm 0,4$  m de largo. Describieron los sistemas con varias entradas (en promedio 14,4), las que se encontraban tapadas, el túnel principal era paralelo a la superficie, representaba la mitad de la longitud del sistema y tenía un diámetro promedio de 81 mm. El sistema tenía varias ramificaciones (8), con ángulos superiores a  $40^\circ$  (los más abundantes  $75^\circ$  y  $90^\circ$ ), que conducían a túneles laterales, algunos de ellos con terminaciones ciegas y otros terminaban en cámaras. Una cámara nido, con material vegetal seco, tenía un diámetro de 210 mm. La longitud promedio del sistema fue de  $14 \pm 8$  m y la profundidad media de 0,40 m. Calcularon el grado de convolución del sistema (relación entre la longitud total y el área de suelo ocupado) el cual fue de  $2 \pm 0,7$ . Encontraron diferencias en las cuevas producidas por hembras y machos, siendo las cuevas de los machos más largas y ocupaban mayor área; en tanto que el grado de convolución y el número de ramificaciones fue similar.

Como conclusión de un estudio sobre transmisión de sonido y características de la cueva en *C. talarum*, Schleich y Antenucci (2009) indicaron que los machos vocalizaban en entradas carentes de montículos, y relacionaron esta preferencia con la eficacia en la transmisión del sonido.

La única descripción de un sistema de cuevas de *C. azarae* corresponde a Melchor *et al.* (2012), quienes trabajaron en el suroeste de La Pampa, dentro de la provincia fitogeográfica del monte. Estos autores describieron varias entradas (al menos tres) de sección circular vinculadas con sendos montículos arenosos. Estas entradas conducían a una rampa de entrada con inclinación de 28° a 35° y luego el túnel principal, que registró un diámetro horizontal promedio de 67 mm y un diámetro vertical promedio de 66 mm, con sección circular a levemente aplanada, alcanzando una profundidad de 0,20 a 0,35 m y una longitud de 4,95 m. El túnel principal se bifurcaba en túneles laterales formando todo el sistema una morfología en planta en “Y”; en una de las ramificaciones existía un corto túnel ciego (Fig. 1.1.F). En cuanto a la ornamentación superficial describieron sets de hasta cuatro trazas de garras, los cuales formaban un ángulo agudo (30°) con la línea media, siendo los rangos de anchura de sets entre 16,10 y 21 mm, la separación entre crestas de 4 a 6,5 mm y la anchura de cada traza de garra fue entre 2,5 y 4,2 mm.

## ANTECEDENTES SOBRE CUEVAS FÓSILES

Las excavaciones de vertebrados son estructuras biogénicas relativamente comunes en el registro fósil, siendo la evidencia más antigua las cuevas de tetrápodos del Pérmico Temprano de Kansas (USA) asignadas a anfibios lisofóridos (Hembree *et al.*, 2004). La mayor parte de las cuevas fósiles previas al Cretácico han sido asignadas a terápsidos, en parte sobre la base del hallazgo de esqueletos articulados en unas pocas cuevas del Pérmico Tardío-Triásico Temprano (Smith, 1987; Groenewald *et al.*, 2001; Damiani *et al.*, 2003; Modesto y Botha-Brink 2010). Una arquitectura común para cuevas de tetrápodos del Pérmico al Jurásico es una rampa de baja inclinación con una terminación redondeada y no ensanchada, con trazas de garras bien definidas, sección transversal elíptica aplanada y, en algunos casos, con fondo bilobulado (Damiani *et al.*, 2003; Sidor *et al.*, 2008; Riese *et al.*, 2011; Liu y Li, 2013; Melchor y Loope, 2016; Krummeck y Bordy, 2018). Esta morfología puede compararse con el icnogénero *Reniformichnus* Krummeck y Bordy, 2018. Una arquitectura muy característica, aunque inusual, son las cuevas del Pérmico Tardío de Sudáfrica descritas por Smith (1987), las que presentan un túnel helicoidal y una cámara terminal. Estas características fueron interpretadas

como reflejando un comportamiento de hibernación o estivación de reptiles dicinodontes (Smith, 1987). Cuevas fósiles con un diseño helicoidal claro no se encuentran nuevamente hasta el Mioceno temprano de Estados Unidos, donde están representadas por el icnogénero *Daimonelix* (por ejemplo, Martin y Bennet, 1977). En el Triásico Medio-Tardío de Argentina (Formación Chañares, provincia de La Rioja) se han registrado recientemente sistemas de cuevas subhorizontales con numerosas bifurcaciones que tienen un aspecto muy similar a la de roedores actuales, y que han sido asignadas a reptiles eucinodontes (Fiorelli *et al.*, 2018).

Todos los registros pre-jurásicos de rellenos de cuevas proceden de ambientes fluviales; en tanto que los registros de edad jurásica son de ambientes eólicos, excepto los de Sudáfrica (Bordy *et al.*, 2017) y de China (Xing *et al.*, 2017), que corresponden a depósitos fluviales. Entre las cuevas fósiles jurásicas de sucesiones eólicas se destaca el sistema de cuevas subhorizontales de la Formación Navajo de Estados Unidos, el que ha sido tentativamente asignado a mamíferos primitivos (Morganucodontes o Eutricinodontes) (Riese *et al.*, 2011). Dentzien Dias *et al.* (2008) también mencionaron cuevas comparables por tamaño y morfología a roedores, en depósitos jurásicos eólicos de Brasil.

Los registros de cuevas de edad cretácica son escasos, sólo se documentan para Estados Unidos túneles pequeños (50 a 75 mm) sin descripción detallada (Martin y Varrichio, 2011; Simpson *et al.*, 2010). La escasa presencia de cuevas en el Cretácico podría vincularse con los climas benignos existentes durante ese período, aunque no puede descartarse que se deba a una incompleta documentación.

La emergencia de ambientes abiertos durante el Cenozoico, asociado a una marcada estacionalidad ambiental, promovió la rápida radiación de roedores excavadores y otros organismos que exhiben adaptaciones convergentes, tanto morfológicas, como funcionales y comportamentales (Nevo, 2007). La mayor parte de las cuevas cenozoicas han sido atribuidas a Rodentia y Xenarthra (Voorhies, 1975; Martin y Bennet, 1977; Benton, 1988; Gobetz y Martin, 2006), aunque existe también un ejemplo de madrigueras miocenas en Estados Unidos, asignadas a Carnivora (Amphicyonidae) dado que en su interior había esqueletos, algunos de ellos articulados, del extinto *Daphoenodon* sp. (Hunt *et al.*, 1983; Hembree y Hasiotis, 2008). *Daimonelix* es la primera excavación fósil de vertebrados que ha

recibido un nombre científico (Barbour, 1892), pero esa práctica es poco corriente. Se trata de una excavación helicoidal del Mioceno de Estados Unidos que ha sido adjudicada a *Palaeocastor fosor* (Martin y Bennet, 1977), por la presencia de esqueletos articulados de esta especie en algunos rellenos de cuevas. Para este período se han descrito otras cuevas de roedores, asignadas a Geomyidae y Mylagaulidae (Gobetz, 2006; Gobetz y Martin, 2006) y a Sciuridae y Geomyidae (Joeckel y Tucker, 2013), ambos registros en Estados Unidos. Una nueva estrategia comportamental que aparece en el Cenozoico es la presencia de cámaras de aprovisionamiento descritas para el Mioceno de Alemania (Gee *et al.*, 2003), asignadas con dudas a un hámster extinto (*Lartetomys* o *Karydomys*: Cricetidae). Otra innovación comportamental documentada desde el Mioceno medio es la presencia de túneles con relleno activo (meniscado), el cual se forma a medida que el organismo productor, que es de hábito subterráneo, se desplaza bajo la superficie. Estos túneles cilíndricos, subhorizontales y no ramificados; fueron interpretados como túneles de forrajeo de Chlamyphorinae, que agrupa a pequeños dasipódidos endémicos de Sudamérica (Melchor *et al.*, 2012). Estos autores proponen la icnoespecie *Nagtuichnus meuleni* para designar túneles cilíndricos con retrorrelleno meniscado; registrados en depósitos eólicos del Mioceno medio en la Formación Santa Cruz (Melchor *et al.*, 2016), Mioceno tardío en la Formación Río Negro y Holoceno en el Gran Salitral, La Pampa (Melchor *et al.*, 2012). Para el Mioceno tardío en la Formación Cerro Azul, que aflora mayormente en la provincia de La Pampa, han sido mencionadas cuevas de mamíferos, aunque nunca han sido descritas en detalle (De Elorriaga y Visconti, 2002; Genise *et al.*, 2013). Para el Plioceno, en la Formación Monte Hermoso, se citó la presencia de cuevas de micromamíferos (Zavala y Navarro, 1993; Tomassini *et al.*, 2013) y en la Formación Chapadmalal, aflorante en zonas costeras de Mar del Plata, se describen cuevas que contienen restos del roedor fósil *Actenomys* sp. (Ctenomyidae: Rodentia), *Lagostomus* sp. (Chinchillidae: Rodentia) y *Paedotherium* sp. (Hegetotheridae: Notoungulata) a los cuales se los propone como posibles productores de las distintas estructuras de acuerdo al tamaño de las mismas (Genise, 1989; Scognamillo, 1993; Fernández *et al.*, 2000; Elissamburu *et al.*, 2011). Estas cuevas son pequeñas (diámetro horizontal de hasta 25 cm) y de sección elíptica a subcircular, con una relación de diámetro vertical a horizontal próxima a uno.

La megafauna del Pleistoceno de Sudamérica quedó registrada también mediante sus grandes cuevas (con diámetros horizontales de 70 a 400 cm) en depósitos de Argentina y Brasil (Imbellone y Teruggi, 1988; Quintana, 1992; Vizcaíno *et al.*, 2001; Dondas *et al.*, 2009; Buchmann *et al.*, 2009; Frank *et al.*, 2012, 2013, 2015). En afloramientos de la provincia de Buenos Aires son conocidas las cuevas asignadas a xenartros, en especial perezosos y armadillos, citadas desde comienzos del siglo XX (Ameghino, 1908; Frenguelli, 1928; Kraglievich, 1952). Muchas de estas estructuras carecen de relleno y sus paredes muestran una ornamentación superficial con trazas de garras y de osteodermos, las que fueron usadas para inferir a sus productores. Quintana (1992) las asignó a armadillos extintos; tales como *Eutatus* sp., *Propaopus* sp. y *Pampatherium* sp. Posteriormente Zárate *et al.* (1998); Vizcaíno *et al.* (2001) y Dondas *et al.* (2009), teniendo en cuenta las dimensiones de las cuevas y su ornamentación superficial, las atribuyeron a Mylodontidae (*Scelidotherium* sp., *Glossotherium* sp.) si los diámetros eran mayores a 90 cm y con trazas de garras dobles; y a armadillos Dasypodidae y Pampatheriidae si los tamaños eran menores y las trazas triples. Genise y Farina (2012) describieron que dos de las cuevas fósiles pleistocenas de la Formación Miramar, ya estudiadas por Quintana (1992) y Dondas *et al.* (2009), cortaban nidos de hormigas e interpretaron dicha relación como producto del forrajeo de xenartros mirmecófagos. Lopes *et al.* (2017) estudiaron cuevas gigantes (con y sin relleno sedimentario) del Cenozoico tardío de Brasil que asignaron al icnogénero *Megaichnus* (ver Buchmann *et al.*, 2009; Frank *et al.*, 2013). También existen numerosos registros de sistemas de cuevas de roedores en depósitos del Pleistoceno y Holoceno, de Estados Unidos (Sciuridae, Geomyidae) y Korea (Tobin, 2004; Lim *et al.*, 2007; Schmeisser *et al.*, 2009) y de Argentina (Montalvo *et al.*, 2017; Tomassini *et al.*, 2017). En depósitos fluviales holocenos de la localidad Puente Vanoli (provincia de Buenos Aires), Tomassini *et al.* (2017) describieron un relleno de cueva asignado a *Lagostomus maximus* (Chinchillidae); que contenía un esqueleto articulado de dicho taxón y otros restos con alto grado de meteorización de microvertebrados. Por último, Montalvo *et al.* (2017) citaron en depósitos holocenos en Quehué (provincia de La Pampa) la presencia de rellenos de cuevas con un diámetro horizontal de 8 cm, y proponen como constructores a *Ctenomys* sp.

## ANTECEDENTES SOBRE ICNOTAXONOMÍA DE CUEVAS FÓSILES

Las cuevas de vertebrados se pueden distinguir de las de invertebrados esencialmente por el diámetro, dado que el productor lo ajusta a su tamaño corporal (Andersen, 1982). Sin embargo, no existe un diámetro exacto que permita separar cuevas de invertebrados de las de vertebrados, en general, estas últimas son mayores a algunos centímetros, aunque existe una superposición en el diámetro de 3 a 5 cm aproximadamente (Krapovickas *et al.*, 2013). En el caso de las cuevas de escasos centímetros que presenten sets de trazas de garras, la comparación del ancho del set de trazas con el diámetro de la cueva puede ser de utilidad (Melchor *et al.*, 2010). Si esta relación es alta, la excavación habría sido producida por un organismo con múltiples apéndices (invertebrado). Por el contrario, el ancho del autopodio de un tetrápodo habitualmente es pequeño en comparación con el diámetro de la cueva (Melchor *et al.*, 2010).

Los trabajos sobre icnotaxonomía de cuevas de vertebrados son escasos y, como ocurre con otros tipos de trazas fósiles, no existe un acuerdo acerca de las icnotaxobases a aplicar, tanto a nivel icnogénérico como icnoespecífico. Una icnotaxobase es un rasgo morfológico de una traza fósil que es considerado un criterio válido en icnotaxonomía (Bromley, 1990). En este apartado se revisarán las icnotaxobases usadas para cuevas de vertebrados (Tabla 1.3), sin considerar la calidad y preservación del material sobre las que se aplicó, lo que podría significar que algunos nombres sean de dudoso significado.

*Daimonelix* Barbour, 1892 fue considerado inicialmente como restos de esponjas o una estructura vegetal y, luego su autor extendió el nombre para incluir lo que hoy se identifican como rizolitos, nidos de hormigas y cuevas fósiles de vertebrados (Barbour, 1897; Smith *et al.*, 2011). Barbour (1897) sugirió que el principal criterio que utiliza es el patrón morfológico general. El estatus de *Daimonelix* fue luego discutido por Martin y Bennet (1977) y aplicado a cuevas fósiles de edad Pérmica de Sudáfrica por Smith (1987). Este último autor justificó su asignación en una similar preservación, arquitectura, textura superficial y ambiente sedimentario. *Ichnogyrus* Bown y Kraus, 1983 es otra estructura helicoidal que fue también considerada una cueva de vertebrado y distinguida de *Daimonelix* por su menor tamaño y poseer las vueltas apretadas. El icnogénero *Alezichnus* Gobetz, 2006 fue

diagnosticado como un sistema de arquitectura y sección transversal definida, en tanto que las icnoespecies se distinguen por la ornamentación superficial (Gobetz, 2006; Gobetz y Martin, 2006). Hembree y Hasiotis (2008) propusieron tres nuevos icnogéneros y cuatro nuevas icnoespecies usando varios criterios (arquitectura, diámetro, orientación, inclinación, longitud y profundidad de túneles, morfología de sección transversal) sin distinguir de manera uniforme aquellos que se asignan a icnogéneros e icnoespecies. Melchor *et al.* (2012) propusieron el icnogénero *Nagtuichnus*, el que se distingue por la arquitectura general, relleno meniscado, y sección subcircular. El icnogénero *Megaichnus* Lopes *et al.*, 2017 cuya diagnosis se hizo usando tamaño, ambiente depositacional, sección transversal y arquitectura. Tanto el tamaño como el ambiente depositacional son icnotaxobases no recomendadas (por ejemplo, Bertling *et al.*, 2006). Krummeck y Bordy (2018) propusieron el icnogénero monoespecífico *Reniformichnus* claramente distinguido por su arquitectura general, sección transversal (piso bilobulado) y ornamentación superficial. Raisanen y Hasiotis (2018) introdujeron el icnogénero *Fractisemita* para referirse a estructuras de arquitectura variable, ausencia de revestimiento y de cámaras.

Iconógeno	Iconotaxobase	Iconoespecie	Iconotaxobase
<i>Daimonelix</i> Barbour, 1892	Arquitectura general / Ornamentación superficial	<i>D. circumaxilis</i> Barbour, 1892	Igual que el iconógeno
		<i>D. petalichnus</i> Hembree y Hasiotis, 2008	Arquitectura / Tamaño / Profundidad / montículo / Cámara terminal
		<i>D. martini</i> Raisanen y Hasiotis, 2018	Geometría de los espirales
<i>Ichnogyrus</i> Bown y Kraus, 1983	Arquitectura general (espirales apretados) / Tamaño	<i>I. nididens</i> Bown y Kraus, 1983	Igual que el iconógeno
<i>Alezichnus</i> Gobetz, 2006	Sección transversal / Longitud / Arquitectura general	<i>A. trogodont</i> Gobetz y Martin, 2006	Arquitectura general / Tipo y tamaño de ornamentación superficial
		<i>A. chelicharatos</i> Gobetz, 2006	Tamaño y tipos de trazas de garras
<i>Kladosystemites</i> Hembree y Hasiotis, 2008	Arquitectura general / Sección transversal / Extensión lateral / Ausencia de cámaras	<i>K. homocylindrichnus</i> Hembree y Hasiotis, 2008	Arquitectura general / Sección transversal / Diámetro horizontal / Ángulo de bifurcación
<i>Polychoredrites</i> Hembree y Hasiotis, 2008	Arquitectura general / Sección transversal / Presencia de cámaras	<i>P. tetrachelichnus</i> Hembree y Hasiotis, 2008	Diámetro horizontal y vertical / Extensión del sistema / Tamaño de cámaras / Ángulo de rampas / Ornamentación superficial
<i>Katarrhedrites</i> Hembree y Hasiotis, 2008	Arquitectura general / Ángulo de rampa	<i>K. athesphatichnus</i> Hembree y Hasiotis, 2008	Arquitectura general / Ángulo de rampa / Tamaño
<i>Nagtuichnus</i> Melchor <i>et al.</i> , 2012	Arquitectura general / relleno / sección transversal	<i>N. meuleni</i> Melchor <i>et al.</i> , 2012	Igual que el iconógeno
<i>Megaichnus</i> Lopes <i>et al.</i> , 2017	Tamaño / Arquitectura general / Sección transversal / Ambiente depositacional	<i>M. minor</i> Lopes <i>et al.</i> , 2017	Tamaño / Relación alto/ancho / Ornamentación superficial
		<i>M. major</i> Lopes <i>et al.</i> , 2017	Tamaño / Relación alto/ancho / Ornamentación superficial
<i>Reniformichnus</i> Krummeck y Bordy, 2018	Arquitectura general / Forma sección transversal / Ornamentación superficial	<i>R. katikatii</i> Krummeck y Bordy, 2018	Igual que el iconógeno
<i>Fractisemita</i> Raisanen y Hasiotis, 2018	Arquitectura variable / Ausencia de revestimiento / Ausencia de cámaras	<i>F. henrii</i> Raisanen y Hasiotis, 2018	Igual que el iconógeno

**Tabla 1.3.** Compilación de las iconotaxobases usadas para cuevas de vertebrados.

## Capítulo 2

### METODOLOGÍA DE TRABAJO Y LOCALIDADES DE ESTUDIO

#### TERMINOLOGÍA USADA

A continuación, se detallan en orden alfabético los términos específicos utilizados en el presente trabajo de tesis. Esto responde a un variado uso de la terminología en español, respetando en lo posible el Diccionario de la Lengua Española de la Real Academia Española, y para establecer equivalencias con la terminología en inglés. En cada caso se indica la fuente utilizada, aunque se adopta parcialmente la propuesta de Hickman (1990).

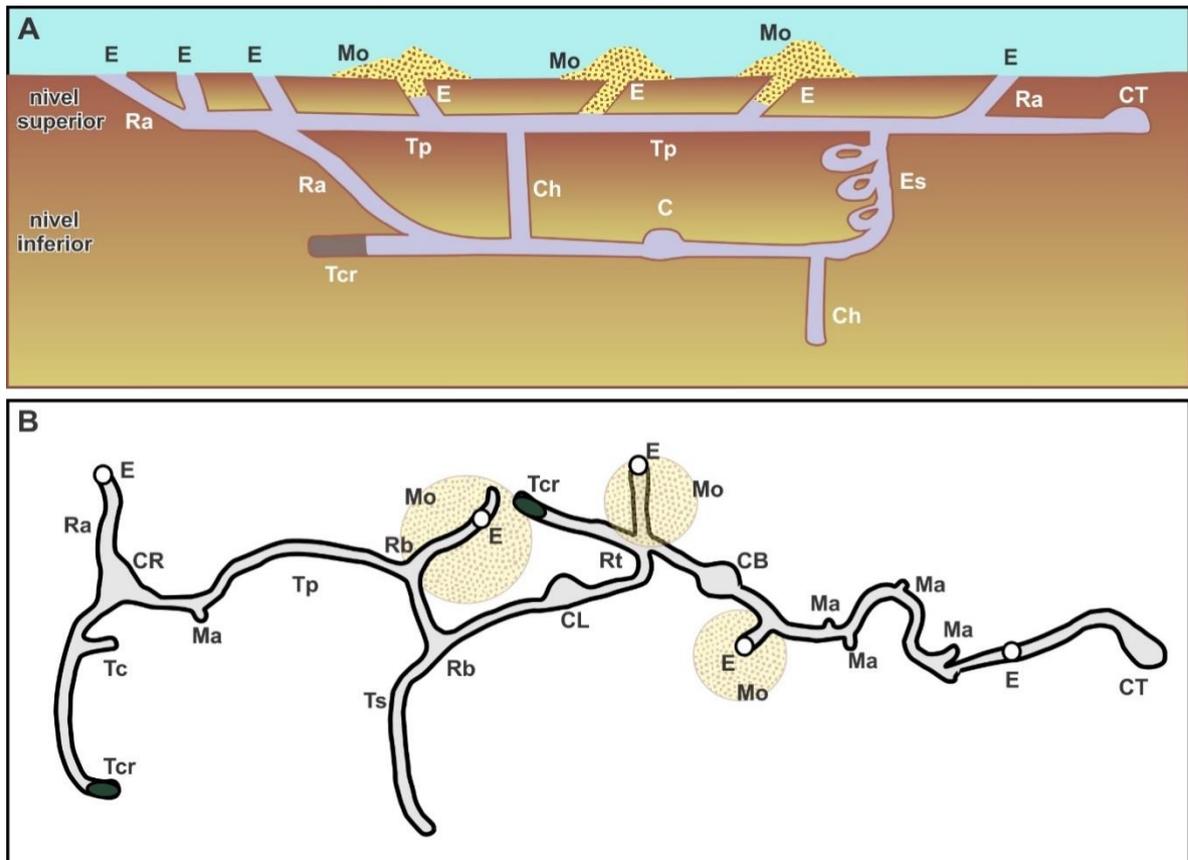
**Bioglifo** (*bioglyph*): rasgo discreto y repetitivo de la ornamentación superficial de la pared de una cueva producida por el vertebrado que la excavó originalmente u otro organismo que la reocupó (modificado de Bromley, 1996). En los casos estudiados de cuevas de vertebrados, típicamente compuesto por sets de trazas lineales paralelas, fueron interpretadas como resultado de la excavación usando garras.

**Cámara** (*chamber*): elemento de un sistema de cuevas que posee diámetros mayores que los túneles asociados, habitualmente con morfología subesférica o elipsoidal (Hickman, 1990). Este término no tiene definición específica en la literatura icnológica (Ekdale, 1984; Bromley, 1990). Genise (2004) propone aplicar la definición usada en entomología como netos ensanchamientos de excavaciones. Considerando su ubicación en el sistema de cuevas puede ser **lateral, bilateral, terminal o en las ramificaciones** (Fig. 2.1.A-B). En algunos casos está vacía, en otros puede contener sedimento, restos vegetales, pelos, orina y/o heces.

**Chimenea** (*shaft*): excavación subvertical que forma parte de un sistema de cuevas y no necesariamente sobresale de la superficie del terreno (Frey, 1973; Hickman, 1990; Bromley, 1990, 1996) (Fig. 2.1.A).

**Crotovina** (*krotovina*): término utilizado en Pedología y Arqueología para referirse a **cuevas rellenas** de animales, esencialmente mamíferos, que aparecen en suelos o paleosuelos (Joffe, 1949; Andreis, 1981; Ugolini y Edmons, 1983; Imbellone y Teruggi, 1988; Zárate y Fasano, 1989; Buol *et al.*, 1997; Zárate *et al.*, 1998; Pietsch, 2013; Tauber *et al.*, 2014; Ponomarenko y Ponomarenko, 2019). El término deriva de “*krot*” forma vernácula en ruso y ucraniano para túneles de topos (Ugolini y Edmons, 1983; Imbellone y Teruggi, 1988; Ponomarenko y Ponomarenko, 2019). El relleno es generalmente de composición y color contrastante al sedimento portador. Sin embargo, ha sido también usado para túneles rellenos de invertebrados, incluyendo aquellos de cigarras y crustáceos de suelo (Vepraskas y Wilding, 1983; O’Geen *et al.*, 2002) y huecos rellenos de raíces de plantas (Retallack, 1988, 1990). El término no es comúnmente usado en la literatura icnológica, siendo una de las excepciones los trabajos de Buchman *et al.* (2009) y Frank *et al.* (2012). Buchman *et al.* (2009), siguiendo a Quintana (1992), proponen distinguir entre paleocuevas (*paleotocas* en portugués) cuando se encuentran sin relleno y crotovinas para las cuevas rellenas. Ponomarenko y Ponomarenko (2019) consideraron que la correspondencia entre crotovina y cueva fósil no es total, ya que cualquier cueva rellena puede ser una crotovina por definición, utilizando como argumento la dificultad de distinguir entre cuevas fósiles, subfósiles y modernas en suelos y paleosuelos cuaternarios. En la práctica, sectores rellenos de cualquier cueva activa de vertebrado (por ejemplo, los tapones que realiza *Ctenomys* sp. en las entradas), calificaría para crotovina, pero no el resto de la cueva que permanece sin relleno, lo cual conduce a confusión. En esta tesis se considera que crotovina es esencialmente un vocablo arcaico, parcialmente sinónimo de cueva fósil, esencialmente usado para describir estructuras del Cuaternario y en ciencias del suelo. Por este motivo, y dado que no implica un refinamiento sobre cueva fósil, no se lo usa en este trabajo y se recomienda evitar su uso en Icnología.

**Cueva** (*vertebrate burrow*): excavación subterránea de vertebrado cuya longitud generalmente es mayor al doble del diámetro horizontal (ver hozadura). Este término se usa en lugar de *madriguera* propuesto por Gámez Vintaned y Liñán (1996). Madriguera es habitualmente utilizado para indicar un uso o función específico de la cueva (por ejemplo: fines reproductivos y cuidado de crías).



**Figura 2.1.** Terminología usada para la descripción de los sistemas de cuevas. (A) Sistema de cuevas en sección transversal (modificado de Hickman, 1990). (B) Sistema de cuevas en vista en planta. C: cámara, CL: cámara lateral, CT: cámara terminal, CR: cámara en ramificación, CB: cámara bilateral, Ch: chimenea, E: entrada, Es: espiral, Ma: mamelón, Mo: montículo, Ra: rampa, Rb: bifurcación, Rt: trifurcación; Tc: túnel ciego, Tcr: túnel ciego relleno, Tp: túnel principal, Ts: túnel secundario. Los diagramas no están en escala.

**Cueva fósil** (*fossil vertebrate burrow*): excavación de vertebrado preservada en sedimentos y rocas, la cual puede estar hueca (inusual) o rellena por sedimento. Es posible reconocer dos elementos en una cueva: el límite o pared con el sedimento circundante y el relleno sedimentario. Frenguelli (1921) usó indistintamente cueva y madriguera para referirse a cuevas fósiles del Cenozoico tardío de la costa atlántica Argentina. Genise (1989) también usa el término cueva para referirse a las mismas estructuras descritas por Frenguelli (1921). Frank *et al.* (2013) usaron el término *paleovertebrate burrow*, que es considerado erróneo ya que sugiere que las cuevas fueron realizadas por vertebrados extintos, condición no necesaria para considerar fósil a la estructura biogénica.

**Entrada:** abertura de la cueva o sistema de cuevas a la superficie del terreno, puede estar abierta u obturada por sedimento y/o material vegetal (Fig. 2.1.A-B).

**Espiral** (*spiral*): excavación en forma de hélice con, al menos, una vuelta completa (Hickman, 1990). (Fig. 2.1.A).

**Excavación** (*burrow*): término general para cualquier tipo de hoyo normalmente cilíndrico producido por un animal en sustrato blando, como por ejemplo un suelo, usando un mecanismo que permita desplazar el sedimento.

**Hozadura** (*food probe*): Hoyo somero que deja un animal por la actividad de forrajeo. Si bien se refiere a hoyos hechos por el hocico, se extiende aquí su uso para incluir estructuras de búsqueda de alimento en las que se utilizan garras (siguiendo a Crespo, 1944). Gregor (1974) las llama *food probes*.

**Ichnofábrica** (*ichnofabric*): todos los aspectos de textura y estructura de un sedimento que resultan de la bioturbación (Bromley y Ekdale, 1986).

**Mamelón:** abultamiento ciego redondeado de una cueva que usualmente se origina en, y es lateral a, un túnel o rampa. En este trabajo, se considera como un mamelón cuando la longitud es menor o igual al diámetro horizontal del túnel al que se asocia. Puede estar vacío o contener restos vegetales. En la mayoría de los casos constituye un túnel o cámara incipiente (Fig. 2.1.B). Ver también **protuberancia** y **túnel ciego**.

**Montículo** (*mound*): acumulación superficial de sedimento removido durante la excavación de una cueva y asociado a las entradas de los túneles.

**Ornamentación superficial** (*surface texture*): También denominada textura superficial, se refiere al conjunto de rasgos de origen biogénico observados en la superficie de los moldes de cuevas o en la pared de cuevas actuales o fósiles. Estos rasgos pueden haber sido producidos por el productor de la cueva (mayormente considerados como **bioglifos**) o por otros organismos (por ejemplo, excavaciones de invertebrados en la superficie de cuevas de vertebrados). En este caso, el término es abarcativo e incluye bioglifos y a las trazas (fósiles) discretas (estas últimas no son consideradas como bioglifos, véase Ekdale y de Gibert, 2010). Este concepto excluye los rasgos artificiales producto del moldeado de una cueva. Cuando

se aplica a cuevas fósiles, también excluye los rasgos derivados de fenómenos tafonómicos y/o diagenéticos producidos luego del abandono (producto del relleno pasivo) del sistema. Véase también **bioglifo**.

**Protuberancia** (*knob*): Abultamiento cuyo diámetro es un tercio o menos del diámetro horizontal del túnel asociado. Véase también **mamelón**.

**Ramificación** (*branching*): túnel que se divide en dos o más túneles de diámetro uniforme. Si se forman dos túneles se denomina **bifurcación**, los cuales pueden formar un ángulo agudo (bifurcación en forma de Y) o recto (bifurcación en forma de T). También se registran ramificaciones triples (**trifurcaciones**) y cuádruples (**cuadrifurcaciones**) (Fig. 2.1.B).

**Rampa** (*ramp*): excavación que forma un ángulo oblicuo con la superficie del terreno (Hickman, 1990). En este trabajo se considera rampa cuando la inclinación es mayor a 5° (Fig. 2.1.A).

**Sendero**: camino superficial que conecta entradas de un sistema. Se distingue por uno o más de estos rasgos: falta de vegetación, pisoteo, presencia de heces y orina.

**Sistema de cuevas** (*vertebrate burrow system*): excavaciones ramificadas e interconectadas que conforman un único sistema (Frey, 1973). Normalmente es posible distinguir distintos elementos, incluyendo entrada, rampa, túnel, chimenea y cámara. El sistema de cuevas puede incluir excavaciones simples unidas por senderos externos o dos sistemas próximos que comparten un montículo (ejemplo: en *Ctenomys* sp.).

**Túnel** (*tunnel*): excavación subhorizontal (con un ángulo de hasta 5° con la superficie del terreno) de diámetro aproximadamente uniforme (Ekdale *et al.*, 1984). En algunos sistemas de cuevas es posible distinguir un túnel principal (de mayor longitud y con orientación aproximadamente constante) y uno o más túneles secundarios (Fig. 2.1.A-B).

**Túnel ciego** (*blind tunnel, cul de sac*): túnel con terminación cerrada (Hickman, 1990). En este trabajo, se considera un túnel ciego cuando su longitud es mayor que el diámetro horizontal del túnel asociado (véase **mamelón**). Cuando el túnel

está obliterado con sedimento y/o materia orgánica, se denomina **túnel ciego relleno** (Fig. 2.1.A-B).

**Túneles con retrorelleno** (*backfilled tunnel*): túneles y rampas que el productor obstruye con sedimento a medida que excava, o bien cuando reubica material de nuevos segmentos del sistema; constituyendo un tipo de relleno activo en el cual el productor oblitera hacia atrás y que en general queda expresado como una estructura meniscada.

**Túneles con relleno activo** (*active fill*): son aquellos que quedan rellenos por la actividad del productor, sean retrorellenos con sedimento o por acumulación activa de materiales vegetales u otros.

## METODOLOGÍA NEOICNOLÓGICA

En este estudio se consideraron cuevas de micro y mesomamíferos de hábitos fosoriales y subterráneos. Se incluyeron dentro de micromamíferos aquellos organismos con masa corporal inferior a 500 g (Teta *et al.*, 2009) y mesomamíferos aquellos con hasta 5.000 g de masa corporal. En cuanto a la denominación del grado de fosorialidad en mamíferos, se adoptó en este trabajo la propuesta de Lessa *et al.* (2008) quienes distinguieron entre fosoriales y subterráneos (ver también Ellerman, 1956; Begall *et al.*, 2007; Vassallo y Echeverría, 2009). Aquellas especies que pasan una fracción importante de sus vidas fuera de sus cuevas, haciendo largas excursiones de varios minutos en busca de alimento se consideran **fosoriales**. Por el contrario, las especies que pasan la mayor parte del tiempo bajo la tierra, excavando diariamente sus cuevas y cuyas excursiones de forrajeo están limitadas a la vecindad de las entradas, son **subterráneas**. La distinción entre ambos grados de fosorialidad generalmente no es neta y existen en la literatura calificativos adicionales que denotan variaciones entre estos extremos.

El diseño experimental para el estudio de cuevas actuales de micro y mesomamíferos fosoriales y subterráneos registrados en la provincia de La Pampa consistió en el estudio de tres sistemas de cuevas de cada especie elegida por cada una de las tres regiones fitogeográficas de la provincia.

Los estudios neocicológicos comprendieron trabajo de gabinete, trabajo de campo (que incluyó el moldeo y documentación de cuevas activas de mamíferos), y trabajo de laboratorio.

## **Trabajo de gabinete**

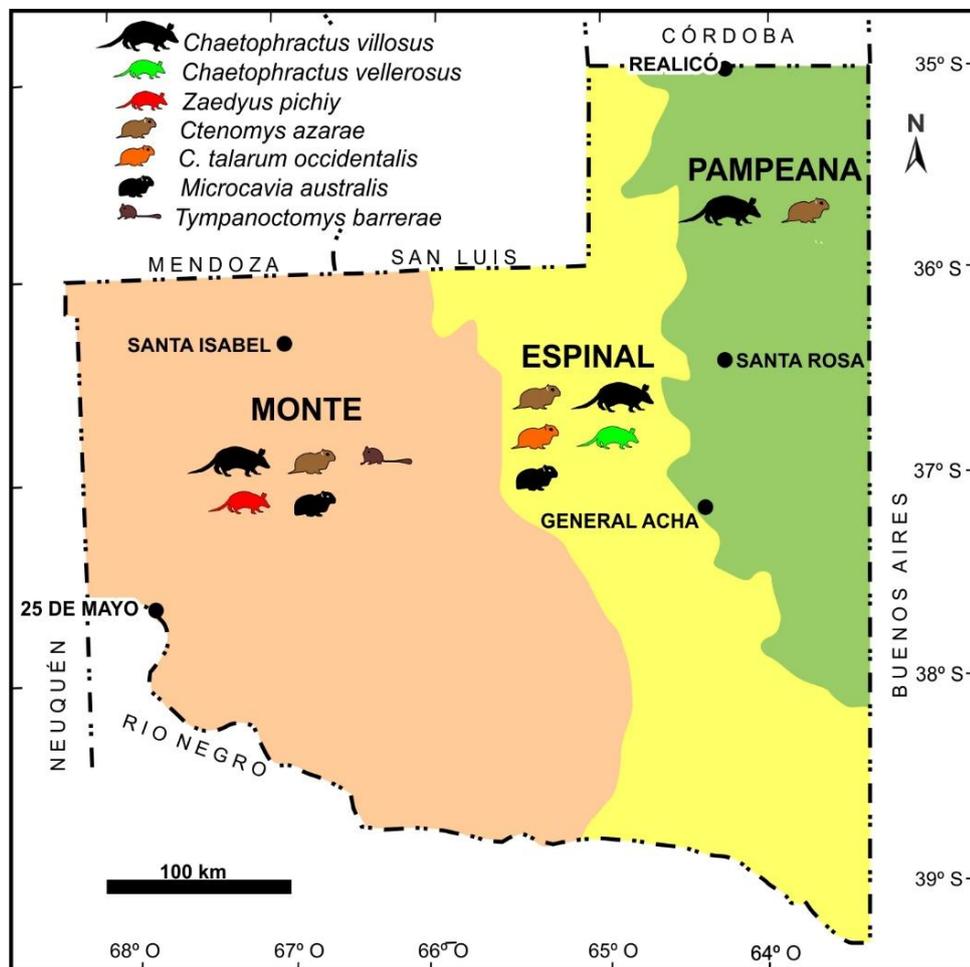
### Revisión de la literatura sobre distribución de las especies a estudiar y descripciones de cuevas

De acuerdo a la información disponible sobre la distribución de micro y mesomamíferos fosoriales y subterráneos, se hizo la selección de las localidades a visitar, en las distintas provincias fitogeográficas descritas en el Inventario de Recursos Naturales para La Pampa (INTA, Provincia de La Pampa y Universidad Nacional de La Pampa, 1980). En La Pampa se reconocen tres provincias fitogeográficas con vegetación característica (Fig. 2.2): del monte, del espinal y pampeana (Cabrera, 1971; Cabrera y Willink, 1980).

La provincia del monte ocupa el oeste de La Pampa, cubre llanuras y mesetas. El tipo de vegetación predominante es el matorral o estepa arbustiva xerófila, psammófila o halófila, caracterizada por varias especies de *Larrea* y *Prosopis*, siendo la comunidad climax el jarillal; con la presencia de arbustos esparcidos que dejan claros donde, en épocas propicias, se desarrollan hierbas. Otros arbustos frecuentes son la chilladora (*Chuquiraga erinacea*), brea (*Cercidium praecox*) y alpataco (*P. alpataco*). Existen varias comunidades edáficas formando bosques de algarrobos (*P. flexuosa*) en depresiones con capa freática poco profunda; matorrales de jume (*Allenrolfea vaginata*) en suelos salobres, vidriera (*Suaeda divaricata*) y zampa (*Atriplex lampa*) en pantanos salados; estepas de olivillo (*Hyalis argentea*) y junquillo (*Sporobolus rigens*) en los médanos vivos (Cabrera, 1971; Cabrera y Willink, 1980).

La provincia del espinal (o caldenal) ocupa el centro de La Pampa (Fig. 2.2), cubriendo llanuras y médanos; con predominio del bosque xerófilo formado por varias especies de *Prosopis*, estepas de gramíneas y matorrales de arbustos, siendo la comunidad típica el bosque de caldén (*P. caldenia*), como árboles y arbustos secundarios se encuentran algarrobos (*P. nigra*, *P. flexuosa*), el chañar

(*Geoffroea decorticans*), sombra de toro (*Jodina rhombifolia*), piquillín (*Condalia microphylla*), alpataco (*P. alpataco*) y jarillas (*Larrea nitida*, *L. divaricata*, *L. cuneifolia*). En el estrato herbáceo predominan los pastos robustos (*Stipa tenuissima*, *S. tennis*, *Poa ligularis*) y la compuesta conocida con el nombre vulgar yerba de la oveja (*Baccharis ulicina*). Las comunidades edáficas más importantes son las estepas de flechillas (*Stipa* spp., *Piptochaetium napostaense*) en zonas medanosas; estepas de junquillo (*Sporobolus rigens*) y tupe (*Panicum urvilleanum*) sobre médanos vivos, a veces acompañados por olivillo (*Hyalis argentea*), matorrales de palo azul (*Cyclolepis genistoides*) en suelos alcalinos; estepas de jumes (*Heterostachys ritteriana*, *H. olivascens* y *Allenrolfea patagonica*) en salitres (Cabrera, 1971; Cabrera y Willink, 1980).



**Figura 2.2.** Provincias fitogeográficas reconocidas en La Pampa y las especies de mamíferos fosoriales y subterráneos cuyas cuevas fueron estudiadas.

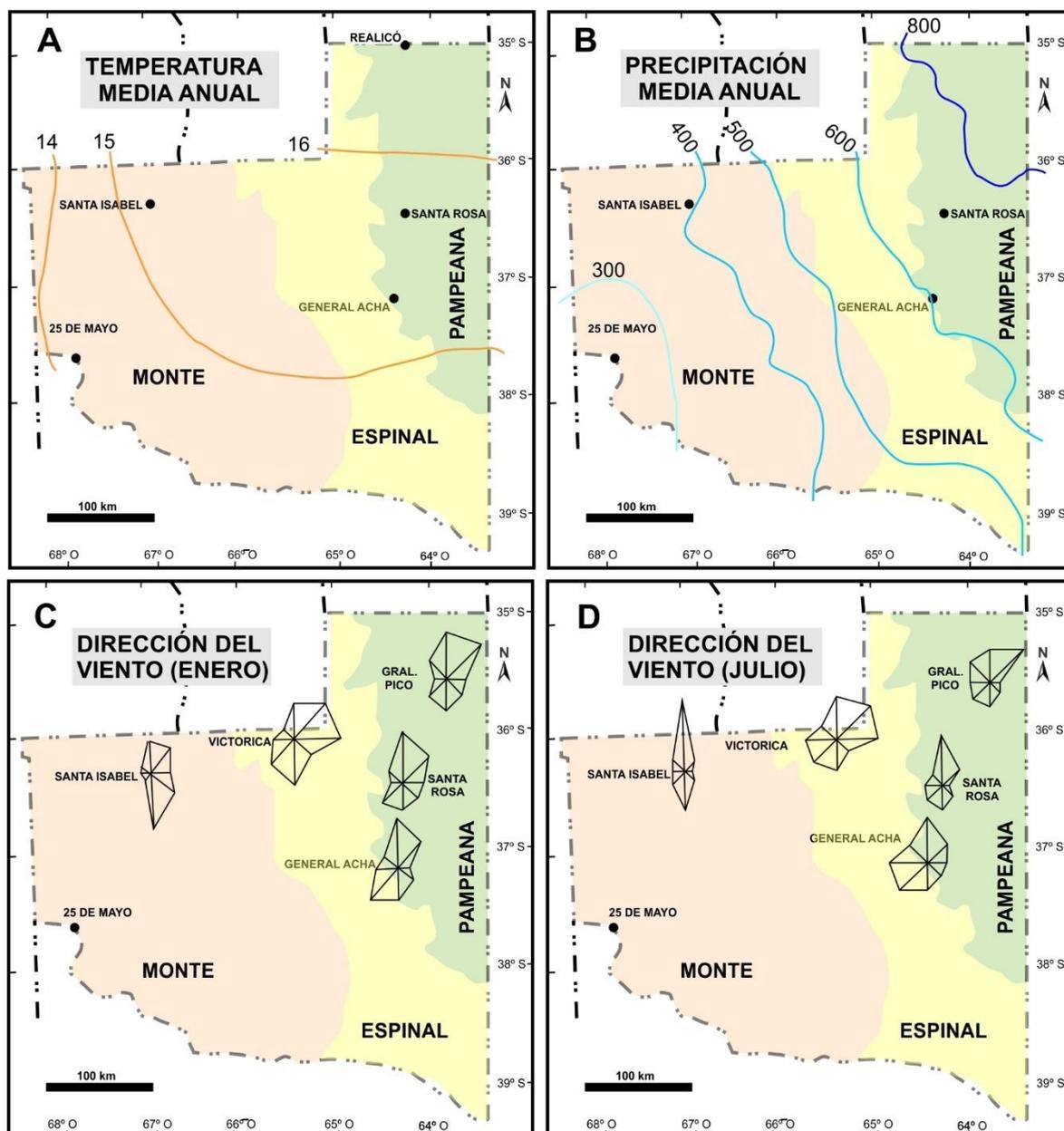
La provincia pampeana (o pastizal) ocupa el este de La Pampa (Fig. 2.2), donde las llanuras poco onduladas están cubiertas por la estepa de gramíneas, existiendo también praderas y vegetación halófila, siendo el flechillal su comunidad clímax. Predominan las gramíneas, especialmente las de los géneros *Stipa*, *Piptochaetium*, *Aristida*, *Melica*, *Briza*, *Bromus*, *Eragrostis* y *Poa*. Algunos arbustos o herbáceas como carqueja (*Baccharis crispa*), yerba de la oveja (*B. ulicina*), entre otros. Las comunidades edáficas en los médanos fijos, son estepas de tupe (*Panicum urvilleanum*) y unquillo (*Poa ligularis*), o bien de olivillo (*Hyalis argentea*). En estepas salobres abunda el pasto salado (*Distichlis spicata* y *D. scoparia*) (Cabrera, 1971; Cabrera y Willink, 1980).

La provincia de La Pampa se caracteriza por poseer un tipo de clima templado (temperatura media anual entre 14° y 16°C) decreciendo de este a oeste (Fig. 2.3.A). Es notoria la gran amplitud térmica (diferencia entre el mes más caliente y el mes más frío), que alcanza valores promedio de 16°C. Esto refleja su carácter continental que se incrementa hacia el oeste.

El régimen de la distribución de las lluvias a lo largo del año en La Pampa, muestra que la variabilidad de las precipitaciones tanto en los totales mensuales como en los totales anuales es muy grande, siendo esta una característica de las regiones áridas y semiáridas. En la Figura 2.3.B se representaron las isohietas correspondientes a la media anual. Se observa como decrecen las lluvias en sentido noreste - suroeste, debido fundamentalmente a la circulación general de la atmósfera ya que existen diferencias en el contenido de humedad del aire; esto último responde al aumento de la continentalidad hacia el oeste (INTA, Provincia de La Pampa y Universidad Nacional de La Pampa, 1980).

Respecto a la dirección de los vientos, la información corresponde al Inventario Integrado de Recursos Naturales de La Pampa (INTA, Provincia de La Pampa y Universidad Nacional de La Pampa, 1980). En enero (Fig. 2.3.C) en la porción centro-oriental se observa la incidencia de la circulación del noreste y sursuroeste. La mayor actividad le corresponde al anticiclón del océano Atlántico, que penetra en la provincia por el noreste complementada por la baja presión que se genera en el continente por el calentamiento del mismo. La acción del anticiclón del Pacífico genera los vientos del sur-suroeste. Hacia el sur de La

Pampa se nota la influencia de los vientos semipermanentes del oeste (*westerlies*), aumentando la frecuencia de éstos. En julio (Fig. 2.3.D) se establece un centro de alta presión (anticiclónico) en el continente, por un enfrentamiento del mismo, aumentando el flujo de aire con dirección norte y noroeste, especialmente en las localidades del centro y oeste de la provincia.



**Figura 2.3.** Información climática de la provincia de La Pampa y las provincias fitogeográficas. (A) Temperatura media anual (período 1951-1960). (B) Precipitación media anual (período 1981-2010). (C-D) Dirección de vientos en localidades seleccionadas para el período 1951-1960. A, C y D modificado de INTA, Provincia de La Pampa y Universidad Nacional de La Pampa (1980). B tomado de smn.gov.ar.

Sobre la base de la información del Relevamiento de vertebrados de la Provincia de La Pampa (Siegenthaler *et al.*, 2004) y la categorización de la fauna silvestre de la provincia de La Pampa (Bruno *et al.*, 2012), fueron considerados los siguientes mesomamíferos (con masa corporal promedio menor a 5.000 g): *Chaetophractus vellerosus*, *C. villosus* y *Zaedyus pichiy*. Entre los micromamíferos (con masa corporal promedio menor a 500 g), se estudiaron las siguientes especies: *Microcavia australis*, *Ctenomys azarae*; *C. talarum occidentalis* y *Tympanoctomys barrerae* (Tabla 2.1).

ESPECIE ESTUDIADA	MASA CORPORAL	PROVINCIA FITOGEOGRÁFICA	FUENTE BIBLIOGRÁFICA
<i>T. barrerae</i>	81,8 – 104 g	monte	Díaz <i>et al.</i> (2000)
<i>C. talarum occidentalis</i>	123 - 203 g	espinal	Justo <i>et al.</i> (2003)
<i>C. azarae</i>	108 – 156,4 g	monte, espinal, pampeana	Kin y Montalvo (2016)
<i>M. australis</i>	200 – 326 g	monte, espinal	Tognelli <i>et al.</i> (2001)
<i>Z. pichiy</i>	700 - 1500 g	monte	Superina y Abba (2014)
<i>C. vellerosus</i>	543 – 1329 g	espinal	Carlini <i>et al.</i> (2016)
<i>C. villosus</i>	1000 – 3650 g	monte, espinal, pampeana	Redford y Eisenberg (1992)

**Tabla 2.1.** Masas corporales y distribución en La Pampa de las especies de micro y mesomamíferos estudiadas. El rango especificado comprende los valores para ambos sexos.

## Trabajo de campo

En cada sitio de trabajo se procedió a la búsqueda de cuevas activas, se colocaron trampas para capturar e identificar al ocupante, para luego moldear el sistema y registrar toda la información necesaria para obtener una descripción detallada.

### Identificación de cuevas activas

Con este fin se observaron rasgos diagnósticos asociados con las entradas o área circundante a las mismas, tales como presencia de montículos frescos (tierra húmeda), heces, orina, restos de vegetación recién cortada, remoción de sedimento en el interior de la cueva y eventualmente pisadas. Se describió la zona vinculada con los sistemas de cuevas, caracterizando el emplazamiento ambiental, la vegetación y los sedimentos que componen el suelo. Para la identificación de las

especies vegetales se utilizaron las compilaciones de Steibel y Troiani (1996), Troiani y Steibel (2008) y Prina *et al.* (2014).

#### Colocación de trampas de captura viva

Toda vez que fue posible, se atraparon vivos sus ocupantes. La captura evitó dañar a los animales durante el moldeo con espuma y/o que los mismos modificaran la cueva intentando escapar. Entre los diversos tipos de trampas para la captura viva de se usaron las trampas tipo “Shermann” (Fig. 2.4.A-C). En este sistema la puerta de entrada se mantiene sujeta al techo, de donde se sostenía el cebo (granos de maíz ardido o restos de vísceras de pollo), cuando el animal intenta alimentarse, la puerta se cierra. Estas trampas con tamaño adecuado (ancho: 20 cm; alto: 20 cm y largo: 80 cm) se utilizaron para los Dasypodidae. Para los Octodontidae, Ctenomyidae y Caviidae se usaron trampas cebo (tipo Oneida – Victor N° cero) colocadas dentro de las cuevas (próximo a la entrada) y sujetas a una estaca (Fig. 2.4.D-E); las cuales se revisaron cada 10 minutos para que los animales no se lastimaran intentando escapar (Chani, 1992). En el caso de *Ctenomys*, al localizar un montículo activo, se debió vaciar el túnel obturado con sedimento. Para eso se utilizó una pala de mano a fin de liberarlo del mismo y ensancharlo para colocar el cebo. En las entradas de los sistemas de *Microcavia australis* se puso junto a las trampas restos de manzana usados como cebo.

#### Identificación del animal capturado

Además de su determinación taxonómica, se registró sexo y masa corporal. Los animales se colocaron en latas de peso conocido para poder ser pesados utilizando una balanza digital marca PRECision (Máx: 5000 g, Mín: 20 g, e=dd= 1g) y luego los individuos se liberaron. Previo a su liberación se tomaron algunas fotografías del espécimen, incluyendo sus miembros anteriores y la zona genital.

#### Localización georeferenciada de cada cueva

Para ello se utilizó un geoposicionador satelital (GPS) marca Garmin Map76. Cada sitio se refirió con un número (*waypoint*) y las coordenadas geográficas correspondientes.

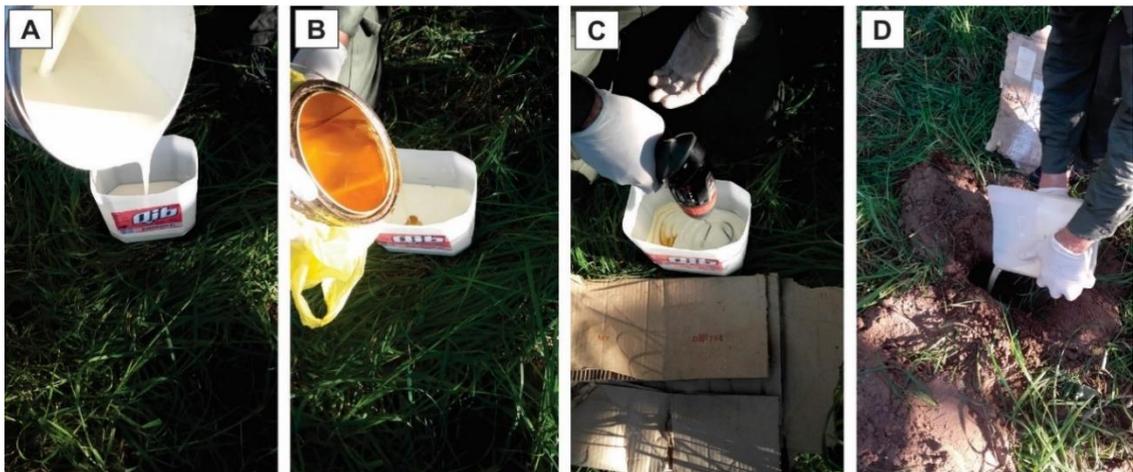


**Figura 2.4.** Trampas de captura viva. (A y C) Colocación de trampas tipo “Shermann”. (B) Cebo usado para xenartros. (D) Ensanchamiento de una rampa de entrada para colocar el cebo en una cueva de *Ctenomys azarae*. (E) Trampa Oneida para roedores armada.

### Moldeo parcial o total del sistema de cuevas

Para describir la arquitectura y ornamentación superficial de los sistemas de túneles subterráneos se procedió a su moldeo con espuma de poliuretano. Dependiendo del tamaño, el moldeo fue completo (cuevas simples y/o pequeñas) o parcial (cuevas complejas y más extensas). Para sistemas de cuevas de micro y mesomamíferos se usó espuma de poliuretano de baja densidad de la firma Mas Tin. La espuma se obtiene mezclando los componentes, polioliol V710 e isocianato, en partes iguales (Fig. 2.5.A-B), siguiendo la metodología descrita por Melchor *et al.* (2012). Previo a su mezclado, los componentes de la espuma deben llevarse a una temperatura óptima cercana a los 24°C para lograr una expansión adecuada. Esto se realizó colocando la cantidad de los componentes a mezclar en un recipiente a baño maría. La manipulación de los mismos debe hacerse con guantes adecuados para sustancias químicas a fin de proteger las manos del contacto con la espuma. Como las cuevas fueron siempre moldeadas al aire libre, no fue necesario utilizar máscaras para evitar inhalar vapores de los productos, aunque sí se usó protección ocular. Los componentes vertidos en recipientes individuales y,

cuando se decidía realizar el molde se mezclaban en un recipiente descartable con la ayuda de un taladro inalámbrico, al que se agregó una herramienta de mezclado (Fig. 2.5.C) para lograr una mezcla homogénea. El volumen de componentes a utilizar depende del tamaño del sistema, cuyo desarrollo es difícil de estimar de antemano. Durante la mezcla se produce un notorio cambio de color, lo que indica que la reacción exotérmica ha comenzado. En ese momento se vuelca la mezcla en la entrada del sistema (Fig. 2.5.D) y se tapa con una lámina de cartón para que la espuma al expandirse rellene el mayor volumen posible del sistema. Si existieran más de una entrada abierta del sistema, deben taparse con cartón para evitar el derrame de la espuma. Pasados unos minutos la espuma ya se había endurecido y se comenzaba con la excavación minuciosa para retirar el molde, sin dañar la superficie y perder la información de su ornamentación. La espuma de poliuretano presenta la ventaja que la fuerza provocada por su expansión otorga mejores beneficios de moldear un sistema de excavaciones completo que la resina poliéster y es de curado rápido (Bedatou *et al.*, 2010).



**Figura 2.5.** Preparación de espuma de poliuretano para la realización de moldes. (A) Polioliol V710 vertido en un recipiente. (B) Agregado de isocianato. (C) Mezclado inmediato con ayuda de taladro inalámbrico. (D) Vertido de la mezcla en el sistema.

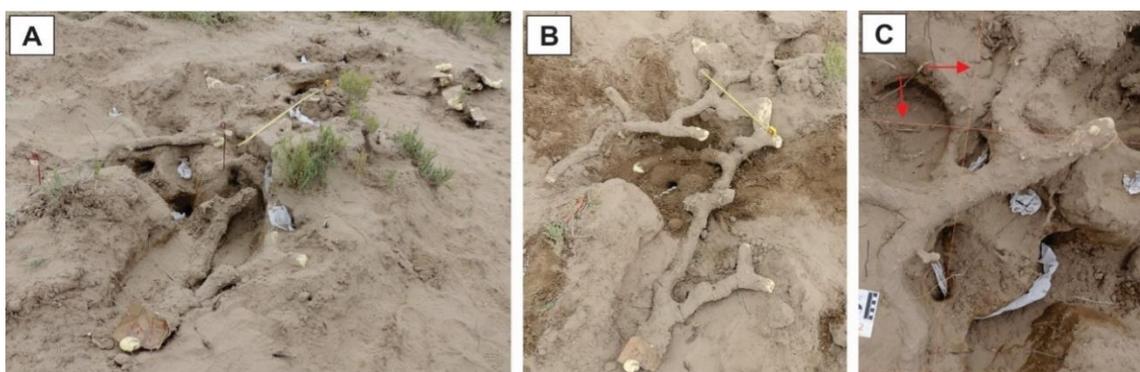
### Excavación del sistema completo

La excavación del molde de espuma se realizó mediante el uso de palas comunes y de jardinería. En el caso de sistemas de cuevas extensos y complejos, los que no fueron moldeados en su totalidad, se complementó con la excavación detallada del resto del sistema (Fig. 2.6.A). En estos casos, se consideró que los tramos moldeados eran útiles para estimar la sección transversal y la ornamentación

superficial, en tanto que los rasgos del sistema de cuevas se completaron con la excavación del mismo y su posterior documentación. La excavación se hizo de manera minuciosa, en capas horizontales, para no romper el molde o perder información de la ornamentación superficial, presencia y conexión entre túneles, dimensiones de cámaras y tipo de relleno (si existiera); hasta que quedara expuesta la arquitectura completa (Fig. 2.6.B). Cada elemento del sistema que no había sido moldeado (por ejemplo, montículos, entradas, cámaras, túneles ciegos), fue señalado con una estaca de hierro para su posterior documentación.

#### Gráfico detallado a escala del sistema de excavaciones

Una vez expuesto el sistema completo, se realizó una cuadrícula de 0,50 x 0,50 m de lado a nivel de la superficie original del terreno. Uno de los lados de la cuadrícula correspondía al eje principal del sistema, en tanto que el secundario se disponía a 90°, los que fueron determinados usando una brújula tipo Brunton. La cuadrícula se construyó con estacas de hierro de 0,5 m de largo clavadas en su perímetro con el espaciado deseado, usando tanza de construcción de 1 mm de diámetro, la que se aseguraba a las estacas (Fig. 2.6.C). Esta cuadrícula se utilizó para realizar un esquema del sistema a escala en papel cuadrículado, el que contenía también diversas medidas, tales como profundidad, inclinación y orientación de segmentos o elementos del sistema.



**Figura 2.6.** Excavación y documentación de los sistemas moldeados. (A) Sistema parcialmente excavado. (B) Sistema totalmente excavado. (C) Cuadrícula hecha con tanza (flechas) para esquematisar el sistema completo a escala.

### Mediciones de campo

Las mediciones que se incluyeron en el esquema fueron: orientación general del sistema, diámetros horizontal y vertical de entradas y túneles, longitud, profundidad e inclinación de los túneles; diámetros horizontal y vertical, longitud y profundidad de las cámaras. La profundidad se tomó siempre desde la base del túnel o cámara hasta la superficie del suelo circundante. La inclinación se estimó en el techo de intervalos moldeados empleando una brújula tipo Brunton. Cuando fue posible, como en el caso de las cuevas de xenartros, también se tomaron lecturas de azimut de la entrada antes de proceder al moldeado, introduciendo un caño plástico solidario al techo para medir la inclinación y la orientación con la ayuda de una brújula. Estas medidas también se realizaron en cuevas no moldeadas para determinar si existe alguna orientación preferencial de las mismas en las distintas localidades.

### Registro fotográfico

Se tomaron fotografías digitales utilizando una cámara Nikon Coolpix P510 en cada uno de los sectores de 0,5 m de lado de la cuadrícula. Cada foto acompañada de una escala y la denominación del sector de la cuadrícula a la que pertenece. Estas fotografías fueron usadas para armar un fotomosaico o para constatar diversos aspectos del sistema, una vez en el laboratorio. También se tomaron detalles de diversos aspectos de los sistemas, por ejemplo, cámaras, túneles rellenos, para ilustrar dichos rasgos.

### Toma de muestras sedimentarias

En cada sistema se extrajo una muestra de sedimento del suelo, a 40 cm de profundidad, para determinar la granulometría del sedimento y su eventual variación espacial.

### Extracción y transporte del sistema, nivelación del terreno

Una vez extraído el molde, el suelo removido fue nivelado, de manera de respetar la topografía del lugar. El molde se acondicionó y trasladó para su posterior estudio en el laboratorio.

## Trabajo de laboratorio

### Limpieza de los moldes

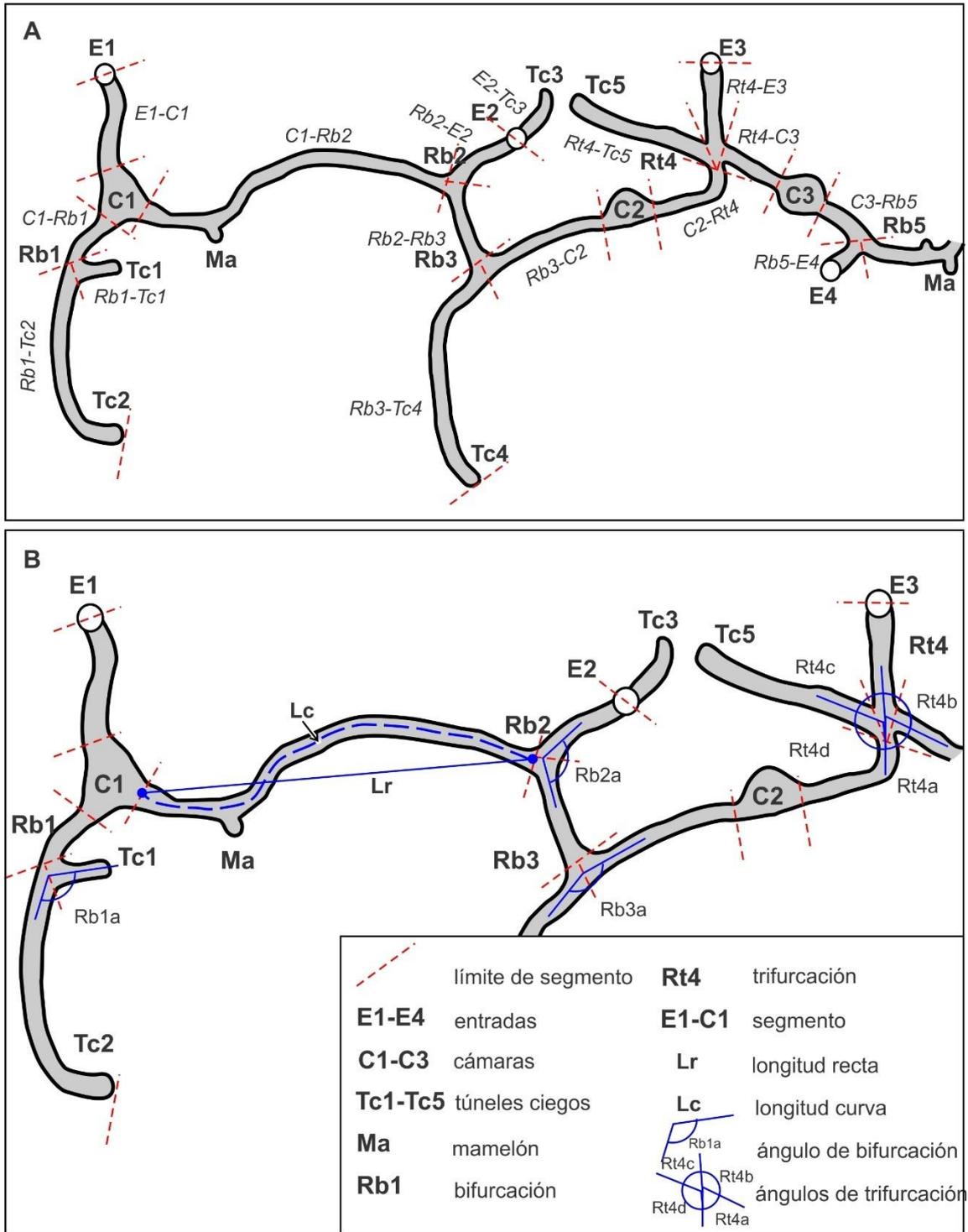
Los moldes se limpiaron con abundante agua para retirar el sedimento adherido a la espuma, y así facilitar la toma de medidas y observación de los rasgos superficiales.

### Descripción y medición de los sistemas de cuevas

Empleando la terminología arriba definida se determinaron segmentos (o tramos), definidos por dos elementos (Fig. 2.7.A), siempre comenzando por la entrada en la que se introdujo la espuma. Los elementos reconocidos del sistema de cuevas que delimitaron segmentos fueron: entrada (E), cámara (C), ramificación (R) y túnel ciego (Tc). Como se indicó antes, las ramificaciones pueden ser bifurcaciones (Rb), trifurcaciones (Rt) o cuadrifurcaciones (Rc). Los segmentos posibles fueron los siguientes (Fig. 2.7.A):

- Entrada hasta Ramificación (E-R) o a la inversa (R-E)
- Entrada hasta cámara (E-C) o a la inversa (C-E)
- Entrada hasta túnel ciego (E-Tc) o a la inversa (Tc-E)
- Entrada hasta otra entrada (E-E)
- Ramificación hasta otra Ramificación (R-R)
- Ramificación hasta cámara (R-C) o a la inversa (C-R)
- Ramificación hasta túnel ciego (R-Tc) o a la inversa (Tc-R)
- Cámara hasta túnel ciego (C-Tc) o a la inversa (Tc-C)

Dentro de estos segmentos pueden encontrarse mamelones y/o protuberancias, los cuales no fueron considerados como elementos que delimitaran un segmento. Esta convención se adoptó aquí para simplificar las descripciones y comparaciones de sistemas de cuevas. La descripción y medición de cada sistema moldeado se inició por la entrada en la que se introdujo la espuma, la que es denominada entrada # 1 (E<sub>1</sub>) hacia las partes más distales (Fig. 2.7.B). Los subíndices indican sucesivos elementos del mismo tipo encontrados en los sistemas de cuevas.



**Figura 2.7.** Terminología usada para la descripción detallada de los sistemas de cuevas en vista en planta. (A) Segmentos de un sistema de cuevas. (B) Medidas lineales y angulares en sistemas de cuevas.

**Características cuantitativas de los moldes.** Las variables abajo descritas se tomaron a partir de los segmentos moldeados y, en algunos casos, con los

esquemas realizados a escala y el aporte fotográfico (en este caso las medidas se indican como aproximadas).

**Diámetro horizontal (Dh):** distancia máxima entre los laterales del túnel o cámara, tomado perpendicular al eje medio.

**Diámetro vertical (Dv):** distancia entre la base y el techo del túnel o cámara, tomado perpendicular al eje medio. Tanto el Dh como el Dv se tomaron en sectores del molde que tenían una textura superficial que indicara que no había sido modificado durante el moldeo. Ambos diámetros se midieron sólo de los moldes y con la ayuda de un calibre digital Wembley.

**Longitud recta (Lr):** distancia lineal que separa dos elementos consecutivos, tomada de un extremo al otro con cinta métrica (Fig. 2.7.B).

**Longitud curva (Lc):** distancia que separa dos elementos consecutivos, medida paralela al eje del túnel con la ayuda de un cordón y cinta métrica (Fig. 2.7.B).

**Ángulos de ramificaciones (ar):** En el caso de las bifurcaciones, el ángulo tomado fue el formado entre las dos ramas considerando que el túnel principal es el que previamente se registró. Para las ramificaciones múltiples (tri- y cuadrifurcaciones) se midieron todos los ángulos formados, en sentido contrario a las agujas del reloj y siempre partiendo del túnel principal (Fig. 2.7.B). Para su medición se utilizó un transportador.

**Índice de diámetros relativo (IDR):** Elissamburu *et al.* (2011) definieron este índice estructural que se obtiene dividiendo el diámetro vertical (o dorsoventral) sobre el diámetro horizontal (o lateromedial).

$$\text{IDR} = Dv / Dh$$

**Complejidad del sistema (Co).** Hembree y Hasiotis (2006) definieron a la complejidad de una cueva o sistema de cuevas como la sumatoria de los distintos elementos (número de entradas + número de segmentos + número de cámaras) presentes en el sistema.

$$Co = E + S + C$$

Donde E= número de entradas, S= número de segmentos (ver más arriba los tipos de segmentos reconocidos) y C= número de cámaras.

**Tortuosidad (To):** es la medida de la desviación de los túneles de una línea recta. La relación propuesta por Hembree y Hasiotis (2006) es útil para sistemas simples, con una sola entrada. En tanto que, para sistemas con más de una entrada, para que dicho índice represente la sinuosidad del sistema aquí se usó la relación entre la longitud curva del sistema (Lc), valor obtenido de la sumatoria de Lc de cada segmento, y la longitud recta del sistema (LR); la cual se tomó desde una entrada hasta el elemento más distal, ya sea un túnel ciego, cámara u otra entrada.

$$To = \Sigma Lc / LR$$

La tortuosidad se aproxima a 1 cuando los sistemas son rectos, en tanto que valores mayores a uno indican trayectorias que se apartan de una línea recta.

**Ornamentación superficial:** En los moldes, fue posible distinguir dos tipos de ornamentación superficial: ornamentación primaria y secundaria. La **ornamentación primaria** estaba compuesta por sets de cordones paralelos con diversa orientación, que se interpretaron como trazas de garras (*scratch traces*) dejadas por el productor durante la excavación (Fig. 2.8.A). Las trazas de garras, quedaron registradas en los moldes como cordones con crestas acuminadas, redondeadas o aplanadas, y habitualmente dispuestas formando grupos (sets) con número variado de trazas paralelas (2, 3 ó 4). Los sets de lados opuestos de un túnel (respecto al eje medio) pueden formar un ángulo oblicuo a obtuso dando un patrón llamado en “*chevron*” entre ambos sets cuasi-simétricos. La **ornamentación secundaria** estaba compuesta por abundantes excavaciones de invertebrados milimétricas especialmente en el techo de los moldes. Ambas ornamentaciones pueden coexistir en un mismo molde, aunque generalmente predomina una de ellas en los distintos segmentos. Las variables usadas para describir la ornamentación superficial primaria son:

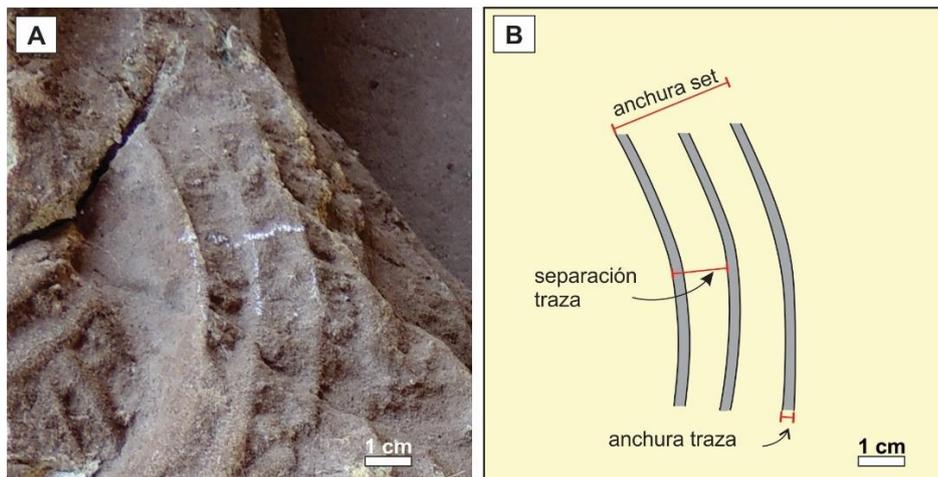
**Anchura del set (AS):** distancia entre los márgenes externos de las trazas de garras, también se indica el número de trazas que conforma el set (Fig. 2.8.B).

**Anchura de traza de garra (AT):** distancia entre ambos márgenes de cada traza (Fig. 2.8.B).

**Separación entre trazas (ST):** distancia entre el margen externo de una traza de garra hasta el margen externo de la traza consecutiva (Fig. 2.8.B).

**Ángulo del patrón en “chevron”:** ángulo entre set de trazas opuestas. En los casos en que no se distingue este patrón se registró el ángulo que formaban las trazas de garras con respecto al eje medio del túnel.

La ornamentación superficial fue más frecuente en el techo y laterales de los túneles o cámaras, aunque algunas especies pueden también mostrarla en la base de los túneles. Alternativamente, la base del molde puede aparecer lisa, o con huellas parciales del autopodio del productor/ocupante (en el caso del piso de los túneles o cámaras). En este caso se midió el ancho de la pisada; el largo, tomado perpendicular al ancho; además se indicó la cantidad de dígitos registrados.



**Figura 2.8.** Ornamentación superficial. (A) Set de trazas de garras. (B) Forma de tomar las medidas.

Las distintas medidas se registraron con cinta métrica o calibre digital Wembley (rango de medición de 0 - 150 mm) de acuerdo al tamaño a medir; siempre la unidad utilizada fue el milímetro (mm).

**Otros rasgos observados en los moldes.** Ocasionalmente pudo observarse la presencia en cada tramo del sistema de restos vegetales, heces, pelos, dientes, fragmentos de grava; especialmente en el piso de los túneles o cámaras; como así también de excavaciones de invertebrados aisladas asociadas a los sistemas de mamíferos. También se observaron raíces incluidas en el molde.

### Modelo tridimensional de los moldes

Utilizando técnicas fotogramétricas (ver procedimiento general en Falkingham, 2012 y Mallison y Wings, 2014) se realizó la reconstrucción 3D del molde de la excavación completa o parcial. Una vez terminadas las mediciones y las observaciones cualitativas de los moldes, se procedió al registro fotográfico detallado, con una iluminación uniforme se tomaron entre 100 y 300 fotografías en distintos ángulos; para luego realizar las reconstrucciones 3D utilizando el software Agisoft Photoscan® Professional Edition ([www.agisoft.com](http://www.agisoft.com)). El modelo resultante es guardado a escala y orientado en el software libre Meshlab® ([www.meshlab.net](http://www.meshlab.net)) y luego exportado como un archivo OBJ, sobre el que se realizó “una limpieza” con el software ZBrush® ([www.pixologic.com](http://www.pixologic.com)), eliminando todos los elementos ajenos al modelo. Por último, se aplica un color uniforme para obtener una clara visualización de su geometría en las distintas orientaciones. Los modelos están disponibles en la plataforma Sketchfab ([www.sketchfab.com](http://www.sketchfab.com)).

### Procesamiento de las muestras sedimentarias

Los análisis granulométricos de 16 muestras de sedimento seleccionadas fueron realizados en su mayoría en el CICTERRA (CONICET-UN Córdoba). En este laboratorio las mediciones de las distribuciones granulométricas de las muestras se realizaron a través de análisis de difracción láser utilizando un analizador de partícula Horiba LA-950. Las muestras fueron sometidas a tratamiento químico para separar las partículas que pudieran estar unidas química o físicamente. Los carbonatos fueron removidos con ácido clorhídrico (HCl) 1N y luego las muestras fueron lavadas con agua MilliQ®. La materia orgánica fue oxidada utilizando peróxido de hidrógeno (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) al 3% (Poppe *et al.*, 2001), luego las muestras fueron lavadas nuevamente con agua MilliQ®. Cada muestra fue dispersada a través de ultrasonido incorporado en el analizador de partículas. La precisión (reproducibilidad) del difractómetro láser fue probado utilizando mezclas de vidrios (estándar de partícula trazable polidispersada PS202/3-30 µm y PS215/10–100 µm, Whitehouse Scientific W). Para ambas corridas, (PS202, n = 6 y PS215, n = 5) la mediana (D50) se encontró dentro del valor nominal del 3% certificado, y los percentiles D10 y D90 estaban dentro del 5% del estándar.

Por su parte, cuatro muestras fueron analizadas en el Laboratorio de Sedimentología dependiente del INCITAP (CONICET- UNLPam) mediante una tamizadora vibratoria ZONYTEST LR 2006, usando 2500 rpm durante 15 minutos. Se utilizaron tamices ASTM de mallas 5, 10, 18, 30, 60, 120, 230 y 325. Las muestras fueron sometidas a un pretratamiento con ácido acético y agua oxigenada.

Los resultados de los análisis granulométricos fueron analizados usando el software GRADISTATv8 elaborado por Blott y Pye (2001). La clasificación de cada muestra también se realizó aplicando la escala granulométrica propuesta por dichos autores.

### Análisis estadístico

Se tabularon todos los datos cuantitativos y cualitativos resultado de las mediciones de campo, de los moldes y de los esquemas a escala. El error estándar de cada una de las variables cuantitativas continuas fue calculado. Para los análisis estadísticos se usó el software Infostat®, versión 2018, con entorno en R.

Las propiedades cuantitativas de los sistemas se usaron para comparar las cuevas producidas por las especies estudiadas. En los análisis estadísticos sólo se utilizaron conjuntos de variables independientes y continuas. Como primer enfoque se hizo un Análisis de Componentes Principales (ACP) con todas las especies estudiadas para evaluar cuáles eran las variables que aportaban más variabilidad para la segregación de las cuevas de xenartros y roedores. Luego se analizaron por separado ambos grupos y mediante un ACP se eligieron las variables útiles para hacer el Análisis Discriminante (AD) que maximiza las diferencias entre dichos grupos.

El test de Bray-Curtis se usó para comparar las propiedades cuantitativas (por ejemplo: diámetro horizontal, diámetro vertical, inclinación, profundidad máxima, anchura de set, anchura de trazas) de los diferentes sistemas. Este es un test no paramétrico que puede ser usado para evaluar la similitud relativa de los sistemas basado en las propiedades seleccionadas de manera simultánea. Este test es adecuado porque permite evaluar un conjunto de variables de los sistemas de cuevas, en lugar de analizar propiedades individuales. La prueba de Wilcoxon

(equivalente al test U de Mann-Whitney) se usó para evaluar las diferencias en las propiedades individuales entre los sistemas de cuevas de las distintas familias de xenartros y roedores, tomados de a pares. Este test permite determinar que propiedad es distintiva de cada familia. Estos resultados se utilizaron para clasificar los casos de cuevas fósiles. Los tests estadísticos mencionados han sido usados en otros estudios neocnológicos similares (por ejemplo, Lövy *et al.*, 2015; Hembree, 2016, 2017; Wei y Zhang, 2018). Por otro lado, las propiedades cualitativas o las variables discretas fueron utilizadas para refinar la caracterización e interpretación de los sistemas de cuevas.

### Repositorio de los moldes realizados

Con los moldes ya seccionados, se eligieron aquellos segmentos que presentaban los caracteres diagnósticos de cada sistema, se sistematizaron y numeraron para ingresarse en la Colección Paleontológica de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa bajo la sigla GHUNLPam.

## METODOLOGÍA PALEOICNOLÓGICA

Los estudios paleoicnológicos incluyeron el relevamiento de cuevas de mamíferos inactivas en canteras o cortes de ruta y cuevas fósiles en afloramientos de sucesiones sedimentarias cenozoicas de Argentina.

### **Estudio de cuevas inactivas**

#### Trabajo de campo

Las cuevas inactivas estudiadas en canteras de arena y cortes de ruta se caracterizaron por tener relleno sedimentario pasivo. Este relleno sedimentario del sistema fue tomado como un indicador que dichos sistemas han sido abandonados y se encuentran inactivos. En cada una de las localidades donde se documentaron cuevas inactivas, además de las mediciones útiles para su descripción, se procedió al dibujo, registro fotográfico de las mismas, localización con GPS, y muestreo de los sedimentos del perfil del suelo y del relleno. Además, en cada localidad se realizó una sección sedimentológica detallada del intervalo estudiado, para su

posterior interpretación paleoambiental. Los trabajos se llevaron a cabo en varios depósitos eólicos holocenos de la provincia de La Pampa, en particular en una cantera de arena en cercanías de la localidad de Toay (Cantera Lorda), se observaron sistemas de cuevas donde se descubría su arquitectura general. Luego de su identificación y descripción, se procedió a la búsqueda de restos óseos asociados a las cuevas y también los que se encontraban dispersos en el sedimento portador. En aquellas cuevas donde su relleno sedimentario estaba erosionado, se procedió al moldeado con espuma de polieuretano, para registrar información de diámetros y ornamentación superficial.

### Trabajo de gabinete

**Moldes de cuevas inactivas.** Con los moldes hechos en las cuevas sin relleno se describió la ornamentación superficial, siguiendo los mismos criterios explicados para cuevas activas. Con los datos cuantitativos y cualitativos obtenidos en el campo y con el estudio de los moldes, se analizaron estadísticamente mediante morfometría geométrica (ver detalle cuando se describe la metodología para cuevas fósiles).

**Análisis granulométrico de muestras de sedimento.** Las muestras obtenidas fueron cuarteadas y los restos vegetales (raíces) eliminados manualmente. Su análisis granulométrico se realizó en el Laboratorio de Sedimentología de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (UNLPam), empleando la metodología de tamizado.

### **Estudio de cuevas fósiles**

#### Trabajo de campo

Este aspecto involucró el estudio detallado de cuevas fósiles de la Formación Cerro Azul (Mioceno tardío) en las provincias de La Pampa y Buenos Aires, la cual contiene rellenos de cuevas de mamíferos, algunos de ellos mencionados en la literatura previa, pero sin descripciones precisas (de Elorriaga y Visconti, 2002; Genise *et al.*, 2013). También se realizaron prospecciones en otras unidades del Plioceno y Pleistoceno aflorantes en La Pampa y suroeste de Buenos Aires. En todas las localidades donde se identificaron cuevas fósiles de mamíferos se hizo

un perfil sedimentológico del intervalo portador de las trazas fósiles, a fin de realizar un análisis paleoambiental, utilizando una metodología similar a la descrita arriba para cuevas inactivas. Los rellenos de cuevas se reconocieron de la roca hospedante, dado que debido a su diferencia litológica la preservación es distinta, tanto en color como estructura sedimentaria; distinguiéndose vistas en planta o en cortes (transversales, tangenciales o longitudinales).

**Descripción de las cuevas fósiles.** Para cada cueva fósil estudiada se realizó un diagrama esquemático donde se indicaron geometría, inclinación y un detalle del relleno (en las vistas en corte transversal). Las variables registradas para describir las cuevas fósiles fueron las siguientes:

**Diámetro horizontal (Dh):** se corresponde con la anchura y se tomó de lado a lado de la estructura, registrando un valor mínimo y un máximo en los casos donde había variación. En los cortes oblicuos al eje de la cueva se tomó un Dh aproximado, intentando acercarse al Dh real, aunque no fue usado para el análisis e interpretación de las estructuras (Cardonatto y Melchor, 2018).

**Diámetro vertical (Dv):** perpendicular al Dh se midió la altura, desde el piso al techo. En la mayoría de los casos, el Dv es mínimo, dado que los sedimentos del techo suelen ser difíciles de distinguir de la roca hospedante o están parcialmente erosionados (Cardonatto y Melchor, 2018).

**Longitud (L):** largo preservado, sólo pudo registrarse en exposiciones en planta o tangenciales.

**Inclinación:** tomada en los casos que fue posible, considerando que la laminación interna del relleno de la cueva fósil es paralela al piso de la misma. En los casos que los rellenos presentaron distinta inclinación, las mismas se registraron de manera separada. La inclinación se midió con el clinómetro de una brújula tipo Brunton.

**Orientación:** se midió el azimut del eje mayor de la cueva usando brújula tipo Brunton y considerando la inclinación de las láminas del relleno.

**Relleno:** descripción de la litología, así como la estructura sedimentaria observada macroscópicamente. En casos seleccionados se realizó una sección sedimentológica detallada del relleno (Cardonatto y Melchor, 2018).

Luego de la toma de datos y dibujo de cada estructura biogénica identificada, se tomaron fotografías digitales. En cuanto a los restos fósiles encontrados *in situ* en los rellenos, primero fueron fotografiados y luego recolectados; rotulando cada resto con el dato georeferencial de la cueva vinculada.

### Trabajo de gabinete

**Análisis morfométrico.** Sobre la base de la información fotográfica digital de los rellenos preservados en cortes transversales, se procedió al análisis de la morfometría geométrica, siguiendo la metodología de Cardonatto y Melchor (2018). Para los análisis morfométricos bidimensionales, primero se dibujó usando el programa Corel Draw el contorno del relleno, para luego con estas imágenes construir un archivo con el software TPS util. Los contornos de los rellenos fueron orientados con respecto al techo y base de la capa portadora y se trataron como objetos simétricos. Para cada imagen se digitalizaron 16 *landmarks* (*landmarks* tipo II, Slice *et al.*, 2008) con el software TPS dig2, ubicando los *landmarks* 1 y 9 en las intersecciones del eje vertical máximo y el contorno de la cueva; en tanto los *landmarks* 5 y 13 resultan de la intersección del eje horizontal máximo y dicho contorno. Para la localización de los restantes *landmarks* se siguió el criterio de la equidistancia (Fig. 2.9).



**Figura 2.9.** Ubicación de *landmarks* utilizados para el análisis morfométrico de las cuevas fósiles.

Las variables fueron construidas usando el método de superposición de Procrustes (MacLeod, 2009) y los análisis de ACP con el software MorphoJ. Los resultados son expresados mediante los diagramas de autovectores (*eigenvalues*) y valores de componentes principales (PC scores), anexando para una mejor visualización de las morfologías las grillas de deformación (*transformation grid*).

**Estimación de la masa corporal del productor.** A partir de estas secciones transversales se calcularon las áreas usando ImageJ; las cuales fueron utilizadas para estimar las masas corporales de los posibles productores de las cuevas, siguiendo la ecuación alométrica propuesta por Wu *et al.* (2015):

$$A = 1,37M_p^{0,64} \text{ (tomado de Wu et al., 2015)}$$

Donde A= área de la sección transversal de la cueva y Mp= masa del productor.

Mediante esta ecuación se relaciona el área de la sección transversal de la cueva con la masa de los animales cavícolas, considerando que el diámetro de la cueva es apenas más grande que el diámetro del cuerpo del productor, para permitirle transitar por ella, pero con el mínimo gasto de energía durante la excavación.

**Repositorio de los restos fósiles.** Los restos fósiles recuperados dentro del relleno de cuevas de localidades de La Pampa fueron sistematizados y depositados en la Colección Paleontológica de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (acrónimo GHUNLPam). Por su parte, aquellos encontrados en cuevas de las localidades de la provincia de Buenos Aires prospectadas fueron entregados al Museo Histórico Regional de Guaminí “Coronel Marcelino E. Freyre”, numerados utilizando su acrónimo MHG-P y Museo Municipal de Ciencias Naturales Carlos Darwin (Punta Alta, Buenos Aires), bajo el acrónimo MD-FM.

## ÁREAS DE ESTUDIO

En este apartado se brindan los detalles de las áreas de estudio correspondientes a los trabajos de neoicnología y paleoicnología.

## Localidades de estudio neocnológico

Las localidades visitadas para el estudio de las cuevas activas de mamíferos fueron (Fig. 2.10 y Tabla 2.2): Puesto La Porfía (Dpto. Puelén); Ruta 23 (Dpto. Puelén); Establecimiento La Florida (Dpto. Toay); Naicó (Dpto. Toay); Establecimiento La Ersilia (Dpto. Rancul); Establecimiento Don Carlos (Dpto. Realicó), Los Piletos (Dpto. Capital) y campo de enseñanza de la UNLPam (Dpto. Capital).

LOCALIDAD	SITIO	COORDENADAS	PF	MS	ESPECIE
La Porfía	726	37° 24' 24,3" S; 67° 12' 31,4" O	monte		<i>T. barrerae</i>
La Porfía	728	37° 24' 28,1" S; 67° 12' 33,2" O	monte	**	<i>T. barrerae</i>
La Porfía	V578	37° 24' 26,0" S; 67° 12' 32,0" O	monte		<i>T. barrerae</i>
La Porfía	V579	37° 24' 33,8" S; 67° 12' 28,4" O	monte	**	<i>C. azarae</i>
La Porfía	V580	37° 24' 35,8" S; 67° 12' 31,5" O	monte		<i>C. azarae</i>
La Porfía	358	37° 24' 7,02" S; 67° 12' 28,3" O	monte		<i>C. azarae</i>
La Porfía	V541	37° 24' 30,3" S; 67° 12' 44,3" O	monte	**	<i>M. australis</i>
Ruta 23	V584	37° 32' 46,1" S; 67° 08' 09,5" O	monte	**	<i>M. australis</i>
La Porfía	356	37° 24' 30,2" S; 67° 12' 39,9" O	monte		<i>M. australis</i>
La Porfía	V581	37° 24' 16,2" S; 67° 12' 24,0" O	monte	**	<i>C. villosus</i>
La Porfía	V582	37° 24' 11,7" S; 67° 12' 26,5" O	monte		<i>C. villosus</i>
La Porfía	V541	37° 24' 30,3" S; 67° 12' 44,3" O	monte		<i>C. villosus</i>
La Porfía	V583	37° 24' 08,9" S; 67° 12' 29,5" O	monte	**	<i>Z. pichiy</i>
Ruta 23	V585	37° 32' 42,3" S; 67° 08' 03,6" O	monte	**	<i>Z. pichiy</i>
La Porfía	V586	37° 24' 37,9" S; 67° 12' 36,4" O	monte		<i>Z. pichiy</i>
La Florida	V544	36° 22' 58,8" S; 65° 01' 25,4" O	espinal	**	<i>C. talarum occidentalis</i>
La Florida	V545	36° 23' 02,7" S; 65° 01' 21,0" O	espinal		<i>C. talarum occidentalis</i>
La Florida	V546	36° 23' 03,0" S; 65° 01' 16,3" O	espinal		<i>C. talarum occidentalis</i>
La Florida	V558	36° 23' 01,3" S; 65° 01' 22,0" O	espinal		<i>C. talarum occidentalis</i>
La Florida	V559	36° 23' 02,7" S; 65° 01' 28,0" O	espinal		<i>C. villosus</i>
La Florida	V544	36° 22' 58,8" S; 65° 01' 25,4" O	espinal		<i>C. villosus</i>
La Florida	V573	36° 22' 28,2" S; 66° 02' 16,2" O	espinal		<i>M. australis</i>
La Florida	V577	36° 22' 36,4" S; 65° 03' 39,0" O	espinal	**	<i>M. australis</i>
Los Piletos	V588	36° 40' 12,7" S; 64° 15' 27,7" O	espinal	**	<i>M. australis</i>
Naicó	V557	36° 54' 05,3" S; 64° 30' 02,9" O	espinal	**	<i>C. azarae</i>
La Ersilia	V574	35° 25' 01,0" S; 64° 23' 24,3" O	pampeana		<i>C. villosus</i>
La Ersilia	V575	35° 26' 31,1" S; 64° 33' 38,4" O	espinal	**	<i>C. villosus</i>
Don Carlos	V576a	35° 06' 19,9" S; 64° 15' 16,3" O	pampeana	**	<i>C. villosus</i>
Don Carlos	V576b	35° 06' 19,9" S; 64° 15' 16,3" O	pampeana		<i>C. villosus</i>
Campus UNLPam	756	36° 33' 56,2" S; 64° 18' 26,0" O	pampeana	**	<i>C. azarae</i>
Campus UNLPam	757	36° 33' 58,1" S; 64° 18' 26,6" O	pampeana	**	<i>C. azarae</i>
Campus UNLPam	V572	36° 33' 53,6" S; 64° 18' 28,2" O	pampeana		<i>C. azarae</i>
Campus UNLPam	724	36° 33' 56,1" S; 64° 18' 37,4" O	espinal		<i>C. azarae</i>
Campus UNLPam	725	36° 33' 54,0" S; 64° 18' 34,8" O	espinal		<i>C. azarae</i>
Campus UNLPam	V556	36° 34' 01,3" S; 64° 18' 42,4" O	espinal	**	<i>C. vellerosus</i>
Campus UNLPam	V589	36° 23' 49,8" S; 64° 18' 31,2" O	espinal		<i>C. vellerosus</i>
Campus UNLPam	V590	36° 33' 57,2" S; 64° 18' 28,8" O	espinal		<i>C. vellerosus</i>

**Tabla 2.2.** Localidades y sitios neocnológicos donde se estudiaron sistemas de cuevas de mamíferos cavícolas. En cada sitio se indican las coordenadas geográficas, la provincia fitogeográfica a la que pertenece y la especie estudiada. PF: provincia fitogeográfica; MS: muestras de sedimento analizadas indicadas por doble asterisco.

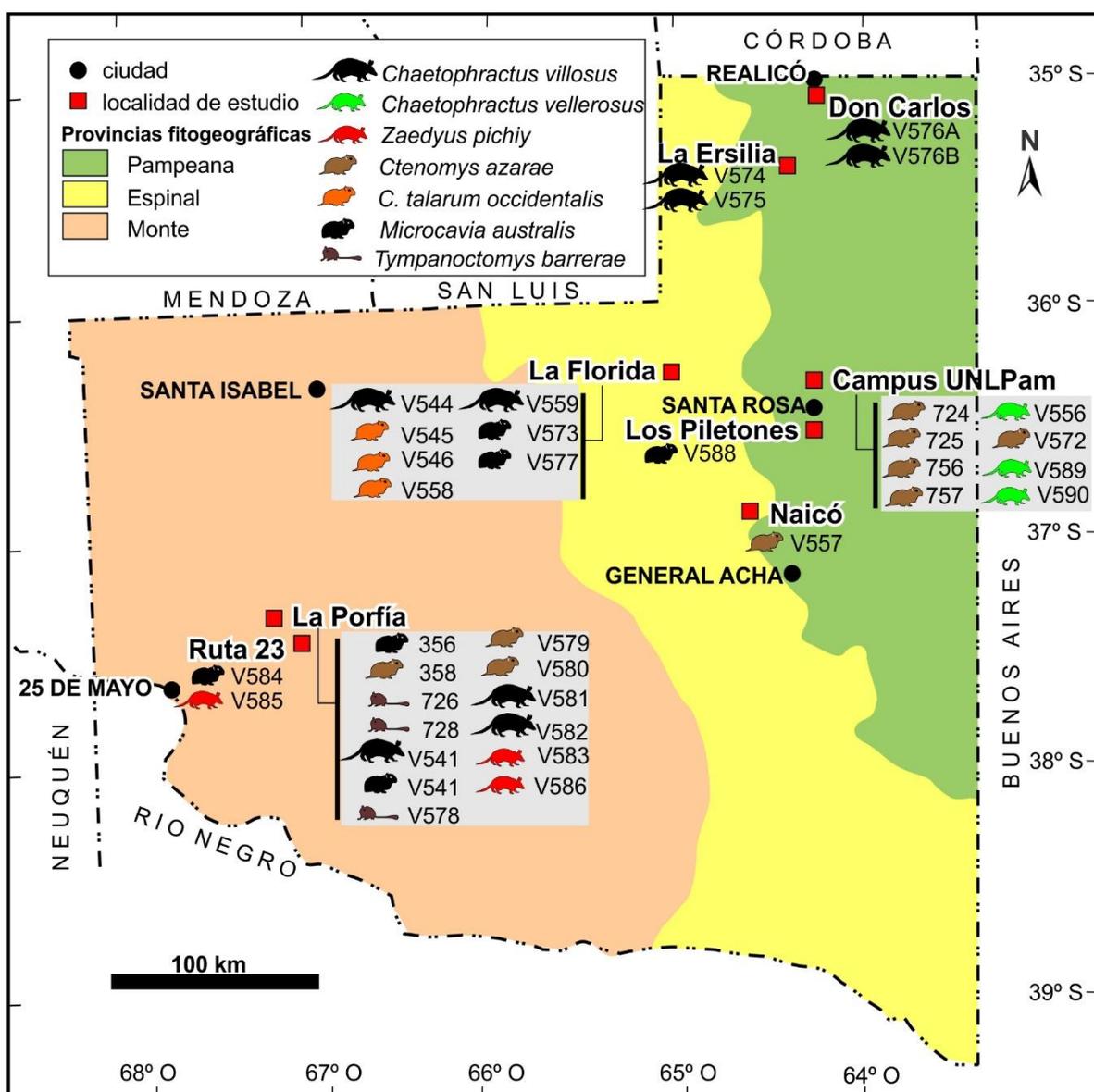


Figura 2.10. Localidades de estudio neocnológico. Véase también Tabla 2.2.

### Localidades de estudio paleocnológico

Para el estudio de cuevas fósiles se han visitado varias localidades en las provincias de La Pampa y Buenos Aires, correspondientes a depósitos de edad miocena tardía a holocena. Las formaciones involucradas son Cerro Azul (Mioceno superior), Monte Hermoso (Plioceno inferior), Formación Meaucó (Pleistoceno-Holoceno) y varias unidades sin nombre correspondientes al Plio-Pleistoceno – Holoceno.

Las localidades relevadas donde aflora la Formación Cerro Azul (Mioceno superior) fueron: Salinas Grandes de Hidalgo (Dpto. Atreucó); Laguna Chillhué (Departamento Guatraché); Quehué (Departamento Utracán); Telén (Dpto. Loventué) ubicadas en el centro y sureste de la provincia de La Pampa, y Laguna La Paraguaya, Carhué (Dpto. Adolfo Alsina) en el suroeste de la provincia de Buenos Aires (Fig. 2.11 y Tabla 2.3).

La localidad fosilífera de Farola Monte Hermoso (que contiene cuevas fósiles) es la localidad tipo de la Formación Monte Hermoso y corresponde a depósitos del Plioceno temprano (Fig. 2.11 y Tabla 2.3).

Las localidades con cuevas del Plio-Pleistoceno incluyen: 1) la Cantera Sandrini, ubicada en las proximidades de Punta Alta, con depósitos carentes de denominación formal asignables al Plio-Pleistoceno de acuerdo a la fauna de vertebrados recuperada; y 2) corte Ruta Nacional N° 154 perteneciente a la Formación Cerro Azul (Fig. 2.11 y Tabla 2.3), donde se relevaron cortes de rellenos de cuevas que corresponderían al Pleistoceno excavadas en depósitos del Mioceno tardío (Cardonatto *et al.*, 2018).

FORMACIÓN	LOCALIDAD	SITIO	COORDENADAS
Cerro Azul	Laguna Chillhué	655	37° 17' 35,1" S; 64° 09' 33,6" O
Cerro Azul	Laguna Chillhué	655 A	37° 17' 35,1" S; 64° 09' 33,6" O
Cerro Azul	Laguna Chillhué	656	37° 17' 31,1" S; 64° 09' 34,8" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	666	37° 06' 4,44" S; 62° 47' 23,9" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	667	37° 06' 4,32" S; 62° 47' 24,1" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	668	37° 06' 4,08" S; 62° 47' 24,0" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	669	37° 06' 4,08" S; 62° 47' 24,0" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	670	37° 06' 3,78" S; 62° 47' 23,7" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	671	37° 06' 3,42" S; 62° 47' 23,9" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	672	37° 06' 3,12" S; 62° 47' 24,1" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	673	37° 06' 2,58" S; 62° 47' 24,1" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	674	37° 06' 2,82" S; 62° 47' 24,4" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	675	37° 06' 2,76" S; 62° 47' 24,3" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	676	37° 06' 2,58" S; 62° 47' 24,4" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	677	37° 06' 2,28" S; 62° 47' 24,4" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	678	37° 06' 02,1" S; 62° 47' 24,2" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	679	37° 06' 2,04" S; 62° 47' 24,3" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	680 B	37° 06' 1,86" S; 62° 47' 24,7" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	680 A	37° 06' 1,86" S; 62° 47' 24,7" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	681	37° 06' 1,56" S; 62° 47' 24,9" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	682	37° 06' 1,32" S; 62° 47' 24,9" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	683	37° 06' 1,26" S; 62° 47' 25,0" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	684	37° 06' 1,02" S; 62° 47' 25,4" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	685	37° 06' 0,96" S; 62° 47' 25,8" O

Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	686	37° 06' 0,72" S; 62° 47' 25,9" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	687	37° 06' 0,05" S; 62° 47' 26,1" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	688	37° 05' 39,4" S; 62° 47' 45,2" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	689	37° 05' 02,4" S; 62° 47' 44,7" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	690	37° 06' 0,03" S; 62° 47' 26,1" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	691	37° 05' 59,7" S; 62° 47' 26,2" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	692	37° 05' 59,8" S; 62° 47' 26,2" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	693	37° 05' 59,6" S; 62° 47' 26,7" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	694	37° 05' 59,5" S; 62° 47' 26,7" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	695	37° 05' 59,4" S; 62° 47' 27,6" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	696	37° 05' 59,3" S; 62° 47' 27,7" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	697	37° 05' 59,3" S; 62° 47' 27,7" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	698	37° 05' 59,2" S; 62° 47' 27,8" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	699	37° 05' 57,8" S; 62° 47' 29,1" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	700	37° 05' 57,6" S; 62° 47' 29,3" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	701	37° 05' 57,6" S; 62° 47' 29,2" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	702	37° 05' 57,4" S; 62° 47' 29,5" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	703	37° 05' 57,1" S; 62° 47' 29,4" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	704	37° 05' 57,0" S; 62° 47' 29,5" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	705	37° 05' 57,0" S; 62° 47' 30,0" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	706	37° 05' 56,4" S; 62° 47' 30,5" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	707	37° 05' 55,6" S; 62° 47' 31,3" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	708	37° 05' 54,4" S; 62° 47' 32,5" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	709	37° 05' 54,3" S; 62° 47' 32,4" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	710	37° 05' 53,6" S; 62° 47' 33,0" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	711	37° 05' 53,2" S; 62° 47' 34,2" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	712	37° 05' 52,0" S; 62° 47' 34,8" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	713	37° 05' 52,7" S; 62° 47' 34,9" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	714	37° 05' 52,7" S; 62° 47' 34,9" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	715	37° 05' 52,2" S; 62° 47' 35,1" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	716	37° 05' 50,9" S; 62° 47' 36,4" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	717	37° 05' 50,5" S; 62° 47' 18,9" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	718	37° 05' 50,2" S; 62° 47' 37,9" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	719	37° 05' 50,2" S; 62° 47' 38,4" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	720	37° 05' 50,0" S; 62° 47' 38,7" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	721	37° 05' 49,7" S; 62° 47' 38,9" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	722	37° 05' 49,8" S; 62° 47' 39,1" O
Cerro Azul	Laguna La Paraguaya	723	37° 05' 49,6" S; 62° 47' 39,1" O
Cerro Azul	Quehué	V 560	37° 04' 14,5" S; 64° 43' 24,1" O
Cerro Azul	Quehué	V 561	37° 04' 14,3" S; 64° 43' 22,3" O
Cerro Azul	Quehué	V 562	37° 04' 14,5" S; 64° 43' 21,5" O
Cerro Azul	Quehué	V 563	37° 04' 08,3" S; 64° 43' 01,0" O
Cerro Azul	Quehué	V 564 A	37° 04' 13,9" S; 64° 43' 17,5" O
Cerro Azul	Quehué	V 564 B	37° 04' 13,9" S; 64° 43' 17,5" O
Cerro Azul	Quehué	V 565 A	37° 04' 13,9" S; 64° 43' 16,7" O
Cerro Azul	Quehué	V 565 B	37° 04' 13,9" S; 64° 43' 16,7" O
Cerro Azul	Quehué	V 565 C	37° 04' 13,9" S; 64° 43' 16,7" O
Cerro Azul	Quehué	V 566	37° 04' 13,4" S; 64° 43' 15,7" O
Cerro Azul	Quehué	V 567	37° 04' 13,4" S; 64° 43' 14,3" O
Cerro Azul	Quehué	V 568	37° 04' 16,5" S; 64° 42' 47,7" O
Cerro Azul	Quehué	V 569	37° 04' 16,5" S; 64° 42' 45,7" O
Cerro Azul	Ruta Nacional 154	739A	37° 49' 28,4" S; 64° 04' 08,9" O
Cerro Azul	Ruta Nacional 154	739B	37° 49' 27,6" S; 64° 04' 06,6" O
Cerro Azul	Ruta Nacional 154	740	37° 49' 26,1" S; 64° 04' 03,5" O
Cerro Azul	Ruta Nacional 154	741	37° 49' 25,7" S; 64° 04' 03,7" O

Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	611	37° 12' 57,9" S; 63° 36' 19,1" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	612	37° 12' 57,3" S; 63° 36' 15,0" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	613 B	37° 12' 57,8" S; 63° 36' 14,8" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	613 A	37° 12' 57,8" S; 63° 36' 14,8" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	614	37° 12' 58,2" S; 63° 36' 14,7" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	615	37° 13' 01,3" S; 63° 36' 18,5" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	616	37° 13' 01,6" S; 63° 36' 18,4" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	617	37° 13' 02,0" S; 63° 36' 18,8" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	618	37° 13' 02,3" S; 63° 36' 19,1" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	619	37° 13' 02,9" S; 63° 36' 18,6" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	620	37° 13' 02,8" S; 63° 36' 19,5" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	621	37° 13' 03,0" S; 63° 36' 20,2" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	622 A	37° 13' 03,8" S; 63° 36' 20,8" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	622 B	37° 13' 03,8" S; 63° 36' 20,8" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	623	37° 13' 05,7" S; 63° 36' 21,8" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	624 A	37° 13' 07,6" S; 63° 36' 22,5" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	624 B	37° 13' 07,6" S; 63° 36' 22,5" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	625	37° 13' 07,9" S; 63° 36' 23,2" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	626	37° 13' 07,9" S; 63° 36' 23,0" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	628	37° 12' 25,4" S; 63° 35' 30,2" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	629	37° 12' 24,7" S; 63° 35' 29,6" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	630	37° 12' 25,0" S; 63° 35' 27,7" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	631	37° 12' 25,2" S; 63° 35' 27,4" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	632 B	37° 12' 25,4" S; 63° 35' 27,1" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	632 A	37° 12' 25,4" S; 63° 35' 27,1" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	633	37° 12' 24,9" S; 63° 35' 25,2" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	634	37° 12' 24,5" S; 63° 35' 24,4" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	635	37° 12' 24,5" S; 63° 35' 24,1" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	636	37° 12' 24,6" S; 63° 35' 23,8" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	637	37° 12' 24,5" S; 63° 35' 23,6" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	638	37° 12' 24,4" S; 63° 35' 21,9" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	639	37° 12' 24,2" S; 63° 35' 21,6" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	640	37° 12' 24,5" S; 63° 35' 21,2" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	641	37° 12' 24,4" S; 63° 35' 21,9" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	642	37° 12' 23,8" S; 63° 35' 20,2" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	643	37° 12' 23,7" S; 63° 35' 19,2" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	644	37° 12' 23,7" S; 63° 35' 19,5" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	645	37° 12' 23,5" S; 63° 35' 19,0" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	646	37° 12' 23,4" S; 63° 35' 18,7" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	647	37° 12' 23,3" S; 63° 35' 18,5" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	648	37° 12' 33,6" S; 63° 35' 43,3" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	649	37° 12' 33,7" S; 63° 35' 45,1" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	657	37° 13' 15,4" S; 63° 36' 30,7" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	658	37° 13' 15,9" S; 63° 36' 31,3" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	659 A	37° 13' 16,0" S; 63° 36' 30,8" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	659	37° 13' 16,0" S; 63° 36' 30,8" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	660	37° 13' 19,6" S; 63° 36' 34,0" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	661	37° 13' 20,5" S; 63° 36' 34,8" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	661A	37° 13' 20,5" S; 63° 36' 34,8" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	662	37° 13' 20,6" S; 63° 36' 35,0" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	663	37° 13' 21,0" S; 63° 36' 35,7" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	664	37° 13' 32,5" S; 63° 36' 74,7" O
Cerro Azul	Salinas Grandes de Hidalgo	665	37° 13' 33,5" S; 63° 36' 44,0" O
Cerro Azul	Telén	--	36° 15' 15,0" S; 65° 30' 48,0" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	742A	38° 59' 03,0" S; 61° 40' 19,5" O

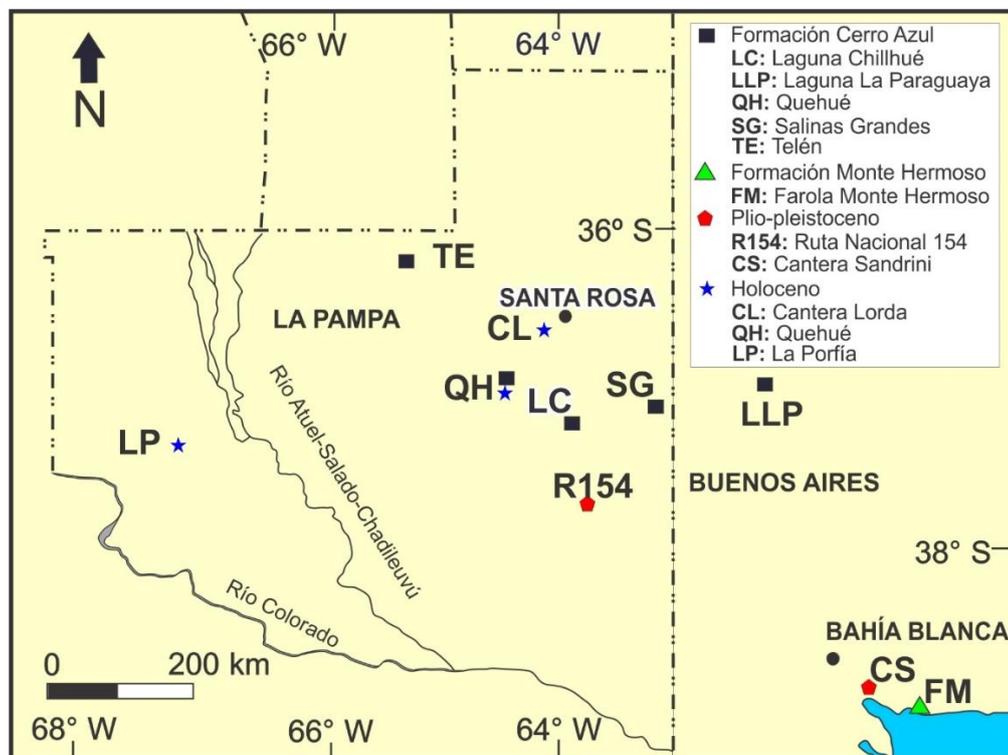
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	742B	38° 59' 03,0" S; 61° 40' 19,5" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	742C	38° 59' 03,0" S; 61° 40' 19,5" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	743A	38° 59' 01,4" S; 61° 40' 22,1" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	743B	38° 59' 01,4" S; 61° 40' 22,1" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	744A	38° 58' 58,8" S; 61° 40' 26,3" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	744B	38° 58' 58,8" S; 61° 40' 26,3" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	745A	38° 58' 56,0" S; 61° 40' 26,8" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	745B	38° 58' 56,0" S; 61° 40' 26,8" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	745C	38° 58' 56,0" S; 61° 40' 26,8" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	746A	38° 58' 00,1" S; 61° 40' 25,0" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	746B	38° 58' 00,1" S; 61° 40' 25,0" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	747	38° 58' 59,8" S; 61° 40' 25,6" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	748	38° 58' 59,2" S; 61° 40' 26,1" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	749	38° 58' 58,9" S; 61° 40' 27,0" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	750A	38° 58' 58,0" S; 61° 40' 28,4" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	750B	38° 58' 58,0" S; 61° 40' 28,4" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	751A	38° 58' 58,6" S; 61° 40' 25,1" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	751B	38° 58' 58,6" S; 61° 40' 25,1" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	751C	38° 58' 58,6" S; 61° 40' 25,1" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	752	38° 58' 57,9" S; 61° 40' 29,1" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	753A	38° 58' 59,4" S; 61° 40' 26,4" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	753B	38° 58' 59,4" S; 61° 40' 26,4" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	754	38° 58' 58,0" S; 61° 40' 28,4" O
Monte Hermoso	Farola Monte Hermoso	755	38° 58' 57,3" S; 61° 40' 29,1" O
inominada	Cantera Sandrini	734	38° 52' 04,9" S; 62° 02' 38,8" O
inominada	Cantera Sandrini	735	38° 52' 05,1" S; 62° 02' 39,2" O
inominada	Cantera Sandrini	736A	38° 52' 04,9" S; 62° 02' 38,8" O
inominada	Cantera Sandrini	736B	38° 52' 04,9" S; 62° 02' 38,8" O
inominada	Cantera Sandrini	737	38° 52' 05,4" S; 62° 02' 40,4" O
inominada	Cantera Sandrini	738	38° 52' 05,5" S; 62° 02' 41,5" O

**Tabla 2.3.** Detalle de las localidades y sitios paleoicnológicos en unidades litoestratigráficas de edad miocena tardía a pleistocena.

Los depósitos holocenos visitados (Fig. 2.11 y Tabla 2.4) para el estudio de cuevas inactivas se encuentran en distintas localidades de La Pampa: Cantera Lorda (Dpto. Toay), Quehué (Dpto. Utracán) y Puesto La Porfía (Dpto. Puelén). Se refiere a cuevas inactivas para distinguirlas de aquellas activas comprendidas en los estudios neoicnológicos dado que las cuevas están parcial o totalmente rellenas, lo cual significa que han sido abandonadas y rellenas pasivamente (por procesos inorgánicos). Sin embargo, en virtud que los potenciales productores se encuentran en la zona y se desarrollan en depósitos holocenos de distinta edad, es difícil (y fuera de los objetivos de este trabajo) precisar la edad de las cuevas.

LOCALIDAD	SITIO	MS	COORDENADAS
Cantera Lorda	572	**	36° 40' 49,8" S; 64° 24' 25,4" O
Cantera Lorda	573		36° 40' 43,2" S; 64° 24' 30,4" O
Cantera Lorda	574		36° 40' 44,1" S; 64° 24' 30,6" O
Cantera Lorda	575		36° 40' 44,5" S; 64° 24' 31,3" O
Cantera Lorda	592		36° 40' 50,1" S; 64° 24' 25,6" O
Cantera Lorda	593		36° 40' 44,1" S; 64° 24' 30,3" O
Cantera Lorda	594	**	36° 40' 50,3" S; 64° 24' 25,6" O
Quehué	V 570		37° 04' 07,4" S; 64° 42' 13,4" O
Quehué	V 571		37° 04' 29,9" S; 64° 43' 25,6" O
La Porfía	V 591		37° 24' 14,9" S; 67° 12' 29,9" O

**Tabla 2.4.** Localidades y sitios con cuevas inactivas en depósitos del Holoceno. MS: se marcan las muestras de sedimento analizadas.



**Figura 2.11.** Localidades donde se realizaron observaciones sobre cuevas fósiles, distinguiendo por formación y edad. Ver detalles en Tablas 2.3 y 2.4.

## Capítulo 3

### CARACTERIZACIÓN DE LAS LOCALIDADES NEOICNOLÓGICAS

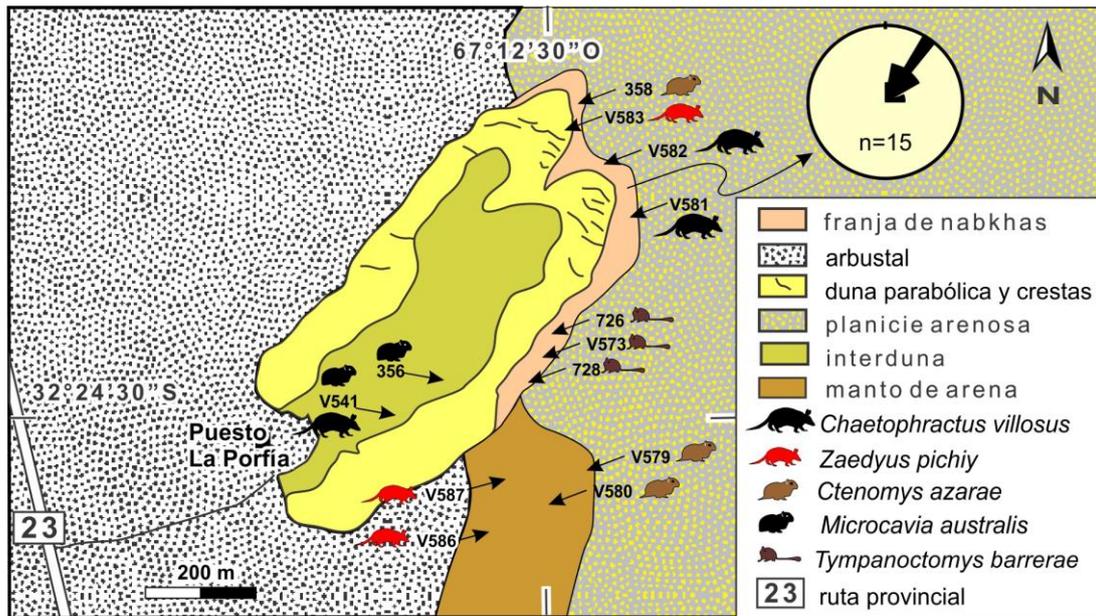
#### INTRODUCCIÓN

En este capítulo se caracterizan los subambientes, aspectos de la geomorfología y la composición de los sedimentos muestreados. Esta información se refiere a sistemas de cuevas de las distintas especies y se presenta de forma unificada en este capítulo. En las localidades de La Porfía y Campus UNLPam fue posible distinguir diferentes subambientes en los que se obtuvieron algunos de los sistemas analizados.

#### La Porfía

La localidad de La Porfía se ubica en la zona marginal ubicada en el sector noroeste del Gran Salitral, en el suroeste de La Pampa (Fig. 2.10). El área de estudio comprende una duna parabólica parcialmente vegetada, que está rodeada hacia el noreste por una franja de *nabkhas*, la que pasa hacia el este a la planicie arenofangosa del lago salino (Fig. 3.1). Hacia el sur, la franja de *nabkhas* se transforma gradualmente en un manto de arena vegetado. La duna parabólica se origina en las proximidades del Puesto La Porfía y tiene sus brazos orientados en sentido suroeste-noreste, llegando al margen de la planicie arenosa salina. El área interna de la duna parabólica tiene relieve bajo, con zonas sometidas a deflación, *nabkhas* aisladas y vegetación dispersa, considerándose aquí como un área de interduna.

Las *nabkhas* son un tipo de duna eólica que se genera por entrampamiento de sedimento transportado por el viento entre vegetación arbustiva (por ejemplo, Thomas y Tsoar, 1990). Son también conocidas como *dikakas* (Glennie y Evamy, 1968), dunas *copice* o *nebkhas* (ver Cooke *et al.*, 1993). La vegetación sirve como lugar para atrapar y acumular los materiales llevados por el viento, por reducción de la velocidad cerca de la superficie; en tanto que el agua subterránea aporta humedad para que la planta crezca. Normalmente tienen un perfil longitudinal que es más empinado a barlovento y menos empinado a sotavento (Fig. 3.2.A-C).

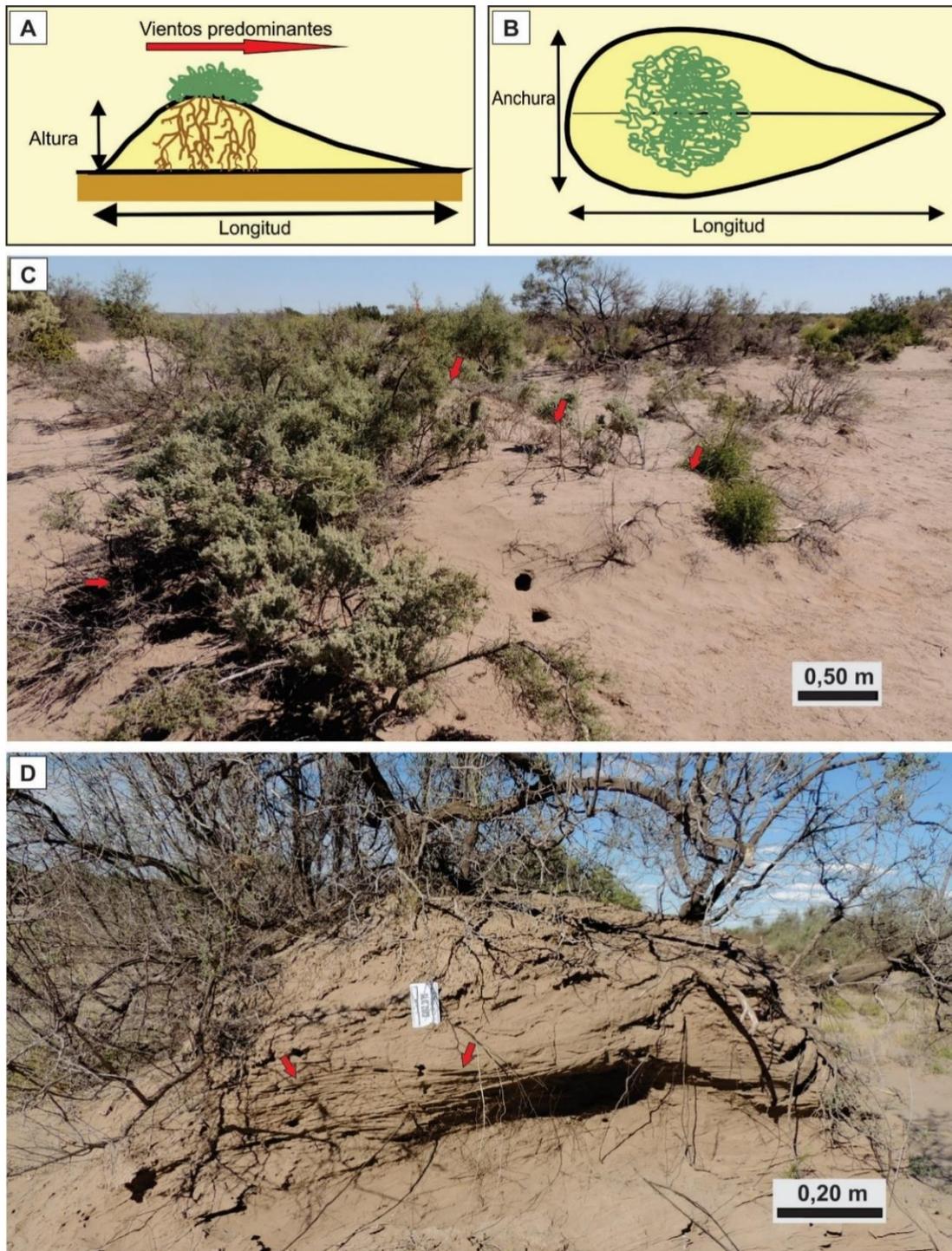


**Figura 3.1.** Sitios de muestreo y subambientes de la localidad La Porfía. La rosa de los vientos representa la orientación del eje mayor de las *nabkhas* en la franja que rodea a la duna. Modificado de Melchor *et al.* (2012).

En planta tienen una geometría de lágrima, con el lado más aguzado orientado a sotavento (Fig. 3.2.B). Internamente presentan una laminación paralela que forma sets de bajo ángulo (Fig. 3.2.D). Las *nabkhas* componen un biotopo específico donde la fauna es muy variada, compuesta por insectos, anfibios, roedores y reptiles, que encuentran abrigo y alimento. En el caso de los animales cavícolas tienen, además del refugio ante depredadores que le da la parte aérea de la vegetación, el sostén que les aportan las raíces a sus sistemas de cuevas. El suelo es muy rico en materia orgánica, producto de las hojas y ramas que caen y se van intercalando con las capas de sedimentos (Gunatilaka y Mwangi, 1987).

Las *nabkhas* de la zona marginal en La Porfía tienen un largo promedio de 3,88 m (n= 15; rango= 3,0-8,0 m), una anchura promedio de 2,95 m (n= 15; rango= 1,6-6,4 m) y una altura promedio de 0,68 m (n=13; rango= 0,35-1,15 m). En este mismo sector la orientación media del eje mayor de las *nabkhas* era N 40°, con muy baja dispersión (Fig. 3.1.A). Tanto *Microcavia australis* como *Tympanoctomys barrerae* prefieren excavar sus sistemas de cuevas en estas *nabkhas*. *Tympanoctomys barrerae* se localizó únicamente en la franja de *nabkhas* marginales a la duna parabólica por el noreste, asociadas a vegetación halófila. Por su parte, *M. australis* se encontró siempre asociado a *nabkhas*, independientemente de su ubicación.

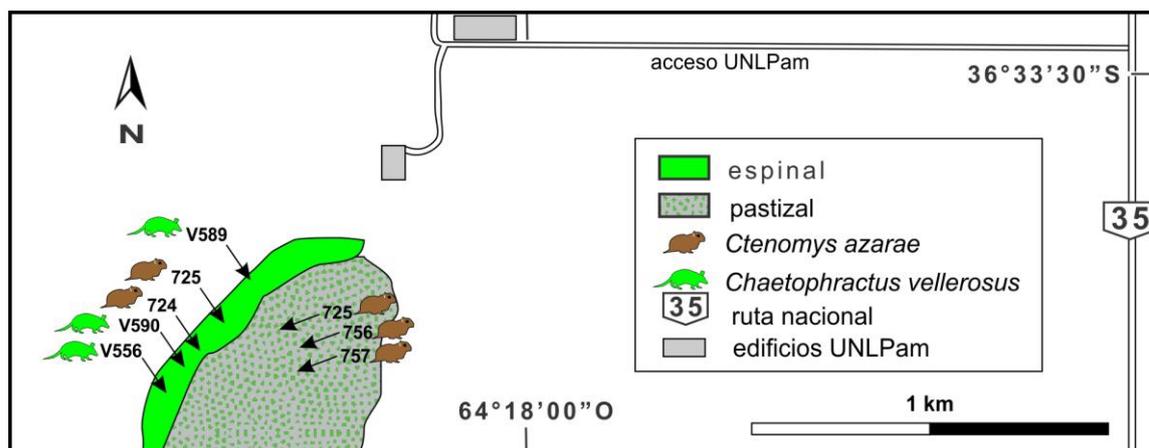
*Ctenomys azarae* parece solaparse parcialmente en la ocupación de *nabkhas* y áreas marginales de la duna, así como también aparece en el manto de arena ubicado al sur.



**Figura 3.2.** Rasgos distintivos de *nabkhas*. (A-B) Diagrama esquemático de la vista en sección longitudinal y en planta de una *nabkha*. Sin escala. (C) Vista longitudinal de una *nabkha* (contorno marcado por flechas). La dirección predominante del viento era de izquierda a derecha. (D) Corte transversal de una *nabkha* parcialmente erosionada mostrando la geometría del depósito y la laminación interna (ver flechas). (C) y (D) corresponden a La Porfía.

## Campus UNLPam

En esta localidad se trabajó en un área donde se preserva el bosque de caldén natural y un pastizal adyacente con vegetación psammófila y relieve ondulado medanoso (Fig. 3.3). En el pastizal se localizaron únicamente las cuevas de *Ctenomys azarae*, en tanto que en el espinal fue posible documentar cuevas de *Chaetophractus vellerosus* y *C. azarae*.



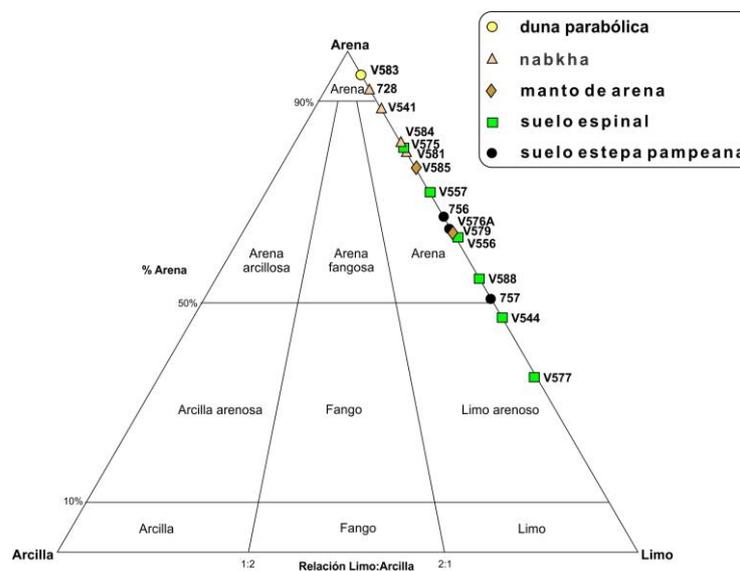
**Figura 3.3.** Sitios de muestreo y subambientes (espinal y pastizal pampeano) de la localidad Campus UNLPam.

## Granulometría de las muestras de sedimento

La información acerca de la granulometría de los sedimentos correspondientes a los distintos sitios donde se estudiaron sistemas de cuevas modernas se presenta en forma de un triángulo composicional de Blott y Pye (2001) (Fig. 3.4), histogramas de distribución granulométrica de muestras representativas (Fig. 3.5), una tabla comparativa con los valores resumidos (Tabla 3.1). Dada la proximidad de muchos de los sitios y la similitud de las muestras, en los casos en que se pudo comprobar cierta similitud examinando con lupa de mano, se eligió una muestra representativa para dos o más sistemas de cuevas.

Las cuatro muestras colectadas en *nabkhas* (V541, 728, V581, V584; Tabla 3.1), en la provincia del monte, corresponden a arena fina, arena muy fina o arena limosa con selección moderadamente buena a pobre (Fig. 3.4), las que exhiben una distribución unimodal, con una curva leptocúrtica y una cola hacia los materiales más finos (Figs. 3.5.A). El tamaño de grano promedio oscila entre 85 y 108  $\mu\text{m}$ . En

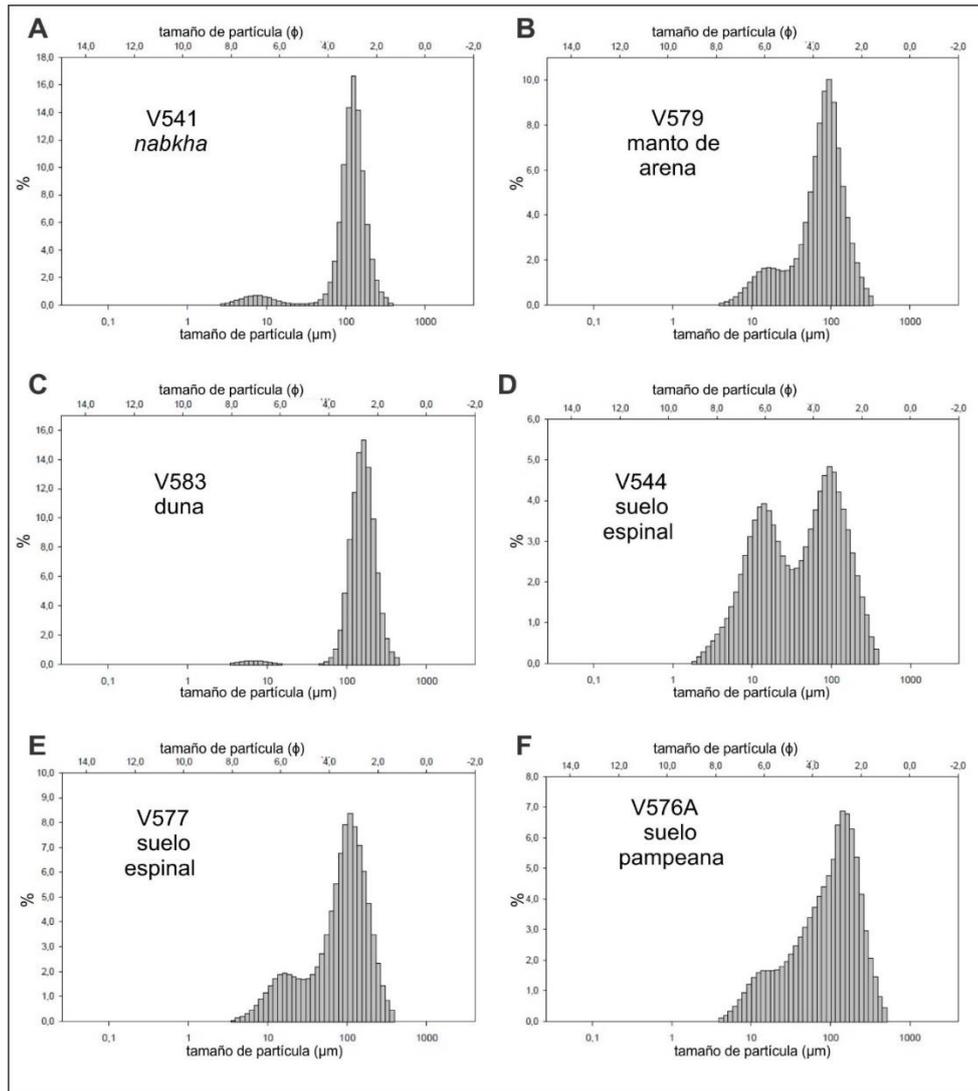
mantos de arena del monte las muestras analizadas (V579 y V585; Tabla 3.1) indican la presencia de arena fina (o muy fina) limosa (Fig. 3.4), pobremente seleccionada, con una distribución bi o unimodal, formando una curva leptocúrtica con una cola conspicua de materiales finos o un modo secundario (Fig. 3.5.B). El tamaño de grano promedio varía entre 67 y 97  $\mu\text{m}$ . La única muestra analizada en una duna eólica parabólica, corresponde a la provincia del monte (V583; Tabla 3.1) y es una arena fina moderadamente bien seleccionada (Fig. 3.4), con una distribución unimodal, mesocúrtica y simétrica (Fig. 3.5.C). El tamaño de grano promedio es de 147  $\mu\text{m}$ .



**Figura 3.4.** Clasificación de las muestras de sedimento analizadas según el triángulo composicional de Blott y Pye (2001). Ver resumen de la información en Tabla 3.1.

Las muestras de sedimento de suelos del espinal, generalmente exhiben una distribución bimodal con pobre selección. Es posible distinguir aquellas de La Florida (V544 y V577; Tabla 3.1), que son de tamaño de grano menor que las restantes. Los sedimentos de suelos de La Florida corresponden a limo arenoso con un tamaño de grano que oscila entre 31 y 50  $\mu\text{m}$  (Figs. 3.4, 3.5.D). Por su parte, las restantes muestras de los suelos del espinal (V556, V557, V575, V588; Tabla 3.1) son arena muy fina (o fina) limosa, generalmente con una distribución bimodal mesocúrtica, con un pico secundario en el rango de limo (Figs. 3.4, 3.5.E). El tamaño de grano promedio oscila entre 56 y 97  $\mu\text{m}$ . Estas muestras tienen una distribución de tamaños de grano muy semejante a las de los mantos de arena.

Las tres muestras del pastizal de la región pampeana (756, 757, V576A; Tabla 3.1) son arena fina (o muy fina) limosa con distribución bimodal y pobre selección (Figs. 3.4, 3.5.F). La muestra 757 procede de un parche de suelo con materiales más finos (muy semejante a los suelos del espinal en La Florida) y no puede ser considerada representativa del pastizal, aunque sí se vincula con el sistema analizado de *C. azarae*. El tamaño de grano en este grupo varía entre 57 y 84  $\mu\text{m}$  y la distribución es mesocúrtica.



**Figura 3.5.** Distribuciones granulométricas de muestras seleccionadas de distintos subambientes. (A) Muestra V541, *nabkha* en monte, La Porfía. (B) Muestra V579, manto de arena en monte, La Porfía. (C) Muestra V583, duna parabólica en monte, La Porfía. (D) Muestra V544, suelo en espinal, La Florida. (E) Muestra V577, suelo en espinal, La Florida. (F) Muestra V576A, suelo en estepa pampeana, Don Carlos.

**Tabla 3.1.** Resumen de análisis granulométricos de muestras de sedimento. Media, selección, asimetría y Curtosis según Folk y Ward (1957).

PROV. FITOGEOGRÁF.	MONTE						
TIPO DE DEPÓSITO	<i>Nabkha</i>	<i>Nabkha</i>	<i>Nabkha</i>	<i>Nabkha</i>	Manto de arena	Manto de arena	Duna parabólica
LOCALIDAD	La Porfía	La Porfía	La Porfía	Ruta 23	La Porfía	Ruta 23	La Porfía
MUESTRA #	<b>V541</b>	<b>728</b>	<b>V581</b>	<b>V584</b>	<b>V579</b>	<b>V585</b>	<b>V583</b>
TIPO DE MUESTRA	Unimodal, Selección moderada	Unimodal, moderadamente bien seleccionada	Unimodal, Selección moderada	Unimodal, Selección pobre	Bimodal, Selección pobre	Unimodal, Selección pobre	Unimodal, moderadamente bien seleccionada
GRUPO TEXTURAL	Arena	Arena	Arena fangosa	Arena fangosa	Arena fangosa	Arena fangosa	Arena
NOMBRE	Arena muy fina, selección moderada	Arena muy fina, moder. bien seleccionada	Arena muy fina limosa	Arena fina limosa	Arena muy fina limosa	Arena fina limosa	Arena muy fina, moder. bien seleccionada
MEDIA	Arena muy fina	Arena muy fina	Arena muy fina	Arena muy fina	Arena muy fina	Arena muy fina	Fine Sand
SELECCIÓN	Selección moderada	Moderadamente bien seleccionada	Selección moderada	Selección pobre	Selección pobre	Selección pobre	Moderadamente bien seleccionada
ASIMETRÍA	sesgo a finos	Simétrica	sesgo a finos	sesgo a finos	sesgo a finos	sesgo a finos	Simétrica
CURTOSIS:	Muy leptocúrtica	Leptocúrtica	Muy leptocúrtica	Muy leptocúrtica	Leptocúrtica	Leptocúrtica	Mesocúrtica
MODO 1 (µm):	124,7	124,7	95,02	142,8	95,02	142,8	163,5
MODO 2 (µm):					16,27		
% ARENA	90,3%	94,3%	81,8%	83,3%	65,3%	78,5%	97,3%
% LIMO:	9,7%	5,7%	18,2%	16,7%	34,7%	21,5%	2,7%
% ARCILLA:	0,0%	0,0%	0,0%	0,0%	0,0%	0,0%	0,0%
% ARENA GRUESA:	0,0%	0,0%	0,0%	0,3%	0,0%	0,1%	0,0%
% ARENA MEDIANA:	2,4%	2,3%	1,6%	11,4%	1,7%	9,0%	9,1%
% ARENA FINA:	43,0%	41,7%	23,8%	42,7%	18,4%	38,9%	64,2%
% ARENA MUY FINA:	44,8%	50,3%	56,4%	28,8%	45,3%	30,6%	24,0%
% LIMO MUY GRUESO:	2,6%	1,8%	10,3%	5,8%	17,9%	9,4%	0,5%
% LIMO GRUESO:	0,7%	0,0%	2,5%	2,5%	8,4%	4,6%	0,0%
% LIMO MEDIANO:	2,7%	1,3%	3,7%	4,9%	6,7%	5,1%	0,8%
% LIMO FINO:	3,1%	2,1%	1,7%	3,2%	1,6%	2,2%	1,2%
% LIMO MUY FINO:	0,6%	0,4%	0,0%	0,4%	0,0%	0,1%	0,1%
% ARCILLA:	0,0%	0,0%	0,0%	0,0%	0,0%	0,0%	0,0%

**Tabla 3.1** (continuación). Resumen de análisis granulométricos de muestras de sedimento

Media, selección, asimetría y Curtosis según Folk y Ward (1957)

PROVINCIA FITOGEOGRÁFICA	ESPINAL				
TIPO DE DEPÓSITO	Suelo	Suelo	Suelo	Suelo Campus UNLPam	Suelo
LOCALIDAD	La Florida	La Florida	Naicó	UNLPam	Los Piletones
MUESTRA #	<b>V544</b>	<b>V577</b>	<b>V557</b>	<b>V556</b>	<b>V588</b>
TIPO DE MUESTRA	Bimodal, Selección pobre				
GRUPO TEXTURAL	Fango arenoso	Fango arenoso	Arena fangosa	Arena fangosa	Arena fangosa
NOMBRE	Limo grueso arenoso	Limo mediano arenoso	Arena fina limosa	Arena muy fina limosa	Arena muy fina limosa
MEDIA	Limo muy grueso	Limo muy grueso	Arena muy fina	Arena muy fina	Limo muy grueso
SELECCIÓN	Selección pobre				
ASIMETRÍA	sesgo a finos	Simétrica	sesgo a finos	sesgo a finos	sesgo a finos
CURTOSIS:	Platicúrtica	Platicúrtica	Mesocúrtica	Mesocúrtica	Mesocúrtica
MODO 1 ( $\mu\text{m}$ ):	124,7	95,02	142,8	95,02	95,02
MODO 2 ( $\mu\text{m}$ ):	18,64	14,21	21,35	16,27	14,21
% ARENA	48,3%	36,2%	73,5%	64,6%	56,2%
% LIMO:	51,7%	63,8%	26,5%	35,4%	43,8%
% ARCILLA:	0,0%	0,3%	0,0%	0,0%	0,0%
% ARENA GRUESA:	0,1%	0,0%	0,8%	0,1%	0,0%
% ARENA MEDIANA:	7,1%	1,8%	13,0%	8,1%	4,2%
% ARENA FINA:	20,5%	12,7%	33,5%	25,5%	19,6%
% ARENA MUY FINA:	20,7%	21,7%	26,2%	31,0%	32,4%
% LIMO MUY GRUESO:	13,0%	14,4%	10,9%	15,7%	17,4%
% LIMO GRUESO:	18,4%	15,4%	9,7%	10,1%	10,5%
% LIMO MEDIANO:	14,3%	19,6%	5,0%	7,5%	10,0%
% LIMO FINO:	5,1%	10,1%	0,8%	2,0%	4,5%
% LIMO MUY FINO:	1,0%	4,0%	0,0%	0,1%	1,5%
% ARCILLA:	0,0%	0,3%	0,0%	0,0%	0,0%

**Tabla 3.1 (cont.).** Resumen de análisis granulométricos de muestras de sedimento Media, selección, asimetría y Curtosis según Folk y Ward (1957)

PROVINCIA	ESPINAL		PAMPEANA	
FITOGEOGRÁFICA	Suelo		Suelo	Suelo
TIPO DE DEPÓSITO	Suelo		Campus	Campus
LOCALIDAD	La Ersilia	UNLPam	UNLPam	Don Carlos
MUESTRA #	V575	756	757	V576A
TIPO DE MUESTRA	Unimodal, Selección pobre	Bimodal, Selección pobre	Bimodal, Selección pobre	Bimodal, Selección pobre
GRUPO TEXTURAL	Arena fangosa	Arena fangosa	Arena fangosa	Arena fangosa
NOMBRE	Arena muy fina limosa	Arena fina limosa	Arena muy fina limosa	Arena fina limosa
MEDIA	Arena muy fina	Arena muy fina	Arena muy fina	Arena muy fina
SELECCIÓN	Selección pobre	Selección pobre	Selección pobre	Selección pobre
ASIMETRÍA	sesgo a finos	sesgo a finos	sesgo a finos	sesgo a finos
CURTOSIS:	Muy leptocúrtica	Mesocúrtica	Platicúrtica	Mesocúrtica
MODO 1 (µm):	124,7	163,5	95,02	142,8
MODO 2 (µm):		12,4	16,3	16,3
% ARENA	82,4%	68,7%	52,2%	66,0%
% LIMO:	17,6%	31,3%	47,8%	34,0%
% ARCILLA:	0,0%	0,00	0,00	0,00
% ARENA GRUESA:	0,0%	0,4%	0,0%	0,1%
% ARENA MEDIANA:	4,7%	11,6%	5,9%	9,4%
% ARENA FINA:	37,3%	33,1%	19,9%	31,7%
% ARENA MUY FINA:	40,4%	23,6%	26,5%	24,8%
% LIMO MUY GRUESO:	8,6%	12,6%	18,3%	15,2%
% LIMO GRUESO:	3,9%	7,8%	14,8%	9,4%
% LIMO MEDIANO:	3,9%	7,5%	11,5%	7,3%
% LIMO FINO:	1,1%	3,0%	3,0%	2,1%
% LIMO MUY FINO:	0,0%	0,3%	0,2%	0,0%
% ARCILLA:	0,0%	0,0%	0,0%	0,0%

## Capítulo 4

### SISTEMAS DE EXCAVACIONES DE DASYPODIDAE (XENARTHRA)

#### ASPECTOS DE LA BIOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN DE DASYPODIDAE

Los cingulados son un grupo primitivo de xenartros, endémico de Sudamérica, cuyos representantes actuales pertenecen a la familia Dasypodidae, incluyendo a los Chlamyphorinae (por ejemplo, Wetzel, 1985; Delsuc *et al.*, 2012; Superina *et al.*, 2013). Estudios filogenéticos recientes distinguen a Chlamyphoridae como un clado separado (Delsuc *et al.*, 2016; Gibb *et al.*, 2016). La característica que los definen es la presencia de un caparazón, formado por los escudos cefálico, escapular y pélvico; un número variable de bandas móviles, que le dan flexibilidad al cuerpo, y un tubo caudal. Los dasipódidos excavan cuevas para diversas funciones, incluyendo; 1) refugio ante condiciones ambientales o depredadores, 2) reproducción (Arteaga y Venticinque, 2010), 3) para contribuir a su termorregulación, ya que son considerados homeotermos imperfectos (McNab, 1980, 1985; Abba *et al.*, 2005) y 4) para conseguir alimento (Ruiz Aravena, 2012). Las actividades de forrajeo dejan rastros característicos, comúnmente conocidos como hozaduras (Crespo, 1944) las cuales habitualmente terminan en excavaciones construidas por larvas de insectos (Coleoptera: Scarabaeidae), quedando éstas como evidencia de dicha búsqueda (Abba *et al.*, 2005; Sarzetti y Genise, 2011). En cuanto a los hábitos alimenticios son, en su mayoría, omnívoros, ya que consumen vegetales, larvas de insectos, pequeños vertebrados (por ejemplo, lagartijas, ratones) y carroña (Nowak, 1999).

Vulgarmente se los conoce como armadillos, registrándose en la provincia de La Pampa los siguientes taxones *Chaetophractus villosus*, *C. vellerosus*, *Zaedyus pichiy*, *Chlamyphorus truncatus* y *Dasypus hybridus*, aunque este último fue categorizado por Bruno *et al.* (2012) como de presencia rara. *Chlamyphorus truncatus* ha sido categorizado como vulnerable (Bruno *et al.*, 2012) o como una especie con datos deficientes (Superina *et al.*, 2013). La ocurrencia de estos dos últimos taxones no se pudo constatar en el presente estudio, aunque se registraron

trazas asignables a Chlamyphorinae en depósitos holocenos (ver Capítulo 8). *Chaetophractus villosus*, *C. vellerosus*, *Z. pichiy* y *Dasyopus hybridus* son considerados fosoriales, según los estados de fosorialidad propuestos por Lessa *et al.* (2008). En el verano, son activos durante la noche y durante el día permanecen escondidos en sus cuevas. En invierno se mueven poco, y sólo salen de sus refugios durante el día, en las horas de temperaturas más altas. Son muy ágiles, lo que les permite correr o cavar rápidamente ante la amenaza de algún enemigo o depredador (Ruiz Aravena, 2012). *Chlamyphorus truncatus*, es considerado subterráneo y de hábito solitario, pasa la mayor parte del tiempo bajo la tierra, excavando diariamente sus cuevas y alimentándose de insectos bajo la superficie, sólo sale esporádicamente de noche, o en momentos asociados a lluvias intensas (Jakob, 1943).

Los dasipódidos están registrados en Sudamérica desde el Paleoceno, tienen habilidad para excavar, la cual está relacionada con el desarrollo de sus miembros anteriores (Vizcaíno *et al.*, 1999), con un tríceps fuerte como adaptación mecánica a la excavación mediante garras (*scratch digger*). Vizcaíno *et al.* (1999) relacionaron la morfología de la ulna y longitud del olécrano con la fosorialidad, lo que les permitió diferenciar categorías dentro del hábitat fosorial. Los Euphractinae (*Chaetophractus villosus*, *C. vellerosus* y *Zaedyus pichiy*) se ubican dentro de aquellos organismos que excavan, pero no como estrategia alimenticia. El único ejemplo analizado dentro de Chlamyphorinae (*C. truncatus*) sugirió que la excavación estaba vinculada con su alimentación (Vizcaíno *et al.*, 1999).

La distribución geográfica de los armadillos abarca desde el sur de Estados Unidos hasta Tierra del Fuego, en el sur de Argentina (Redford y Eisenberg, 1992), ocupando en La Pampa las provincias fitogeográficas del monte, pampeana y espinal (Roig *et al.*, 2009). *Chaetophractus villosus*, conocido vulgarmente como peludo, presenta una amplia distribución (Paraguay, sur de Chile y Argentina), ocupando áreas abiertas y estando bien adaptado a condiciones semidesérticas. Las excavaciones siempre están localizadas en terrenos altos, no anegables, tanto en suelos húmicos o calcáreos; siendo los sistemas más profundos y más complejos aquellos situados en suelos duros, con alto porcentaje de material calcáreo, poca materia orgánica y baja humedad (Abba *et al.*, 2005). *Chaetophractus vellerosus*, vulgarmente conocido como piche llorón, se encuentra

en Bolivia, Paraguay y Argentina, ocupando la provincia fitogeográfica del espinal; prefiriendo áreas xéricas con suelos arenosos. Es común encontrarlo asociado a lugares con pasturas y siembras agrícolas, al igual que al peludo. *Chaetophractus vellerosus* es el más pequeño de los eufractinos, aunque de masa semejante a *Zaedyus pichiy* (Carlini *et al.*, 2016). Hace sus cuevas en las partes altas de dunas y asociadas a arbustos, para contar con la protección de la parte aérea de la vegetación y el soporte que le dan las raíces. El registro fósil de *Chaetophractus* es conocido desde el Plioceno (Carlini *et al.*, 2016). *Zaedyus pichiy* es un armadillo pequeño, vulgarmente conocido como piche o piche patagónico, habita ambientes arbustivos y pastizales xéricos, con suelos arenosos firmes, del centro de Argentina y sur de Chile; no tan asociado con zonas agrícolas. Es el único xenartro viviente que entra en hibernación, encontrándose la entrada de su cueva debajo de arbustos (Superina y Abba, 2014). El género *Zaedyus* se registra desde el Plioceno (Superina y Abba, 2014), mientras que *Z. pichiy* desde el Pleistoceno (Cione y Tonni, 1999).

## RESULTADOS

Se describen a continuación las cuevas de dasipódidos documentadas, agrupadas por provincia fitogeográfica. *Chaetophractus villosus* está presente en las tres provincias fitogeográficas analizadas, en tanto que *C. vellerosus* se registró sólo en el espinal y *Z. pichiy* únicamente en el monte. En todos los casos se moldearon cuevas consideradas estructuras de refugio, en lugar de hozaduras, las que suelen ser mucho más abundantes. Las descripciones se basan en información tomada en el campo, el análisis de los moldes recuperados y los resultados de los análisis sedimentológicos. La información resumida está compilada en la Tabla 4.1, en tanto que los datos crudos se consignan en el Apéndice 1.1. También se analizaron datos de orientación de cuevas y hozaduras de dasipódidos registrados en las distintas localidades de estudio.

## Rasgos de campo para identificar sus cuevas

Para identificar en el campo cuevas activas de dasipódidos de las especies estudiadas, los caracteres diagnósticos fueron el tamaño de las entradas (diámetro horizontal superior a 100 mm), con sección transversal circular, elíptica o planoconvexa, presencia de tierra removida formando un montículo, con pisadas, heces y/o rastros de la cola (Fig. 4.1.A). Algunas cuevas de peludos se encontraban tapadas cuando el individuo estaba en su interior (Fig. 4.1.B).



**Figura 4.1.** Rasgos diagnósticos de cuevas activas de dasipódidos. (A) Entrada abierta con tierra removida donde se observan pisadas y rastro de cola. (B) Entrada tapada con sedimento. Las imágenes no corresponden a cuevas moldeadas.

## Cuevas de *Chaetophractus villosus*

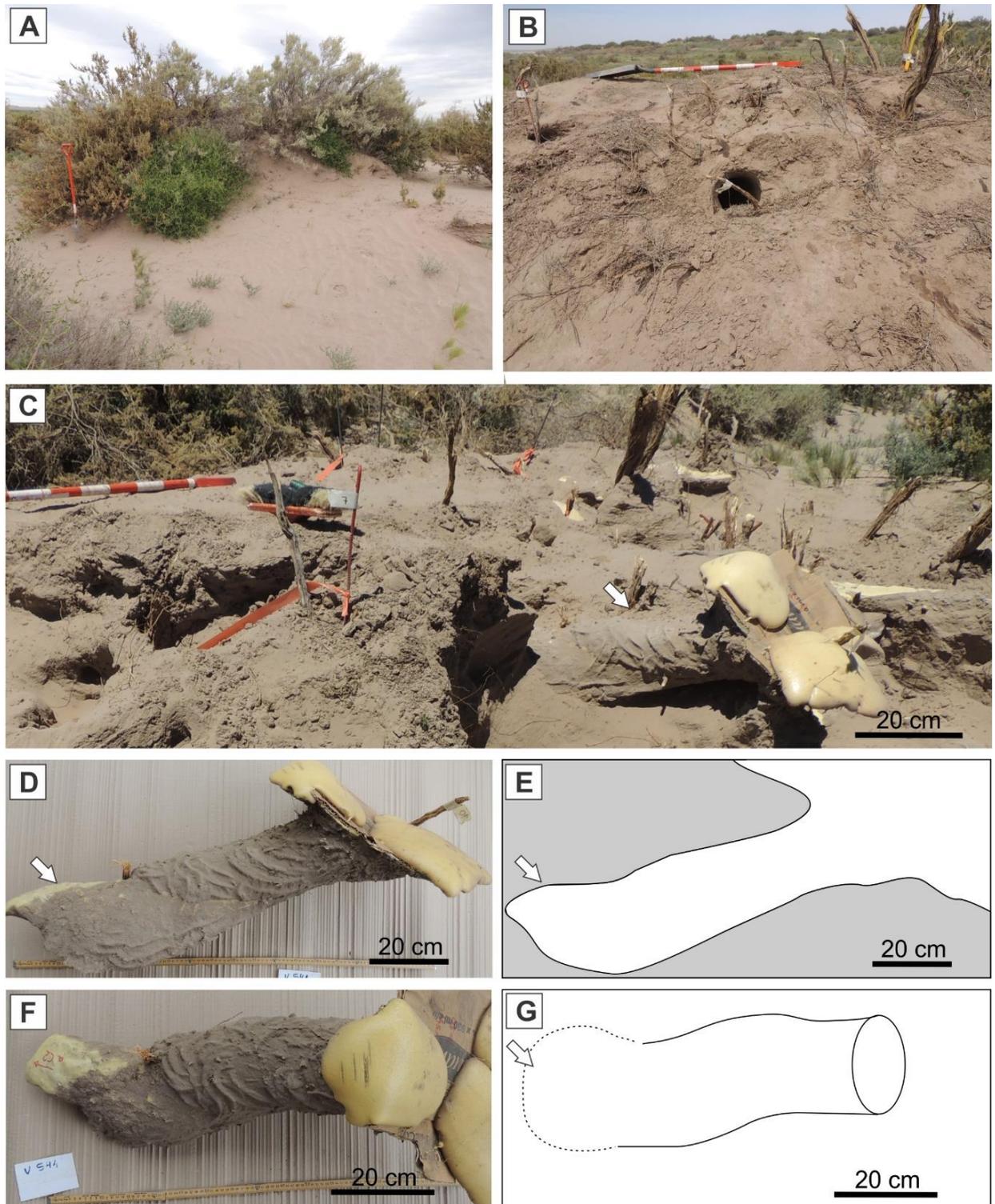
Provincia fitogeográfica: Monte

**Localidad:** Puesto La Porfía

**Sitio V541** (Tabla 2.2, Fig. 4.2). La cueva se encontraba en la zona de interduna, en la base de una *nabkha* (Fig. 4.2.A), donde también había una cuisera, ambos sistemas se encontraban conectados. La vegetación predominante estaba formada por *Chuquiraga erinacea* y *Atriplex undulata*, y en menor abundancia *Suaeda divaricata*, *Prosopis strombulifera* y *Eupatorium patens*. El sedimento portador era una arena muy fina con selección moderada y distribución unimodal (Tabla 3.1).

La entrada estaba abierta y tenía sección elíptica, con  $D_h = 150$  mm y  $D_v = 130$  mm (Fig. 4.2.B). El examen del molde indicaba que la entrada conducía a una rampa

rectilínea sin ramificar, que registró una longitud (recta=curva) de 0,60 m, con una tortuosidad de 1 (Fig. 4.2.C).



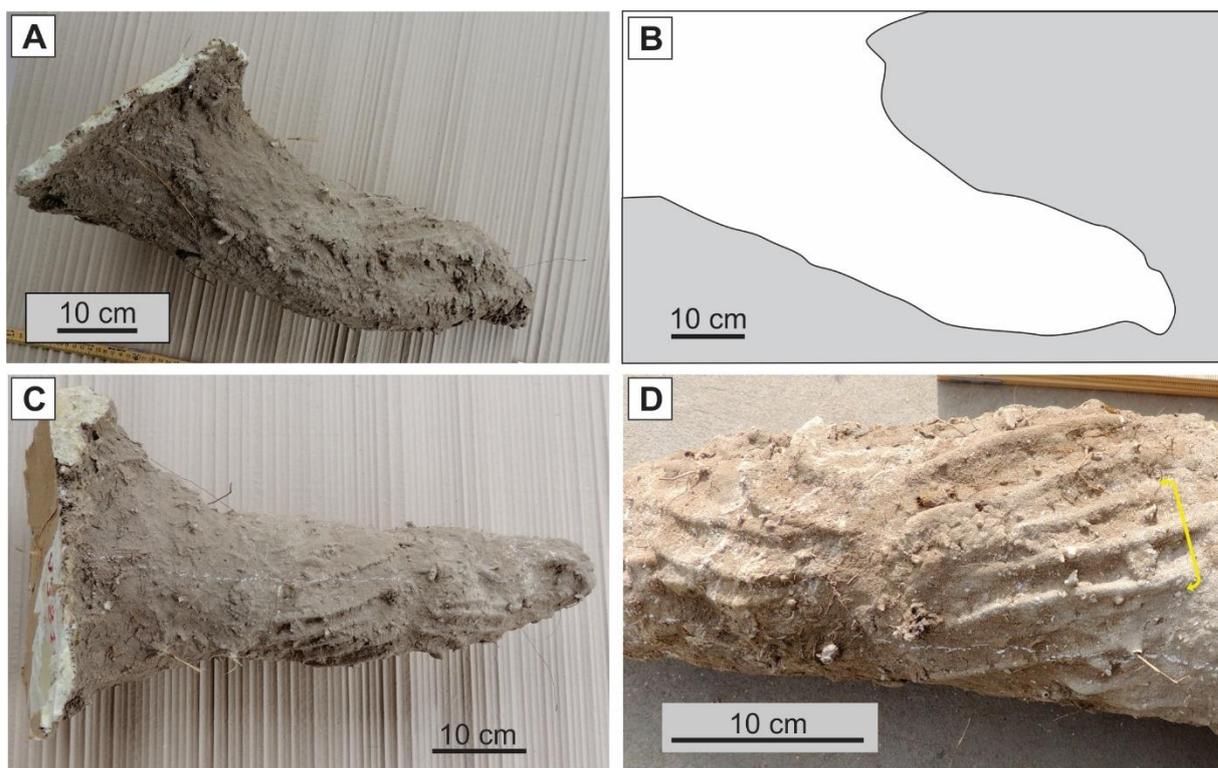
**Figura 4.2.** Molde de la cueva de *C. villosus* en sitio V541. (A) Vista de la nabkha vegetada. (B) Vista de la entrada luego de desmontar. (C) Molde *in situ* (flecha). Las divisiones del mango de la pala son de 10 cm. (D-E) Foto y esquema del molde en vista lateral. (F-G) Foto y esquema del molde en vista en planta.

La parte terminal de base aplanada y levemente ensanchada (cámara); alcanzaba una profundidad máxima de 0,40 m, siendo la complejidad del sistema igual a 3. El diámetro de la rampa era generalmente uniforme, con un Dh promedio de  $162,60 \pm 3,20$  mm (n= 5; rango= 157 – 174 mm); en tanto que el Dv promedio fue de  $131,80 \pm 5,71$  mm (n= 5; rango= 120 – 153 mm), resultando el IDR promedio igual a  $0,81 \pm 0,02$  (n= 5; rango= 0,75 – 0,88). El ángulo de inclinación con respecto a la horizontal era de  $21^\circ$  y la orientación registrada N  $150^\circ$  (Fig. 4.2.D-E). La cámara terminal, con sección transversal planoconvexa, registró un Dh= 196 mm y un Dv= 142 mm (Fig. 4.2.F-G). El piso liso, sin ornamentación superficial, contenía pocos restos vegetales y algunas heces de *Microcavia australis* dada la conexión con la cuisera. En las paredes laterales y techo del molde obtenido de la cueva, quedaron registradas crestas paralelas, que se corresponden a trazas de garras (Fig. 4.2.D y F), agrupadas generalmente de a tres (los sets con dos trazas no se midieron), siendo el promedio de la anchura del set de  $44,78 \pm 2,17$  mm (n= 5; rango= 38,05 – 50,71 mm), anchura promedio de trazas de garras de  $5,90 \pm 0,16$  mm (n=15; rango=4,74 – 6,89 mm) y la separación promedio entre trazas fue de  $21,10 \pm 1,02$  mm (n=10; rango= 15,39 – 24,22 mm).

**Sitio V581** (Tabla 2.2, Fig. 4.3). La cueva se encontraba en una *nabkha* asociada a diversos arbustos halófitos, debajo de la compuesta *Cycloplepis genistoides*, estando la vegetación cercana formada además por *Atriplex undulata* y *Allenrolfea vaginata*. El sedimento portador era una arena muy fina limosa con selección moderada y distribución unimodal (Tabla 3.1).

La entrada de sección subcircular, con Dh= 130 mm y Dv= 135 mm, precedía a la rampa rectilínea sin ramificar y con terminación aguzada, de acuerdo con lo registrado en el molde (Fig. 4.3.A-C). La cueva tenía una longitud (recta=curva) de 0,50 m, dando una tortuosidad de 1 y una complejidad igual a 2. La rampa tenía diámetro uniforme, con Dh promedio de  $137,82 \pm 0,58$  mm (n= 5; rango= 136 – 139,20 mm); en tanto que el Dv promedio fue de  $134,76 \pm 1,29$  mm (n= 5; rango= 132 – 139,50 mm), resultando un IDR promedio de  $0,98 \pm 0,01$  (n= 5; rango= 0,96 – 1). El ángulo de inclinación con respecto a la horizontal era de  $47^\circ$ , la orientación registrada N  $295^\circ$  y la profundidad registrada fue de 0,41 m. El piso liso, y en las

paredes laterales y el techo se observó la ornamentación superficial con trazas paralelas y curvas, agrupadas de a tres (Fig. 4.3.D). El promedio de la anchura del set era  $33,82 \pm 1,15$  mm ( $n= 2$ ; rango= 32,67 – 34,96 mm), anchura promedio de trazas de garras fue de  $5,76 \pm 0,33$  mm ( $n= 6$ ; rango= 4,73 – 7,09 mm) y la separación promedio entre trazas de 16,28 mm ( $n= 4$ ; rango= 14,20 – 18,07 mm). Las trazas estaban dispuestas con un patrón en “chevron” siendo el ángulo promedio que formaban con el eje medio de la rampa igual a  $22,5 \pm 1,5^\circ$  ( $n= 2$ ; rango=  $21^\circ - 24^\circ$ ).

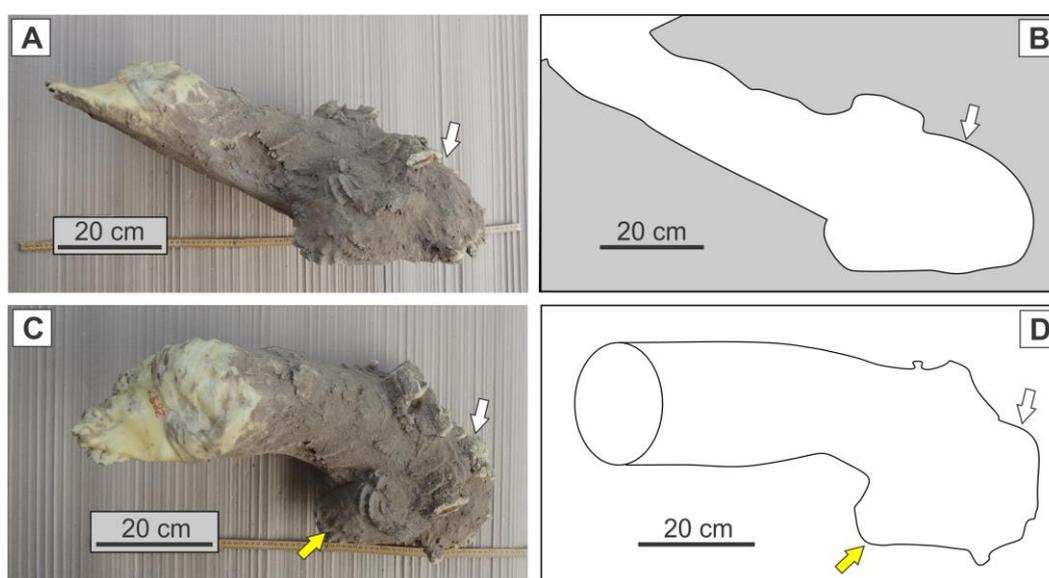


**Figura 4.3.** Molde de la cueva de *C. villosus* en el sitio V581. (A-B) Foto y esquema en vista lateral. (C) Vista en planta. (D) Detalle de la ornamentación superficial. El corchete indica un set de tres trazas de garras.

**Sitio V582** (Tabla 2.2, Fig. 4.4). En un área de transición entre dunas y *nabkhas* con vegetación escasa, compuesta principalmente por *Prosopis strombulifera*, *Distichlis scoparia*, *Salsola kali*, *Heterostachis ritteriana*; se identificó una cueva, en la base de este último arbusto. El sedimento portador era una arena muy fina con selección moderada y distribución unimodal (ver V581 en Tabla 3.1).

La entrada era de sección transversal planoconvexa, con  $D_h= 160$  mm y  $D_v= 170$  mm. De acuerdo con lo observado en el molde (Fig. 4.4.A-D), la entrada conducía

a una rampa de sección elíptica, que presentaba una leve curvatura en planta hacia la derecha y el extremo terminal ensanchado y con base plana (cámara). Al final de la cueva había abundante sedimento suelto, ocupando unos 150 mm aproximadamente, lo que impidió que el molde quedara completo. La rampa registró una longitud recta de 0,88 m y una longitud curva de 0,95 m, siendo la tortuosidad de 1,08 y la complejidad igual a 3 (Fig. 4.4.A-B). La rampa presentaba diámetro uniforme, con un mamelón lateral incipiente (Fig. 4.4.C-D), registrando un Dh promedio de  $141,40 \pm 3,25$  mm ( $n= 5$ ; rango= 131,50 – 150 mm); en tanto que el Dv promedio fue de  $133,38 \pm 4,40$  mm ( $n= 5$ ; rango= 125 – 150 mm), siendo el IDR promedio igual a  $0,94 \pm 0,03$  ( $n= 5$ ; rango= 0,86 – 1,02).



**Figura 4.4.** Molde de cueva de *C. villosus* en el sitio V582. (A-B) Foto y esquema del molde en vista lateral. (C-D) Foto y esquema del molde en vista en planta. La flecha blanca indica la cámara terminal y la flecha amarilla el mamelón.

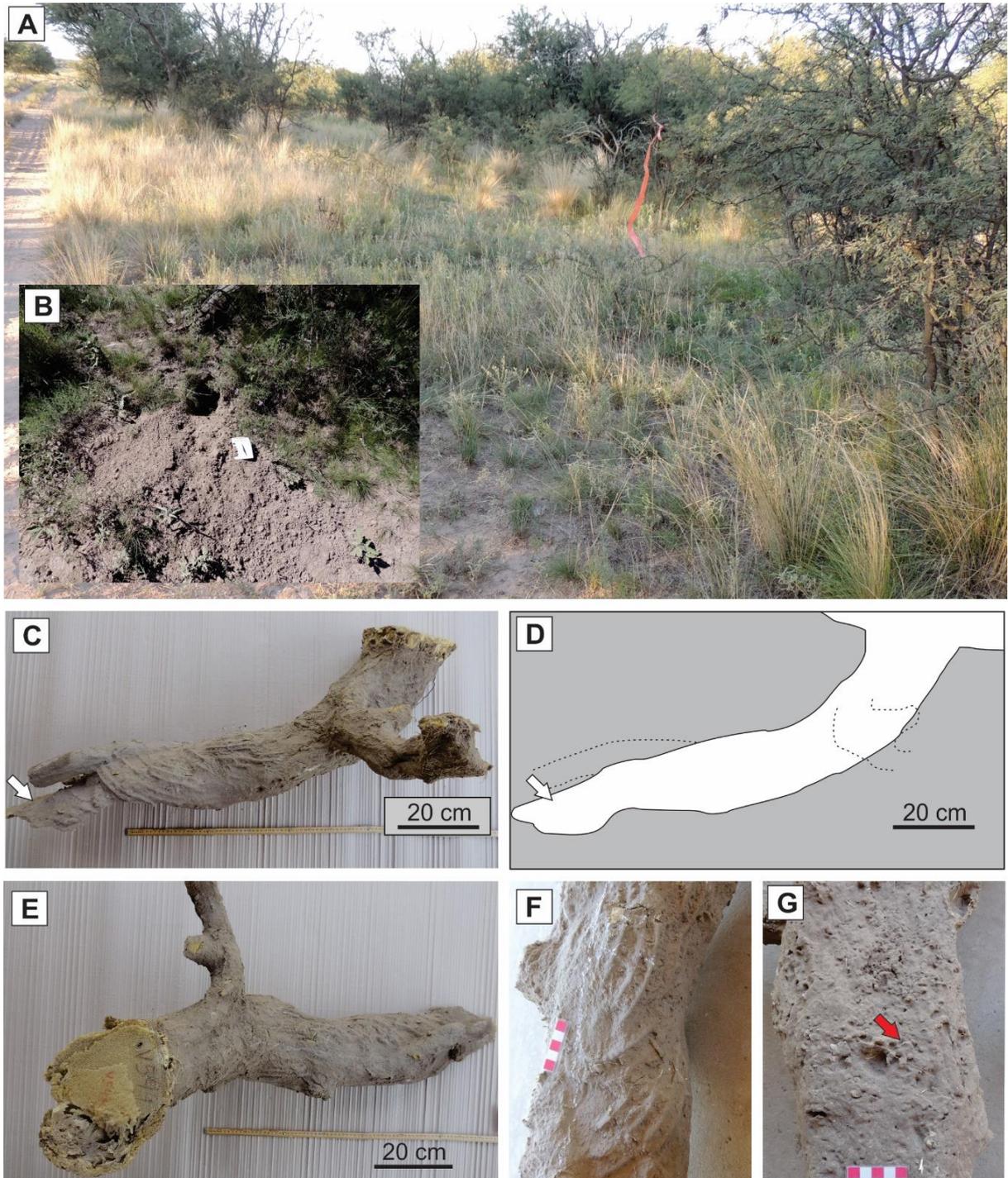
La parte terminal mostraba las siguientes dimensiones: Dh= 165 mm y Dv= 100 mm, con sección plano convexa, alcanzando una profundidad de 0,45 m. El ángulo de inclinación con respecto a la horizontal era de 35° y el extremo final presentaba disminución de su inclinación a 8° (Fig. 4.4.B). La lectura de azimuth de la cueva indicó una orientación N 0°. El piso era liso, en tanto que en paredes laterales y techo se observaban crestas paralelas y curvadas, agrupadas de a tres (Fig. 4.4.A y C). El promedio de la anchura del set fue de  $32,56 \pm 2,53$  mm ( $n= 3$ ; rango= 29,15 – 37,51 mm), anchura promedio de las trazas de garras fue de  $5,24 \pm 0,25$  mm ( $n= 9$ ; rango= 4,30 – 6,67 mm) y la separación promedio entre trazas de  $15,21 \pm 0,55$  mm ( $n= 6$ ; rango= 12,80 – 16,57 mm).

Provincia fitogeográfica: Espinal

**Localidad:** Establecimiento La Florida

**Sitio V544** (Tabla 2.2, Fig. 4.5). Próximo a un *P. caldenia* se identificó una entrada obliterada con tierra (Fig. 4.5.A-B), signo diagnóstico de que el ocupante estaba dentro de la cueva. La trampa colocada permitió capturar una hembra adulta cuya masa corporal era de 2.918 g. La vegetación cercana estaba compuesta por *Stypa* sp., *Coniza bonariensis*, *Poa ligularis*, *Baccharis ulicina*, y *Solanum elaeagnifolium*. El sedimento portador era un limo grueso arenoso con selección pobre y distribución bimodal (Tabla 3.1).

La entrada, de sección elíptica con  $D_h = 155$  mm y  $D_v = 170$  mm, conducía a una rampa casi rectilínea y sin ramificar, con su parte terminal ensanchada (cámara), donde había sedimento suelto (Fig. 4.5.D y E). El molde muestra que esta cueva de *C. villosus* cortó a un túnel de *Ctenomys talarum* pre-existente, el que fue moldeado parcialmente (Fig. 4.5.C y E). La rampa registró una longitud recta = 0,86 m y una longitud curva = 0,91 mm, dando una tortuosidad de 1,06 y la complejidad igual a 3. Su diámetro uniforme, con  $D_h$  promedio igual a  $161,40 \pm 5,94$  mm ( $n = 5$ ; rango = 145 – 180 mm); en tanto que el  $D_v$  promedio fue de  $145,20 \pm 8,34$  mm ( $n = 5$ ; rango = 115 – 160 mm), dando el IDR (flecha). La escala en F y G es igual a 5 cm. promedio igual a  $0,91 \pm 0,07$  ( $n = 5$ ; rango = 0,64 – 1,03). La cámara terminal exhibió un  $D_h = 176$  mm y  $D_v = 140$  mm, con sección planoconvexa, y alcanzó una profundidad máxima de 0,42 m. El ángulo de inclinación con respecto a la horizontal era de  $42^\circ$  y el extremo final disminuye su inclinación a  $15^\circ$  (Fig. 4.5.D), la lectura de azimut indicó una orientación de la cueva N  $124^\circ$ . El piso era principalmente liso, sólo se registraron en el molde algunas trazas de garras aisladas próximas a la entrada (Fig. 4.5.G); en las paredes laterales y el techo se observaron trazas paralelas y curvadas, agrupadas de a tres o dos (Fig. 4.5.F). En los grupos de tres trazas el promedio de la anchura del set fue de  $34,38 \pm 2,97$  mm ( $n = 2$ ; rango = 31,41 – 37,34 mm), siendo la anchura promedio de las trazas de garras igual a  $4,82 \pm 0,20$  mm ( $n = 16$ ; rango = 4,03 – 6,48 mm), la separación promedio entre trazas de  $15,30 \pm 0,42$  mm ( $n = 9$ ; rango = 12,98 – 17,48 mm). El ángulo promedio que forman las trazas con el eje medio de la rampa fue de  $25,6 \pm 2,79^\circ$  ( $n = 5$ ; rango =  $17^\circ - 34^\circ$ ).



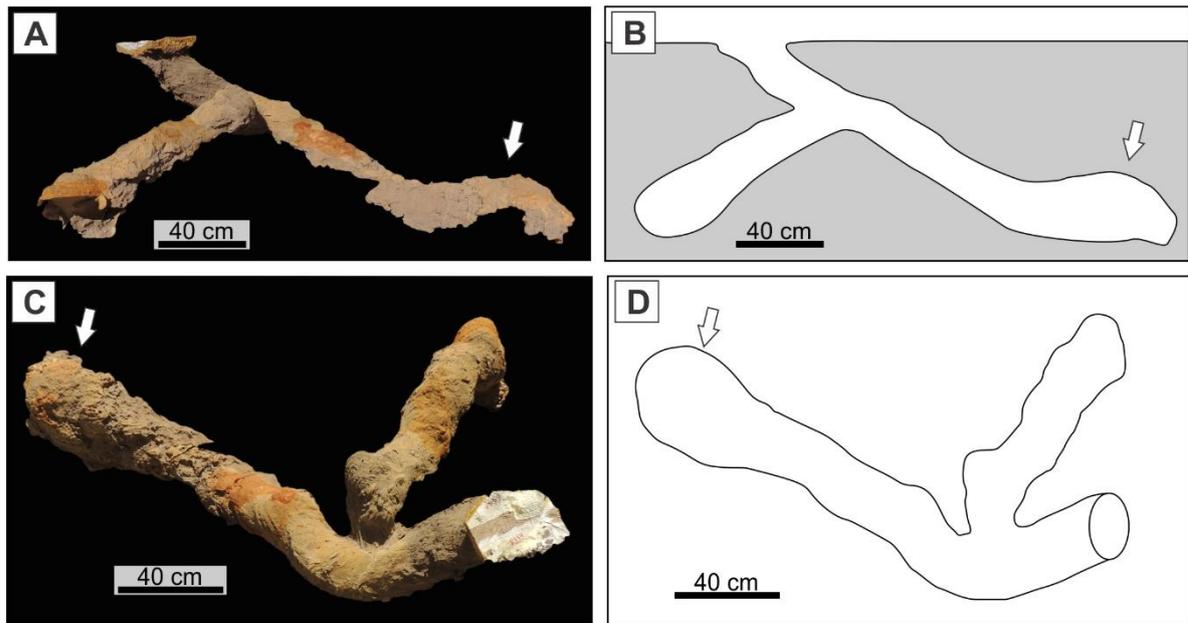
**Figura 4.5.** Molde de la cueva de *C. villosus* en el sitio V544. (A) Paisaje del espinal en el sitio de la localidad La Florida. (B) Detalle de la entrada y montículo antes de colocar la trampa. (C-D) Foto y esquema en vista lateral. Las líneas de puntos corresponden a túneles de *Ctenomys talarum occidentalis* moldeados junto a la cueva del dasipódido. La flecha indica la cámara terminal. (E) Vista en planta. (F) Ornamentación superficial en el techo. (G) Vista del piso mostrando una superficie mayormente lisa y una huella parcial

**Sitio V559** (Tabla 2.2, Fig. 4.6). En el área donde se identificó esta cueva había escasa vegetación herbácea, formada por *Stypa* sp., *Piptochaetium napostaense*,

*Poa ligularis* y *Nassella* sp. El sedimento portador era limo grueso arenoso con selección pobre y distribución bimodal (ver V544 en Tabla 3.1).

Esta cueva describía una arquitectura más compleja que las anteriormente descritas, pues la entrada conducía a una rampa que se ramificaba en dos túneles (bifurcación en Y), uno de ellos con terminación redondeada con leve ensanchamiento y de base plana (Fig. 4.6.A-D). El otro túnel presentaba la parte terminal ensanchada y de sección planoconvexa; con sedimento suelto, por lo que se moldeó sólo la parte superior. En esta cueva se capturaron dos individuos adultos, un macho con masa corporal de 3.690 g y una hembra que registró 3.764 g.

La entrada, de sección planoconvexa, con  $D_h = 150$  mm y  $D_v = 120$  mm, registró una lectura de azimuth N  $145^\circ$ , en tanto que la orientación general de la cueva fue N  $192^\circ$ . La rampa, con sección elíptica, tenía un primer tramo rectilíneo, con una inclinación de  $38^\circ$  con respecto a la horizontal; que luego se bifurcaba. Una rama conducía a un tramo curvado, de sección planoconvexa, que registró menor inclinación ( $19^\circ$ ) con terminación ciega y alcanzaba una profundidad igual a 0,70 m (Fig. 4.6.B). La otra rama de sección planoconvexa era levemente curvada, con desarrollo de un mamelón incipiente. Este tramo registró una inclinación de  $34^\circ$  y terminaba en una parte ensanchada (cámara), de base plana, con inclinación próxima a cero, con  $D_h = 267$  mm,  $D_v = 151$  mm y una longitud de 470 mm; que alcanzaba la profundidad máxima de 0,98 m desde la superficie (Fig. 4.6.B). La longitud recta del sistema fue de 1,62 m y la longitud curva de 3,36 m, dando una tortuosidad de 2,07 y la complejidad del sistema igual a 5. El  $D_h$  promedio registrado fue de  $196,88 \pm 6,53$  mm ( $n = 8$ ; rango= 164 – 220 mm); en tanto que el  $D_v$  promedió  $156,60 \pm 13,9$  mm ( $n = 8$ ; rango= 115 – 215 mm), dando el IDR promedio igual a  $0,80 \pm 0,09$  ( $n = 8$ ; rango= 0,52 – 1,09). El piso era liso, en tanto que, en las paredes laterales y el techo de túneles y cámara, se observaron trazas paralelas y curvadas, agrupadas de a tres. El promedio de la anchura del set fue de  $32,43 \pm 2,04$  mm ( $n = 8$ ; rango= 27,64 – 43,88 mm), anchura promedio de las trazas de garras igual a  $4,48 \pm 0,22$  mm ( $n = 24$ ; rango= 2,72 – 7,66 mm) y la separación promedio entre trazas fue de  $14,35 \pm 0,64$  mm ( $n = 16$ ; rango= 10,75 – 19,00 mm).



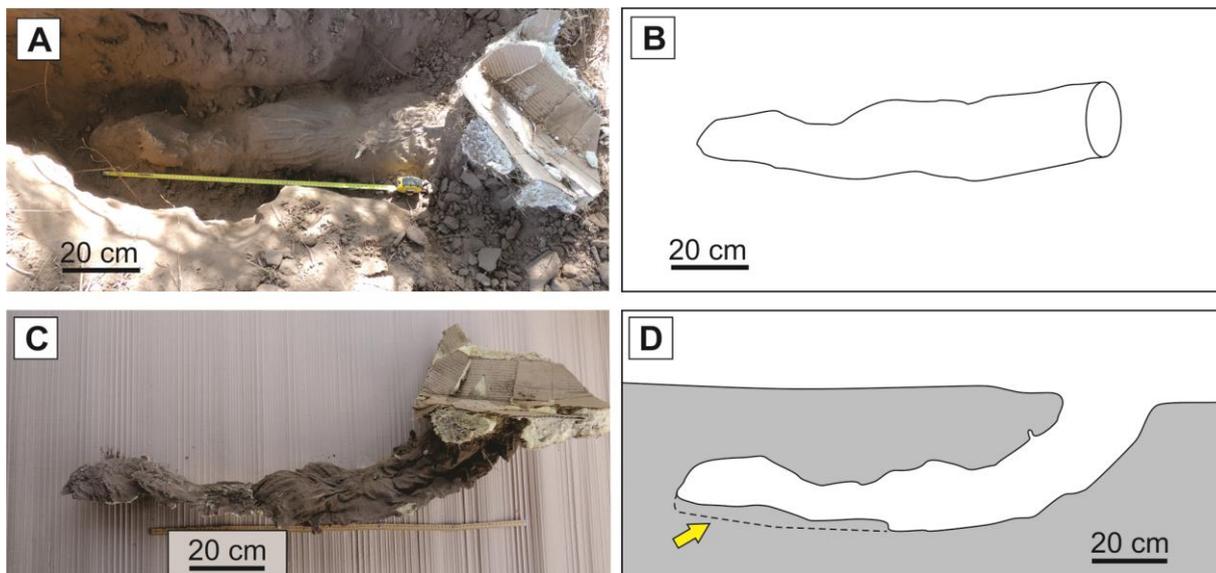
**Figura 4.6.** Molde de la cueva de *C. villosus* en el sitio V559. (A-B) Foto y esquema del molde en vista lateral. (C-D) Foto y esquema del molde en vista en planta. La flecha indica la cámara terminal.

**Localidad:** Establecimiento La Ersilia

**Sitio V575** (Tabla 2.2, Fig. 4.7). Esta cueva se encontraba debajo de un *P. caldenia* y la vegetación circundante estaba compuesta de herbáceas, tales como *Amelichloa brachychaeta*, *Salsola kali*, *Brachyclados lycioides*, *Carduus thoermeri* y *Cenchrus pauciflorus*. El sedimento portador era arena muy fina limosa con selección pobre y distribución unimodal (Tabla 3.1).

La entrada subcircular, con  $D_h = 165$  mm y  $D_v = 165$  mm conducía a la rampa, la cual presentaba una marcada reducción en su diámetro a partir de los 0,55 m de la entrada, con la parte terminal redondeada, pero sin ensanchamiento; donde había abundante sedimento suelto, que impidió el moldeado completo de esta parte (Fig. 4.7.A-D). En el techo de la rampa quedó moldeada una excavación de unos pocos milímetros de diámetro en la que se encontraron insectos (Curculionidae). La longitud total, siguiendo la irregularidad del techo, alcanzó 1,25 m; en tanto que la longitud recta fue de 1,10 m, dando una tortuosidad de 1,14, siendo la complejidad del sistema igual a 2 (Fig. 4.7.A-B). El  $D_h$  de la rampa promedió  $172,20 \pm 3,72$  mm ( $n = 5$ ; rango = 165 – 185 mm) y  $D_v$  promedio de  $137 \pm 13,10$  mm ( $n = 5$ ; rango = 100

– 165 mm), con sección transversal de morfología elíptica, dando un IDR igual a  $0,80 \pm 0,08$  ( $n= 5$ ; rango= 0,60 – 1).



**Figura 4.7.** Molde de la cueva de *C. villosus* en el sitio V575. (A-B) Foto (*in situ*) y esquema del molde en vista en planta. (C-D) Foto y esquema del molde en vista lateral. La línea punteada (flecha amarilla) en (D) indica sedimento suelto en el piso de la cueva.

La profundidad máxima registrada fue de 0,37 m. El ángulo de inclinación próximo a la entrada fue de  $14^\circ$  y luego desciende a  $8^\circ$ , siendo la orientación registrada N  $172^\circ$ . El piso era liso, en las paredes laterales y techo se observaron trazas de garras, bien definidas, paralelas y curvadas, agrupadas de a tres. La anchura promedio del set fue de  $41,76 \pm 2,62$  mm ( $n= 5$ ; rango= 34,77 – 49,10 mm), la anchura promedio de las trazas de garras de  $6,10 \pm 0,23$  mm ( $n= 15$ ; rango= 4,43 – 7,88 mm) y la separación promedio entre trazas de  $18,22 \pm 0,83$  mm ( $n= 10$ ; rango= 14,29 – 22,83 mm).

Provincia fitogeográfica: Pampeana

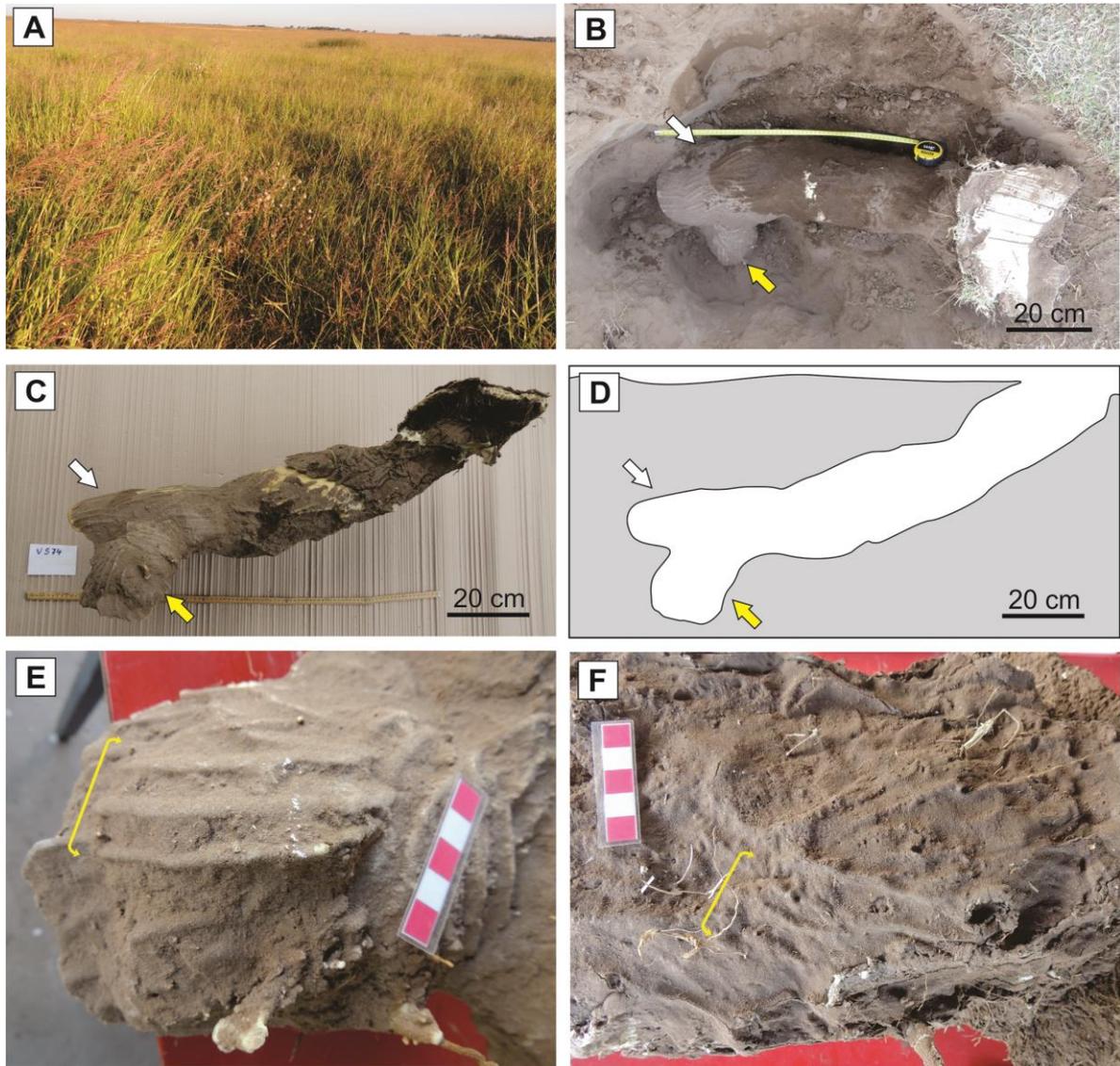
**Localidad:** Establecimiento La Ersilia

**Sitio V574** (Tabla 2.2, Fig. 4.8). El área correspondía a un pastizal natural con una vegetación compuesta principalmente por *Brachyclados lycioides*, *Amelichloa brachychaeta*, *Salsola kali*, *Sorghum halepense*, *Eragrostis curvula* y *Cenchrus*

*pauciflorus* (Fig. 4.8.A). El sedimento portador era arena muy fina limosa con selección pobre y distribución unimodal (Tabla 3.1).

La entrada subcircular, con  $D_h = 160$  mm y  $D_v = 170$  mm conducía a la rampa de sección transversal subcircular, levemente curvada y no ramificada, la cual presentaba un mamelón lateral de 140 mm diámetro horizontal, 70 mm de diámetro vertical y 150 mm de largo (Fig. 4.8.C-D). En las paredes laterales se moldearon tres túneles de invertebrados, de pocos milímetros de diámetro. En el extremo terminal redondeado y levemente ensanchado, había abundante sedimento suelto; alcanzando una profundidad máxima de 0,50 m. La rampa registró una longitud recta de 0,90 m y una longitud curva de 1,05 m, dando una tortuosidad igual a 1,16. Su diámetro uniforme, registró un  $D_h$  promedio de  $181,40 \pm 3,98$  mm ( $n = 5$ ; rango = 170 – 195 mm); en tanto que el  $D_v$  promedio fue de  $161,80 \pm 3,98$  mm ( $n = 5$ ; rango = 155 – 172 mm), siendo el IRD promedio igual a  $0,89 \pm 0,04$  ( $n = 5$ ; rango = 0,79 – 1). La cámara terminal, de sección planoconvexa, tenía un  $D_h$  de 220 mm y un  $D_v$  de 135 mm, siendo la complejidad del sistema igual a 3. El ángulo de inclinación con respecto a la horizontal era de  $33^\circ$  y en el extremo final disminuye a  $17^\circ$  (Fig. 4.8.D), la lectura de azimuth indicó una orientación N  $0^\circ$ . En el molde quedaron documentadas las trazas de garras (Fig. 4.8.F), que en el piso se disponían oblicuas al eje medio de la cueva (formando un ángulo de  $50^\circ$  con éste) y también quedó impresa una pisada del miembro posterior del productor.

En las paredes laterales y el techo se observaron trazas paralelas y curvadas, agrupadas de a tres (Fig. 4.8.E). La anchura promedio del set fue de  $31,49 \pm 1,30$  mm ( $n = 6$ ; rango = 26,07 – 34,26 mm), la anchura promedio de las trazas de garras de  $5,42 \pm 0,15$  mm ( $n = 18$ ; rango = 4,11 – 5,85 mm), y la separación promedio entre trazas de  $13,91 \pm 0,32$  mm ( $n = 12$ ; rango = 11,51 – 15,81 mm). En el techo la disposición de los sets formaba un patrón en *chevron*, siendo el ángulo promedio entre las trazas y el eje medio de la rampa igual a  $20,25 \pm 4,77^\circ$  ( $n = 4$ ; rango =  $10^\circ$  –  $33^\circ$ ).

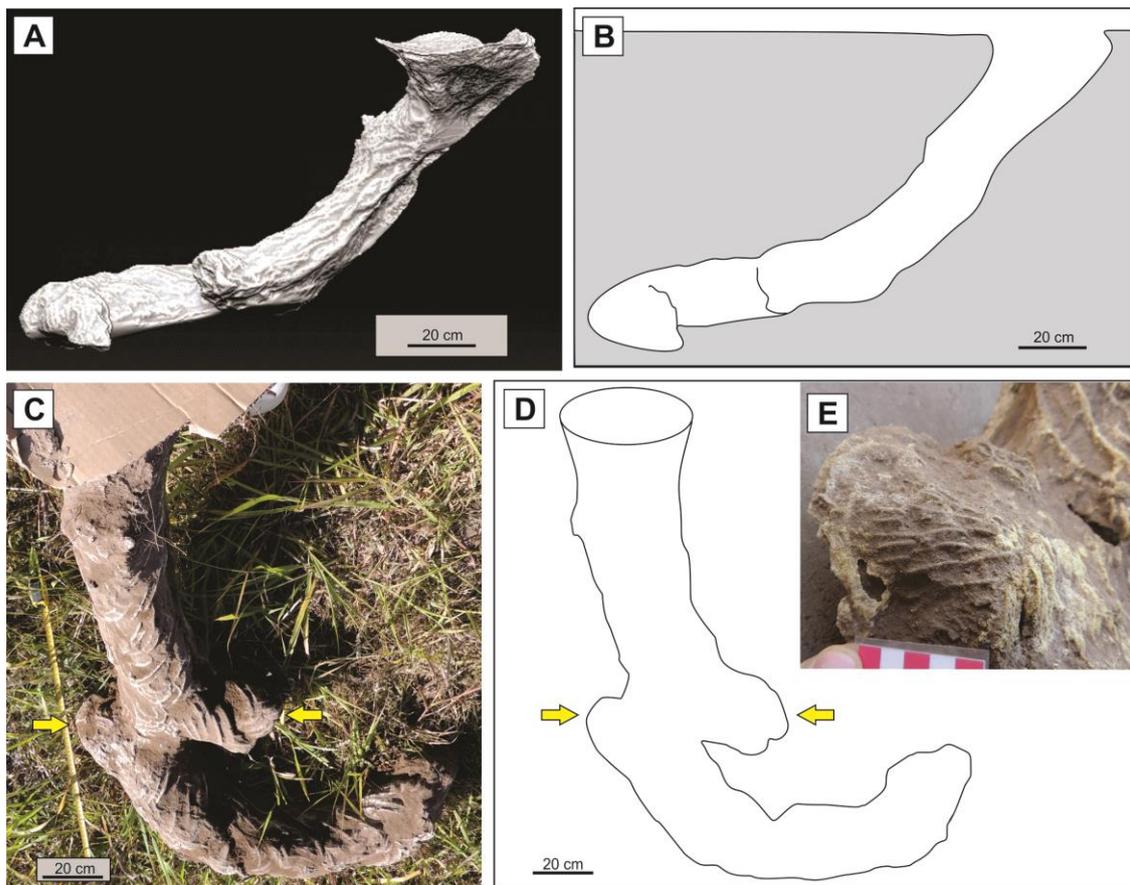


**Figura 4.8.** Molde de la cueva de *C. villosus* en el sitio V574. (A) Paisaje del pastizal. (B) Molde *in situ* en vista en planta. (C-D) Foto y esquema del molde en vista lateral. Las flechas blancas indican la cámara y las amarillas el mamelón. (E) Detalle de trazas de garras en techo. (F) Detalle de trazas de garras en piso. Los corchetes indican los sets de trazas.

**Localidad:** Establecimiento Don Carlos

**Sitio V576A** (Tabla 2.2, Fig. 4.9). La cueva fue encontrada al margen de un lote con cultivo forrajero, donde se encontraron herbáceas tales como *Eragrostis curvula*, *Kochia scoparia*, *Brachyclados lycioides*, *Salsola kali* y *Cenchrus pauciflorus*. El sedimento portador era arena muy fina con selección pobre y distribución bimodal (Tabla 3.1).

La entrada subcircular registró un Dh= 160 mm y un Dv= 150 mm. De acuerdo con lo observado en el molde, en los primeros 0,80 m la rampa era rectilínea, luego describía una curva pronunciada hacia la izquierda con la parte terminal redondeada y aguzada, de 0,75 m de longitud (Fig. 4.9.A-C); en la base de toda la cueva había abundante sedimento suelto. La rampa presentaba un diámetro uniforme, con Dh promedio de  $155 \pm 4,08$  mm (n= 6; rango= 140 – 165 mm); en tanto que el Dv promedio fue  $129,17 \pm 3$  mm (n= 6; rango= 120 – 140 mm), dando un IRD promedio de  $0,84 \pm 0,03$  (n= 5; rango= 0,75 – 0,96). La rampa tenía una longitud recta de 1 m y una longitud curva de 1,62 m, dando una tortuosidad igual a 1,6 y alcanzando una profundidad máxima desde la superficie de 0,67 m. En los laterales de la rampa se encontraron dos mamelones, uno de cada lado. El más próximo a la entrada, en el lateral izquierdo tenía un Dh= 145 mm, Dv= 115 mm y 145 mm de longitud; en tanto que el del lado opuesto presentaba un Dh= 170 mm, Dv= 85 mm y 125 mm de longitud (Fig. 4.9.C-D).

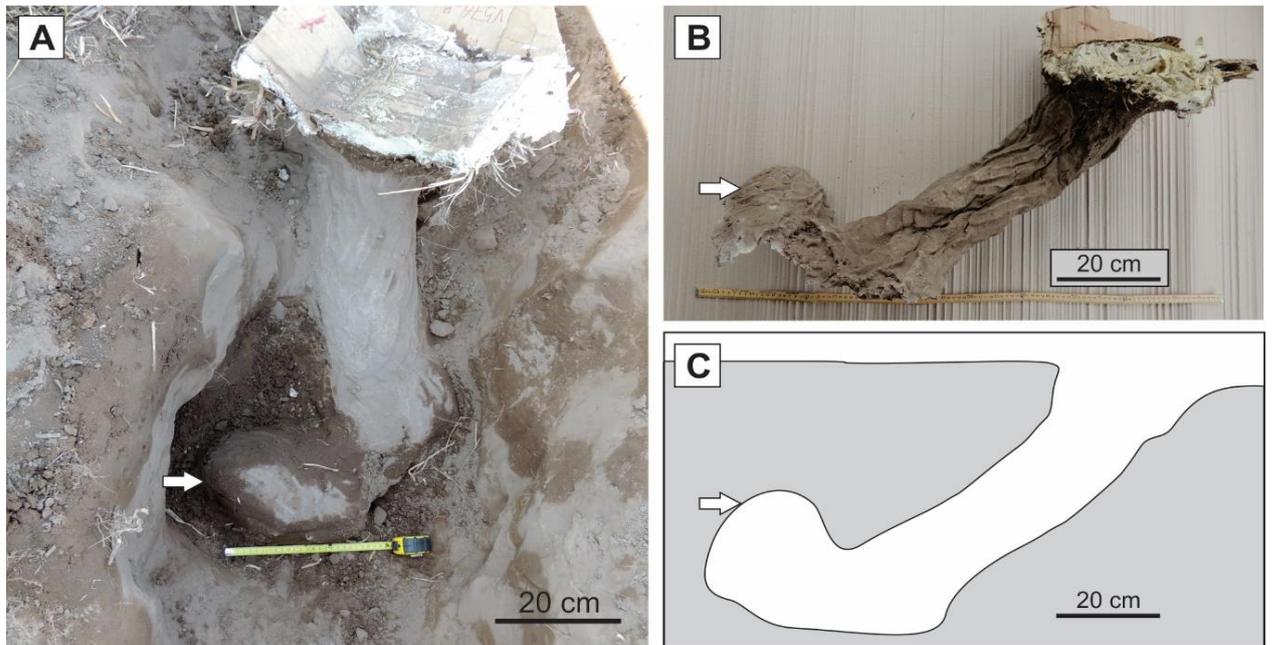


**Figura 4.9.** Molde de la cueva de *C. villosus* en el sitio V576A. (A-B) Foto y esquema del molde en vista lateral. (C-D) Foto y esquema del molde en vista en planta. Las flechas indican los mamelones. (E) Trazas de garras de menor tamaño en el mamelón de la izquierda. La escala en E es igual a 5 cm.

En las paredes laterales y techo de este mamelón se observaron trazas de garras cuyo tamaño era menor que el de las trazas medidas en el resto de la rampa (Fig. 4.9.E). Estas trazas de garras más pequeñas registraron un rango de anchura de set entre 9,62 y 11,50 mm; la anchura de las trazas de garras fue de 1,14 a 1,82 mm; y la separación entre trazas entre 3,36 y 5,22 mm. La complejidad del sistema fue 2. El ángulo de inclinación con respecto a la horizontal era de 43° cerca de la entrada y 13° en el tramo distal, la lectura de azimut indicó una orientación N 140°. El piso era liso; en tanto que en las paredes laterales y techo se observaron las trazas de garras curvadas y paralelas, agrupadas de a tres (Fig. 4.9.C). La anchura promedio del set fue de  $32,56 \pm 1,02$  mm ( $n= 5$ ; rango= 29,36 – 35,29 mm), la anchura promedio de trazas de  $5,18 \pm 0,18$  mm ( $n= 15$ ; rango= 4,59 – 6,06 mm) y la separación promedio entre trazas de 13,93 mm ( $n= 10$ ; rango= 12,06 – 16,33 mm). El ángulo promedio que formaban las trazas del techo con el eje medio de la rampa fue de  $45,33 \pm 4,41^\circ$  ( $n= 3$ ; rango= 37° – 52°).

**Sitio V576B** (Tabla 2.2, Fig. 4.10). Esta cueva estaba ubicada a unos 20 m del sitio anterior, donde la vegetación herbácea tenía composición semejante y el sedimento era similar.

La entrada presentaba sección transversal elíptica y registró un Dh= 148 mm y un Dv= 155 mm. La rampa era rectilínea en los primeros 0,70 m, luego describía una curva pronunciada hacia la derecha con la parte terminal ensanchada (Fig. 4.10.A); en la base de toda la cueva había abundante sedimento suelto, dando una sección planoconvexa. La rampa registró un Dh promedio de  $139,94 \pm 2,98$  mm ( $n= 5$ ; rango= 132 – 148 mm); en tanto que el Dv promedio fue  $131,40 \pm 0,74$  mm ( $n= 5$ ; rango= 102 – 153 mm), siendo el IRD promedio igual a  $0,95 \pm 0,09$  ( $n= 5$ ; rango= 0,69 – 1,10). La cámara terminal, de sección planoconvexa, tenía un Dh= 185 mm y un Dv aproximado (molde incompleto) de 90 mm (Fig. 4.10.B-C). La longitud recta registró 0,65 m y la longitud curva era 0,91 m, dando una tortuosidad de 1,4. La profundidad máxima alcanzada desde la superficie fue de 0,57 m y la complejidad del sistema= 3. El ángulo de inclinación con respecto a la horizontal fue de 49° y en el extremo final disminuye a 10° (Fig. 4.10.C), la lectura de azimut indicó una orientación N 296°.



**Figura 4.10.** Molde de la cueva de *C. villosus* en el sitio V576B. (A) Vista en planta *in situ*. (B-C) Foto y esquema del molde en vista lateral. Las flechas indican la cámara terminal.

El piso era liso, en las paredes laterales y techo se registraron crestas curvadas y paralelas, agrupadas de a tres. La anchura promedio del set fue de  $28,70 \pm 0,45$  mm ( $n= 5$ ; rango= 27,72 – 29,84 mm), la anchura promedio de las trazas de garras de  $4,78 \pm 0,16$  mm ( $n= 15$ ; rango= 3,22 – 5,68 mm) y la separación promedio entre trazas de  $12,54 \pm 0,56$  mm ( $n= 10$ ; rango= 9,70 – 15,22 mm).

### **Cuevas de *Chaetophractus vellerosus***

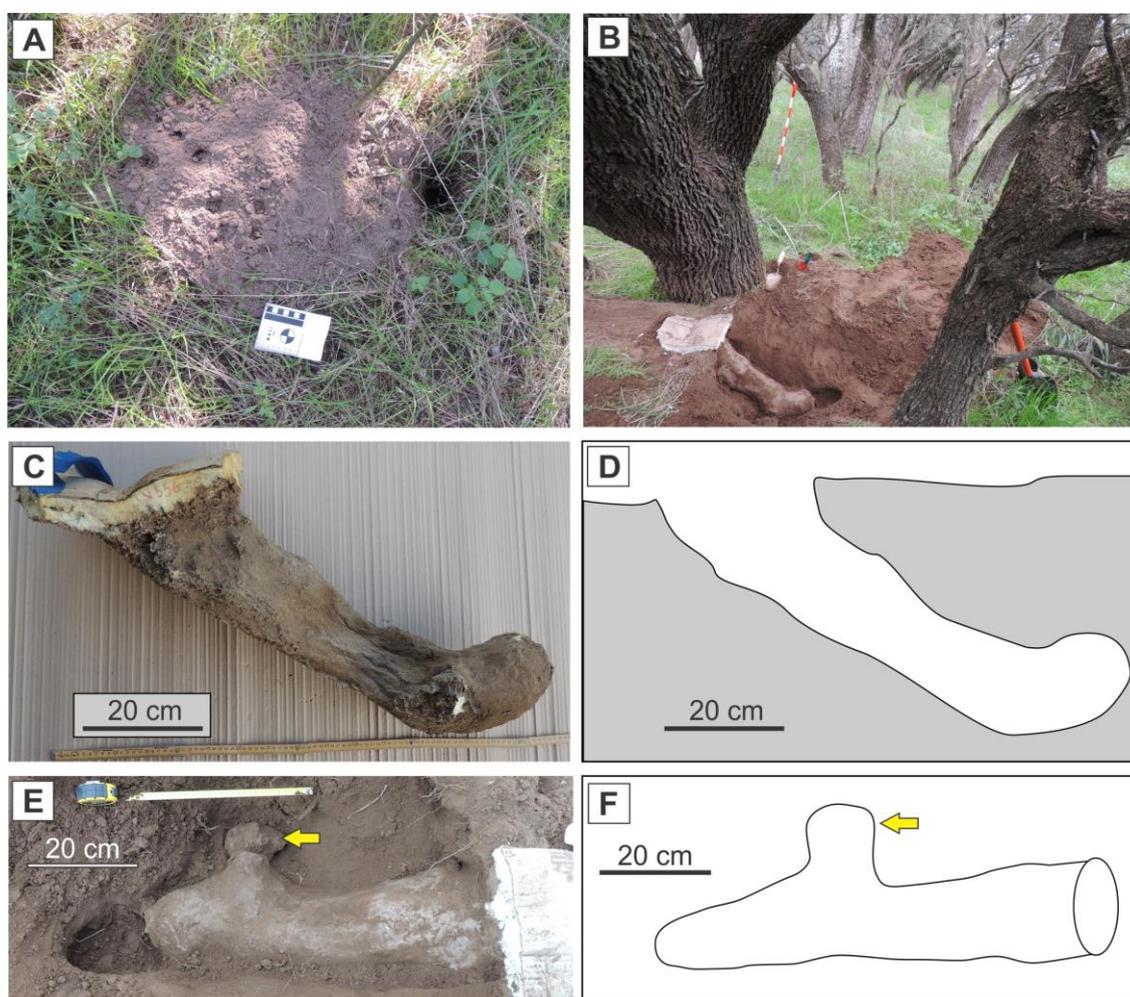
Provincia fitogeográfica: Espinal

**Localidad:** Campus UNLPam

**Sitio V556** (Tabla 2.2, Fig. 4.11). En un área con bosque de *P. caldenia*, con algunos *Schinus fasciculatus*, se identificó esta cueva, muy próxima a un árbol de caldén y rodeada por *Bromus brevis*, *Chenopodium album*, *Amelichloa brachychaeta*, *Dichondra sericea*, *Salpichroa organifolia* y *Bidens pilosa* (Fig. 4.11.A-B). La cueva estaba obliterada con sedimento, signo diagnóstico de que el productor estaba en el interior. El montículo asociado tenía huellas (Fig. 4.11.A), lo que también sugiere que la cueva estaba activa. Su ocupante fue capturado con

una trampa dejada de un día para el siguiente, se trataba de un macho adulto, cuya masa corporal fue de 1.287 g. El sedimento portador era arena muy fina limosa con selección pobre y distribución bimodal (Tabla 3.1).

La entrada presentaba sección transversal planoconvexa, con abundante sedimento en la base, con  $D_h = 150$  mm y  $D_v = 130$  mm; luego la rampa era levemente curvada, con su extremo final redondeado y donde había abundante sedimento removido, ocupando los 160 mm finales que imposibilitaron que el molde quedara completo (Fig. 4.11.E-F). En la pared lateral derecha de la rampa se observó un mamelón que tenía un  $D_h = 117$  mm y una longitud aproximada de 130 mm, con sedimento removido en su base (Fig. 4.11.E-F).



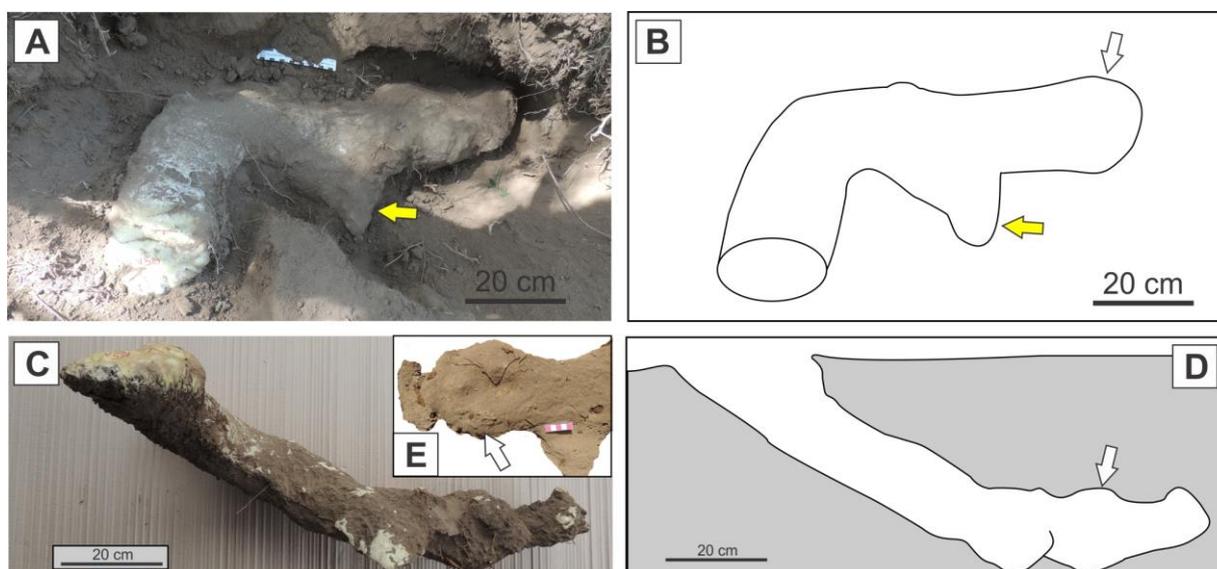
**Figura 4.11.** Molde de la cueva de *C. vellerosus* en el sitio V556. (A) Entrada de la cueva obliterada con sedimento y montículo con huellas. Las divisiones de la escala son de 1 cm. (B) Molde *in situ* parcialmente excavado. (C-D) Foto y esquema del molde en vista lateral. (E-F) Foto y esquema del molde en vista en planta. El hueco en la parte distal del molde en E es sedimento suelto que pertenecía al relleno de la cueva. La flecha amarilla señala el mamelón.

La rampa registró una longitud recta de 0,71 m y una longitud curva de 0,73 m, siendo la tortuosidad de 1,03 y la complejidad igual a 2. La rampa presentaba diámetro uniforme, con Dh promedio de  $123,20 \pm 3,76$  mm (n= 5; rango= 113 – 132 mm); en tanto el Dv promedio fue de  $127 \pm 4,48$  mm (n= 5; rango= 113 – 137 mm), dando un IDR promedio igual a  $1,03 \pm 0,02$  (n= 5; rango= 0,96 – 1,09). La profundidad alcanzada desde la superficie fue de 0,40 m, la inclinación de la primera parte de la rampa fue de  $51^\circ$  y el extremo final, menos inclinado, registró  $6^\circ$  (Fig. 4.11.C-D). La lectura de azimut indicó una orientación N  $290^\circ$ . En el molde no quedaron registradas trazas de garras.

**Sitio V589** (Tabla 2.2, Fig. 4.12). Esta cueva, próxima a un *P. caldenia*, estaba ubicada distante unos 20 m hacia el sur con respecto a la anterior. La vegetación circundante estaba compuesta principalmente por *Bromus brevis*, *Amelichloa brachychaeta*, *Chenopodium album* y *Hordeum murinum*. Se capturó en este sitio un individuo hembra adulto, que registró una masa corporal de 908 g. El sedimento portador era arena muy fina limosa con selección pobre y distribución bimodal (ver V556 Tabla 3.1).

La entrada era de sección elíptica, con Dh= 135 mm y Dv= 120 mm, conducía a la rampa, que presentaba una curvatura hacia la derecha y con un extremo final ensanchado y aplanado (Fig. 4.12.A-D). En la pared lateral derecha se observó un mamelón de Dh= 140 mm, Dv= 75 mm y una longitud de 125 mm (Fig. 4.12.A-B). La rampa de diámetro uniforme, registró un Dh promedio de  $146,40 \pm 2,69$  mm (n= 5; rango= 138 – 154 mm); en tanto el Dv promedio fue de  $106,20 \pm 2,99$  mm (n= 5; rango= 95 – 111 mm), siendo el IDR promedio igual a  $0,72 \pm 0,01$  (n= 5; rango= 0,69 – 0,76). La cámara terminal, de sección planoconvexa, tenía un Dh= 155 mm y un Dv= 110 mm (Fig. 4.12.E). La longitud recta de la rampa fue de 0,84 m y la longitud curva de 1 m, dando una tortuosidad de 1,20 y la complejidad del sistema fue de 3. La profundidad máxima desde la superficie fue de 0,45 m, la inclinación de la primera parte de la rampa fue de  $35^\circ$ , luego  $21^\circ$  y el extremo final era subhorizontal (Fig. 4.12.C-D). La lectura de azimut de la cueva indicó una orientación N  $94^\circ$ . El piso era liso, con algo de sedimento suelto, algunos restos de insectos y de vegetales; en las paredes laterales y techo se preservaron pocas

trazas de garras bien definidas, se midió un set de dos trazas de garras, con una anchura de 16,59 mm, anchura promedio de trazas de  $3,75 \pm$  mm ( $n= 2$ ; rango= 4 - 3,5 mm) y la separación entre trazas de 12,91 mm.

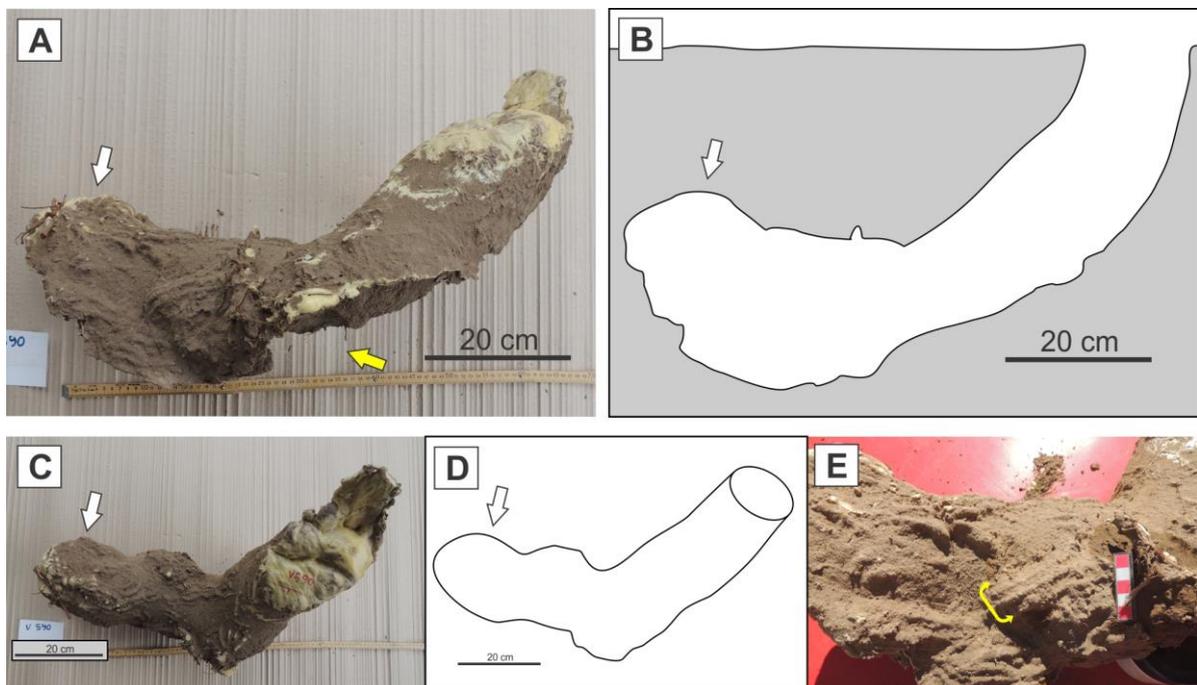


**Figura 4.12.** Molde de la cueva de *C. vellerosus* en el sitio V589. (A-B) Foto y esquema en vista en planta. (C-D) Foto y esquema en vista lateral. (E) Detalle del piso. Las flechas blancas indican la cámara y las amarillas el mamelón.

**Sitio V590** (Tabla 2.2, Fig. 4.13). Próximo al sitio anterior se registró esta cueva rodeada de vegetación, con especies tales como *Chenopodium album*, *Solanum chenopodioides*, *Bromus brevis*, *Dichondra sericea*, *Bidens pilosa* y *Pasiflora coerulea*. El sedimento portador era arena muy fina limosa con selección pobre y distribución bimodal (ver V556, Tabla 3.1).

La entrada era de sección elíptica aplanada, con  $D_h= 130$  mm y  $D_v= 120$  mm, conducía a la rampa, la cual presentaba una curvatura hacia la derecha y con un extremo final ensanchado y aplanado; donde había sedimento removido (Fig. 4.13.A-B). La rampa, que en su lateral izquierdo tenía un mamelón incipiente, presentaba un diámetro uniforme, con un  $D_h$  promedio de  $138,20 \pm 8$  mm ( $n= 5$ ; rango= 130 – 170 mm); en tanto el  $D_v$  promedio fue de  $110,60 \pm 5,03$  mm ( $n= 5$ ; rango= 95 – 122 mm), siendo el IDR promedio de  $0,82 \pm 0,07$  ( $n= 5$ ; rango= 0,56 – 0,94). La cámara terminal, de sección planoconvexa, registró un  $D_h$  máximo de 180 mm y un  $D_v$  máximo de 125 mm (Fig. 4.13.C-D). La longitud recta de la rampa registró 0,67 m y la longitud curva fue 0,79 m, dando una tortuosidad de 1,14; en

tanto que la complejidad fue de 3. La profundidad alcanzada desde la superficie era de 0,30 m, la inclinación de la primera parte de la rampa fue de 32° y el extremo final reducía su inclinación descendiendo a 9° (Fig. 4.13.B). La lectura de azimut indicó una orientación N 212°. El piso aplanado y liso, con algo de sedimento suelto, no preservó trazas. En las paredes laterales y techo se observaron trazas de garras agrupadas de a tres crestas paralelas y curvadas (Fig. 4.13.E), siendo la anchura promedio del set de 25,59 ± 1,37 mm (n= 4; rango= 23,10 – 29,30 mm), la anchura promedio de trazas de garras fue de 4,46 ± 0,18 mm (n= 12; rango= 3,22 – 5,40 mm) y la separación promedio entre trazas de 11,08 ± 0,42 mm (n= 8; rango= 8,90 – 12,20 mm).



**Figura 4.13.** Molde de la cueva de *C. vellerosus* en el sitio V590. (A-B) Foto y esquema en vista lateral. La flecha amarilla señala el sector con sedimento suelto que no se moldeó y la blanca marca la cámara. (C-D) Foto y esquema en vista en planta. (E) Detalle del set de trazas de garras (corchete).

### **Cuevas de *Zaedyus pichiy***

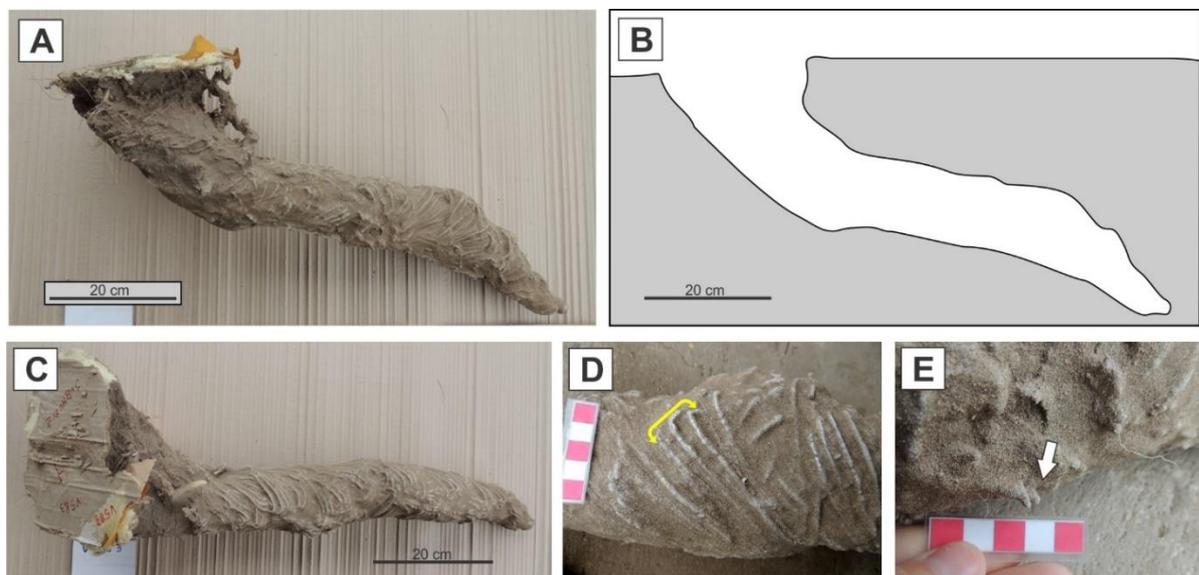
Provincia fitogeográfica: Monte

**Localidad:** Puesto La Porfía

**Sitio V583** (Tabla 2.2, Fig. 4.14). Esta cueva se registró en la parte alta de una duna parabólica y próxima a vegetación arbustiva, conformada principalmente por

*Salsola kali*, *Allenrolfea vaginata*, *Distichlis scoparia*, *Baccharis ulicina* y *Heterostachis ritteriana*. El sedimento portador era arena fina limosa con selección moderada y distribución unimodal (Tabla 3.1).

La entrada se ubicaba en un área con poca vegetación, donde se observó abundante arena removida a su alrededor, indicando que la cueva estaba activa. La misma presentaba sección elíptica; registró un  $D_h = 120$  mm y  $D_v = 140$  mm, y conducía a una rampa casi rectilínea con la parte final aguzada (Fig. 4.14.A-C). El techo de la rampa, era irregular y presentaba como domos donde se registraron los  $D_v$  máximos. Próximo a la entrada se moldeó una excavación de insecto que se originaba del techo de la cueva, su productor quedó atrapado, se trataba de una hembra de *Caupolicana* sp. [Familia Colletidae, Apoidea: Hymenoptera (Juan Martínez, com. pers.)], también se moldeó otra excavación de invertebrado en la base. La rampa, de sección subcircular, registró un  $D_h$  promedio de  $91,20 \pm 4,35$  mm ( $n = 5$ ; rango = 80 – 105 mm); en tanto el  $D_v$  promedio fue de  $97 \pm 5,37$  mm ( $n = 5$ ; rango = 80 – 110 mm), siendo el IDR promedio igual a  $1,07 \pm 0,08$  ( $n = 5$ ; rango = 0,86 – 1,38). La longitud recta de la rampa alcanzó 0,72 m y la longitud curva a 0,77 m, dando una tortuosidad de 1,07, siendo la complejidad igual a 2.

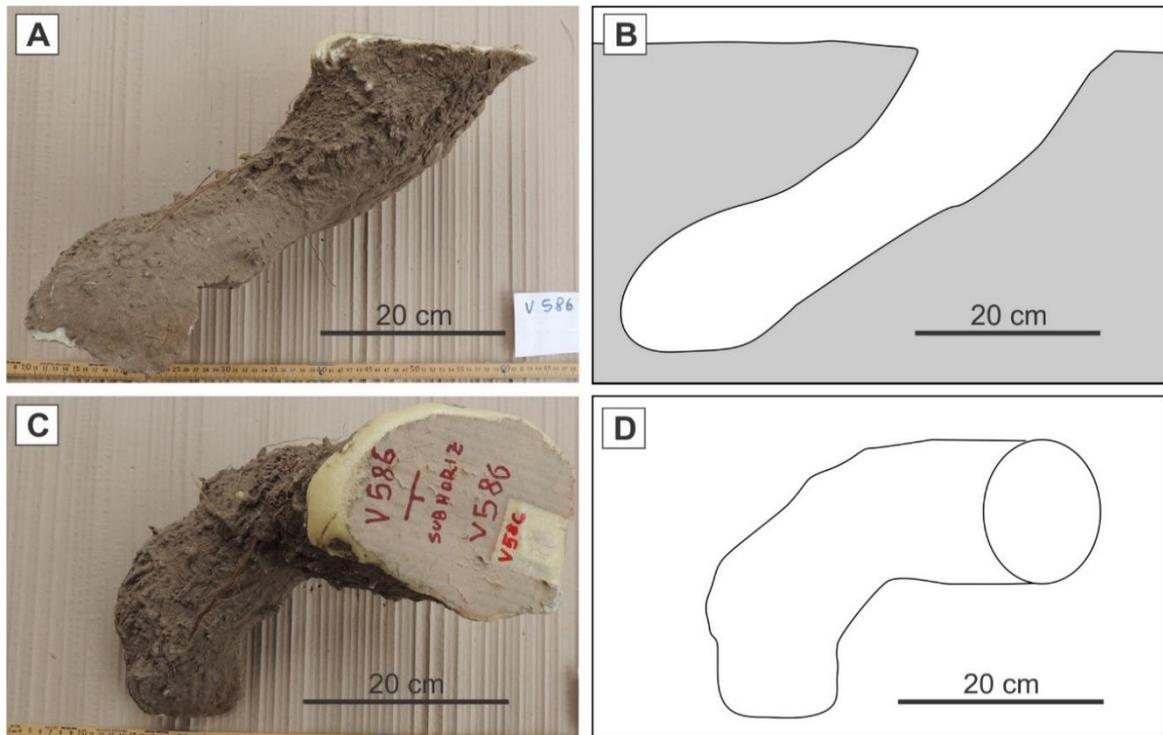


**Figura 4.14.** Molde de la cueva de *Z. pichiy* en el sitio V583. (A-B) Foto y esquema en vista lateral. (C) Vista en planta. (D) Detalle de ornamentación superficial en el techo y paredes laterales. El corchete señala un set de trazas de garras. (E) Detalle del piso con trazas de garras y parte del autopodio del productor (flecha).

La profundidad alcanzada desde la superficie fue de 0,50 m, la inclinación de la primera parte de la rampa fue de 33° y el extremo final con mayor inclinación alcanzó 55° (Fig. 4.14.B). La lectura de azimut indicó una orientación N 270°. En el piso quedaron registradas pisadas y moldes de garras (Fig. 4.14.E), y algunos restos de vegetales. En las paredes laterales y techo se observaron trazas de garras muy curvadas y agrupadas de a tres (Fig. 4.14.C-D), registrando una anchura promedio del set de  $18,15 \pm 0,56$  mm (n= 7; rango= 16,26 – 20,48 mm), anchura promedio de la trazas de garras de  $2,96 \pm 0,09$  mm (n= 21; rango= 2,21 – 3,70 mm) y la separación promedio entre trazas fue de  $7,06 \pm 0,32$  mm (n= 14; rango= 5,32 – 9,00 mm).

**Sitio V586** (Tabla 2.2, Fig. 4.15). En una *nabkha* ubicada dentro de un manto de arena, donde la vegetación predominante estaba formada por *Chuquiraga erinacea*, *Atriplex undulata*, *Cyclolepis genistoides*, *Lycium gillisianum* y *Baccharis ulicina* se ubicó la entrada de sección subcircular. El sedimento portador era arena muy fina limosa con selección pobre y distribución bimodal (ver V579 Tabla 3.1).

La entrada tenía un Dh= 115 mm y Dv= 120 mm, la cual conducía a una rampa levemente curvada hacia la izquierda, con su extremo terminal redondeado y con base plana, con sedimento suelto (Fig. 4.15.A-D). La rampa, de sección subcircular a planoconvexa hacia el final, registró un Dh promedio de  $117,31 \pm 1,43$  mm (n= 7; rango= 113 – 123,77 mm); en tanto el Dv promedio fue de  $118,90 \pm 1,82$  mm (n= 5; rango= 113 – 123 mm), siendo el IDR promedio de  $1,02 \pm 0,02$  (n= 5; rango= 0,97 – 1,06). La longitud recta de la rampa alcanzó 0,35 m y la longitud curva= 0,48 m, dando una tortuosidad de 1,37 y la complejidad igual a 2. La profundidad alcanzada desde la superficie fue de 0,32 m, la inclinación de la primera parte de la rampa fue de 62° y el extremo final con menor inclinación registró 22° (Fig. 4.15.A-B). La lectura de azimut indicó una orientación N 333°. En el techo y paredes había algunas excavaciones de insectos y trazas de garras, agrupadas en su mayoría de a tres por set (Fig. 4.15.C). La anchura promedio del set registró  $24,90 \pm 1,53$  mm (n= 4; rango= 22,29 – 28,55 mm), anchura promedio de trazas de garras igual a  $4,23 \text{ mm} \pm 0,19$  (n= 14; rango= 3,26 – 5,53 mm), y la separación promedio entre trazas fue de  $10,81 \pm 0,59$  mm (n= 9; rango= 8,01 – 13,37 mm).



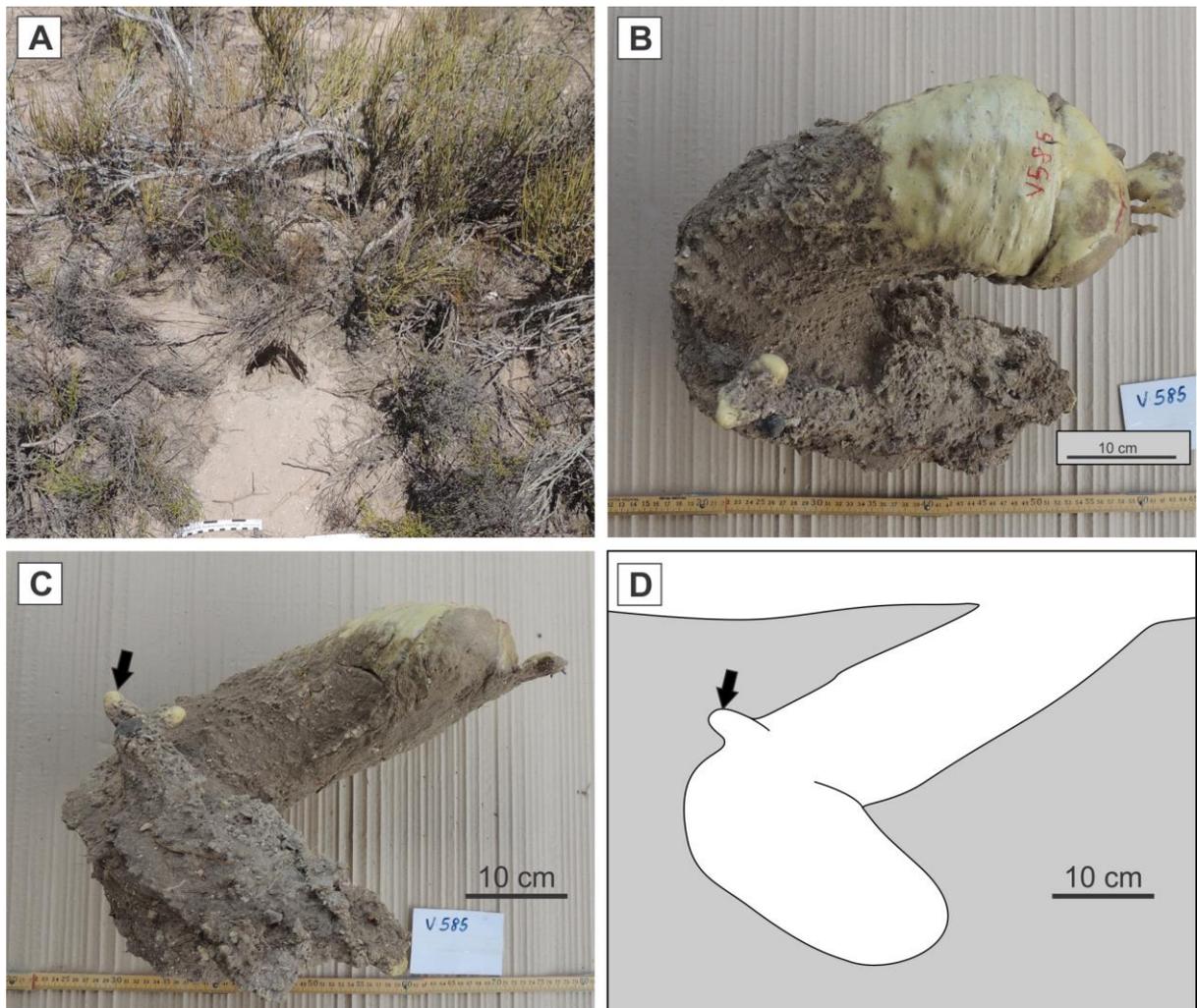
**Figura 4.15.** Molde de la cueva de *Z. pichiy* en el sitio V586. (A-B) Foto y esquema en vista lateral. (C-D) Foto y esquema en vista en planta.

**Localidad:** Ruta Provincial N° 23

**Sitio V585** (Tabla 2.2, Fig. 4.16). En un manto de arena donde había una *nabkha* estabilizada con vegetación formada por *Larrea divaricata*, *Lycium gillisianum*, *Bulnesia retama* y *Baccharis ulicina*; se identificó una entrada de sección planoconvexa asociada a la base de estos arbustos, con abundante sedimento removido en la base (Fig. 4.16.A). El sedimento portador era arena fina limosa con selección pobre y distribución unimodal (Tabla 3.1).

La entrada registró un  $D_h = 130$  mm y  $D_v = 110$  mm, la cual conducía a una rampa marcadamente curvada hacia la izquierda, con su extremo terminal redondeado y con base plana (Fig. 4.16.B), con abundante sedimento suelto. La rampa, de sección subcircular, registró un  $D_h$  promedio de  $117,34 \pm 3,05$  mm ( $n = 5$ ; rango = 108,40 – 127 mm); en tanto el  $D_v$  promedio fue de  $118,12 \pm 1,72$  mm ( $n = 5$ ; rango = 114 – 124 mm), siendo el IDR promedio de  $1,01 \pm 0,04$  ( $n = 5$ ; rango = 0,90 – 1,10). La longitud recta de la rampa alcanzó 0,28 m y la longitud curva llegó a 0,65 m, dando una tortuosidad de 2,32; siendo la complejidad igual a 2. La profundidad alcanzada desde la superficie fue de 0,47 m, la inclinación de la primera parte de la

rampa fue de 38° y el extremo final menos inclinado registró 15° (Fig. 4.16.C-D). La lectura de azimut indicó una orientación N 190°. En el techo quedaron registros de algunas excavaciones de insectos, no hay trazas de garras bien definidas, sólo pudo medirse un set formado por dos crestas. La anchura de este set fue de 11,75 mm, la anchura de las trazas de garras de  $3,15 \pm 0,06$  mm ( $n= 2$ ; rango= 3,21 – 3,03 mm) y la separación entre trazas igual a 8,22 mm.



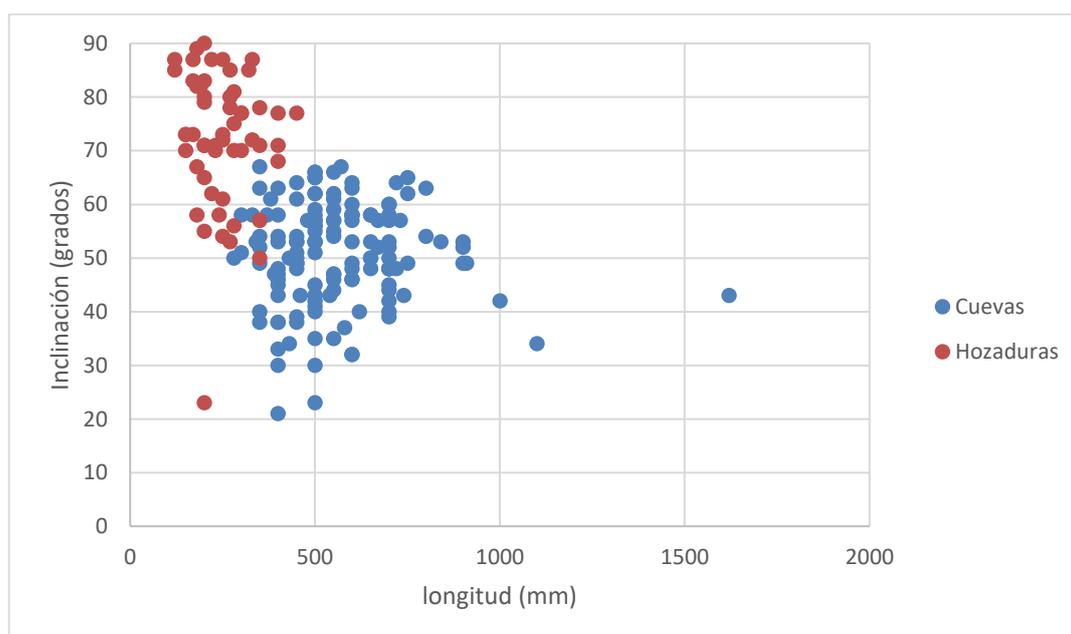
**Figura 4.16.** Molde de la cueva de *Z. pichiy* en el sitio V585. (A) Aspecto de la entrada antes de realizar el molde. Las divisiones de la escala son de 1 cm. (B) Vista en planta del molde, notar la marcada curvatura. (C-D) Foto y esquema del molde en vista lateral. La flecha indica una excavación de invertebrado.

### Cuevas y hozaduras de dasipódidos: morfometría y orientación

El tamaño, inclinación y orientación de cuevas y hozaduras de dasipódidos fueron medidos en la mayor parte de las localidades de estudio, las que se suman a las cuevas documentadas en detalle. Para *C. villosus* se observaron en los

establecimientos La Ersilia y Don Carlos dentro de la provincia pampeana; los establecimientos La Florida, La Ersilia y el Campus UNLPam de la provincia del espinal; y el Puesto La Porfía de la provincia del monte. Por su parte, se registró *C. vellerosus* en el Campus de la UNLPam de la provincia del espinal y *Z. pichiy* en el Puesto La Porfía de la provincia del monte. También se documentaron cuevas y hozaduras de *C. villosus* en plantaciones de eucaliptus y tamariscos en el Establecimiento La Ersilia. En total se registraron 198 observaciones (Apéndice 2).

Las cuevas y hozaduras de dasipódidos se pueden distinguir por rasgos como la inclinación y longitud. Las cuevas son más largas y menos inclinadas que las hozaduras (Figs. 4.17 y 4.18.B). La longitud promedio de las cuevas registradas fue de  $561,25 \pm 14,45$  mm ( $n= 144$ ; rango= 260 – 1.620 mm) y su inclinación de  $50,76 \pm 0,78^\circ$  ( $n= 144$ ; rango= 21 –  $67^\circ$ ). Por su parte, las hozaduras alcanzaron una longitud promedio de  $248,70 \pm 10,39$  mm ( $n= 54$ ; rango= 120 – 450 mm) y una inclinación promedio de  $72,52 \pm 1,69^\circ$  ( $n= 54$ ; rango= 23 –  $90^\circ$ ) (Apéndice 2). En cuanto a la relación  $Dv/Dh$  (IDR), las hozaduras tienden a exhibir una relación promedio mayor ( $1,07 \pm 0,09$ ) que las cuevas ( $0,97 \pm 0,01$ ), aunque existe una considerable superposición. Respecto a la relación entre longitud y  $Dh$ , las hozaduras muestran un valor promedio de  $1,86 \pm 0,07$  y las cuevas promedian  $3,59 \pm 0,08$ .



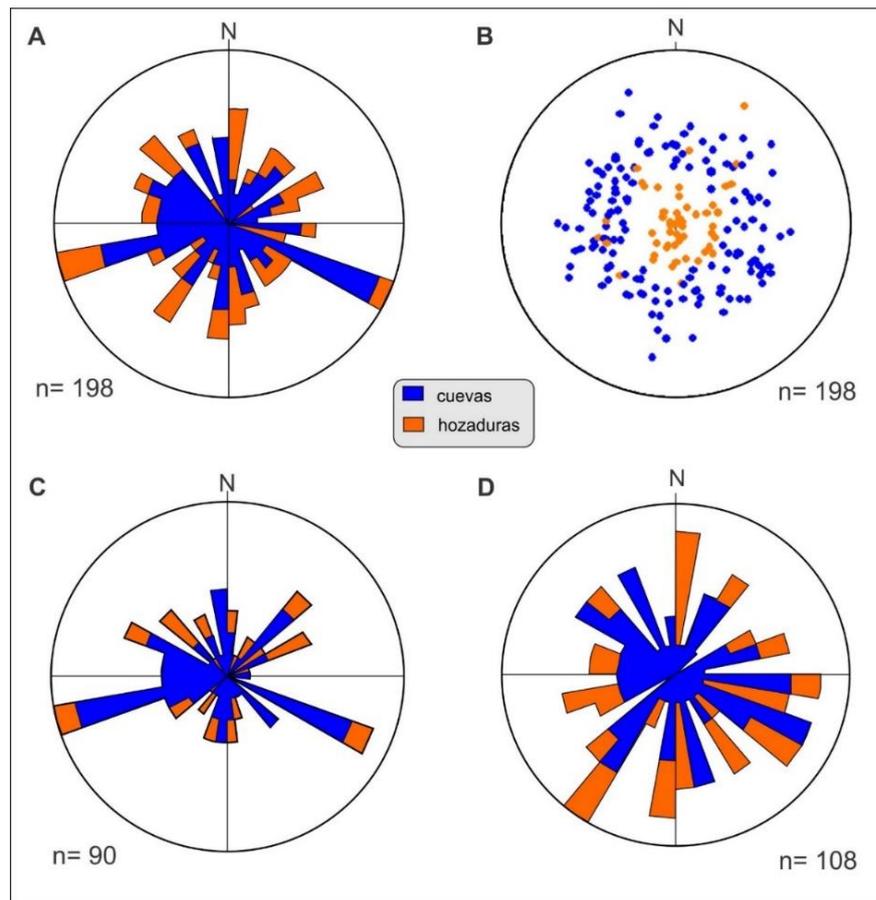
**Figura 4.17.** Relación entre la longitud y la inclinación de la rampa inicial de cuevas y hozaduras de dasipódidos.

El tamaño de las entradas de las cuevas u hozaduras es el primer indicio de campo acerca de su posible productor. Estas medidas, sin embargo, en comparación con el diámetro de las excavaciones asociadas, pueden estar parcialmente modificadas por los procesos físicos (por ejemplo, viento, lluvia) o biológicos (reocupación). El diámetro horizontal de las entradas generalmente es menos afectado por estos cambios, en tanto que el diámetro vertical puede verse reducido por presencia de sedimento en la base.

Cuevas y hozaduras de *C. villosus* fueron registradas en localidades de las tres provincias fitogeográficas. El diámetro horizontal (Dh) promedio para cuevas de dicha especie alcanza a  $166,15 \pm 1,27$  mm (n= 107; rango= 130 – 210 mm), en tanto que las hozaduras promedian  $146,03 \pm 2,79$  mm (n= 29; rango= 120 – 180 mm). Similares relaciones se observan en grupos de observaciones de cuevas y hozaduras asociadas pertenecientes a una misma localidad. El diámetro horizontal de las cuevas de *C. villosus* promedió  $158,54 \pm 3,10$  mm (n= 24; rango= 130-180 mm) en las localidades orientales (La Florida y La Porfía), en tanto que en las localidades occidentales este valor ascendió a  $168,35 \pm 1,27$  mm (n= 83; rango= 145 – 210 mm).

Las entradas de cuevas y hozaduras de *C. vellerosus* y *Z. pichiy* son muy semejantes en tamaño. El diámetro horizontal promedio para las cuevas de *C. vellerosus* fue de  $128,16 \pm 2,3$  mm (n= 19; rango= 110 – 145 mm), en tanto que para aquellas de *Z. pichiy* promedió  $127,89 \pm 2,79$  mm (n= 19; rango= 105 – 160 mm).

En cuanto a la orientación, analizando la totalidad de las observaciones disponibles no parece haber una orientación preferencial de cuevas u hozaduras, excepto por dos modos ubicados en el cuadrante suroeste y sureste (Fig. 4.18.A). Cuando se grafican por separado la información de localidades sin y con vegetación arbórea (Figs. 4.18.C y D, respectivamente), se advierte que, en las localidades sin árboles, especialmente las cuevas muestran una disposición preferencial en los cuadrantes noroeste y suroeste; también se nota un modo marcado en el sursureste (aproximadamente entre N 100° y N 130°) que se vincula con cuevas de *C. villosus* en las provincias pampeana y del espinal.



**Figura 4.18.** Orientación e inclinación de cuevas y hozaduras de dasipódidos. (A) Diagrama en rosa mostrando la orientación de cuevas y hozaduras. (B) Proyección estereográfica mostrando la orientación e inclinación de cuevas y hozaduras. Notar la mayor inclinación de las hozaduras. (C) Diagrama en rosa de cuevas y hozaduras en sitios sin árboles. (D) Diagrama en rosa de cuevas y hozaduras en sitios arbolados.

Sitio	Rampa	Cámara	Lc (m)	PM (m)	To	Co	Dh (mm)	Dv (mm)	IDR	Azimut entrada	Incl (°)	AS (mm)	AT (mm)	ST (mm)
<b><i>Chaetophractus villosus</i> - Monte</b>														
V541	recta	si	0,66	0,40	1	3	162,60	131,80	0,81	N 150°	21	44,78	5,90	21,10
V581	recta	no	0,50	0,41	1	2	137,82	134,76	0,98	N 295°	47	33,82	5,76	16,28
V582	curva der	si	0,95	0,45	1,08	3	141,40	133,38	0,94	N 0°	35	32,56	5,24	15,21
<b><i>Chaetophractus villosus</i> - Espinal</b>														
V544	recta	si	0,91	0,42	1,06	3	161,40	145,20	0,91	N 124°	42	34,38	4,82	15,30
V559	bifurcada	si	3,36	0,98	2,07	5	196,88	156,60	0,80	N 145°	38	32,43	4,48	14,35
V575	recta	no	1,25	0,37	1,14	2	172,20	137,00	0,80	N 172°	14	41,76	6,10	18,22
<b><i>Chaetophractus villosus</i> - Pampeana</b>														
V574	curva izq	si	1,05	0,50	1,16	3	181,40	161,80	0,89	N 0°	33	31,49	5,42	13,91
V576A	curva izq	no	1,62	0,67	1,60	2	155	129,17	0,84	N 140°	43	32,56	5,18	13,93
V576B	curva der	si	0,91	0,57	1,40	3	139,94	131,40	0,95	N 296°	49	28,70	4,78	12,54
<b><i>Chaetophractus vellerosus</i> - Espinal</b>														
V556	recta	no	0,73	0,40	1,03	2	123,20	127,00	1,03	N 290°	51	sd	sd	sd
V589	curva der	si	1,01	0,45	1,20	3	146,40	106,20	0,72	N 94°	35	28,50	3,75	12,91
V590	curva der	si	0,79	0,30	1,14	3	138,20	110,60	0,82	N 212°	32	25,59	4,46	11,08
<b><i>Zaedyus pichiy</i> - Monte</b>														
V583	recta	no	0,77	0,50	1,07	2	91,20	97	1,07	N 270°	33	18,15	2,96	7,06
V586	curva izq	no	0,48	0,32	1,37	2	117,31	118,90	1,02	N 333°	62	27,09	4,41	12,63
V585	curva izq	no	0,65	0,47	2,32	2	117,34	118,12	1,01	N 190°	38	sd	3,15	8,22

Tabla 4.1. Resumen datos cuantitativos y cualitativos cuevas de Dasyopodidae. Lc: Longitud curva, PM: Profundidad máxima, To: Tortuosidad, Co: Complejidad, Dh: Diámetro horizontal, Dv: Diámetro vertical, IDR: Índice de diámetro relativo, Incl: Inclinación de rampa de entrada, AS: Anchura de set, AT: Anchura de traza, ST: Separación entre trazas.

## Capítulo 5

### SISTEMAS DE EXCAVACIONES DE CAVIIDAE (RODENTIA): *MICROCAVIA AUSTRALIS*

#### ASPECTOS GENERALES SOBRE ROEDORES CAVIOMORFOS

Dentro de los roedores sudamericanos se incluyen a representantes de dos grandes grupos, los caviomorfos (histicognatos) que son endémicos de este continente, altamente especializados para vivir en ambientes desérticos; y los cricétidos (esciuomorfos) los cuales no están tan bien adaptados a dicho ambiente (Mares, 1975). Los caviomorfos evolucionaron en el monte desértico durante un largo período y hoy sólo quedan relictos de esa población debido al levantamiento de los Andes y a las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno (Torres-Mura *et al.*, 1989). Estos roedores presentan adaptaciones comunes a otros mamíferos que habitan zonas áridas y semiáridas del resto del mundo. En la región Neotropical ocupan el mismo nicho ecológico de pequeños y medianos herbívoros de África y Australia. La estrategia trófica de este grupo de roedores es la herbivoría (Ojeda y Tabeni, 2009). Existe gran diversidad de hábitos de vida dentro de los caviomorfos, algunas especies son diurnas como *Microcavia australis* y *Galea musteloides* Meyen, 1833; en tanto otras son crepusculares o nocturnas como *Dolichotis patagonum* Desmarest, 1820 (ver Campos, 1997). Asimismo, hay especies coloniales (*M. australis* y *Lagostomus maximus*; ver Llanos y Crespo, 1952), otras solitarias (aquellas del género *Ctenomys*, excepto *C. sociabilis* Pearson y Christie, 1985; ver Lacey *et al.*, 1997), o aquellas que viven en parejas (*D. patagonum*; ver Taber, 1987). Entre las especies cavícolas existen preferencias de suelo, algunas excavan en suelos arenosos [*Ctenomys australis* (Rusconi, 1934) ver Vieytes *et al.*, 2007], otros en suelos arcillosos y compactos (*Ctenomys talarum*; ver Vieytes *et al.*, 2007, o *L. maximus*; ver Kufner y Chambouleyrón, 1993), o construyen sus túneles en montículos de arena (especialmente en *nabkhas*) como la rata vizcacha colorada (*Tympanoctomys barrerae*; ver Ojeda *et al.*, 1996), o instalan sus colonias bajo áreas vegetadas achaparradas (*M. australis*; ver Tognelli *et al.*, 1995). Algunas especies tienen amplia distribución en el país (como *M. australis*; ver Tognelli *et al.*,

2001; Taraborelli, *et al.*, 2007), en tanto que otras están sumamente restringidas, como es el caso de *T. barrerae* que habita áreas marginales de salares (Ojeda *et al.*, 1996).

Dentro de los caviomorfos, los grupos hermanos Octodontidae y Ctenomyidae muestran diversas adaptaciones a los hábitats abiertos, tales como la adquisición de mecanismos de excavación, los cuales caracterizan la evolución de ambas familias desde el Mioceno tardío (Verzi, 2002). Los diferentes géneros de octodóntidos presentan un rango completo de adaptaciones fosoriales hacia el nicho subterráneo (Ojeda *et al.*, 2012); al contrario de los ctenómidos, con un género viviente, *Ctenomys*; que incluye especies subterráneas (Lessa *et al.*, 2008; Vassallo y Echeverría, 2009; Verzi *et al.*, 2010). Dentro de los octodóntidos hay formas que habitan en la superficie, hasta organismos que son subterráneos totalmente especializados, tal como *Spalacopus cyanus* (Molina, 1782) el coruro, endémico de Chile, que desarrolló varios rasgos convergentes con aquellos que están presentes en *Ctenomys* (Vassallo y Echeverría, 2009).

Para el presente estudio se consideraron los roedores caviomorfos con hábitos cavícolas con masa corporal menor a 5.000 g registrados en la provincia de La Pampa (Siegenthaler *et al.*, 2004; Bruno, *et al.*, 2012), los que corresponden a las familias Caviidae (presente capítulo), Octodontidae (Capítulo 6) y Ctenomyidae (Capítulo 7).

## SISTEMAS DE EXCAVACIONES DE CAVIIDAE

Los cávidos son un grupo de roedores muy diversificado y ampliamente distribuido, que está presente en la mayoría de los biomas sudamericanos, excepto en los bosques tropicales. Poseen un amplio rango de tamaños, desde menos de 200 g para *Microcavia australis* hasta casi 15 kg de masa corporal para *Dolichotis patagonum* (Mares y Ojeda, 1981). El cuerpo es fuerte y la cola reducida o ausente; presentan disminución en el número de dedos, reteniendo cuatro dedos en los miembros anteriores y tres en los posteriores. Según Mares y Ojeda (1981) *Microcavia*, *Cavia* y *Galea* son similares a las ardillas “ground squirrels” (Sciuridae) de América del Norte en ecología y aspecto general, mientras que *Dolichotis* tiene

semejanzas con *Lepus*, la liebre norteamericana “*jack rabbit*” (Leporidae). Los representantes de *Microcavia* han desarrollado adaptaciones, en la morfología del tracto digestivo, anatomía renal y concentración de orina, similares a los Heteromidae y Gerbillidae (Ojeda y Tabeni, 2009). Rood (1970) señaló que *Microcavia* y los Sciuridae: *Citellus* y *Cynomys* podrían ser considerados equivalentes ecológicos que comparten adaptaciones convergentes a hábitats abiertos. Para la provincia de La Pampa se citó la presencia de *Cavia aperea* Erxleben, 1777, *Galea musteloides*, *M. australis* y *D. patagonum* (Bruno *et al.*, 2012); todos ellos son herbívoros y tienen distinto grado de fosorialidad, siendo *D. patagonum* el taxón más cursorial. *Cavia aperea* y *G. musteloides* no hacen cuevas sino pasadizos entre la vegetación densa. *M. australis* construye cuevas complejas debajo de arbustos o árboles caídos, y también puede reutilizar las construidas por armadillos y vizcachas (Rood, 1970). Recientemente, Andino *et al.* (2014) mencionaron el primer registro de refugios de *M. australis* en huecos entre las rocas (provincia de San Juan), aunque este hábitat es inusual. Por último, *D. patagonum* hace cuevas comunales que usan los juveniles de varias parejas sólo en épocas de cría. Estos asentamientos están ubicados en planicies con vegetación arbustiva de *Larrea*, en ríos secos y barrancas bajas; con preferencia de suelos arenosos (Redford y Eisenberg, 1992; Gardner, 2007).

#### SISTEMAS DE EXCAVACIONES DE *MICROCAVIA AUSTRALIS*

*Microcavia australis* es de interés para el presente estudio por ser constructor de cuevas permanentes y porque su masa corporal está dentro del rango a estudiar. Esta especie tiene uñas cortas, pero fuertes (Redford y Eisenberg, 1992). Presenta amplia distribución en América del Sur, encontrándose en nuestro país desde Jujuy a Santa Cruz en gran variedad de hábitats, ocupando principalmente zonas arbustivas áridas y montes xerófilos con vegetación herbácea (por ejemplo, Redford y Eisenberg, 1992; Tognelli *et al.*, 2001). *Microcavia australis* no presenta adaptaciones morfológicas en garras o incisivos para excavar, y su mecanismo de excavación consiste en dar varios golpes con sus miembros anteriores (*scratching*) y luego el suelo suelto es pateado hacia atrás con sus miembros posteriores (*kicking*) (Rood, 1970; Taraborelli, 2009). Estos cávidos tienen organización social,

con cuidado comunal de crías, detección colectiva de depredadores y cooperación para la excavación (Rood, 1972; Ebensperger *et al.*, 2006). Las colonias generalmente se componen de varias hembras y uno o dos machos, además de las crías y juveniles. Dichas colonias manifiestan alta fidelidad a su sistema de cuevas (conocido como cuisera) y comparten el área de actividad (*home range*) de la superficie (Taraborelli, 2009). La asociación entre cuiseras y determinados arbustos, origina una distribución en parches (Taraborelli *et al.*, 2007, 2009).

Construyen sus cuevas en suelos compactos a blandos con alto contenido de materia orgánica, asociadas a microhábitats caracterizados por la presencia de vegetación con estructura achaparrada y suelos carentes de vegetación herbácea (Campos, 1997). Rood (1970) citó la asociación entre las cuevas de *M. australis* con los arbustos de los géneros *Condalia* y *Schinus*; en tanto que, Tognelli *et al.* (1995) las vinculan exclusivamente con *Condalia microphylla*. Estos autores interpretaron que dicha asociación no es por el recurso alimenticio, sino por la protección que le otorga este tipo de arbusto. Son herbívoros que se alimentan en superficie de hojas, flores, frutos, tallos de *Prosopis flexuosa*, *Larrea divaricata*, *Geoffroea decorticans*, entre otros (Tognelli *et al.*, 2001). Restos fósiles del género *Microcavia* son conocidos desde el Plioceno medio (Quintana, 1996).

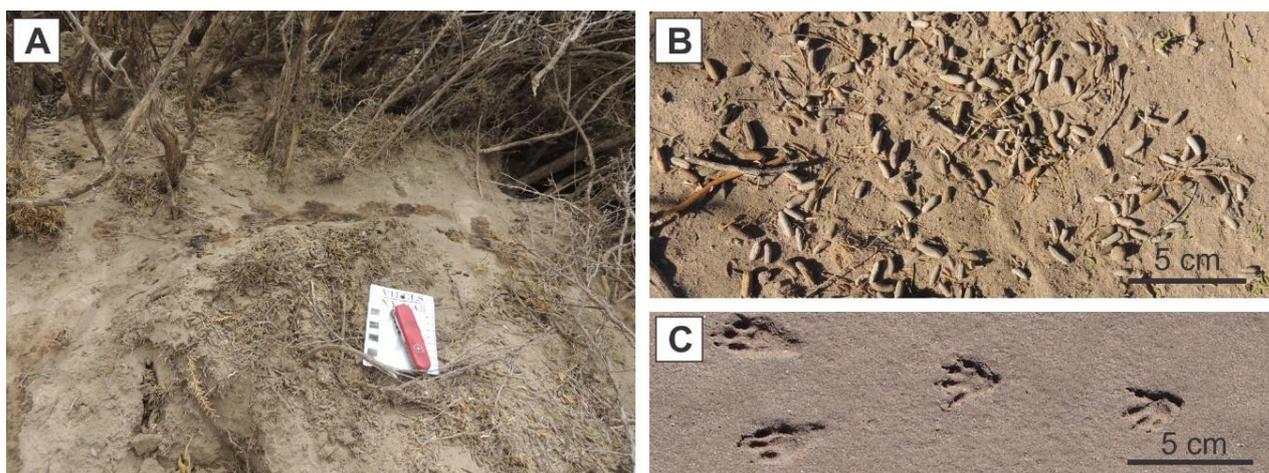
A continuación, se describen los sistemas de cuevas con información tomada en el campo, medición de los moldes extraídos y los resultados de los análisis sedimentológicos. La información resumida está compilada en la Tabla 5.1, en tanto que los datos crudos se consignan en el Apéndice 1.2. Además, se analizan datos de orientación de las entradas de los sistemas de cuevas.

## RESULTADOS

### **Rasgos diagnósticos para identificar cuevas de *Microcavia australis* en el campo**

Las cuiseras se encontraron siempre debajo de diversas especies de arbustos, de acuerdo con la vegetación de cada provincia fitogeográfica donde se registraron. En la provincia del monte estaban siempre asociadas a *nabkhas*, estabilizadas con

arbustos espinosos y/o halófitas. Los rasgos diagnósticos para reconocer estas colonias fueron, además de observar varios individuos entrando y saliendo de las cuevas, la presencia de abundantes heces y manchas de orina vinculadas a los senderos que comunicaban las entradas (Fig. 5.1.A y B). En lugares con sedimento suelto pudieron observarse también sus huellas (Fig. 5.1.C). En general se identificaron en el área pocos restos de vegetales comidos.



**Figura 5.1.** Rasgos diagnósticos para identificar cuiseras. (A) Sendero que comunica entradas marcado con orina y heces. (B) Detalle de heces acumuladas en las inmediaciones de entradas. (C) Conjunto de huellas, correspondientes a pies (izquierdo) y manos de *M. australis*.

### **Cuevas de *Microcavia australis***

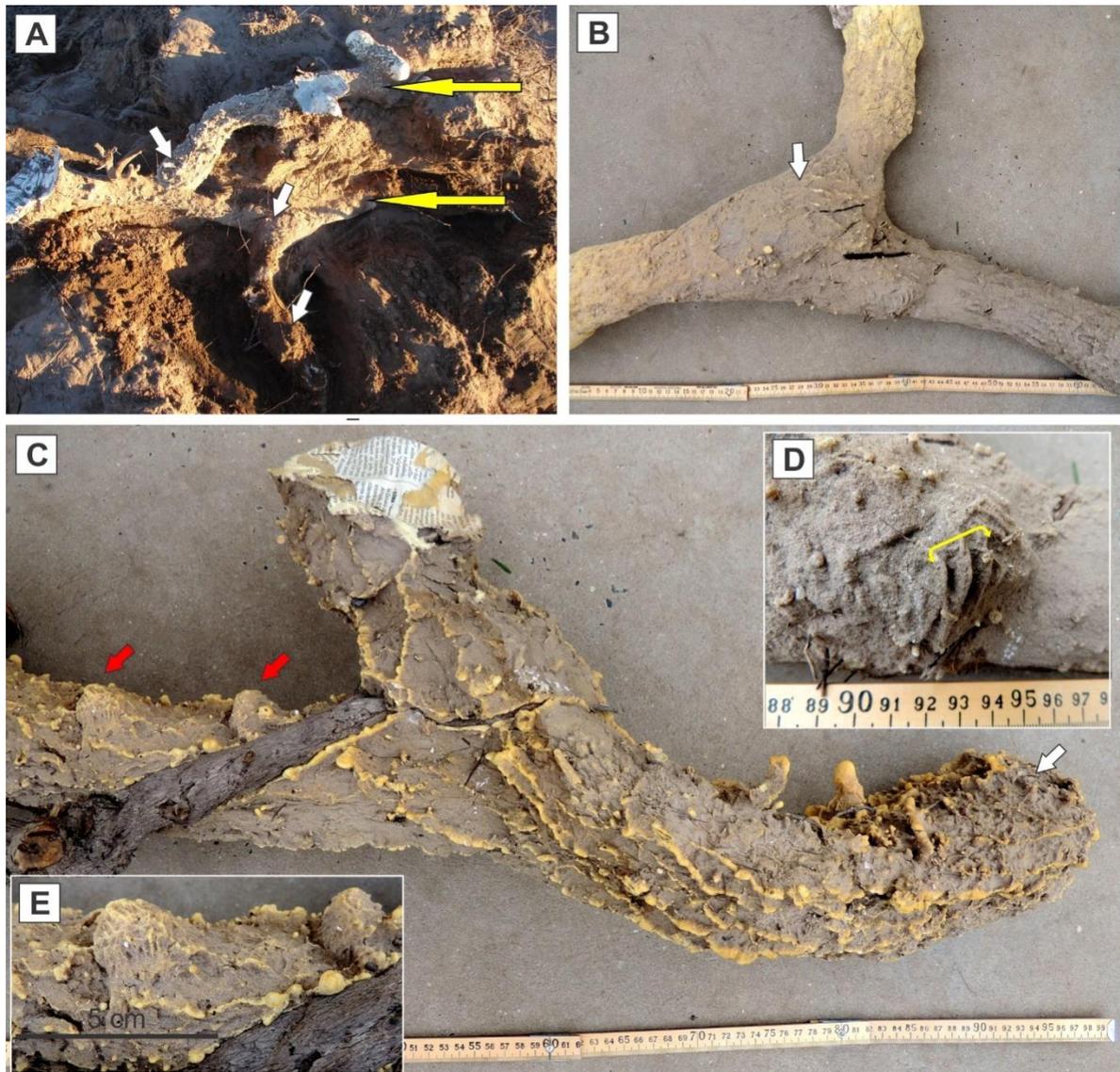
Provincia fitogeográfica: Monte

**Localidad:** Puesto La Porfía

**Sitio 356** (Tabla 2.2, Figs. 5.2 y 5.3). En una *nabkha* ubicada en la depresión central de la duna parabólica mayor (área de interduna) se localizó este sistema de cuevas, con las entradas ubicadas en la base de los arbustos halófitas: *Atriplex undulata*, *S. divaricata*, *Chuquiraga erinacea* y *Allenrolfea vaginata*. Esa *nabkha*, de morfología levemente elongada, registró una longitud de 2,90 m, una anchura de 2,20 m y aproximadamente 1 m de altura. El sedimento portador era una arena muy fina con selección moderada y distribución unimodal (ver V541, Tabla 3.1).

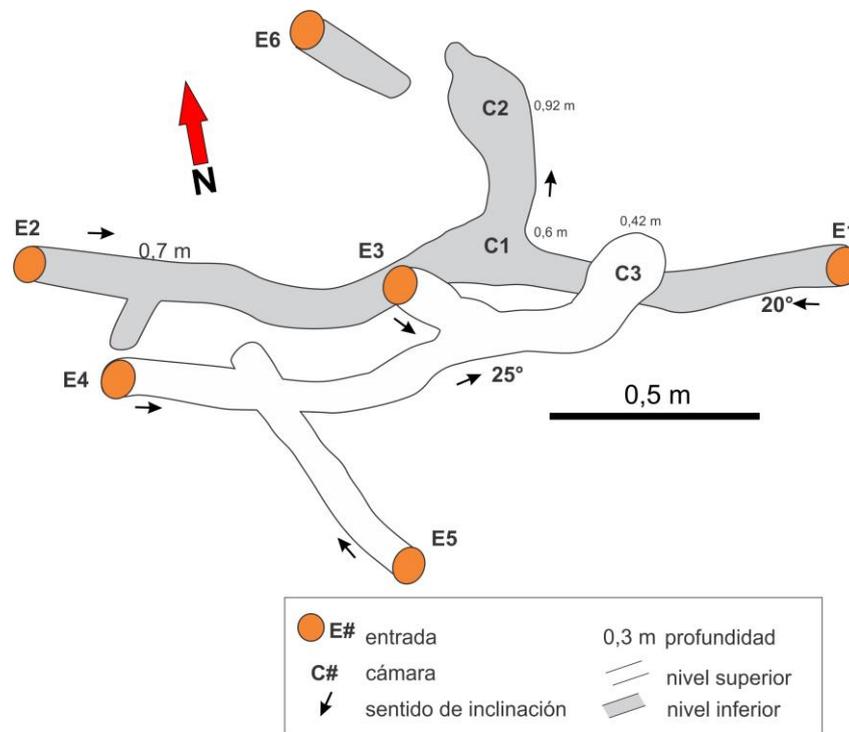
Se identificaron seis entradas de sección planoconvexa, dispuestas a distintas alturas y comunicadas externamente por senderos marcados con orina y

abundantes heces, por lo que se consideró que formaban un solo sistema de cuevas. Los rangos de los diámetros de las entradas fueron para el Dh entre 53 y 124 mm y el Dv entre 55 y 96 mm. Se distinguieron dos niveles (Figs. 5.2.A y 5.3), estando el nivel superior compuesto por tres entradas que conducían, mediante rampas, a un túnel que las interconectaba, el cual aumentaba su inclinación y finalizaba en una cámara terminal (Dh= 91 mm, Dv= 180 mm y L= longitud de 94 mm) ubicada a 0,42 m de profundidad desde el tope de la *nabkha*.



**Figura 5.2.** Molde del sistema de cuevas de *M. australis* en el sitio 356. (A) Molde *in situ*. Flechas amarillas indican los dos niveles y las blancas señalan cámaras. (B) Tramo de túnel moldeado para mostrar cámara en bifurcación (flecha blanca). (C) Tramo de molde mostrando bifurcación en Y, cámara terminal (flecha blanca) y protuberancias laterales (flechas rojas). (D) Detalle de trazas de garras. El corchete señala un set. (E) Detalle de protuberancias.

El nivel inferior describía una morfología de Y, formado por dos entradas, con rampas y un túnel, con terminación ciega, alcanzando este nivel la profundidad máxima del sistema de 0,92 m. Se distinguieron dos cámaras, una de ellas en la ramificación (Dh= 137 mm, Dv= 190 mm y L= 98 mm) y otra cámara bilateral (Dh= 129 mm, Dv= 180 mm y L= 110 mm). Las cámaras estaban vacías (Fig. 5.2.B-C). La sexta entrada posiblemente conducía a un corto túnel ciego y estaba conectada externamente a otra entrada de este nivel. El sistema registró una longitud curva de 3,80 m, en tanto que la longitud recta fue de 2,08 m, dando una tortuosidad del sistema= 1,83. Los túneles, de sección planoconvexa, registraron un Dh promedio de  $78,22 \pm 2,31$  mm (n= 16; rango= 66,16 – 87,02 mm), Dv promedio de  $64,17 \pm 2,46$  mm (n= 16; rango= 48,67 – 81,10 mm), lo que se traduce en un IDR promedio igual a  $0,83 \pm 0,04$  (n= 16; rango= 0,52 – 1,15). La inclinación promedio de las rampas fue  $22,50 \pm 2,50^\circ$  (n= 2; rango=  $20^\circ$  –  $25^\circ$ ), tomados con respecto a la horizontal. Las bifurcaciones, con forma de Y o de T, formaban ángulos de  $137^\circ$  y  $150^\circ$  respectivamente. También se reconoció una trifurcación, que formaba dos ángulos agudos ( $72^\circ$  y  $58^\circ$ ) y dos obtusos ( $102^\circ$  y  $128^\circ$ ). La suma de los elementos del sistema indicó una complejidad de 21. El piso de túneles y cámaras fue principalmente liso y con heces dispersas, sólo un tramo de túnel era bilobulado.

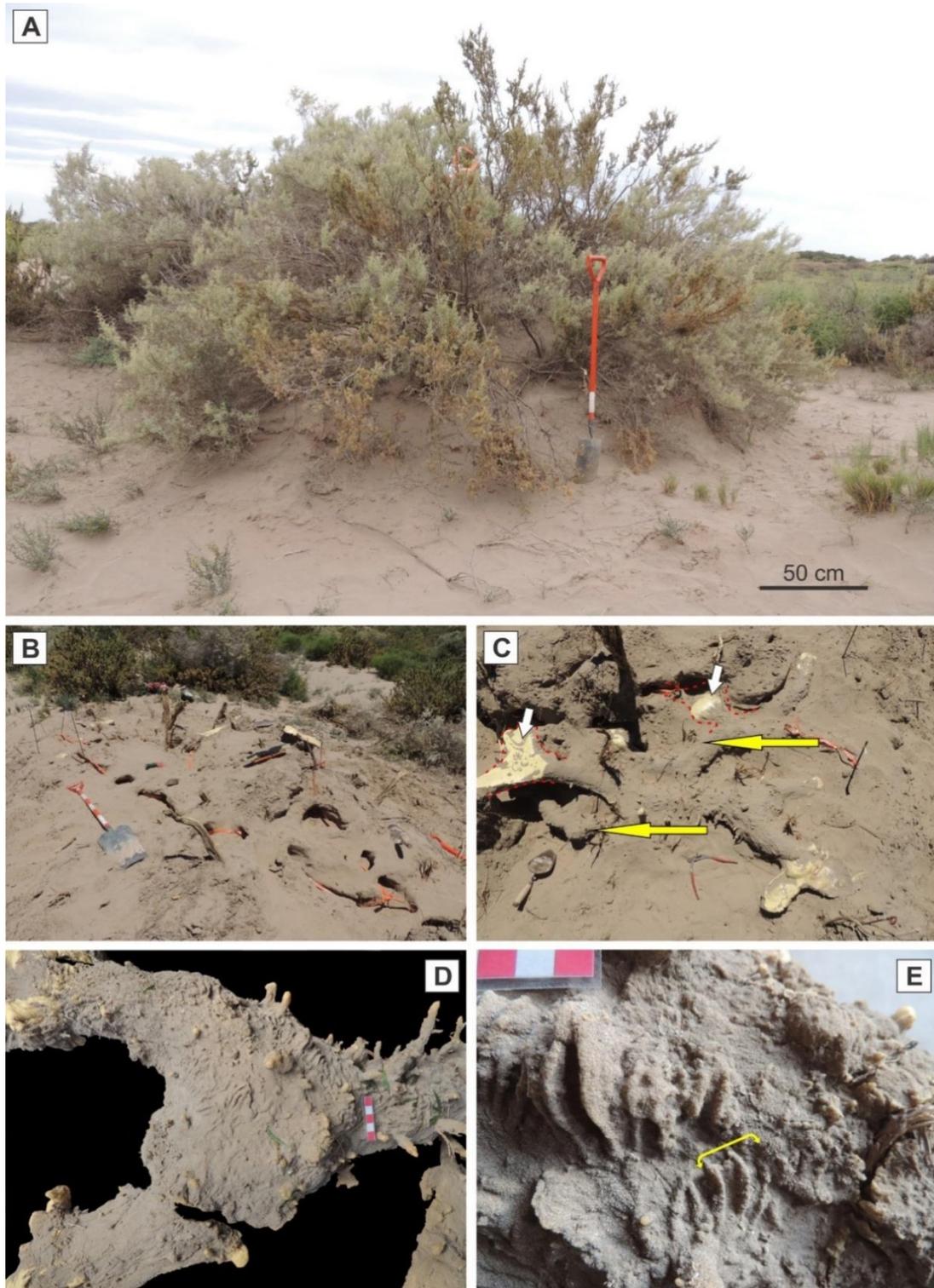


**Figura 5.3.** Diagrama del sistema de cuevas 356 de *M. australis*.

En el techo de dos túneles se preservaron tres protuberancias laterales, donde las trazas de garras eran de menor tamaño (Fig. 5.2.E). En las paredes laterales y el techo de los túneles moldeados quedaron registradas las trazas de las garras, las cuales estaban agrupadas de a tres crestas (Fig. 5.2.D). Sólo en algunos tramos las excavaciones de invertebrados enmascaraban aquellos bioglifos (Fig. 5.2.C). El promedio de la anchura del set formado por tres trazas fue de  $12,29 \pm 0,49$  mm ( $n=4$ ; rango= 10,92 – 13,18 mm), la anchura promedio de las trazas de garras alcanzó  $1,86 \pm 0,11$  mm ( $n= 18$ ; rango= 1,27 – 2,55 mm), y la separación promedio entre trazas fue de 5,43 mm ( $n= 12$ ; rango= 3,68 – 7,06 mm).

**Sitio V541** (Tabla 2.2, Figs. 5.4 y 5.5). En una *nabkha* ubicada en un área de interduna, se identificó este sistema de cuevas en el que se observó a varios individuos de *M. australis*, entrar y salir del sistema. Las entradas estaban interconectadas con senderos. La *nabkha* que contenía el sistema presentaba forma elongada con una longitud de 8 m, anchura 4,80 m y altura 1,40 m y una orientación del eje mayor N 13°, estando la vegetación constituida principalmente por *Atriplex undulata* y *Chuquiraga erinacea*; además de *Prosopis strombulifera*, *Eupatorium patens*, *Distichlis scoparia* y *Suaeda divaricata* (Fig. 5.4.A). Se capturó un individuo adulto macho, cuya masa corporal era de 160 g. El sedimento portador era una arena muy fina con selección moderada y distribución unimodal (Tabla 3.1). En una *nabkha* cercana se observó que un cricétido ocupaba ocasionalmente otra cuisera. Durante la excavación se encontraron, en los senderos externos, dos insectos (Coleoptera: Cerambycidae y Scarabeidae) y un arácnido (Scorpiones), este último haciendo su excavación.

El sistema estaba compuesto por diez entradas, asociadas a la base de los arbustos, las cuales estaban a distintas alturas (0,05 hasta 1,10 m) desde la base de la *nabkha*. Los diámetros de las entradas registraron los siguientes rangos,  $D_h= 110 - 180$  mm y  $D_v= 70 - 140$  mm, con sección transversal de morfología planoconvexa, en su mayoría, o elíptica aplanada (Fig. 5.4.B). Al excavar el sistema de cuevas se reconocieron dos niveles (Fig. 5.4.C) formados por rampas y túneles ramificados, ambos niveles conectados por chimeneas.



**Figura 5.4.** Molde del sistema de cuevas de *M. australis* en sitio V541. (A) *Nabkha* con vegetación halófila. (B) Sistema moldeado y parcialmente excavado. Escala en mango de pala, cada división son 10 cm. (C) Detalle de parte del sistema. Las flechas amarillas indican los niveles, las blancas señalan cámaras. (D) Cámara en intersección. (E) Ornamentación superficial de techo y paredes laterales. El corchete marca un set de trazas de garras.

La diferencia de altura entre ambos niveles, medida en los sectores donde se superponían, era de 0,25 a 0,45 m, alcanzando el nivel inferior una profundidad máxima desde la superficie de 0,80 m. La longitud curva del sistema alcanzó 22,35 m, en tanto que la longitud recta fue de 6,20 m, dando una tortuosidad del sistema igual a 3,60. Ocho entradas conectaban el nivel superior con la superficie, y conducían mediante rampas con baja inclinación ( $7^\circ$  a  $21^\circ$ ) a túneles sinuosos; sólo una rampa con terminación ciega registró una inclinación máxima de  $48^\circ$ , siendo la inclinación promedio de las rampas de  $24,20 \pm 4,97^\circ$  ( $n= 10$ ; rango=  $7 - 48^\circ$ ). Los túneles, de sección planoconvexa, registraron un Dh promedio de  $115,37 \pm 4,5$  mm ( $n= 24$ ; rango=  $75,70 - 155$  mm), Dv promedio de  $79,31 \pm 4,66$  mm ( $n= 24$ ; rango=  $60,84 - 108,70$  mm), dando un IDR promedio de  $0,71 \pm 0,04$  ( $n= 23$ ; rango=  $0,44 - 1,21$ ). Las bifurcaciones en Y o T registraron ángulos entre  $89^\circ$  y  $160^\circ$ . Se encontraron seis cámaras, formando parte del nivel superior, tres ubicadas en las ramificaciones (Figs. 5.4.D y 5.5) y tres laterales. Una de estas cámaras contenía abundante cantidad de heces; las demás estaban vacías con heces dispersas. Los rangos registrados de las dimensiones de las cámaras fueron Dh=  $162 - 270$  mm, Dv=  $80 - 170$  mm y L=  $150 - 290$  mm. La suma de todos los elementos que conformaron el sistema de cuevas muestra una alta complejidad que alcanzó a 50. El piso era en su mayoría liso, con un sector del sistema bilobulado, contenía abundantes heces y orina; y sólo se observaron algunas trazas de garras agrupadas en set de dos crestas. En las paredes laterales y el techo de los túneles moldeados quedaron registradas las trazas de las garras, típicamente en sets de tres crestas (Fig. 5.4.E), como así también abundantes excavaciones de invertebrados. El promedio de la anchura del set formado por tres trazas fue de  $16,70 \pm 0,37$  mm ( $n= 4$ ; rango=  $16,02 - 17,75$  mm), la anchura promedio de las trazas de garras alcanzó  $3,57 \pm 0,10$  mm ( $n= 46$ ; rango=  $1,98 - 4,55$  mm) y la separación promedio entre trazas llegó a  $7,34 \pm 0,24$  mm ( $n= 25$ ; rango=  $5,24 - 9,82$  mm).

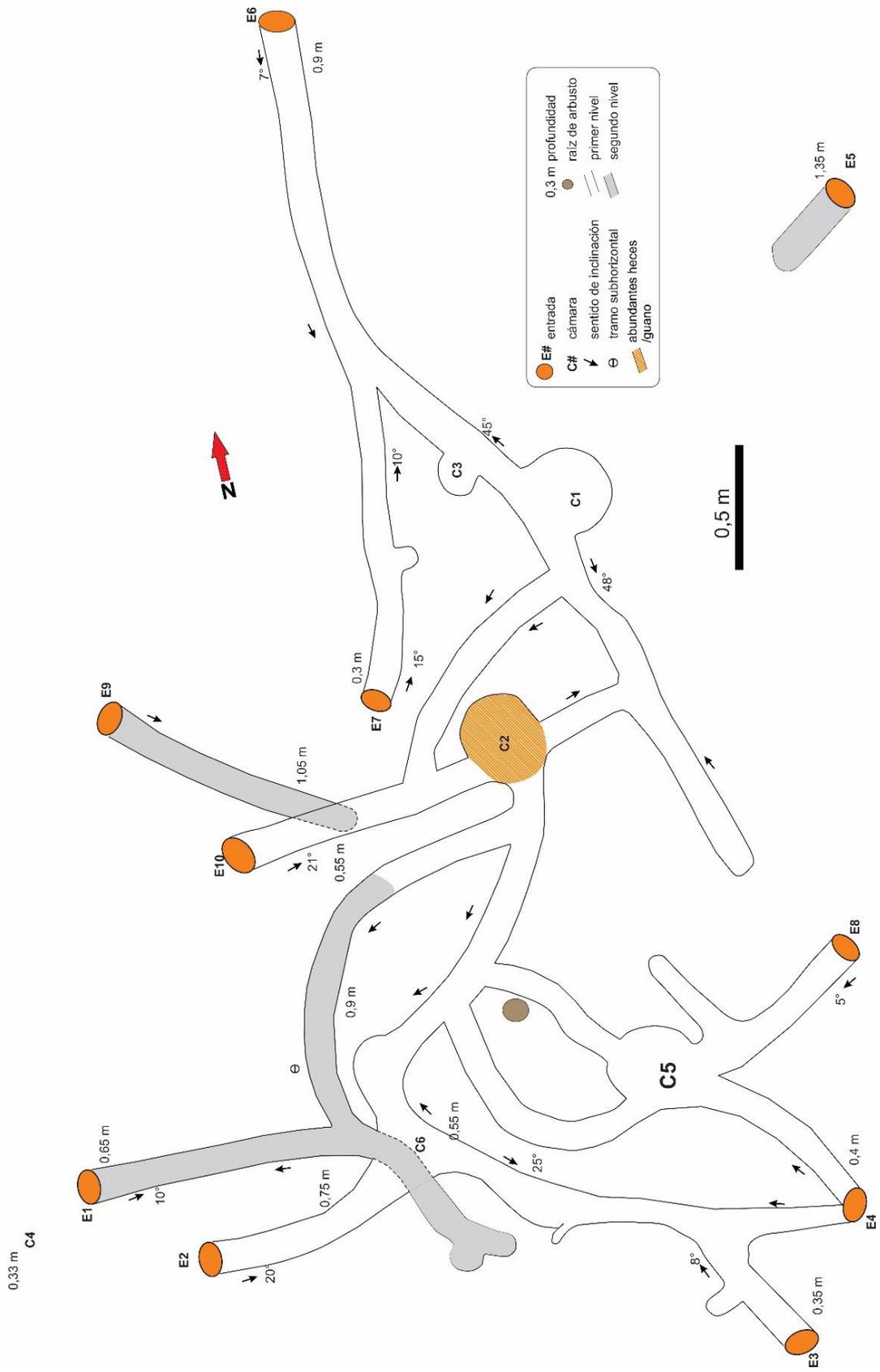


Figura 5.5. Diagrama del sistema V541 de *M. australis*.

**Localidad:** Ruta 23

**Sitio V584** (Tabla 2.2, Figs. 5.6 y 5.7). Al margen de la Ruta Provincial N° 23 se estudió una cuisera ubicada en una *nabkha* cuya vegetación predominante eran ejemplares de *Prosopis alpataco*, asociados a escasos *Lycium* sp. La *nabkha* era de forma elongada, tenía una anchura de 2,80 m y una longitud de 3,30 m, en tanto la orientación de su eje mayor registró N 25°. Se identificaron siete entradas activas abiertas y una entrada tapada con sedimento, comunicadas en superficie por senderos marcados con orina y abundantes heces. Durante la excavación del sistema de cuevas se identificaron dos roedores cricétidos, que se consideraron ocupantes ocasionales del sistema. El sedimento portador era una arena fina limosa con selección pobre y distribución unimodal (Tabla 3.1). Las entradas (Figs. 5.6.A y B) de este sistema estaban dispuestas en la base de un *P. alpataco*, registrando un rango de Dh= 60 – 130 mm y de Dv= 55 – 100 mm, cuyas secciones transversales eran de morfología elíptica o planoconvexa. Al excavar el sistema se reconocieron dos niveles de túneles ramificados e interconectados, estrechamente asociados a las raíces. El nivel superior tenía cinco entradas que a través de rampas conducían a túneles ramificados que alcanzaban una profundidad máxima de 0,46 m. Se encontraron tres cámaras vacías, aunque con el piso tapizado de heces. Estas cámaras eran de ubicación lateral, bilateral y en ramificación (Dh= 130 – 230 mm, Dv= 70 – 100 mm y L= 130 – 230 mm). Una entrada, comunicada por senderos con las demás, terminaba en un túnel ciego, alcanzando 0,40 m de profundidad. Las dos entradas restantes del nivel superior conducían a rampas curvas que se unían, conformando una espiral incipiente, que terminaba en un túnel ciego. Estos elementos no tenían conexión subterránea con el resto del sistema, pero, dada su proximidad y la presencia de senderos externos que intercomunicaban las entradas, fueron considerados parte de la cuisera. Esta espiral (Fig. 5.6.C) registró una anchura de 400 mm y la terminación ciega alcanzaba una profundidad de 0,56 m. El nivel inferior estaba formado por un túnel ramificado, que conducía a dos túneles ciegos y a una cámara muy agrandada, alcanzando una profundidad máxima de 0,56 m. La cámara del nivel inferior (Dh= 350 mm, Dv= 140 mm y L= 300 mm) tenía su piso plano y cubierto por algunas heces discretas que se apoyaban sobre una capa laminada de aproximadamente

15 mm de espesor compuesto por heces desagregadas y orina que conformaban una acumulación de guano (Figs. 5.6.D y E).



**Figura 5.6.** Molde de sistema de cuevas de *M. australis* en el sitio V584. (A) *Nabkha* sin vegetación, las estacas señalan las entradas. Las divisiones del mango de la pala son 10 cm. (B) Molde retirado. (C) Detalle del sistema excavado donde se observa parte de la espiral. La elipse roja indica entrada y la línea punteada el túnel. (D) Cámara con guano parcialmente excavada en vista lateral. (E) Detalle de guano del piso de la cámara. (F) Ornamentación superficial del piso. El corchete marca un sector bilobulado. (G) Detalle del piso. Las flechas rojas señalan heces y la flecha blanca indica una semilla de *P. alpataco*.

El sistema registró una longitud curva de 8,71 m, en tanto que la longitud recta fue de 2,62 m, dando una tortuosidad igual a 3,32. Los túneles, de sección elíptica aplanada, registraron un Dh promedio de  $90,25 \pm 2,59$  mm (n= 13; rango= 77,28 – 108 mm) y un Dv promedio de  $64,49 \pm 2,19$  mm (n= 13; rango= 50,48 – 77,79 mm), dando un IDR promedio igual a  $0,73 \pm 0,04$  (n= 13; rango= 0,55 – 0,95). La inclinación promedio de las rampas fue de  $23,33 \pm 4^\circ$  (n= 3; rango=  $16^\circ$  –  $30^\circ$ ). Las bifurcaciones, con forma de Y, registraron ángulos entre  $85^\circ$  y  $129^\circ$ . La suma de todos los elementos que conformaban este sistema de cuevas indicó una complejidad de 31. El piso era principalmente liso, con un sector del sistema bilobulado, contenía abundantes heces de distinto tamaño y algunas de ellas con estriaciones longitudinales, orina y escasas semillas de *P. alpataco* (Figs. 5.6.F y G). En las paredes laterales y el techo de los túneles moldeados hubo poco registro de trazas de garras; seguramente éstas fueron enmascaradas por las abundantes excavaciones de invertebrados registradas. Un set formado por tres trazas, tenía una anchura de 11,03 mm, la anchura promedio de las trazas de garras era  $1,87 \pm 0,14$  mm (n= 3; rango=1,72 – 2,15 mm) y la separación promedio entre trazas fue  $5,44 \pm 0,57$  mm (n= 2; rango= 4,87 – 6,01 mm).

Provincia fitogeográfica: Espinal

**Localidad:** Establecimiento La Florida

En esta localidad los sistemas de cuevas donde habitaban los grupos sociales de *M. australis* se localizaron a los costados de caminos rurales no pavimentados. La arquitectura general de los sistemas parece estar adaptada a dicho lugar, siendo éstos alargados con los túneles más extensos, en su mayoría, dispuestos paralelos a los caminos.

**Sitio V573** (Tabla 2.2, Figs. 5.8 y 5.9). Este sistema, identificado después de observar un individuo ingresar por una de las entradas, el cual fue imposible capturar; estaba debajo de un *P. caldenia* entre el estrato de Poáceas (Fig. 5.8.A). Próximas a las entradas había abundantes heces dispersas (Fig. 5.8.B). El sedimento portador era un limo mediano arenoso con selección pobre y distribución bimodal (ver V577 Tabla 3.1).

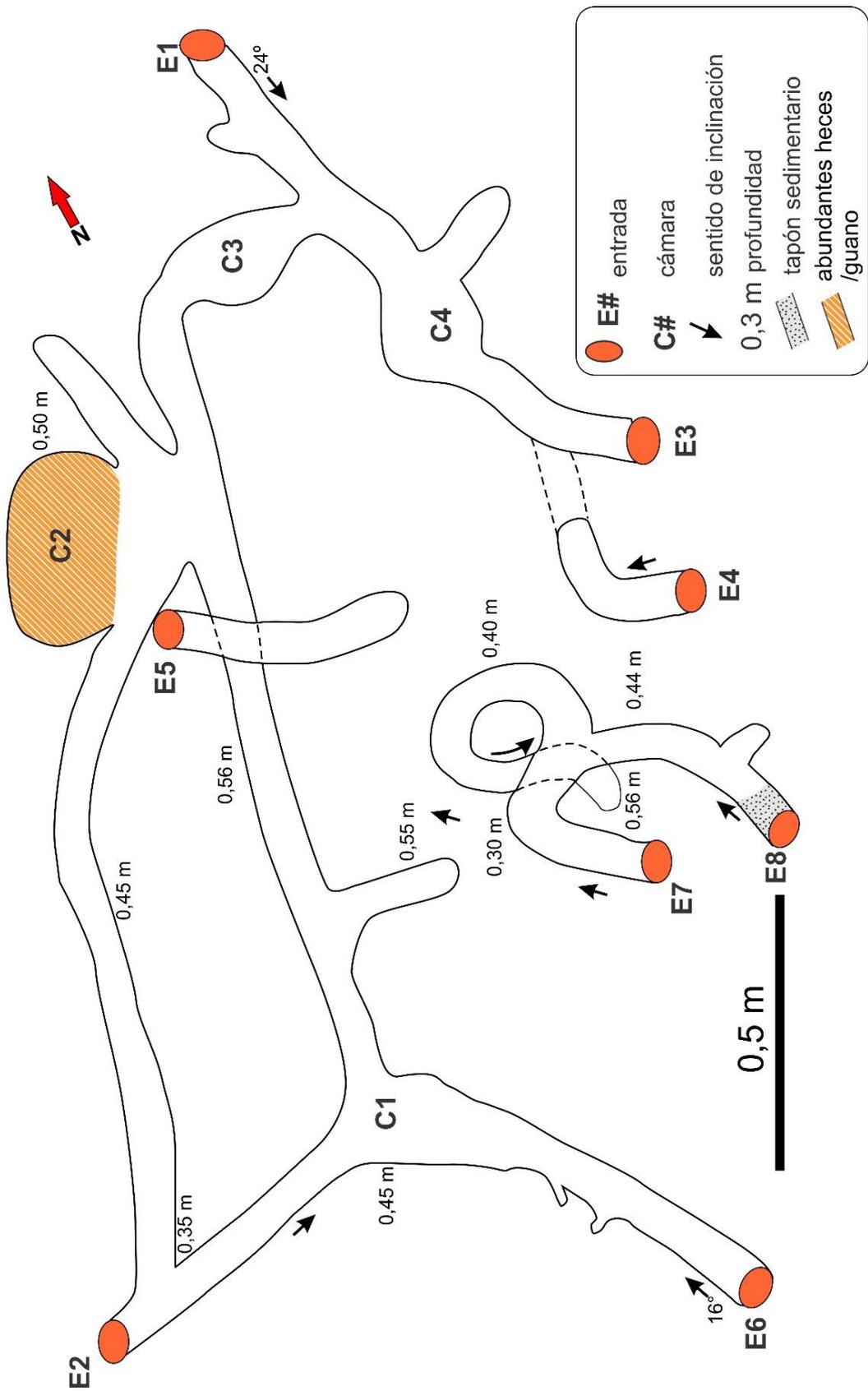
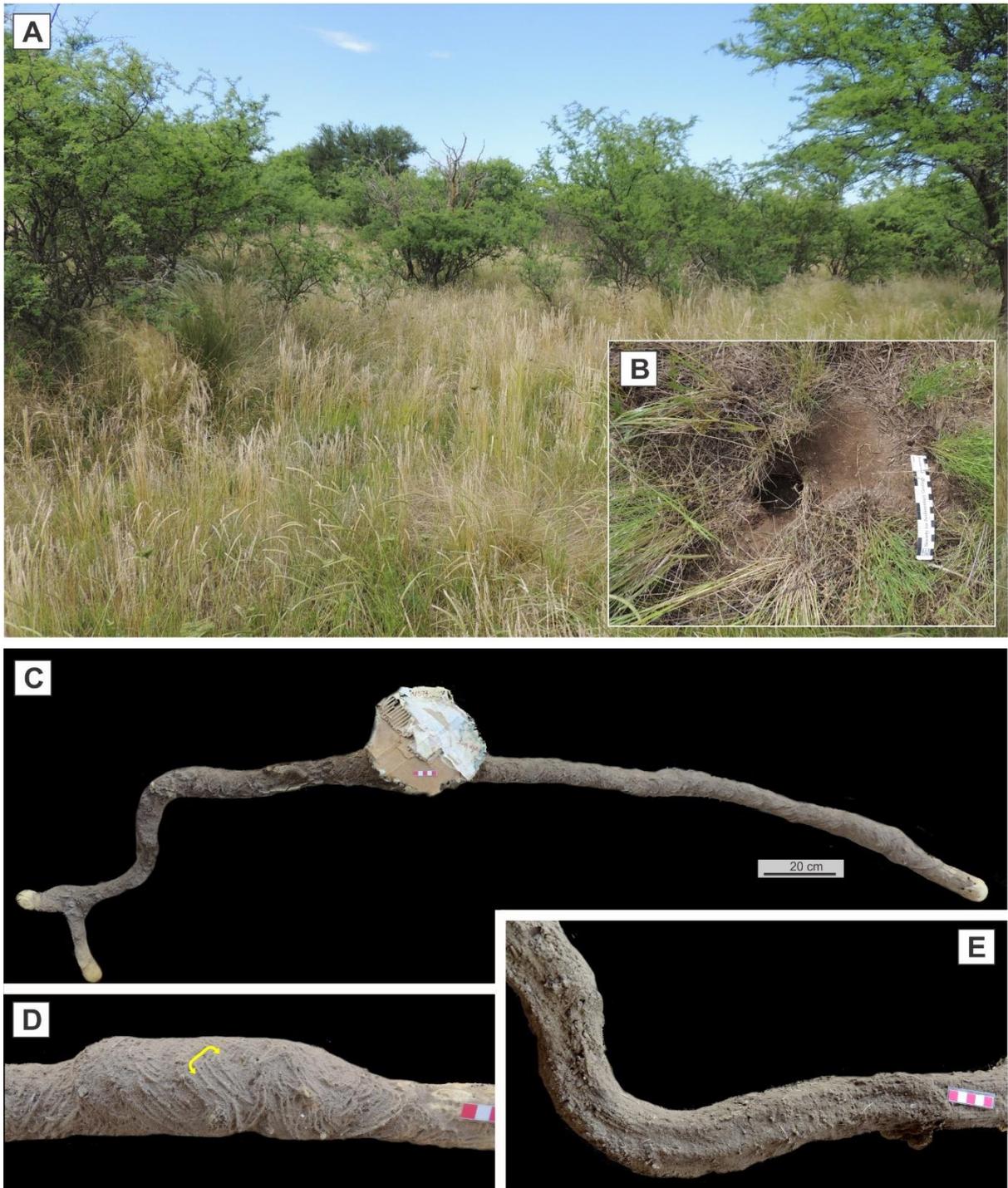


Figura 5.7. Diagrama del sistema de *M. australis* del sitio V584.



**Figura 5.8.** Molde del sistema de cuevas de *M. australis* en sitio V573. (A) Paisaje del espinal. (B) Entrada de cuisera. (C) Molde en vista en planta. (D) Detalle de ornamentación superficial del techo. El corchete señala un set de trazas. (E) Detalle del piso bilobulado.

El sistema describía una arquitectura general en forma de L. Se descubrieron tres entradas abiertas, con sección transversal subcircular, con rango de Dh entre 55 y 60 mm y el Dv entre 60 y 65 mm. Estas entradas estaban unidas por senderos en

superficie y conducían a rampas con inclinación promedio de  $24,33 \pm 5,24^\circ$  ( $n= 3$ ; rango=  $16 - 43^\circ$ ) y luego a túneles sinuosos, muy poco ramificados (Fig. 5.8.C). El sistema alcanzó una profundidad máxima de 0,46 m, y estaba dispuesto en un solo nivel. Los túneles eran de sección elíptica aplanada y registraron un Dh promedio de  $59,44 \pm 2,36$  mm ( $n= 11$ ; rango=  $45,80 - 71,55$  mm), un Dv promedio de  $49,67 \pm 1,99$  mm ( $n= 11$ ; rango=  $37,38 - 57,50$  mm), dando un IDR promedio igual a  $0,84 \pm 0,03$  ( $n= 11$ ; rango=  $0,65 - 0,99$ ). El sistema tenía una longitud curva de 14,71 m, en tanto que la longitud recta era de 8,20 m, dando una tortuosidad del sistema igual a 1,79. Se reconocieron dos bifurcaciones en forma de Y, siendo el ángulo medido de  $110^\circ$ . Se encontraron dos cámaras laterales conteniendo material vegetal seco, cuyas dimensiones eran Dh= 140 y 130 mm, Dv= 46 y 40 mm, y L= 100 y 120 mm, respectivamente. Al final de un túnel ciego también se encontraron restos vegetales secos.

La sumatoria de todos los elementos identificados indicaron una complejidad del sistema de 14. El piso era en su mayoría liso, con algunos tramos bilobulados (Fig. 5.8.E) y escasas trazas de garras, contenía heces y escasos restos vegetales. En el piso del túnel moldeado se observaron algunas trazas de garras ensanchadas y largas (80 mm), dispuestas paralelas al eje medio, y posibles pisadas. Un set de dos crestas registró una anchura de set de 8,39 mm, anchura de trazas de garras promedio de  $2,77 \pm 0,33$  mm ( $n= 2$ ; rango=  $2,44 - 3,11$  mm), siendo la separación entre trazas igual a 5,53 mm. Los sets de trazas del piso formaban un patrón en *chevron* con un ángulo bajo ( $10^\circ$ ). En cuanto a la ornamentación superficial de las paredes laterales y el techo quedaron registradas las trazas de las garras y escasas excavaciones de invertebrados (Fig. 5.8.D). Dos sets formados por tres crestas registraron una anchura promedio de  $9,89 \pm 0,67$  mm ( $n= 2$ ; rango=  $9,22 - 10,55$  mm), la anchura promedio de las trazas de garras fue de  $1,95 \pm 0,06$  mm ( $n= 34$ ; rango=  $1,66 - 2,78$  mm), y la separación promedio entre trazas llegó a  $4,42 \pm 0,09$  mm ( $n= 18$ ; rango=  $3,74 - 5,16$  mm). Los sets de trazas forman en el techo un patrón de *chevron* alterno, siendo el rango de los ángulos formados entre  $73^\circ$  a  $93^\circ$ .

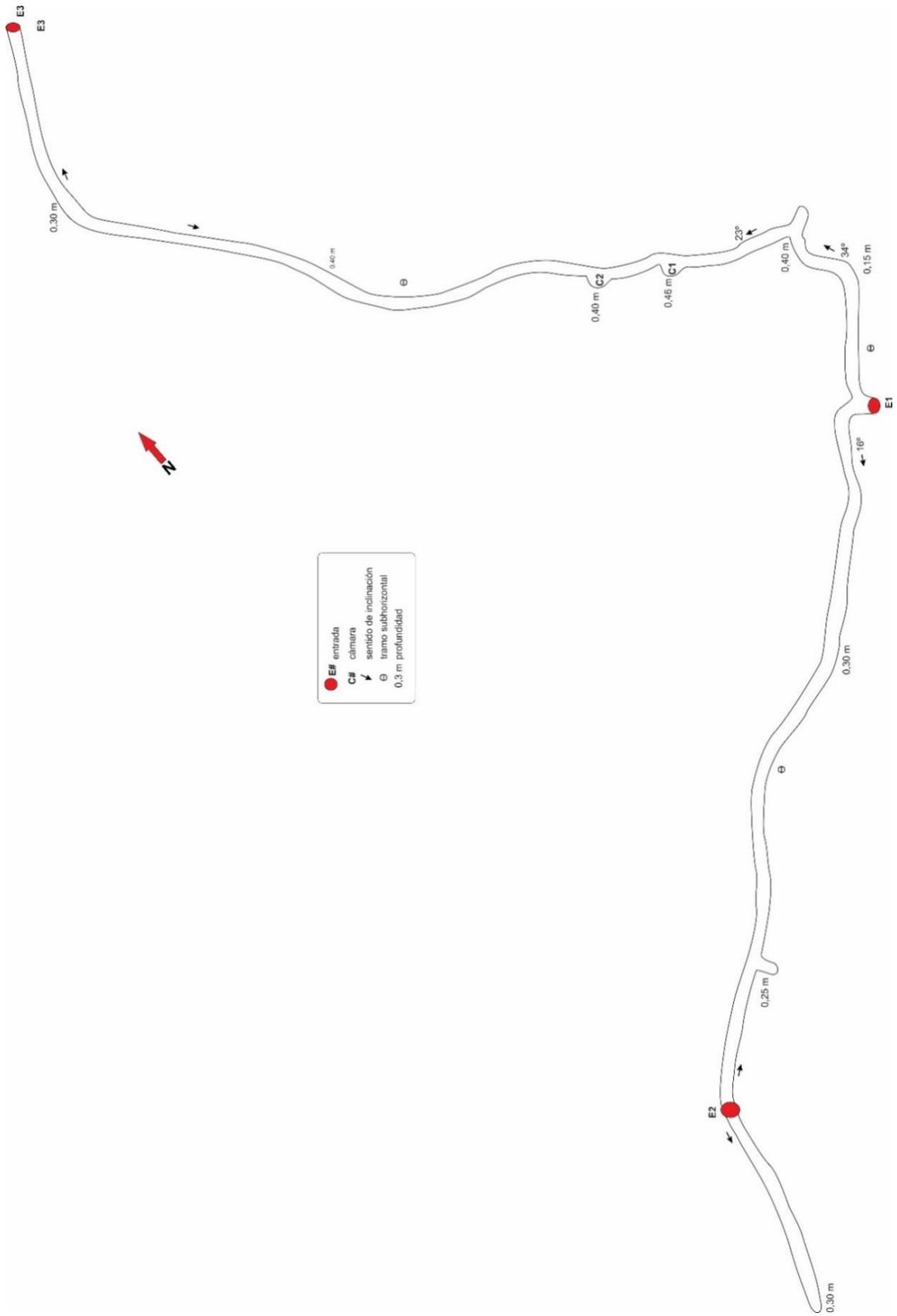
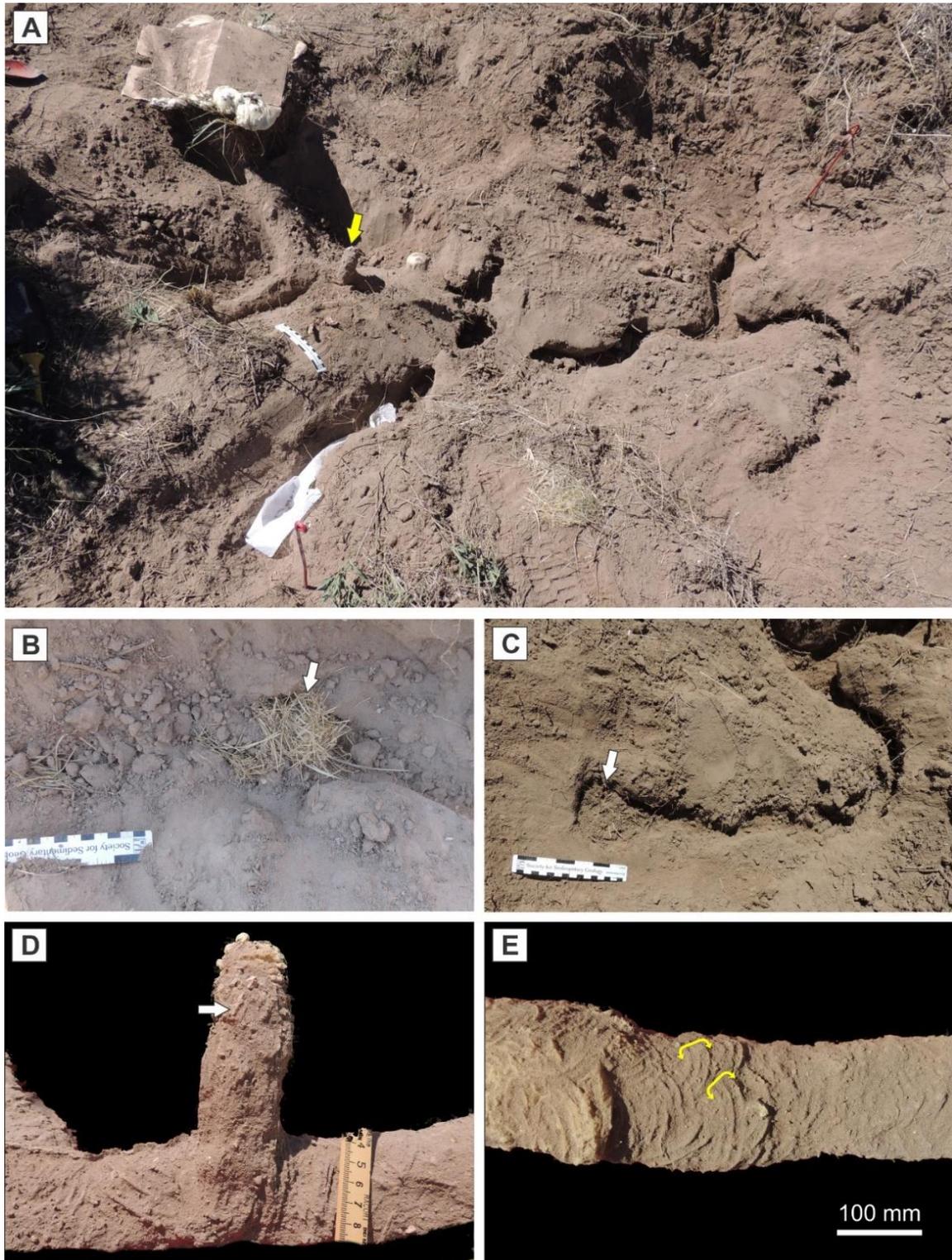


Figura 5.9. Esquema del sistema de *M. australis* del sitio V573

**Sitio V577** (Tabla 2.2, Figs. 5.10 y 5.11). Al margen de un camino vecinal se identificó este sitio en el momento en que varios individuos de *M. australis* cruzaban el camino y entraban en sus cuiseras. La vegetación estaba constituida por *P. caldenia*, *P. flexuosa*, *Condalia microphylla*, *Schinus molle*, y un estrato herbáceo formado principalmente por *Stipa brachychaeta*, *Centaurea solstitialis* y *Diplotaxis tenuifolia*. El sedimento portador era un limo mediano arenoso con selección pobre y distribución bimodal (Tabla 3.1).

Este sistema era extenso y ramificado, estaba formado por nueve entradas, las cuales eran de sección subcircular, con rangos de  $D_h = 58 - 80$  mm y  $D_v = 50 - 75$  mm. La mayoría de las entradas estaban abiertas, y cuatro de ellas estaban obliteradas con sedimento (de 100 a 300 mm de longitud) producto de colapso por agentes físicos ajenos al productor.

Las entradas conducían a rampas y túneles, que formaban un solo nivel (Fig. 5.10.A) con profundidad promedio de 0,30 m, dispuesto paralelo al camino, y cuyos extremos alcanzaban la mayor profundidad (0,72 m). El sistema registró una longitud curva de 18,56 m, en tanto que la longitud recta fue de 8,50 m, dando una tortuosidad igual a 2,18. Los túneles eran de sección planoconvexa. El  $D_h$  promedio fue de  $70,44 \pm 1,52$  mm ( $n = 22$ ; rango = 57,67 – 84,70 mm), el  $D_v$  promedio de  $57,22 \pm 2,20$  mm ( $n = 21$ ; rango = 41,74 – 79,78 mm), dando un IDR promedio igual a  $0,82 \pm 0,04$  ( $n = 22$ ; rango = 0,58 – 1,22). Se identificó una chimenea de sección cilíndrica y 105 mm de longitud, que tenía trazas de garras dispuestas longitudinalmente (Fig. 5.10.A y D). La inclinación promedio de las rampas fue de  $29,50 \pm 3,66^\circ$  ( $n = 2$ ; rango = 22 – 38°). Las bifurcaciones en Y o T formaban ángulos de 92° a 150°; y una ramificación trifurcada tenía un ángulo agudo (60°) y los restantes obtusos (112°, 96° y 132°), medidos en sentido antihorario. Se reconocieron cuatro cámaras, tres de ubicación lateral y vacías, las que tenían un  $D_h$  similar de 150 mm, rangos de  $D_v$  de 80 a 90 mm, y L de 85 a 130 mm (Fig. 5.11). La cámara terminal (Fig. 5.10.C) tenía material vegetal seco junto a sedimento suelto ( $D_h = 130$  mm,  $D_v = 60$  mm y  $L = 180$  mm). La sumatoria de todos los elementos del sistema indicaron una complejidad igual a 44. Se encontraron restos vegetales secos al final de un túnel ciego (Fig. 5.10.B) y gran cantidad de heces en un mamelón ( $D_h = 60$  mm,  $D_v = 70$  mm y  $L = 70$  mm).



**Figura 5.10.** Molde del sistema de cuevas de *M. australis* en el sitio V577. (A) Molde *in situ* en vista en planta. (B) Detalle de túnel ciego (línea punteada) con restos vegetales. (C) Cámara terminal con restos vegetales y sedimento. (D) Detalle de chimenea. La flecha blanca señala trazas de garras longitudinales. (E) Ornamentación superficial del techo. Los corchetes marcan sets alternos de trazas de garras.



Figura 5.11. Esquema del sistema de *M. australis* del sitio V577.

El piso era mayormente liso, con algunos tramos del sistema bilobulado, contenía heces y restos vegetales. En cuanto a la ornamentación superficial de las paredes

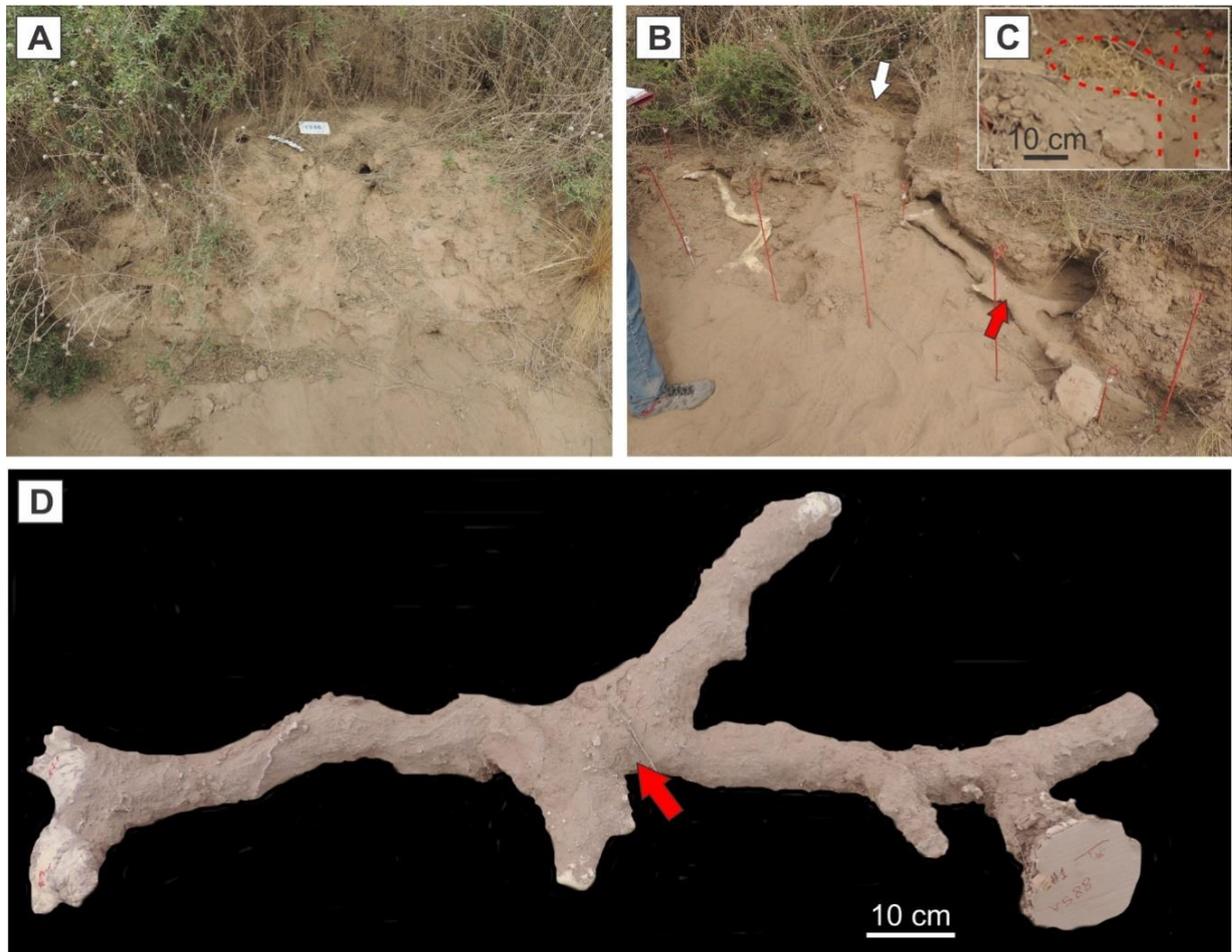
laterales y el techo de los túneles, incluye mayormente set de trazas de las garras del productor (Fig. 5.10.E) y pequeñas excavaciones de invertebrados. Los sets formados por tres crestas registraron un promedio de anchura de  $9,96 \pm 0,50$  mm ( $n= 10$ ; rango= 7,26 – 12,15 mm), la anchura promedio de las trazas de garras fue  $1,65 \pm 0,08$  mm ( $n= 30$ ; rango= 1,06 – 2,50 mm) y la separación promedio entre trazas de  $4,24 \pm 0,19$  mm ( $n= 20$ ; rango= 2,76 – 5,84 mm). Los sets de trazas forman un patrón en *chevron* alterno (Fig. 5.10.E), siendo el rango de los ángulos formados entre set de  $147^\circ$  a  $149^\circ$ .

### **Localidad:** Los Piletones

**Sitio V588** (Tabla 2.2, Figs. 5.12 y 5.13). Al costado de un camino vecinal se distinguió una colonia de *M. australis*, localizándose este sistema de cuevas con sus entradas ubicadas debajo de *P. caldenia*, *Schinus molle* y *Lycium chilense*, y entre el estrato herbáceo formado por *Coniza bonariensis* y Poáceas. El sistema se disponía paralelo al camino, con los característicos senderos entre la vegetación baja, que comunicaban las entradas, marcados principalmente con heces y restos de hojas. El sedimento portador era una arena muy fina limosa con selección pobre y distribución bimodal (Tabla 3.1).

Se identificaron 10 entradas abiertas (Fig. 5.12.A), de sección transversal subcircular, elíptica o planoconvexa, con rangos de  $D_h= 50$  a  $60$  mm y  $D_v= 50$  a  $70$  mm. Estas entradas precedían a rampas, las que conectaban con túneles sinuosos y ramificados, conformando un solo nivel (Fig. 5.12.B), que registró una profundidad máxima de  $0,70$  m. El sistema registró una longitud curva de  $9,41$  m, en tanto que la longitud recta es  $6,54$  m, dando una tortuosidad igual a  $1,44$ . Los túneles de sección planoconvexa, exhibieron un  $D_h$  promedio de  $59,81 \pm 1,64$  mm ( $n= 20$ ; rango=  $48,15 - 76,00$  mm) y un  $D_v$  promedio de  $47,44 \pm 2,25$  mm ( $n= 20$ ; rango=  $35,00 - 76,11$  mm), dando un IDR promedio que alcanzó a  $0,80 \pm 0,04$  ( $n= 20$ ; rango=  $0,59 - 1,21$ ). Las rampas tenían una inclinación promedio de  $16,50 \pm 2,66^\circ$  ( $n= 6$ ; rango=  $8^\circ - 25^\circ$ ). Las bifurcaciones en Y o T formaban ángulos entre  $70^\circ$  y  $152^\circ$ , en tanto que la única trifurcación (Fig. 5.12.D) medida incluía un ángulo agudo ( $60^\circ$ ), uno obtuso ( $118^\circ$ ) y dos casi ortogonales ( $95^\circ$  y  $87^\circ$ ). Se encontraron cuatro cámaras (Figs. 5.12.B-C), dos de ubicación lateral ( $D_h= 100$  y  $130$  mm,  $D_v= 65$  y

70 mm, L= 200 y 100 mm), una terminal (Dh= 90 mm, Dv= 70 mm y L= 220 mm) y la restante en una ramificación (Dh= 125 mm, Dv= 62 mm y L= 240 mm). La cámara en la bifurcación estaba vacía, en tanto las otras tres contenían pasto seco que tapizaba las paredes laterales y el piso. La sumatoria de todos estos elementos indicaron una complejidad igual a 44. El piso era en algunos tramos bilobulados y en su mayoría liso, con heces y escasos restos vegetales. En las paredes laterales y el techo moldeados quedaron registradas las trazas de las garras, aunque en algunos sectores se encuentran enmascaradas por abundantes excavaciones de invertebrados. El promedio de la anchura de los sets formados por tres trazas fue de  $11,06 \pm 0,46$  mm (n= 10; rango= 9,00 – 13,40 mm), la anchura promedio de las trazas de garras de 1,91 mm (n= 30; rango= 1,06 – 2,63 mm) y la separación promedio entre trazas de  $4,64 \pm 0,16$  mm (n= 20; rango= 3,48 – 5,73 mm).



**Figura 5.12.** Molde del sistema de cuevas de *M. australis* en sitio V588. (A) Sitio sin vegetación donde se visualizan varias entradas. (B) Parte moldeada del sistema en vista lateral. La flecha roja marca una trifurcación y la blanca señala cámara terminal. Escala: Las estacas están colocadas a 50 cm de distancia. (C) Detalle de cámara terminal con restos vegetales (línea punteada roja). (D) Molde retirado. La flecha indica la trifurcación.

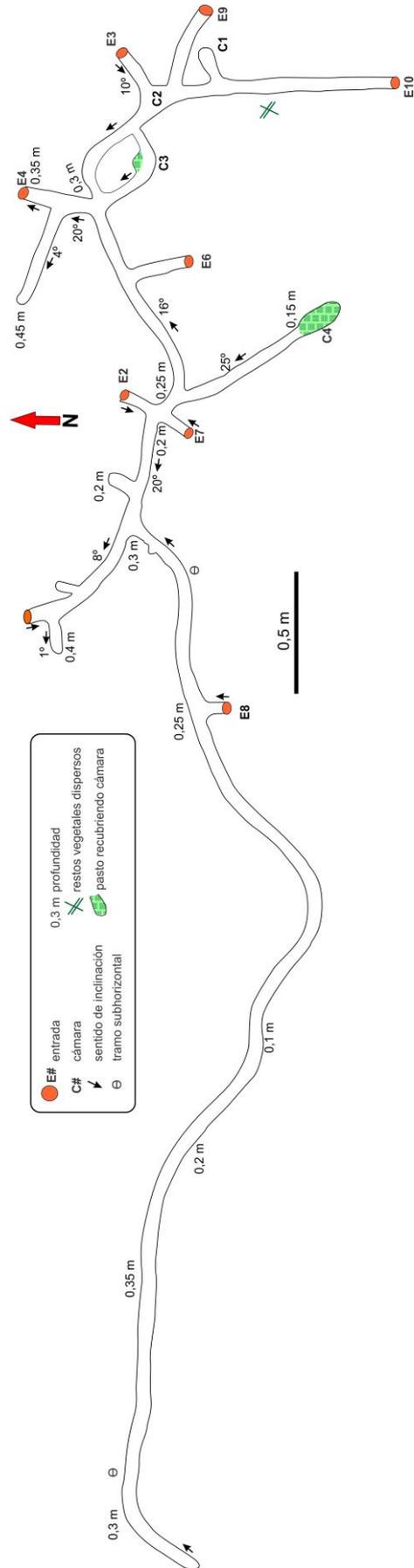
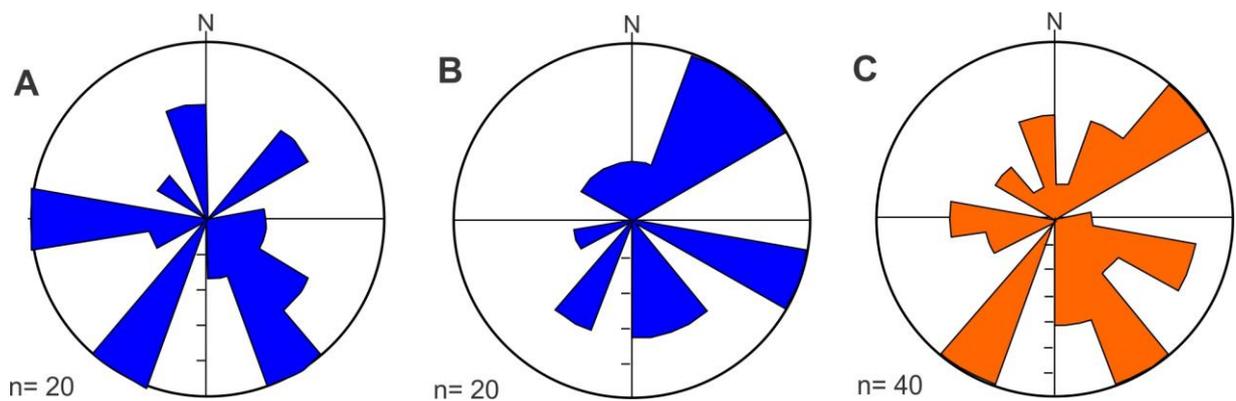


Figura 5.13. Esquema del sistema de *M. australis* del sitio V588.

### Orientación de las entradas de *Microcavia australis*

La orientación de las entradas en los sistemas del monte, los que se asocian a *nabkhas* se disponen hacia el sureste y suroeste (Fig. 5.14.A). Aquellos sistemas del espinal (Fig. 5.14.B) parecen ubicarse preferentemente en los cuadrantes sureste y noreste. La compilación de toda la información sugiere que las entradas se orientan más raramente hacia el noroeste (Fig. 5.14.C).



**Figura 5.14.** Diagramas en rosa de las entradas de los sistemas de *M. australis*. (A) Sistemas del monte. (B) Sistemas del espinal. (C) Compilación de todos los sistemas estudiados. Notar que los diferentes esquemas tienen distinta escala.

Sitio	Entradas	Cámara	Lc (m)	PM (m)	To	Co	Dh (mm)	Dv (mm)	IDR	Niveles	Incl (°)	AS (mm)	AT (mm)	ST (mm)
<b><i>Microcavia australis</i> - Monte</b>														
356	6	3	3,80	0,92	1,83	21	78,22	64,17	0,83	2	22,50	12,29	1,86	5,43
V541	10	6	22,35	0,80	3,60	50	115,37	79,31	0,71	2	24,20	16,70	3,57	7,34
V584	8	4	8,71	0,56	3,32	31	90,25	64,49	0,73	2	23,33	11,03	1,87	5,44
<b><i>Microcavia australis</i> - Espinal</b>														
V573	3	2	14,71	0,46	1,79	14	59,44	49,67	0,84	1	24,33	9,89	1,95	4,42
V577	9	4	18,56	0,72	2,18	44	70,44	57,22	0,82	1	29,50	9,96	1,65	4,24
V588	10	4	9,41	0,70	1,44	44	59,81	47,44	0,80	1	16,50	11,06	1,91	4,64

Tabla 5.1. Resumen datos cuantitativos de cuevas de Caviidae. Lc: Longitud curva, PM: Profundidad máxima, To: Tortuosidad, Co: Complejidad, Dh: Diámetro horizontal, Dv: Diámetro vertical, IDR: Índice de diámetro relativo, Incl: Inclinación de las rampas de entrada, AS: Anchura set, AT: Anchura traza, ST: Separación entre trazas.

## Capítulo 6

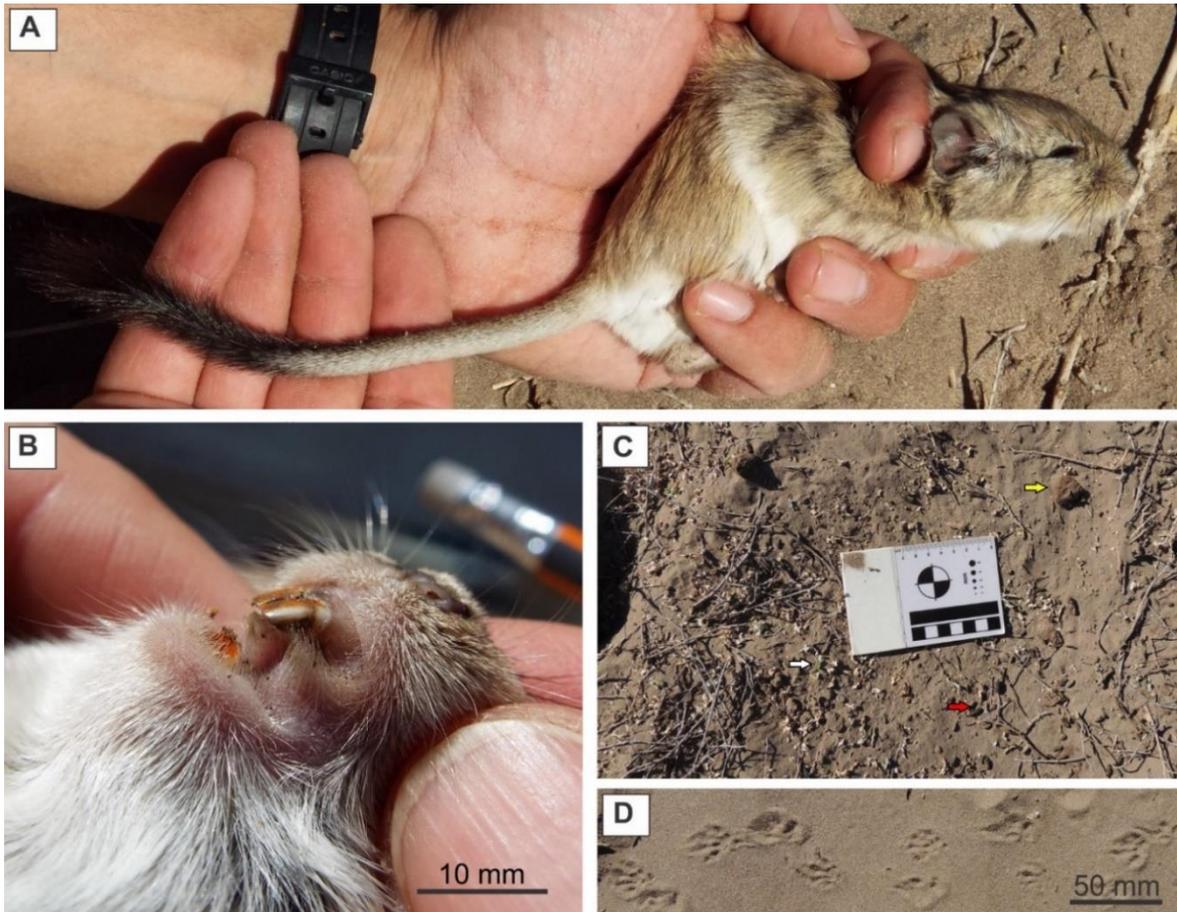
### SISTEMAS DE EXCAVACIONES DE OCTODONTIDAE (RODENTIA): *TYMPANOCTOMYS BARRERAE*

#### ASPECTOS DE LA BIOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN

Los roedores incluidos en la Familia Octodontidae tienen una distribución geográfica muy restringida en América del Sur, encontrándose entre los 10° y 40° de latitud sur y principalmente en la región andina o preandina (Mares y Ojeda, 1981). Esta familia incluye varios roedores con un rango de masa corporal promedio entre 82 g, para *Tympanoctomys barrerae*, y 140 g, para *Octodon degus* (Molina, 1782) (ver Vasallo y Echeverría, 2009). Presentan distintas adaptaciones a la fosorialidad, desde los que construyen cuevas complejas hasta aquellos que viven en pasadizos entre la vegetación; pudiendo reconocerse un continuo de formas de vida, desde las estrictamente subterráneas, como *Spalacopus cyanus* hasta otras que viven en cuevas o refugios, pero forrajean en la superficie. Son herbívoros, algunos comen vegetación herbácea y arbustiva variada; mientras que otros tienen una dieta muy especializada de vegetación halófila. Este grupo de roedores caviomorfos se registran desde el Oligoceno tardío, en tanto que el primer registro del género *Tympanoctomys* corresponde al Pleistoceno (Verzi *et al.*, 2002; Gallardo *et al.*, 2013). Este último género está altamente especializado para vivir en ambientes desérticos con diversas adaptaciones ecomorfofisiológicas tales como, bulas timpánicas infladas, heces secas, riñones que producen orina concentrada (Díaz y Ojeda, 1999), coloración pálida, hábitos nocturnos y fosoriales. Las especializaciones que comparten los representantes de este taxón sugieren convergencia con los Muridae de África (*Psammomys obesus* Cretzschmar, 1828) y Asia [*Rombomys opimus* (Lichtenstein, 1823)], y los Heteromyidae [*Dipodomys microps* (Merriam, 1904)] de América del Norte (Redford y Eisenberg, 1992; Ojeda *et al.*, 1999).

Según Ojeda *et al.* (2018), dentro del género *Tympanoctomys* se reconocen actualmente cuatro especies vivientes *T. barrerae* (Lawrence, 1941), *T. aureus* (Mares *et al.*, 2000), *T. kirchnerorum* Teta *et al.*, 2014, *T. loschalchalerosorum*

(Mares *et al.*, 2000); y una extinta *T. cordubensis* (Ameghino, 1889) del Pleistoceno. Tanto *T. aureus* como *T. loschalchalersorum* han sido considerados, por otros autores, afines o indiferenciables de *T. barrerae* (por ejemplo, Suárez-Villota *et al.*, 2016; Pérez *et al.*, 2017). La rata vizcacha colorada (*T. barrerae*) es endémica de las provincias fitogeográficas del monte y patagónica, con registros dentro de la provincia de La Pampa (Justo *et al.*, 1985; Ojeda *et al.*, 1996, 2007; Torres *et al.*, 2003; Gallardo *et al.*, 2009, Ojeda, 2010; Bernardis *et al.*, 2013). Su distribución actual, de acuerdo con la revisión del género propuesta por Ojeda *et al.* (2018), comprende tres localidades de la provincia de La Pampa (Lihue Calel, Casa de Piedra y Gran Salitral), seis en Mendoza, dos en Neuquén y dos en San Juan. *Tympanoctomys barrerae* habita cuencas salinas y dunas arenosas, asociado a matorrales halófitos; dando una distribución en parches, con baja densidad poblacional. La rata vizcacha colorada es de tamaño pequeño (Fig. 6.1 A), el macho tiene una masa corporal promedio de 91 g y la hembra 88 g (Díaz *et al.*, 2000). Es una especie solitaria, fosorial y vive en complejos sistemas de túneles. *Tympanoctomys barrerae* se alimenta en superficie de tallos y hojas de arbustos halófitos; principalmente *Atriplex*, *Suaeda*, *Heterostachys* y *Allenrolfea* (Ojeda y Tabeni, 2009; Ojeda *et al.*, 1996, 2018). Según Torres-Mura *et al.* (1989) tiene una fuerte especialización dietaria con *Heterostachys ritteriana*. Dietas similares con alto consumo de arbustos halófitos se describieron para los roedores del desierto, tales como *D. microps* (rata canguro de Norteamérica) y *P. obesus* (rata obesa de África). *Tympanoctomys barrerae* retira los cristales de sal de la superficie de las hojas antes de su ingestión. Para ello usa unas cerdas rígidas que posee detrás de los incisivos superiores (Fig. 6.1 B) que son exclusivas de esta especie (Mares *et al.*, 1997a; Ojeda y Tabeni, 2009). Estas cerdas le dan ventaja para esta limpieza, pues utilizan menos tiempo que las especies convergentes de Norteamérica y África (Giannoni *et al.*, 2000). *Tympanoctomys barrerae* tiene la capacidad para construir cuevas complejas (así como *T. aureus*), y utiliza las garras para excavar (*scratch-digger*), aunque no presenta modificaciones substanciales en sus atributos músculo-esqueléticos (Lessa *et al.*, 2008; Pérez *et al.* 2017). No existe en la literatura información detallada sobre su manera de excavar.



**Figura 6.1.** *Tympanoctomys barrerae* y los rastros de su presencia. (A) Individuo capturado. (B) Detalle de las cerdas del paladar. Foto gentileza de M. Santillán. (C) Rasgos diagnósticos de las cuevas, incluyendo orina semisólida (flecha amarilla), heces (flecha roja) y restos de alimentos (flecha blanca). (D) Detalle de rastrillada.

A continuación, se describen los sistemas de cuevas con información registrada en el campo, medición de los moldes y esquemas; más la información sedimentológica. La información resumida está compilada en la Tabla 6.1, en tanto que los datos originales se consignan en el Apéndice 1.2. Además, se analizan los datos de orientación de las entradas de los sistemas de cuevas.

## RESULTADOS

### Rasgos diagnósticos para identificar cuevas de *Tympanoctomys barrerae* en el campo

Los sistemas de cuevas de este octodóntido se encontraron siempre en montículos de arena estabilizados por arbustos halófitos (*nabkhas*), los que se localizan en una

franja que rodea la planicie areno-fangosa del salitral. Los indicios que permitieron identificar la presencia de *T. barrerae* fueron los senderos que comunicaban entradas externamente, en la que se observó la característica orina semisólida de color marrón, heces elípticas, abundancia de restos parcialmente comidos de hojas y ramas de halófitas y abundantes pisadas (Figs. 6.1.C y D).

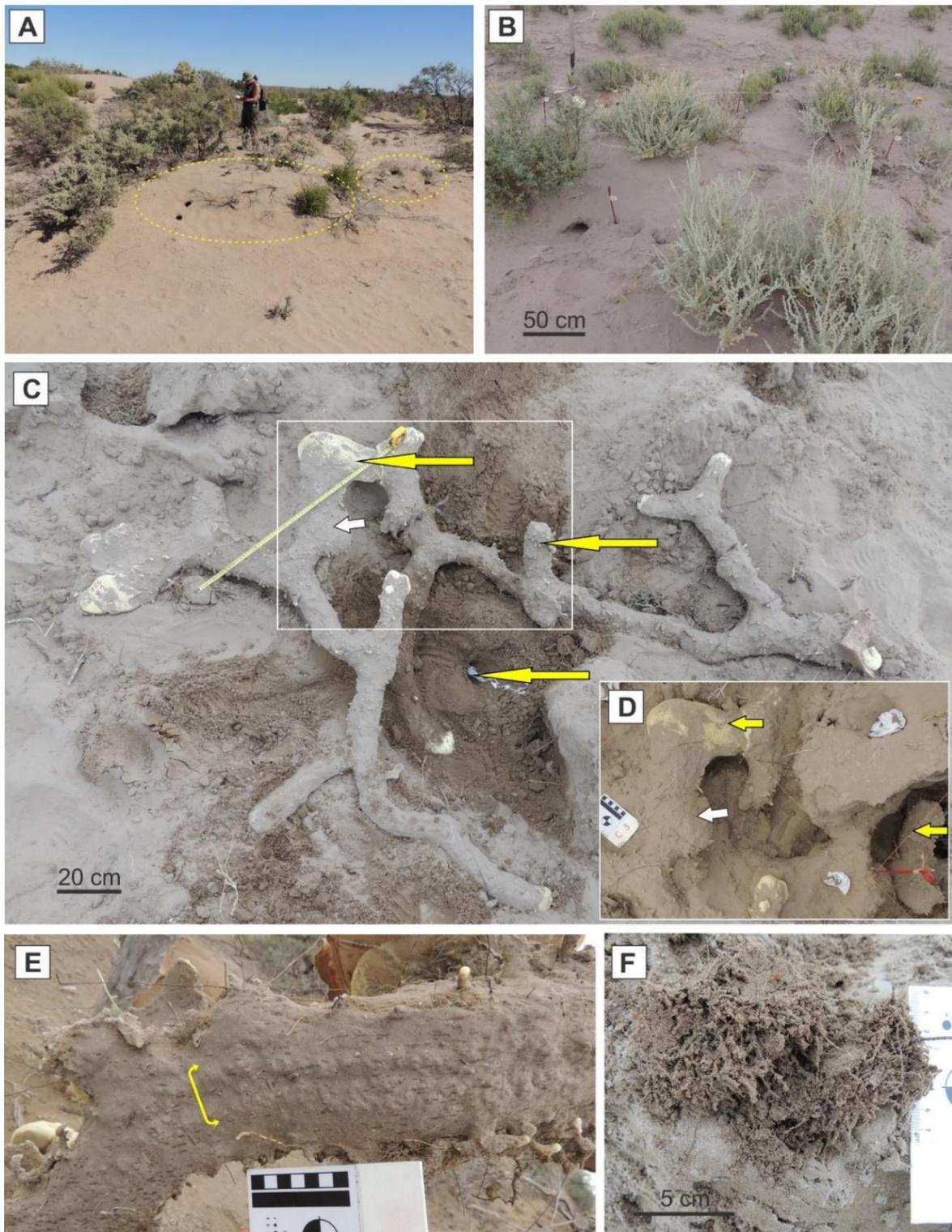
### **Cuevas de *Tympanoctomys barrerae***

Provincia fitogeográfica: Monte

**Localidad:** La Porfía

En el área de *nabkhas* que rodea la duna parabólica es donde se identificaron los sistemas de cuevas de *T. barrerae*, con los túneles vinculados estrechamente con las raíces de la vegetación halófitas. En dos de los sistemas moldeados se reconoció un sistema principal y uno satélite, este último formado por una a cuatro entradas y túneles simples (Fig. 6.2.A). A continuación, se describen con detalle los sistemas principales.

**Sitio 726** (Tabla 2.2, Figs. 6.2 y 6.3). Este sistema de cuevas se encontraba en una *nabkha* de forma elongada que presentaba un sector proximal más ancho y alto, y la parte distal aguzada. Registró 3,30 m de longitud y 2 m de anchura, estando la vegetación compuesta por *Atriplex undulata*, *Suaeda divaricata*, *Chuquiraga erinacea*, *Senecio* sp., *Heterostachys ritteriana* y *Salsola kali* (Fig. 6.2.B). La orientación del eje mayor de la *nabkha* era N 40°. Las entradas se encontraban próximas a la base de los arbustos. Luego de colocar las trampas se capturó una hembra adulta cuya masa corporal fue de 104 g. El sedimento portador era una arena muy fina moderadamente bien seleccionada con distribución unimodal (ver 728 en Tabla 3.1). Durante la excavación del sistema se identificaron otros ocupantes ocasionales, tales como un ejemplar de Tenebrionidae (Coleoptera) y otro de *Liolaemus gracilis* (Bell, 1843) (Squamata: Liolaemidae). Luego de capturar el individuo de *T. barrerae* que ocupaba el sistema y quedar éste deshabitado por una noche, se encontraron dos ejemplares juveniles de *Microcavia australis* (Rodentia: Cavidae) en su interior.



**Figura 6.2.** Molde del sistema de cuevas de *T. barrerae* en el sitio 726. (A) Sistemas principal y satélite (línea de puntos amarilla). La persona mide 1,65 m de altura. (B) Vegetación de la *nabkha*, las estacas señalan las entradas. (C) Vista lateral de los niveles del sistema moldeado luego de ser excavado. (D) Detalle de la superposición de niveles en vista en planta. Las flechas amarillas señalan los niveles y la blanca indica una cámara lateral. (E) Piso con huellas superpuestas. El corchete señala las dos hileras. (F) Detalle de túnel relleno con raíces y sedimento.

El sistema constaba de 13 entradas abiertas, con sección transversal elíptica, que tenían a su alrededor abundantes heces, orina semisólida y restos de follaje de *A. undulata*. Las entradas registraron rangos de  $D_h = 74 - 100$  mm y  $D_v = 72 - 98$  mm, algunas de ellas estaban agrandadas; siendo estas medidas aproximadas. El sistema era muy complejo y constaba de tres niveles: superior, intermedio e inferior (Figs. 6.2.C.D y 6.3). El nivel superior incluía las entradas que conducían a rampas, las que se continuaban con túneles ramificados; algunos de ellos conformando dos circuitos cerrados. Se reconocieron cinco túneles laterales ciegos, uno de ellos con su extremo final relleno con raíces y sedimento sueltos (Fig. 6.2.F); otro aumentaba su inclinación constituyendo una rampa marcadamente empinada ( $49^\circ$ ). Una de las rampas de entrada, incrementaba su inclinación de  $15$  a  $28^\circ$ , y se disponía por debajo del nivel superior formando así el nivel intermedio, alcanzando una terminación ciega  $0,52$  m de profundidad. El nivel inferior, ubicado por debajo de los anteriores, estaba formado por una rampa sinuosa que describía un espiral con terminación ciega, cuyos  $150$  mm finales estaban rellenos con raíces y sedimento. Este nivel alcanzó la profundidad máxima del sistema ( $0,55$  m). La longitud curva del sistema fue de  $16,92$  m, en tanto que la longitud recta registró  $3,60$  m, dando una tortuosidad igual a  $4,70$ . Los túneles, con sección transversal planoconvexa, registraron los siguientes valores promedio para el  $D_h$  de  $81,40 \pm 3$  mm ( $n = 14$ ; rango =  $64 - 102$  mm), el  $D_v$  de  $58,60 \pm 2,60$  mm ( $n = 14$ ; rango =  $44 - 84$  mm), siendo el IDR promedio igual a  $0,70 \pm 0$  ( $n = 13$ ; rango =  $0,55 - 0,90$ ). La inclinación promedio de las rampas con respecto a la horizontal fue de  $31,67 \pm 4,90^\circ$  ( $n = 9$ ; rango =  $15^\circ - 49^\circ$ ). Las bifurcaciones, con forma de Y o de T, registraron ángulos entre  $53^\circ$  y  $132^\circ$ . Se identificaron cinco mamelones laterales con  $D_h$  que oscilaron entre  $50$  y  $75$  mm y de  $30$  a  $75$  mm de longitud. Otros elementos reconocidos fueron dos cámaras laterales vacías, con  $D_h = 178$  y  $170$  mm,  $D_v = 67$  y  $80$  mm y longitudes de  $134$  y  $180$  mm, respectivamente. Ambas cámaras estaban ubicadas a  $0,50$  m de profundidad, en los niveles intermedio e inferior respectivamente. La suma de todos los elementos que conformaban este sistema mostró una alta complejidad, alcanzando un valor de  $63$ . Se diferenciaron dos texturas superficiales: la ornamentación primaria donde las trazas de garras (bioglifos) estaban bien definidas, y la ornamentación secundaria constituida por abundantes excavaciones de invertebrados que obliteraban las trazas de garras.

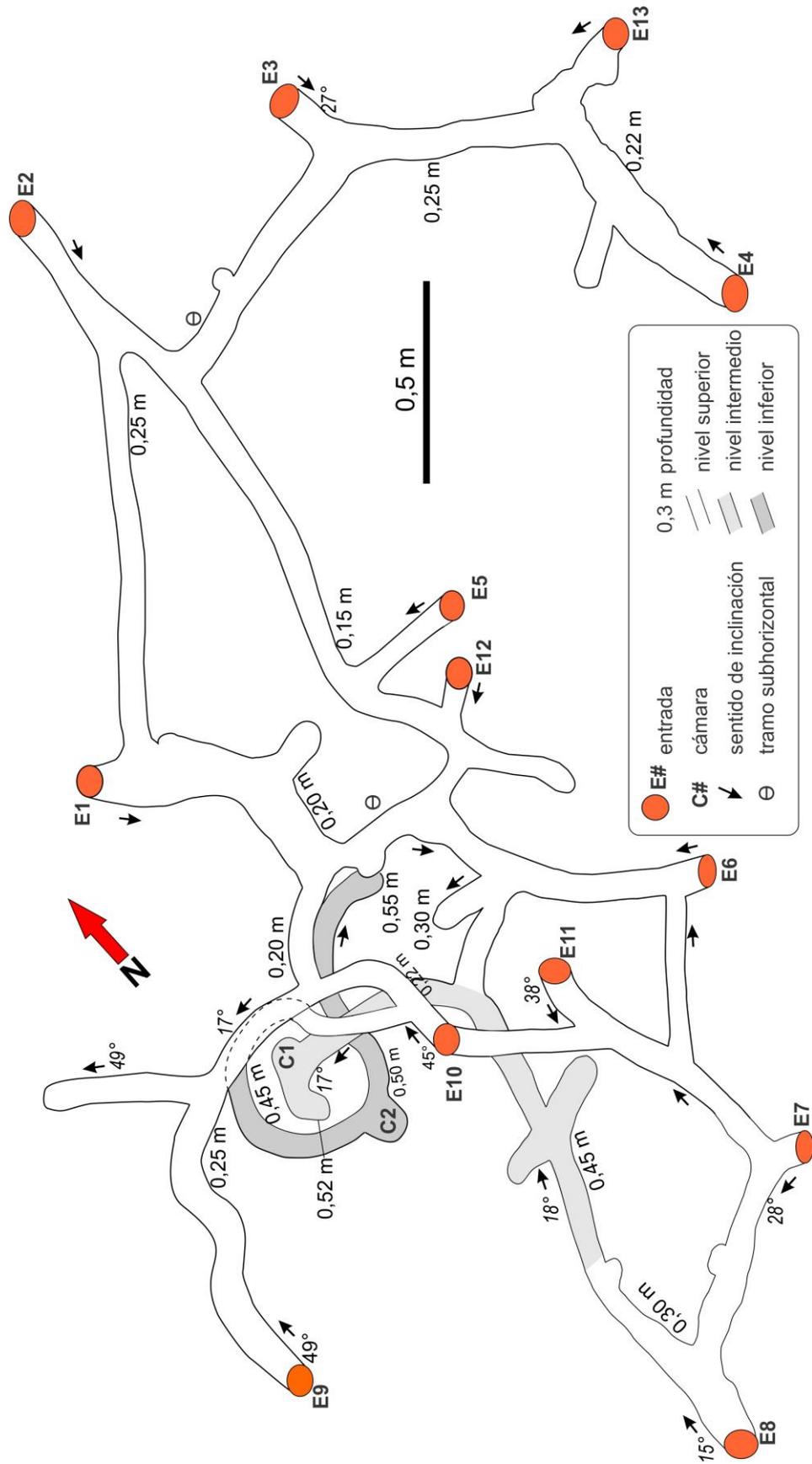
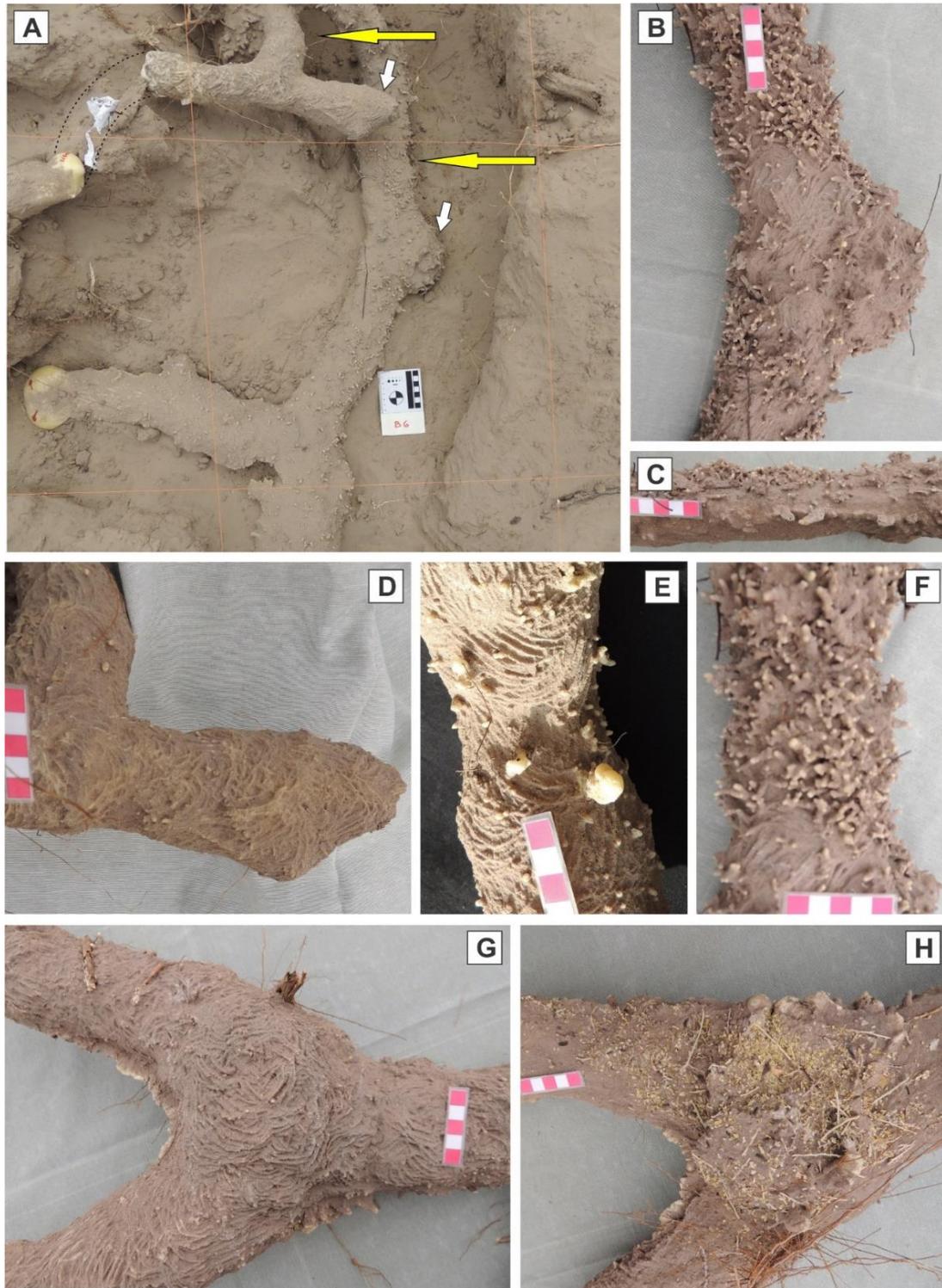


Figura 6.3. Diagrama a escala del sistema de *T. barrerae* del sitio 726.

Los sectores del túnel con la última textura aparecen generalmente con un diámetro horizontal mayor. El piso era en su mayoría liso, con heces y restos de hojas y ramas de *A. undulata*, *H. ritteriana* y *S. kali*. En un sector de la parte moldeada se preservaron dos hileras de huellas superpuestas (siendo el rango del ancho de cada huella de 12,8 – 14 mm y la longitud de 37 mm), originando un esbozo de bilobulación (Fig. 6.2.E). En laterales y techo de los túneles moldeados se registraron sets de cuatro trazas de garras; siendo la anchura del set promedio de  $14,01 \pm 0,44$  mm (n= 10; rango= 11,50 – 15,80 mm), la anchura promedio de trazas de garras igual a  $2,49 \pm 0,08$  mm (n= 40; rango= 1,40 – 3,90 mm) y la separación promedio entre trazas de  $3,74 \pm 0,08$  mm (n= 30; rango= 2,70 – 4,70 mm).

**Sitio 728** (Tabla 2.2, Figs. 6.4 y 6.5). La vegetación que sirvió como estabilizadora de esta *nabkha* estaba formada principalmente por *A. undulata* y *S. divaricata*, así como algunos ejemplares de *S. kali*, *H. ritteriana* y *Senecio* sp. Las mediciones del montículo indicaron 4,10 m de longitud y 2,60 m de anchura, siendo la orientación de su eje mayor de N 20°. En la base de los arbustos se identificaron varias entradas, en una de ellas se capturó una hembra adulta, cuya masa corporal era de 86 g. El sedimento portador era una arena muy fina moderadamente bien seleccionada con distribución unimodal (Tabla 3.1).

Este sistema constaba de 11 entradas abiertas, las cuales presentaban sección subcircular o planoconvexa, algunas de ellas agrandadas o colapsadas; registrándose rangos de Dh de 55 – 95 mm y de Dv de 40 – 85 mm. Cada una de estas entradas conducían mediante rampas a túneles sinuosos y ramificados, los cuales describían circuitos cerrados, dispuestos en dos niveles (Fig. 6.4.A), que se superponían y entrecruzaban. Dos circuitos estaban en el nivel superior, otro estaba formado por túneles de ambos niveles y dos circuitos pertenecían al nivel inferior, el que alcanzaba la profundidad máxima del sistema de 0,50 m (Fig. 6.5). Ocho entradas comunicaban el nivel superior con la superficie, en tanto que las tres restantes llegaban al nivel inferior. El sistema registró una longitud curva de 19,21 m, en tanto que la longitud recta medida fue de 8,34 m, dando una tortuosidad igual a 2,30.



**Figura 6.4.** Sistema de cuevas de *T. barrerae* en el sitio 728. (A) Parte del molde *in situ* mostrando dos niveles (flechas amarillas) y dos cámaras (flechas blancas). (B) Cámara lateral y ornamentación superficial primaria y secundaria. (C) Túnel de sección planoconvexa en vista lateral. (D) Detalle de ornamentación superficial con trazas de garras en cámara terminal. (E) Ornamentación superficial primaria conformando sets de trazas de garras. (F) Ornamentación superficial secundaria. (G) Cámara en intersección. (H) Detalle del piso de la cámara de G mostrando restos vegetales (mayormente *Atriplex*). Las divisiones de las escalas corresponden a 1 cm.

Fue posible diferenciar tramos de túneles con sección transversal subcircular a elíptica o planoconvexa (Fig. 6.4.C), con ornamentación superficial formada por trazas de garras bien definidas (ornamentación superficial primaria, Fig. 6.4.D y E), y túneles con sección transversal planoconvexa o elíptica aplanada, donde la ornamentación superficial estaba formada principalmente por pequeñas excavaciones de invertebrados (ornamentación superficial secundaria, Fig. 6.4.F). Los túneles registraron un Dh promedio de  $90,20 \pm 4,40$  mm ( $n= 18$ ; rango= 64 – 128 mm) y un Dv promedio de  $59,40 \pm 1,90$  mm ( $n= 18$ ; rango= 46 – 75 mm), dando un IDR promedio igual a  $0,69 \pm 0,04$  ( $n= 18$ ; rango= 0,39 – 1,03). Se identificaron 11 mamelones, de los cuales sólo se midieron los seis de mayor desarrollo, los que tenían los siguientes rangos de medidas: Dh de 58 a 97 mm, Dv de 41 a 73 mm y L de 30 a 55 mm. Las rampas registraron una inclinación promedio con respecto a la horizontal de  $30,57 \pm 6,16^\circ$  ( $n= 7$ ; rango=  $20^\circ$  –  $65^\circ$ ). Las bifurcaciones, con forma de Y (Figs. 6.4.G y 6.6.E) o de T (Fig. 6.6.F) registraron ángulos entre  $63^\circ$  a  $147^\circ$ . Se reconocieron cinco cámaras, cuatro en el nivel superior y una en el nivel inferior. En cuanto a su ubicación, tres de ellas eran laterales (Fig. 6.4 B), de forma elíptica y sección transversal planoconvexa, con rangos de Dh= 160 – 180 mm, Dv= 55 – 85 mm y L de 150 y 330 mm; una se encontraba en una ramificación en Y (Figs. 6.4.G y H), cuyas dimensiones fueron Dh= 105 mm, Dv= 110 mm y L= 186 mm y otra de ubicación terminal (Fig. 6.4.D) con forma elíptica, con Dh= 116 mm, Dv= 62 mm y L de 190 mm. Las cámaras estaban vacías, algunas con el piso limpio y otras con restos de hojas y ramas de *A. undulata* y *H. ritteriana*, así como heces dispersas (Fig. 6.4.H). La suma de todos los elementos que conformaban este sistema indicó una complejidad igual a 63. El piso de los túneles era liso, con heces de distinto tamaño y restos de hojas y ramas de halófitas. Las trazas de las garras, estaban agrupadas en sets de cuatro crestas; siendo el promedio de la anchura del set de  $14,04 \pm 0,49$  mm ( $n= 10$ ; rango= 12,10 – 15,80 mm), la anchura promedio de trazas de garras igual a  $2,39 \pm 0,08$  mm ( $n= 40$ ; rango= 1,30 – 3,50 mm), y la separación promedio entre trazas de  $3,79 \pm 0,15$  mm ( $n= 30$ ; rango= 2,50 – 5,40 mm).

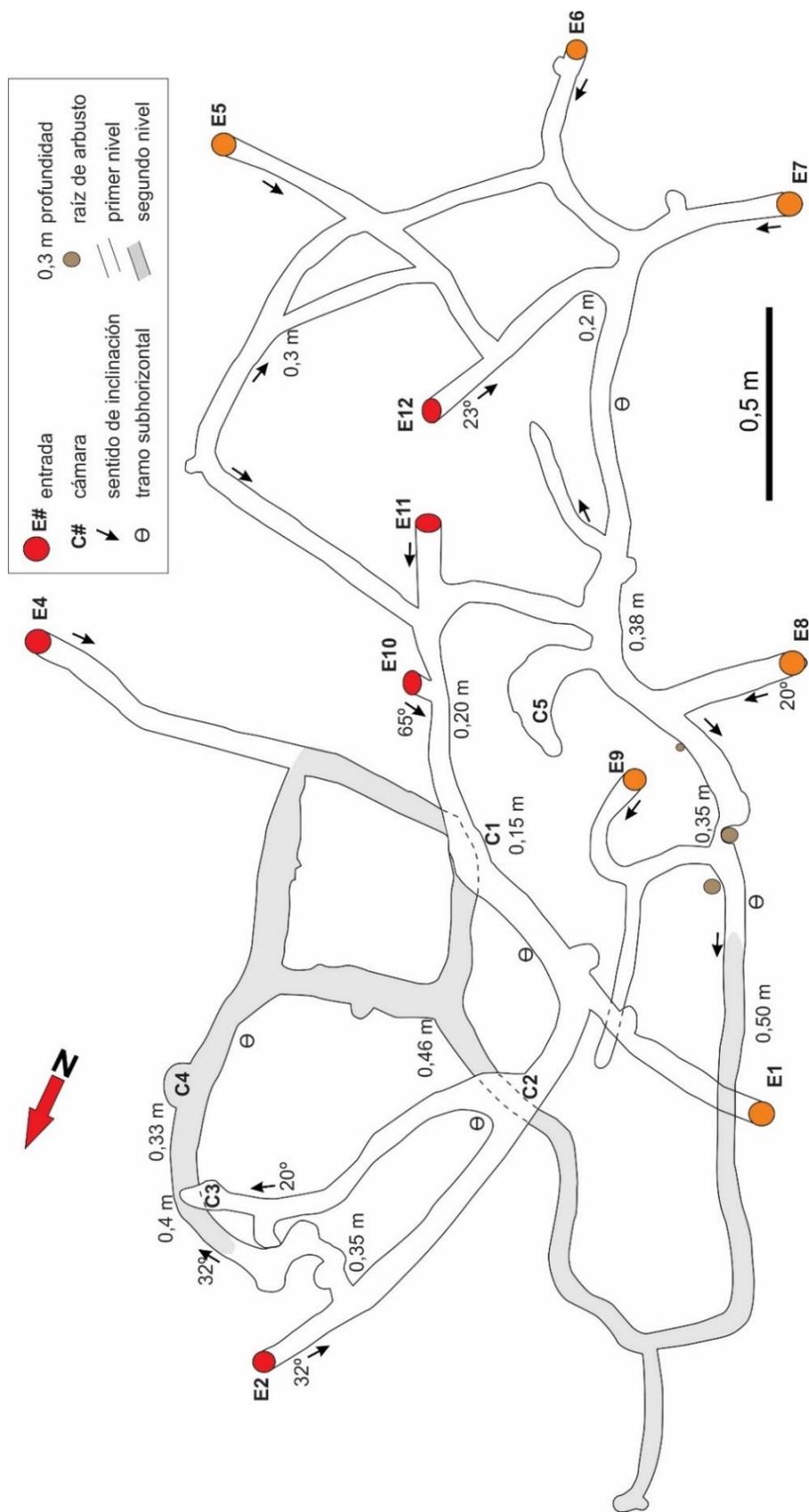
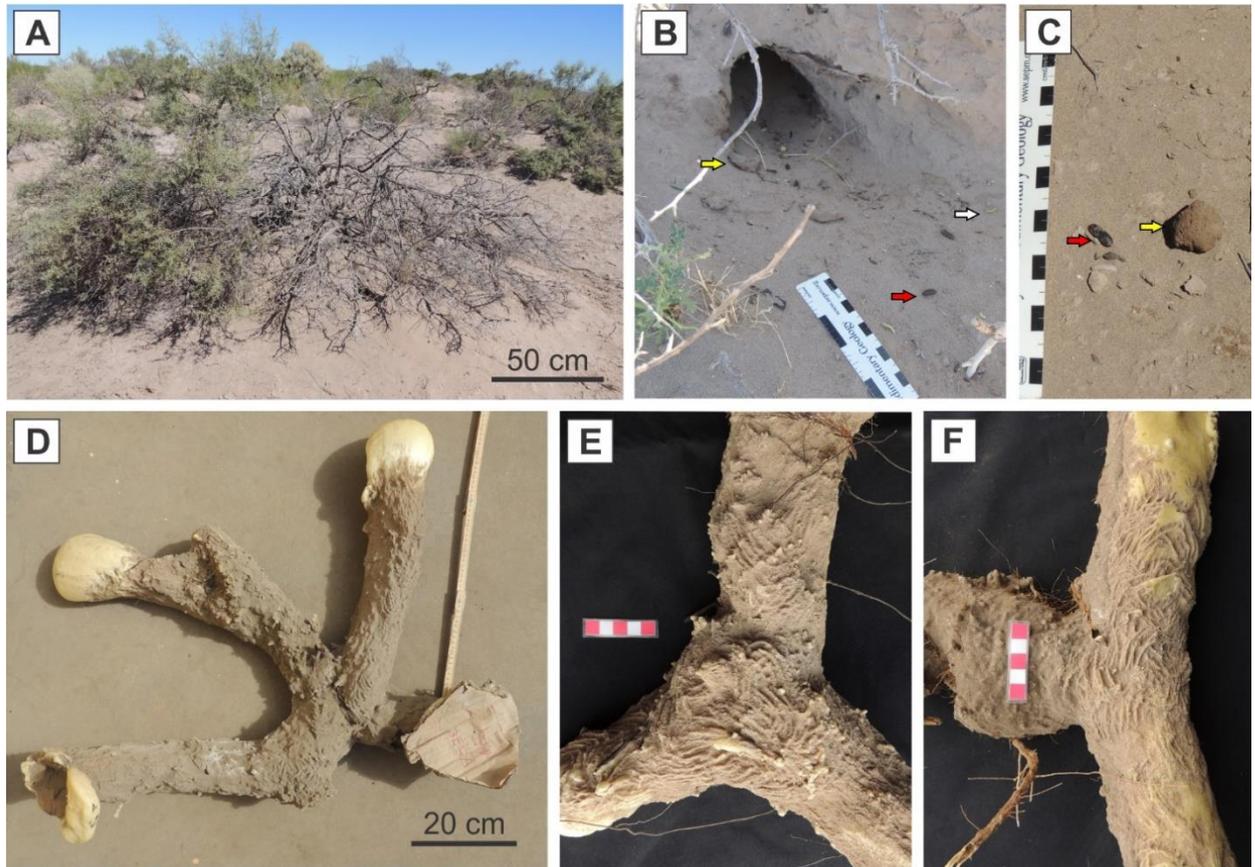


Figura 6.5. Diagrama a escala del sistema de *T. barrerae* del sitio 728.

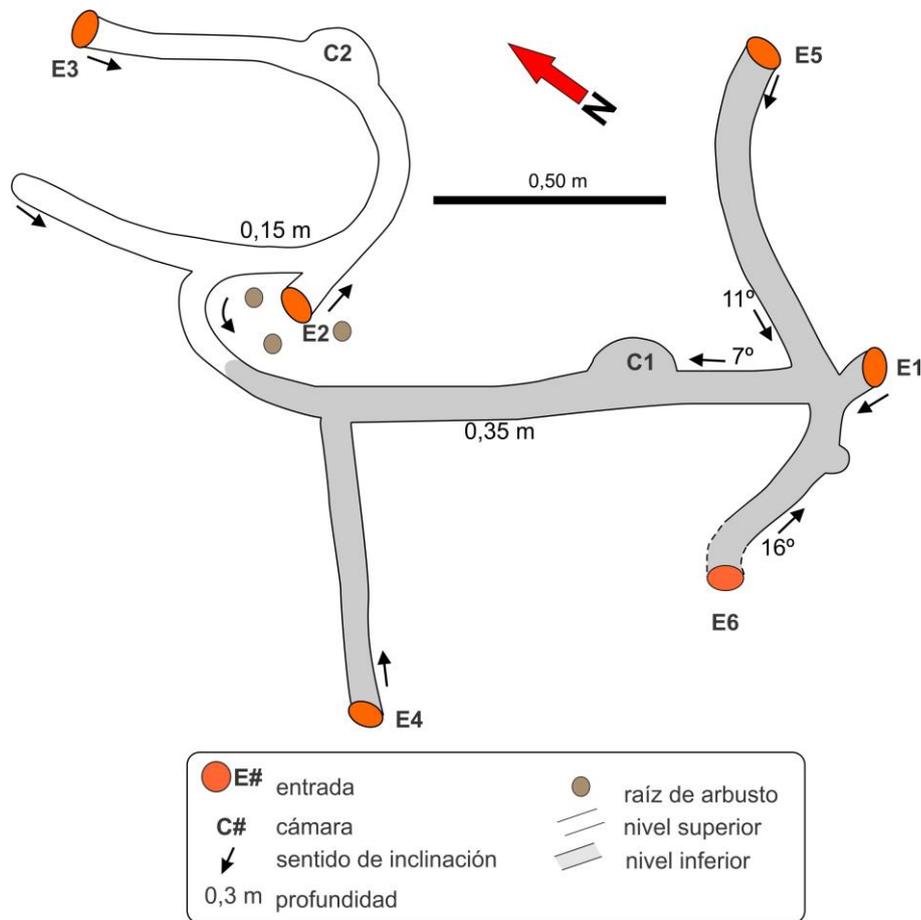
**Sitio V578** (Tabla 2.2, Figs. 6.6 y 6.7). En una *nabkha* de menor desarrollo que la anterior (2,60 m de largo y 1,80 m de anchura), cuya orientación era N 212°, se identificaron los rasgos diagnósticos de la presencia de *T. barrerae* (Fig. 6.6.C), encontrando varias entradas asociadas a la base de los arbustos (Fig. 6.6.A y B). Dicha vegetación estaba formada principalmente por *S. divaricata*, algunos *S. kali* y *Solanum* sp.; estando parte de la vegetación seca. El sedimento portador era una arena muy fina moderadamente bien seleccionada con distribución unimodal (ver 728 en Tabla 3.1).

El sistema de cuevas estaba formado por seis entradas, las cuales tenían en su mayoría, sección transversal elíptica y una planoconvexa, con rangos de Dh de 70 – 75 mm y Dv de 75 – 90 mm. Las entradas conducían mediante rampas a túneles ramificados, dispuestos en dos niveles (Fig. 6.7). El nivel superior formado por dos entradas cuyas rampas se continuaban con túneles que describían una U, con uno de los extremos con terminación ciega. Este nivel alcanzaba una profundidad de 0,15 m. A través de una rampa se disponía el nivel inferior, el cual estaba constituido por cuatro entradas, con rampas y túneles sinuosos y ramificados. Este nivel registró la profundidad máxima de 0,35 m. El sistema tenía una longitud curva de 5,53 m, en tanto que la longitud recta era 2 m, dando una tortuosidad de 2,76. Los túneles, de sección planoconvexa, tenían un Dh promedio de  $83,88 \pm 1,95$  mm (n= 9; rango= 74,56 – 94,56 mm) y el Dv promedio de  $75,81 \pm 1,83$  mm (n= 9; rango= 67,70 – 86,88 mm), dando un IDR promedio igual a  $0,91 \pm 0,02$  (n= 9; rango= 0,83 – 0,98). Se identificó un mamelón (Dh= 74 mm, Dv= 71 mm y L= 58 mm). Las rampas registraron baja inclinación con respecto a la horizontal, siendo el promedio de  $11,33 \pm 2,25^\circ$  (n= 3; rango=  $5^\circ$  –  $16^\circ$ ). Las bifurcaciones eran en forma de Y o de T, cuyos ángulos no se midieron por no estar moldeado este tramo, y una trifurcación con ángulos casi ortogonales, conformando una X; siendo los mismos, tomados en sentido antihorario, de  $85^\circ$ ,  $78^\circ$ ,  $87^\circ$  y  $110^\circ$ , respectivamente (Fig. 6.6.D). Se reconocieron dos cámaras laterales vacías (una en cada nivel), con las siguientes dimensiones: Dh= 160 y 170 mm, Dv= 86 y 80 mm, L de 200 y 170 mm, respectivamente.



**Figura 6.6.** Sistema de cuevas de *T. barrerae* de los sitios V578 y 728. (A) *Nabkha* vegetada. (B) Entrada con indicios de *T. barrerae* incluyendo orina semisólida (flecha amarilla), heces (flecha roja) y restos vegetales (flecha blanca). (C) Detalle orina semisólida (flecha amarilla) y heces (flecha roja). (D) Molde mostrando trifurcación. (E-F) Bifurcaciones en forma de Y y T. Las divisiones de la escala equivalen a 1 cm. E y F pertenecen a #728, las restantes a # V578.

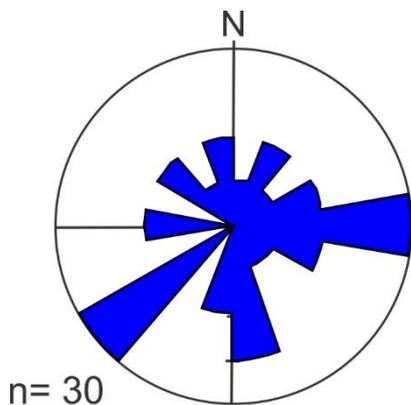
La suma de todos los elementos que conformaban este sistema de cuevas indicó una complejidad de 20. El piso de los túneles era liso en su mayoría, con algunos sectores bilobulado; conteniendo heces de distinto tamaño y restos de hojas y ramas de *S. divaricata*. En los moldes quedaron documentadas las trazas de las garras, las que estaban agrupadas de a tres crestas, registrando los siguientes valores promedio: anchura del set de  $14,46 \pm 0,41$  mm ( $n= 8$ ; rango= 12,43 – 16,00 mm), la anchura de trazas de garras igual a  $2,23 \pm 0,16$  mm ( $n= 24$ ; rango= 1,16 – 3,84 mm) y separación entre trazas de  $6,29 \pm 0,21$  mm ( $n= 16$ ; rango= 5,23 – 8,14 mm).



**Figura 6.7.** Diagrama a escala del sistema de *T. barrerae* del sitio V578.

### Orientación de las entradas de los sistemas de cuevas de *Tympanoctomys barrerae*

La compilación de los datos de orientación de los tres sistemas analizados, distribuidos en un área relativamente acotada (cientos de metros) en la franja de *nabkhas*, está representado en la Figura 6.8. Las entradas parecen orientarse preferencialmente en el cuadrante sureste con un pico secundario en el suroeste.



**Figura 6.8.** Diagrama en rosa mostrando la orientación de las entradas de los sistemas de *T. barrerae* estudiados.

Sitio	Entradas	Cámara	Lc (m)	PM (m)	To	Co	Dh (mm)	Dv (mm)	IDR	Niveles	Incl (°)	AS (mm)	AT (mm)	ST (mm)
<i>Tympanoctomys barrerae</i> - Monte														
726	13	2	16,92	0,55	4,70	63	81,40	58,60	0,70	3	31,67	14,01	2,49	3,74
728	11	5	19,21	0,50	2,30	63	90,20	59,40	0,69	2	30,57	14,04	2,39	3,79
V578	6	2	5,53	0,35	2,76	20	83,88	75,81	0,91	2	11,33	14,46	2,23	6,29

**Tabla 6.1.** Resumen con datos cuantitativos de cuevas de Octodontidae. Lc: Longitud curva, PM: Profundidad máxima, To: Tortuosidad, Co: Complejidad, Dh: Diámetro horizontal, Dv: Diámetro vertical, IDR: Índice diámetro relativo, Incl: Inclinación de las rampas de entrada, AS: anchura set, AT: anchura traza, ST: separación trazas.

## Capítulo 7

### **SISTEMAS DE EXCAVACIONES DE CTENOMYIDAE (RODENTIA): *CTENOMYS AZARAE* Y *CTENOMYS TALARUM OCCIDENTALIS***

#### ASPECTOS DE LA BIOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN

Esta familia tiene un único género viviente, *Ctenomys*, el cual se registra desde el Plioceno tardío (Verzi *et al.*, 2010). Habita el sur de la región Neotropical, comprendiendo latitudes de 17° a 54° S. En Argentina viven unas cuarenta especies desde la cordillera de los Andes hasta la costa Atlántica, tanto en ambientes secos como húmedos (Vassallo y Becerra, 2012). Se los conoce vulgarmente como tucos tucos haciendo referencia al particular sonido que emiten (Bruch, 1937). Según Redford y Eisenberg (1992) el rango de masa corporal oscila entre 100 g (para *C. talarum* Thomas, 1898) y 700 g (para *C. tucumanus* Thomas, 1900), la cola es corta, tienen ojos reducidos y las garras de los miembros anteriores son largas. Tienen hábitos subterráneos, son nocturnos o crepusculares; se alimentan en superficie de la parte aérea de distintas plantas herbáceas y arbustos, como así también de raíces y tubérculos, son considerados herbívoros generalistas. Si bien una especie del género (*C. sociabilis* Pearson y Christie, 1985) vive en grupos; la mayoría de los tucos tucos tienen un comportamiento solitario y territorial, ocupando cada animal adulto una cueva individual. Sus áreas de distribución no se superponen (Cutrera *et al.*, 2006; Vassallo y Becerra, 2012), al igual que en otros roedores subterráneos del mundo. Esto indica que el nicho ecológico subterráneo de los roedores no es divisible, lo que evita la coexistencia de varias especies en la misma localidad. Los ctenómidos pasan la mayor parte de su vida bajo la tierra, se alimentan principalmente en superficie haciendo cortas excursiones fuera de su cueva; por lo que es considerado subterráneo de acuerdo a los estados de fosorialidad propuestos por Lessa *et al.* (2008). La diferenciación de esta familia está vinculada a los cambios climáticos y diestróficos ocurridos hacia fines del Mioceno. El deterioro climático global y la orogenia andina de Sudamérica determinaron el desarrollo de extensos biomas abiertos. Claros indicadores de estos cambios son la adquisición de la euhipsodoncia, la morfología oclusal semilunar de sus molariformes y los distintos grados de

fosorialidad (Verzi, 2002). Los Ctenomyidae presentan convergencias en hábitats y comportamientos con los Geomyidae de América del Norte y los Spalacidae de Europa y Asia (Redford y Eisenberg, 1992). Según Mares (1976), el monte xerófilo fue colonizado en dos períodos, a principios del Terciario y a fines del Plioceno y Pleistoceno. Luego de un estudio en áreas fisionómicamente semejantes (desierto del suroeste de Estados Unidos y monte xerófilo del noroeste de Argentina), dicho autor propone como equivalentes ecológicos a los géneros *Ctenomys* y *Thomomys* (Geomyidae).

La diversidad morfológica observada entre las especies de ctenómidos, al menos desde el Plioceno, indican diversas estrategias de excavación. Las adaptaciones referidas al modo de excavación incluyen especializaciones en los miembros anteriores para rasgar el sustrato (“*scratch digging*”) y/o en el aparato masticador (“*tooth digging*” o “*chisel tooth digging*”). Estas especializaciones evolucionaron independientemente en los diversos linajes, tales como *Eucelophorus* (Plioceno al Pleistoceno medio) y *Ctenomys* (Plioceno tardío-Reciente, Verzi *et al.*, 2010). Mientras que *Xenodontomys* (Mioceno tardío) y *Actenomys* (Plioceno) no muestran claras evidencias de tales especializaciones a la vida cavícola (Vieytes *et al.*, 2007). Los representantes del género *Ctenomys* son considerados fundamentalmente excavadores mediante garras o “*scratch diggers*” (Elissamburu y De Santis, 2011), y presentan adaptaciones morfológicas altamente especializadas para tales actividades y la vida subterránea. Para excavar usan principalmente las garras bien desarrolladas de los miembros anteriores, y pueden complementar el mecanismo con los incisivos, tanto de manera coordinada o usándolos en el momento de cortar raíces. El suelo removido y suelto es empujado hacia atrás con sus patas posteriores. Los distintos modos de excavación también están relacionados con la dureza de los suelos (por ejemplo, Camin *et al.*, 1995; Kubiak *et al.*, 2018). Aquellas especies que habitan suelos arenosos, tal como *C. australis*, excavan con sus garras en tanto que los que prefieren suelos arcillosos (por ejemplo, *C. talarum*) excavan usando dientes y garras (Giannoni *et al.*, 1996; Vasallo, 1998; Vieytes *et al.*, 2007). De acuerdo a las proporciones del miembro anterior, *C. azarae* ha sido considerado un cavador que usa las garras para excavar (Elissamburu y De Santis, 2011).

Según la información bibliográfica disponible, para la provincia de La Pampa se indicó la presencia de *C. azarae*, *C. talarum occidentalis* y *Ctenomys* spp. (Justo *et al.*, 2003;

Siegenthaler *et al.*, 2004; Bruno *et al.*, 2012). Por su parte, Tiranti *et al.* (2005) sugirieron que *C. talarum occidentalis* debería ser referido al complejo *C. pundti*, aunque no estudiaron ejemplares del área típica de dicha subespecie. En el presente estudio se documentaron cuevas de *C. talarum occidentalis* en su localidad tipo (La Florida) en la provincia fitogeográfica del espinal. Por su parte, *C. azarae* fue registrado en las tres provincias fitogeográficas de La Pampa. Las descripciones de los sistemas de cuevas se basan en información tomada en el campo, medición de los moldes extraídos, complementada con esquemas a escala y los resultados sedimentológicos. La información resumida está compilada en la Tabla 7.1, en tanto que los datos originales se consignan en el Apéndice 1.2. Por último, se analizan los datos registrados de orientación de las entradas de los sistemas de cuevas.

## RESULTADOS

### **Rasgos de campo para identificar sus cuevas**

El rasgo morfológico típico de las cuevas de *Ctenomys* fue la presencia de montículos de tierra removida asociados a las entradas, las que siempre se encontraron tapadas con sedimento si el sistema estaba activo. Los montículos tenían distinto tamaño de acuerdo a las especies y localidades analizadas (Fig. 7.1.A-B), siendo más pequeños los de *C. talarum occidentalis* (Fig. 7.1.C). En esta subespecie también se observaron entradas tapadas sin montículo asociado. El sedimento de los montículos en un sistema activo puede aparecer “fresco” o con sedimento suelto (en los casos que el productor haya expulsado sedimento recientemente por la entrada asociada) o más compacto y parcialmente erosionado por la lluvia o el viento, pero no vegetado, en los casos en que no haya sacado sedimento recientemente por esa entrada. La presencia de tuco tucos también fue advertida fácilmente por sus características vocalizaciones, cuya onomatopeya le ha dado el nombre vulgar. Una de las funciones de estas vocalizaciones es actuar como marcadores de distancia para delimitar el territorio (Schleich y Antenucci, 2009; Vincon, 2010).



**Figura 7.1.** Rasgos diagnósticos de cuevas activas de ctenómidos. (A-B) Montículos de *Ctenomys azarae*. (C) Montículo de *C. talarum occidentalis*. Las divisiones de la escala son de 1 cm.

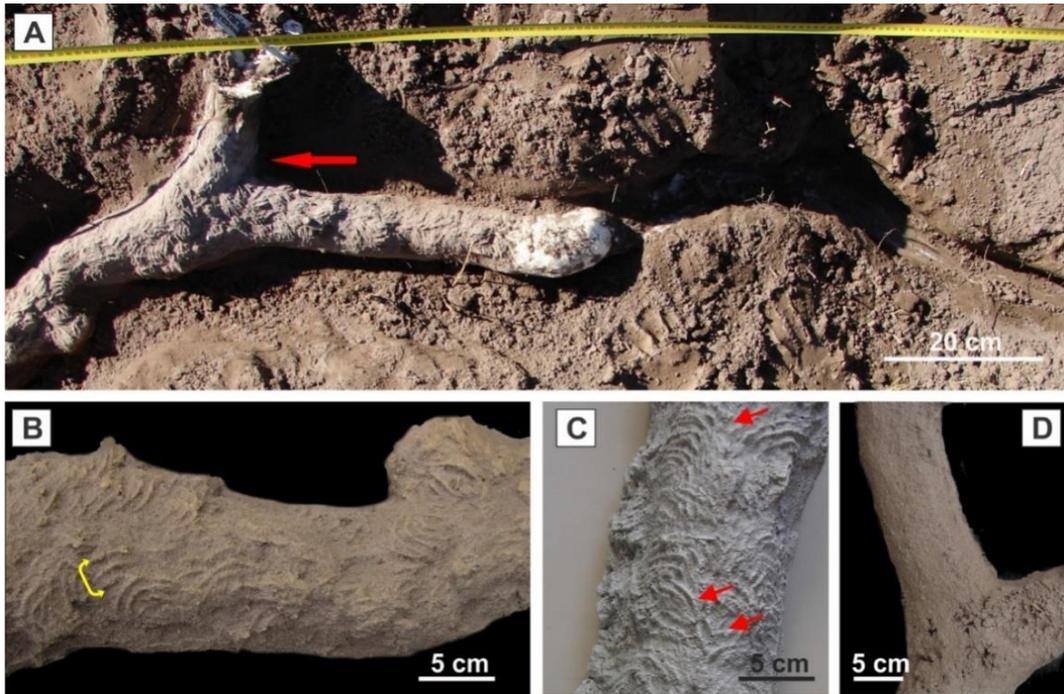
### **Cuevas de *Ctenomys azarae***

Provincia fitogeográfica: Monte

**Localidad:** La Porfía

**Sitio 358** (Tabla 2.2, Figs.7.2 y 7.3). En un área de transición entre *nabkhas* y dunas es donde se identificó un montículo activo, rasgo diagnóstico de los sistemas de cuevas de *Ctenomys*. Aunque fue imposible capturar a su ocupante, se lo pudo identificar durante la excavación. La vegetación estaba formada principalmente por *Suaeda divaricata*, *Heterostachys ritteriana* y *Allenrolfea vaginata*. El sedimento portador era arena muy fina limosa con distribución unimodal y selección moderada (ver V581 en Tabla 3.1).

El sistema constaba de tres entradas, sólo una asociada a un montículo activo. Las entradas conducían a rampas que estaban obliteradas con sedimento, en sus primeros 120 mm aproximadamente y luego continuaban túneles subparalelos a la superficie. La arquitectura general describía una morfología de Y, con el túnel principal con orientación nornoroeste y una longitud de 5,18 m, el que se bifurcaba para dar dos túneles secundarios (Fig. 7.3). Al túnel principal se asociaban dos entradas, en tanto que uno de los túneles secundarios tenía terminación ciega y el otro (el del noreste) se bifurcaba originando un túnel ciego y una rampa que conducía a otra entrada.



**Figura 7.2.** Molde del sistema de cuevas en *C. azarae* en el sitio 358. (A) Molde *in situ*. La flecha roja indica bifurcación. (B) Túnel en vista lateral para visualizar la ornamentación superficial. El corchete señala un set de tres trazas de garras. (C) Túnel visto en planta. Las flechas indican el patrón en *chevron* observado en el techo. (D) Detalle del piso liso y limpio.

Se observaron tres ramificaciones en Y (Fig. 7.2.A), pudiéndose medir un ángulo de  $150^\circ$ . No se identificaron cámaras. Todo el sistema estaba dispuesto en un nivel que alcanzaba un rango de profundidad entre 0,30 y 0,40 m (Fig. 7.3). Los túneles con sección transversal subcircular a elíptica, registraron un Dh promedio de  $83,57 \pm 1,86$  mm ( $n=6$ ; rango= 78,31 – 90,32 mm), en tanto que el Dv promedio fue de  $80,22 \pm 3,02$  mm ( $n=6$ ; rango= 69,28 – 86,98 mm), dando un IDR promedio igual a  $0,96 \pm 0,04$  ( $n=6$ ; rango = 0,81 – 1,08). La longitud curva del sistema alcanzó a 10,36 m, en tanto que la longitud recta fue de 6,50 m, dando una tortuosidad igual a 1,59. La inclinación promedio de las rampas fue de  $19,71 \pm 3,50^\circ$  ( $n=7$ ; rango= 10 –  $35^\circ$ ). La suma de los elementos que conformaban el sistema de túneles indicó una complejidad igual a 10. El piso era liso, sin restos vegetales, ni heces (Fig. 7.2.D). En las paredes laterales y techo de los túneles moldeados se preservaron las trazas de las garras curvadas, agrupadas de a tres crestas (Fig. 7.2.B). El promedio de la anchura del set fue de  $11,53 \pm 0,33$  mm ( $n=10$ ; rango= 9,90 – 13,07 mm), la anchura promedio de trazas de garras de  $1,92 \pm 0,08$  mm ( $n=30$ ; rango= 1,03 – 2,48 mm) y la separación promedio entre trazas era de  $5,20 \pm 0,15$  mm ( $n=20$ ; rango= 3,72 – 6,20

mm). Los sets dispuestos en un patrón en *chevron* formaban ángulos entre set de 78 a 119° (Fig. 7.2.C).

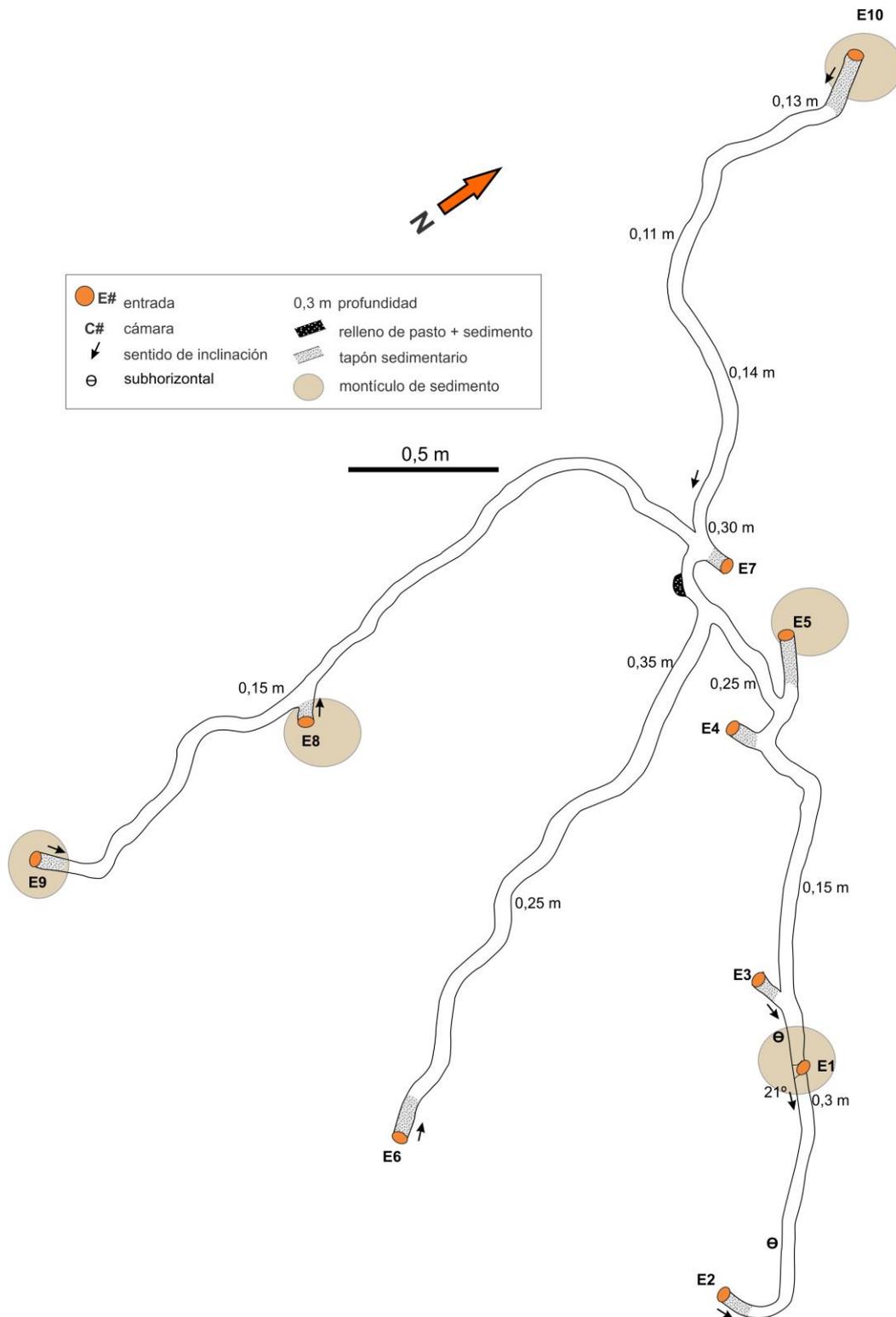


Figura 7.3. Esquema del sistema de *C. azarae* en el sitio 358 del monte.

**Sitio V579** (Tabla 2.2, Figs. 7.4 y 7.5). En un área de un manto de arena vegetado, donde se reconocieron principalmente *Cyclolepis genistoides*, *Allenrolfea vaginata*, *Heterostachys ritteriana*, *Atriplex undulata*, *Prosopis strombulifera*, y *Baccharis sparticooides* (Fig. 7.5.A); se distinguieron los montículos de tierra que tapaban las entradas de los sistemas de túneles de *C. azarae*. Luego de destapar una entrada y colocar la trampa, se capturó un individuo adulto macho, cuya masa corporal registró 96 g. Durante la excavación se encontró en un túnel un arácnido (Scorpiones), considerado un ocupante transitorio. El sedimento portador era arena muy fina limosa con distribución bimodal y pobre selección (ver Tabla 3.1).

Este sistema era muy extenso; constaba de 10 entradas, de las cuales cinco presentaban montículos activos, con tierra fresca removida (Fig. 7.4). El sistema se disponía en un solo nivel somero, registrando un rango de profundidad entre 0,11 y 0,35 m. La arquitectura general del sistema se componía de un túnel principal, con orientación N 125°, de 10,24 m de longitud, al que abrían siete entradas y del cual salían dos túneles secundarios, subparalelos entre sí, que formaban ángulos oblicuos con el túnel principal (Fig. 7.4). Esta geometría recuerda groseramente a la letra griega  $\Psi$  (psi). Las entradas conducían a rampas (la única inclinación medida fue de 21°) obliteradas con sedimento, en sus primeros 120 a 160 mm, las que se continuaban en túneles muy extensos y sinuosos, poco ramificados. El sistema incluye tres bifurcaciones en Y, una en T y una trifurcación, aunque no fue posible medir los ángulos de tales ramificaciones por no estar moldeadas. La longitud curva del sistema alcanzó 22,12 m, en tanto que la longitud recta fue de 4,63 m, dando una tortuosidad de 4,77. Los túneles eran de sección elíptica vertical, registrando un Dh promedio de  $60,43 \pm 1,12$  mm (n= 9; rango= 56,32 – 66,98 mm) y el Dv promedio fue de  $67,74 \pm 1,64$  mm (n= 9; rango= 60,95 – 75 mm), dando un IDR promedio igual a  $1,12 \pm 0,02$  (n= 9; rango= 1,02 – 1,22). No se identificaron cámaras, sólo un mamelón (Dh= 47 mm, Dv= 52 mm y L= 60 mm) relleno con restos vegetales y sedimento. La suma de los elementos que conformaban el sistema dio una complejidad igual a 25. El piso era liso y limpio, sin restos vegetales, ni heces. En cuanto a la ornamentación superficial preservada en las paredes laterales y techo de los túneles moldeados se observaron y midieron las trazas de garras, agrupadas de a tres crestas (Fig. 7.5.E). El promedio de la anchura del set fue de  $11,42 \pm 0,31$  mm (n= 10; rango= 10,20 – 12,58 mm), siendo la anchura promedio de las trazas de garras de  $2,53 \pm 0,08$  mm

( $n = 30$ ; rango = 1,80 – 3,74 mm) y la separación promedio entre trazas igual a  $5,19 \pm 0,12$  mm ( $n = 20$ ; rango = 4,18 – 6,27 mm). Los sets estaban dispuestos formando un patrón en *chevron* bien definido (Fig. 7.5.E), con ángulos entre sets que oscilaban entre 82 y 97°.

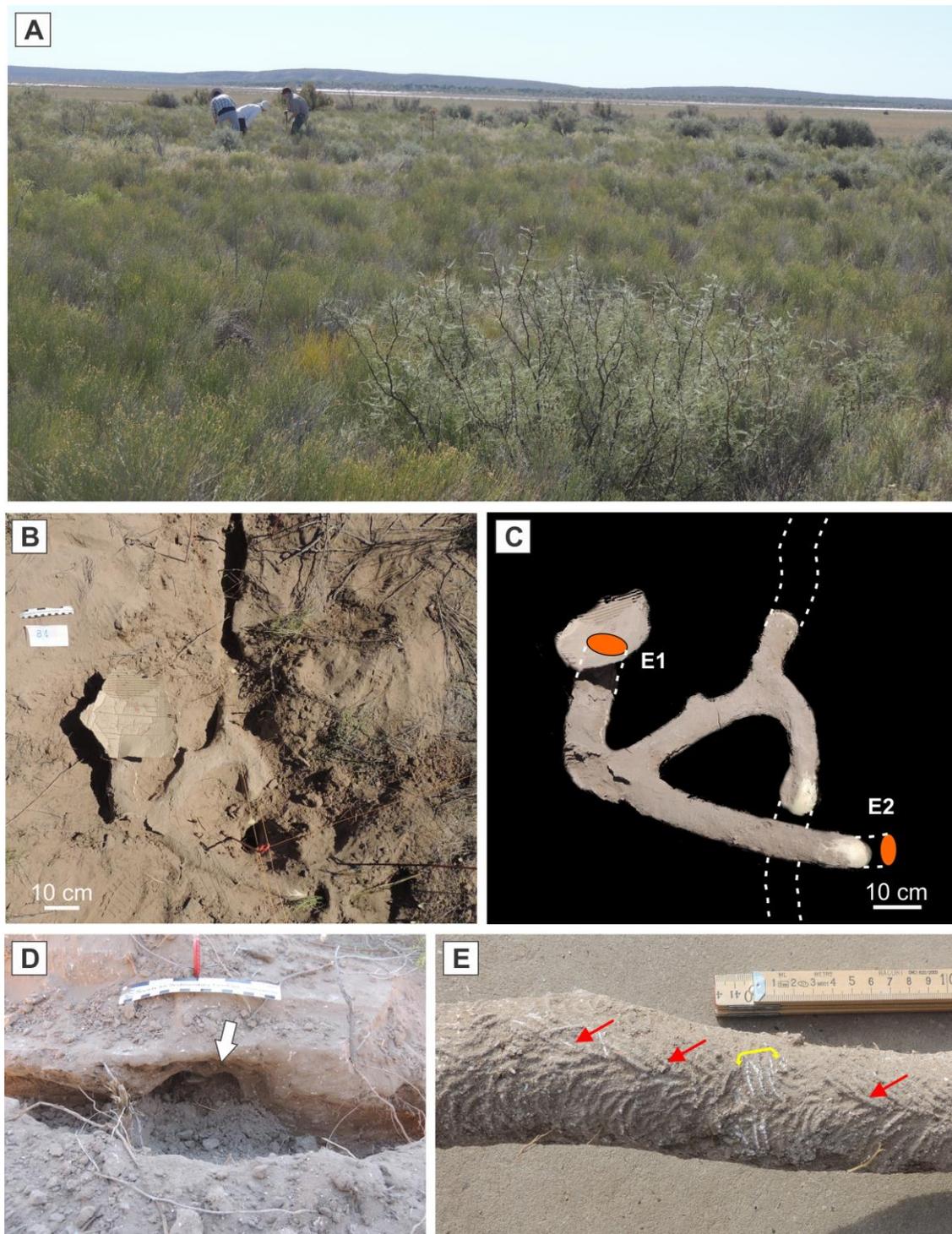


**Figura 7.4.** Esquema del sistema de *C. azarae* en el sitio V579 del monte.

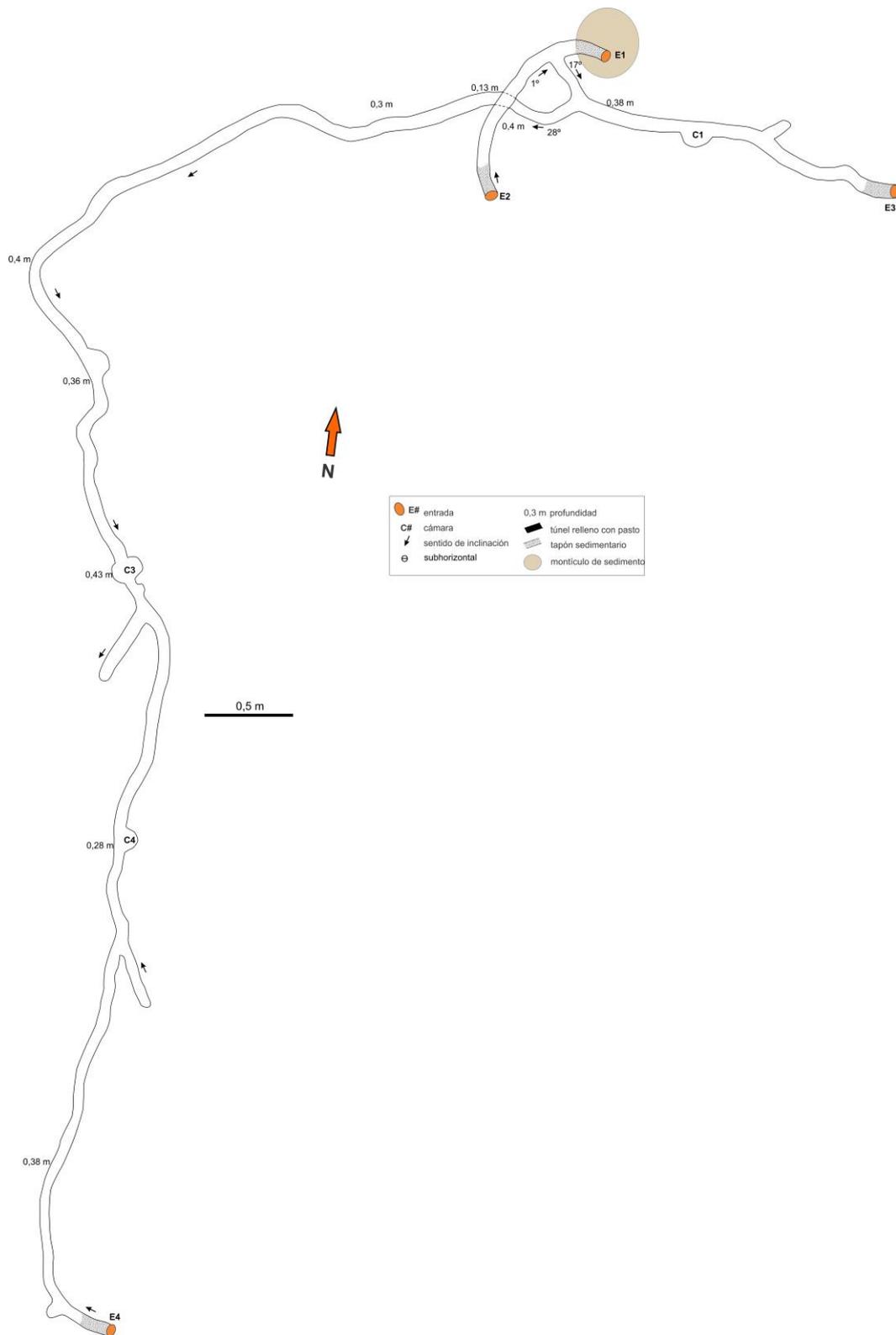
**Sitio V580** (Tabla 2.2, Figs.7.5 y 7.6). En este sitio, ubicado próximo al anterior en el mismo manto de arena (Fig. 7.5.A), se reconocieron entre la vegetación predominante *Baccharis spartioides*, *Prosopis alpataco*, *P. strombulifera*, *Atriplex undulata*, *Cyclolepis genistoides* y *Distichlis scoparia*. En este sistema se capturó una hembra adulta, cuya masa corporal era de 111 g. Durante la excavación se encontró dentro de un túnel, como ocupante ocasional, un ejemplar de *Liolaemus* sp. El sedimento portador era arena muy fina limosa con distribución bimodal y pobre selección (ver muestra V579 en Tabla 3.1).

El sistema estaba formado por cuatro entradas, una de ellas vinculada al montículo activo en el que se colocó la trampa. La arquitectura general del sistema tenía una morfología en “L”, con un túnel principal de orientación N 175° y una longitud de 6,27 m, que presentaba dos túneles laterales ciegos y tres cámaras (Fig. 7.6). Los túneles se encontraban a una profundidad que varió entre 0,28 y 0,43 m. Las entradas conducían a rampas las cuales estaban obliteradas con un tapón de sedimento (de 120 a 150 mm), que se continuaban con largos túneles sinuosos, poco ramificados. Del túnel principal y formando un ángulo casi ortogonal se originaba el túnel secundario, el cual en su parte media mostraba una superposición local de túneles, conformando una disposición parcial de dos niveles (Fig. 7.5.B-C). El nivel superior estaba formado por dos entradas con rampas y un túnel subhorizontal que las conectaba, a unos 0,13 m de profundidad. A través de una rampa (inclinación 17°) que llegaba a una bifurcación, se disponía el nivel inferior a 0,40 m de profundidad. Esta profundidad fue semejante en el resto del sistema. El túnel secundario se asociaba a una cámara lateral, y una bifurcación en Y que conducía a un túnel ciego, y una entrada. Los túneles eran de sección elíptica y registraron un Dh promedio de  $69,26 \pm 1,97$  mm (n= 11; rango= 54,73 – 77,13 mm) y el Dv promedio fue de  $64,09 \pm 1,49$  mm (n= 11; rango= 58,24 – 72,20 mm), dando un IDR promedio igual a  $0,93 \pm 0,03$  (n= 11; rango= 0,76 – 1,10). La longitud curva del sistema alcanzó 15,33 m, en tanto que la longitud recta fue de 8,31 m, dando una tortuosidad de 1,84. La inclinación promedio de las rampas fue de  $22,50 \pm 5,50^\circ$  (n= 2; rango= 17 – 28°). Las bifurcaciones en forma de Y registraron ángulos de 100 y 141°. Se identificaron cuatro cámaras vacías, incluyendo tres laterales (Fig. 7.5.D) y una bilateral. Las primeras mostraron rangos de Dh de 137 a 165 mm, Dv de 60 a 85 mm y L de 95 a 120 mm; y

la cámara bilateral registró un  $D_h = 160$  mm,  $D_v = 80$  mm y  $L = 100$  mm. La suma de los elementos que conformaban el sistema de túneles indicó una complejidad de 22.



**Figura 7.5.** Moldes de los sistemas de cuevas de *C. azarae* en los sitios V579 y V580. (A) Manto de arena vegetado. (B-C) Foto de campo y molde extraído del sistema V580 indicando con línea punteada los túneles no moldeadas donde se observa superposición de túneles. Las elipses indican entradas. (D) Cámara lateral del sistema V580. (E) Ornamentación superficial del techo en molde V579. El corchete señala un set de trazas de garras, las flechas marcan el patrón en *chevron*.



**Figura 7.6.** Esquema del sistema de *C. azarae* en el sitio V580 del monte.

Se reconocieron dos mamelones de poco desarrollo. El piso era liso, sin restos vegetales, ni heces. La ornamentación superficial observada en las paredes laterales y techo de los túneles moldeados fueron las trazas de las garras, agrupadas de a tres (Fig. 7.5.E). El promedio de la anchura del set de trazas fue de  $12,02 \pm 0,61$  mm (n= 10; rango= 10,18 – 15,80 mm), la anchura promedio de las trazas de garras era de  $2,17 \pm 0,07$  mm (n= 30; rango= 1,01 – 2,63 mm) y la separación promedio entre trazas igual a  $4,72 \pm 0,21$  mm (n= 20; rango= 2,99 – 6,34 mm). Los sets se disponían formando un arreglo en *chevron* en el techo registrándose ángulos entre 72 y 93° (Fig. 7.5.E).

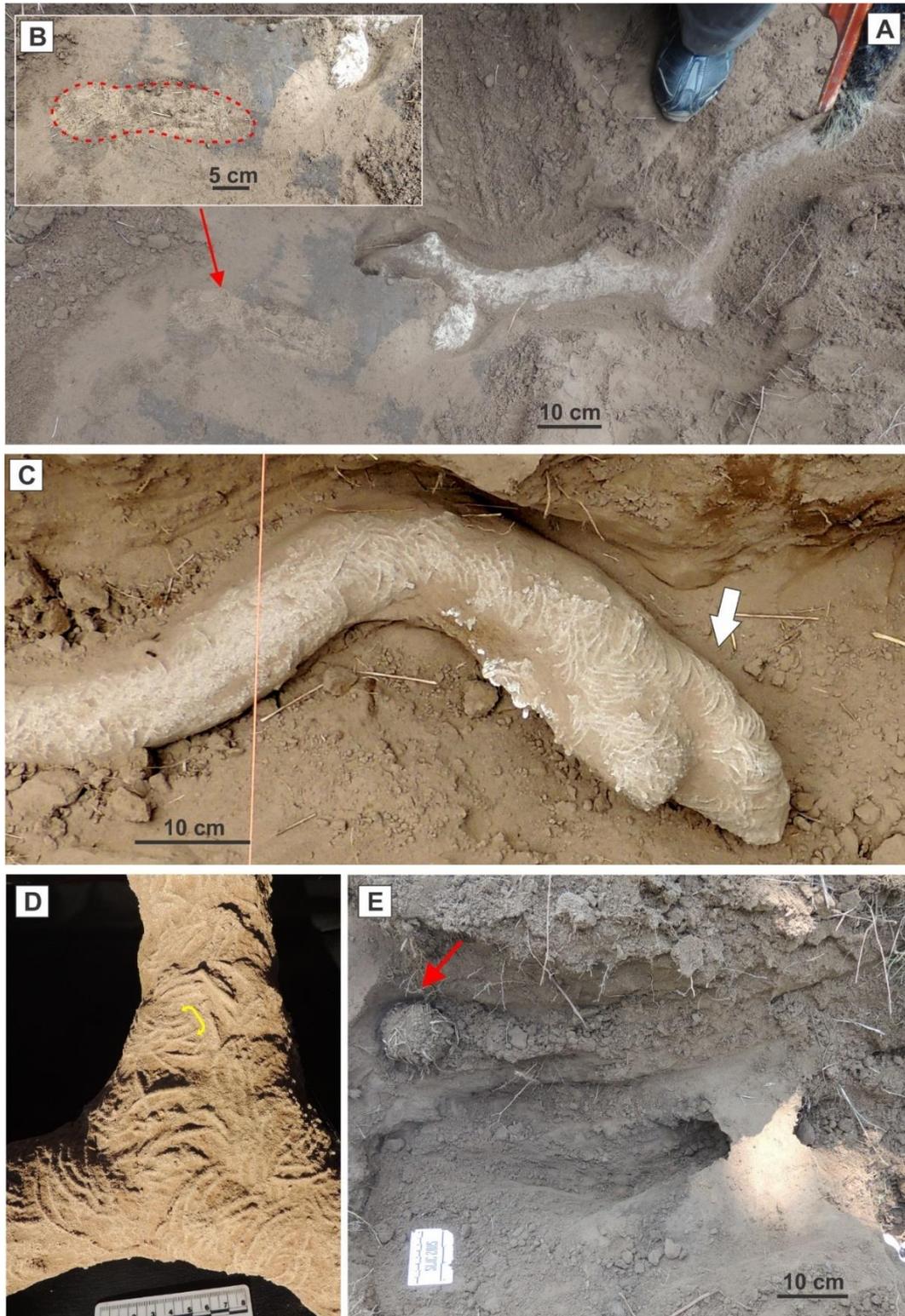
Provincia fitogeográfica: Espinal

**Localidad:** Campus UNLPam

**Sitio 724** (Tabla 2.2, Figs. 7.7 y 7.8). El sitio se encontraba dentro del bosque de *P. caldenia* en un área con escasa vegetación herbácea, formada principalmente por *Amelichloa brachychaeta*, *Salpichroa origanifolia*, *Bidens pilosa*, *Conyza bonariensis*, *Solanum chenopodioides* y *Chenopodium album*. En un montículo activo del sistema se capturó una hembra adulta con 101,40 g de masa corporal. El sedimento portador era arena muy fina limosa con distribución bimodal y selección pobre (ver V556 en Tabla 3.1).

El sistema estaba formado por cinco entradas, dos de ellas vinculadas a montículos activos. Las rampas de entrada, tenían un tapón sedimentario de unos 150 a 200 mm, y conducían a rampas y túneles ramificados, dispuestos en un solo nivel; con profundidades que normalmente variaron entre 0,11 m y 0,38 m, alcanzando una rampa con terminación ciega la profundidad máxima de 0,80 m. Se reconoció un túnel principal (Fig. 7.8) con tres entradas, que registró una longitud de 3,70 m, siendo la orientación promedio de N 50° O. Se reconocieron tres túneles secundarios, los que se originaban a partir de bifurcaciones y con una disposición casi ortogonal al túnel principal (Fig. 7.8). La longitud curva del sistema alcanzó 12,68 m, en tanto que la longitud recta fue de 6,12 m, dando una tortuosidad de 2,07. Los túneles de sección transversal elíptica vertical, registraron un Dh promedio de  $62,14 \pm 1,38$  mm (n= 8; rango= 54,34 – 67,70 mm), en tanto el Dv promedio fue de  $75,82 \pm 3,87$  mm (n= 7;

rango= 61,70 – 89,54 mm), dando un IDR promedio igual a  $1,20 \pm 0,07$  ( $n= 7$ ; rango= 0,99 – 1,43). La inclinación promedio de las rampas fue de  $21,44 \pm 3,69^\circ$  ( $n= 9$ ; rango= 6 –  $37^\circ$ ). Las bifurcaciones en forma de Y y T (Fig. 7.7.D) formaban ángulos entre 89 y  $118^\circ$ . Se identificó una cámara terminal vacía (Fig. 7.7.C) que registró: Dh= 94,40 mm, Dv= 87 mm y L= 300 mm. La suma de los elementos que conformaban el sistema de túneles mostró una complejidad igual a 25. Se reconocieron cuatro túneles ciegos rellenos con materia orgánica (Fig. 7.7.A, B y E), uno de ellos asociado a una entrada; todos los rellenos eran de pasto fresco y estaban, en su mayoría, precedidos por un tapón de sedimento de 50 a 120 mm de largo. Los túneles rellenos con restos vegetales tenían Dh= 70 mm y rangos de Dv= 80 – 85 mm y longitudes desde 90 a 290 mm. También se registraron cinco mamelones vacíos, con rangos de Dh= 51,70 – 75 mm, Dv= 59 – 62,3 mm y longitudes entre 42 – 59 mm. El piso de los túneles estaba limpio, sin restos vegetales, ni heces; sólo quedaron preservadas en el molde una pisada con cuatro dígitos (anchura= 21,80 mm y longitud= 25,50 mm) y algunas trazas de garras no tan bien definidas. Estas trazas de garras del piso estaban dispuestas en sets formados por tres crestas, los que registraron una anchura promedio de  $14,35 \pm 0,35$  mm ( $n= 4$ ; rango= 13,30 – 14,80 mm), la anchura promedio de las trazas de garras fue de  $4,20 \pm 0,24$  mm ( $n= 12$ ; rango= 2,60 – 5,30 mm) y la separación promedio entre trazas igual a  $6,64 \pm 0,17$  mm ( $n= 8$ ; rango= 5,60 – 7,30 mm). Estas trazas de garras eran menos curvadas que las del techo, con terminación roma y se disponían subparalelas a la línea media; formando los sets un patrón en *chevron* con ángulos entre 30 y  $56^\circ$ . En las paredes laterales y techo de los túneles moldeados se preservaron las trazas de las garras, agrupadas también de a tres crestas que mostraban una curvatura marcada (Fig. 7.7.D). El promedio de la anchura del set fue de  $12,58 \pm 0,56$  mm ( $n= 22$ ; rango= 9,40 – 18,70 mm), la anchura promedio de trazas de garras de  $2,47 \pm 0,08$  mm ( $n= 66$ ; rango= 1,70 – 3,90 mm) y la separación promedio entre trazas igual a  $5,04 \pm 0,19$  mm ( $n= 44$ ; rango= 3 – 6,90 mm). Los sets formaban un patrón en *chevron* con ángulos entre 98 y  $100^\circ$ .



**Figura 7.7.** Molde del sistema de cuevas de *C. azarae* en sitio 724. (A) Parte del sistema moldeado *en situ*. (B) Detalle de túnel con relleno. (C) Cámara terminal. (D) Bifurcación en T, notar la ornamentación superficial. El corchete señala set de trazas de garras (E) Túnel excavado, asociado a cámara con materia orgánica (flecha roja).

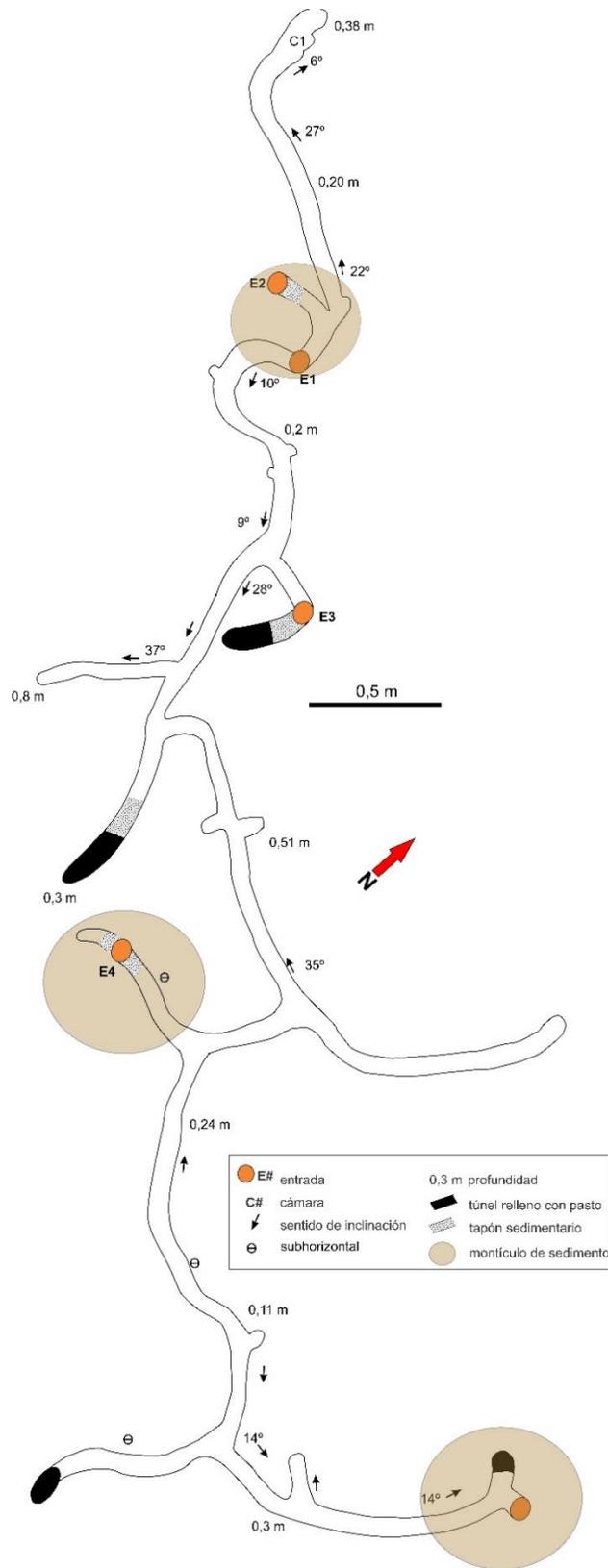
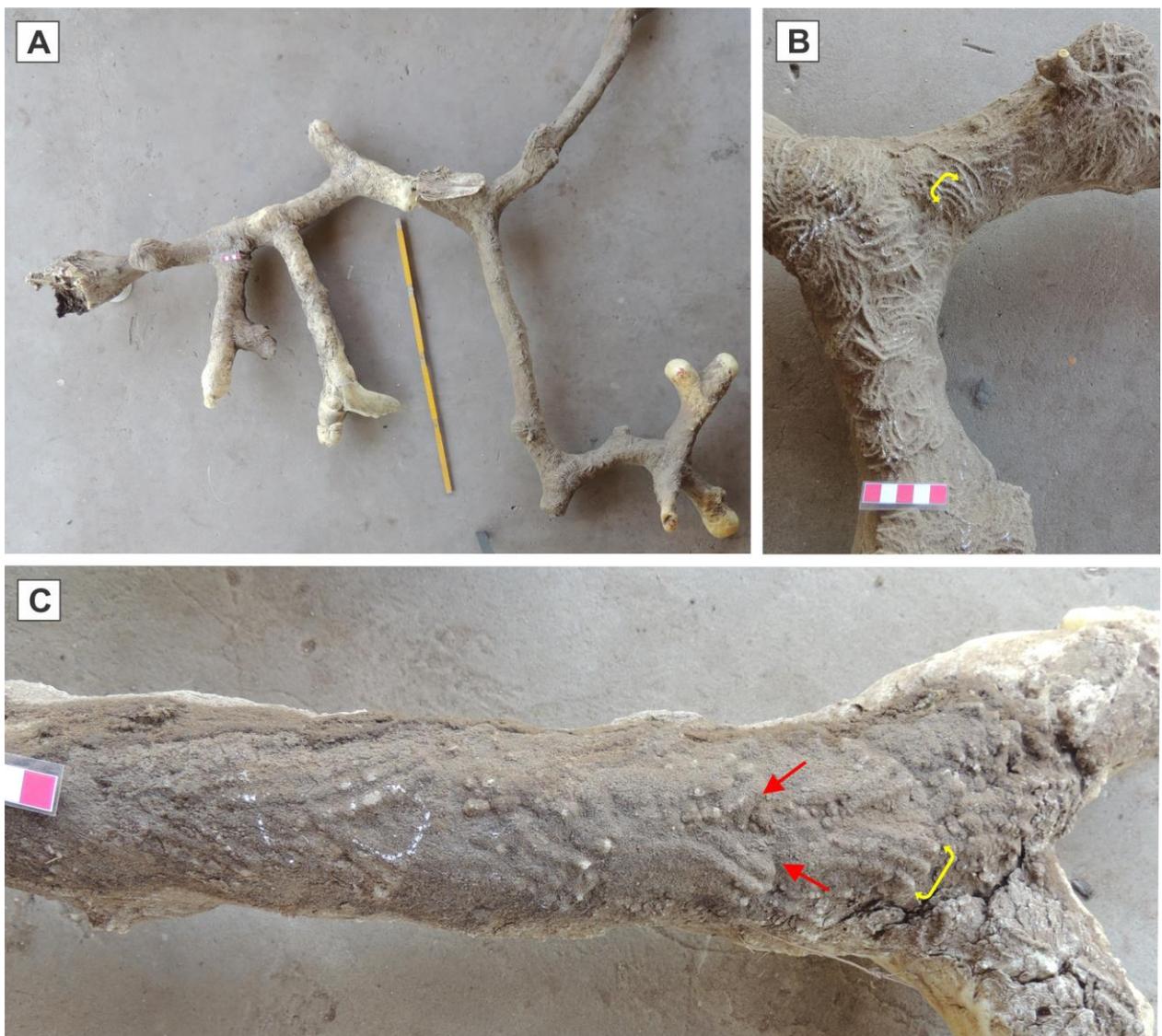


Figura 7.8. Esquema del sistema de *C. azarae* en el sitio 724 del espinal.

**Sitio 725** (Tabla 2.2, Figs. 7.9 y 7.10). Próximo al sitio anterior, dentro del bosque de *P. caldenia* y con abundante cobertura herbácea formada principalmente por *C. album*, *Bromus brevis*, *S. chenopodioides*, *Baccharis ulicina* y *Hordeum murinum*, se pudo individualizar un montículo activo. Luego de colocar la trampa se capturó un individuo macho, que registró una masa corporal de 141,20 g. El sedimento donde la cueva fue excavada era arena muy fina limosa con distribución bimodal y selección pobre (ver V556 en Tabla 3.1).

El sistema de túneles tenía seis entradas, con una de ellas vinculada a un montículo activo. Las rampas de entradas obliteradas con sedimento (120 mm) se continuaban en rampas y túneles ramificados (Fig. 7.10). El sistema, dispuesto en un solo nivel, tenía un largo (8,33 m) y sinuoso túnel principal con orientación N 60° y una profundidad entre 0,15 m y 0,38 m, el que abría a la superficie mediante dos entradas, y con un extremo con terminación ciega donde se registró la profundidad máxima (0,43 m próximo a las raíces de un ejemplar de *P. caldenia*). Este túnel principal se bifurcaba dando origen a los túneles secundarios (Figs. 7.9.A, 7.10). Dos túneles secundarios ortogonales al túnel principal junto a otro subparalelo formaban un circuito cerrado, originando una arquitectura general atípica para la especie (Fig. 7.10). La longitud curva del sistema alcanzó 16,42 m, en tanto que la longitud recta fue de 7,13 m, dando una tortuosidad igual a 2,30. Los túneles exhibían sección transversal elíptica vertical, con un Dh promedio de  $68,46 \pm 1,69$  mm (n= 19; rango= 58,46 – 84 mm), en tanto que el Dv promedio fue de  $81,50 \pm 1,77$  mm (n= 19; rango= 65,46 – 96,23 mm), dando un IDR promedio igual a  $1,20 \pm 0,03$  (n= 19; rango = 0,90 – 1,52). La inclinación promedio de las rampas fue de  $15,28 \pm 2,52^\circ$  (n= 7; rango= 6 – 37°). Las bifurcaciones en su mayoría en forma de Y, registraron ángulos entre 74 y 157°, y dos en forma de T. Se identificó una cuadrifurcación, cuyos ángulos fueron 70°, 90°, 112° y 88° (Fig. 7.10). No se identificaron cámaras, siendo la complejidad alcanzada por el sistema igual a 33. Había reservorios de pasto fresco en túneles ciegos con diámetro vertical igual a 80 mm (dos vinculados a entradas y otro en un túnel lateral) y longitudes de 180 a 280 mm; y otros dos próximos a los túneles, pero sin poder identificar su conexión, uno de ellos con pasto seco. También se documentaron cuatro mamelones vacíos, con rangos de Dh= 46,80 – 92 mm, Dv= 32,50 – 91 mm y longitudes entre 36 – 75 mm.

El piso era principalmente liso, sin restos vegetales, ni heces. En algunos sectores se preservaron trazas de garras paralelas y alargadas (hasta 80 mm de longitud). Los sets formaban ángulos entre ellos de 30 a 56° (Fig. 7.9.C). En las paredes laterales y techo de los túneles moldeados se observaron las trazas de garras, formando sets de tres crestas (Fig. 7.9.B). El promedio de la anchura del set fue de  $12,14 \pm 0,28$  mm ( $n= 22$ ; rango= 10,20 – 15,28 mm), la anchura promedio de trazas de garras alcanzó  $2,51 \pm 0,04$  mm ( $n= 66$ ; rango= 1,75 – 3,36 mm) y la separación promedio entre trazas era igual a  $5,16 \pm 0,11$  mm ( $n= 44$ ; rango= 3,90 – 6,60 mm). Los sets estaban dispuestos en un patrón en *chevron* formando ángulos entre 84° y 113°.



**Figura 7.9.** Molde del sistema de cuevas de *C. azarae* en el sitio 725. (A) Arquitectura general de la parte moldeada. (B) Ornamentación superficial en techo. (C) Ornamentación superficial en piso. El corchete señala un set de trazas. Las flechas marcan el patrón en *chevron*.

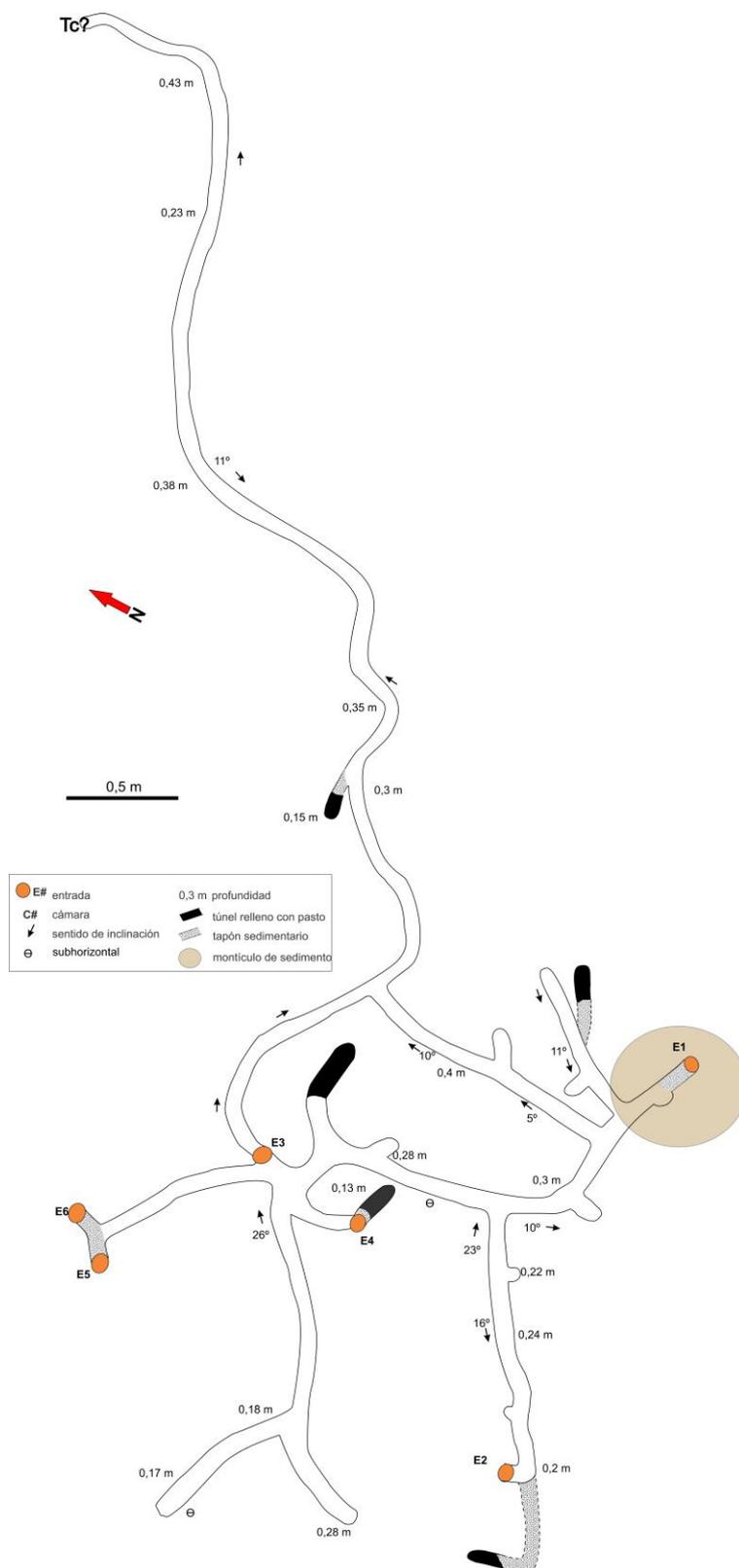


Figura 7.10. Esquema del sistema de *C. azarae* en el sitio 725 del espinal.

**Localidad:** Naicó

**Sitio V557** (Tabla 2.2, Figs. 7.11 y 7.12). Esta localidad corresponde al bosque de *P. caldenia* cuyo estrato herbáceo estaba formado principalmente por *Amelichloa brachychaeta*, *Conyza bonariensis*, *Medicago* sp., *Centaurea solstitialis*, *Carduus acanthoides*, y tubérculos de *Prosopanche americana* (Fig. 7.11.A). En esta localidad, en la época de la visita (mayo de 2017), se localizaron montículos de tierra removida (Fig. 7.1.B) de dimensiones mayores (0,8 a 1,15 m de diámetro) a las observadas en otras localidades. En uno de ellos, luego de destapar la entrada se capturó una hembra adulta de 112 g de masa corporal. El sedimento que contiene al sistema era arena fina limosa con distribución bimodal y selección pobre (Tabla 3.1).



**Figura 7.11.** Molde del sistema de cuevas de *C. azarae* en el sitio V557 del espinal. (A) Sistema parcialmente excavado, con cuadrícula de tanza (0,5 x 0,5 m) para realizar los esquemas a escala. (B) Molde extraído.

El sistema estaba compuesto por ocho entradas, cuatro de ellas vinculadas a montículos activos. Las rampas de las entradas estaban rellenas con sedimento los primeros 120 a 125 mm, luego se continuaban en túneles y rampas muy ramificados; todo el sistema estaba dispuesto en un nivel, usualmente con profundidades que

variaban entre 0,25 m y 0,40 m. Se reconoció un túnel principal (Figs. 7.11.B; 7.12), con cuatro entradas que abrían a la superficie, con bifurcaciones que conducían a túneles laterales, uno de mayor desarrollo dispuesto ortogonalmente, formando una morfología general en forma de T. El túnel principal registró una longitud de 5,10 m, en uno de sus extremos los túneles describían un circuito cerrado (que incluía a una entrada), del cual partía una chimenea (inclinación 74°) que terminaba en fondo ciego, con una longitud de 0,55 m, alcanzando la profundidad máxima del sistema de 0,45 m (Fig. 7.12). De todos los sistemas (n= 12) de *Ctenomys* spp. excavados, la presencia de una chimenea sólo se observó en éste. Los túneles tenían sección transversal con morfología elíptica vertical, registrando un Dh promedio de 60,85 ± 3,11 mm (n= 8; rango= 53 – 79 mm) y el Dv promedio de 74,75 ± 3,25 mm (n= 8; rango= 59,26 – 70 mm), dando un IDR promedio igual a 1,24 ± 0,05 (n= 8; rango= 1,06 – 1,44). La longitud curva del sistema alcanzó 12,35 m, en tanto que la longitud recta fue de 4 m, dando una tortuosidad igual a 3,09. La inclinación promedio de las rampas fue de 16,50 ± 8,50° (n= 2; rango= 8 – 25°). El sistema presentaba muchas bifurcaciones, la mayoría en forma de Y (47 – 136°) y en forma de T (149 y 195°). Se identificaron dos cámaras laterales al túnel principal (Dh= 200 y 240 mm, Dv= 70 y 100 mm y L= 110 mm), ambas vacías y el piso de una de ellas con heces (Fig. 7.12). La suma de los elementos que conformaban el sistema de túneles mostró una complejidad igual a 39. Dos túneles laterales ciegos estaban rellenos de pasto fresco, uno de ellos con tapón de sedimento (180 mm) que precedía al pasto ocupando éste los últimos 120 mm. Se identificó un mamelón subvertical (Dh= 59 mm, Dv= 56 mm y L= 56 mm); y otros dos de menor desarrollo. El piso era liso, sin restos vegetales, y muy raras heces restringidas a una cámara. En las paredes laterales y techo de los túneles moldeados quedaron registradas las trazas de garras, agrupadas de a tres crestas. El promedio de la anchura del set registró 12,69 ± 0,46 mm (n= 11; rango= 10,32 – 17,73 mm), la anchura promedio de las trazas de garras fue de 2,12 ± 0,10 mm (n= 33; rango= 1,46 – 3,57 mm) y la separación promedio entre trazas de 5,40 ± 0,19 mm (n= 22; rango= 4,36 – 7,31 mm). Los sets formaban un patrón en *chevron* incipiente formando un ángulo de 87°.

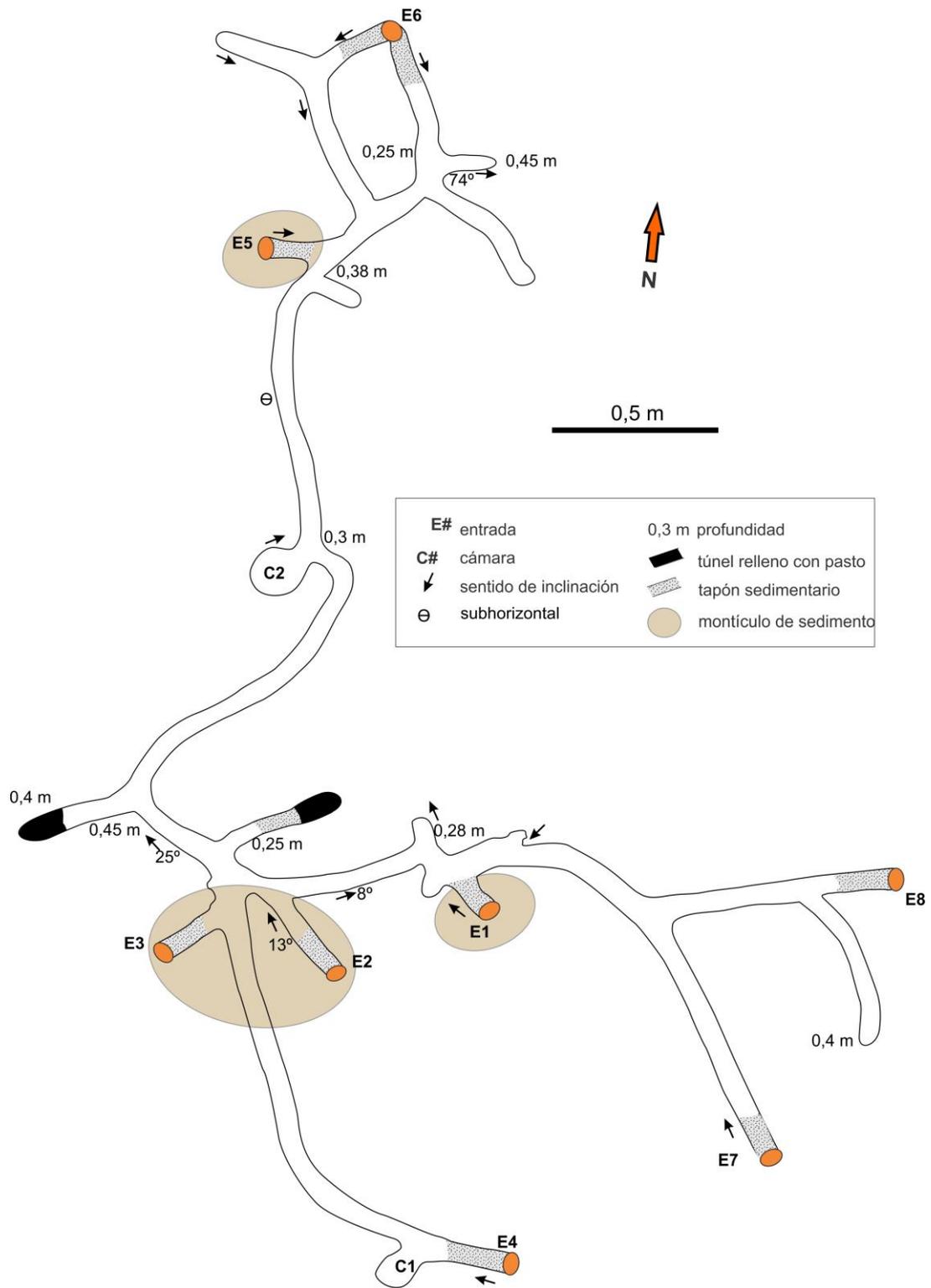


Figura 7.12. Esquema del sistema de *C. azarae* en el sitio V557 del espinal.

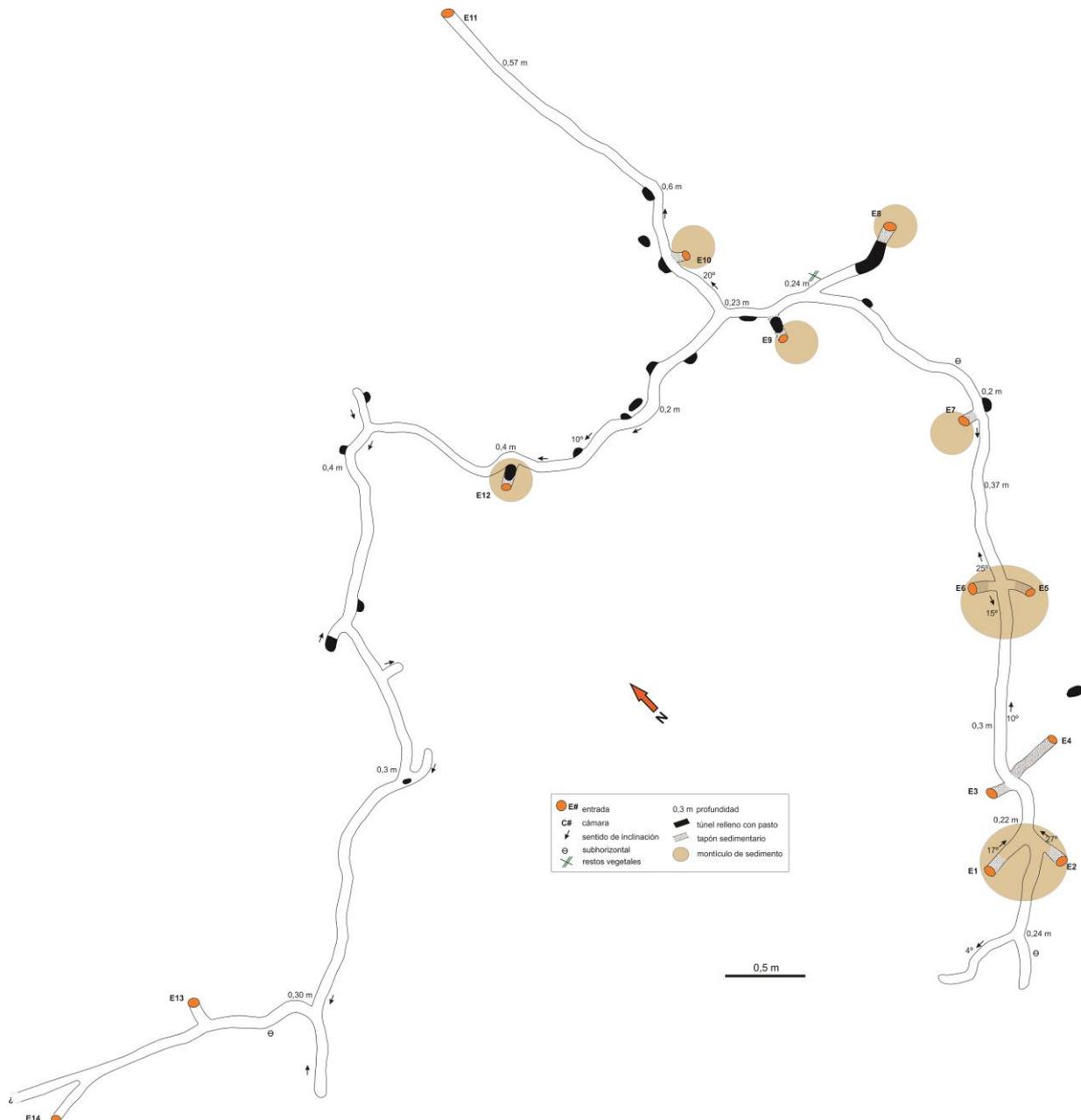
Provincia fitogeográfica: Pampeana

**Localidad:** Campus UNLPam

**Sitio 756** (Tabla 2.2, Figs. 7.13 y 7.14). En un área de pastizal natural cuya vegetación predominante era *Hyalis argentea*, con algunos ejemplares de *Amelichloa brachychaeta* y *Conyza bonariensis* (Fig. 7.14.A), se identificó este sistema de cuevas, de donde se capturó una hembra adulta, cuya masa corporal era de 109 g. El sedimento donde fue excavado el sistema era arena fina limosa con distribución bimodal y selección pobre (ver Tabla 3.1).

Éste fue el más extenso de los sistemas de ctenómidos estudiados, con 14 entradas, nueve de ellas vinculadas a montículos activos (Fig. 7.13). Las rampas de entrada tenían su primer tramo obliterado con un tapón de sedimento (50 a 300 mm) y luego continuaban túneles y rampas con inclinación leve. La mayor parte de los túneles tenían una profundidad que variaba entre 0,20 m y 0,30 m, alcanzando el sistema una profundidad máxima de 0,60 m. La arquitectura general del sistema se asemeja a una U, con dos túneles paralelos y otro ortogonal que los unía, pero este último se bifurcaba originando un cuarto túnel; no pudiéndose identificar un túnel principal (Fig. 7.13). La longitud curva del sistema alcanzó 22,22 m, en tanto que la longitud recta fue de 7,96 m, dando una tortuosidad igual a 2,79. Los túneles con sección transversal elíptica vertical, registraron un Dh promedio de  $63,77 \pm 1,75$  mm ( $n= 13$ ; rango= 57,91 – 70,03 mm) y el Dv promedio fue de  $76,61 \pm 2,15$  mm ( $n= 13$ ; rango= 61,83 – 87,85 mm), dando un IDR promedio igual a  $1,21 \pm 0,04$  ( $n= 13$ ; rango= 1,03 – 1,42). Las rampas tenían una inclinación media de  $17,71 \pm 2,54^\circ$  ( $n=7$ ; rango= 10 – 27°). El sistema presentaba muchas bifurcaciones en su mayoría en forma de Y ( $n= 14$ ) formando ángulos entre 67 y 139°, dos en forma de T y dos trifurcaciones (Fig. 7.13). No se identificaron cámaras. La suma de los elementos que formaban este sistema indicó una complejidad de 55. Se encontraron varios elementos rellenos con pasto fresco, incluyendo: 12 mamelones, el tramo final de un túnel ciego, así como tres rampas asociadas a entradas (uno de ellos de 340 mm de longitud), estos últimos precedidos por un tapón de sedimento. También se identificaron tres túneles rellenos con pasto muy próximos a los túneles, pero aparentemente no conectados. El piso en su mayoría estaba limpio, con raros restos vegetales (hojas de *H. argentea*); esencialmente era liso, con sectores donde las trazas de garras eran gruesas y romas

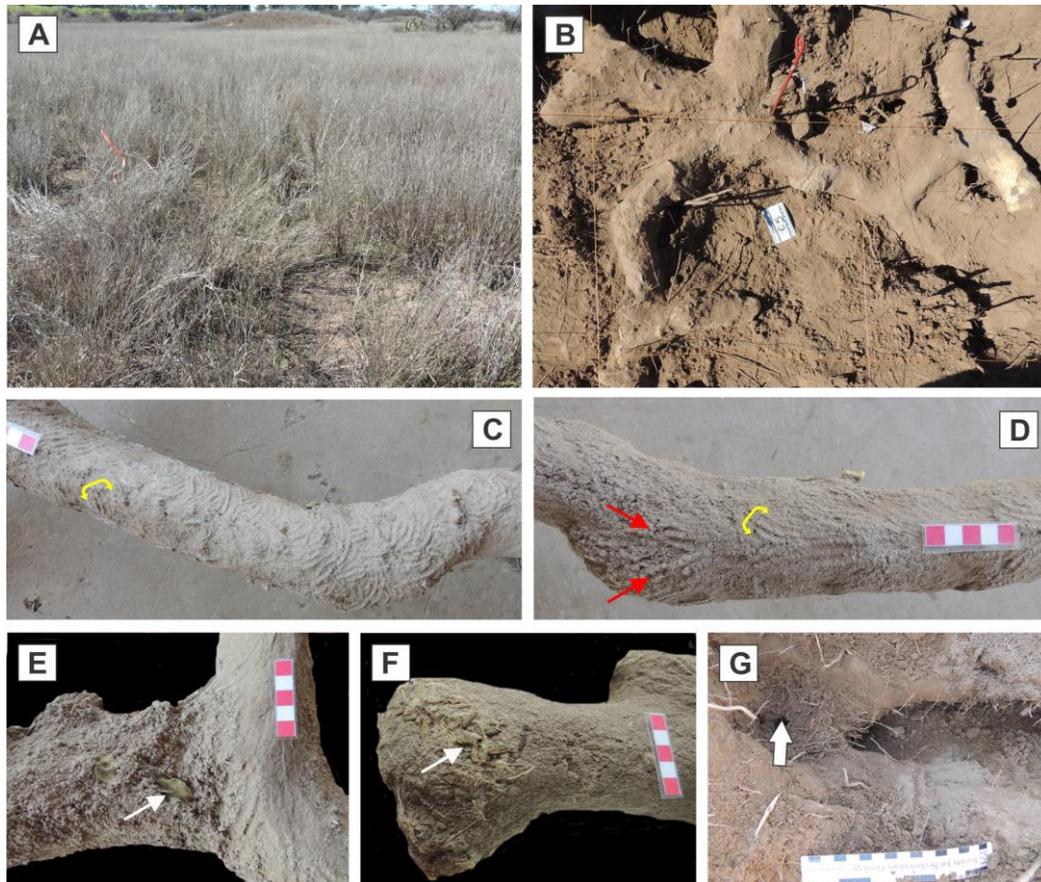
(Fig. 7.14.D), y estaban dispuestas formando un patrón en *chevron*, con ángulos entre 35 y 59°. Un set de tres trazas del piso registró una anchura de 14,99 mm, la anchura de las trazas de garras promedio fue de  $3,22 \pm 0,43$  mm ( $n= 3$ ; rango= 2,47 – 3,95 mm) y la separación entre trazas promedio era de  $6,49 \pm 0,31$  mm ( $n= 2$ ; rango= 6,18 – 6,80 mm).



**Figura 7.13.** Esquema del sistema de *C. azarae* en el sitio 756 de la estepa pampeana.

En las paredes laterales y techo de los túneles moldeados se preservaron las trazas de las garras bien definidas, agrupadas en set de tres crestas (Fig. 7.14.C). El

promedio de la anchura del set fue de  $11,54 \pm 0,23$  mm ( $n= 19$ ; rango= 9,93 – 13,57 mm), la anchura promedio de trazas de garras de  $2,38 \pm 0,05$  mm ( $n= 57$ ; rango= 1,47 – 3,31 mm) y la separación promedio entre trazas fue igual a  $4,81 \pm 0,09$  mm ( $n= 38$ ; rango= 3,63 – 5,84 mm). Los sets del techo y laterales de los túneles formaban el característico patrón en *chevron*, con ángulos entre set de 96 a 107°.



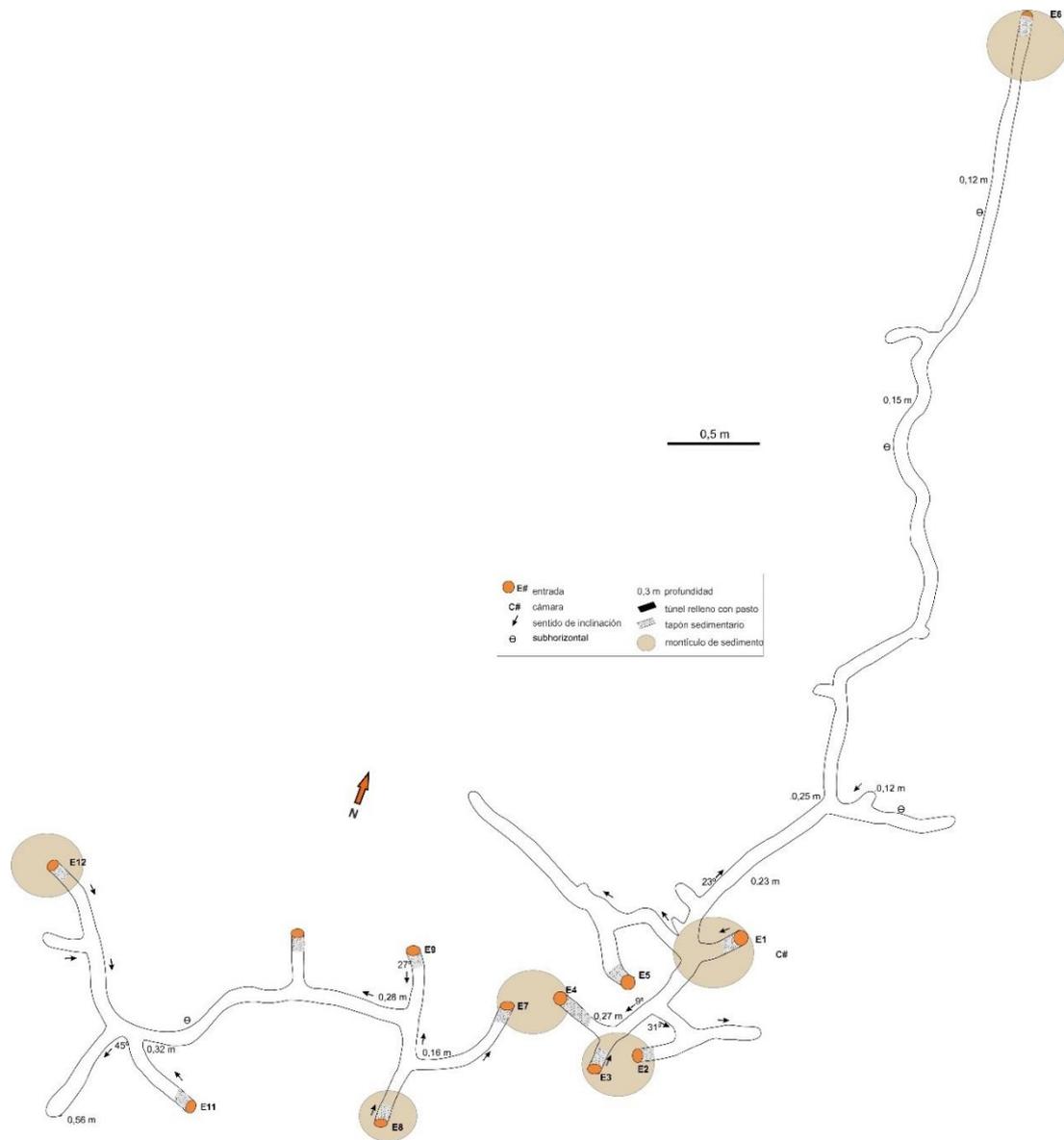
**Figura 7.14.** Moldes de sistemas de cuevas de *C. azarae* en la estepa pampeana (756, 757 y V572). (A) Vegetación de pastizal natural. (B) Molde #757 *in situ*. (C) Ornamentación en el techo del molde # 756. (D) Ornamentación del piso del molde # 756. El corchete señala un set de trazas de garras y las flechas el patrón en *chevron*. (E) Detalle del piso con restos vegetales (flecha) en molde sitio V572. (F) Piso con heces (flecha) y restos vegetales en el molde del sitio 757. (G) Tramo excavado con un túnel relleno de pasto asociado (flecha) en sitio V572.

**Sitio 757** (Tabla 2.2, Figs. 7.14 y 7.15). Próximo al sitio anterior, con vegetación herbácea similar (Fig. 7.14.A), se identificó este sistema de cuevas, de donde se capturó un macho adulto cuya masa corporal registró 112 g, para luego hacer un molde parcial del sistema (Fig. 7.14.B). El sedimento del suelo en que se encontraba este sistema era más fino y compacto, constituyendo un parche dentro de un relieve

ondulado con sedimentos arenosos. La muestra analizada era una arena muy fina limosa con distribución bimodal y pobre selección (ver Tabla 3.1).

El sistema estaba formado por dos tramos que compartían un montículo, sin aparente conexión subterránea. Sin embargo, dada la proximidad y el carácter territorial de esta especie se consideró parte del mismo sistema (Fig. 7.15). El tramo mayor del sistema (8,03 m) tenía un túnel principal con orientación nornoroeste con cinco entradas del que se originaba un túnel secundario con una entrada, con orientación casi ortogonal al túnel principal. Este túnel principal tenía una profundidad variable entre 0,12 m y 0,27 m. El otro tramo era más corto (3,55 metros), tenía una orientación aproximadamente norte sur y constaba de seis entradas, tres de ellas vinculadas a montículos activos. Este tramo registró una profundidad que variaba entre 0,16 m y 0,32 m, aunque un túnel ciego (con una inclinación de 45°) alcanzó la profundidad máxima del sistema (0,56 m). La longitud curva del sistema fue de 17,61 m, en tanto que la longitud recta era de 8,15 m, dando una tortuosidad igual a 2,16. Los túneles, con sección transversal elíptica vertical, registraron un Dh promedio de  $71,10 \pm 0,78$  mm (n= 16; rango= 66,30 – 77,08 mm) y el Dv promedio fue de  $78,57 \pm 2,31$  mm (n= 16; rango= 63,55 – 92,72 mm), siendo el IDR promedio igual a  $1,10 \pm 0,03$  (n= 16; rango= 0,93 – 1,32). Las rampas tenían una inclinación media de  $26 \pm 7,42^\circ$  (n= 4; rango= 9 – 45°). Las bifurcaciones eran en su mayoría con morfología de Y (registraron ángulos entre 76 y 118°), dos formando una T (148°) y una cuadrifurcación cuyos ángulos midieron 94°, 63°, 110° y 93°. No se identificaron cámaras. La suma de los elementos que constituían este sistema indicó una complejidad de 48. Se reconocieron tres mamelones vacíos, con rangos de Dh entre 54 y 61,20 mm, Dv de 55 a 72,10 mm y longitudes entre 54 y 61,50 mm. El piso estaba principalmente limpio, con pocos restos vegetales (Poaceas) en algunos tramos de túneles, y próximo a una entrada junto a los restos vegetales, había sedimento suelto y varias heces (Fig. 7.14.F). También se encontró un incisivo de *Ctenomys*. En el piso sólo se preservaron pocas trazas de garras mal definidas, algunas formando el patrón en *chevron* con ángulos entre set entre 25 y 41°. En las paredes laterales y techo de los túneles moldeados también quedaron registradas las trazas de las garras, formando set de tres crestas. El promedio de la anchura del set fue de  $11,40 \pm 0,22$  mm (n= 10; rango= 10,53 – 12,59 mm), anchura promedio de las trazas de garras de  $2,34 \pm 0,06$  mm (n= 30; rango= 1,59 – 3,05 mm) y la separación promedio entre trazas

igual a  $5,10 \pm 0,18$  mm ( $n= 20$ ; rango= 3,51 – 6,69 mm). Los sets formaban un patrón en *chevron*, con ángulos entre set de 91 a 132°.



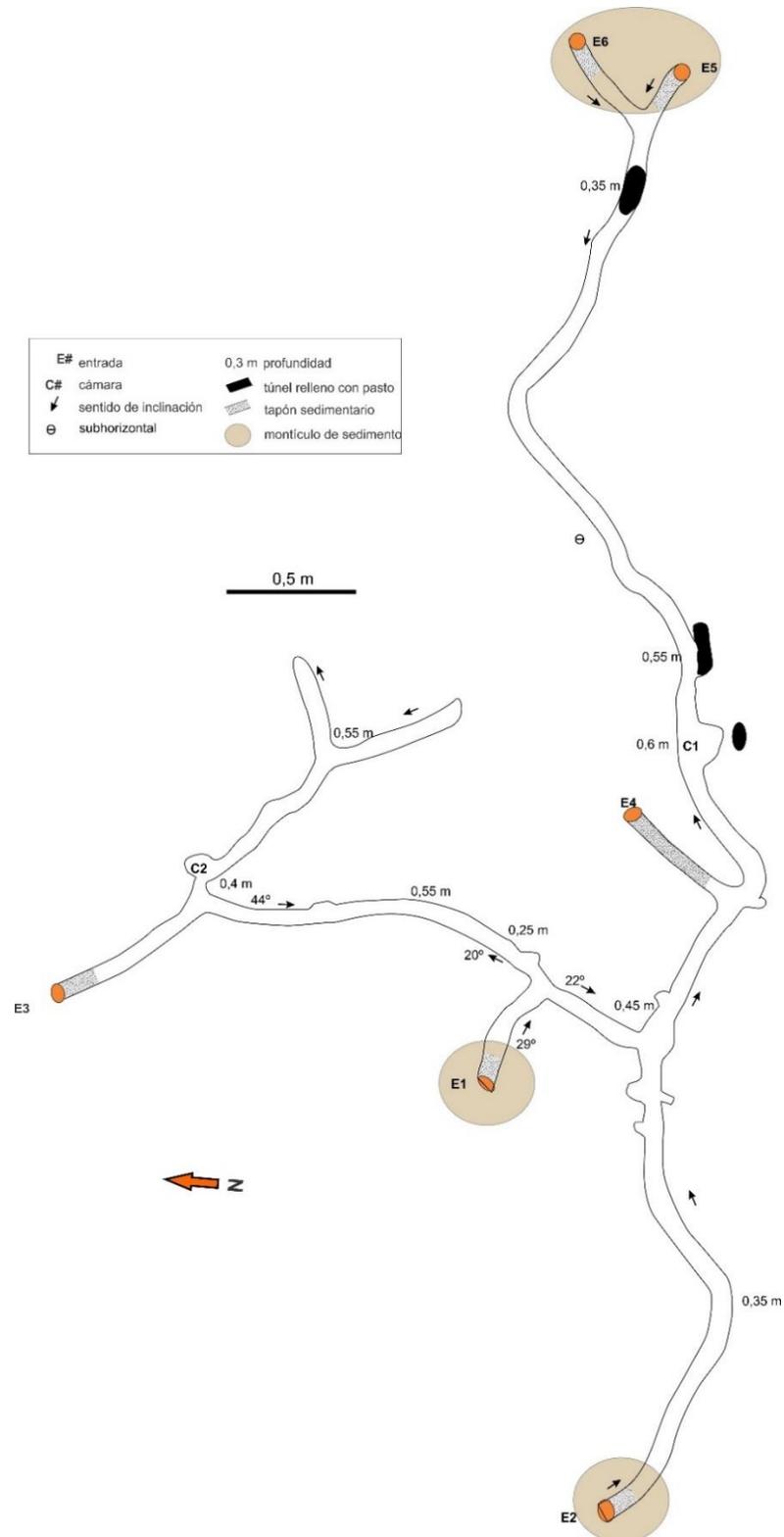
**Figura 7.15.** Esquema del sistema de *C. azarae* en el sitio 757 de la estepa pampeana.

**Sitio V572** (Tabla 2.2, Figs. 7.14.G y 7.16). En un área de pastizal sammófilo donde la vegetación predominante estaba formada por *Hyalis argentea*, *Amelichloa brachychaeta*, *Baccharis articulata* y *Heterotheca latifolia*, pudieron identificarse los montículos característicos de los sistemas de ctenómidos. En este sitio se capturó una hembra adulta, cuya masa corporal era de 117 g. El sedimento donde fue

excavado el sistema era arena fina limosa con distribución bimodal y selección pobre (ver 756 en Tabla 3.1).

El sistema de túneles estaba compuesto por seis entradas, cuatro de ellas vinculadas a montículos activos. Todas las rampas de entrada estaban tapadas con sedimento en sus primeros 100 a 200 mm, las que se continuaban en rampas o túneles sinuosos y ramificados, dispuestos en un nivel cuya profundidad variaba mayormente entre 0,35 m y 0,55 m; alcanzando la profundidad máxima de 0,60 m en el piso de una cámara. La arquitectura general del sistema se componía de un túnel principal de 5,40 m de largo y orientación este oeste y un túnel secundario ramificado que estaba orthogonal al anterior, ubicado al norte del mismo (Fig. 7.16). La longitud curva del sistema alcanzó 10,82 m, en tanto que la longitud recta fue de 6,20 m, dando una tortuosidad igual a 1,74. Los túneles exhibían una sección transversal de morfología elíptica vertical, con un Dh promedio de  $73,64 \pm 2,54$  mm (n= 8; rango= 63,60 – 88,10 mm), en tanto que el Dv promedio fue de  $80,71 \pm 2,10$  mm (n= 8; rango= 72,51 – 85,85 mm), dando un IDR promedio igual a  $1,11 \pm 0,06$  (n= 8; rango= 0,88 – 1,32). Las rampas tenían una inclinación promedio de  $28,75 \pm 5,44^\circ$  (n= 4; rango= 20 – 44°). Las bifurcaciones eran en forma de Y o de T, registrando esta última morfología ángulos entre 145 y 156°. Se identificaron dos cámaras vacías, de ubicación lateral, con Dh= 200 mm, Dv= 110 y 75 mm y L=150 y 110 mm. El sistema alcanzó una complejidad igual a 23. Por encima de una de las cámaras y asociado a los túneles, pero sin conexión aparente, se encontraron tres túneles rellenos con pasto seco (el más próximo a la cámara) o fresco (Fig. 7.14.G). Estos túneles midieron entre 60 y 140 mm de longitud, Dh= 50 a 75 mm y Dv= 60 a 80 mm. Laterales a los túneles había cuatro mamelones con rangos de Dh= 46,70 – 60,60 mm, Dv= 49,90 – 64 mm y L= 34 – 56 mm y dos protuberancias. El piso estaba en su mayoría limpio, con algunas heces y escasos restos vegetales (hojas de *H. argentea* y *H. latifolia*); con pocas trazas de garras mal definidas (Fig. 7.14.E). Se midió un set formado por tres crestas, el cual registró una anchura de 16,34 mm; la anchura de las trazas de garras entre 3,53 y 5,19 mm, siendo el rango de separación entre las trazas de 5,6 a 6,6 mm. En las paredes laterales y techo de los túneles moldeados se preservaron las trazas de las garras, agrupadas de a tres crestas. El promedio de la anchura del set fue de  $12,73 \pm 0,41$  mm (n= 13; rango= 10,52 – 15,13 mm), la anchura promedio de las trazas de garras de  $2,95 \pm 0,07$  mm (n= 39; rango= 1,77 – 3,72 mm) y la separación promedio

entre trazas registró  $5,60 \pm 0,18$  mm ( $n= 26$ ; rango= 4,15 – 6,66 mm). Los sets se disponían con un patrón en *chevron* formando ángulos de  $101^\circ$ , y algunos sets individuales formaban con la línea media ángulos entre  $35$  y  $57^\circ$ .



**Figura 7.16.** Esquema del sistema de *C. azarae* en el sitio V572 de la estepa pampeana.

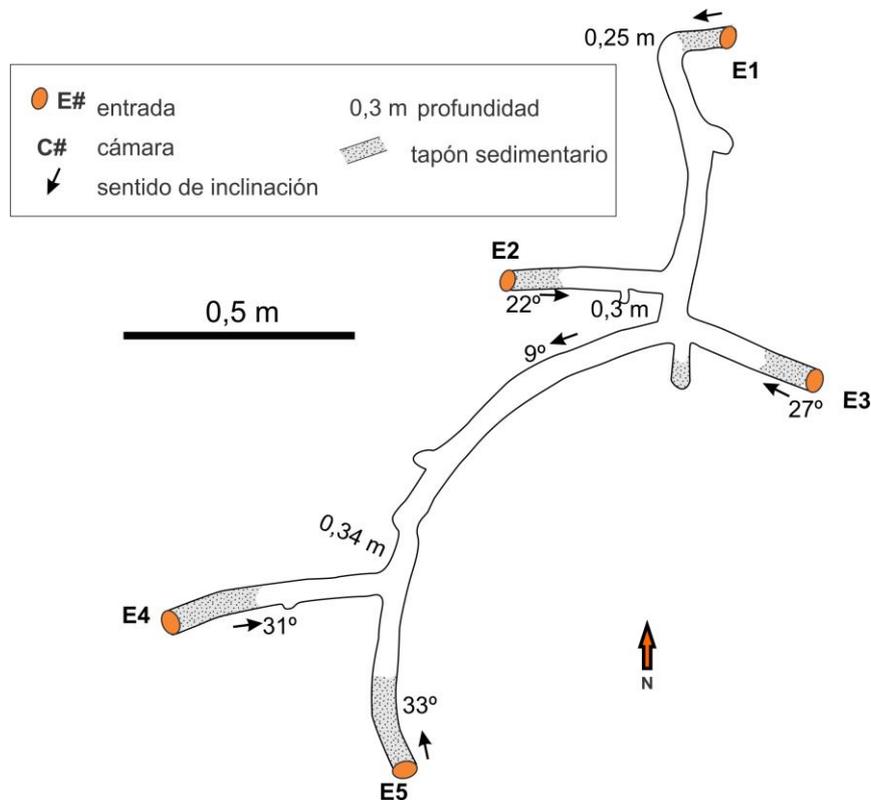
## Cuevas de *Ctenomys talarum occidentalis*

Provincia fitogeográfica: Espinal

**Localidad:** La Florida

**Sitio V545** (Tabla 2.2, Figs. 7.1.C, 7.17 y 7.18). En un claro del bosque de *P. caldenia*, donde la vegetación herbácea estaba formada principalmente de *Amelichloa brachychaeta*, *Conyza bonariensis*, *Baccharis articulata*, *Solanum elaeagnifolium*, entre otras (Fig. 7.18.A); se identificó un montículo activo de 0,20 m de diámetro (Fig. 7.1.C). En este sitio se capturó un individuo adulto macho, cuya masa corporal era de 78 g. Los otros sistemas excavados en esta localidad estaban próximos (cientos de metros) por lo que la vegetación era similar. El sedimento donde se halló este sistema era un limo grueso arenoso con distribución bimodal y pobre selección (ver V544 en Tabla 3.1).

El sistema de cuevas estaba formado por cinco entradas, una de ellas asociada al montículo activo. Las entradas tenían sección transversal subcircular, con diámetro horizontal y vertical similar (50 mm). Las rampas de entrada estaban obliteradas con sedimento (120 a 350 mm), luego se continuaban en túneles ramificados. La rampa de la E1 describía una pronunciada curva hacia la izquierda (Figs. 7.17 y 7.18.C), característica particular no encontrada en los sistemas moldeados de *C. azarae*. Se reconoció un túnel principal, cuya orientación era N 240°, la longitud de 2,16 m y tres túneles secundarios ortogonales, mayormente subhorizontales y con profundidad que varió entre 0,30 m y 0,34 m. La longitud curva del sistema fue de 3,62 m, en tanto que la longitud recta era de 1,87 m, dando una tortuosidad igual a 1,94. Los túneles con sección transversal elíptica vertical, registraron un Dh promedio de  $56,33 \pm 1,04$  mm (n= 13; rango= 51,44 – 66,06 mm) y el Dv promedio fue de  $63,12 \pm 1,88$  mm (n= 13; rango= 56,09 – 80,49 mm), siendo el IDR promedio igual a  $1,12 \pm 0,04$  (n= 13; rango= 0,94 – 1,44). Las rampas tenían una inclinación promedio de  $24,40 \pm 4,28^\circ$  (n= 5; rango= 9 – 33°). Las bifurcaciones en Y formaban ángulos de 58 y 94°, y la trifurcación (Fig. 7.17) formada por dos ángulos agudos y dos obtusos: 124°, 63°, 67° y 106° (nombrados en sentido antihorario). No se encontraron cámaras, alcanzando el sistema una complejidad de 13. Se identificaron dos mamelones (Dh= 49 y 54 mm; Dv= 37 y 63 mm y L= 52 y 34 mm) y una protuberancia cónica, todos vacíos.



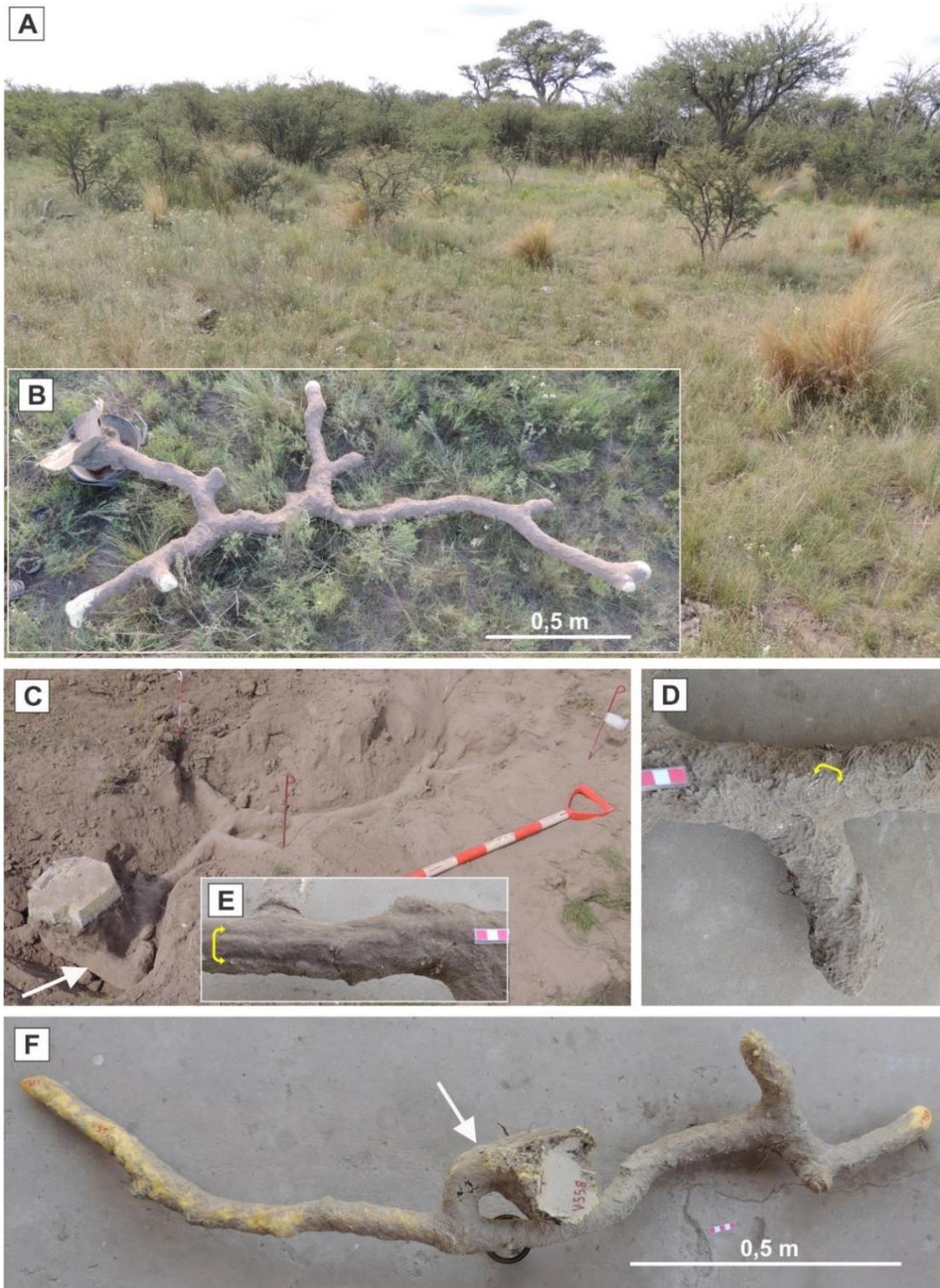
**Figura 7.17.** Esquema del sistema de *C. talarum occidentalis* en el sitio V545 del espinal.

El piso de todo el sistema era liso, en un sector se observaron los moldes de posibles almohadillas plantales o palmares del productor, y también había restos vegetales dispersos. En las paredes laterales y techo de los túneles moldeados quedaron documentadas dos excavaciones de invertebrados ( $D_h = 28$  y  $27$  mm,  $D_v = 17$  y  $27$  mm y  $L = 43$  y  $14$  mm), otra excavación vertical con sección subcircular de  $24$  mm de diámetro y una en el techo más pequeña que las anteriores. La ornamentación superficial del techo y paredes laterales formaba sets de tres trazas de garras con las siguientes medidas promedio: anchura del set igual a  $11,04 \pm 0,34$  mm ( $n = 11$ ; rango =  $9,50 - 13,78$  mm), anchura de las trazas de garras de  $2,25 \pm 0,07$  mm ( $n = 33$ ; rango =  $1,42 - 2,84$  mm) y la separación entre trazas era de  $4,59 \pm 0,13$  mm ( $n = 22$ ; rango =  $3,66 - 5,92$  mm). Los sets formaban un característico patrón en *chevron*, con ángulos entre set de  $96$  a  $102^\circ$ .

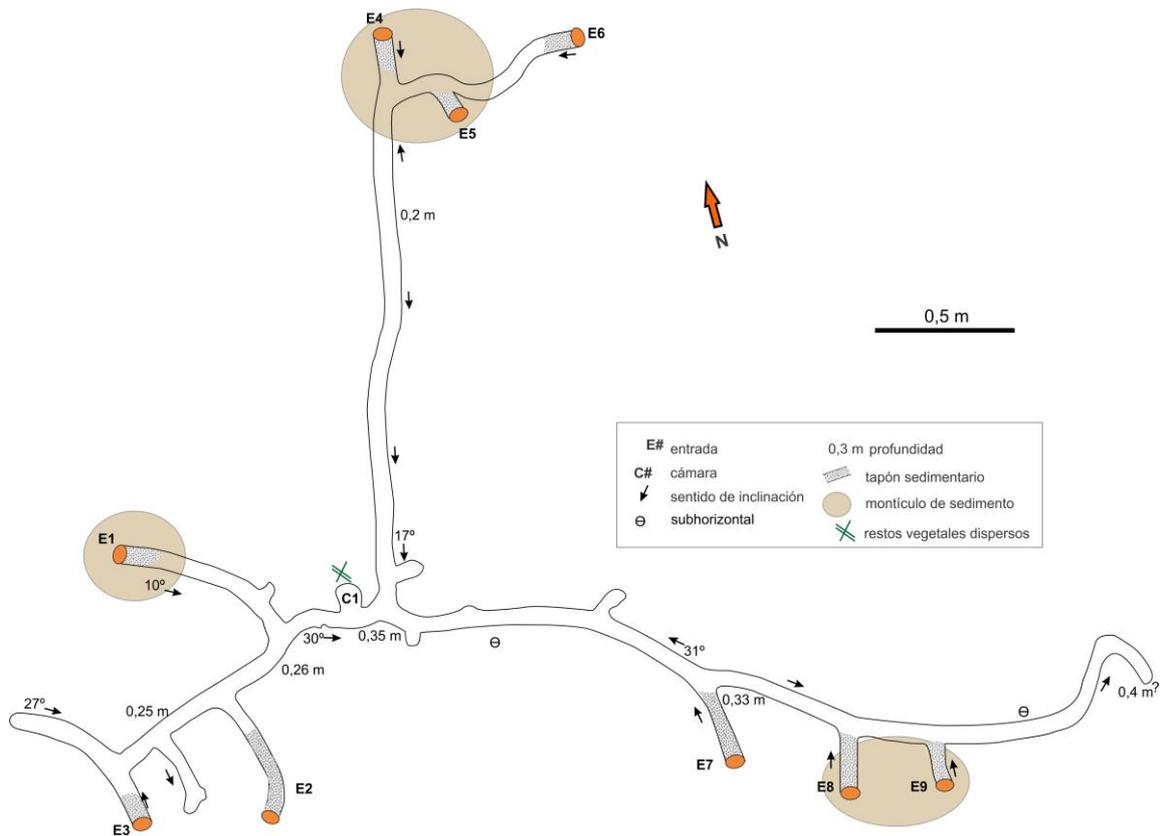
**Sitio V546** (Tabla 2.2, Figs. 7.18 y 7.19). En este sitio se capturó un adulto macho, cuya masa corporal registró  $95$  g. La vegetación era similar a la del sitio cercano V545.

El sedimento donde se halló este sistema era un limo grueso arenoso con distribución bimodal y pobre selección (ver V544 en Tabla 3.1).

El sistema estaba formado por nueve entradas, con seis de ellas vinculadas a tres montículos. Todas las rampas de entrada estaban obliteradas con un tapón de sedimento de 100 a 350 mm de largo, y luego se continuaban en rampas o túneles que describían una arquitectura general en forma de T. En esta morfología se reconoció un túnel principal con orientación N 285° y una longitud de 4,92 m; al que llegaban cinco entradas que lo comunicaban con la superficie (Fig. 7.18.B). El túnel principal tenía nueve bifurcaciones, y un túnel secundario de 2,62 m de longitud ubicado ortogonalmente y a la mitad del túnel principal. El sistema se desarrollaba en un nivel con una profundidad que variaba entre 0,20 m y 0,33 m. La longitud curva del sistema fue de 11,34 m, en tanto que la longitud recta era de 3,90 m, dando una tortuosidad igual a 2,91. Los túneles con sección transversal elíptica vertical, registraron valores promedios de  $D_h = 62,19 \pm 0,95$  mm ( $n = 20$ ; rango = 54,19 – 70,77 mm) y el  $D_v = 69,67 \pm 1,21$  mm ( $n = 20$ ; rango = 62,54 – 70,77 mm), siendo el  $IDR = 1,12 \pm 0,02$  ( $n = 20$ ; rango = 0,94 – 1,24). Las rampas registraron una inclinación promedio de  $23 \pm 4,09^\circ$  ( $n = 5$ ; rango = 10 – 31°). La mayoría de las bifurcaciones eran en Y, con ángulos entre 77 y 117° y dos en T (144°). Se identificó una cámara lateral ( $D_h = 94$  mm,  $D_v = 77$  mm y  $L = 76$  mm) que contenía escasos restos vegetales, algunas heces y clastos de tosca; alcanzando el sistema una complejidad de 37. También se identificaron dos mamelones de poco desarrollo, con escasos restos vegetales y sedimento suelto, así como pasto y escasas heces al final de un túnel ciego. El piso era mayormente liso, un sector con esbozo de bilobulación (Fig. 7.18.E), sólo algunas trazas de garras aisladas y escasos restos vegetales. Con respecto a la ornamentación superficial de las paredes laterales y techo, se observaron algunas excavaciones de invertebrados y trazas de garras (Fig. 7.18.D). Los sets de tres trazas de garras registraron una anchura promedio de  $10,36 \pm 0,19$  mm ( $n = 17$ ; rango = 8,60 – 11,78 mm), la anchura promedio de las trazas de garras fue  $2,02 \pm 0,04$  mm ( $n = 51$ ; rango = 1,40 – 2,76 mm) y la separación promedio entre trazas igual a  $4,36 \pm 0,08$  mm ( $n = 34$ ; rango = 3,43 – 5,10 mm). Los sets del techo y laterales estaban dispuestos en un patrón en *chevron*, en el que se reconocieron direcciones opuestas; formando ángulos entre sets de 75 a 144°.



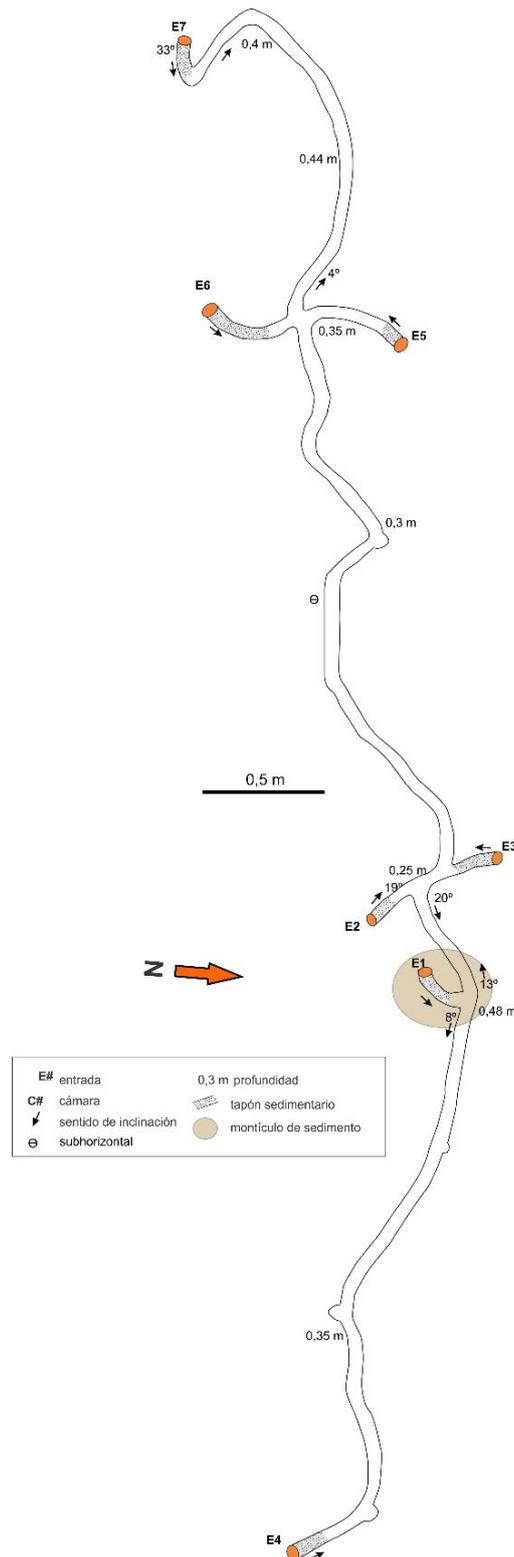
**Figura 7.18.** Moldes de sistemas de cuevas de *C. talarum occidentalis*. (A) Vegetación del espinal. (B) Molde extraído del sitio V546. (C) Molde *in situ* de sitio V545. (D) Detalle de la ornamentación del techo en molde V546, con un set de trazas indicado por el corchete. (E) Detalle del piso en molde V546 con bilobulación incipiente (corchete). (F) Molde del sitio V558. La flecha indica una rampa de entrada formando una curva pronunciada.



**Figura 7.19.** Esquema del sistema de *C. talarum occidentalis* en el sitio V546 del espinal.

**Sitio V558** (Tabla 2.2, Figs. 7.18.F y 7.20). En este sistema se capturó una hembra adulta que registró 74 g de masa corporal. La vegetación era similar a la del sitio cercano V545 (Fig. 7.18.A). El sedimento donde se halló este sistema era un limo grueso arenoso con distribución bimodal y pobre selección (ver V544 en Tabla 3.1).

Este sistema de morfología lineal estaba compuesto por un largo túnel principal subhorizontal, al que llegaban las rampas de las siete entradas. Sólo se ubicó un montículo activo vinculado a una entrada (Fig. 7.20). La profundidad oscilaba entre 0,18 m y 0,35 m, siendo la profundidad máxima de 0,48 m. Todas las rampas de entrada estaban obliteradas con sedimento en sus primeros 80 a 230 mm, una de ellas (E7) describía una curva cerrada hacia la izquierda (Fig. 7.18.F). La longitud curva del sistema fue de 17,29 m, en tanto que la longitud recta era de 6,70 m, dando una tortuosidad igual a 2,58. Los túneles con sección transversal subcircular a elíptica vertical, con un  $D_h$  promedio de  $56,87 \pm 1,68$  mm ( $n=8$ ; rango= 51,04 – 65,45 mm) y el  $D_v$  promedio era de  $61,80 \pm 3,79$  mm ( $n=7$ ; rango= 51,97 – 83,08 mm), siendo el IDR promedio igual a  $1,09 \pm 0,04$  ( $n=7$ ; rango= 0,95 – 1,27).



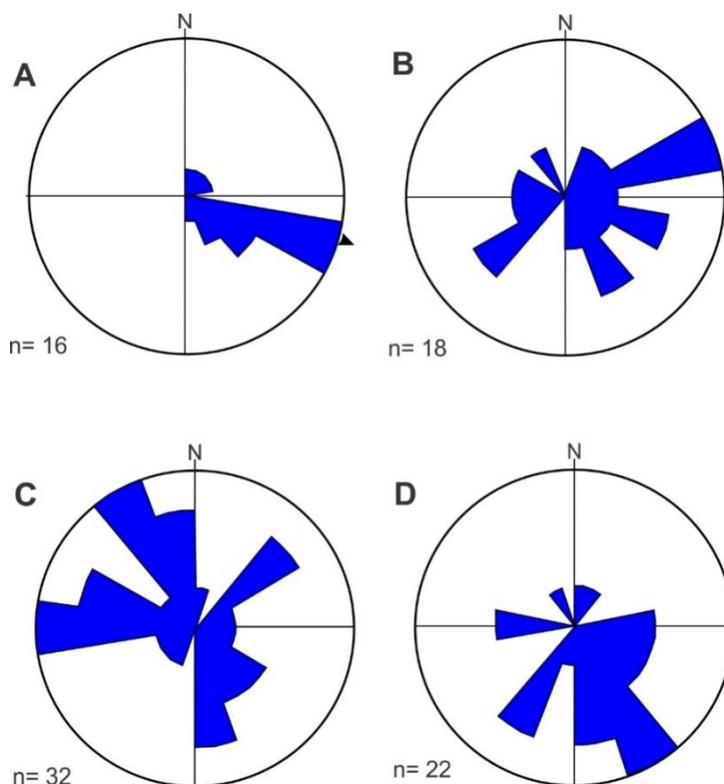
**Figura 7.20.** Esquema del sistema de *C. talarum occidentalis* en el sitio V558 del espinal.

Las rampas registraron una inclinación media de  $18,60 \pm 4,20^\circ$  ( $n= 5$ ; rango= 8 –  $33^\circ$ ). Este sistema tenía tres bifurcaciones, dos en T formando ángulos de 179 y  $194^\circ$  y una

en Y con un ángulo de 134°; además de una trifurcación (Fig. 7.20). No se encontraron cámaras, alcanzando el sistema una complejidad de 17. Se identificaron cinco mamelones de poco desarrollo. El piso era liso, sin trazas de garras, con algunas pisadas mal definidas e incompletas; había restos vegetales dispersos y clastos de tosca (de hasta 5 mm de diámetro). En las paredes laterales y el techo de los túneles moldeados quedaron preservadas las trazas de garras, las que estaban agrupadas de a tres crestas formando sets. La anchura promedio del set fue de  $9,73 \pm 0,74$  mm ( $n= 12$ ; rango= 8,26 – 17,60 mm), anchura promedio de las trazas de garras de  $1,55 \pm 0,05$  mm ( $n= 36$ ; rango= 1,10 – 2,31 mm) y la separación promedio entre trazas igual a  $4,04 \pm 0,08$  mm ( $n= 24$ ; rango= 3,51 – 5,03 mm). Los sets formaban un patrón en *chevron*, sólo pudo tomarse un ángulo entre set igual a 113°.

### Orientación de las entradas de sistemas de *Ctenomys azarae* y *Ctenomys talarum occidentalis*

En este apartado se describe la orientación del tramo inicial de las rampas de entradas para todos los sistemas de *Ctenomys* estudiados. Para el caso de los sistemas de *C. azarae*, las entradas en el monte y espinal se ubicaron mayormente en el cuadrante sureste (Fig. 7.21.A-B), ocurriendo lo mismo con los sistemas de *C. talarum occidentalis*, los que se registraron sólo en el espinal (Fig. 7.21.D). Las entradas de



los sistemas de *C. azarae* en el pastizal (Fig. 7.21.C) mostraban una orientación más variable, estando ubicadas mayormente en el cuadrante noroeste.

**Figura 7.21.** Diagramas en rosa mostrando la orientación de las entradas de sistemas de *C. azarae* y *C. talarum occidentalis*, distinguiendo por provincia fitogeográfica. (A) *C. azarae* en el monte. (B) *C. azarae* en el espinal. (C) *C. azarae* en la estepa pampeana. (D) *C. talarum occidentalis* en el espinal.

Sitio	Entradas	Cámara	Lc (m)	PM (m)	To	Co	Dh (mm)	Dv (mm)	IDR	Niveles	Incl (°)	AS (mm)	AT (mm)	ST (mm)
<b><i>Ctenomys azarae</i> - Monte</b>														
358	3	-	10,36	0,40	1,59	10	83,57	80,22	0,96	1	19,71	11,53	1,92	5,20
V579	10	-	22,12	0,35	4,77	25	60,43	67,74	1,12	1	21	11,42	2,53	5,19
V580	4	4	15,33	0,43	1,84	22	69,26	64,09	0,93	1	22,50	12,02	2,17	4,72
<b><i>Ctenomys azarae</i> - Espinal</b>														
724	5	1	12,68	0,38	2,07	25	62,14	75,82	1,20	1	21,44	12,58	2,47	5,04
725	6	-	16,42	0,38	2,30	33	68,46	81,50	1,20	1	15,28	12,14	2,51	5,16
V557	8	2	12,35	0,40	3,09	39	60,85	74,75	1,24	1	16,50	12,69	2,12	5,40
<b><i>Ctenomys azarae</i> - Pampeana</b>														
756	14	-	22,22	0,30	2,79	55	63,77	76,61	1,21	1	17,71	11,54	2,38	4,81
757	12	-	17,61	0,32	2,16	48	71,10	78,57	1,10	1	26	11,40	2,34	5,10
V572	6	2	10,32	0,55	1,74	23	73,64	80,71	1,11	1	28,75	12,73	2,95	5,60
<b><i>Ctenomys talarum occidentalis</i> – Espinal</b>														
V545	5	-	3,62	0,34	1,94	13	56,33	63,12	1,12	1	24,40	11,04	2,25	4,59
V546	9	1	11,34	0,40	2,91	37	62,19	69,67	1,12	1	23	10,36	2,02	4,36
V558	7	-	17,29	0,44	2,58	17	56,87	61,80	1,09	1	18,60	9,73	1,55	4,04

**Tabla 7.1.** Resumen de datos cuantitativos de cuevas de Ctenomyidae. Lc: Longitud curva, PM: Profundidad máxima, To: Tortuosidad, Co: Complejidad, Dh: Diámetro horizontal, Dv: Diámetro vertical, IDR: Índice diámetro relativo, Incl: Inclinación de las rampas de entrada, AS: anchura set, AT: anchura de traza, ST: separación trazas.

## Capítulo 8

### ESTUDIO DE CUEVAS FÓSILES E INACTIVAS

En este capítulo se incluye la descripción de cuevas fósiles del Neógeno en el área central de Argentina (La Pampa y suroeste de Buenos Aires), donde afloran localidades pertenecientes a las formaciones Cerro Azul (Mioceno superior), Monte Hermoso (Plioceno inferior) y depósitos plio-pleistocenos de Punta Alta. También se estudió la presencia de cuevas inactivas, con relleno sedimentario no consolidado en localidades donde se exponen depósitos holocenos (Cantera Lorda, Quehué y La Porfía; todas ubicadas en la provincia de La Pampa).

La descripción comprende la geometría y el tamaño de las cuevas, así como el estudio del relleno, el cual refleja los procesos tafonómicos que se producen luego del abandono y conducen a la obliteración de la cueva. También se estimaron las masas corporales de los posibles productores a partir de las cuevas fósiles preservadas en sección transversal sobre la base de relaciones alométricas. El Apéndice 2 contiene los datos de campo de las cuevas fósiles. El Capítulo 9 incluye un análisis e interpretación de esta información, así como una discusión de la aplicación de la información obtenida del estudio de cuevas actuales a la interpretación de las estructuras fósiles.

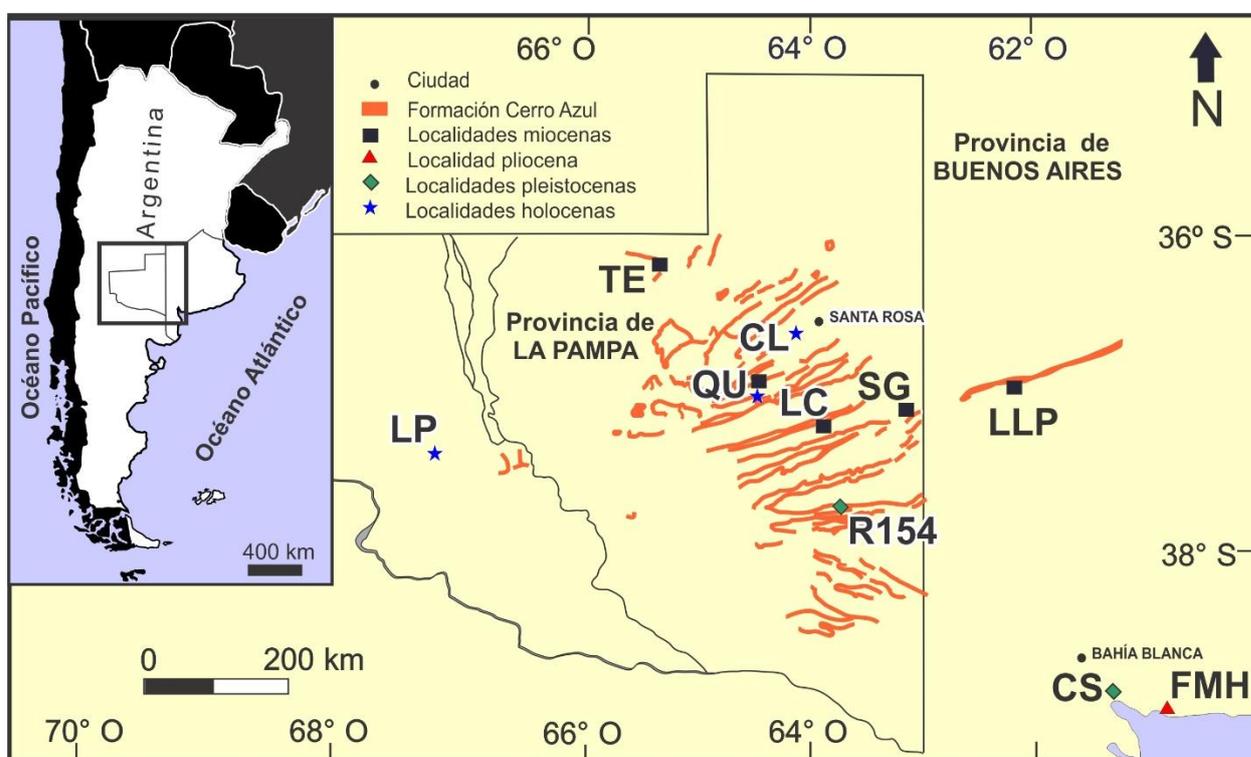
#### CUEVAS DE LA FORMACIÓN CERRO AZUL (MIOCENO SUPERIOR)

##### **Marco geológico**

Los afloramientos de edad miocena pertenecientes a la Formación Cerro Azul (Fig. 8.1) están ubicados en el centro, noroeste y este de la provincia de La Pampa y suroeste de Buenos Aires (Linares *et al.*, 1980; Folguera y Zárate, 2009; Visconti *et al.*, 2010). Sobre la base del contenido en mamíferos fósiles, la unidad representaría el intervalo comprendido entre 10 y 5,7 Ma (Cione *et al.*, 2000; Verzi y Montalvo, 2008). Este intervalo corresponde al Mioceno tardío (Edades Mamífero Chasiyuense y Huayqueriense, Montalvo y Casadío, 1988; Verzi *et al.*, 1999, 2003,

2008; Sostillo *et al.*, 2014, Montalvo *et al.*, en prensa). Esta unidad está caracterizada por una sucesión monótona de limolita y arenisca fina macizas, de color castaño rojizo (interpretado como *loess*), en la que se intercalan paleosuelos calcáreos (Visconti *et al.*, 2010).

Para el presente estudio se visitaron las siguientes localidades: Salinas Grandes de Hidalgo (SG), Laguna La Paraguaya (LLP), Laguna Chillhué (LC), Quehué (QU) y Telén (TE) (Tabla 2.3 y Fig. 8.1). Todas las asociaciones fósiles recuperadas de estas localidades se asignaron a la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío). En la Fig. 8.1 también figuran las localidades visitadas de edades pliocenas, pleistocenas y holocenas, cuyos rellenos de cuevas se describen más adelante.



**Figura 8.1** Localidades donde se estudiaron cuevas fósiles e inactivas y distribución de los afloramientos de la Formación Cerro Azul en el centro este de La Pampa y suroeste de Buenos Aires. TE: Telén, CL: Cantera Lorda, QU: Quehué, LC: Laguna Chillhué, SG: Salinas Grandes de Hidalgo, LLP: Laguna La Paraguaya, R154: Ruta Nacional 154, LP: La Porfía, CS: Cantera Sandrini, FMH: Farola Monte Hermoso.

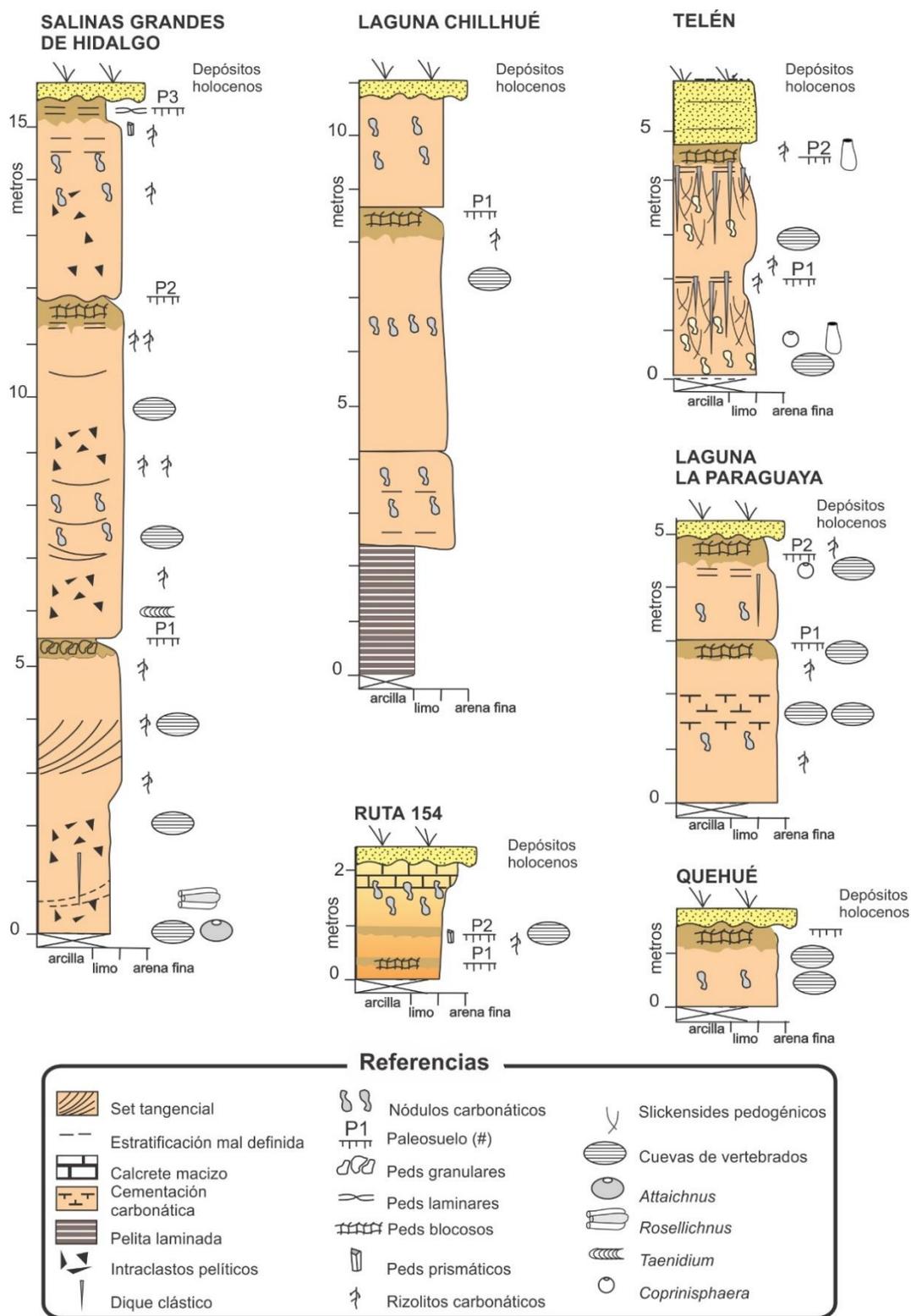
### Facies sedimentarias

Las características macroscópicas de los afloramientos de la Formación Cerro Azul en las localidades visitadas son similares, principalmente aquellos de Salinas

Grandes de Hidalgo (La Pampa) y Laguna La Paraguaya (Buenos Aires) (véase Goin *et al.*, 2000; Visconti *et al.*, 2010; Genise *et al.*, 2013; Cardonatto *et al.*, 2016; Cardonatto y Melchor, 2018). Estos afloramientos se caracterizaron por la presencia de paleosuelos con distinto grado de desarrollo, pero típicamente compuestos por dos horizontes (Fig. 8.2). El horizonte superior era una limolita arcillosa que se distinguía por la presencia de “peds” granulares, subangulares o prismáticos y un color más oscuro (5 YR 6/4) que el horizonte subyacente, y alcanzaba un espesor promedio de 0,60 m, (rango entre 0,35 y 1,00 m); el cual es muy cercano al promedio de la formación (Cardonatto *et al.*, 2016). En este horizonte los carbonatos eran raros, excepto por la presencia de rizolitos calcáreos. El horizonte inferior puede alcanzar más de un metro de desarrollo y se distinguió por su color más claro (5 YR 7/2) y la presencia de relictos de estructuras sedimentarias primarias, como la estratificación horizontal o entrecruzamiento tangencial observados en SG (Fig. 8.2). Este horizonte constituido por limolita o arenisca de grano fino con cementación de carbonatos, en forma de nódulos y rizolitos; también contenía intraclastos pelíticos. Estas características son comparables a un horizonte Bk o Bk/C. Los rizolitos eran de tamaño medio a pequeño, con rango de tamaño entre 1 y 30 mm. Además, se encontraron diversas trazas fósiles de invertebrados en ambos horizontes, las que serán descriptas en detalle abajo.

Los depósitos de la Formación Cerro Azul en Laguna Chillhué (Fig. 8.2) difirieron de las localidades restantes por la presencia de un intervalo de fango laminado rojo oscuro en su parte inferior, en tanto que la parte superior del perfil de esta formación es similar al descrito para las otras localidades (Montalvo *et al.*, 1995; Cardonatto y Melchor, 2018).

En la localidad fosilífera de Quehué (Fig. 8.2) los depósitos del Mioceno tardío estaban cubiertos por sedimentos del Holoceno. Las exposiciones de edad miocena mostraron un desarrollo vertical que no superaba el 1,7 m; dentro del cual se distinguieron dos facies; siendo el pasaje entre ambas transicional. La facies inferior de 1,2 m de desarrollo, representada por limo arenoso de color rosa anaranjado pálido (5 YR 7/2), con numerosas concreciones calcáreas. La facies superior de no más de 0,5 m de espesor formada por areniscas finas limosas del mismo color, con rizoconcreciones (Montalvo *et al.*, 1996) (Fig. 8.2).



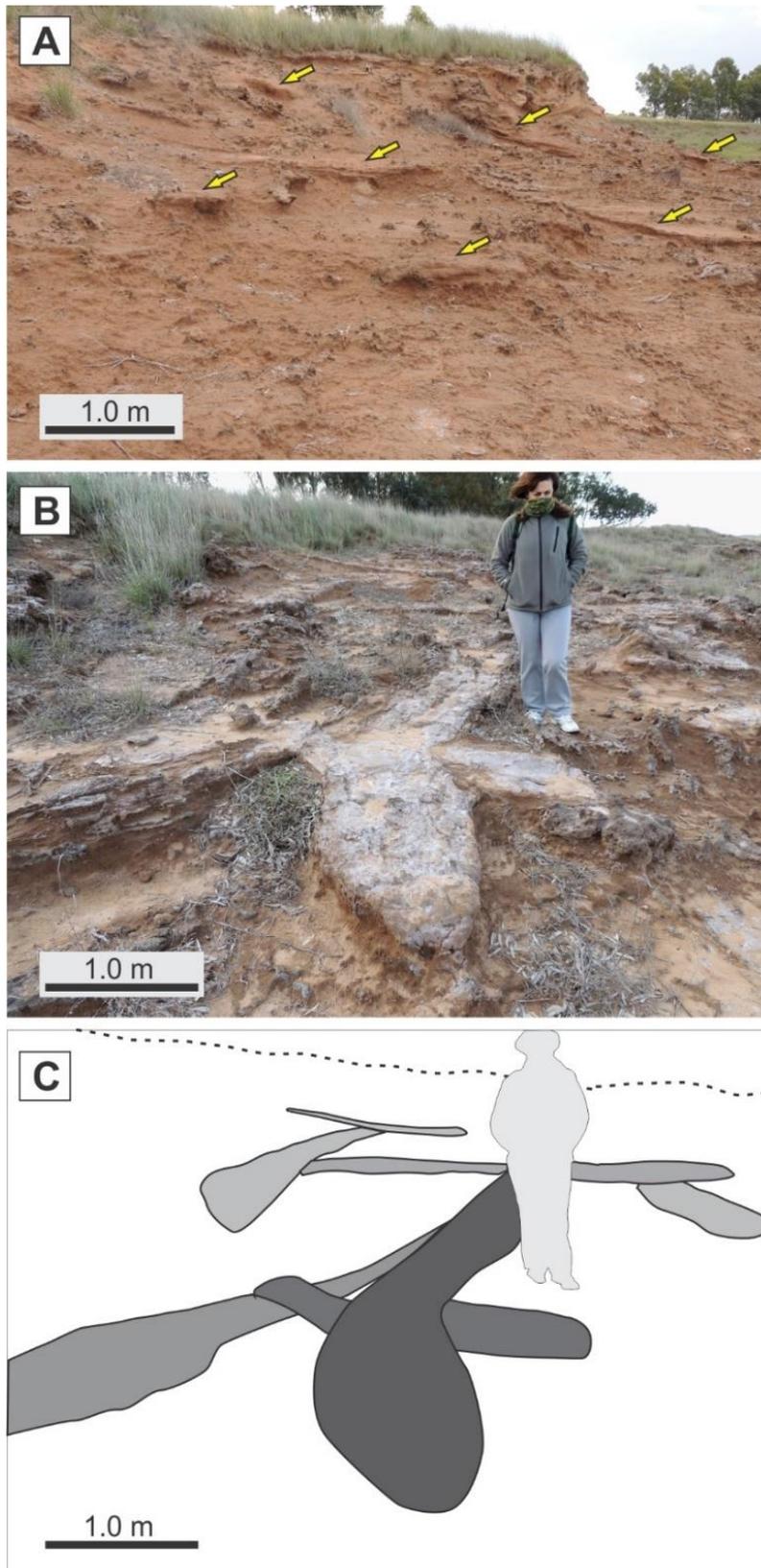
**Figura 8.2.** Secciones sedimentológicas de la Formación Cerro Azul (Mioceno superior). Se incluye la sección de Ruta Nacional 154, la que contiene cuevas fósiles de probable edad pleistocena (ver texto). Modificado de Montalvo *et al.* (1995, 1996, 2008), Genise *et al.* (2013), Cardonatto *et al.* (2016) y Cardonatto y Melchor (2018).

Otra localidad visitada donde aflora la Formación Cerro Azul fue Telén (centro-norte de La Pampa; Fig. 8.2), donde se reconocieron paleosuelos bien desarrollados con características de vertisoles; compuestos por limolita y arenisca de grano fino rosa anaranjada grisácea (5 YR 7/2), con abundante cementación de carbonatos, principalmente rizolitos y concreciones calcáreas (Montalvo *et al.*, 2008). Se identificaron dos paleosuelos, el inferior con un espesor de 1,7 m y el superior alcanzaba 1,9 m. Estos paleosuelos presentaban *slickensides* y diques clásticos que se consideran de origen pedogenético (Montalvo *et al.*, 2008; Cardonatto *et al.*, 2016). En este afloramiento, si bien se identificaron paquetes arcillosos laminados idénticos a los observados en rellenos de cuevas en otras localidades, la pobre exposición no permitió definir el contorno de los rellenos de cuevas fósiles.

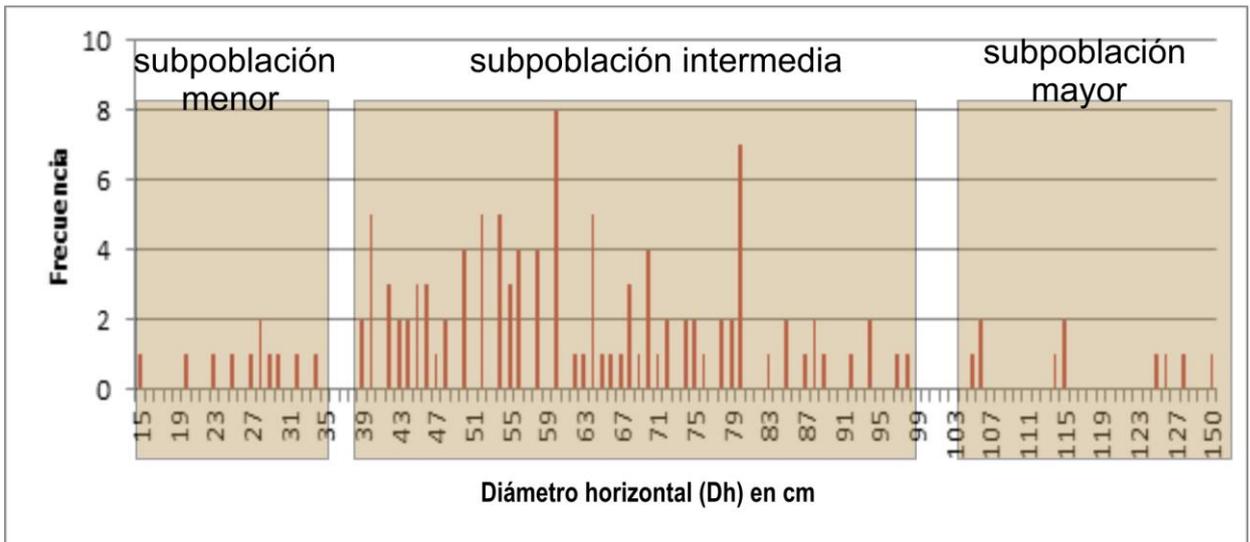
## **Descripción de los rellenos de cuevas**

### *Rasgos generales y tamaño*

Los rellenos de cuevas contrastaban en color y estructura con la roca hospedante y estaban compuestos principalmente de arcilita y limolita laminada, presentando induración y cementación similar a los sedimentos circundantes (Fig. 8.3.A). Algunos rellenos tenían su techo poco definido debido a la estructura maciza presente en su parte superior, la que se confundía con la roca hospedante. En Laguna La Paraguaya la cementación carbonática preferencial de los rellenos de cuevas resultaba en exposiciones tridimensionales. En dicha localidad hay algunos sectores con alta densidad de bioturbación donde pudieron establecerse relaciones de corte entre dos o más rellenos (Fig. 8.3.B-C). En las localidades visitadas de la Formación Cerro Azul se midieron un total de 126 rellenos de cuevas: 51 de SG, 59 de LLP, 3 de LC y 13 de QU (ver detalle en Apéndice 2.1). Las cuevas medidas mostraban una gran variabilidad de tamaños, siendo el rango del Dh registrado entre 0,15 y 1,50 m y el rango del Dv entre 0,17 y 0,92 m. La distribución de frecuencias de los Dh sugiere una distribución normal, donde pudieron distinguirse tres subpoblaciones. La subpoblación menor tiene rango de Dh entre 0,15 y 0,34 m (8,7% de las observaciones); la intermedia con rangos entre 0,39 y 0,98 m (83,3%) y la mayor (que representa un 8% del total de la muestra) con rangos entre 1,05 y 1,50 m (Fig. 8.4).



**Figura 8.3.** Abundancia y relaciones de corte de cuevas de la localidad LLP. (A) Vista general del afloramiento con varios rellenos de cuevas (flechas amarillas). (B-C) Fotografía y diagrama interpretativo mostrando relaciones de corte entre varias cuevas (distinguidos por los tonos de gris).



**Figura 8.4.** Histograma con la distribución de frecuencias de los diámetros horizontales de las cuevas miocenas, distinguiendo las tres subpoblaciones diferenciadas.

Los rellenos de cuevas estaban expuestos en vistas en planta (Fig. 8.5.A) o en cortes transversal (Fig. 8.5.C) y tangencial (Fig. 8.5.B); describiendo en cada caso distintas morfologías que se explican a continuación.

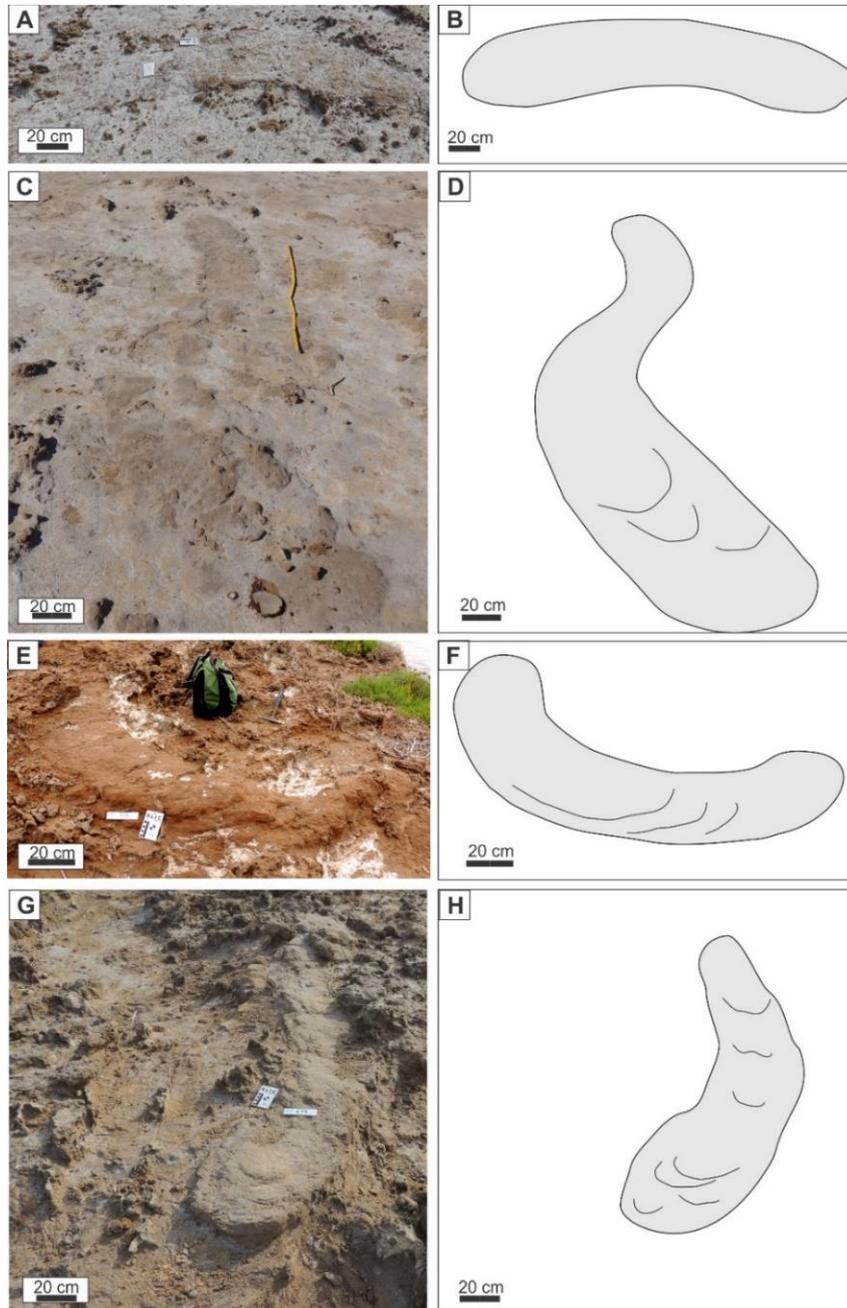


**Figura 8.5:** Distintas formas de ocurrencia de cuevas fósiles de la Formación Cerro Azul. (A) En planta (bidimensional). (B) En corte tangencial (tridimensional). (C) En sección transversal (bidimensional).

### Morfología en planta de las cuevas fósiles

Las cuevas expuestas en planta se observaron en SG, LLP y QU (n= 91), pudiéndose reconocer tres morfologías distintivas (Fig. 8.6): levemente curvo, en forma de “C” y sinuoso. La más común es un patrón levemente curvo a rectilíneo (89 % de los casos) registrado en un amplio rango de Dh, el que varía entre 0,15 y 1,50 m (Fig. 8.6.A-B). La laminación interna generalmente mostraba una inclinación

uniforme (hasta 27°), sólo en algunos rellenos hubo diferencias de inclinación, la que comúnmente disminuía hacia la parte distal (de 27° a 8°). En cuanto a las diferencias de altura dentro de un mismo relleno (entre la parte proximal y distal) se registró hasta 0,6 m y la longitud máxima preservada en estas exposiciones en planta alcanzó los 5,80 m.

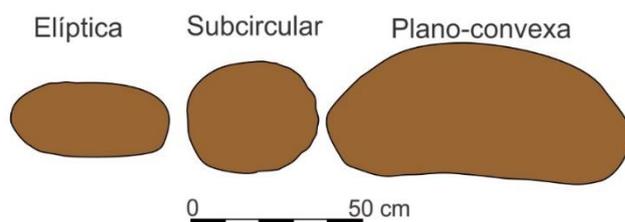


**Figura 8.6.** Morfología de cuevas fósiles de la Formación Cerro Azul en vista en planta. Se muestran pares de fotos de campo y diagramas interpretativos. (A-B) Morfología levemente curva. (C-D) Morfología sinuosa. (E-F) Cuevas en forma de "C". (G-H) Relleno de cueva con parte distal ensanchada.

El segundo patrón observado forma una curva, en forma de “C”, encontrado en un 6,6% de los rellenos, con Dh entre 0,44 y 0,72 m (Fig. 8.6.E-F). Esta morfología comúnmente aparecía como rampas con diferencias de altura de hasta 0,55 m. La inclinación de las láminas internas generalmente era uniforme, con rangos entre 3° y 12°, o mostraban una horizontalización hacia la parte distal (de 14° a ~ 0). En algunos casos la porción distal se ensanchaba, hasta un 23% del Dh, además de ser menor la inclinación de sus láminas (Fig. 8.6.G-H). Otros rellenos presentaban una terminación redondeada, pero sin ensanchamiento, con la disposición de las láminas de arcillas hacia arriba en los bordes del relleno. El tercer patrón que describieron las cuevas en vista en planta es el denominado sinuoso, por presentar dos curvas de sentido opuesto, conformando una “S”, donde se registraron ambas orientaciones (Fig. 8.6.C-D). Se observó en pocos casos (4,4 %), con rango de Dh entre 0,42 y 0,80 m, presentando su laminación interna subhorizontal o con una inclinación leve (hasta 8°); siendo la longitud máxima observada de 8 m.

#### Morfometría de la sección transversal y estimación de la masa corporal

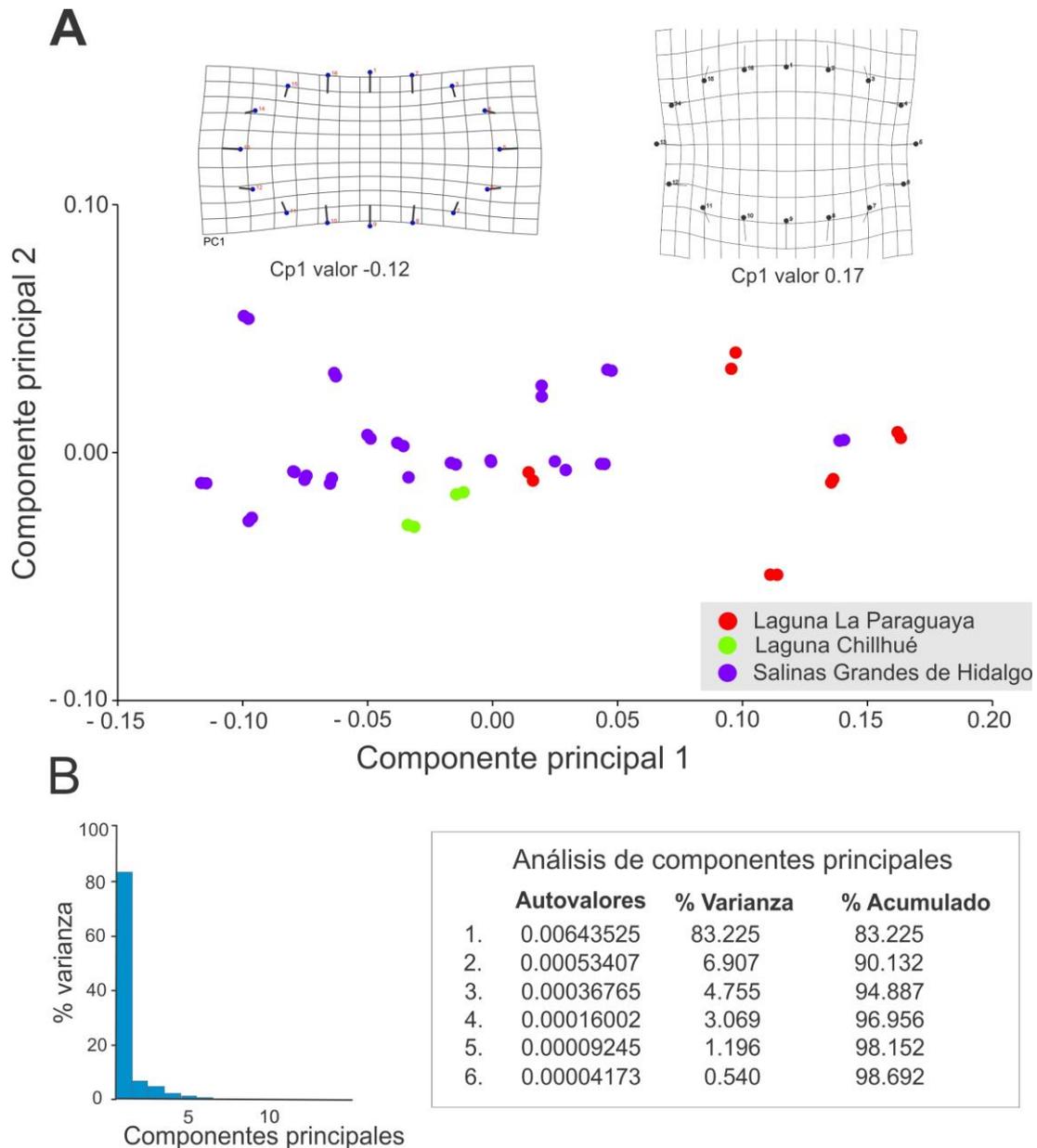
Los rellenos que se encontraron en cortes transversales (n= 24) presentaban dos morfologías distintivas: elíptica y subcircular. La morfología elíptica, observada en la mayoría de los rellenos (n= 18), tiene mayor desarrollo del eje horizontal; y la morfología subcircular (n= 6) presenta los diámetros horizontal y vertical similares. Los rellenos con sección transversal elíptica presentaban diversidad de tamaños, desde 0,39 a 1,50 m; correspondiendo a las subpoblaciones intermedia y grande, con un índice de diámetros relativo (IDR) promedio de 0,55. Dentro de esta morfología, algunos tenían el piso aplanado (n= 4), dando una morfología planoconvexa. La morfología subcircular estaba presente en la subpoblación



intermedia, con rangos de Dh entre 0,39 y 0,56 m, siendo IDR promedio de 0,88 (Fig. 8.7).

**Figura 8.7.** Ejemplos de secciones transversales de las cuevas de la Formación Cerro Azul.

El análisis morfométrico de los rellenos de cuevas documentados en corte transversal, indicaron que el 90,13% de la variabilidad se explica por los dos primeros componentes principales (Fig. 8.8.B). Las grillas de deformación representan las dos morfologías típicas, la elíptica (CP1= -0,12) y la subcircular (CP1= 0,17) en el otro extremo del eje (Fig. 8.8.A).

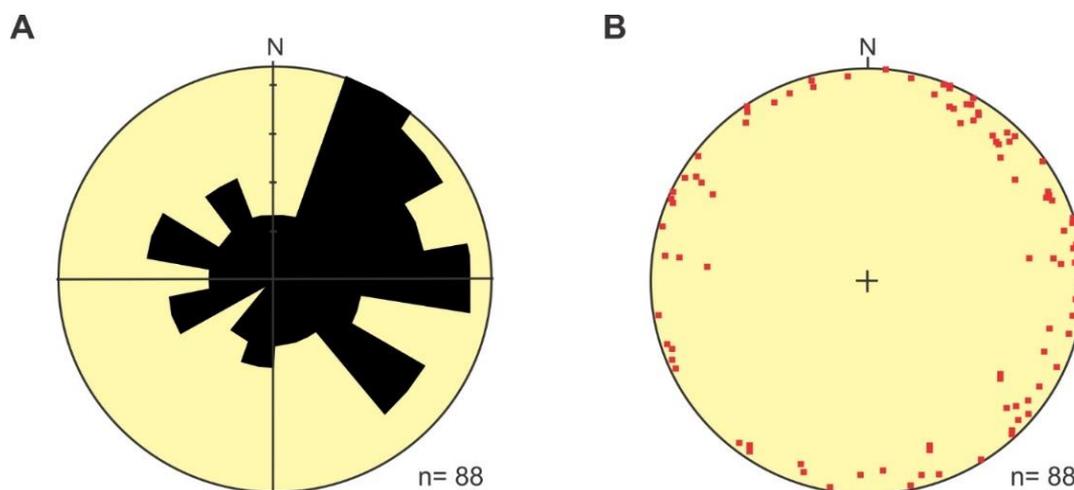


**Figura 8.8.** Resultados del análisis morfométrico de los rellenos de cuevas expuestos en cortes transversales. (A) Diagrama de componentes principales 1 y 2, distinguiendo por localidad de estudio, y las grillas de deformación para secciones elípticas (CP1= -0,12) y subcirculares (CP1= 0,17). (B) Histograma de variación de los componentes principales.

Para estimar la masa de los productores de las cuevas usando el área de la sección transversal, se utilizó la relación elaborada por Wu *et al.* (2015). La mayoría de las masas estimadas (n= 18) pertenecieron a la subpoblación intermedia, con rangos entre 37 y 439 kg, correspondiendo las restantes a la subpoblación mayor con masas corporales entre 708 y 1.623 kg. Aunque la mayoría de las secciones eran elípticas, se pudieron distinguir dentro de la subpoblación intermedia aquellas con sección subcircular, cuyos productores tendrían masa corporal estimada entre 92,84 y 186 kg.

### Orientación e inclinación de las cuevas fósiles

En un total de 88 rellenos de cuevas fue posible determinar el sentido de inclinación. Las lecturas de azimuth de los rellenos de cuevas de todas las localidades visitadas fueron variables, pero la mayoría de los valores estaban localizados en el sector noreste al sureste, entre N 20° y N 140° (Fig. 8.9.A). Considerando las distintas localidades por separado, no parece haber una distribución preferencial en ninguna de ellas. El ángulo de inclinación promedio de todos los rellenos con respecto a la paleosuperficie fue de 7,25°; siendo el rango registrado de ~0 a 27° (Fig. 8.9.B).



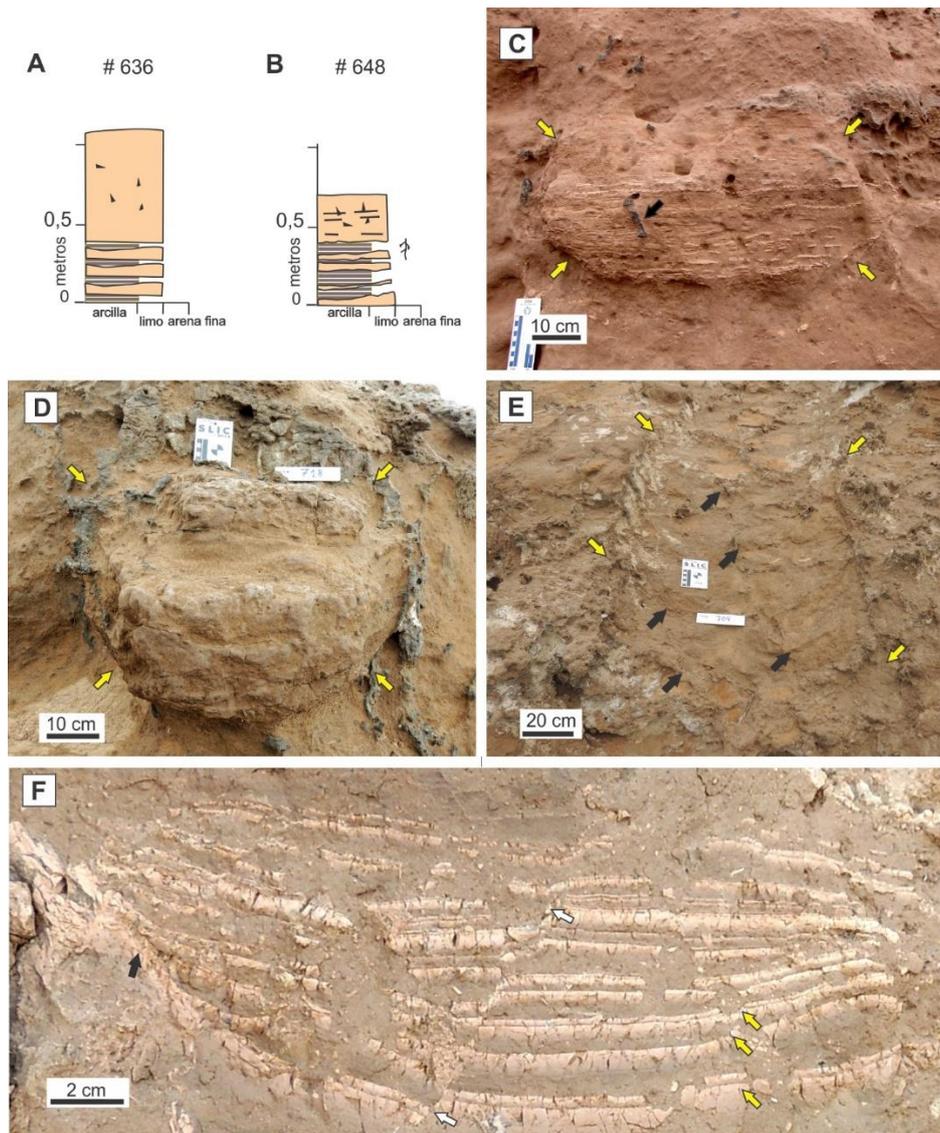
**Figura 8.9.** Orientación e inclinación de los rellenos de cuevas fósiles registrados en todas las localidades de la Formación Cerro Azul. (A) Diagrama de rosa mostrando la orientación de las cuevas (B) Proyección estereográfica mostrando la orientación e inclinación de las cuevas. Los puntos corresponden a la proyección del eje de la cueva. La mayor parte de los datos pertenecen a la subpoblación intermedia.

### Composición de los rellenos de cuevas

La mayoría de los rellenos de cuevas estudiados fueron individualizados en el campo porque su estructura laminada contrastaba con la roca hospedante maciza. Los rellenos estaban formados por intervalos laminados de arcilita o limolita, intercalados con intervalos macizos de arenisca de grano fino o limolita con intraclastos de arcilita. Los intervalos laminados tenían un espesor que variaba desde pocos milímetros a casi 5 cm; mientras que los intervalos macizos tendían a ser más espesos, hasta 12 cm. Se observó que generalmente en la parte inferior se disponía el paquete laminado, mientras que en la parte superior la estructura era maciza; especialmente en SG (Fig. 8.10.A-C). En otros rellenos la laminación estaba pobremente definida (Fig. 8.10.D) y la parte superior de estructura maciza en algunos casos no se observaba por lo que se la interpretó como erosionada. La presencia de láminas de arcilita o limolita en la parte inferior de la estructura que se solapaban sobre las paredes laterales, fue un buen indicador para distinguir rellenos en vista en planta y erosionados (Fig. 8.10.F). Las láminas tendían a ser horizontales, aunque se han identificado paquetes laminados con entrecruzamiento de bajo ángulo. Cada lámina presentaba una gradación normal (de limolita a arcilita), localmente interrumpidas dando un aspecto “brechado” (Fig. 8.10.F). Se identificaron también fallas y deformación sinsedimentaria en algunos rellenos de cuevas en SG (Fig. 8.10.F). El relleno de dos cuevas, en las localidades SG y LLP, mostraban una estructura pseudomeniscada caracterizada por tener paquetes de sedimento con forma de media luna, con el margen convexo hacia la parte distal de la cueva; compuesta por limolita o arenisca de grano fino y estructura interna maciza (Fig. 8.10.E). Estos pseudomeniscos abarcaban todo el diámetro horizontal de la cueva, con un espesor promedio de 12 cm, tomado paralelo al eje de la cueva.

### **Iconofósiles asociados**

En este apartado sólo se consideran los iconofósiles encontrados dentro de los rellenos de cuevas o muy próximos a ellos. Los más abundantes fueron los rizolitos, además se registraron excavaciones de invertebrados (*Palaeophycus* isp.) y de pequeños vertebrados, así como un grupo de celdillas de abejas comparable con *Rosellichnus* isp. y también pisadas de vertebrados.

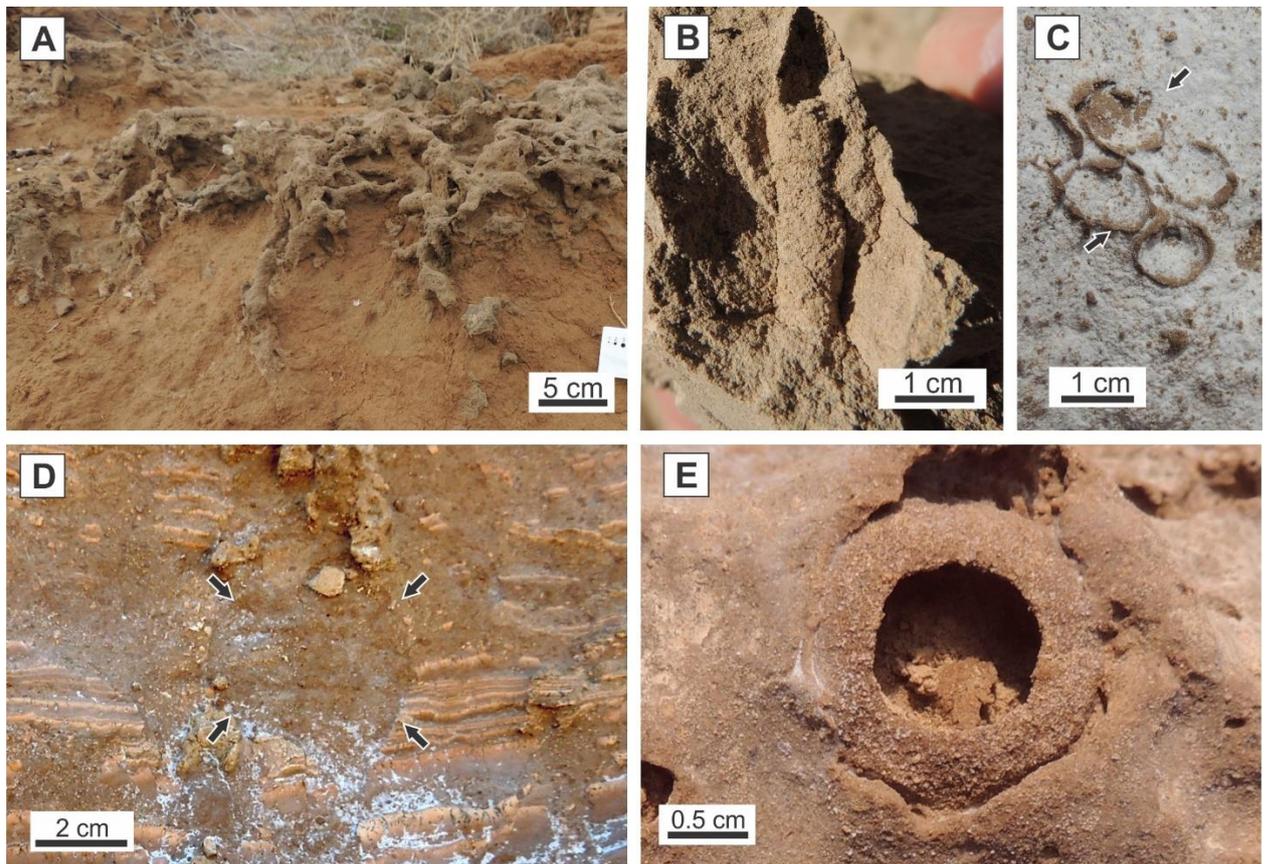


**Figura 8.10.** Estructura y composición de los rellenos. (A-B) Perfiles sedimentarios de los rellenos de cuevas # 636 y # 648 de SG. Ver referencias en Fig. 8.2. (C) Sección transversal del relleno laminado a macizo de la cueva # 648 de SG, representada en (B), con morfología elíptica. Las flechas amarillas marcan el contorno y la negra señala un rizolito subvertical. (D) Sección transversal del relleno # 714 de LLP con morfología subcircular (flechas amarillas) y relleno con laminación mal definida. (E) Estructura pseudomeniscada en # 704 de LLP vista en planta. Las flechas amarillas señalan el contorno del relleno y las negras los pseudomeniscos. (F) Detalle de un relleno de cueva laminado (# 632 de SG) mostrando gradación directa en las láminas (flechas amarillas), una falla sinsedimentaria (flecha blanca) y solapamiento de láminas de arcilita sobre la pared de la cueva (flecha negra).

En los paleosuelos donde aparecen los rellenos (ver Fig. 8.2), además de los rizolitos, se distinguieron *Taenidium barretti*, *Attaichnus kuenzelli* y *Coprinisphaera* isp. (ver Laza, 2006; Genise *et al.*, 2013 y Cardonatto *et al.*, 2016).

Los rizolitos calcáreos incluyen rizoconcreciones y moldes de raíces (Klappa, 1980), los cuales se han identificado en todas las localidades visitadas (Fig. 8.11.A). Estas estructuras cementadas cilíndricas, con una estructura interna concéntrica; estaban dispuestas oblicuas, subhorizontales o verticales, siendo algunas de ellas ramificadas. Los rizolitos encontrados dentro de los rellenos tenían morfología y cementación semejante a aquellos encontrados en la roca hospedante. La excavación subhorizontal, con relleno macizo asignada a *Palaeophycus* isp., fue hallada en el relleno de una cueva (# 569) en la localidad de QU (Fig. 8.11.B).

Un pequeño relleno de cueva que corta el intervalo laminado de un relleno de cueva más grande (#638) fue observado en SG. Esta estructura compuesta por limolita pobremente laminada tenía 4,3 cm de diámetro, con límites netos que marcan una morfología subcircular (Fig. 8.11.D).



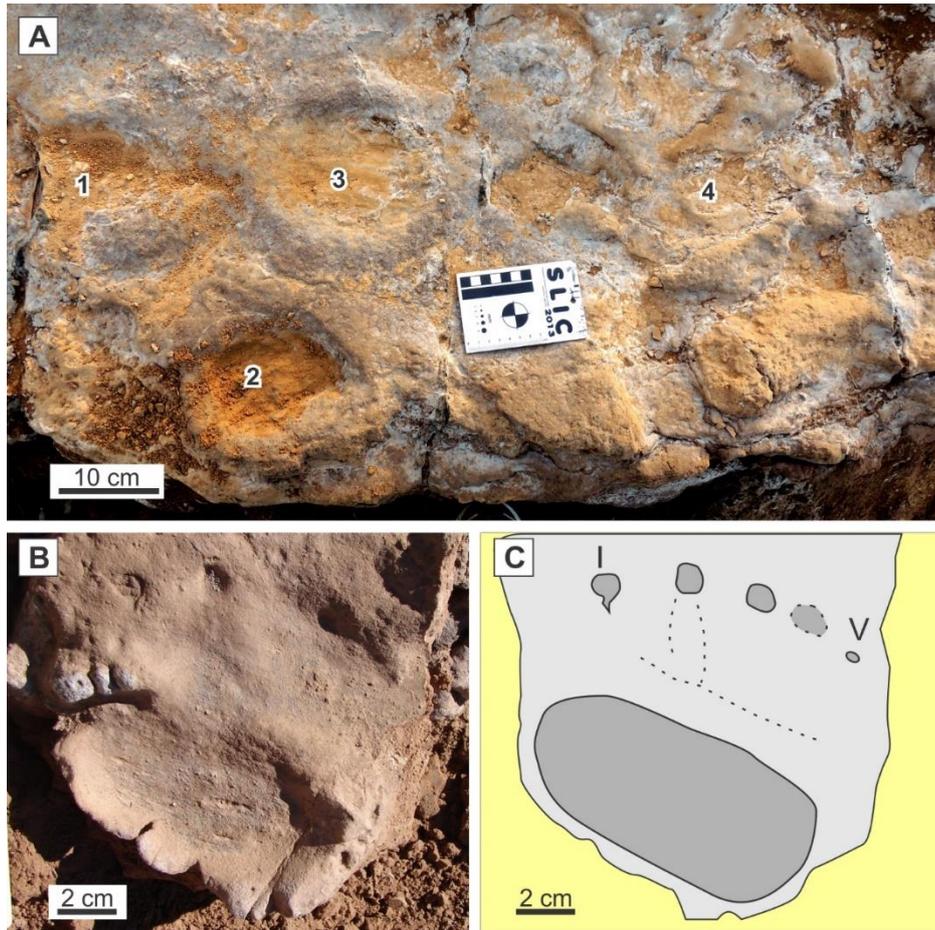
**Figura 8.11.** Icnofósiles asociados a las cuevas de la Formación Cerro Azul. (A) Rizolitos carbonáticos en LLP (# 694). (B) *Palaeophycus* isp. en relleno de cueva en QU (# 569). (C) *Rosellichnus* isp. (flechas) encontrada en un relleno de cueva en la localidad SG (# 659). (D) Relleno de cueva pequeña (flechas negras) que cortan el relleno laminado de un relleno de cueva de mayor tamaño de la localidad SG (# 638). (E) *Coprinisphaera* isp. de la localidad LLP.

Un conjunto de cinco celdillas subcirculares ubicadas en la parte superior de un relleno de cueva en SG, fue tentativamente identificada como un “*cluster*” de celdillas de abejas asignadas con dudas a *Rosellichnus* isp. (Fig. 8.11.C). Cardonatto *et al.* (2016) documentaron la presencia de otro ejemplar de este icnogénero en la misma localidad.

En un relleno de cueva parcialmente erosionado de la localidad LLP se observaron depresiones ovoides con un reborde notorio en el margen, las que se interpretaron como huellas de tetrápodos (Fig. 8.12.A). Se reconocieron al menos cuatro pisadas que conformaban una rastrillada cuadrúpeda, de 70 cm de longitud y 31,6 cm de ancho; con un ángulo de paso de 112° y se pudo inferir una zancada de 60 cm de largo. Cada pisada registró un largo promedio de 14,4 cm y ancho promedio 9,3 cm. El reborde tenía un espesor uniforme de aproximadamente 5 cm (Fig. 8.12.A).

En la localidad de Telén se identificó otra posible pisada (Figs. 8.12.B-C) preservada en laminillas de arcilita que se infiere corresponden a un relleno de cueva erosionado. Esta inferencia se fundamenta en el hecho que dicha litología ha sido hallada en otras localidades de la Formación Cerro Azul en rellenos de cuevas de vertebrados, si bien en dicha localidad depósitos similares habían sido interpretados previamente como materiales arcillosos decantados en cuerpos de agua someros (Montalvo *et al.*, 2008). Se trata de una huella penta- o tetradáctila, preservada como epirelieve negativo, plantígrada, de 11 cm de largo y 10 cm de ancho, con una amplia impresión plantar/palmar asociada a 4 ó 5 depresiones subcirculares interpretadas como impresiones digitales. La impresión palmar/plantar de forma elíptica, con el eje mayor dispuesto transversalmente al eje de la huella (10 cm x 5 cm), estaba separada por un cordón de 14 mm de ancho de las impresiones digitales, subredondeadas y con diámetro variable entre 7 y 9 mm. Aparentemente el dígito mayor era el II, sigue el I y luego los restantes.

En SG, en los distintos paleosuelos y adyacentes a los rellenos de cuevas se identificaron varios especímenes de *Attaichnus kuenzelii* (Fig. 8.2), en algunos casos muy próximos a dichos rellenos, pero sin llegar a cortarlos. Estas cámaras esféricas o piriformes fueron interpretadas como nidos de hormigas cortadoras de hojas (Laza, 1982; Genise *et al.*, 2013).



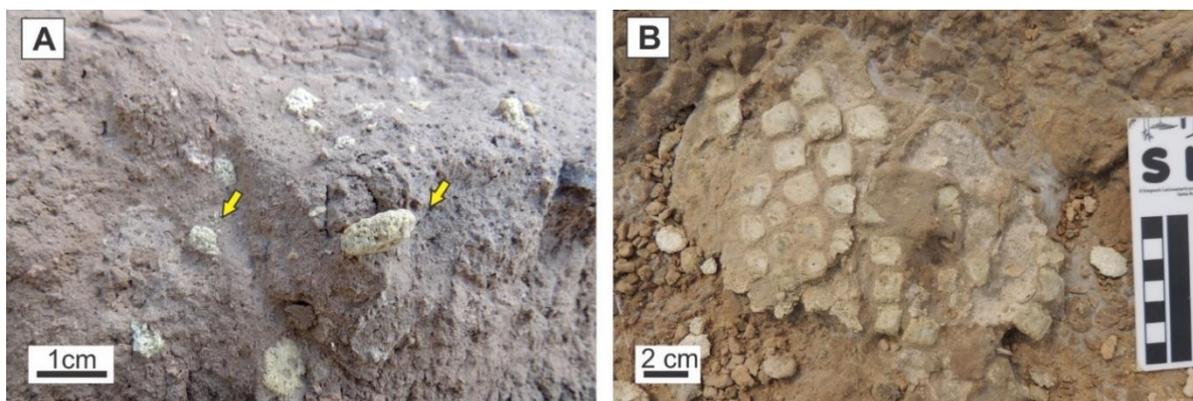
**Figura 8.12.** Icnofósiles de vertebrados asociados a las cuevas de la Formación Cerro Azul. (A) Huellas de tetrápodos en el techo de un relleno laminado y parcialmente erosionado de una cueva de la localidad LLP. Los números se refieren a huellas individuales. (B-C) Fotografía y diagrama interpretativo de huella identificada en TE. I y V indican las impresiones de los dígitos.

También se registraron algunas excavaciones cilíndricas meniscadas identificadas como *Taenidium barretti*. Ambos icnofósiles con tamaños que se corresponden con los descritos por Genise *et al.* (2013) y Cardonatto *et al.* (2016). En las localidades de LLP y QU se encontraron cámaras esféricas cementadas, con agujero de emergencia asignadas a *Coprinisphaera* isp. (Fig. 8.11.E).

### Restos fósiles incluidos en los rellenos de cuevas

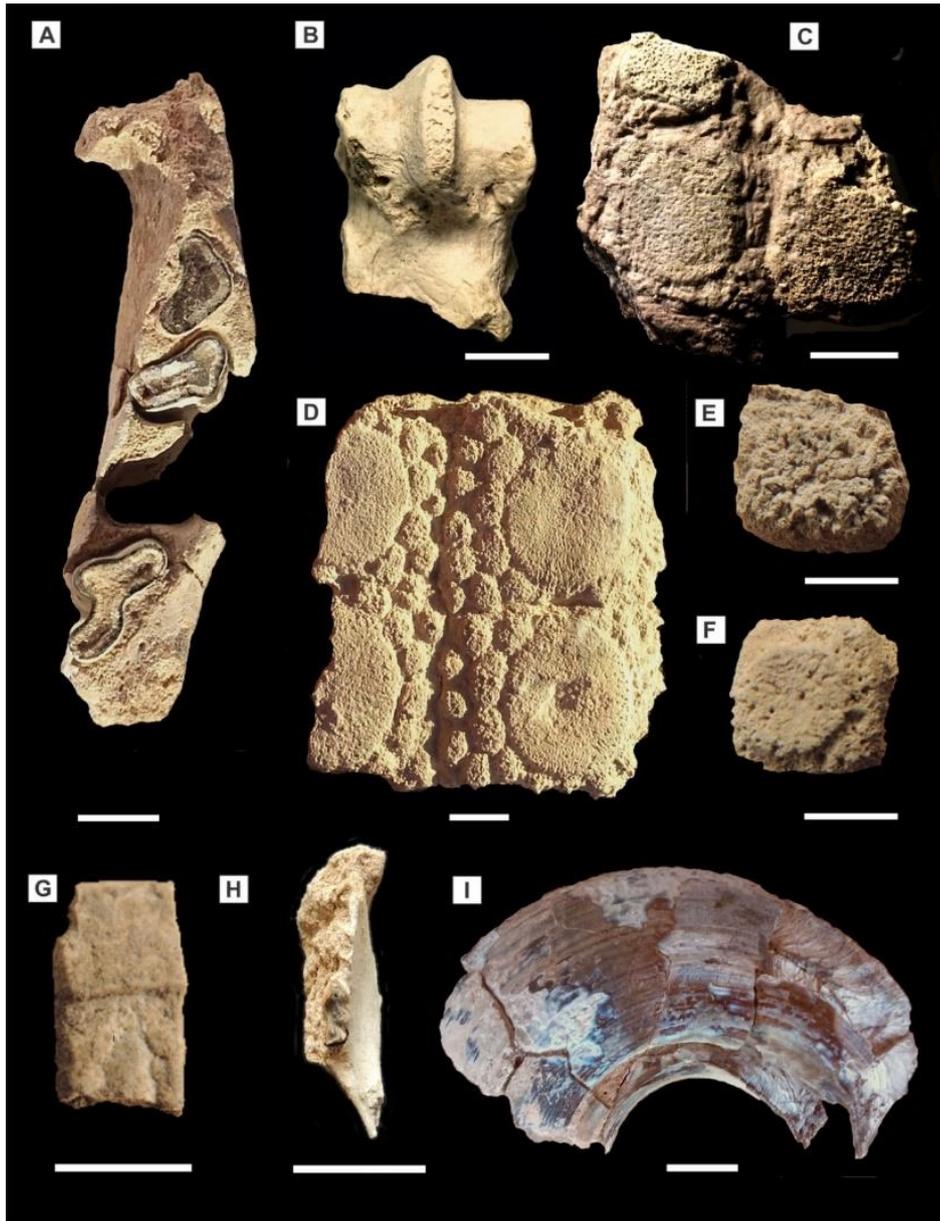
Los restos fósiles de mamíferos incluidos en los rellenos de las cuevas fueron muy escasos y sólo se encontraron en el 1% de las cuevas. Su estado de preservación era malo, la mayoría eran materiales aislados y fragmentados; en algunos casos

presentaban signos de abrasión (Fig. 8.13.A). Los únicos restos hallados articulados eran osteodermos de la coraza de gliptodontes encontrados en LLP (# 702) que fueron asignados a *Eosclerocalyptus* sp. (Fig. 8.13.B) y restos de un caparazón con varios osteodermos articulados de la misma localidad (# 670) asignados a Glyptodontidae indet.



**Figura 8.13.** Aspectos tafonómicos de los restos fósiles en los rellenos de cuevas. (A) Detalle de osteodermos de Glyptodontidae indet. aislados, meteorizados y fragmentarios (flechas) en una sección transversal de un relleno de cueva de la localidad SG (# 632A). (B) Osteodermos articulados (*Eosclerocalyptus* sp.) en un relleno de cueva de LLP (# 702).

En la localidad SG, los restos fósiles recuperados fueron asignados a *Proscelidodon* sp. (# 665) y Glyptodontidae indet. (# 632A) (Figs. 8.14.A-B), en tanto que los materiales restantes fueron hallados en la localidad LLP, incluyendo: *Paedotherium minor* (# 698), *Doellotatus* sp. (# 720), *Eosclerocalyptus* sp. (# 702), Mesotheriinae indet. (# 689), Glyptodontidae indet. (# 688 y # 670) (Figs. 8.14.C-I) y restos postcraneanos de mamíferos indeterminados (# 701, # 723, # 660). Los restos mencionados de *Proscelidodon* sp. incluyen una hemimandíbula fragmentada con dientes y elementos postcraneanos que aparecieron desarticulados pero asociados y todos incluidos en un mismo relleno de cueva. Todos los fósiles mostraban diferente grado de meteorización y corrosión, así como fracturas bioestratinómicas.



**Figura 8.14.** Restos fósiles en rellenos de cuevas miocenas. (A-B) Resto mandibular y metacarpo fragmentado de *Proscelidodon* sp. (GHUNLPam 18807-1,2 # 665). (C) Glyptodontidae indet. (P126/41, # 670). (D) *Eosclerocalyptus* sp. (P126/34, # 702). (E – F) Glyptodontidae indet. (P126/37, # 688). (G) *Doellotatus* sp. (P126/40, # 720). (H) *Paedotherium minor* (P126/39, # 698). (I) Mesotheriinae indet. (P126/42, # 689). Esc: 1 cm.

## CUEVAS DE LA FORMACIÓN MONTE HERMOSO (PLIOCENO INFERIOR)

### Marco geológico

La Formación Monte Hermoso (Plioceno inferior) aflora en la costa Atlántica del suroeste de la provincia de Buenos Aires (Fig. 8.1), integrando acantilados que se

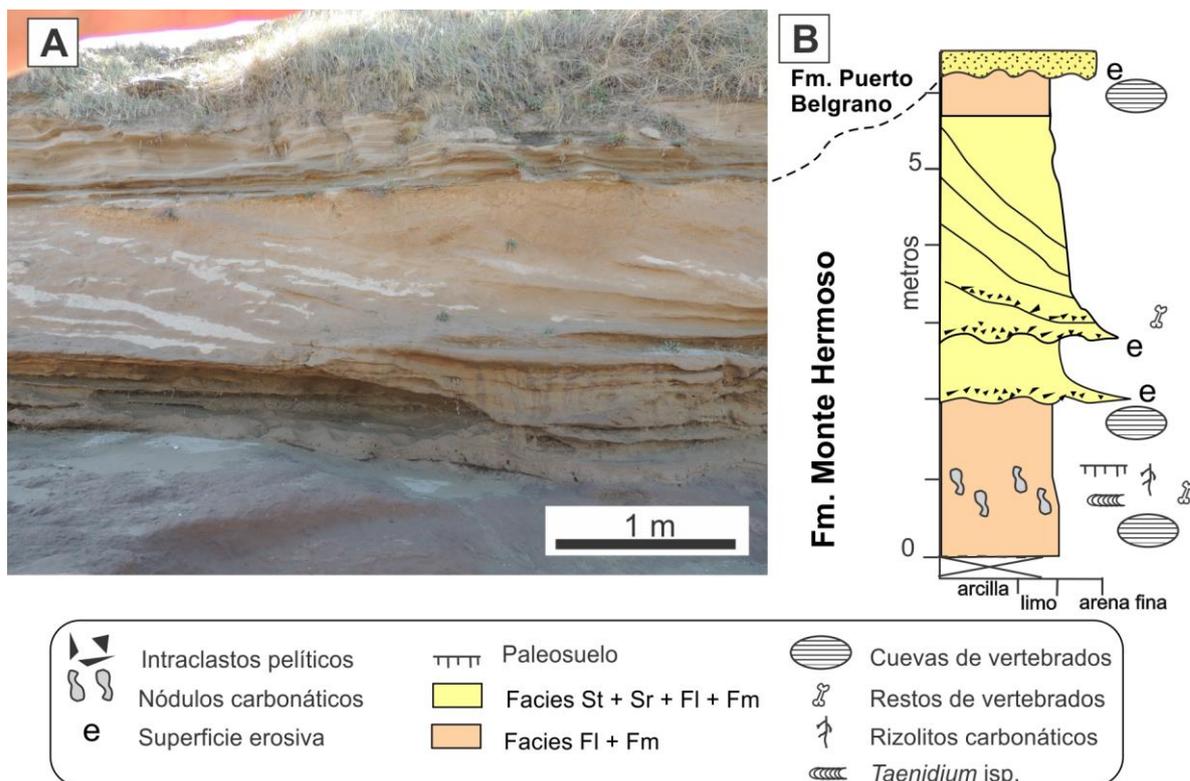
extienden alrededor de 3 km, alcanzando estos depósitos espesores de más de 6 m (Zavala y Navarro, 1993). La unidad es cubierta por las formaciones Puerto Belgrano del Pleistoceno superior (Fig. 8.15.A-B) y Punta Tejada del Pleistoceno superior-Holoceno. Para este trabajo se visitó la localidad tipo de la formación homónima, Farola Monte Hermoso, unidad que fue propuesta por Fidalgo *et al.* (1975) sobre la base del Montehermosense de Frenguelli (1928) y luego redefinida por Zavala (1993). Farola Monte Hermoso es considerada por varios autores como uno de los sitios fosilíferos más importantes del Neógeno de Sudamérica dada la cantidad y diversidad de restos de vertebrados que de allí provienen (Ameghino, 1908; Kraglievich, 1934; Zavala, 1993). Zavala y Navarro (1993) interpretaron que la Formación Monte Hermoso fue depositada por ríos de alta sinuosidad, con elevada carga en suspensión. Estos autores también mencionaron la presencia de crotovinas (= cuevas fósiles). Basado en diferencias faunísticas registradas entre ambos niveles, se propuso un esquema bioestratigráfico y biocronológico para la Formación Monte Hermoso, que incluía dos biozonas cronológicamente sucesivas (Tonni *et al.*, 1992; Cione y Tonni, 1995, 1996, 2001, 2005). La fauna del nivel inferior, el "Hermosense típico", fue asignada a la Biozona *Trigodon gaudryi*, como la base bioestratigráfica de la Etapa / Edad Montehermosense (Plioceno Mioceno tardío tardío), mientras que el del nivel superior, relacionado con el "Piso Chapadmalense" se incluyó en la Biozona de *Neocavia depressidens*, como la base bioestratigráfica para la Etapa / Edad del Chapadmalense inferior (Plioceno temprano).

Otros autores (por ejemplo, Frenguelli, 1928; Deschamps *et al.*, 2012; Olivares *et al.*, 2012; Tomassini, 2012; Tomassini y Montalvo, 2013) notaron que las diferencias geológicas y paleontológicas registradas dentro de la Formación Monte Hermoso eran mínimas, por lo que era imposible definir con certeza la existencia de dos niveles de edad diferente. Sobre la base del estudio de material fosilífero de vertebrados con procedencia estratigráfica conocida, Tomassini *et al.* (2013) propusieron que en esta unidad se encuentra representada la zona del intervalo de *Eumysops laeviplicatus* Ameghino, 1888; correspondiente a la Edad Mamífero Montehermosense (Plioceno temprano).

## **Facies sedimentarias**

En la Formación Monte Hermoso (Fig. 8.15.A) se distinguieron depósitos de planicie de inundación (facies Fl y Fm) y de faja de canal, estos últimos compuestos esencialmente por depósitos de acreción lateral (facies St, Sr, Fl y Fm) (Zavala y Navarro, 1993; Tomassini *et al.*, 2013). La facies Fl se componía de intervalos laminados de gran continuidad lateral donde las láminas individuales (de hasta 3,5 cm de espesor) exhibían tendencia granodecreciente (desde areniscas medianas a finas ocasionalmente con microóndulas a limolitas macizas y arcilitas laminadas). En esta facies se registraron grietas de desecación, deformación sinsedimentaria, el icnogénero *Taenidium* (Zavala y Navarro, 1993), y huellas de perezosos terrestres y coprolitos de carnívoros (Tomassini, 2012; Tomassini y Montalvo, 2013). La facies Fm estaba compuesta por vaques y areniscas finas arcillosas y limosas, las que poseen abundantes intraclastos pelíticos. En esta facies se observaron algunos rizolitos, *Taenidium* isp. y nódulos carbonáticos. Las facies Fl y Fm contenían la mayor parte de las cuevas fósiles estudiadas en este trabajo (ver Tomassini *et al.*, 2013).

Los depósitos de acreción lateral (Figs. 8.15.A-B) tenían hasta 3 m de espesor, mostraban base erosiva y estaban representados en el sector medio del acantilado, incluyendo las facies: St, Sr, Fl y Fm (Zavala y Navarro, 1993). Estos depósitos conformaban paquetes inclinados (entre 15° y 24°), donde cada paquete mostró una sucesión granodecreciente compuesta por brechas clasto sostén, areniscas finas a medianas y pelitas. La facies St estaba formada por brechas clasto soportadas, con intraclastos limosos a arenosos en matriz areno-limosa color pardo amarillento (10YR5/4). La estructura era maciza en algunos sectores, mientras que en otros se observó entrecruzamiento planar o en artesa. La facies Sr compuesta por arenisca de grano fino a mediano color pardo amarillento (10YR5/4); finamente laminadas y con óndulas escalonadas (*climbing ripples*). La facies Fl incluye limolita color pardo amarillento oscuro (10YR4/2), con laminación fina y estructuras de deformación gravitacional. La facies Fm formada por limolita fangosa, macizas, de color pardo a pardo amarillento pálido (5YR3/4, 10YR6/2) con *Taenidium* isp. y trazas de escape (Zavala y Navarro, 1993).



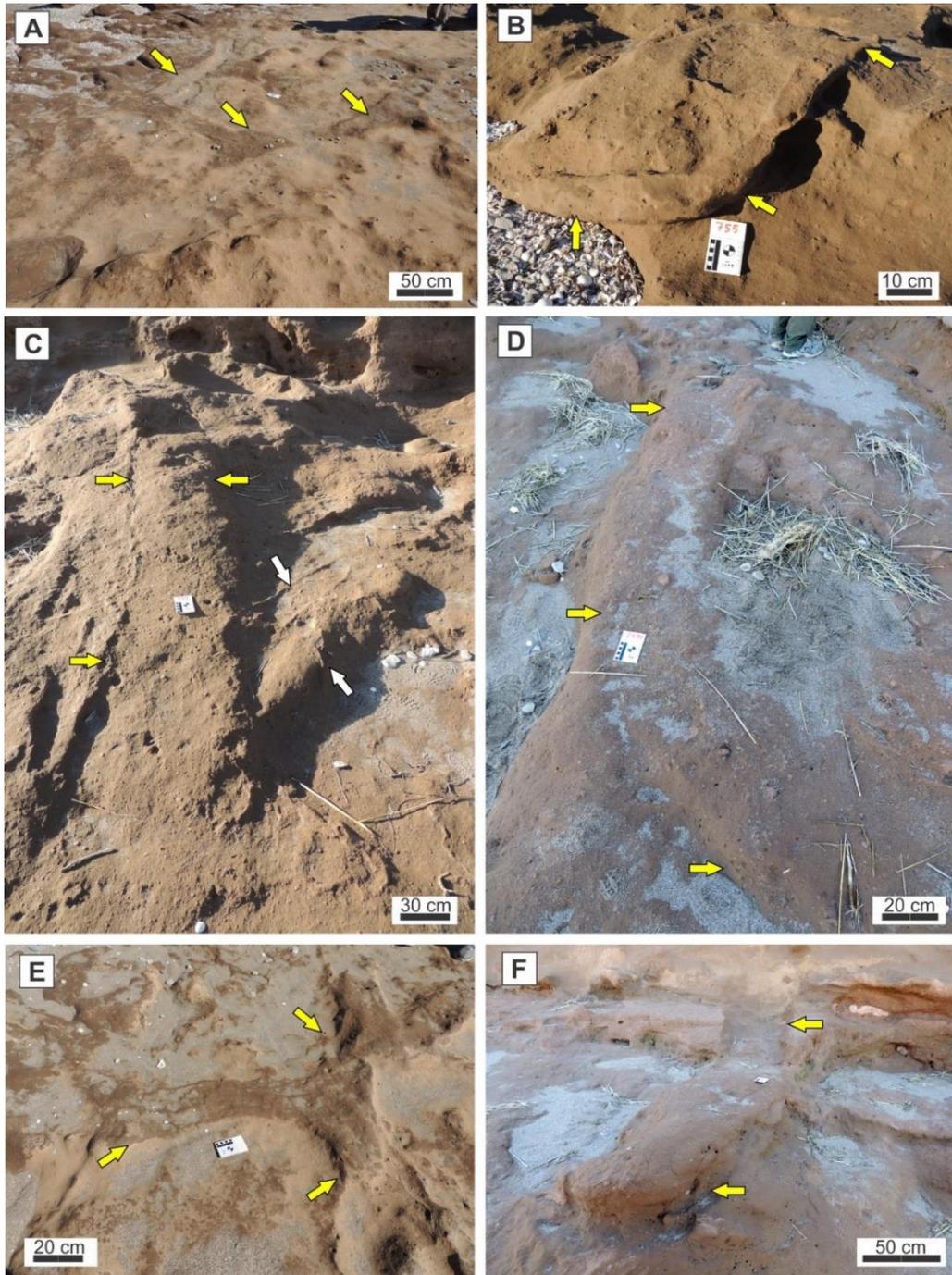
**Figura 8.15.** Formación Monte Hermoso. (A) Vista de un sector de los afloramientos costeros. (B) Perfil sedimentario esquemático de la unidad (modificado de Zavala y Navarro, 1993).

Estos depósitos corresponden a ríos monocanalizados de alta sinuosidad, con una paleocorriente promedio hacia el oeste-suroeste (Zavala y Navarro, 1993). Los depósitos de planicie de inundación corresponden a desbordamientos que pueden resultar en encharcamientos en los sectores deprimidos. En los sectores más elevados de la llanura de inundación se desarrollaron suelos calcáreos, típicos de climas áridos y semiáridos. En este emplazamiento aparecieron la mayoría de las cuevas fósiles. La presencia de cuevas fósiles en el techo de los canales puede corresponder a sedimentos que rellenaron un canal abandonado, los que resultaron colonizados por vertebrados fosoriales.

## Descripción de los rellenos de cuevas

### Rasgos generales y tamaño

En esta localidad se documentaron 35 rellenos de cuevas (ver detalle en Apéndice 2.2), los cuales se distinguieron de la roca hospedante por la estructura y/o litología,

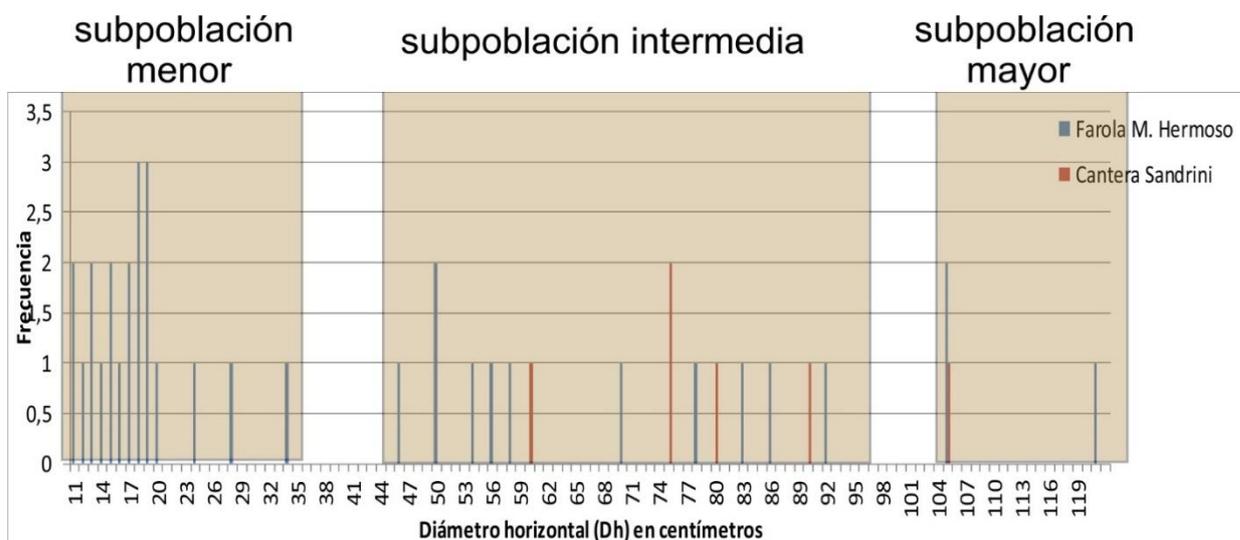


**Figura 8.16.** Vistas de las cuevas fósiles observadas en niveles de la Formación Monte Hermoso. (A) Vista oblicua de un área con abundantes cuevas, algunas señaladas por flechas. (B) Cueva con patrón sinuoso (# 755). (C) Una cueva de mayor diámetro (# 750A: flechas amarillas) corta a otra de menor tamaño (flechas blancas). (D) Cueva con patrón en planta curvado (# 749B). (E) Bifurcación en “T” (# 746A). (F) Rampa con geometría en planta levemente curvada (# 745C).

que en su mayoría era laminada, o con intervalos donde alternan la estructura laminada y maciza. Los rellenos se observaron en vistas en planta o en cortes transversal y tangencial; pudiéndose establecer relaciones de corte entre dos o más

rellenos de cuevas en áreas más bioturbadas (Figs. 8.16.A y C). Los rangos de Dh oscilaron entre 0,11 y 1,21 m (Fig. 8.17), y los Dv desde 0,10 a 0,85 m.

En el histograma de frecuencia de los Dh puede distinguirse una subpoblación menor, la más abundante (n= 21) y con diámetros hasta 0,34 m; una subpoblación intermedia (n= 11) con rangos entre 0,46 y 0,92 m y una subpoblación mayor (n= 3) con diámetros entre 1,05 y 1,21 m (Fig. 8.17). En esta figura se incluyen además los datos de rellenos de cuevas relevados en Cantera Sandrini que se describirán más adelante.



**Figura 8.17.** Histograma con la distribución de frecuencias de los diámetros horizontales de las cuevas medidas en la Formación Monte Hermoso (Plioceno inferior; n= 35) y Cantera Sandrini (Plio-pleistoceno; n= 6).

### Morfología en planta de las cuevas fósiles

La preservación en planta (n= 20) representó el 56% de los rellenos de cuevas identificados; describiendo en su mayoría una morfología levemente curva, sólo dos rellenos de cuevas eran sinuosos o formando una curva en forma de “C” abierta. Los rellenos con morfología levemente curvada (n= 15) registraron un amplio rango de Dh entre 0,11 y 0,83 m y la longitud máxima preservada fue de 3,4 m (Figs. 8.16.B, C y F). La morfología sinuosa (Fig. 8.16.B) se observó en un relleno con Dh de 0,18 m, en tanto la curva (Fig. 8.16.D) correspondió a un relleno con Dh 0,46 m y una longitud de 1,8 m. Dos rellenos de cuevas, de tamaño pequeño (Dh= 0,13 y 0,20 m), tenían una morfología más compleja, con la presencia de túneles

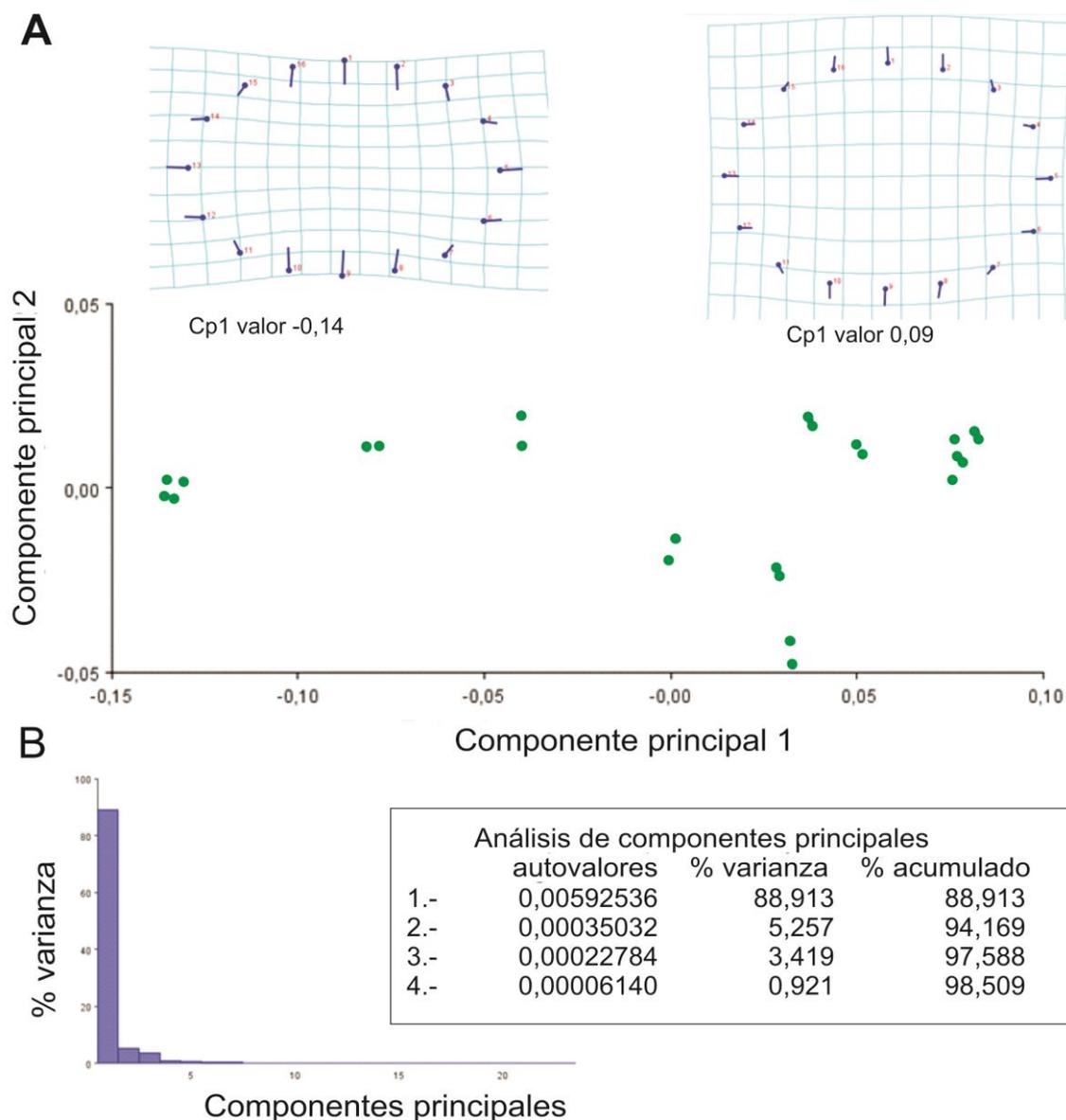
bifurcados. En el relleno # 746A la ramificación formaba un ángulo de  $101^\circ$  y conducía a un ensanchamiento, con un aumento del 46% en su Dh. En otro relleno de cueva bifurcado (Fig. 8.16.E) el ángulo formado en la bifurcación era de  $131^\circ$ .

#### Morfometría de la sección transversal y estimación de masa corporal

Los rellenos de cuevas expuestos en cortes transversales ( $n= 16$ ), representaron el 44% del total de los rellenos identificados. Éstos mostraron las dos secciones típicas descritas para los rellenos de cuevas miocenas, siendo la más abundante la morfología elíptica ( $n= 10$ ) y en menor número la morfología subcircular ( $n= 6$ ). Los rellenos con sección transversal elíptica presentaron amplios rangos de Dh entre 0,17 y 1,21 m y Dv de 0,11 a 0,90 m, dando un IDR promedio de 0,69 (rango 0,48 – 0,86). La morfología subcircular registró tamaños pequeños, con Dh entre 0,12 y 0,28 m y Dv de 0,10 a 0,18 m, siendo el IDR promedio de 0,88 (rango 0,71 – 1,02).

Entre las secciones transversales, sólo 12 mostraban un contorno bien definido como para aplicar las técnicas de morfometría geométrica. Estos análisis indicaron que el 94,16% de la variabilidad es explicada por los dos primeros componentes principales (Fig. 8.18.B), y con las grillas de deformación en PC1 se visualizan las dos morfologías típicas: la elíptica en el valor -0,14 y la subcircular en el otro extremo del eje en el valor 0,09 (Fig. 8.18.A).

Para estimar la masa de los productores de las cuevas sobre la base del área de la sección transversal ( $n= 12$ ), se utilizó la ecuación alométrica de Wu *et al.* (2015), la que indica valores entre 0,5 y 418 kg. Para la subpoblación menor (Dh= 0,14 - 0,28 m), que fue la más abundante y comprendía secciones transversales de morfologías elíptica y subcircular; se estimaron masas corporales entre 0,5 y 14 kg. Para la subpoblación intermedia (Dh= 0,7 - 0,9 m) se estimaron valores entre 188 y 241 kg, y los dos ejemplos de la subpoblación mayor con 418 kg (Dh= 1,05 m), en estos últimos casos con secciones transversales de morfología elíptica.

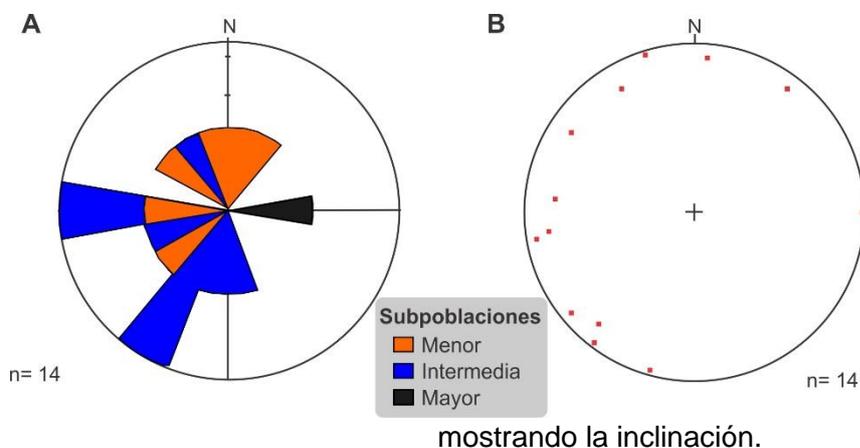


**Figura 8.18.** Resultados del análisis morfométrico de los rellenos en cortes transversales de las cuevas de vertebrados halladas en niveles de la Formación Monte Hermoso. (A) Diagrama de componentes principales 1 y 2 y grillas de deformación para secciones elípticas (PC1= -0,14) y subcirculares (PC1= 0,09). (B) Histograma de variación de los componentes principales.

### Orientación e inclinación

Las lecturas de azimut de los rellenos de cuevas documentadas oscilaron entre N 5° y N 340°, aunque la mayoría de los valores fueron localizados en el sector oeste y particularmente en el cuadrante suroeste (Fig. 8.19.A). Aparentemente las cuevas de la subpoblación intermedia se ubicaron en el cuadrante suroeste y los de la subpoblación menor en el cuadrante noroeste. El ángulo de inclinación promedio

de todos los rellenos (n= 14) con respecto a la paleosuperficie fue de 10,3°, siendo el rango registrado de 2° a 20° (Fig. 8.19.B).

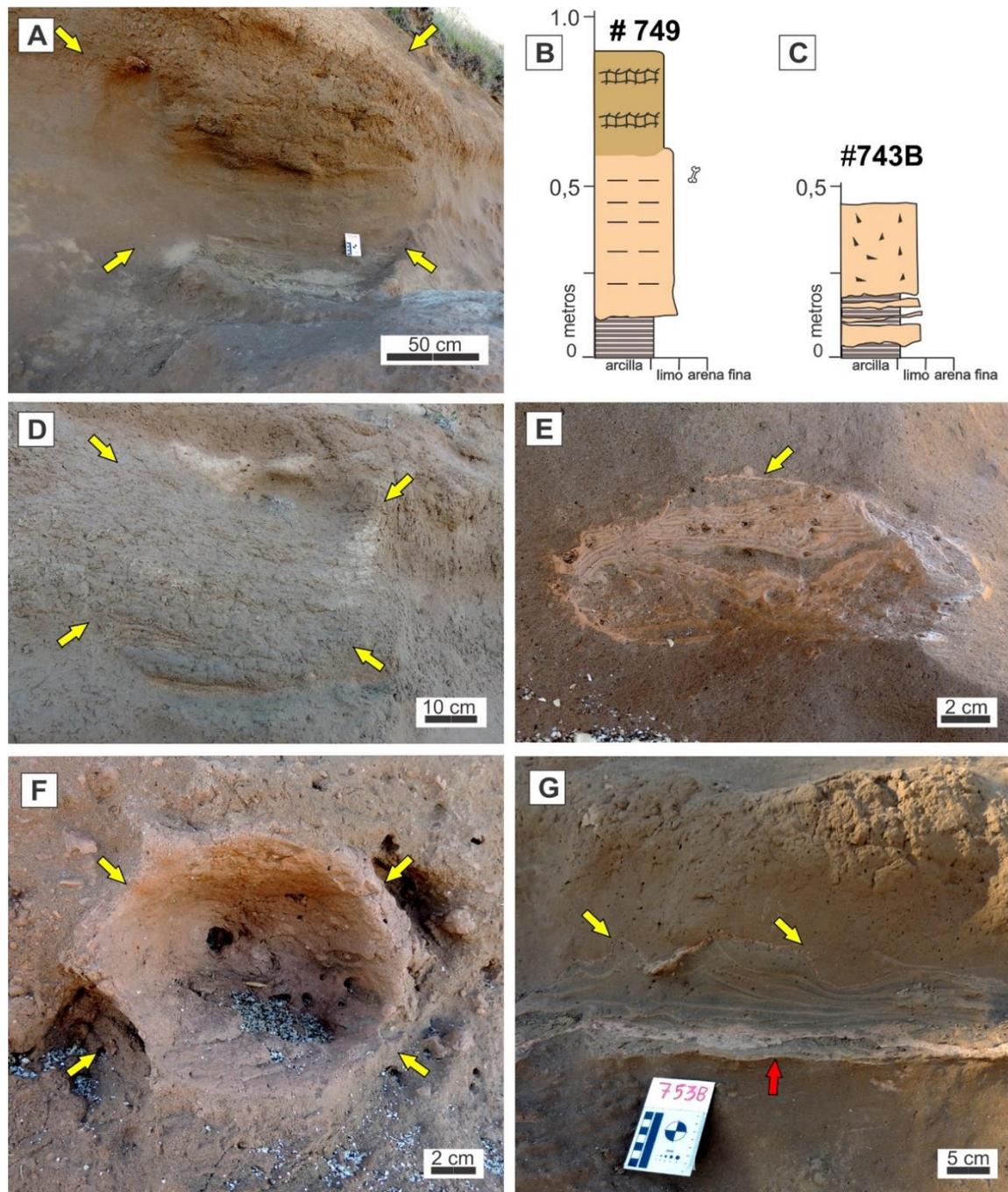


**Figura 8.19.** Orientación e inclinación de las cuevas de la Formación Monte Hermoso. (A) Diagrama en rosa del buzamiento de las cuevas discriminando por subpoblación. (B) Proyección estereográfica

### Composición de los rellenos de cuevas

La mayoría de los rellenos de cuevas presentaban algunos intervalos laminados, especialmente en la mitad inferior, en tanto que la mitad superior era maciza o pobremente laminada, dando una tendencia general granocreciente (Fig. 8.20.A-C). El relleno de cueva # 749 preservado en corte transversal, presentaba en la base arcilita laminada (0,10 m) que intercalaba con limolita con laminación mal definida y en la parte superior limolita maciza con *peds*, también presentes en la roca hospedante, lo que hacía que el límite superior fuera difícil de definir (Fig. 8.20.A-B).

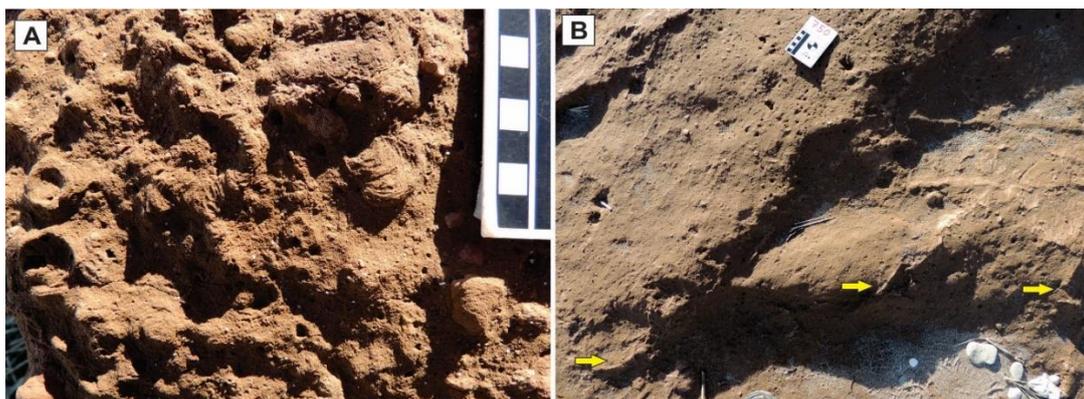
Algunos rellenos de cuevas estaban compuestos totalmente por arcilita laminada, principalmente en aquellas de la subpoblación menor (Fig. 8.20.E), en ciertos casos con láminas pelíticas deformadas (Fig. 8.20.G). Era frecuente la presencia de una cubierta arcillosa en la pared de la cueva en la mayoría de los rellenos (Fig. 8.20.E-F).



**Figura 8.20.** Rellenos de cuevas en la Formación Monte Hermoso. (A-B) Vista de campo y perfil sedimentológico de detalle de la cueva # 749. Las flechas indican el contorno de la cueva. Notar la presencia de *peds* en el relleno que tienen continuidad en la roca hospedante. (C-D) Perfil sedimentológico de detalle y vista de campo de la cueva # 743B. Las flechas indican el contorno de la cueva. (E) Detalle del relleno de una cueva pequeña (#754) compuesto por arcillita laminada. La flecha indica la lámina arcillosa en el techo. (F) Cueva pequeña con relleno arcilloso macizo (# 748). Notar la cubierta arcillosa que reviste el contorno de la cueva (flechas). (G) Corte longitudinal en cueva # 753B. Notar la base con arcillita laminada (flecha roja) y láminas deformadas (flechas amarillas).

### Iconofósiles asociados

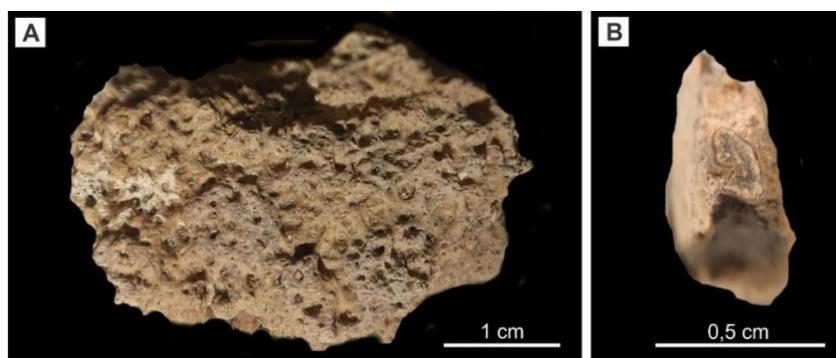
No se identificaron iconofósiles dentro de los rellenos de cuevas. Sólo se pudieron observar varios ejemplares, muy bien preservados, de excavaciones meniscadas comparables con *Taenidium boweni* (Smith *et al.*, 2008) Krapovickas *et al.*, 2009 (Fig. 8.21.A) y la presencia de escasos rizolitos (Fig. 8.21.B) en proximidades de la base del relleno # 743B.



**Figura 8.21.** Iconofósiles asociados a los rellenos de cuevas en Formación Monte Hermoso. (A) *Taenidium boweni*. (B) Rizolitos señalados con flechas. Divisiones de la escala de 1 cm.

### Restos fósiles incluidos en los rellenos de cuevas

Los fósiles observados dentro de los rellenos de cuevas fueron muy escasos, aislados y fragmentarios. Sólo se identificaron dos restos postcraneanos de mamíferos indeterminados, un osteodermo aislado de *Plohophorus* sp. (Fig. 8.22.A) en # 753A y un fragmento mandibular de *Paedotherium* sp. en # 747 (Fig. 8.22.B).

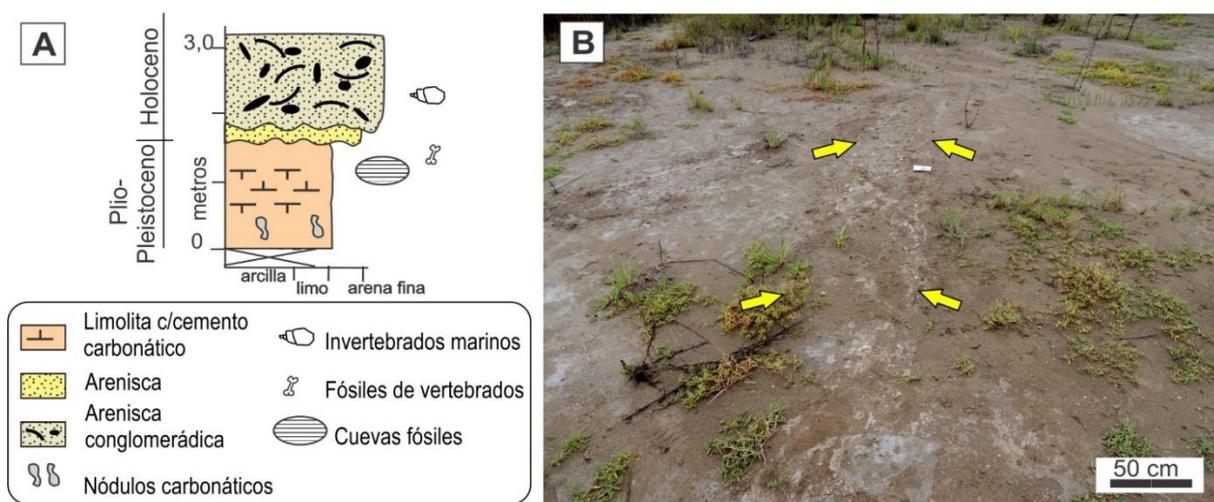


**Figura 8.22.** Restos fósiles encontrados dentro de rellenos de cuevas en Formación Monte Hermoso. (A) osteodermo de *Plohophorus* sp. (MD-FM-19-01, # 753A) (B) Resto mandibular de *Paedotherium* sp. (MD-FM-19-02, # 747).

## CUEVAS DEL PLIOCENO-PLEISTOCENO (CANTERA SANDRINI)

### Marco geológico

La localidad Cantera Sandrini cercana a la localidad Punta Alta (Fig. 8.1), corresponde a un yacimiento fosilífero asignable al Plio-Pleistoceno, de acuerdo a los restos de vertebrados terrestres recuperados (Manera de Bianco *et al.*, 2017). Los sedimentos no han sido incluidos en una unidad litoestratigráfica formal y su estudio sedimentológico de detalle se encuentra en curso. La cantera se explota para la extracción de áridos, incluyendo arenas y sedimentos bioclásticos carbonáticos. Las cuevas estudiadas (Fig. 8.23.B) se encontraron en un nivel de limolita rojiza maciza con escasos clastos de cuarcita, grietas de desecación y nódulos carbonáticos; rasgos que sugieren depósitos continentales pedogenizados. Estos depósitos fueron cubiertos por areniscas bioclásticas gravosas del Holoceno (Fig. 8.23.A).



**Figura 8.23.** Localidad Cantera Sandrini. (A) Perfil sedimentológico esquemático. Modificado de Manera de Bianco *et al.* (2017). (B) Vista en planta de un relleno de cueva levemente curvo. Las flechas indican el límite de la cueva.

### Descripción de los rellenos de cuevas

En los depósitos limosos rojizos de estructura maciza es donde se observaron rellenos de cuevas parcialmente erosionados, todos expuestos en vistas en planta. En esta localidad también se reconocieron láminas de arcilla alabeadas contra la pared de la cueva, las que fueron claves para reconocer los límites de los rellenos de cuevas.

### Morfología en planta de las cuevas fósiles

Los rellenos de cuevas encontrados (n= 6) registraron Dh que oscilaron entre 0,6 y 1,05 m (Fig. 8.16) y alcanzaron longitudes preservadas de hasta 7 m (ver detalle en Apéndice 2.2). Estos rellenos se reconocieron por estar constituidos por limolita maciza cementada por carbonatos y su contorno delimitado por arcilita laminada paralela al límite de la cueva. La mayoría de los rellenos describían una morfología rectilínea a levemente curva (Fig. 8.23.B), un relleno era sinuoso y otro con forma de C abierta.

### Orientación e inclinación

Los rellenos de las cuevas eran subhorizontales y las únicas lecturas de azimuth registradas fueron N 10° y N 350° (n= 2); en tanto que otras, cuya inclinación se desconoce presentaron disposición este-oeste.

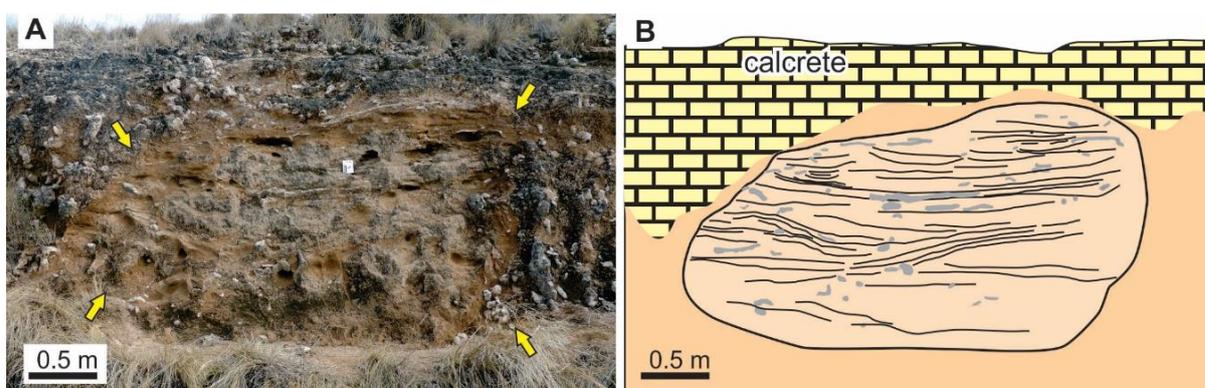
## CUEVAS PLEISTOCENAS (CORTE DE RUTA NACIONAL 154)

### **Marco geológico**

En un corte sobre la Ruta Nacional 154 (Fig. 8.1), quedan expuestos sedimentos de edad miocena tardía, pertenecientes a la Formación Cerro Azul, de reducido desarrollo y que presentan en su tope un calcrete. Aunque no se dispone de dataciones absolutas, se ha sugerido que el proceso de formación del calcrete en La Pampa se produjo mucho después de la depositación de los limos de la Formación Cerro Azul (Vogt *et al.*, 1999; Melchor y Casadío, 2000; Visconti *et al.*, 2010). La principal evidencia es que el calcrete se desarrolla en unidades de diversa edad, desde el Mioceno tardío al Pleistoceno.

El perfil en esta localidad (Fig. 8.2) está compuesto por dos paleosuelos desarrollados en depósitos limosos (loésicos), estando el inferior incompleto y el superior alcanzaba 0,7 m de espesor incluyendo el calcrete, cuya textura es nodular y planar (*platy*) según la clasificación de Esteban y Klappa (1983).

En esta localidad se han identificado rellenos de cuevas de grandes dimensiones (de Elorriaga y Visconti, 2002), las cuales fueron interpretadas por Cardonatto *et al.* (2018) como significativamente posteriores a la depositación de la Formación Cerro Azul. Esta inferencia se basó en los siguientes argumentos: 1- las excavaciones cortan los nódulos carbonáticos del calcrete (Fig. 8.24.A-B), y 2- los diámetros de las cuevas son mayores que los descritos para otros afloramientos de la Formación Cerro Azul (Cardonatto y Melchor, 2018) y consistentes con el tamaño de las cuevas de la megafauna pleistocena descritas por Zárata *et al.* (1998); Dondas *et al.* (2009); Buchmann *et al.* (2009) y Frank *et al.* (2012, 2013), entre otros.

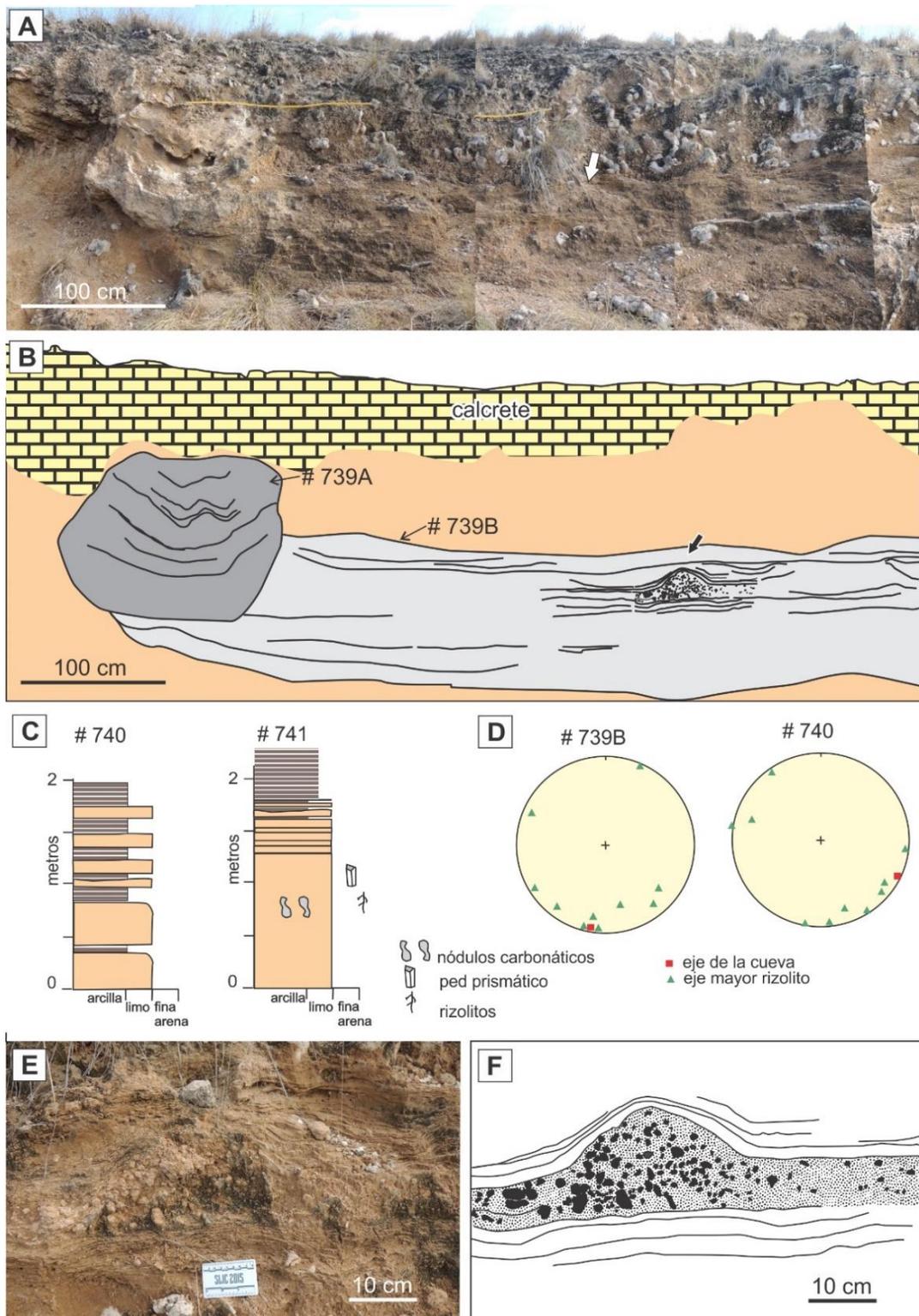


**Figura 8.24.** Cueva del corte Ruta Nacional 154. (A) Relleno de cueva (# 740) que corta el calcrete. Las flechas señalan margen de la cueva. (B) Diagrama interpretativo.

## Descripción de los rellenos de cuevas

### Rasgos generales, tamaño y morfometría de la sección transversal

Se midieron cuatro rellenos de cuevas de grandes dimensiones, tres preservados en cortes transversales y uno en corte longitudinal (ver detalle en Apéndice 2.2). El relleno que se observó en vista longitudinal (# 739B) alcanzó un largo de 7,70 m y estaba cortado por otro relleno (# 739A) expuesto en sección transversal (Fig. 8.25.A-B). Los rellenos expuestos en cortes transversales presentaron un rango de Dh entre 1,2 y 2,25 m y para el Dv desde 0,89 a 2,25 m. El IDR fue de 0,70 y 0,80 para las secciones transversales con morfología elíptica (Fig. 8.24.A), en tanto que para la morfología subcircular resultó un IRD= 1. Se diferenciaron dos tamaños de estructuras biogénicas, la menor registró un Dh igual a 1,20 m y el Dv de 0,89 m y las dos estructuras más grandes con Dh 2,20 y 2,25 m y Dv de 1,80 y 2,25 m.



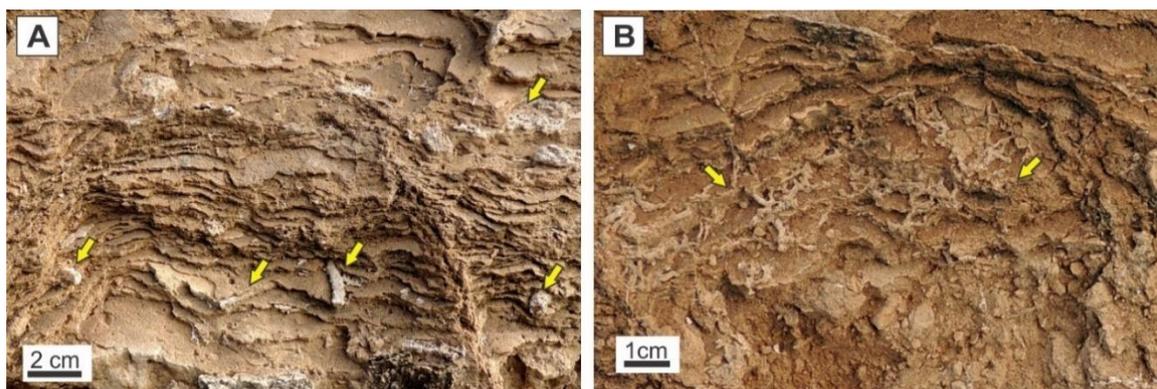
**Figura 8.25.** Cuevas pleistocenas del corte de la Ruta Nacional 154. (A-B) Foto y esquema de la relación de corte entre dos cuevas y el calcrete. El relleno de cueva en sección transversal corta al relleno expuesto en sección longitudinal. La foto indica la localización del montículo brechado de E y F. (C) Perfiles sedimentológicos detallados de las cuevas # 740 y # 741. (D) Proyección de los polos a los ejes de rizoitos y de las cuevas # 739B y # 740. (E-F) Foto y esquema interpretativo del montículo brechado.

### Orientación, inclinación y composición de los rellenos de cuevas

Las lecturas de azimut oscilaron entre N 85° y N 245°, aunque la información es escasa (n= 4). En cuanto a la composición de los rellenos, hay alternancia de arcilita y limolita laminada con intervalos macizos de arenisca de grano fino y limolita con intraclastos de arcilita (estos últimos de mayor espesor que los laminados). En esta localidad los intervalos laminados estaban en la parte superior del relleno, presentando cada lámina gradación directa (Fig. 8.25.C). Una estructura particular observada en uno de los rellenos (# 739B) fue un montículo brechado, con morfología plano-convexa, que se descubrió apoyado en el intervalo laminado del relleno expuesto en corte longitudinal (Fig. 8.25.B, E y F). El montículo registró una longitud de 0,26 m y una altura de 0,17 m, su base era plana y paralela a las láminas infrayacentes, en tanto que las láminas suprayacentes copiaban la curvatura del techo del montículo (Fig. 8.25.E y F).

### **Iconofósiles asociados**

En esta localidad, los rizolitos eran muy abundantes dentro de los rellenos de cuevas; los cuales presentaban menor grado de cementación que las rizoconcreciones que se encontraron en el paleosuelo circundante. Aquellos rizolitos incluidos en los rellenos de cuevas eran estructuras cilíndricas, con diámetros desde pocos milímetros hasta pocos centímetros (Figs. 8.26.A-B), con rango entre 1 y 45 mm (n= 23; promedio= 17,8 mm) y longitudes con rango entre 25 y 500 mm (n= 23; promedio= 122 mm). Los rizolitos milimétricos se encontraron dispuestos paralelos a la laminación (Fig. 8.26.B); en tanto que aquellos de mayor diámetro también se disponían oblicuos a la laminación (rango 1 a 31°). En cuanto a los registros de azimut de los rizolitos (n= 23; rango= N 74° – N 325°) indicaron que, en su mayoría coinciden con la orientación de la cueva fósil que los contiene (Fig. 8.25.D).



**Figura 8.26.** Rizolitos en los rellenos de cuevas del corte Ruta Nacional 154. (A) Láminas arcillosas con rizolitos carbonáticos de tamaño intermedio. (B) Rizolitos submilimétricos en arcilita laminada. Las flechas indican algunos ejemplares.

### **Restos fósiles incluidos en los rellenos de cuevas**

No se encontraron restos fósiles dentro de los rellenos, ni en el paleosuelo circundante; tampoco hay información previa sobre hallazgos de restos fósiles en esta localidad.

### **CUEVAS HOLOCENAS E INACTIVAS**

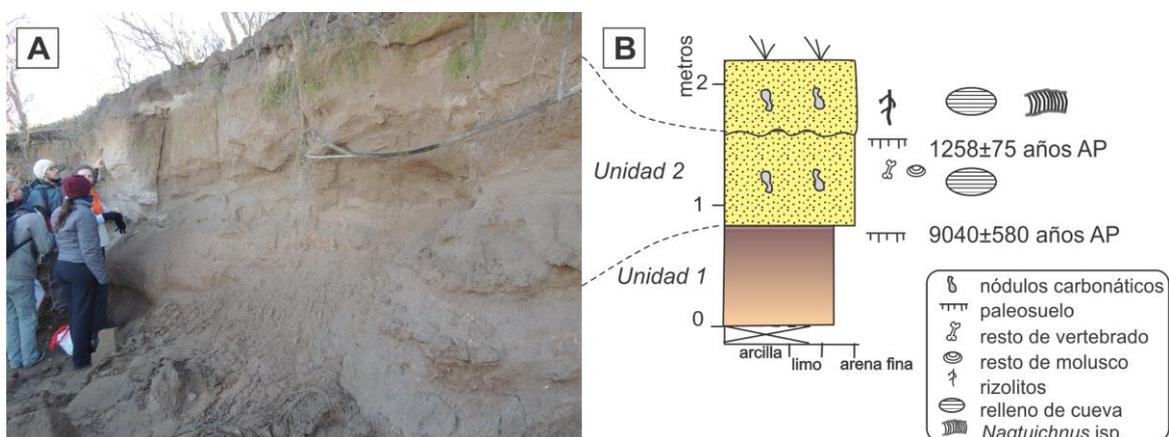
Se visitaron depósitos en la localidad de Quehué (Dpto. Utracán) y en la Cantera Lorda (Dpto. Toay) asignados al Holoceno. Estas localidades se ubican en el centro de La Pampa. La tercera localidad corresponde a La Porfía, Gran Salitral (Dpto. Puelén) en el suroeste de La Pampa (Fig. 8.1).

### **Cuevas holocenas de Quehué**

#### Marco geológico

Aportes acerca de la caracterización de los depósitos cuaternarios del arroyo Quehué, los que suprayacen localmente a la Formación Cerro Azul (Mioceno superior), han sido realizados por Montalvo *et al.* (2017) y Mehl *et al.* (2018). Montalvo *et al.* (2017) describieron los depósitos cuaternarios del arroyo Quehué

como una terraza que alcanza una altura de hasta 3 m (Fig. 8.27.A). Estos autores distinguieron una sección inferior (unidad 1) compuesta de limo arcilloso pobremente laminado con enriquecimiento en materia orgánica (evidencias incipientes de desarrollo de un paleosuelo) en su techo (Fig. 8.27.B). La materia orgánica de este paleosuelo ha sido datada por el método de  $^{14}\text{C}$  en  $9.040 \pm 580$  años AP (Montalvo *et al.*, 2017). Esta sección está cubierta por arena muy fina a limosa, de estructura maciza, con clastos de carbonato de calcio, que forman la unidad 2. El contacto inferior de la unidad 2 es neto y los sedimentos están cementados por carbonato de calcio, sugiriendo condiciones más secas y/o cálidas (Mehl, 2011). El techo de la unidad 2 es algo más indurado y muestra un color levemente más rojo, sugiriendo desarrollo incipiente de un suelo, cuya materia orgánica ha brindado una edad  $^{14}\text{C}$  de  $1.258 \pm 75$  años AP (Montalvo *et al.*, 2017). Las cuevas estudiadas en esta tesis proceden esencialmente de esta unidad. Las unidades 1 y 2 han sido interpretadas como producto de transporte fluvial esporádico no encauzado y eventual encharcamiento en sectores deprimidos (Montalvo *et al.*, 2017). Los depósitos fluviales resultaron pedogenizados, posiblemente el paleosuelo que corona la unidad 2 representa el mejoramiento climático del Holoceno tardío conocido como Anomalía Climática Medieval (Mehl, 2011). Las unidades 1 y 2 son cubiertas por un manto de una arena muy fina limosa con nódulos carbonáticos (Fig. 8.27.B), el que es considerado de origen eólico de acuerdo a la evidencia regional (Montalvo *et al.*, 2017; Mehl *et al.*, 2018). Según Mehl (2011) este depósito eólico posiblemente se vincula con la Pequeña Edad de Hielo. Estos depósitos también contienen cuevas fósiles estudiadas en este trabajo.



**Figura 8.27.** Depósitos holocenos de la localidad de Quehué. (A) Vista del afloramiento. (B) Sección sedimentológica. Modificado de Montalvo *et al.* (2017).

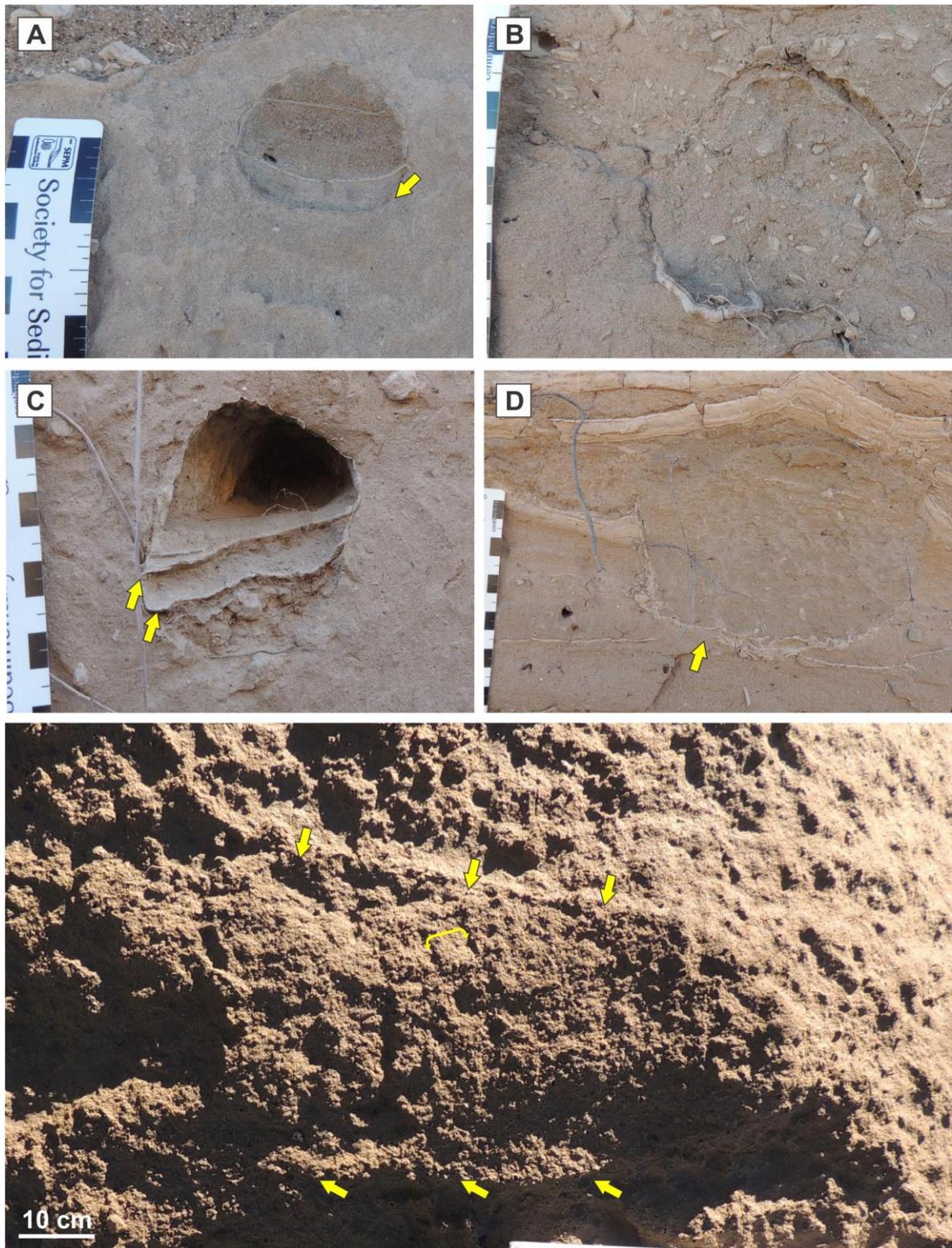
### Descripción de los rellenos de cuevas

**Rasgos generales y tamaño.** En la unidad 2 y los depósitos eólicos suprayacentes (Fig. 8.27.B) se identificaron varios rellenos de cuevas (n= 22), expuestos en cortes transversales (n= 14), oblicuos (n= 4) y longitudinales (n= 4). Los Dh registrados fueron entre 5,4 y 44 cm, los Dv entre 4,7 y 31 cm, y la longitud máxima observada alcanzó 46 cm (ver detalle en Apéndice 2.3). Los rellenos identificados en cortes transversales tenían morfología elíptica (n= 8), en algunos el IDR promedio fue de 1,32 dando una sección elíptica vertical (Fig. 8.28.C) y otros con un IDR promedio de 0,66 indicando una elipse horizontal (Fig. 8.28.D). Por su parte, las secciones de morfología subcircular (n= 6) presentaron un IDR promedio de 1,04 (Fig. 8.28.A-B).

En una pequeña exposición aislada que corresponde a los depósitos eólicos cuspidales, se documentó la presencia de cuevas con relleno meniscado, asignable a *Nagtuichnus* isp. (Fig. 8.28.E). Estos icnofósiles fueron interpretados como excavaciones atribuidas a Chlamyphorinae (Melchor *et al.*, 2012). Fue posible reconocer un corte transversal de sección subcircular (Dh 7,2 cm y Dv 7 cm) y uno expuesto en corte longitudinal de 20,6 cm, donde se identificaron los meniscos, los que tenían un espesor promedio de 1,1 cm.

**Composición de los rellenos de cuevas.** La mayoría de los rellenos presentaban intervalos de limo y arena laminada que contrastaba con la arena maciza del material hospedante. En aquellos rellenos con estructura maciza la presencia de láminas de arcilla en el piso y laterales de la cueva facilitaba su reconocimiento (Fig. 8.28.D), otros rellenos presentaban clastos pelíticos (Fig. 8.28.B). Se documentó un relleno formado por tres láminas arenosas separadas por una cubierta pelítica (Fig. 8.28.A), otra cueva tenía la mitad inferior con relleno laminado y la parte superior vacía (Fig. 8.28.C). Por último, el corte expuesto en vista longitudinal presentaba relleno meniscado característico de un retrorelleno formado por el organismo productor en el momento que excava (Fig. 8.28.E).

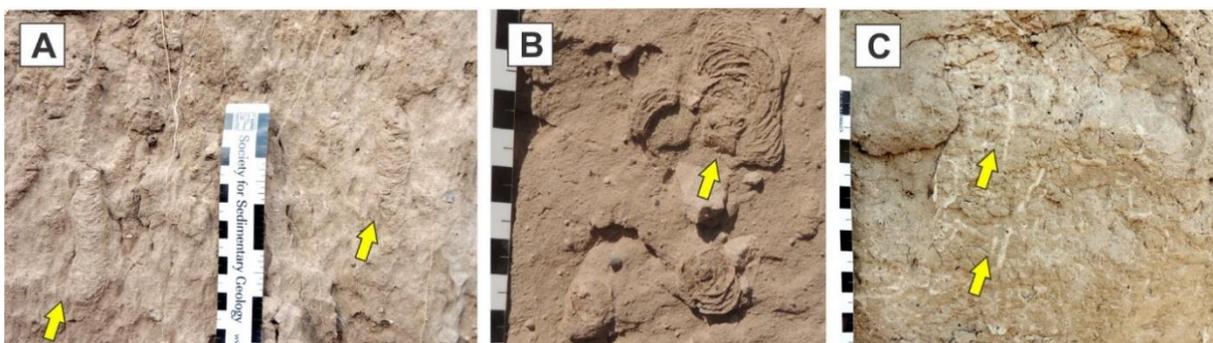
No se encontraron restos fósiles dentro de los rellenos, ni en el sedimento portador.



**Figura 8.28.** Cuevas holocenas en Quehué. (A-D) Vistas en corte transversal. Las flechas indican láminas de arcilla. (E) Vista en corte longitudinal de *Nagtuichnus* isp. Las flechas marcan el contorno de la excavación. El corchete señala un menisco.

### Iconofósiles asociados

En el paleosuelo circundante cerca del tope se registraron abundantes *Taenidium bowni*, dispuestos en cortes longitudinales o transversales (Fig. 8.29.A), algunos de ellos agrupados en “nidios o rosetas” (Fig. 8.29.B). Presentaban un diámetro promedio de 16,5 mm (n= 5; rango 15 – 18,5 mm) y la longitud máxima observada fue de 85 mm. Se identificaron rizolitos milimétricos distribuidos a distinta altura del paleosuelo y también dentro de los rellenos de cuevas (Fig. 8.29.C).



**Figura 8.29.** Iconofósiles asociados. (A) *Taenidium bowni*. (B) *Taenidium bowni* en roseta. (C) Rizolitos. Las flechas indican algunos ejemplares.

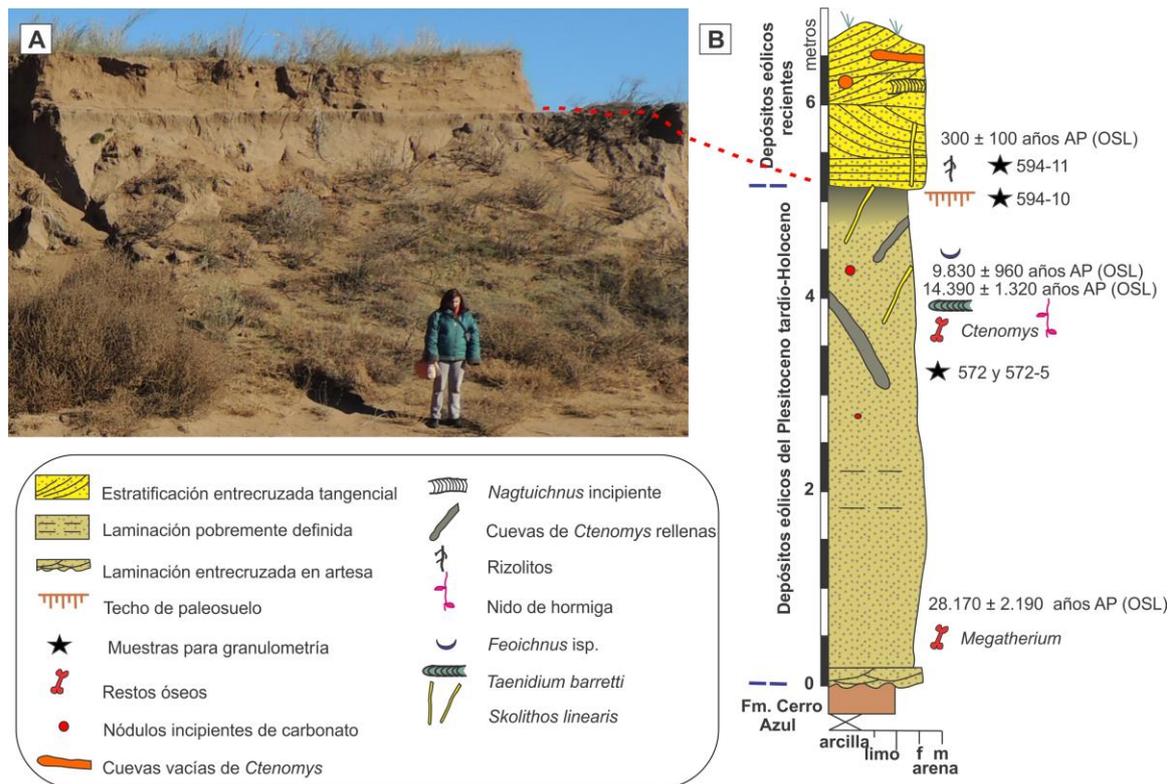
### **Cuevas holocenas: Cantera Lorda**

#### Marco geológico

Los depósitos expuestos en la Cantera Lorda (Dpto. Toay) son arenas eólicas del Pleistoceno tardío a Holoceno, asignadas a la Formación Meaucó (Melchor y Llambías, 2004) que yacen en discordancia erosiva sobre las limolitas de la Formación Cerro Azul (Mioceno superior) (Fig. 8.30.A). Tripaldi *et al.* (2013) y Mehl *et al.* (2018) han realizado aportes a la caracterización e interpretación de los sedimentos cuaternarios expuestos en la Cantera Lorda. La sección tiene aproximadamente 6 a 8 m de potencia, reconociéndose un intervalo inferior compuesto por arenas finas bien seleccionadas macizas de 5 a 7 m de potencia (ocasionalmente con estratificación horizontal mal definida) que culmina en un intervalo que muestra un oscurecimiento moderado de los sedimentos y rizolitos (interpretado como un paleosuelo). Mehl *et al.* (2018) reconocieron dos paleosuelos

apilados en algunas de las secciones medidas. Las cuevas estudiadas aquí se encontraban principalmente por debajo del paleosuelo reconocido. La sucesión se completa con 1 a 3 m de arenas finas a medianas bien seleccionadas que muestran estratificación entrecruzada tangencial, entrecruzamiento de bajo ángulo y laminación entrecruzada en artesa (Fig. 8.30.B). Este último tramo llega hasta el suelo actual y la estructura interna de las capas entrecruzadas corresponden con la topografía ondulada del terreno. Los aportes a la edad de los depósitos de la Cantera Lorda se derivan de hallazgos paleontológicos (Zetti, 1964; Mehl *et al.*, 2018) y de dataciones absolutas (Kruck *et al.*, 2011; Mehl *et al.*, 2018). El hallazgo de *Megatherium americanum* Cuvier, 1796 (Zetti, 1964) en el sector basal de la misma sugiere una edad mínima para este tramo de la unidad en el límite Pleistoceno tardío-Holoceno. Mehl *et al.* (2018) indicaron una edad OSL (Optically Stimulated Luminescence) para estos niveles de  $28.170 \pm 2.190$  años. Muestras obtenidas 1 m por debajo del paleosuelo intercalado en la mitad superior de la sucesión ha brindado una edad OSL de  $3.800 \pm 400$  años AP (Kruck *et al.*, 2011; W. Kruck, comunicación escrita, 2014). Para una profundidad similar, aunque posiblemente en una sección diferente, Mehl *et al.* (2018) indicaron edades OSL de  $14.390 \pm 1.320$  y  $9.830 \pm 960$  años (Fig. 8.30.B). El paquete arenoso cuspidal que define la topografía actual ha dado una edad OSL de  $300 \pm 100$  años (Kruck *et al.*, 2011), en una muestra tomada a 0,4 m por encima del paleosuelo (W. Kruck, comunicación escrita, 2014).

Se realizaron análisis granulométricos para caracterizar el intervalo de la unidad que contiene las cuevas estudiadas, así como el relleno de una de las cuevas y del paquete arenoso eólico suprayacente. El sedimento arenoso que contiene las cuevas analizadas era arena fina a arena fina fangosa (muestras 572 y 594-10), en ambos casos pobremente seleccionada (Tabla 8.1). Por su parte, el relleno de una cueva era una arena fina moderadamente seleccionada (muestra 572-5). El análisis en los depósitos eólicos holocenos (muestra 594-11) indicó que se trata de una arena fina bien seleccionada.



**Figura 8.30.** Depósitos de la Formación Meaucó en la Cantera Lorda. (A) Vista de los afloramientos. (B) Perfil sedimentario de detalle (Cardonatto *et al.* 2015). Edades absolutas tomadas de Kruck *et al.* (2011) y Mehl *et al.* (2018).

Muestra	Clasificación	Media (µm)	Desv. est. (µm)	Grava;Arena:Fango
594-11	Arena fina moderadamente bien seleccionada, con distribución unimodal	203,0	1,57	0:99,2:0,8
594-10	Arena fina fangosa pobremente seleccionada, distribución unimodal	133,8	2,6	0,2:86,5:13,3
572	Arena fina pobremente seleccionada, distribución unimodal	160,9	2,1	0:91,7:8,3
572-5	Arena fina moderadamente seleccionada, distribución unimodal	182,3	1,78	0:94,7:5,2

**Tabla 8.1.** Análisis granulométricos de las muestras de la Cantera Lorda. Ver ubicación en la sección en Fig. 8.30.B.

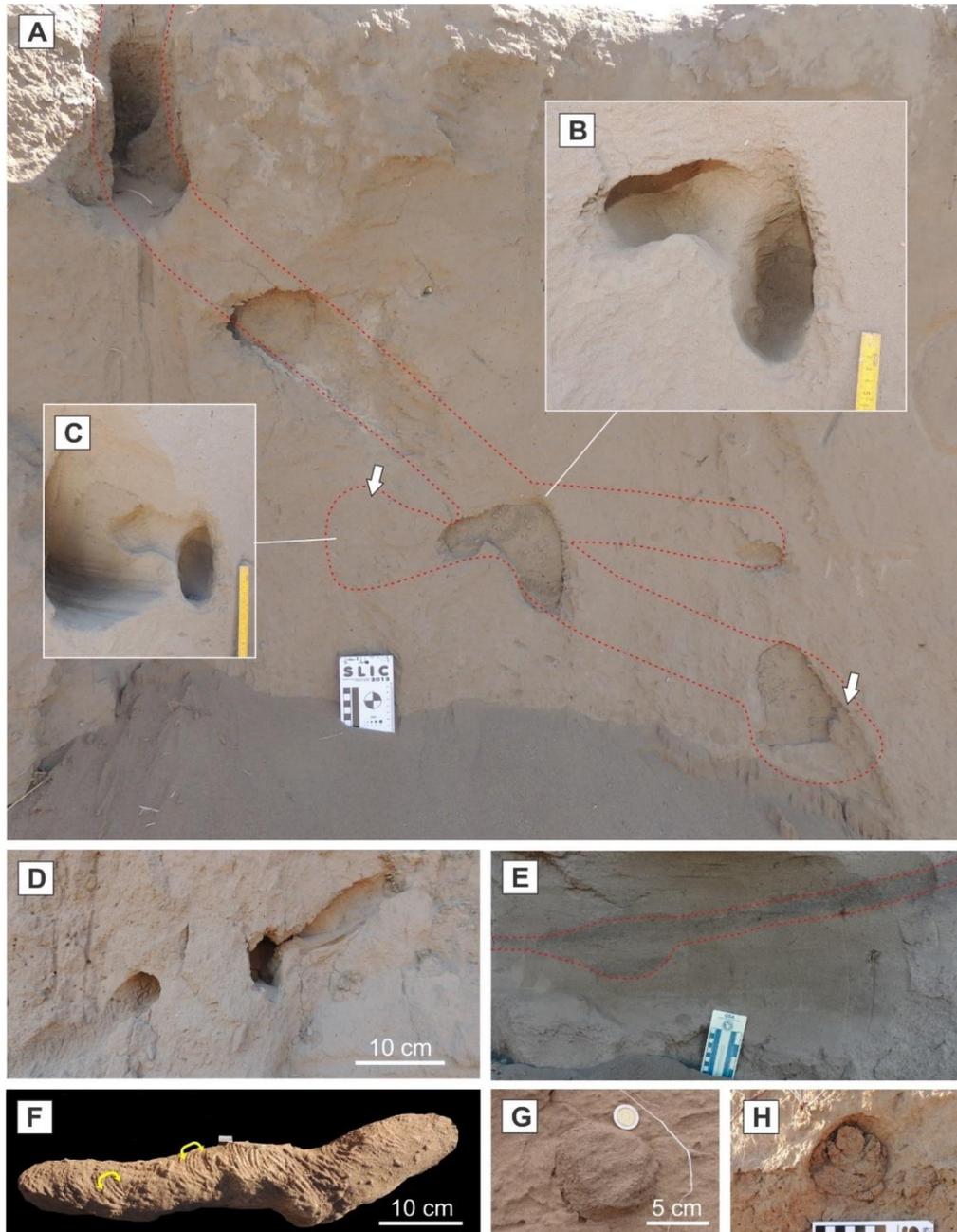
### Descripción de los rellenos de cuevas

**Rasgos generales y tamaño.** En el intervalo intermedio de la Formación Meaucó se reconocieron tres cortes transversales u oblicuos, un número similar de tramos

de túneles en vista longitudinal y seis sistemas más completos, donde se identificaron túneles con bifurcaciones y presencia de cámaras (ver detalle en Apéndice 2.3). Todas las cuevas registradas eran de tamaño pequeño, con Dh entre 4 y 8,5 cm y rango de Dv entre 3,6 y 8,5 cm, dando un IDR promedio de 1 (rango= 0,9 – 1,05), indicando una sección transversal subcircular. En aquellos sistemas donde se descubría la arquitectura más completa (# 574), se identificaron túneles de entrada, oblicuos a casi verticales, túneles principales con ramificaciones, que conducían a cámaras laterales o terminales (Figs. 8.31.A-C). Las entradas estaban agrandadas, registrando diámetros entre 8,3 y 10 cm. Los túneles de entrada formaban ángulos de penetración con respecto al paleosuelo, que oscilaban entre 31° a 86°, alcanzando hasta 50 cm de longitud. El túnel principal era rectilíneo o levemente sinuoso, presentando menor inclinación (30° a 45°); con bifurcaciones que formaban ángulos casi ortogonales (60° a 85°) que conducían a túneles laterales o cámaras. La profundidad máxima registrada para estos sistemas alcanzó 170 cm desde el tope del paleosuelo. En # 592 la presencia de un ensanchamiento lateral al túnel principal se interpretó como una cámara, la cual tenía sección ovoide, con un Dh de 20 cm y el Dv de 15 cm (Fig. 8.31.C). La parte final de dicho túnel presentaba un leve ensanchamiento (incremento del 34% del diámetro) lo que se consideró como una posible cámara terminal, de sección irregular, subhorizontal, que alcanzaba una profundidad máxima desde el tope del paleosuelo de 110 cm. El sistema observado en # 574 presentaba una arquitectura similar, con el túnel de entrada de 41 cm de longitud, que conducía al túnel principal, con una inclinación de 30° con respecto a la paleosuperficie, el cual terminaba con un ensanchamiento (Dh: 23,5 cm y Dv: 13 cm), cuya base estaba a 135 cm desde el paleosuelo. En # 575 quedaba expuesto un tramo longitudinal, el cual tenía un tramo anterior con mayor inclinación (22°) y luego una parte ensanchada y menos inclinada (14°). Dicho ensanchamiento (incremento de 80% del diámetro) permitió inferir una cámara lateral, la cual registró 21,4 cm de longitud y alcanzaba una profundidad máxima de 115 cm.

En cuanto a la ornamentación superficial que sólo pudo observarse en aquellos túneles cuyo relleno había sido erosionado (Fig. 8.31.D), se reconocieron trazas de garras, agrupadas en set de tres surcos paralelos. En # 573 se moldeó una parte del sistema (Fig. 8.31.F), lo que permitió registrar los valores promedios de la

anchura de los sets igual a 15 mm (n= 6), la separación entre trazas de 4,2 mm (n= 6), siendo la anchura de cada traza de 2,5 mm (n= 4). Cada traza de garra formaba un alto ángulo con el eje principal del túnel.



**Figura 8.31.** Cuevas holocenas en Cantera Lorda. (A) Arquitectura general de un sistema de túneles. Las flechas señalan cámaras y las líneas punteadas las conexiones entre los distintos elementos (# 574). (B) Detalle de ramificación luego de retirar parcialmente el relleno. (C) Detalle de cámara lateral. (D) Cueva sin relleno # 573 en donde se hizo el molde de F. (E) Cueva en corte longitudinal (# 575) con relleno laminado. (F) Molde de un tramo de la cueva # 573. Los corchetes marcan sets de trazas de garras. (G) Cueva con relleno macizo (# 594). (H) Cueva con relleno excéntrico (# 572).

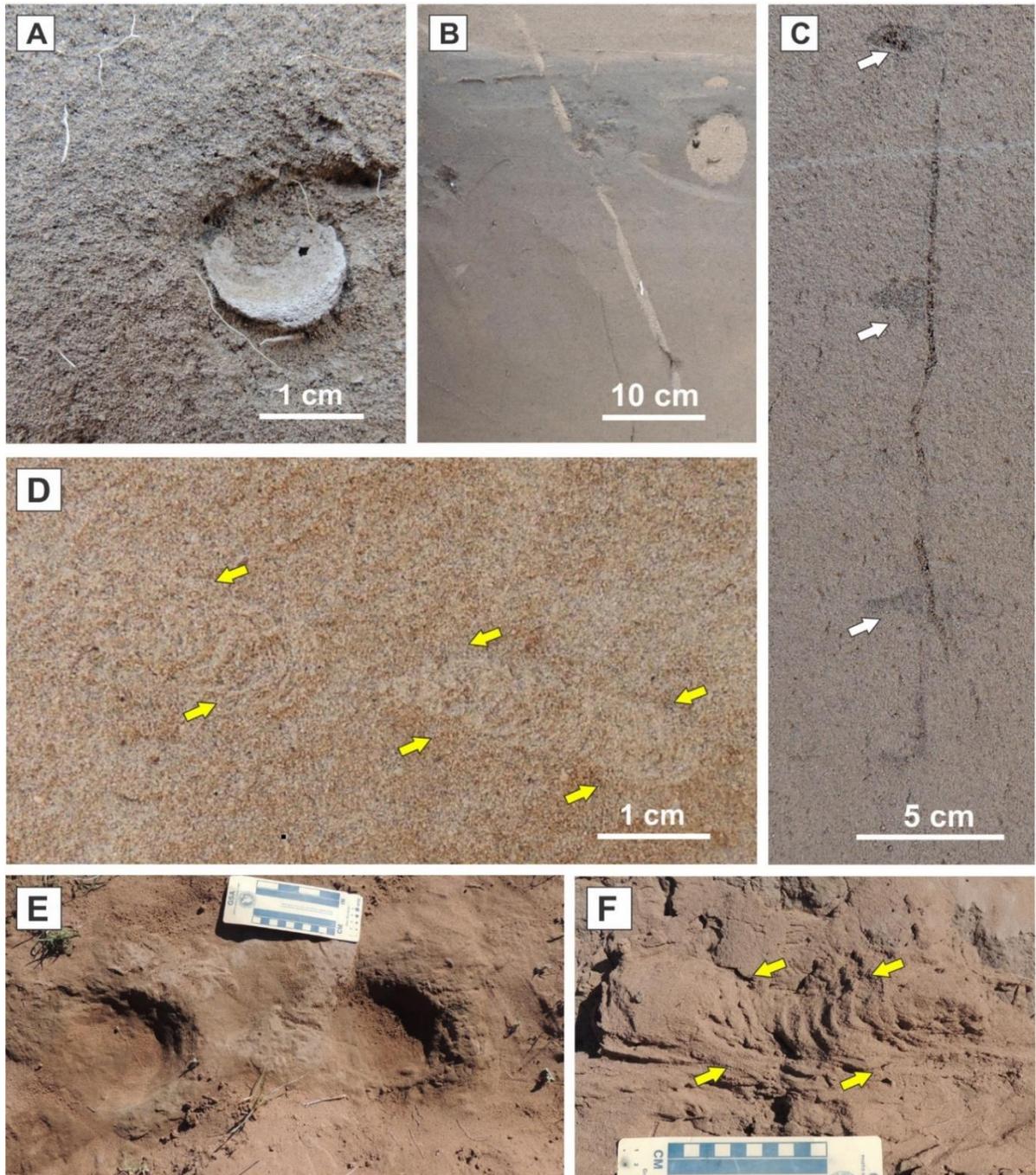
**Composición de los rellenos de cuevas.** Los rellenos identificados en estos depósitos holocenos eran friables, y en su mayoría estaban compuestos de arenas eólicas semejantes a la roca hospedante, con estructura maciza (Fig. 8.31.G). Un relleno analizado por tamaño de grano (# 572-5, Tabla 8.1) contenía arena mejor seleccionada que el sedimento donde se excavó (# 572, Tabla 8.1). El túnel expuesto en corte longitudinal (# 575) presentaba relleno groseramente laminado con arenas de distinta granulometría y color, bien definido en la parte ensanchada del túnel (Fig. 8.31.E). Un corte transversal (# 572b) exhibía un relleno excéntrico, en cuya base se distinguían dos cuerpos con geometría en corte con forma de medialunas anidadas, con un espesor aproximado de 2 cm cada uno, y en la parte superior, delimitando una sección subcircular, el relleno era macizo (Fig. 8.31.H).

#### Iconofósiles asociados

En el paleosuelo circundante a los rellenos de cuevas se identificaron varias trazas de invertebrados (*Feoichnus* isp., *Skolithos linearis*, *Taenidium barretti*), nidos de hormigas y trazas de raíces (Fig. 8.32.A-D). *Feoichnus* isp. corresponde a cámaras de ninfas de cigarras y *Skolithos linearis* son excavaciones verticales simples. En el techo del paleosuelo se identificaron depresiones elípticas que se interpretaron como huellas de tetrápodos aisladas. En el tope del paleosuelo en el sitio 574 se registró una pisada subcircular de 12,6 cm de largo y 12,3 cm de ancho; en tanto que en el sitio 572 se identificaron hasta cinco pisadas con morfología y dimensiones semejantes, posiblemente componiendo una rastrillada (Fig. 8.32.E). En las arenas que cubren el paleosuelo se reconocieron trazas incipientes asignables a *Nagtuichnus* isp. (Fig. 8.32.F) y a *Skolithos linearis*. El ejemplar de *Nagtuichnus* mostraba un diámetro de 5,5 cm, presentando cada menisco un espesor de 1,1 cm. También se identificaron rizolitos y cuevas activas e inactivas de ctenómidos. Estas últimas tenían una disposición preferencial paralela a la superficie del terreno.

Dentro de las cuevas activas se registraron las de *Ctenomys azarae*, las cuales tenían sección elíptica, con diámetros entre 6 y 7 cm, además de sus cuevas ya inactivas y obliteradas totalmente con sedimentos. Algunas de estas cuevas inactivas presentaban su entrada en los niveles de las arenas modernas, luego el

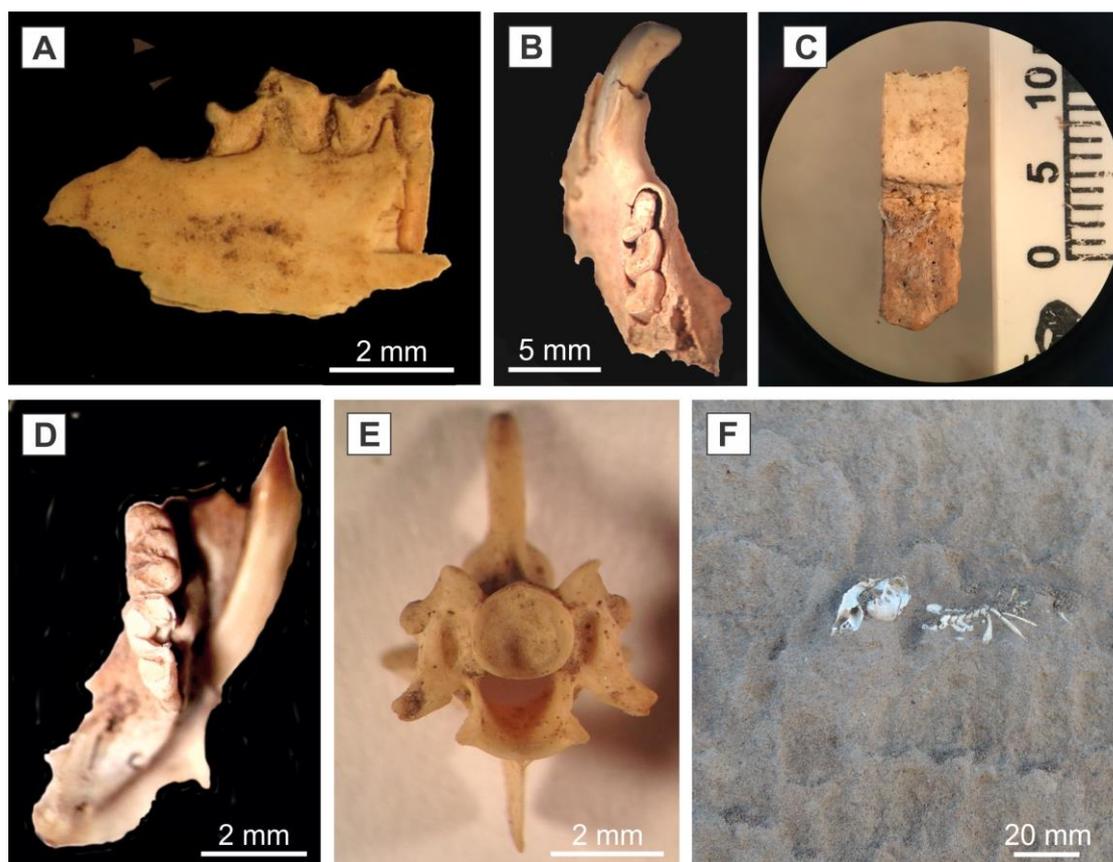
túnel cortaba la paleosuperficie y el sistema se continuaba en el paleosuelo; siendo su ángulo de inclinación de 39° y alcanzando una profundidad máxima desde la paleosuperficie de 28 cm.



**Figura 8.32.** Icnofósiles asociados. (A) *Feoichnus* isp. (B) *Skolithos linearis*, sobre la derecha se aprecia un corte de un relleno de cueva. (C) Chimenea y cámaras de hormigas. Las flechas marcan algunas cámaras. (D) *Taenidium barretti*. Las flechas señalan el límite de la excavación. (E) Pisadas subredondeadas. (F) *Nagtuichnus* isp. incipiente. Las flechas marcan el contorno de la excavación.

### Restos fósiles asociados

Los restos fósiles se encontraron *in situ* aunque a distintas profundidades desde el techo del paleosuelo, no vinculados a ningún relleno de cueva. La mayoría corresponden a restos aislados y en mal estado de preservación, fragmentados y desarticulados. Debido al estado de incompletitud de los restos recuperados, la asignación taxonómica sólo pudo ser más precisa en los ejemplares cuyos restos incluían piezas dentarias. Tales restos fueron asignados a marsupiales (*Lestodelphys halli*) y roedores (*Ctenomys* sp., *Eligmodontia* sp.) (Fig. 8.33.A, B, D). Además, se recuperaron dos vértebras de saurios (Fig. 8.33.E), una placa móvil asignada a xenartros (Dasypodidae: Euphractini) (Fig. 8.33.C) y restos postcraneanos de mamíferos indeterminados. A una profundidad de 2,80 m del tope del paleosuelo se encontró un ejemplar articulado y casi completo de *Ctenomys* sp. (Fig. 8.33.F), pero no pudo identificarse si estaba vinculado a una cueva. Este espécimen no presentaba atributos de meteorización, ni digestión.



**Figura 8.33.** Restos fósiles recuperados en el paleosuelo. (A) *Lestodelphys halli* (GHUNLPam 5147). (B) *Ctenomys* sp. (GHUNLPam 5148). (C) Dasypodidae: Euphractini (GHUNLPam 5149). (D) *Eligmodontia* sp. (GHUNLPam 5150). (E) Vértebras de saurios (GHUNLPam 5151). (F) ejemplar no colectado de *Ctenomys* sp. *in situ*.

## Cuevas holocenas: La Porfía

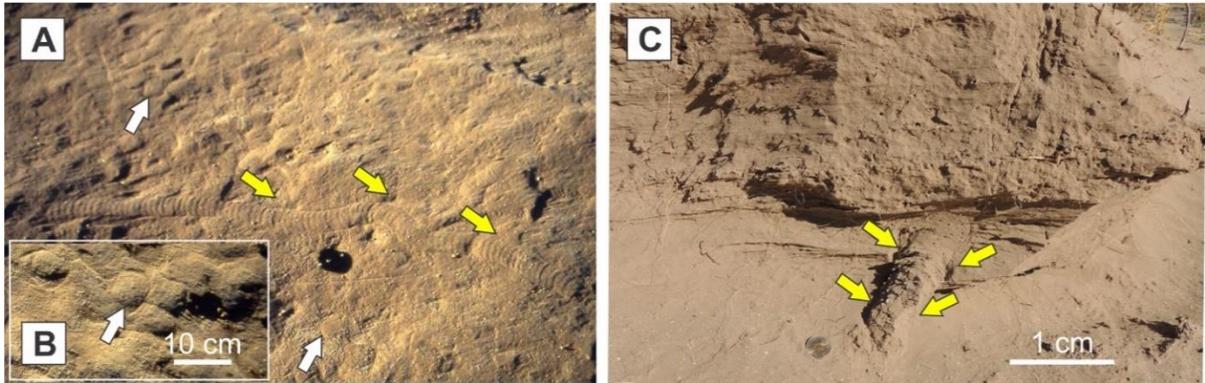
### Marco geológico

En depósitos holocenos eólicos del Gran Salitral expuestos en el Puesto La Porfía, se identificaron excavaciones meniscadas en sedimentos arenosos de interduna. En esta localidad Melchor *et al.* (2012) definieron tres asociaciones de facies sedimentarias: de interduna húmeda, interduna seca y duna eólica. La sucesión comenzaba con la asociación de facies de interduna húmeda (0,5 m) compuesta por una fangolita verde amarillenta a gris oliva, con estructura laminar planar o maciza y fangolita cementada, con laminación paralela que alterna con láminas milimétricas de limolita de color marrón. En este nivel abundaban diversas trazas fósiles, tales como *Skolithos linearis*, *Taenidium barretti*, *Nagtuichnus meuleni*, *Polykladichnus aragonensis* y trazas de raíces; además de gasterópodos dulceacuícolas. Por encima se encontraban los depósitos de interduna seca (1,70 m) poco consolidados, formados por arena fina bien seleccionada y limo cuarzoso, donde reconocieron una capa inferior más consolidada, de 0,2 m de espesor, con presencia de nódulos de carbonato. Esta asociación de facies estaba altamente bioturbada y mostraba una icnofábrica con abundantes *Nagtuichnus meuleni*; junto a escasos *T. barretti* y trazas de raíces. Finaliza la sucesión local con los depósitos de duna eólica (3 a 5 m) compuestos por arenas de grano mediano con estratificación entrecruzada.

### Descripción de los rellenos de cuevas

En el nivel portador de la icnofábrica de *Nagtuichnus meuleni*, con preservaciones en planta (n= 10) y en cortes transversales (n= 6), se registraron nuevos datos (ver detalle en Apéndice 2.3). El Dh promedio medido fue de 6,4 cm (n= 16; rango= 4,7 - 8,7 cm) y el Dv promedio igual a 6,3 cm (n= 16; rango= 5,1 - 6,9 cm); siendo la anchura media de los meniscos 1,22 cm (n= 10); datos que concuerdan con los descritos por Melchor *et al.* (2012). La longitud máxima observada fue de 13 cm (Fig. 8.34.A-B). Por debajo de los niveles de arenas eólicas, en el subambiente de interduna, se reconoció una excavación meniscada, expuesta en 3D; la misma tenía

5 cm de diámetro, cada menisco registró 0,73 cm de anchura y la longitud expuesta era de 9 cm. Esta excavación con relleno activo es comparable con *N. meuleni* incipiente (Fig. 8.34.C).



**Figura 8.34.** Depósitos holocenos de La Porfía. (A) Icnofábrica de *Nagtuichnus*. Las flechas amarillas indican rellenos en vista longitudinal y las blancas cortes transversales. (B) Detalle de corte transversal. (C) Excavación meniscada comparable con *N. meuleni* incipiente. Las flechas marcan el contorno.

## Capítulo 9

### DISCUSIÓN

La estructura de las cuevas es el producto de muchas variables que interactúan y es afectada además por aspectos de la biología del productor. La historia filogenética se refleja en la morfología, etología de los organismos productores, tales como el modo de excavación y la preferencia alimentaria. También influyen las funciones de la cueva y aquellas variables vinculadas con el hábitat, como el tipo de suelo, disponibilidad de recursos y relieve. De esta manera, se ha hipotetizado que la arquitectura general, el tamaño, sección transversal, ornamentación superficial, tipo de relleno de las excavaciones y los sedimentos portadores se vinculan con un determinado taxón de mamífero fosorial o subterráneo, y con sus preferencias ecológicas y etológicas. En este capítulo se caracterizarán los sistemas de cuevas de las distintas especies de mamíferos fosoriales y subterráneos estudiados, se enfatizará en los rasgos que las diferencian, y su aplicación a la interpretación de las cuevas fósiles. Finalmente, sobre la base de los rasgos morfológicos y tafonómicos claves, se sugerirán icnotaxobases para la clasificación de las cuevas fósiles de tetrápodos.

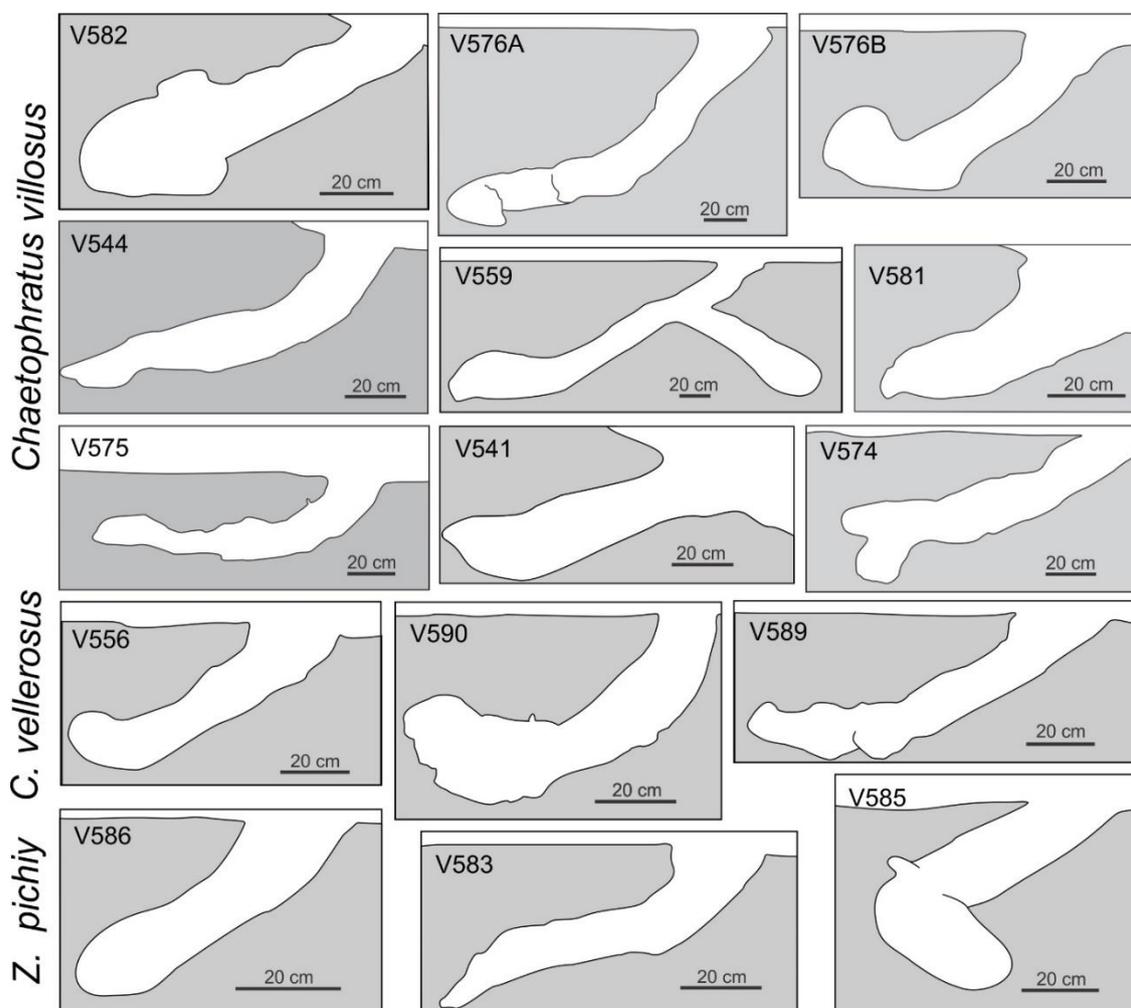
#### MORFOLOGÍA DE CUEVAS ACTUALES

##### **Dasypodidae**

###### *Arquitectura general*

Los dasipódidos, en su condición de homeotermos imperfectos, necesitan refugios para resguardarse de las condiciones climáticas adversas, además de disponer de ellos para protección ante depredadores y para el cuidado de sus crías (McNab, 1980; Abba *et al.*, 2005; Arteaga y Venticinque, 2010). Si bien estas estructuras son permanentes, los dasipódidos construyen varias cuevas a lo largo de su vida a medida que se desplazan de acuerdo a la disponibilidad del recurso alimenticio (Ruiz Aravena, 2012). Estas cuevas están abiertas; excepto, en los momentos en

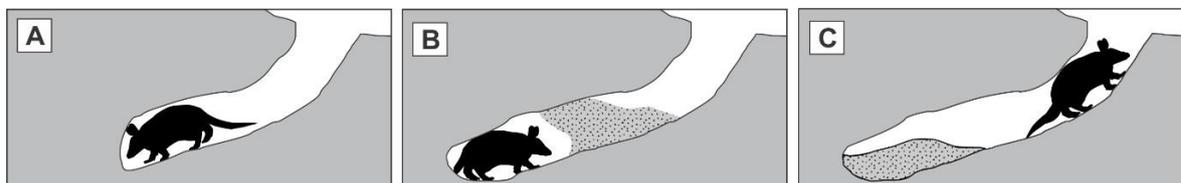
que el individuo está en su interior, tal como se constató en algunos sitios (por ejemplo, sitio V544). En cada una de las localidades de estudio se observó que, en general, las hozaduras superan ampliamente en número a las cuevas, son excavaciones cortas con una relación longitud/Dh generalmente menor a dos y su ángulo de penetración es más alto que el de las cuevas.



**Figura: 9.1.** Arquitectura de cuevas de dasipódidos vistas en sección transversal. *Chaetophractus villosus* en monte (V582, V581, V541), en espinal (V544, V559, V575) y pampeana (V576A, V576B, V574); *C. vellerosus* en espinal (V556, V590, V589) y *Zaedyus pichiy* en monte (V586, V583, V585).

Las cuevas de dasipódidos son típicamente estructuras simples, formadas por una entrada que conduce a una rampa rectilínea o levemente curvada, con la parte terminal ensanchada o no (Fig. 9.1). El piso contenía abundante sedimento suelto, rasgo que se vincula a que el ocupante obtura la cueva con sedimento cuando se encuentra en ella y luego lo desplaza hacia el fondo al salir (Fig. 9.2). Por este

motivo los moldes generalmente se acuñan hacia el sector distal. No se registró presencia de restos vegetales ni heces dentro de la cueva en ninguna de las especies estudiadas. Las rampas simples de *C. villosus* dieron una tortuosidad promedio de 1,18. Las tortuosidades más altas correspondieron a cuevas excavadas en la estepa pampeana, cuya parte final no ensanchada presentaba una curva pronunciada o cuando existía una cámara, ésta se disponía oblicua o casi ortogonal a la rampa. Las cámaras estaban vacías. Sólo una cueva del espinal ocupada por dos individuos estaba ramificada alcanzando complejidad y tortuosidad mayor. La complejidad de esta cueva puede deberse a la presencia de dos ocupantes o a que se excavaron en suelos duros, tal como observaron Abba *et al.* (2005). Algunas cuevas de *C. villosus* tenían un mamelón lateral (una rampa presentó dos mamelones) los que indicaban posibles cámaras parcialmente obliteradas con sedimento o una excavación incipiente. Las cuevas de *C. vellerosus* eran rampas levemente curvadas, con  $T_o$  promedio de 1,12, con o sin ensanchamiento terminal. Todas presentaban un mamelón lateral (sugiriendo cámaras parcialmente rellenas con sedimento) y el piso tenía sedimento suelto. Esta arquitectura corresponde a buena parte de las documentadas por Greigor (1974), aunque también se documentaron algunas más complejas, los que serían diseños poco frecuentes. Las cuevas de *Z. pichiy* resultaron las más simples, en su mayoría curvadas hacia la izquierda o rectilínea, con  $T_o$  promedio igual a 1,59. La parte final era redondeada y sin ensanchamiento. En las cuevas de *Z. pichiy* se midió la tortuosidad más alta dentro de dasipódidos, dada por una rampa con la parte final muy curvada; la cual podría contribuir a resguardarse tanto de depredadores como de condiciones climáticas adversas.



**Figura 9.2.** Excavación y abandono de una cueva de dasipódido. (A) Excavación en proceso. (B) Productor en la cueva obturada con sedimento. (C) Productor emerge pasando hacia atrás el tapón de sedimento.

De las cuevas moldeadas de las tres especies de dasipódidos, *C. villosus* mostró la mayor complejidad en su arquitectura (rampas con cámara terminal, a veces

bifurcadas), le siguen en complejidad las de *C. vellerosus* (rampa con mamelones, con o sin cámaras), en tanto que las excavaciones de *Z. pichiy* fueron las más simples (rampas sin cámaras ni mamelones).

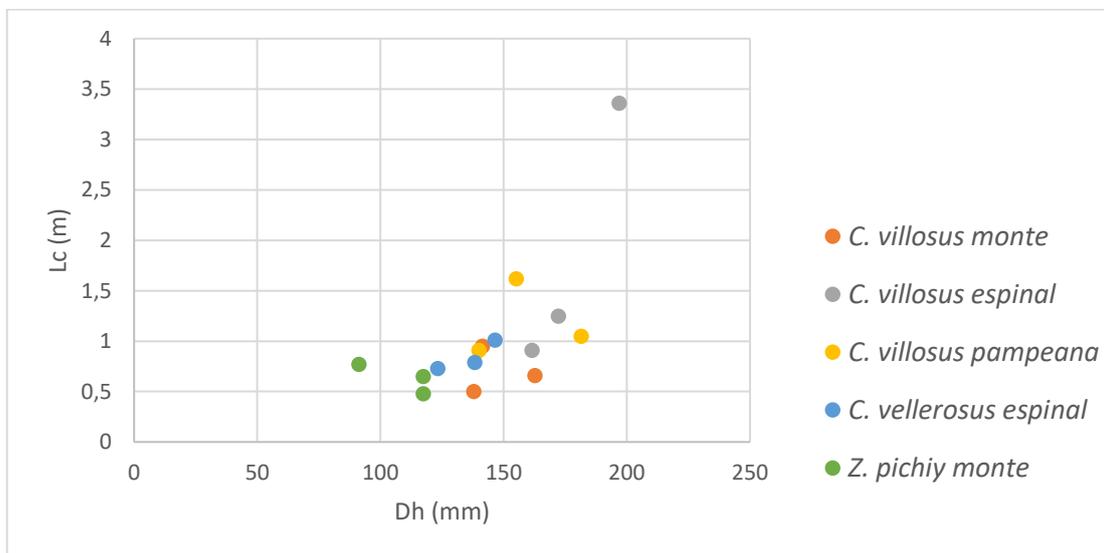
### *Morfometría*

Las dimensiones de las cuevas son diagnósticas para diferenciar excavaciones de dasipódidos, ya que los juveniles comparten la cueva con sus progenitores hasta alcanzar el tamaño adulto (McDonough *et al.*, 2000). Las entradas suelen encontrarse modificadas por diversos agentes físicos y biológicos, por lo que se usan los valores de las rampas moldeadas. El diámetro horizontal de las cuevas no se ve afectado por desmoronamiento y/o presencia de sedimento removido en la base. Para *C. villosus* el rango de Dh promedio fue entre 137,82 y 196,88 mm, registrándose los valores más altos en la provincia fitogeográfica del espinal. El análisis de la varianza no arrojó diferencia significativa trabajando con  $p= 0,05 \%$ . Los valores de Dh registrados son coincidentes con los citados por Crespo (1944) y Ciuccio (2014), mientras que Abba *et al.* (2005) indicaron un rango mayor en la estepa pampeana de la provincia de Buenos Aires. Para *C. vellerosus*, cuya presencia sólo se constató en el espinal, el rango de Dh promedio fue entre 123,20 y 146,40 mm. Estos valores se corresponden con el rango citado por otros autores (Crespo, 1944; Greigor, 1974; Ciuccio 2014; Carlini *et al.*, 2016). Por último, *Z. pichiy*, estudiado en la provincia del monte, registró valores de Dh promedio que oscilaron entre 91,20 y 117,34 mm, coincidentes con los citados por Crespo (1944). En tanto que, Ciuccio (2014) y Superina y Abba (2014) registraron valores promedio más altos.

Otras variables cuantitativas de interés para caracterizar cuevas de dasipódidos fueron la longitud y la profundidad. Las cuevas deben ser más largas que el cuerpo del productor y alcanzar profundidades tales que le permitan mantener estable la temperatura dentro de la cueva, minimizando la variación térmica exterior. Las cuevas de *C. villosus* presentaron longitudes entre 0,50 y 1,62 m, sin considerar el sistema ramificado que alcanzó el valor máximo (3,36 m); siendo las cuevas del monte las más cortas. El rango de las profundidades alcanzó valores entre 0,37 y 0,67 m (0,98 m para la cueva ramificada); medidas semejantes a las citadas por Crespo (1944). Mientras que Abba *et al.* (2005) indicaron longitud mayor para una

cueva compleja y un rango de profundidad similar al encontrado en este estudio. Las cuevas de *C. vellerosus* registraron longitudes entre 0,73 y 1,01 m y profundidades entre 0,30 y 0,45 m. En trabajos anteriores los datos de longitudes son muy disímiles. Crespo (1944) menciona un rango de longitud considerablemente menor sin dar datos de profundidad, en tanto que Greigor (1974) cita valores de hasta 6,54 m de longitud (aunque este último parece un valor excesivo, posiblemente un *lapsus calami*), y profundidades máximas mayores a las aquí citadas. Los rangos correspondientes a *Z. pichiy* para la longitud fue entre 0,48 y 0,77 m y profundidades entre 0,32 y 0,50 m. Algunos trabajos indicaron longitudes menores (Crespo, 1944); en tanto que, Superina y Abba (2014) consignaron como profundidad máxima a 1,5 m. Es posible que algunos trabajos previos que indican valores de longitud reducidos incluyan las hozaduras.

Graficando la relación entre diámetro horizontal y longitud de los sistemas moldeados (n= 15), se observa una relación directa entre ambas variables (Fig. 9.3). Las cuevas de *Z. pichiy* registraron los valores más bajos en ambas características separándose de las otras dos especies. Las cuevas de *C. vellerosus* registraron valores similares a las de *C. villosus* moldeadas en el monte.



**Figura: 9.3.** Relación diámetro horizontal vs. longitud curva (Dh/Lc) para las cuevas de dasipódidos analizadas.

Los valores de la cueva ramificada de *C. villosus* aparecen distantes de todas las demás. No se observaron diferencias entre las cuevas de *C. villosus* en las distintas provincias fitogeográficas (Fig. 9.3).

#### *Sección transversal*

La morfología de la sección transversal de las excavaciones de dasipódidos está relacionada con la forma del cuerpo del productor (Krieg, 1929; Abba *et al.*, 2007) y puede ser inferida por la relación entre los diámetros. Los valores del IDR promedio próximos a uno indican túneles con sección transversal subcircular, característica encontrada en las cuevas de *Z. pichiy* (rango= 1,01 – 1,07). *Chaetophractus villosus* mostró una sección transversal de la cueva elíptica aplanada a planoconvexa (rango de IDR= 0,80 – 0,98) y *C. vellerosus* presentó excavaciones con morfología planoconvexa (rango de IDR= 0,72 – 1,03). Considerando la afinidad en la arquitectura de las cuevas de las especies de *Chaetophractus* estudiadas, se observó que el IDR promedio (0,87) fue menor que aquel de las cuevas de *Z. pichiy* (1,03). Esto sugiere una morfología elíptica aplanada o planoconvexa para *Chaetophractus* y subcircular para *Zaedyus* concordante con lo indicado por Crespo (1944).

#### *Inclinación y orientación*

Las cuevas de los dasipódidos estudiadas presentaron una rampa de entrada con mayor inclinación que la parte terminal (Fig. 9.1). El ángulo de penetración promedio para las tres especies estudiadas varió entre aproximadamente 36° y 44° (Tabla 9.1). Las cuevas se distinguen de las hozaduras, por tener menor inclinación. De los datos tomados de las tres especies de dasipódidos, en las distintas localidades visitadas surgió un promedio de inclinación para cuevas (n= 144) aproximadamente igual a 51° mientras que las hozaduras (n= 54) alcanzaron 70° (ver Fig. 4.17). Del análisis de las orientaciones de las cuevas surge un predominio de orientación hacia los cuadrantes suroeste y sureste, aunque se registraron valores en todas las direcciones. Haciendo un análisis separado de los valores registrados en localidades con y sin vegetación arbórea, se observó una disposición preferencial de las entradas hacia el oeste y sureste en las localidades sin cobertura arbórea; las que correspondían a cuevas de *C. villosus* en las provincias del espinal y pampeana. Esta orientación preferencial posiblemente se relacione con evitar los

vientos fríos del sur y la radiación solar directa durante los meses de verano. Interpretaciones semejantes se han sugerido para orientación de cuevas de dasipódidos en ambientes abiertos (Crespo, 1944; Carter y Encarnaçao, 1983; González *et al.*, 2001; Abba *et al.*, 2005). Mientras que, donde había vegetación arbórea las cuevas no presentaron una disposición preferencial por contar con la protección que le brindan los árboles (ver Fig. 4.18). Ejemplos similares en ambientes con vegetación arbórea han sido descritos por Clark (1951) y Zimmerman (1990), entre otros.

### *Ornamentación superficial*

Los dasipódidos excavan usando sus miembros anteriores, los cuales poseen tres garras de mayor desarrollo. Las impresiones de las trazas de garras producidas durante la excavación quedan registradas en las paredes y techo de las cuevas en forma de surcos paralelos y curvados. Estas trazas en *C. villosus* registraron los valores más altos, intermedios en *C. vellerosus* y levemente menores en *Z. pichiy* (Tabla 9.1); lo que se vincula con las relaciones entre las masas corporales de los productores. El piso de las rampas se caracterizó por estar limpio y liso, generalmente con sedimento suelto.

## **Caviidae**

Los sistemas de túneles construidos por los roedores tienen otras funciones además de constituir refugios como protección ante condiciones climáticas adversas y/o depredadores, y disponer de ellos para la reproducción. Entre las otras funciones se encuentran el almacenamiento de alimentos, la sociabilización y comunicación, y el forrajeo en aquellas especies subterráneas (Kinlaw, 1999). De las cuatro especies de roedores cavícolas estudiadas, *M. australis* es el único que comparte sistemas de cuevas comunitariamente (Rood, 1972; Ebensperger *et al.*, 2006; Taraborelli, 2009). Sus sistemas de cuevas son complejos y extensos, posiblemente debido a que son sistemas comunitarios y porque son usados durante varias generaciones (Taraborelli, 2009). Todos los sistemas estudiados se encontraban abiertos. Según Kinlaw (1999, 2006) las cuevas abiertas a la superficie se relacionan con organismos fosoriales. En sistemas de cuevas abiertos se favorecen las modificaciones causadas por diversos agentes físicos y la

disponibilidad del sistema a ser usado por ocupantes ocasionales. Esto último se constató con la presencia de ornamentación secundaria (principalmente excavaciones de invertebrados) que enmascaraban a la ornamentación primaria (trazas de garras). Una característica particular de los sistemas de *M. australis* fue que los túneles y cámaras tenían el piso con abundantes heces y orina. Lo mismo se observó en los senderos superficiales que conectaban entradas, rasgos mencionados por Rood (1970).

### *Arquitectura general*

Hay diferencias en la arquitectura general entre las cuevas de *M. australis* estudiadas en el monte y en el espinal (Fig. 9.4), las que se vinculan con el número de niveles, la tortuosidad y la presencia de circuitos cerrados. Dichas diferencias se vinculan con la asociación de las cuiseras a *nabkhas* en la provincia fitogeográfica del monte, en tanto que en el espinal tienen mayor espacio disponible. En las *nabkhas*, las cuiseras tenían hasta 10 entradas ubicadas cerca de la base de los arbustos y a distintas alturas del montículo; por lo que los túneles se disponían en dos niveles superpuestos. Algunos túneles formaban circuitos subterráneos cerrados (excepto en # 356). Los niveles se conectaban por chimeneas o mediante rampas con alta inclinación. La tortuosidad promedio fue mayor en el monte (igual a 2,92) que en los sistemas del espinal (donde alcanzó 1,80). Asociados a los sistemas del monte había entradas con túneles simples ciegos, que sólo estaban conectados al sistema complejo mediante senderos externos. Estos túneles simples se interpretaron como parte del sistema y pueden ser usados de manera transitoria como refugios o lugares de escape de fácil acceso. Taraborelli (2009) mencionó cuevas satélites con pocas entradas, alejadas de la vegetación y que no serían usadas continuamente. En el sitio V584 se descubrió una espiral formada por dos rampas curvas que se unían, conformando una vuelta completa con fondo ciego (Fig. 9.4). Esta espiral estaba próxima pero desconectada del resto del sistema. Túneles helicoidales orientados verticalmente, semejantes al descrito arriba, fueron mencionados en tres especies de Geomyidae (Rodentia) por Wilkings y Heather (2007).

Los sistemas del espinal tenían un solo nivel y mostraban ausencia de circuitos cerrados, se encontraron al margen de caminos, fue por ello que su arquitectura

general era alargada, con forma de L o de geometría lineal. No se reconocieron sistemas satélites (Fig. 9.4).

Todos los sistemas presentaron túneles bifurcados formando ángulos muy semejantes, en promedio  $111^\circ$  (espinal) y  $120^\circ$  (monte). La complejidad promedio registrada en ambas provincias fitogeográficas fue de 34. Cada sistema tenía varias cámaras (de 2 a 6), las cuales estaban vacías o contenían abundante cantidad de heces y orina (inclusive guano estratificado en # V584), las que se interpretaron como letrinas (Tabla 9.1). También se encontraron mamelones con abundante cantidad de heces. Algunas cámaras y túneles ciegos contenían restos vegetales secos, tapizando piso y paredes laterales, pero no obliterando totalmente el túnel. Estas cámaras y túneles fueron interpretados como lugares de descanso o para alojar a las crías y fueron denominados nidos por Rood (1970). No se encontraron restos vegetales frescos almacenados, los que pudieran interpretarse como reservorio de alimento, como ocurre con *Ctenomys* (ver Capítulo 7).

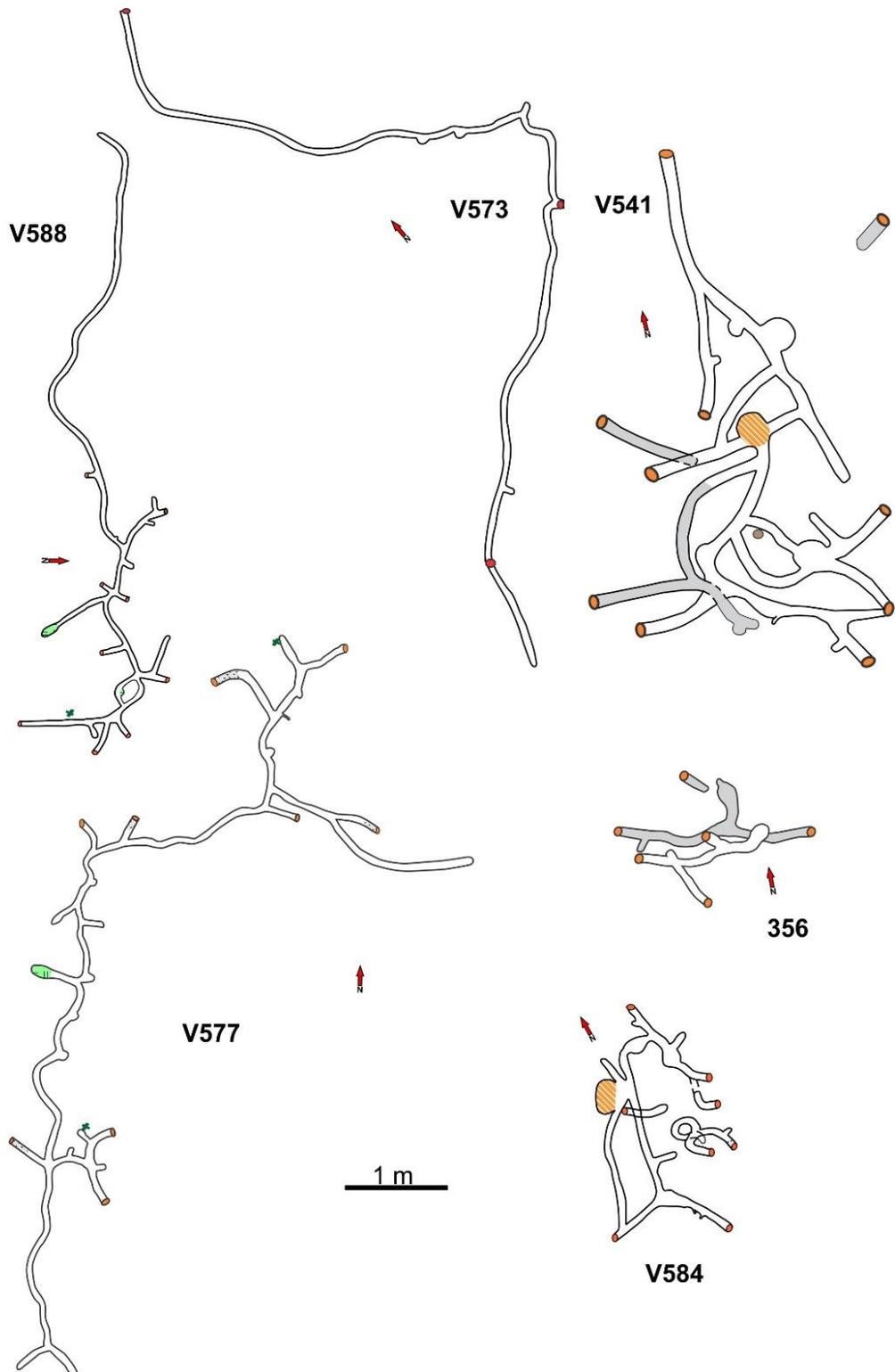
#### *Morfometría*

El diámetro horizontal de los túneles registrado en las cuiseras de la provincia fitogeográfica del monte fue mayor que los medidos en el espinal. Los valores promedio en el monte oscilaron entre 78,22 y 115,37 mm y en el espinal entre 59,44 y 70,44 mm. Los diámetros registrados en el presente estudio son concordantes a los citados por Contreras y Roig (1978), Taraborelli *et al.* (2007) y Melchor *et al.* (2012), en tanto que Rood (1970) indicó diámetros menores.

Las otras variables cuantitativas de interés, longitud total y profundidad máxima del sistema, también registraron los valores más altos en el monte. La longitud alcanzó hasta 22,35 m en el monte y 18,56 m en el espinal. Las profundidades en los sistemas del monte oscilaron entre 0,56 y 0,92 m, levemente mayor a los valores medidos en el espinal (0,46 y 0,72 m). Los datos de profundidad registrados en el monte son semejantes a los citados por Taraborelli *et al.* (2007, 2009).

El sistema de cuevas # V541, tenía un gran desarrollo, y además de registrar los diámetros más grandes, alcanzó valores máximos en longitud y complejidad. Estos parámetros estarían vinculados a un uso compartido y prolongado de la cuisera por una colonia de *M. australis* durante varias generaciones. Como se discute más

adelante, la ornamentación superficial de parte del sistema sugiere que estaba compuesto por túneles de distinta antigüedad.



**Figura 9.4.** Comparación de la arquitectura de los sistemas de cuevas de cávidos excavados en el espinal (V573, V577 y V588) y en el monte (356, V541 y V584).

### *Sección transversal*

El rango de IDR de las cuevas de *M. australis* fue de 0,71 a 0,84 indicando una morfología de la sección transversal elíptica aplanada a planoconvexa, de manera semejante a lo descrito por Melchor *et al.* (2012). Los túneles con más tiempo de uso podrían ensancharse por el paso repetido de varios individuos que conviven en el sistema. El piso se presentaba bilobulado en algunos sectores de todos los sistemas moldeados (Fig. 9.5.B), esto parece ser un rasgo propio de los sistemas de cuevas de mamíferos coloniales y/o de la ocupación repetida del sistema durante varias generaciones de individuos solitarios (Melchor y Loope, 2016).

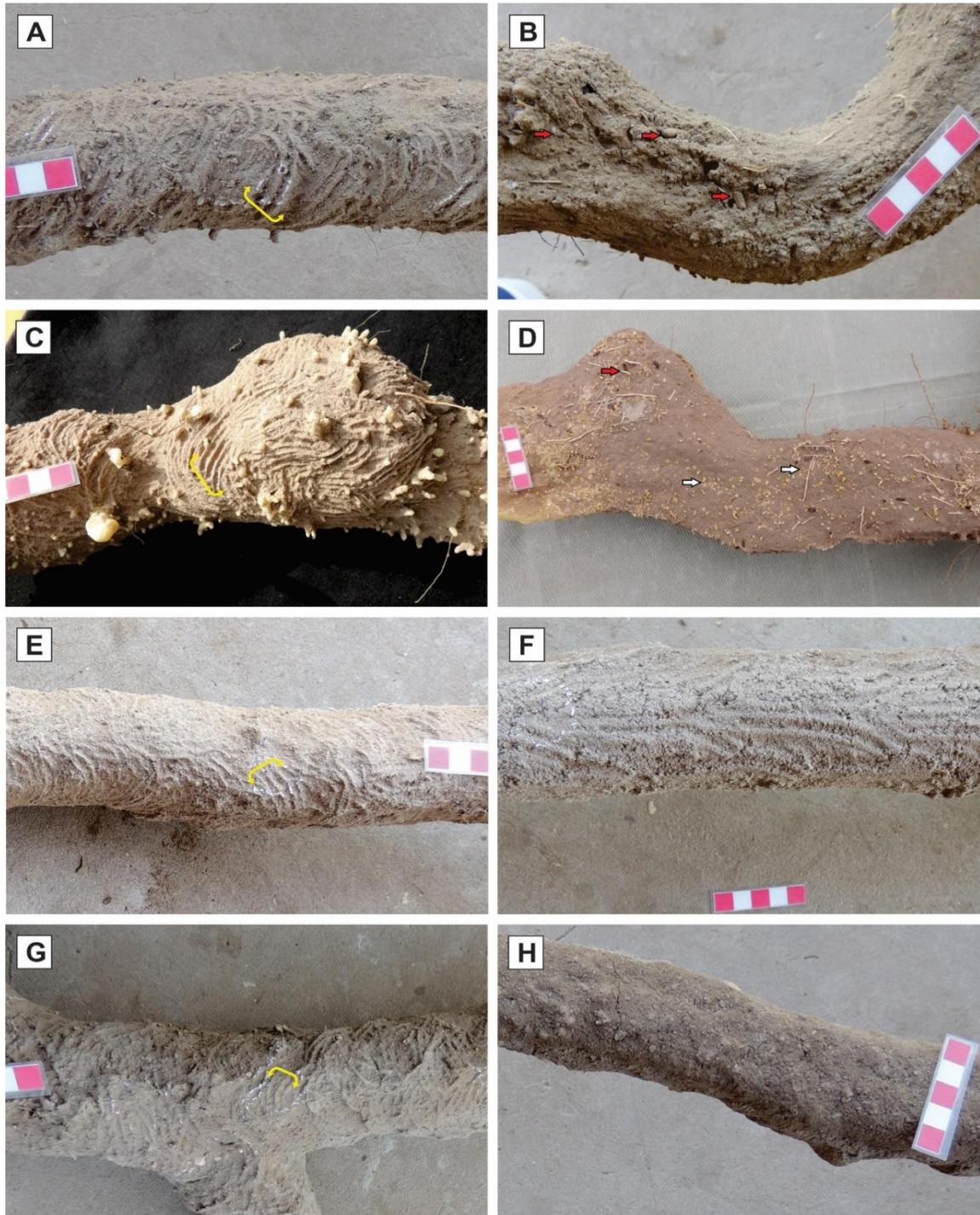
### *Orientación*

La orientación de las entradas en los sistemas de cuevas de cávidos del monte indicó una preferencia hacia el sureste y suroeste, en tanto que en el espinal fue hacia el sureste y noreste; siendo las orientaciones menos frecuentes hacia el noroeste.

Las orientaciones registradas en los sistemas del espinal podrían vincularse con la finalidad de evitar los vientos fríos del suroeste, al efecto de lograr condiciones microclimáticas propicias dentro del sistema, tal como concluyen Taraborelli *et al.* (2009). Por su parte, los sistemas del monte son más difíciles de interpretar, a menos que se considere la orientación promedio de las *nabkhas* en La Porfía (N 40°), la que podría haber influenciado en la ubicación de las entradas, las que se encuentran aproximadamente ortogonales a esta orientación.

### *Ornamentación superficial*

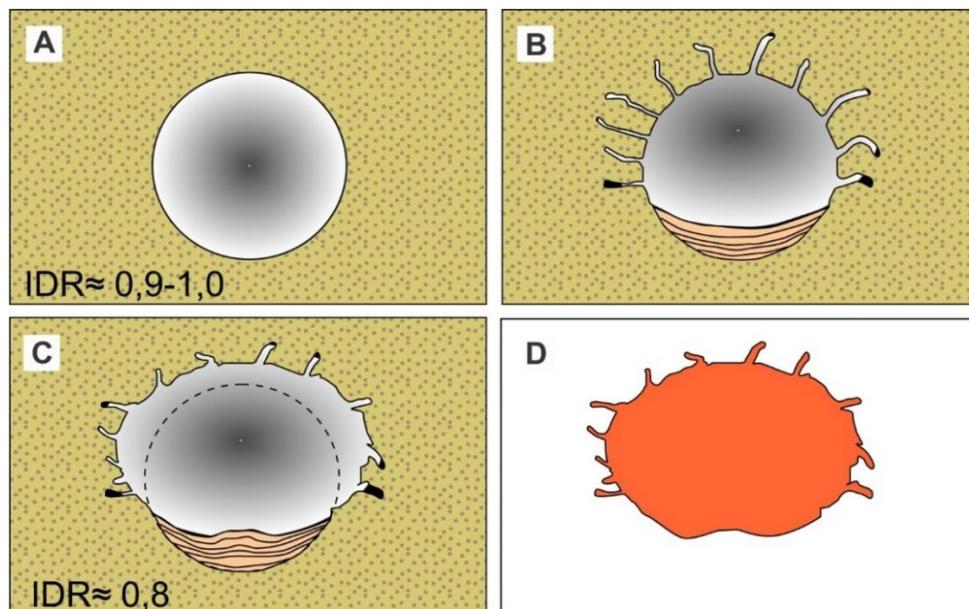
En los túneles quedaron trazas de las garras producto de la excavación, las mismas formaban sets de tres trazas paralelas y curvadas; aunque con menor curvatura que las trazas de ctenómidos. La anchura de las trazas de garras promedio fue de 2,13 mm, siendo la anchura de set promedio de 11,82 mm (Tabla 9.1). En algunos sectores de dos de los sistemas moldeados se pudo distinguir, principalmente en el techo, un patrón en *chevron* donde los sets estaban dispuestos alternos, formando ángulos entre 73 y 149° (Fig. 9.5.A).



**Figura 9.5.** Comparación en la ornamentación superficial de los sistemas de cuevas de roedores. (A-B) Cuevas de Caviidae en techo y base. (C-D) Cuevas de Octodontidae en techo y base. (E-F) Cuevas de *C. azarae* (Ctenomyidae) en techo y base. (G-H) Cuevas de *C. talarum occidentalis* (Ctenomyidae) en techo y base. Los corchetes señalan sets de trazas de garras, las flechas rojas heces y las flechas blancas restos vegetales.

Esta ornamentación superficial primaria formada durante la excavación de los túneles suele estar, en menor o mayor grado, enmascarada por las excavaciones de invertebrados y por ingreso de sedimento (Fig. 9.6.A). Siendo un sistema abierto,

el ingreso de sedimento transportado por el viento o por el agua (durante las lluvias), hace que el piso aumente su altura relativa, en tanto que invertebrados (especialmente insectos) construyen sus excavaciones desde el lumen de la excavación (Fig. 9.6.B). El uso prolongado en el tiempo del túnel hace que el piso se compacte en los sectores donde pisan los productores, en tanto que las paredes y techo quedan debilitados por las excavaciones y se desplomarían incrementando el diámetro horizontal (Fig. 9.6.C). El resultado final es una tendencia al aplanamiento, aumento del diámetro horizontal y la presencia de un piso bilobulado (Fig. 9.6.D). El sustento de esta interpretación procede de la coexistencia de ambos tipos de ornamentación en un mismo sistema, siendo el índice de diámetros relativos mayor cuando la ornamentación superficial es primaria.



**Figura 9.6.** Esquema interpretativo de la ornamentación superficial secundaria en cuevas de Caviidae y Octodontidae. (A) Sección transversal subcircular de la cueva recientemente excavada. (B) Ingreso de sedimento y colonización de las paredes y techo por invertebrados. (C) Desplome de paredes y techo y pisoteo por pasaje repetido del ocupante. La línea punteada marca el contorno original de la cueva. (D) Sección transversal del molde.

En algunos sistemas moldeados en el monte se midieron excavaciones a alto ángulo con las paredes de hasta 40 mm de diámetro que, incluso, podrían pertenecer a otros vertebrados (escamados y/o cricétidos), encontrados en los túneles durante la excavación. Típicamente, en los sistemas analizados existen segmentos del sistema con ambos tipos de ornamentación (Fig. 5.4.D). Esto es

indicador de una prolongada ocupación del sistema por varias generaciones de cuises, considerándose más antiguos a los segmentos con ornamentación superficial secundaria.

### **Octodontidae**

En la provincia fitogeográfica del monte se excavaron los sistemas de cuevas de *T. barrerae*, los cuales estaban asociados a las *nabkhas* estabilizadas con vegetación halófito. Las entradas, a veces colapsadas o agrandadas, se encontraban próximas a la base de los arbustos y los túneles se disponían entre las raíces. Los sistemas estaban abiertos, las entradas conectadas externamente mediante senderos formados por restos de vegetación halófito parcialmente comida, heces y orina semisólida característica de esta especie.

#### *Arquitectura general*

Los sistemas alcanzaron la complejidad mayor dentro de las cuevas de roedores estudiadas. Esto quedó evidenciado por los numerosos elementos que componen el sistema, por la presencia de circuitos cerrados, hasta tres niveles de túneles superpuestos y la alta tortuosidad (Fig. 9.7). En cada sistema se encontró un solo individuo, la alta complejidad que desarrollan los sistemas de *T. barrerae* podría explicarse porque son usados durante varias generaciones (Mares *et al.*, 1997b). La presencia de túneles que están ensanchados e incluso colapsados con ornamentación superficial secundaria es interpretada como evidencia de su utilización durante varias generaciones.

En dos de los sitios la complejidad fue de 63, en tanto que el valor menor se observó en # V578 donde la *nabkha* estaba parcialmente erosionada, esto podría ser la causa del poco desarrollo del sistema de cuevas, aunque estaba aún activo. Se reconocieron hasta tres niveles de túneles superpuestos, que en # 726 y # 728 conformaron varios circuitos cerrados e interconectados, que abrían a la superficie mediante varias entradas (Tabla 9.1). Torres *et al.* (2003) sugirieron que *T. barrerae* podría usar diferentes niveles de túneles de acuerdo a las temperaturas externas. Las entradas (6 – 13) abrían a los niveles superior e intermedio. Los túneles presentaban hasta 23 bifurcaciones (con ángulo promedio de 104°) y trifurcaciones.

La tortuosidad promedio fue de 3,25. Tenían varias cámaras vacías, en el piso había restos de vegetación halófila y pocas heces dispersas (Tabla 9.1). No se encontraron restos vegetales almacenados. El nivel inferior de # 726 estaba formado por una rampa sinuosa que describía una espiral con terminación ciega, siendo ésta una estructura inusual.

Se interpreta que la arquitectura compleja de los sistemas de *T. barrerae*, al igual que su alto índice de tortuosidad, están vinculados con el espacio acotado que disponen en la *nabkha* para construir su sistema, el que puede variar por la migración y/o desmantelamiento de la geoforma. En dos sitios se reconoció un sistema satélite asociado al principal, formado por 1 a 4 entradas que conducían a túneles simples. La presencia de montículos satélites junto a los principales ya fue mencionada para los sistemas de esta especie y son interpretados como refugios transitorios (Mares *et al.*, 1997b; Díaz *et al.*, 2000).

#### *Morfometría*

El diámetro horizontal promedio de los túneles de *T. barrerae* registró valores entre 81,40 y 90,20 mm; con medidas mayores (hasta 128 mm) en aquellos sectores de túneles ensanchados y con ornamentación superficial secundaria. Estos datos de Dh son semejantes a los citados por Mares *et al.* (1997b). Las profundidades variaron entre 0,35 y 0,55 m y las longitudes entre 5,53 y 19,21 m; observándose los valores más bajos en la *nabkha* parcialmente erosionada (Fig. 9.7). Estos datos son semejantes al sistema estudiado por Ojeda *et al.* (1996), en tanto que el sistema estudiado por Mares *et al.* (1997b) era un tercio más largo que el valor máximo registrado.

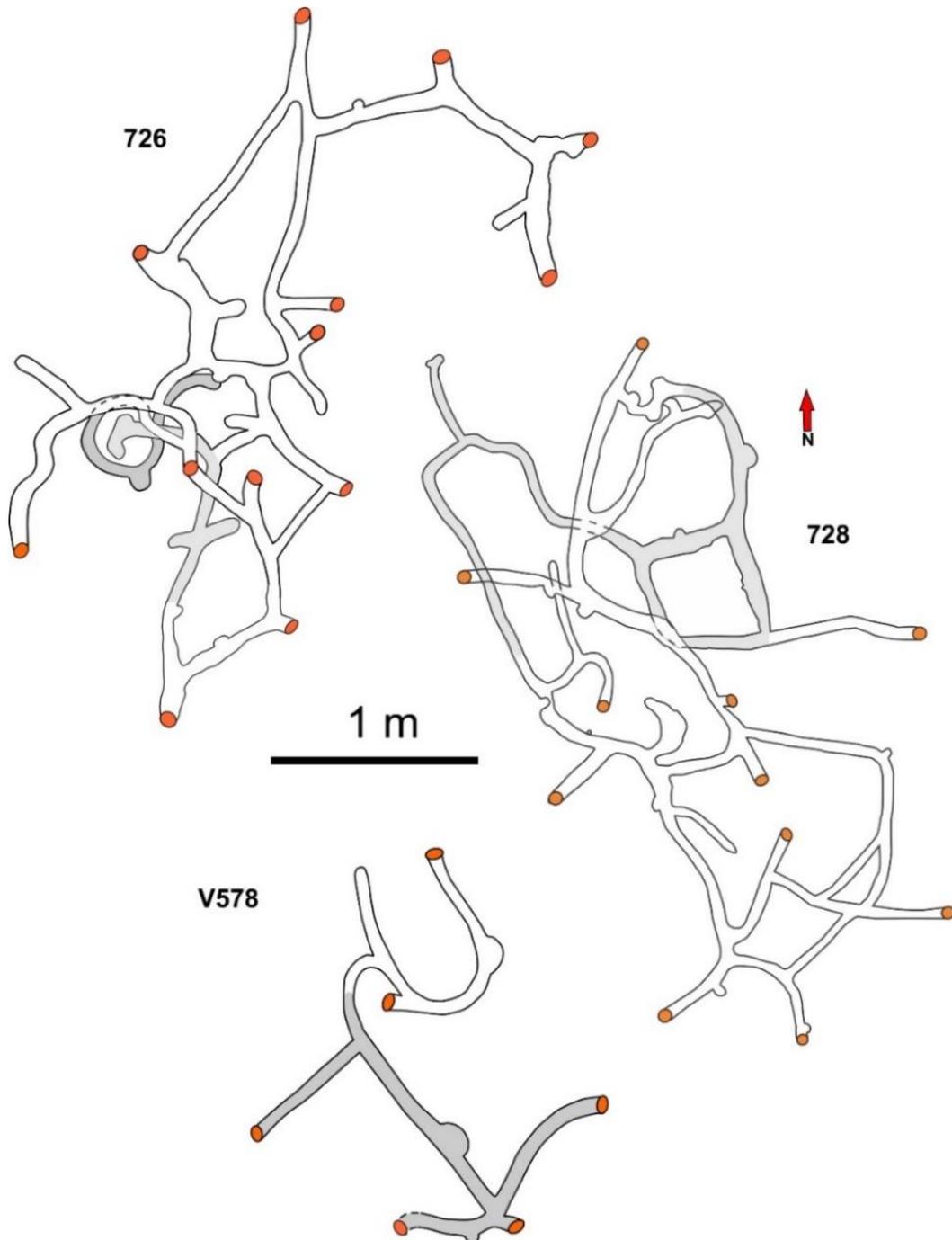
#### *Sección transversal*

Los promedios del IDR oscilaron entre 0,69 y 0,91. Dentro de estos sistemas se reconocieron túneles con menor uso cuya sección transversal tenía morfología elíptica aplanada y aquellos túneles con más tiempo de uso con sección plano convexa. El piso era plano (# 728) o con sectores bilobulados (Fig. 9.5.D).

#### *Orientación*

Las entradas de los tres sistemas excavados mostraron una orientación preferencial hacia el cuadrante sureste. Esta orientación podría explicarse para

evitar los vientos fríos del sur en invierno y los vientos cálidos del norte durante el verano; aunque también puede tener influencia la orientación promedio de las *nabkhas* (N 40°). Del mismo modo, Torres *et al.* (2003) vincularon la orientación de las entradas con varios factores abióticos (viento, lluvia y sol) y sugirieron que evitan orientaciones hacia el suroeste para evitar el ingreso de vientos fríos.



**Figura 9.7.** Arquitectura de los sistemas de cuevas del octodóntido *T. barrerae*.

### *Ornamentación superficial*

Las trazas de las garras en las paredes laterales y techo de los túneles estaban típicamente agrupadas en sets de cuatro crestas paralelas y curvadas, las que no parecen formar un patrón definido. Entre los sistemas de roedores analizados, *T. barrerae* es el único que presentó cuatro trazas de garras por set. El promedio de anchura de las trazas de garras fue igual a 2,37 mm y la anchura de set promedio de 14,17 mm (Fig. 9.5.C). El hecho de que estos sistemas permanezcan abiertos facilita la utilización de manera simultánea por otros ocupantes. Los invertebrados hacen sus excavaciones (con diámetros de hasta 20 mm) en las paredes de los túneles, siendo muy abundantes en aquellos sectores del sistema que tienen más tiempo de uso. En este caso la ornamentación superficial primaria queda destruida y es reemplazada por la ornamentación secundaria (Fig. 9.5.C). También quedaron moldeadas excavaciones verticales de sección elíptica aplanada que podrían atribuirse a *Liolaemus* sp., habiéndose encontrado ejemplares de este género con frecuencia en los sistemas.

### **Ctenomyidae**

Dentro de esta familia, se estudiaron las cuevas de dos especies del género *Ctenomys* de hábitos subterráneos: *C. azarae* (presente en las tres provincias fitogeográficas) y *C. talarum occidentalis* (documentado en el espinal). Los sistemas de cuevas de los ctenómidos eran someros, subhorizontales y con las entradas obturadas con sedimento, este último es un rasgo típico de cuevas de mamíferos subterráneos (Nevo, 1979). La mayoría de las entradas (entre 3 y 14) estaban debajo de montículos de sedimento removido, producto de la excavación en las rampas próximas. Las rampas de las entradas se encontraron rellenas con sedimento en su primer tramo, alcanzando ese tapón hasta 350 mm de longitud. Las entradas cerradas les permiten mantener un microclima dentro de la cueva con alta humedad y temperatura estable, y además disminuye el riesgo a la depredación (Altuna, 1991; Vincon, 2010).

## *Ctenomys azarae*

### *Arquitectura general*

Sus sistemas se caracterizaron por ser subhorizontales generalmente lineales con rampas de baja inclinación y con los túneles dispuestos en un nivel (Fig. 9.8). Uno de los sistemas moldeados mostró una superposición local de túneles, la que no es considerada como un segundo nivel. Un sistema del espinal (#V557) tenía una chimenea con alta inclinación (75°) en uno de los extremos, en tanto que en otro (#725) se observó un circuito cerrado, ambas características son atípicas para las cuevas de este taxón. La tortuosidad promedio en los sistemas del monte fue la más alta (2,73), en el espinal intermedia (2,49) y la menor en la provincia pampeana (2,20). En su arquitectura general se pudo distinguir un túnel principal, con mayor desarrollo, del cual partían túneles laterales secundarios (Fig. 9.8). Los túneles estaban bifurcados, siendo los sistemas del monte los que presentaron menos ramificaciones y los de la estepa pampeana los más ramificados. Los ángulos promedio de bifurcación variaron entre 103° y 130° (Tabla 9.1). Sólo en cuatro sistemas se encontraron ensanchamientos interpretados como cámaras, las que contenían restos vegetales aislados y escasas heces dispersas en el piso. La complejidad promedio más alta correspondió a los sistemas de la estepa pampeana (42), luego le siguen los sistemas del espinal (32) y el valor de complejidad más bajo fue el del monte (19). Esta diferente complejidad puede vincularse con el ambiente en el que se construyó cada sistema (Antinuchi y Busch, 1992; Le Comber *et al.*, 2002). Antinuchi y Busch (1992) vincularon la longitud y número de bifurcaciones de las cuevas de *C. talarum* con la biomasa vegetal subterránea. Le Comber *et al.* (2002) relacionaron variaciones en la complejidad las cuevas de la rata-topo africana (Bathyergidae) con la distribución en parches del recurso alimenticio en los ambientes más áridos, donde la ampliación del sistema sólo es posible luego de las lluvias.

Una característica particular de los sistemas de *C. azarae* es la presencia de reservorios de pasto fresco en túneles (generalmente precedidos por tapón de sedimento) o en mamelones. Estos acúmulos de materia orgánica con alto potencial de preservación tienen diámetros similares al resto de los túneles del sistema, es por ello que no constituyen cámaras. Estos reservorios se observaron

en los sistemas del espinal y pampeana, en tanto que en los sistemas del monte no se encontraron reservas de vegetales frescos. Reservas de este tipo se mencionan en la literatura como cilindros de material vegetal, acumulados por los tuco-tucos, en el invierno en túneles construidos entre la nieve y el suelo en la provincia de Chubut (Vincon, 2010). Algunos sistemas poseían mamelones y túneles ciegos con restos de pasto seco. Los acúmulos de restos vegetales frescos corresponderían a la actividad de forrajeo diaria, en tanto aquellos que contienen material seco y que no rellenan totalmente la cavidad se interpretaron como nidos (según la terminología de Rood, 1970).

### *Morfometría*

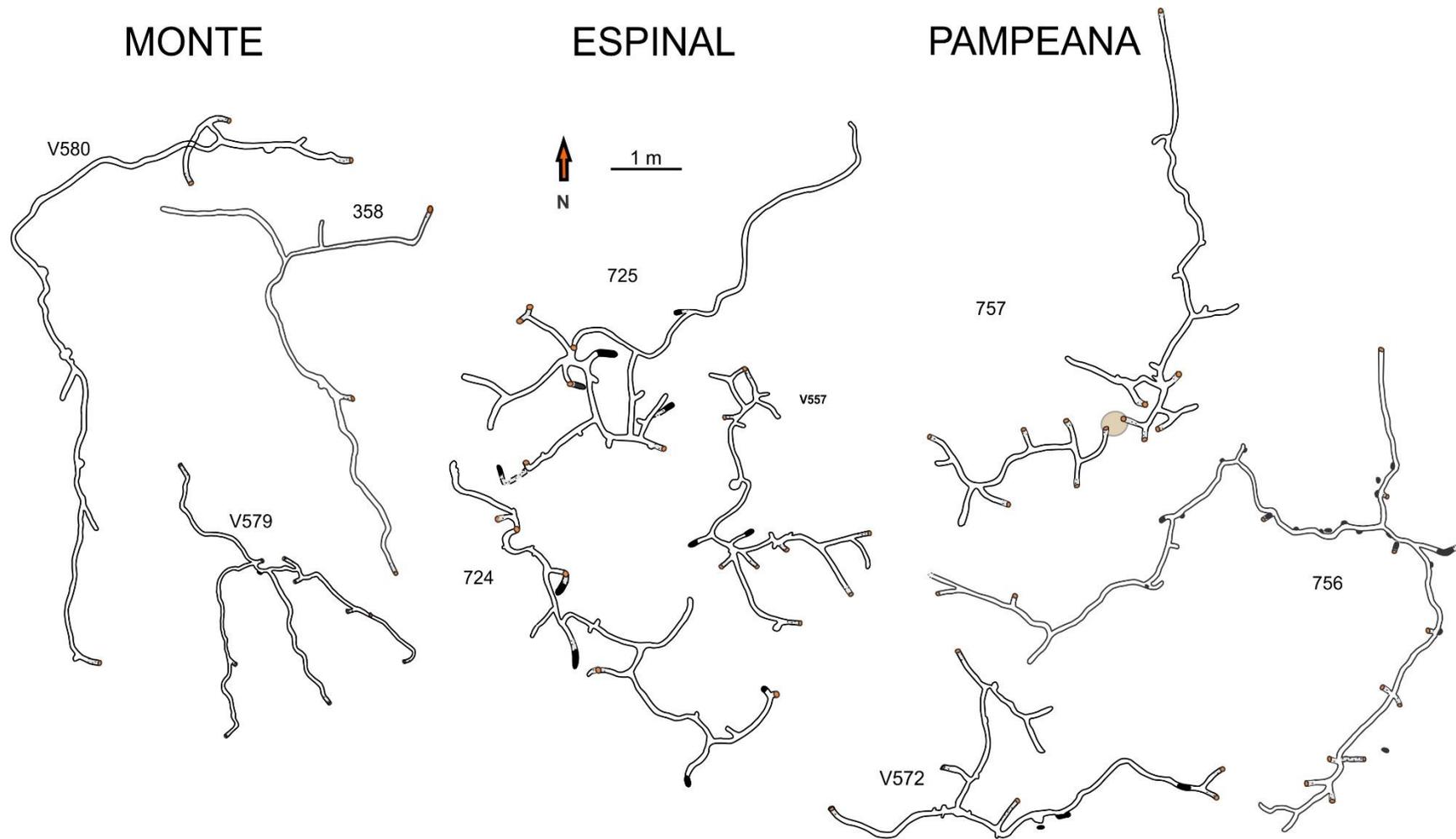
No se tienen datos de las entradas, pues en las cuevas de *Ctenomys* spp. estudiadas se encontraban tapadas por montículos de tierra. El rango de Dh promedio de los túneles de los sistemas moldeados en las distintas provincias fitogeográficas fueron similares (monte Dh= 71,09 mm, espinal Dh= 63,82 mm y pampeana Dh= 69,50 mm). La profundidad máxima fue semejante en todos los sitios moldeados, cuyos valores promedios fueron en el monte de 0,30 m, en el espinal de 0,33 m y en la estepa pampeana de 0,33 m (Tabla 9.1). La longitud total calculada para los diversos sistemas fue de 10,36 a 22,22 m, encontrándose el sistema más largo en la provincia pampeana.

### *Sección transversal*

El IDR promedio obtenido fue de 0,93 a 1,24 indicando para los túneles de *C. azarae* una morfología típica subcircular a elíptica vertical. El piso era liso, sin presentar bilobulación (Fig. 9.5.F), lo cual distingue los túneles de *Ctenomys* spp. de la de los otros roedores estudiados. Melchor *et al.* (2012) mencionaron una sección transversal aproximadamente circular, con el piso liso y ligeramente aplanado para un sistema de *C. azarae* excavado en el monte.

	Arquitectura	E	Niv	Co	To	Incl (°)	PM (m)	Lc (m)	Bifurc (°)	CC	Dh (mm)	Dv (mm)	IDR	Piso	C	MO	OS	T/set	AS (mm)	AT (mm)
I	Rampa con cámara	1	1	2,83	1,24	37,55	0,49	1,14	--	--	154,70	133,74	0,87	Limpio liso	0-1	--	P	3	33,80	5,08
II	Rampa sin cámara	1	1	2	1,59	44,33	0,43	0,63	--	--	108,62	111,34	1,03	Limpio liso	0	--	P	3	22,62	3,50
III	Sistema subhorizontal bifurcado	7,67	1-2	34	2,36	23,39	0,69	12,92	111,20	Si	78,92	60,38	0,79	Heces, bilobulado	2-6	en cámara (heces)	P/S	3	11,82	2,13
IV	Sistema subhorizontal bifurcado	10	2-3	48,67	3,25	24,52	0,47	13,88	103,89	Si	85,16	64,60	0,77	Bilobulado, restos vegetales, trazas de garras	2-5	en cámara (heces y vegetales)	P/S	4	14,17	2,37
V	Sistema subhorizontal bifurcado	7,42	1	28,91	2,48	21,24	0,39	14,30	110,69	--	65,71	72,88	1,12	Limpio, trazas de garras	1-4	en túnel (pasto fresco)	P	3	11,60	2,27

**Tabla 9.1:** Cuadro comparativo de propiedades seleccionadas de las cuevas actuales estudiadas. Tipos de arquitectura: **I:** cuevas de *Chaetophractus* spp. **II:** cuevas de *Z. pichiy*. **III:** cuevas de Caviidae. **IV:** cuevas de Octodontidae. **V:** cuevas de Ctenomyidae. E: Número de entradas, Niv: Niveles, Co: Complejidad, To: Tortuosidad, Incl: Inclinación de las rampas de entrada, PM: Profundidad máxima, Lc: Longitud, Bifurc: Bifurcación, CC: Circuito cerrado, Dh: Diámetro horizontal, Dv: Diámetro vertical, IDR: Índice de diámetro relativo, C: Número de cámaras, MO: Materia Orgánica, OS: Ornamentación superficial, distinguiendo entre primaria (P) o secundaria (S), T/set: Trazas por set, AS: Anchura de set, AT: Anchura de traza.



**Figura 9.8.** Comparación de la arquitectura de los sistemas de cuevas de *C. azarae*, en las distintas provincias fitogeográficas, esquematizados a la misma escala y orientación.

### *Ornamentación superficial*

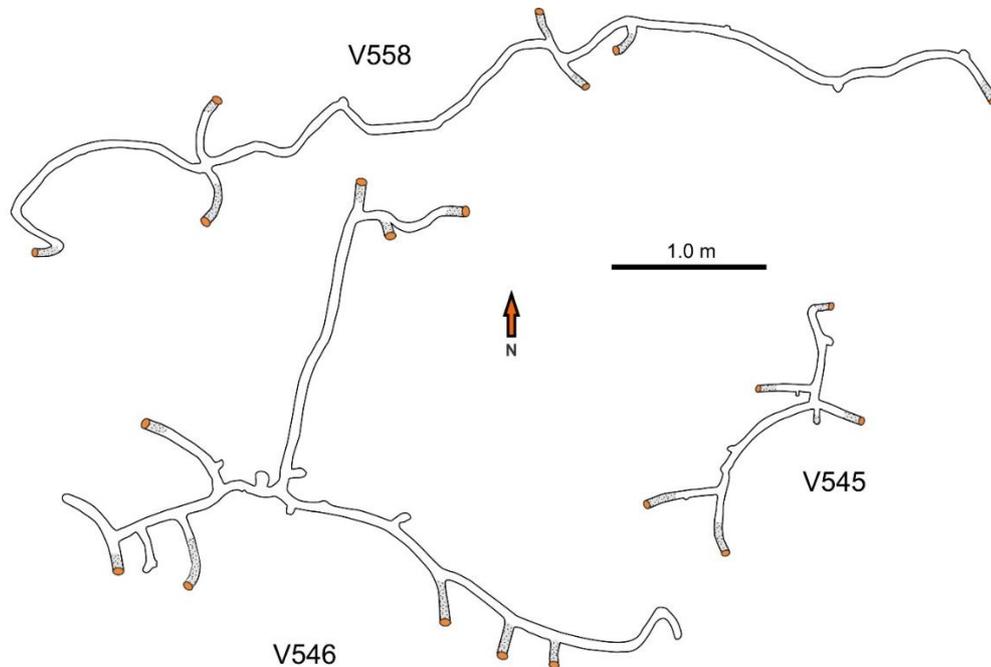
*Ctenomys azarae* excava sus cuevas utilizando las garras de los miembros anteriores (Elissamburu y De Santis, 2011), las cuales dejan sets de tres trazas paralelas y curvadas que se disponen ordenadamente formando un patrón en *chevron* en el techo de la cueva. La anchura de set promedio fue de 12 mm y el promedio de anchura de las trazas de garras de 2,38 mm (Tabla 9.1). El patrón en *chevron* de paredes laterales y techo tenía un ángulo promedio de aproximadamente 95° (Fig. 9.5.E). El piso carecía de trazas en la mayoría de los sistemas, sin presencia de restos vegetales ni de heces. En algunos túneles se moldearon huellas dispersas y escasas trazas de garras, en este caso eran romas y alargadas, también dispuestas formando un patrón en *chevron* cuyo ángulo promedio fue de 41° (Fig. 9.5.F).

### *Ctenomys talarum occidentalis*

#### *Arquitectura general*

Los sistemas de *C. talarum occidentalis* se reconocieron por la presencia de montículos de tierra removida, aunque los mismos tenían poco desarrollo, incluso algunas entradas tenían únicamente el tapón sedimentario. La ausencia o escaso desarrollo de los montículos puede deberse al tamaño de grano (limo arenoso) y la consecuente dureza del suelo, lo que hace que expandan sus sistemas sólo luego de las lluvias, como sucede con otros roedores subterráneos (Jarvis *et al.*, 1994). Los sistemas eran someros, con morfología lineal o en T, con los túneles dispuestos en un nivel, donde se identificó un túnel principal bifurcado que originaba los túneles secundarios (Fig. 9.9). Los sistemas tenían entre 3 y 13 bifurcaciones, cuyo ángulo promedio fue 118°. En # V545 y # V558 una de las rampas de entrada presentaba una curva pronunciada hacia la izquierda, lo que podría ser particular de esta especie. La tortuosidad promedio fue de 2,48, un valor similar al encontrado en sistemas de *C. azarae* del espinal. La complejidad (Co= 22) fue semejante a los sistemas de *C. azarae* del monte y menor que la encontrada en el espinal para dicha especie. Las diferencias en la complejidad entre los sistemas de ambas especies en el espinal podrían estar vinculadas con las diferencias en el tamaño de grano del suelo. En las localidades del espinal donde se estudió *C. azarae* el suelo

era arenoso y suelto (arena fina o muy fina), en tanto que el suelo de la localidad donde se encontró a *C. talarum occidentalis* era de tamaño más fino (limo arenoso) y muy compacto en estado seco. En los sistemas excavados de *C. talarum occidentalis* no se encontraron reservas de vegetales frescos, sólo en uno había una cámara con pasto seco que tapizaba el piso (interpretada como nido).



**Figura 9.9.** Comparación de la arquitectura de los sistemas de cuevas del ctenómido *C. talarum occidentalis*.

### Morfometría

El Dh promedio de los túneles (58,46 mm) resultó menor que los registrados para *C. azarae*. Esto se relaciona con la menor masa corporal promedio registrada en los individuos capturados de *C. talarum occidentalis* (82,30 g) con respecto a los de *C. azarae* (112,50 g). Los sistemas subhorizontales, registraron una profundidad promedio semejante a los sistemas de *C. azarae*. La longitud total de los sistemas varió entre 3,62 y 17,29 m. Los datos indicados en trabajos previos sobre cuevas de *C. talarum*, son parcialmente concordantes con los descriptos aquí (Bruch, 1937; Schleich y Antenucci, 2009). Antinuchi y Busch (1992) mencionaron un Dh de 81 mm para sistemas de cuevas construidos por individuos cuya masa corporal promedio era mayor que los aquí estudiados.

### *Sección transversal*

El IDR promedio alcanzó valores entre 1,09 y 1,12; indicando una morfología elíptica con el eje vertical mayor, relacionada con la forma cilíndrica de su cuerpo. La relación de los diámetros citados por Bruch (1937) para cuevas de *C. talarum* sugiere una sección transversal circular.

### *Ornamentación superficial*

Las trazas de garras estaban agrupadas de a tres formando en el techo el típico patrón en V, muy semejante a lo observado en *C. azarae* (Fig. 9.5.G), siendo las trazas algo más pequeñas. Los sets registraron una anchura promedio de 10,38 mm y el promedio de anchura de las trazas de garras fue igual a 1,94 mm. El patrón en *chevron* formaba ángulos promedio igual a 107°, algo mayor a los medidos en *C. azarae* (Tabla 9.1). El piso era liso, sin restos vegetales ni heces (Fig. 9.5.H).

### *Orientación de las cuevas de Ctenomys*

El hecho que los sistemas tengan sus entradas obturadas con sedimento permite al ocupante regular el microclima de la cueva y podría indicar que la orientación de las entradas no tiene demasiada influencia sobre las condiciones dentro de la cueva. Sin embargo, para los sistemas de *C. azarae*, tanto en el monte como en el espinal, las entradas tienen una orientación preferencial hacia el sureste. Las entradas en el pastizal mostraron una orientación más variable, estando ubicadas mayormente hacia el noroeste. Las entradas de los sistemas de *C. talarum occidentalis* estaban orientadas preferencialmente hacia el sureste, lo que concuerda con las entradas de los sistemas de *C. azarae* estudiados en el monte y en el espinal.

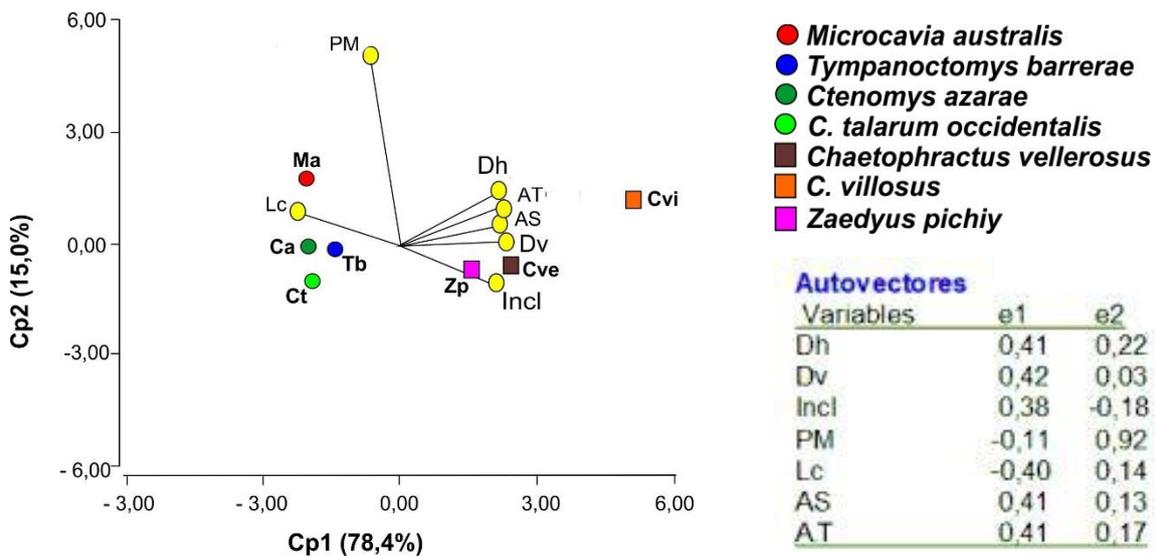
## DISTINCIÓN DE LOS SISTEMAS DE CUEVAS ACTUALES

### **Comparación y diferenciación de los sistemas de cuevas de xenartros y roedores**

Para identificar aquellas variables de más peso que permitan separar las cuevas de xenartros y roedores se hizo un análisis de componentes principales. Para ello se eligieron las variables continuas independientes de los sistemas de cuevas,

usando los valores promedio de: diámetro horizontal (Dh), diámetro vertical (Dv), inclinación de las entradas (Incl), anchura del set (AS), anchura de las trazas (AT); y valores máximos para profundidad (PM) y longitud del sistema (Lc).

El 93% de la variabilidad se explicó con los dos primeros componentes principales (Fig. 9.10). La tabla con autovectores señaló que las variables que aportan mayor variabilidad en el CP1 fueron: Dv (0,42), Dh (0,41), anchura de set (0,41), anchura de trazas (0,41) y longitud (0,40); y en el CP2: profundidad máxima (0,92).

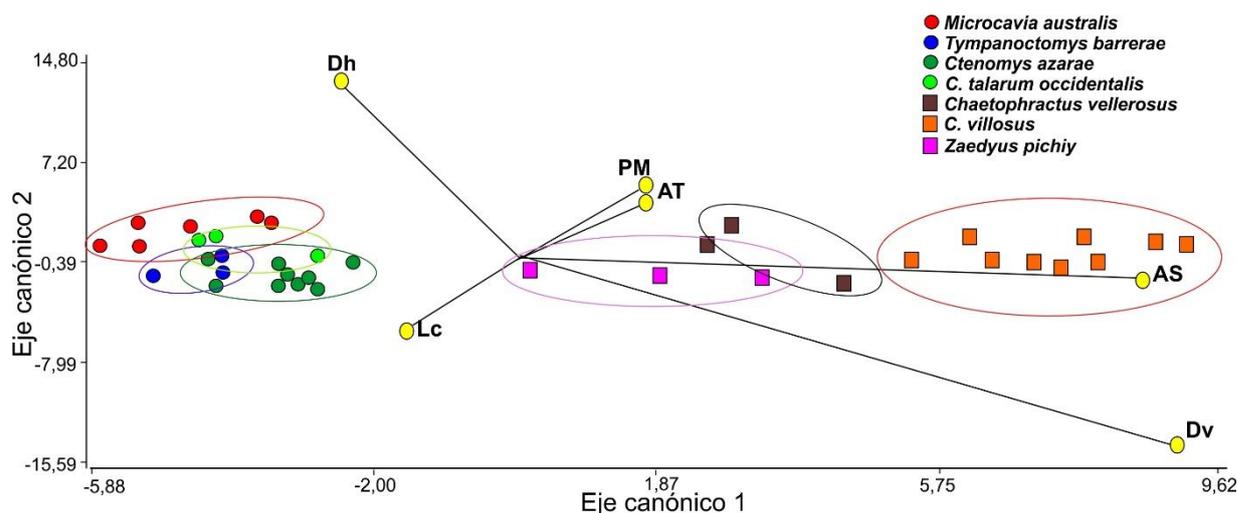


**Figura 9.10.** Gráfico biplot y tabla con autovectores correspondientes al ACP de los sistemas de xenartros y roedores estudiados.

Luego se hizo un análisis discriminante usando las variables que aportaron mayor peso (Dh, Dv, PM, Lc, AS y AT) considerando cada sitio de estudio (n= 36). Con las elipses de predicción se representó la segregación de los grupos. A partir de los autovalores se puede concluir que el eje canónico 1 explicó el 91,06 % de la variación entre grupos y en el eje canónico 2 se alcanzó el valor acumulado 96,75% (Fig. 9.11).

La primera función discriminante canónica resultante fue:

$$F = -11,86 - 0,01(Dh) + 0,08(Dv) + 0,0011(PM) - 0,000028(Lc) + 0,25(AS) + 0,30(AT)$$



**Figura 9.11.** Gráfico Biplot y elipses de predicción correspondientes al AD con todas las especies estudiadas en los 36 sitios.

La tabla de clasificación (Tabla 9.2) arrojó un error total del 11,11%. Dos sistemas de cuevas de *C. azarae* clasificaron como *C. talarum occidentalis*; una cueva de *C. vellerosus* se agrupó con *Z. pichiy* y un sistema de *T. barrerae* clasificó como *C. talarum occidentalis*.

Grupo	Ca	Ct	Cve	Cvi	Ma	Tb	Zp	Total	Error(%)
Ca	7	2	0	0	0	0	0	9	22,22
Ct	0	3	0	0	0	0	0	3	0,00
Cve	0	0	2	0	0	0	1	3	33,33
Cvi	0	0	0	9	0	0	0	9	0,00
Ma	0	0	0	0	6	0	0	6	0,00
Tb	0	1	0	0	0	2	0	3	33,33
Zp	0	0	0	0	0	0	3	3	0,00
Total	7	6	2	9	6	2	4	36	11,11

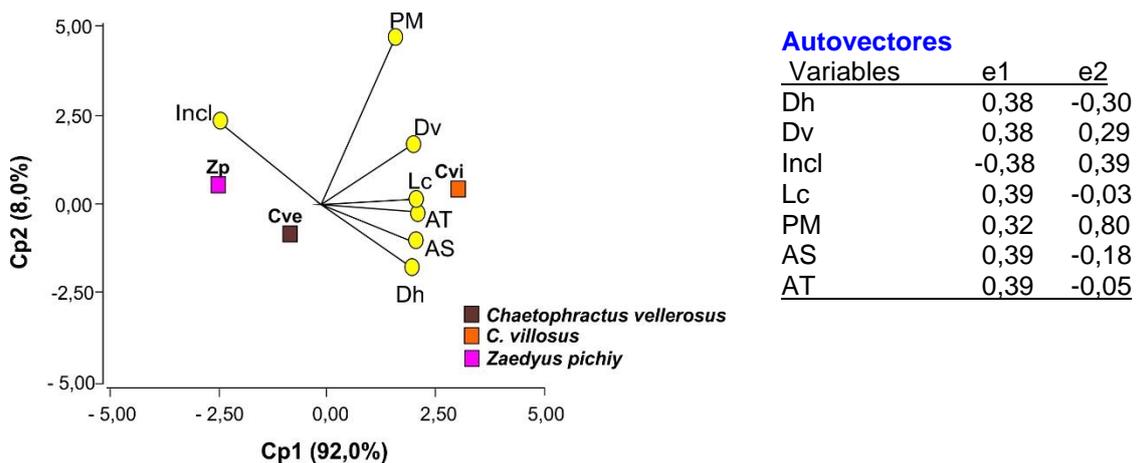
**Tabla 9.2.** Tabla de clasificación cruzada de las cuevas de xenartros y roedores (tasa de error aparente).

El test de Bray – Curtis (Tabla 9.3) marcó distancias menores (0,12 a 0,47; sombreado en celeste) entre las características de los sistemas de cuevas de las cuatro especies de roedores; siendo mayores las distancias entre éstas y las cuevas de xenartros (0,53 a 0,87, sin sombrar). Las distancias entre cuevas de xenartros oscilaron entre 0,17 y 0,33 (sombreado en verde).

	Ca	Ct	Cve	Cvi	Ma	Tb	Zp
Ca	0,00						
Ct	0,35	0,00					
Cve		0,69	0,83	0,00			
Cvi	0,67	0,87	0,23	0,00			
Ma	0,32	0,47	0,79	0,69	0,00		
Tb	0,12	0,36	0,65	0,65	0,29	0,00	
Zp	0,58	0,79	0,17	0,33	0,70	0,53	0,00

**Tabla 9.3.** Matrices de distancias y similitudes de Bray Curtis.

Con las variables Dh, Dv, Incl, Lc, PM, AS y AT de las siete especies estudiadas, se hizo un ACP considerando los xenartros y los roedores por separado. El ACP para xenartros dio como resultado que el 92% de la variabilidad se explicaba en el primer componente principal, siendo las variables que más aportaron la longitud, anchura de set, anchura de trazas, diámetro horizontal, diámetro vertical e inclinación (Fig. 9.12). El 8% restante del CP2 fue aportado por la profundidad.



**Figura 9.12.** Gráfico biplot y tabla con autovectores correspondientes al ACP de xenartros.

Con estas variables se hizo un análisis discriminante y a partir de los autovalores se puede concluir que el eje canónico 1 explicó el 95,41% de la variación entre grupos. La primera función discriminante canónica fue:

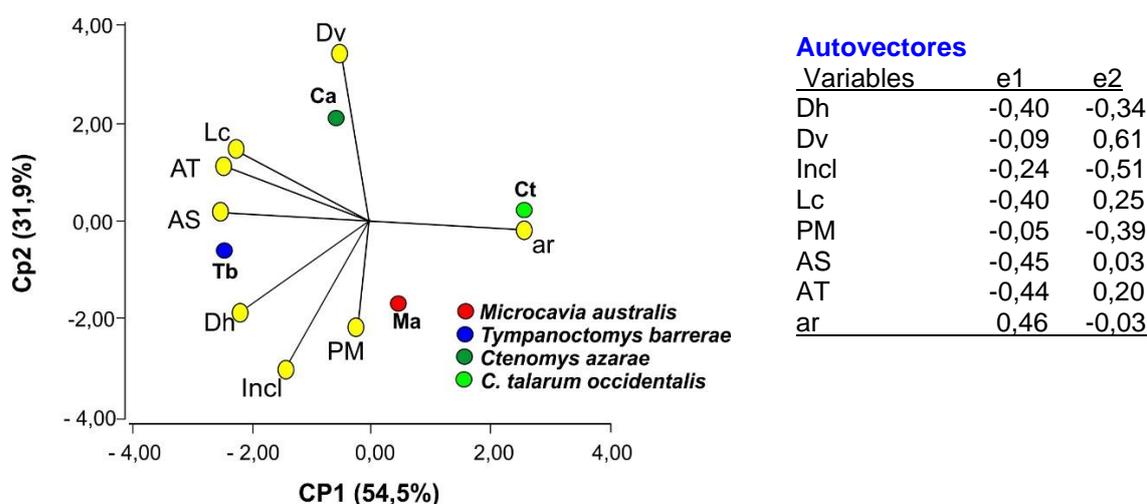
$$F = -22,72 - 0,01(Dh) + 0,05(Dv) - 0,03(Incl) - 0,0025(Lc) + 0,02(PM) + 0,06(AS) + 2,44(AT)$$

Como resultado del AD dentro de xenartros se obtuvo la tabla de clasificación que indicó un 13,33% de error total (Tabla 9.4). Los sistemas de cuevas de *C. villosus* no arrojaron error de clasificación, en tanto que una cueva de *C. vellerosus* clasificó en *Z. pichiy* y una cueva de *Z. pichiy* clasificó como *C. vellerosus* usando estas propiedades cuantitativas.

Grupo	Cve	Cvi	Zp	Total	Error(%)
Cve	2	0	1	3	33,33
Cvi	0	9	0	9	0,00
Zp	1	0	2	3	33,33
Total	3	9	3	15	13,33

**Tabla 9.4.** Tabla de clasificación cruzada (tasa de error aparente).

Las variables seleccionadas para hacer el ACP de roedores fueron los valores promedios de: diámetro horizontal (Dh), diámetro vertical (Dv), inclinación (Incl), ángulos de ramificación (ar), anchura de set (AS) y anchura de trazas (AT) y valores máximos de longitud (Lc) y profundidad (PM). Para los xenartros no se utilizaron los ángulos de ramificación, dado que normalmente sus cuevas no tenían bifurcaciones. La tabla de autovalores indicó que el 86% de la variabilidad de los sistemas de cuevas de los roedores se explicó por los dos primeros componentes principales (Fig. 9.13). Las variables que más aportaron al CP1 fueron ángulo de ramificación, anchura de set, anchura de trazas de garras y diámetro horizontal; en tanto que en el CP2 el mayor aporte fue del diámetro vertical.



**Figura 9.13.** Gráfico biplot y tabla con autovectores correspondientes al ACP de roedores.

La tabla de autovalores que arrojó el análisis discriminante indicó que el eje canónico 1 explicaba el 74, 91% de la variación en los sistemas de cuevas de roedores; el valor acumulado en el eje canónico 2 fue de 98,69 %. La primera función discriminante canónica obtenida fue:

$$F = - 41,15 - 0,04(Dh) + 0,12(Dv) + 0,08(Incl) + 0,00032(Lc) - 0,01(PM) + 3,12(AS) - 1,25(AT) + 0,01(ar)$$

La tabla de clasificación resultante ordenó todos sistemas de cuevas de las cuatro especies analizadas sin error aparente, usando dichas propiedades cuantitativas. (Tabla 9.5).

Grupo	Ca	Ct	Ma	Tb	Total	Error(%)
Ca	9	0	0	0	9	0,00
Ct	0	3	0	0	3	0,00
Ma	0	0	6	0	6	0,00
Tb	0	0	0	3	3	0,00
Total	9	3	6	3	21	0,00

**Tabla 9.5.** Tabla de clasificación cruzada (tasa de error aparente).

### Comparación y diferenciación de los sistemas de cuevas de roedores

La prueba de Wilcoxon se usó para evaluar las diferencias en las propiedades individuales entre los sistemas de cuevas de las distintas familias de roedores, tomados de a pares. Este test permite determinar cuál propiedad es distintiva de cada familia.

#### Ctenomyidae vs Octodontidae

Clasific	Variable	Grupo 1	Grupo 2	n(1)	n(2)	Media(1)	Media(2)	DE(1)	DE(2)	W	p(2 colas)
Fam	Dh	Ctenom	Octodont	12	3	65,72	85,17	7,85	4,53	41,00	0,0088
Fam	Dv	Ctenom	Octodont	12	3	72,88	64,60	7,26	9,71	12,00	0,1011
Fam	Incl	Ctenom	Octodont	12	3	21,24	24,52	3,97	11,44	30,00	0,4484
Fam	Lc	Ctenom	Octodont	12	3	14346,00	14507,67	5274,71	8043,41	25,00	0,9451
Fam	PM	Ctenom	Octodont	12	3	452,50	466,67	88,12	104,08	25,50	0,8791
Fam	AS	Ctenom	Octodont	12	3	11,60	14,15	0,92	0,22	42,00	0,0044
Fam	AT	Ctenom	Octodont	12	3	2,27	2,37	0,35	0,13	28,00	0,6330
Fam	ar	Ctenom	Octodont	12	3	112,92	99,37	23,78	8,50	16,00	0,2945

**Tabla 9.6.** Prueba de Wilcoxon para muestras independientes.

Dado que  $p < 0,05$  se rechaza la hipótesis nula, hay diferencias significativas en el diámetro horizontal y la anchura de set entre Ctenomyidae y Octodontidae (Tabla 9.6). En las restantes características analizadas no hay diferencias significativas.

Se analizó por separado el índice de diámetro relativo (IDR) ya que es dependiente de Dh y Dv.

Clasific	Variable	Grupo 1	Grupo 2	n(1)	n(2)	Media(1)	Media(2)	DE(1)	DE(2)	W	p(2 colas)
Familia	IDR	Ctenom	Octodont	12	3	1,12	0,77	0,09	0,12	6,00	0,0044

**Tabla 9.7.** Prueba de Wilcoxon para muestras independientes usando IDR.

Dado que  $p < 0,05$  se rechaza la hipótesis nula, hay diferencias significativas en los valores del IDR entre Ctenomyidae y Octodontidae (Tabla 9.7).

#### Ctenomyidae vs. Caviidae

De acuerdo a la Tabla 9.8, dado que  $p < 0,05$  se rechaza la hipótesis nula, hay diferencias significativas en profundidad máxima entre Ctenomyidae y Caviidae.

Clasif	Variab	Grupo 1	Grupo 2	n(1)	n(2)	Media(1)	Media(2)	DE(1)	DE(2)	W	p(2 colas)
Fam	Dh	Caviidae	Ctenom	6	12	78,92	65,72	21,33	7,85	69,00	0,2908
Fam	Dv	Caviidae	Ctenom	6	12	60,38	72,88	11,68	7,26	36,00	0,0529
Fam	Incl	Caviidae	Ctenom	6	12	23,39	21,24	4,17	3,97	69,00	0,2793
Fam	Lc	Caviidae	Ctenom	6	12	12922,17	14346,00	6889,83	5274,71	52,00	0,6820
Fam	PM	Caviidae	Ctenom	6	12	693,33	452,50	164,76	88,12	87,50	0,0025
Fam	AS	Caviidae	Ctenom	6	12	10,78	11,60	0,89	0,92	39,00	0,1025
Fam	AT	Caviidae	Ctenom	6	12	2,14	2,27	0,71	0,35	39,00	0,1025
Fam	ar	Caviidae	Ctenom	6	12	117,12	112,92	13,90	23,78	70,00	0,2496

**Tabla 9.8.** Prueba de Wilcoxon para muestras independientes.

Las demás características no indicaron diferencias significativas, aunque para el diámetro vertical el valor  $p = 0,0529$ .

Clasif	Variable	Grupo 1	Grupo 2	n(1)	n(2)	Media(1)	Media(2)	DE(1)	DE(2)	W	p(2 colas)
Fam	IDR	Caviidae	Ctenom	6	12	0,79	1,12	0,05	0,09	21,00	0,0001

**Tabla 9.9.** Prueba de Wilcoxon para muestras independientes usando IDR.

Hay diferencias significativas en IDR entre Ctenomyidae y Caviidae (Tabla 9.9).

### Octodontidae vs. Caviidae

Clasif	Variable	Grupo 1	Grupo 2	n (1)	n (2)	Media(1)	Media(2)	DE(1)	DE(2)	W	p(2 colas)
Fam	Dh	Caviid	Octodon	6	3	78,92	85,17	21,33	4,53	18,0	0,5476
Fam	Dv	Caviid	Octodon	6	3	60,38	64,60	11,68	9,71	17,0	0,7143
Fam	Incl	Caviid	Octodon	6	3	23,39	24,52	4,17	11,44	18,0	0,5476
Fam	Lc	Caviid	Octodon	6	3	12922,17	14507,67	6889,83	8043,41	16,0	0,9048
Fam	PM	Caviid	Octodo	6	3	693,33	466,67	164,76	104,08	8,00	0,0952
Fam	AS	Caviid	Octodon	6	3	10,78	14,15	0,89	0,22	24,0	0,0238
Fam	AT	Caviid	Octodon	6	3	2,14	2,37	0,71	0,13	21,0	0,1667
Fam	ar	Caviid	Octodon	6	3	117,12	99,37	13,90	8,50	7,00	0,0476

**Tabla 9.10.** Prueba de Wilcoxon para muestras independientes.

La comparación entre las variables seleccionadas de Octodontidae y Caviidae sugiere que hay diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) en la anchura de set y ángulo de ramificación, mientras que en las demás características no hay diferencias significativas (Tabla 9.10).

Clasif	Variable	Grupo 1	Grupo 2	n(1)	n(2)	Media(1)	Media(2)	DE(1)	DE(2)	W	p(2 colas)
Fam	IDR	Caviid	Octodont	6	3	0,79	0,77	0,05	0,12	12,00	0,5476

**Tabla 9.11.** Prueba de Wilcoxon para muestras independientes usando IDR.

De la misma forma, considerando el IDR se concluye que no hay diferencias significativas entre Octodontidae y Caviidae (Tabla 9.11).

### **Otras características morfológicas y tafonómicas distintivas**

Además de las variables cuantitativas continuas analizadas estadísticamente, hay un conjunto de variables cuantitativas discretas (número de entradas y de niveles, complejidad, número de cámaras, número de trazas de garras por set) y cualitativas (geometría de la sección transversal, rasgos del piso, presencia de piso bilobulado, presencia de restos orgánicos, presencia de acopios de pasto, presencia de

circuitos cerrados, tipo de ornamentación superficial) que pueden ser usadas para refinar la identificación de las cuevas (ver Tabla 9.1).

Las cuevas de dasipódidos tenían una entrada, un único nivel y mostraron una complejidad reducida (Tabla 9.1). Entre las cuevas de roedores, las de Octodontidae registraron el mayor número de entradas, la mayor complejidad, circuitos cerrados y hasta 3 niveles. Las cuevas de Caviidae y Ctenomyidae tenían similar número de entradas y tortuosidad, aunque las primeras mostraban circuitos cerrados y las últimas siempre poseían un nivel. Entre las cuevas de dasipódidos, sólo presentaban cámara aquellas de *Chaetophractus*, en tanto que las de Caviidae y Octodontidae tenían un número similar de cámaras, el que era mayor a las de Ctenomyidae (Tabla 9.1).

La geometría de la sección transversal permitió separar, dentro de los xenartros, a las cuevas de *C. villosus* y *C. vellerosus* con morfología elíptica, de las de *Z. pichiy* cuya morfología fue subcircular. Dentro del grupo de roedores, Ctenomyidae se caracterizó por una sección transversal elíptica vertical, en tanto que en Caviidae y Octodontidae la morfología era elíptica horizontal. Un rasgo distintivo de la sección transversal es la presencia de un piso bilobulado en los moldes de Octodontidae y Caviidae, no así en los de Ctenomyidae. Solamente en un sector de uno de los moldes de *C. talarum occidentalis* se pudo observar el piso con este rasgo incipiente. Esto puede deberse a la dureza del suelo que haría que el sistema de cuevas tuviera un uso más prolongado.

Una característica diagnóstica fue la presencia de restos vegetales, orina y heces dentro de los sistemas de roedores (especialmente Octodontidae y Caviidae), que los distingue de las cuevas de xenartros, en las que nunca se observó este tipo de restos. Los sistemas de Ctenomyidae tenían reservorios de material vegetal en túneles, característica particular de esta familia. Las cuevas de Caviidae presentaban cámaras con restos vegetales y otras con heces o vacías, además todo el piso del sistema se presentaba tapizado de heces y orina. Los túneles de Octodontidae sólo tenían restos vegetales dispersos al igual que algunas heces, las cámaras estaban vacías.

Las cuevas de Dasypodidae y Ctenomyidae tenían sólo ornamentación superficial primaria, en tanto que las de Caviidae y Octodontidae mostraban tanto,

ornamentación primaria como secundaria. Las cuevas de Octodontidae se distinguen porque los sets estaban formados por cuatro trazas de garras, a diferencia de las restantes familias que mostraron tres trazas de garras por set.

Las cuevas de las especies analizadas no tenían relleno. Esta característica es diagnóstica para separarlas de aquellas excavaciones que se rellenan en el mismo momento que ocurre la excavación y como producto de ella. Este es el caso de las cuevas de los Chamyphorinae, organismo subterráneo, que excava sus túneles a diario y el sedimento suelto lo empuja hacia atrás y apisona con la parte posterior de su cuerpo, generando así un relleno activo meniscado (Melchor *et al.*, 2012). Todos los demás construyen cuevas huecas que se rellenan de manera pasiva una vez que son abandonadas.

Estos sistemas de cuevas huecas pueden estar abiertos o sellados a la superficie. Los sistemas abiertos a la superficie (Dasypodidae, Caviidae y Octodontidae) típicos de organismos fosoriales, van a tener una historia tafonómica distinta a aquellos sistemas cerrados (Ctenomyidae) característicos de organismos subterráneos. Los sistemas abiertos de organismos fosoriales tendrán un relleno que puede ser tanto laminado como macizo, dependiendo del mecanismo de ingreso de sedimento. Por su parte, los sistemas cerrados de mamíferos subterráneos tenderán a ser macizos, dado que el ingreso de sedimento traído por el agua se verá dificultado por la presencia del tapón sedimentario de las entradas.

Considerando las características discutidas en esta sección se ha elaborado una clave dicotómica que permite diferenciar las cuevas de mamíferos estudiadas (Tabla 9.12).

1a	Cuevas con relleno meniscado	Cuevas de <i>Chlamyphorinae</i>
1b	Cuevas con relleno macizo y/o laminado	2
2a	Sistema en forma de rampa simple con Dh > 100 mm	3
2b	Sistema ramificado con Dh < 100 mm	5
3a	Rampa con cámara terminal o lateral	Cuevas de <i>Chaetophractus</i>
3b	Rampa simple sin cámara	4
4a	Rampa con longitud/ Dh < 2, alto ángulo de penetración, tortuosidad ≈ 1	Hozadura de dasipódido
4b	Rampa con longitud/ Dh > 2, ángulo de penetración intermedio, tortuosidad > 1	Cuevas de <i>Zaedyus</i>
5a	Sistema subhorizontal, IDR ≥ 1, ornamentación superficial primaria, piso liso, sin circuitos cerrados, sin heces	Cuevas de <i>Ctenomyidae</i>
5b	Sistema subhorizontal, IDR < 1, ornamentación superficial primaria y secundaria, piso bilobulado, frecuentes circuitos cerrados, con heces	6
6a	Ornamentación superficial primaria con sets de 4 trazas de garras	Cuevas de <i>Octodontidae</i>
6b	Ornamentación superficial primaria con sets de 3 trazas de garras	Cuevas de <i>Caviidae</i>

**Tabla 9.12.** Clave dicotómica para discriminar las cuevas y hozaduras de mamíferos estudiadas.

#### CRITERIOS MORFOLÓGICOS Y TAFONÓMICOS DE LAS CUEVAS VINCULADOS A PREFERENCIAS ECOLÓGICAS Y COMPORTAMIENTO DEL PRODUCTOR

El registro fósil de los géneros cuyas cuevas se han estudiado en el presente trabajo se inicia en el Pleistoceno y el Plioceno. Los *Dasypodidae* en América del Sur tienen su registro más antiguo en el Paleoceno (Patterson y Pascual, 1972), aunque *Chaetophractus* y *Zaedyus* se registran desde el Plioceno tardío (Superina y Abba, 2014; Carlini *et al.*, 2016). *Microcavia* se registra desde el Plioceno medio (Quintana, 1996), *Tympanoctomys* desde el Pleistoceno (Verzi *et al.*, 2002) y *Ctenomys* desde el Plioceno tardío (Verzi *et al.*, 2010).

Las características morfológicas y tafonómicas de las cuevas de los distintos grupos de mamíferos pueden vincularse con las preferencias ecológicas y comportamiento de los productores, de manera de poder ser aplicadas a la interpretación de cuevas fósiles del Cenozoico. Esta interpretación se basa en considerar cuevas fósiles con

rasgos similares a las modernas como construidas por productores análogos u homólogos, esencialmente con las mismas preferencias ecológicas y etológicas. Con estos criterios es posible distinguir cinco grupos de productores vinculados a tales rasgos morfológicos y tafonómicos de los sistemas de cuevas.

- A) Xenartros solitarios, fosoriales, omnívoros oportunistas, que excavan varias cuevas durante su vida, las que quedan abiertas al ser abandonadas, preferentemente ubicadas en arbustales xéricos y pastizales naturales. Basado en *Chaetophractus villosus*, *C. vellerosus* y *Zaedyus pichiy* (Dasypodidae).

Estas cuevas se caracterizaron por ser rampas simples con una entrada, baja complejidad y tortuosidad, y con ornamentación superficial primaria consistente en sets de tres trazas de garras. Podría distinguirse un subconjunto de rampas con una o más cámaras, con sección transversal plano convexa o elíptica aplanada (observado en las cuevas de *Chaetophractus* spp.) y otro subconjunto compuesto por rampas sin cámaras con sección transversal subcircular (observado en las cuevas de *Zaedyus*). Este último subconjunto indica ambientes con mayor deficiencia de humedad que el primero, de acuerdo a lo que se infiere a partir de la distribución actual del productor. La influencia del sustrato parece ser menor, dado que el primer subconjunto se encuentra en sustratos con distinta granulometría (desde limo grueso a arena fina).

- B) Xenartros solitarios, subterráneos, insectívoros, que forrajean debajo de la superficie en suelos arenosos friables de regiones semiáridas. Basado en Chlamyphorinae (Dasypodidae).

Las cuevas son excavaciones cilíndricas no ramificadas de sección subcircular con retrorelleno meniscado, con orientación variable entre subhorizontal y subvertical. El diámetro horizontal mayormente oscila entre 50 y 70 mm (Melchor *et al.*, 2012, 2016).

- C) Roedores coloniales, fosoriales, herbívoros, que construyen un sistema de cuevas permanente con entradas abiertas, habitado por varias generaciones que viven en ambientes semiáridos. Basado en *Microcavia australis* (Caviidae).

Sistemas subhorizontales con complejidad y tortuosidad intermedia, con varias entradas, uno o dos niveles, circuitos cerrados y varias cámaras. Los túneles tienen sección transversal elíptica horizontal (IDR promedio cercano a 0,80) y piso bilobulado; presencia de ornamentación primaria y secundaria. Ornamentación primaria en el techo en forma de sets de tres trazas conformando un patrón en *chevron* alterno.

- D) Roedores solitarios, fosoriales, herbívoros, que construyen un sistema de cuevas permanente con entradas abiertas usado por varias generaciones. Asociado a *nabkhas* en ambientes salinos. Basado en *Tympanoctomys barrerae* (Octodontidae).

Sistemas de cuevas con alta complejidad (cercana a 50) y tortuosidad (mayor que 3), numerosas entradas, con dos o tres niveles, conformando circuitos cerrados y con varias cámaras. Los túneles con sección transversal elíptica aplanada (IDR promedio cercano a 0,80), con piso bilobulado y ornamentación primaria y secundaria. Ornamentación primaria consistente en sets de cuatro trazas de garras paralelas.

- E) Roedores solitarios, subterráneos, herbívoros, que forrajean en superficie y subsuelo y construyen un sistema de cuevas semipermanente con entradas obliteradas por sedimento. Basada en *Ctenomys azarae* y *C. talarum occidentalis* (Ctenomyidae).

Sistemas subhorizontales someros, de baja complejidad (cercano a 30) y tortuosidad (mayor a 2), compuesto por un nivel, pocas cámaras y relleno mayormente macizo. Los túneles con sección transversal subcircular a elíptica vertical (IDR cercano o levemente mayor a 1), con ornamentación superficial primaria compuesta por sets de tres trazas de garras que forman en el techo un patrón en chevrón con simetría opuesta. Piso no bilobulado. Presencia ocasional pero muy distintiva de túneles rellenos con material vegetal.

Las cuevas referidas como "A" se comparan favorablemente con aquella figurada por Bellosi *et al.* (2010; fig. 21.1.10) de la Formación Sarmiento (Eoceno medio-Mioceno inferior) en Gran Barranca, provincia de Chubut. Las cuevas caracterizadas en "B" parecen semejantes a aquellas construidas por algunas especies vivientes de Chrysochloridae de Sudáfrica y Australia (Melchor *et al.*,

2012). El ejemplo sudafricano es *Eremitalpa* (topo dorado del Namib), que construye cuevas subsuperficiales en depósitos eólicos, de las cuales solo se documentó su morfología externa, la que indica que podrían tener un relleno meniscado. Estructuras fósiles meniscadas de edad Miocena a Holocena, que aparecen en la misma área han sido atribuidas a un productor semejante (Ward, 1988). El ejemplo australiano es *Notoryctes* (el topo marsupial) que habita desiertos arenosos y produce excavaciones de sección subcircular con retrorelleno (Benshemesh, 2014).

La complejidad de las cuevas de roedores aquí descritas sugiere que tanto especies de hábitos solitarios (*Tympanoctomys barrerae*, *Ctenomys azarae* y *C. talarum occidentalis*) como coloniales (*Microcavia australis*) pueden generar sistemas complejos. En el caso de la especie fosorial *T. barrerae*, sus cuevas muestran la mayor complejidad, aspecto que puede estar vinculado a la reutilización del sistema por varias generaciones y a su restricción espacial a una *nabkha*. Los sistemas de *Ctenomys* spp., de hábito subterráneo, muestran la menor complejidad promedio, aunque fueron las de mayor longitud. Estas observaciones sugieren que la complejidad de los sistemas se vincula a diversos factores, lo que lleva a reconsiderar inferencias realizadas sobre cuevas fósiles supuestamente complejas, como pertenecientes a mamíferos coloniales e incluso sociales (Hembree y Hasiotis, 2008; Riese *et al.*, 2011).

#### PRODUCTORES Y TAFONOMÍA DE LAS CUEVAS FÓSILES E INACTIVAS: APLICACIÓN DE LA INFORMACIÓN PALEONTOLÓGICA Y NEOICNOLÓGICA

Para inferir a los posibles productores de cuevas fósiles, los criterios considerados fueron: 1) la arquitectura general del sistema; 2) los restos fósiles encontrados dentro de los rellenos; 3) el tamaño, expresado por el Dh; 4) la morfología de la sección transversal de los rellenos de cuevas (indicado por el IDR y el análisis de morfométrico de las secciones transversales) y 5) la comparación de la masa corporal de los posibles productores (inferida a partir del área de la sección transversal) con el registro de mamíferos fosoriales recuperados de la localidad fosilífera considerada. La ornamentación superficial es otro criterio útil para inferir

al productor (Hasiotis y Mitchel, 1993; Seilacher, 2007; Melchor *et al.*, 2010), sin embargo, buena parte de las cuevas fósiles e inactivas no muestra este rasgo. Dado que los productores podrían diferir en los distintos casos analizados, se los considera de manera separada.

## **Productores de las cuevas miocenas de la Formación Cerro Azul**

### *Arquitectura general*

Los distintos rellenos de cuevas relevados describían una arquitectura general simple, en forma de rampa sin ramificaciones y sólo escasos ensanchamientos distales que fueron interpretados como cámaras terminales. La morfología simple y el relleno pasivo sugiere que sus productores pasaban mucho tiempo arriba de la superficie, lo que indica un hábito fosorial (Reichman y Smith, 1990), que implica forrajeo en superficie. Esta arquitectura es similar a las cuevas de dasipódidos actuales, de acuerdo a lo descrito en la literatura (González *et al.*, 2001; Abba *et al.*, 2005) y los resultados neocitológicos de la presente tesis.

### *Restos fósiles encontrados dentro de los rellenos*

Para que los restos óseos encontrados en los rellenos de las cuevas fósiles, sean considerados como de los productores de las mismas; deben estar articulados, o desarticulados pero asociados, completos, próximos a la parte distal del relleno y el tamaño corporal del individuo debe ser concordante con el diámetro de la sección transversal de la cueva (Smith, 1987; Groenewald *et al.*, 2001; Damiani *et al.*, 2003). Los restos fósiles encontrados en los rellenos de cuevas miocenas fueron muy escasos (1% de las cuevas analizadas) y estaban desarticulados, incompletos, presentando roturas, signos de abrasión y meteorización. Por ello se infiere que estuvieron expuestos algún tiempo y luego fueron pasivamente introducidos en la cueva cuando ésta fue abandonada, junto con el ingreso de sedimento, de manera semejante a lo propuesto por Tomassini *et al.* (2017). Tal fue el caso de los materiales asignados a *Doellotatus* sp. y *Paedotherium minor* que, por su estado fragmentario, además del tamaño menor (ver Apéndice 2.1) con respecto al Dh de la cueva que los contenía, se interpreta que fueron introducidos de manera pasiva. El único resto articulado correspondió a un fragmento de caparazón dorsal de

Glyptodontidae que se encontró dentro de un relleno de cueva de la subpoblación intermedia (Dh= 0,78 m) que concuerda con la masa corporal inferida para este grupo (ver Apéndice 2.1) lo que sugiere que podría haber sido su productor. Los restos asignados a *Proscelidodon* sp. estaban desarticulados, pero asociados e incluidos en el mismo relleno, el cual registró un Dh que concuerda con el tamaño estimado para estos milodóntidos, lo cual podría sugerir que se trataría del posible productor de dicha cueva (ver Apéndice 2.1).

### Relación entre el tamaño de los rellenos de cuevas, la masa corporal estimada de los productores y la fauna fosorial miocena

Los rellenos de cuevas miocenas estudiados, presentaron una gran variación en el Dh, con rango entre 0,15 y 1,5 m. En el histograma de frecuencias (Fig. 8.4) se distinguieron tres subpoblaciones las que son comparadas con los mamíferos con hábitos fosoriales de la fauna miocena recuperada de la Formación Cerro Azul (Goin *et al.*, 2000; Cerdeño y Montalvo, 2001; Urrutia *et al.*, 2008; Sostillo *et al.*, 2016, 2017).

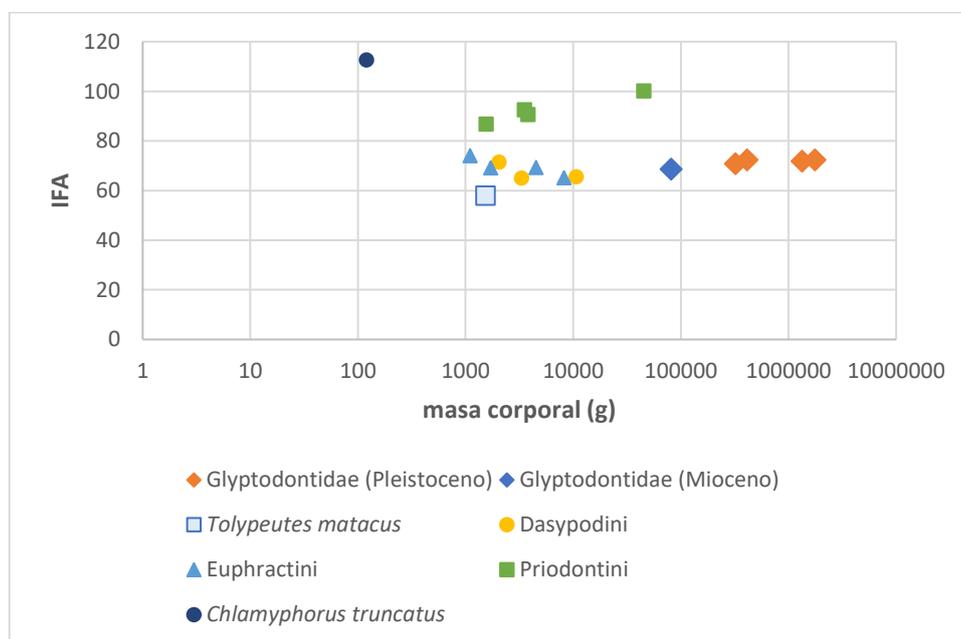
Considerando la **subpoblación menor** (Dh: 0,15 a 0,34 m; con masas corporales estimadas entre 1 y 13 kg) se infiere como posibles productores de las cuevas los siguientes grupos: Pachyrukinae (*Paedotherium minor* y *Tremacyllus impressus*), Chinchillidae (*Lagostomus*) y Dasypodidae (*Doellotatus*, *Chorobates*, *Proeuphractus* y *Chasicotatus*). Los Pachyrukinae fueron ungulados nativos de Sudamérica, muy comunes desde el Mioceno al Pleistoceno de Argentina. Han sido comparados ecológicamente con los Leporidae y algunos Caviidae, sobre la base de algunos caracteres morfológicos y la inferencia de hábitos fosoriales (Elissamburu, 2004; Reguero *et al.*, 2010). *Paedotherium* era de tamaño mediano, cuya masa corporal fue estimada entre 1 y 10 kg para ejemplares miocenos (Vizcaíno y Fariña, 1999). *Tremacyllus impressus* tendría un tamaño menor de acuerdo a sus caracteres dentarios (Sostillo *et al.*, 2017). *Lagostomus* se considera un productor poco probable dada la complejidad de los sistemas de representantes actuales del género (ver detalle en discusión de los productores de las cuevas pliocenas). Los Dasypodidae fueron importantes componentes de la fauna del Mioceno y Plioceno de América del Sur (Scillato-Yané, 1982; Ortiz Jaureguizar, 1998) y muy abundantes en ambientes abiertos con suelos bien drenados, durante

el Mioceno tardío en la región pampeana (Scillato-Yané *et al.*, 2013). La mayoría de los taxones registrados en la Formación Cerro Azul (*Doellotatus*, *Chasicotatus*, *Proeuphractus* y *Chorobates*) tenían tamaños pequeños o medianos, con masas corporales entre 1 y 10 kg (Vizcaíno y Fariña, 1999). La anchura del caparazón del holotipo de *Chasicotatus ameghinoi* alcanzaba los 0,15 m (Scillato-Yané *et al.*, 2010), lo que concuerda con el rango de tamaños de la subpoblación menor.

Para la **subpoblación intermedia** (Dh= 0,39 a 0,98 m) se infieren productores con rangos de masa corporal de 37 a 439 kg; entre los que se encuentran los siguientes taxones miocenos: Mesotheriidae (Mesotheriinae), Dasypodidae (*Macrochorobates* y *Macroeuphractus*), Glyptodontidae (*Eosclerocalyptus.*, *Coscinocercus* y *Aspidocalyptus*) y Mylodontidae (*Proscelidodon*). Dentro de los Mesotheriinae se reconocen para el Mioceno del centro de Argentina: *Pseudotypotherium subinsigne*, *Typotheriopsis silveyrai* y *T. chasicoensis* (Cerdeño y Montalvo, 2001; Montalvo *et al.*, 2019); los que eran de un tamaño pequeño a mediano (20,88 a 60,13 kg según Croft *et al.*, 2004). Los mesoterinos tenían modificaciones en el esqueleto apendicular que sugieren un hábito fosorial y adaptaciones para excavar usando las garras (*scratch-diggers*), pudiendo usar los dientes para cortar raíces y romper el sustrato duro (Shockey *et al.*, 2007). En cuanto a los Dasypodidae (*Macrochorobates* y *Macroeuphractus*) hay escasa información disponible en bibliografía respecto a sus masas corporales indicando un amplio rango entre 10 y 100 kg y se conoce poco sobre su paleoecología (Vizcaíno y Fariña, 1999). Respecto a los Glyptodontidae, existe en la literatura una controversia acerca de sus habilidades para excavar (Kraglievich, 1934; Quintana, 1992; Vizcaíno *et al.*, 2011; 2012; Amson y Nyakatura, 2017), aunque el hábito de excavación generalizado es considerado ancestral en todos los cingulados (Milne *et al.*, 2009). Frenguelli (1921) consideró entre los productores posibles de las cuevas plio-pleistocenas de la costa atlántica a *Glyptodon*, *Neuryurus* y *Doedicurus* por la presencia de restos fósiles. Posteriormente, se ha sugerido que los gliptodontes no estaban funcionalmente adaptados para excavar (Kraglievich, 1934; Quintana, 1992) principalmente por la presencia de un caparazón rígido y su limitada cinética. Estudios morfométricos más recientes sobre huesos del esqueleto apendicular de cinco especies de gliptodontes, arrojaron un índice de habilidad fosorial (IFA) semejante y que se corresponde con el de los Dasypodini y Euphractini modernos,

los cuales son considerados excavadores generalizados (Vizcaíno y Milne, 2002; Milne *et al.*, 2009; Vizcaíno *et al.*, 2011; 2012). Las especies consideradas incluyeron una de edad miocena inferior y las restantes de edad pleistocena, con rango de masa corporal entre 81 kg y 1760 kg. Sin embargo, la aparente correlación entre la masa corporal y el IFA lleva a estos autores a concluir que dicho índice alto se puede interpretar como soporte del peso y para darle maniobrabilidad (Milne *et al.*, 2009; Vizcaíno *et al.*, 2011; 2012). En tal caso dicho argumento no sería aplicable al ejemplar mioceno utilizado con masa corporal mediana (81 kg). Considerando la información de masas corporales e IFA de armadillos actuales y algunas especies de gliptodontes compilada a partir de los estudios anteriormente mencionados (Fig. 9.14), se observa que no existe una correlación tan marcada entre estas variables en gliptodontes, notándose un marcado incremento de la masa y un valor del IFA que varía entre 68 y 72. Por el contrario, considerando los Priodontini, sí se observa una correlación directa entre ambas variables (Fig. 9.14).

Para inferir si los gliptodontes fueron los posibles productores de las cuevas fósiles miocenas estudiadas se compararon la anchura del caparazón y su relación altura/anchura con los valores de diámetros registrados en las cuevas fósiles.



**Figura 9.14.** Comparación entre masa corporal e IFA entre armadillos vivos y gliptodontes miocenos y pleistocenos. Información tomada de Vizcaíno y Milne (2002); Vizcaíno, *et al.* (2011); (2012).

La anchura del caparazón dorsal de gliptodontes del Mioceno-Plioceno oscilaba entre 0,40 y 0,77 m (Perea, 2005; Vizcaíno *et al.*, 2011; Zurita *et al.*, 2011) lo que concuerda con el rango del Dh de la subpoblación intermedia de la Formación Cerro Azul. Para la relación altura/anchura los datos disponibles corresponden a un ejemplar del Mioceno temprano siendo igual a 1,05 (Vizcaíno *et al.*, 2011) y otro del Mioceno tardío-Plioceno siendo de 1,08 (Zamorano *et al.*, 2011). En este estudio se considera que no se pueden descartar a los gliptodontes de pequeño y mediano tamaño (masas estimadas a partir del área de sección transversal de las cuevas, entre 92 y 186 kg) como posibles productores de las cuevas con morfología subcircular incluidas en la subpoblación intermedia (con Dh entre 0,39 y 0,56 m), las que poseen un IDR promedio igual a 0,99.

Dentro de los Mylodontidae, la subfamilia Scelidotherinae estuvo únicamente representada en el Huayqueriense-Chapadmalalense por *Proscelidodon*. Este perezoso terrestre habitaba ambientes abiertos con gramíneas, bajo un clima templado a cálido (McDonald y Perea, 2002; Miño Boilini *et al.*, 2011; Pujos *et al.*, 2012). A partir de un estudio morfofuncional de *Proscelidodon* procedente del Montehermosense, Aramayo (1988) infirió hábitos excavadores para este milodonte. La única estimación de masas corporales para milodontes miocenos, corresponde al scelidoterino *Nematherium* (Mioceno temprano) con 424 kg (Vizcaíno *et al.*, 2012). Considerando la edad de los restos sobre los que se basa dicha estimación sumado a la tendencia de las faunas cenozoicas sudamericanas al aumento de tamaño (por ejemplo, McDonald y Perea, 2002; Vizcaíno *et al.*, 2012), estos pueden ser considerados valores mínimos para los scelidoterinos del Mioceno tardío. En consecuencia, *Proscelidodon* es considerado un productor posible de las cuevas de las subpoblaciones intermedia y mayor, específicamente de aquellas con morfología elíptica (IDR promedio igual a 0,51). Esta comparación con cuevas elípticas se basa en los datos indicados en los trabajos de cuevas plio-pleistocenas asignadas a milodontes (Zárate *et al.*, 1998; Dondas *et al.*, 2009), las que muestran un IDR de 0,66.

Para la **subpoblación mayor** (Dh: 1,05 a 1,50 m) las masas estimadas para sus productores oscilaron entre 700 y 1600 kg, siendo todas de morfología elíptica (IDR promedio igual a 0,58). Los posibles constructores serían los milodóntidos (*Proscelidodon*) como ya se indicó arriba.

El relleno de cueva que corta el intervalo laminado de un relleno de cueva más grande (# 638) observado en SG (Fig. 8.11.D), se interpreta como una reocupación posterior a que dicha estructura abandonada se hubiera rellenado. Esta estructura de morfología subcircular (Dh= 45 mm) podría ser atribuida a roedores caviomorfos.

## **Productores de cuevas pliocenas de la Formación Monte Hermoso**

### Arquitectura general

La mayoría de los rellenos de cuevas pliocenas identificados describían una morfología simple en forma de rampa, y algunos presentaban una morfología compleja con túneles ramificados y la presencia de cámaras.

### Restos fósiles encontrados dentro de los rellenos

Dado el estado fragmentario de los escasos restos fósiles recuperados dentro de los rellenos, no pueden ser tomados como válidos para inferir que pertenezcan a los productores de las cuevas. El pequeño tamaño de *Paedotherium* sp. con respecto al tamaño de la cueva que lo contenía (Dh= 0,50 m), sugiere que fue introducido de manera pasiva durante el relleno de la cueva. El osteodermo aislado asignado a *Plohophorus* sp. se encontró incluido en un relleno (Dh= 0,85 m) cuya dimensión concuerda con el tamaño corporal de dicho taxón; pero dado el carácter fragmentario del resto no puede ser indicador de que haya sido el productor de dicha cueva.

### Relación entre el tamaño de los rellenos de cuevas, la masa corporal estimada de los productores y la fauna fosorial pliocena

Para los rellenos de cuevas de la **subpoblación menor** se infieren masas corporales de sus productores entre 0,5 y 14 kg (Dh entre 0,14 y 0,28 m). Dentro de este rango de Dh se encuentran algunos rellenos de arquitectura compleja (Dh= 0,13 y 0,24 m), siendo los más abundantes aquellos de arquitectura simple. Considerando la fauna pliocena de hábitos fosoriales recuperada de la localidad de Farola Monte Hermoso (Tomassini, 2012; *et al.*, 2013; Zamorano *et al.*, 2011, 2012; Deschamps y Tomassini, 2016), los posibles candidatos serían Ctenomyidae (*Actenomys priscus*), Chinchillidae (*Lagostomus* sp.), Hegetotheridae (*Paedotherium* spp. y *Tremacyllus impressus*) y Dasyrodidae (*Doellotatus*

*inornatus*). Para las cuevas con arquitectura compleja se infieren como productores probables a *Actenomys priscus* (cuya masa corporal fue estimada en 1,3 kg por Casinos *et al.*, 1993) y *Lagostomus* sp. (cuyos representantes vivientes tienen una masa corporal de 3,4 a 8,8 kg según Jackson *et al.*, 1996). El tamaño de los rellenos estudiados aquí fue concordante con los tamaños de cuevas pliocenas de la Formación Chapadmalal (Dh= 0,10 a 0,22 m) que fueron asignadas a *A. priscus* (Genise, 1989; Quintana, 1992; Elissamburu *et al.*, 2011). Fernández *et al.* (2000) consideraron que *Actenomys* tenía un hábito intermedio entre fosorial y subterráneo. La actual vizcacha (*L. maximus*) tiene capacidad excavadora y vive en sistema de cuevas comunales (Jackson *et al.*, 1996); con entradas cuyo Dh varía entre 0,17 y 0,37 m (Llanos y Crespo, 1952). La arquitectura compleja, con varias rampas de entrada que convergen hacia una cámara central (Llanos y Crespo, 1952; Rafuse *et al.*, 2017), resulta semejante a algunas de las morfologías observadas. Genise (1989) documenta en la Formación Chapadmalal túneles con restos de *Lagostomus* y tamaños concordantes (Dh entre 0,12 y 0,18 m) con los aquí descritos.

Los rellenos de arquitectura simple podrían vincularse con Hegetotheriidae y Dasypodidae. La masa corporal promedio del género *Paedotherium* fue estimada en 1,86 kg (Elissamburu, 2004), este taxón se ha encontrado asociado a cuevas fósiles con diámetros entre 0,16 y 0,22 m en la Formación Chapadmalal (Genise, 1989; Scognamillo, 1993; Elissamburu *et al.*, 2011). Dentro de los dasipódidos recuperados de la Formación Monte Hermoso, *Doellotatus inornatus* también podría vincularse con cuevas de la subpoblación menor. La información disponible para este género corresponde a *D. chapadmalensis* del Plioceno superior, el que habría tenido una masa corporal semejante a *Chaetophractus villosus* (Prado *et al.*, 1998), es decir entre 1 y 3,6 kg (Redford y Eisenberg, 1992).

Para los rellenos de cuevas de la **subpoblación intermedia** preservadas en sección transversal se infieren masas corporales de 70 a 240 kg (Dh entre 0,46 y 0,92 m). De acuerdo a los registros de mamíferos fosoriales para la Formación Monte Hermoso, estas cuevas podrían vincularse con Mesotheriidae (*Pseudotyphotherium* sp.), Dasypodidae (*Macrochorobates chapadmalensis*.) y Pamphathiidae (*Plaina* cf. *P. intermedia*). Los mesoterinos habrían pasado mucho tiempo sobre la superficie y excavarían para alimentarse y para refugiarse (Vizcaíno

*et al.*, 2001), lo que los relaciona con una cueva de arquitectura simple (Reichman y Smith, 1990). La masa corporal de *Pseudotyphotherium histatum*. fue estimada en 38 kg (Reguero *et al.*, 2010), por lo cual podría vincularse con cuevas de esta subpoblación. La información acerca de las masas corporales de xenartros pliocenos es escasa. Para el taxón de dasipódido se considera la masa estimada para los representantes miocenos (*Macrochorobates* spp.) entre 10 y 100 kg, según Vizcaíno y Fariña (1999), lo que concuerda con la masa inferida para los productores de este tamaño de cuevas. El pampatérico *Plaina* tenía un tamaño corporal menor que los taxones pleistocenos (Góis *et al.*, 2015) tales como *Pampatherium typicum* cuya masa corporal fue estimada en 200 kg y la anchura del caparazón era de 0,80 m (Vizcaíno *et al.*, 2001). Por su parte, cuevas pliocenas (Formación Chapadmalal) con un Dh de 1,00 m han sido asignadas a pampatéricos sobre la base de la ornamentación superficial (Dondas *et al.*, 2009).

Para los rellenos de cuevas de la **subpoblación mayor** (Dh entre 1,05 y 1,21 m), las que tienen una sección transversal elíptica, se infieren masas corporales superiores a 400 kg. Considerando el registro fósil de la unidad, los posibles productores serían los milodontes (*Proscelidodon* cf. *P. patrius*). Las estimaciones de masa corporal de milodontes disponibles corresponden a representantes pleistocenos, con valores que varían entre 584 a 1057 kg (De Esteban-Trivigno *et al.*, 2008; Bargo *et al.*, 2000; Fariña *et al.*, 1998).

### **Productores de cuevas plio-pleistocenas (Cantera Sandrini)**

#### *Relación entre el tamaño de los rellenos de cuevas y la masa corporal estimada de los productores y la fauna plio-pleistocena*

Teniendo en cuenta el rango de diámetros horizontales registrados (0,6 a 1,05 m) y los mamíferos plio-pleistocenos con hábitos cavícolas recuperados de la Cantera Sandrini (Manera de Bianco *et al.*, 2017), los posibles excavadores de estas cuevas serían Dasypodidae (*Eutatus*) y Pampatheriidae (*Pampatherium*). Esta fauna se encuentra en estudio, lo que conlleva a imprecisión en la asignación taxonómica de los restos hallados y cronológica de los sedimentos portadores. Los rellenos de cuevas no están expuestos en secciones transversales, lo que impide inferir la masa corporal de sus productores, utilizando la relación alométrica de Wu *et al.*

(2015). Los dasipódidos de la tribu Eutatini estuvieron bien representados durante el Ensenadense de Argentina, con un único género *Eutatus*, el cual era un armadillo de gran tamaño, comparable a *Priodontes maximus* (Soibelzon *et al.*, 2010). Este representante de la fauna actual, tiene una masa corporal de 30 a 60 kg (Carter *et al.*, 2016), siendo las entradas de sus cuevas de 0,43 m de ancho (Ceresoli y Fernandez - Duque, 2012). En cuanto a los pampatéridos, eran de tamaño mayor que los dasipódidos. Vizcaíno *et al.* (2001) indican que su capacidad para excavar era intermedia entre dasipódidos y gliptodontes. Estimaciones de su masa corporal y relaciones con cuevas fósiles han sido discutidas previamente para la localidad Farola Monte Hermoso.

### **Productores de cuevas pleistocenas (corte ruta nacional 154)**

#### *Relación entre el tamaño de los rellenos de cuevas y la masa corporal estimada de los productores y la fauna pleistocena*

En esta localidad se identificaron tres secciones transversales de rellenos de cuevas, la de menor tamaño (Dh= 1,20 m) indica una masa corporal 720 kg, en tanto que para las mayores (Dh= 2,20 y 2,25 m) se sugieren productores con masa igual o superior a 5000 kg. Estas últimas estimaciones parecen excesivamente altas. Una respuesta a ello es que la ecuación alométrica usada (Wu *et al.*, 2015) está basada en organismos cavícolas cuyos tamaños son menores a 100 kg y podría no ser aplicable para cuevas con áreas que cuadruplican los valores máximos usados para elaborar dicha ecuación. No hay registros de fósiles de esta localidad, aunque para el Pleistoceno tardío-Holoceno del sector occidental de la región pampeana, Bargo *et al.* (2010) y Montalvo *et al.* (2013) mencionaron la presencia de una diversa fauna de megamamíferos incluyendo a los Mylodontidae (*Glossotherium robustum* y *Scelidotherium* sp.) y a los Glyptodontidae (*Glyptodon clavipes*, *Doedicurus* sp., *Panochthus* sp., *Neosclerocalyptus* sp.). Las estimaciones de masa corporal disponibles en la literatura para los xenartros mencionados del Pleistoceno-Holoceno temprano (Fariña *et al.*, 1998; Soibelzon *et al.*, 2012; Vizcaíno *et al.*, 2012), indican para los milodóntidos valores entre 582 y 1713 kg, y para los gliptodontes entre 860 y 2300 kg. Para las cuevas de morfología elíptica se infiere como posibles productores a los milodontes, de acuerdo a lo

sugerido por Dondas *et al.* (2009). De manera similar, Krapovickas y Tauber (2014), vincularon cuevas del Pleistoceno tardío-Holoceno de las pampas de altura de Córdoba, con Dh máximo de 1,85 m a Scelidoterinae. En un estudio reciente (Patiño *et al.*, 2019), se compararon falanges ungueales de miembros anteriores de diversos perezosos pleistocenos con las de xenartros y otros mamíferos actuales, para evaluar la capacidad para la excavación. Dicho estudio permitió inferir que *Glossotherium robustum*, *Lestodon armatus* y *Scelidotherium leptocephalum* tenían habilidad excavadora (Patiño *et al.*, 2019).

La posibilidad de que los gliptodontes sean los productores de la cueva subcircular es más dudosa, podrían vincularse con aquellos gliptodontes que poseían caparazones altos y abovedados. No hay datos disponibles de anchura y altura de caparazones de los taxones citados para calcular la relación Dv/Dh. Además, la habilidad para excavar de estas formas de gran tamaño no es clara, se sugiere que estos gliptodontes derivados habrían perdido la capacidad excavadora ancestral (Milne *et al.*, 2009).

### **Productores de cuevas holocenas e inactivas**

Para vincular estas cuevas inactivas con sus probables productores, se tuvo en cuenta el tipo de relleno (activo o pasivo), el rango de Dh registrado, el área de la sección transversal (lo que permitió inferir las masas corporales del productor), la arquitectura general del sistema y la ornamentación superficial.

Cuevas con relleno activo, caracterizado por presentar retrorrelleno meniscado se descubrieron en las tres localidades (Cantera Lorda, Quehué y La Porfía). De acuerdo al área obtenida a partir de las secciones transversales de las excavaciones registradas, el productor tendría una masa corporal entre 63 y 190 g. Los rellenos meniscados identificados son comparables a *Nagtuichnus*. *Nagtuichnus meuleni* es una excavación meniscada atribuida a Chlamyphorinae (Melchor *et al.*, 2012). La especie presente en el centro y oeste de Argentina es *Chlamyphorus truncatus* (Torres *et al.*, 2015), el que tiene hábitos subterráneos y su masa corporal es de 120 g (Superina, 2011). Esta especie muestra una asociación con suelos con altos porcentajes de arena (Abba y Superina, 2010), concordando con lo observado en las localidades visitadas.

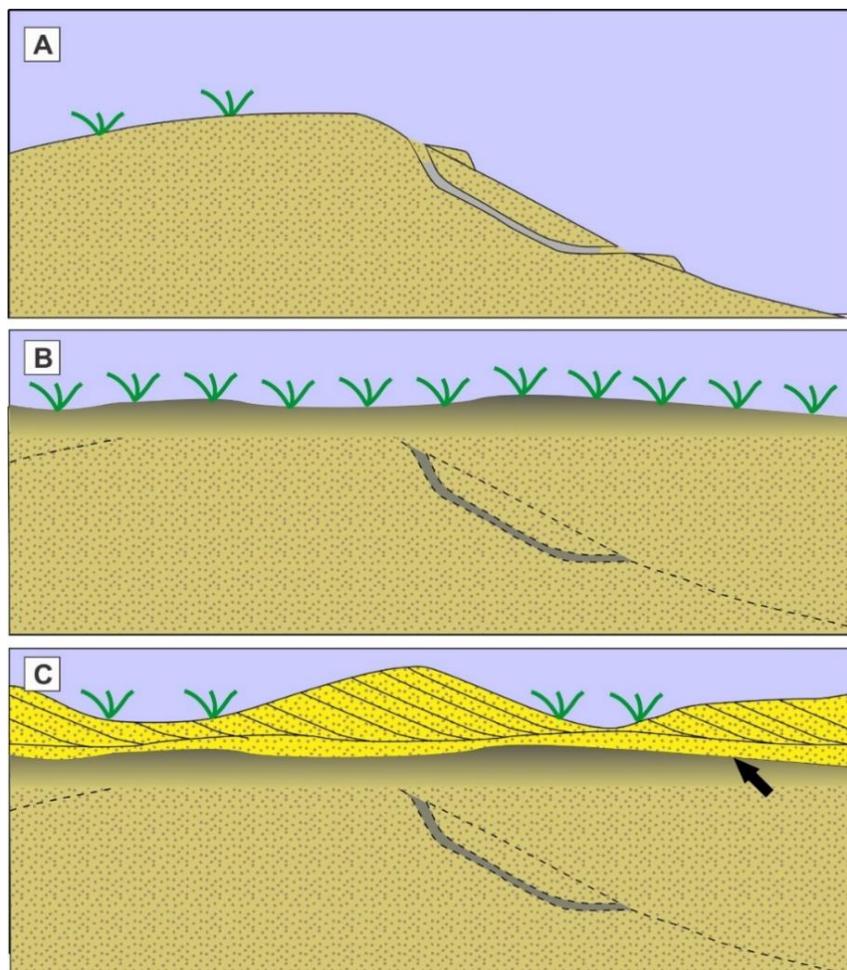
Las cuevas con relleno pasivo pueden diferenciarse en dos rangos de tamaño, las menores con Dh entre 4,2 y 7,6 cm (registradas en Quehué y Cantera Lorda), y las mayores entre 10 y 26 cm (procedentes de Quehué). Las estimaciones de la masa corporal de los posibles productores, sobre la base del área de la sección transversal de las cuevas de la subpoblación menor, indicó valores entre 50 y 330 g. El IDR promedio fue de 1,23 (rango 0,94-1,67). El registro de fauna con hábitos cavícolas recuperada del Holoceno tardío que corresponde a dicho rango de masa corporal incluye los roedores caviomorfos: *Microcavia australis* y *Ctenomys* sp. (ver Montalvo *et al.*, 2017). *Galea leucoblephara* se ha registrado incluido en cuevas, aunque se trataría de un ocupante ocasional (Montalvo *et al.*, 2017). De acuerdo a la información recopilada en el presente trabajo los valores de Dh son concordantes con *Ctenomys* spp. y *Microcavia australis*. Sin embargo, el IDR permite descartar a los cávidos. Esto concuerda con el hallazgo de un ejemplar articulado, casi completo y sin signos de meteorización o digestión de *Ctenomys* sp. (Fig. 8.33.F) dichos atributos tafonómicos sugieren su preservación dentro de una cueva (Smith, 1987; Groenewald *et al.*, 2001; Damiani *et al.*, 2003; Tomassini *et al.*, 2017).

Para las cuevas de tamaño mayor registradas sólo en Quehué, las masas inferidas oscilaron entre 0,5 y 6 kg. Los posibles constructores dentro de la fauna recuperada (Montalvo *et al.*, 2017) podrían ser los dasipódidos (*ChaetophRACTUS villosus*, *C. vellerosus*, *Zaedyus pichiy*) y el chinchillido (*Lagostomus* sp.). De acuerdo a la información neoicnológica producida en la presente tesis, las cuevas con Dh entre 10 y 12 cm, dando un IDR entre 1,1 y 1,17 son compatibles con aquellas producidas por *Z. pichiy*. Las cuevas con Dh entre 15 y 26 cm, con IDR entre 0,67 y 0,81 corresponderían a *ChaetophRACTUS* spp. No existe información neoicnológica comparable para descartar a *Lagostomus* sp. como posible constructor.

Algunas cuevas menores con relleno pasivo en la Cantera Lorda mostraban una exposición que permitió reconstruir la arquitectura de parte de los sistemas. Se observaron túneles principales que se ramificaban hacia túneles laterales y presencia de cámaras, que recuerdan a los sistemas de *Ctenomys* spp. moldeados. La ornamentación superficial que presentaban estos sistemas es idéntica a la descrita para las especies de *Ctenomys* estudiadas. Un aspecto llamativo fue la alta inclinación de los túneles principales (30 - 45°) y las profundidades máximas alcanzadas desde el paleosuelo (1,1 a 1,35 m), que no concuerdan con los

sistemas con túneles principales subhorizontales y someros (profundidad máxima promedio de 0,39 m) de las especies actuales de *Ctenomys* documentadas, ni descritas en la literatura (por ejemplo, Bruch, 1937; Antinuchi y Busch, 1992). Las cuevas de *C. mendocinus* muestran rampas con inclinación promedio de 40° y valores máximos superiores a 70°, aunque el túnel principal es subhorizontal (Rosi *et al.* 1996).

Una interpretación a esta alta inclinación registrada es que estos túneles hayan sido construidos en la cara de avalancha de la duna; lo que es consistente con el origen eólico de los sedimentos portadores. De este modo se dispondrían subparalelos a la paleosuperficie, manteniendo una profundidad baja con la superficie (Fig. 9.15.A).



**Figura 9.15.** Diagrama interpretativo acerca del origen de los sistemas de cuevas con alto ángulo en Cantera Lorda. (A) Migración de dunas parcialmente vegetadas con cuevas de ctenómidos construidas en las caras de avalancha. (B) La migración de la duna sepultó el sistema. La imagen también esquematiza el suelo que resultó de la estabilización del sistema eólico. (C) Restablecimiento de la deposición eólica que sepulta el paleosuelo (flecha) y genera el relieve actual. Esquema sin escala.

Al migrar la duna las cuevas habrían quedado sepultadas a mayor profundidad y eventualmente abandonadas. Estos depósitos eólicos habrían sido estabilizados por vegetación con el consecuente desarrollo de un suelo (Fig. 9.15.B). Dicho suelo quedó enterrado con la reactivación de la depositación eólica (Fig. 9.15.C).

### **Orientación de las cuevas fósiles**

En este apartado se analizarán únicamente los datos de orientación de las cuevas de las formaciones Cerro Azul (Mioceno superior) y Monte Hermoso (Plioceno inferior), dado que son las que mayor número de observaciones poseen. Las cuevas de edad miocena registraron orientación preferencial hacia los cuadrantes sureste y noreste. El patrón general es semejante al presentado por Crespo (1944), que analizó cuevas de dasipódidos en ambientes abiertos semiáridos similares a los del Mioceno tardío del centro de Argentina. En consecuencia, es posible proponer que el patrón de vientos del Mioceno tardío del centro de Argentina fue similar al actual con vientos cálidos del este y norte y vientos fríos del sur.

En el caso de la Formación Monte Hermoso, aunque los datos disponibles son escasos, las entradas de las excavaciones parecen haber estado preferencialmente abiertas hacia el noreste. Esta orientación reflejaría una tendencia a evitar los vientos del suroeste y oeste (*westerlies*), siendo el patrón de vientos probablemente muy semejante al actual.

### **Tafonomía de las cuevas fósiles e inactivas**

Excepto por las cuevas con relleno meniscado, las cuevas fósiles e inactivas muestran básicamente dos tipos de relleno sedimentario: intervalos laminados y/o macizos (Figs. 8.10, 8.20, 8.24, 8.25.C, 8.28.A y C). Estos últimos tipos de relleno sugieren el ingreso pasivo de material por procesos inorgánicos. La presencia de ambos tipos de rellenos indicó que las cuevas fueron abandonadas y recibieron sedimento tanto en pequeños pulsos como grandes eventos catastróficos. El ingreso de material transportado por el viento no puede descartarse, sin embargo, la mayor parte de los rellenos se vinculó con transporte por el agua como lo sugieren el relleno laminado bien definido y una gradación directa en las láminas

(arenisca o limolita que pasa gradualmente a arcilita). Los intervalos laminados se vinculan a sucesivos pulsos de agua cargada con sedimento, la que eventualmente se estancó en los sectores terminales de las cuevas. Esta interpretación coincide con aquella de Imbellone *et al.* (1990) para cuevas cuaternarias similares y los resultados experimentales de Woodruff y Varricchio (2011). Los experimentos de Woodruff y Varricchio (2011) indicaron que los rellenos bien laminados resultaron de pequeños pulsos de agua más sedimento que ingresaron en la cueva con bajo ángulo (5°). Por el contrario, cuando vertieron grandes cantidades de una mezcla de sedimento en agua a alto ángulo (30°), el resultado fueron intervalos macizos con pobre selección. Las corridas de dicho experimento con gran volumen de sedimento vertido en masa también produjeron estructuras arqueadas que son similares a las estructuras pseudomeniscadas que se describen para las cuevas miocenas (Fig. 8.10.E). Ambos rasgos son comparables con los cordones superficiales arqueados producidos en experimentos sobre la formación de flujos de detritos (Major, 1997). Los resultados de Woodruff y Varricchio (2011) sustentaron la interpretación de los intervalos macizos como resultado del ingreso repentino de grandes volúmenes de sedimento sin seleccionar. Considerando que las cuevas fósiles estudiadas se desarrollaron en un relieve plano y que no hay indicios claros de canales fluviales en la mayoría de las localidades estudiadas (excepto en Farola Monte Hermoso y los depósitos holocenos de Quehué), los pulsos de agua con sedimento deben relacionarse con lluvia. Probablemente, cada lámina puede vincularse con una o más lluvias leves o moderadas. En contraste, los intervalos macizos podrían vincularse con aguaceros que produjeron escurrimiento mantiforme, los que pueden resultar en flujos hiperconcentrados (por ejemplo, Smith y Lowe, 1991) capaces de transportar suficiente material para rellenar, al menos, el tramo terminal de una cueva en un único evento. Los flujos mantiformes de alta energía también pudieron saturar las paredes de las cuevas y generar colapso del techo, como lo sugiere la presencia de un montículo brechado en una cueva pleistocena (Fig. 8.25.E-F). Para el caso de las cuevas de Farola Monte Hermoso y de los depósitos holocenos de Quehué, es posible que los flujos mantiformes que producirían rellenos macizos se vincularan con desbordamientos del canal fluvial, en tanto que los intervalos laminados deberían relacionarse con lluvias.

Los resultados de este trabajo de tesis también permiten dar sustento a la hipótesis que rellenos de cuevas laminados no contendrán restos óseos de su productor; y que rellenos macizos de toda la cueva o de la mayor parte del sector inferior de la misma tienen una mayor probabilidad de contener restos del tetrápodo que excavó la cueva, como lo propusieron Scognamillo (1993) y Groenewald *et al.* (2001). En el caso de los rellenos de cuevas laminados, lo más probable es que la cueva fue abandonada o, si el animal murió dentro de ella, sus restos pueden resultar depredados, produciendo restos incompletos y desarticulados. En el caso de rellenos macizos, tanto sepultamiento en vida (Scognamillo, 1993; Groenewald *et al.*, 2001) como sepultamiento rápido luego de la muerte (Woodruff y Varricchio, 2011) son necesarios para producir un esqueleto casi completo y articulado, como el caso del ejemplar de *Ctenomys* sp. de Cantera Lorda (Fig. 8.33.F). Rellenos macizos en la parte superior de la cueva no preservarían restos del productor.

La naturaleza episódica del proceso de relleno se puede inferir del relleno laminado y también por la presencia de huellas y grupos de celdillas de abejas (*Rosellichnus* isp.) dentro del relleno de la cueva, como se encontró en algunas cuevas miocenas (Figs. 8.11.C y 8.12). Estas trazas fósiles sugieren que cuevas parcialmente rellenas, pero aún comunicadas con la superficie, fueron exploradas o reocupadas por otros tetrápodos y usadas por abejas para nidificar. La colonización por insectos fue documentada en este trabajo en diversos sistemas de cuevas actuales, especialmente aquellas de roedores. La ruptura de láminas observadas en algunas cuevas puede deberse a la deshidratación y fracturación de arcillas luego de un evento de ingreso de agua a la cueva, mientras que el fallamiento sinsedimentario puede relacionarse con el pisoteo por tetrápodos.

## POTENCIALES ICNOTAXOBASES PARA CUEVAS DE VERTEBRADOS

La falta de acuerdo acerca de las icnotaxobases de cuevas de vertebrados puede ser una consecuencia del escaso desarrollo de la icnotaxonomía de este tipo de trazas fósiles. Además de la falta de criterios comunes, algunas de las icnotaxobases usadas (Tabla 1.3) no son consideradas válidas (Bertling *et al.*, 2006). Tanto los rasgos preservacionales y el ambiente sedimentario (Smith, 1987), como el tamaño (Lopes *et al.*, 2017) no son considerados actualmente como

criterios para la clasificación de trazas fósiles. Sobre la base de los resultados de los trabajos neoicnológicos y paleoicnológicos desarrollados, los antecedentes de la literatura y considerando aquellos rasgos con potencial de preservación se sugieren un conjunto de icnotaxobases. Para los icnogéneros se recomienda utilizar la arquitectura general (rampas, sistemas ramificados subhorizontales, patrón en espiral, presencia de uno o más niveles, circuitos cerrados, etc.), la morfología de la sección transversal (subcircular, elíptica vertical, elíptica horizontal, presencia de piso bilobulado), tipo de relleno (activo y pasivo) y la presencia o ausencia de cámaras. De la misma forma, se proponen como icnotaxobases de utilidad para distinguir icnoespecies la ornamentación superficial (primaria y secundaria, tipo y tamaño de las trazas, patrón de trazas, etc.), detalles de la arquitectura (como ángulos de bifurcación o inclinación de rampas), características de las cámaras y, eventualmente, tamaño (sobre todo diámetro horizontal).

Otras características que resultaron útiles para diferenciar cuevas actuales y que para el registro fósil no resultan válidas, estando condicionadas al grado de exposición y preservación de los sistemas son: longitud curva, complejidad, tortuosidad, y profundidad, esta última vinculada a la dificultad de precisar la paleosuperficie en el momento en que se construyó el túnel.

## Capítulo 10

### CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS

#### CONCLUSIONES

Este trabajo de tesis comprendió estudios neocnológicos en cuevas de especies seleccionadas de micro y mesomamíferos fosoriales y subterráneos de La Pampa; y su aplicación a la interpretación de cuevas fósiles cenozoicas del centro de Argentina. Se caracterizaron cuevas actuales de xenartros (*ChaetophRACTUS villosus*, *C. vellerosus* y *Zaedyus pichiy*) y roedores (*Microcavia australis*, *Tympanoctomys barrerae*, *Ctenomys azarae* y *C. talarum occidentalis*) y cuevas inactivas holocenas de xenartros (Chlamyphorinae).

- Las cuevas de *ChaetophRACTUS* spp. son rampas con una o más cámaras, Dh > 120 mm, sección transversal planoconvexa o elíptica aplanada (IDR promedio  $\approx 0,87$ ), ornamentación superficial primaria en forma de sets de tres trazas de garras y piso liso sin restos vegetales o heces.
- Las cuevas de *Z. pichiy* difieren de las de *ChaetophRACTUS* spp. por carecer de cámaras, poseer sección transversal subcircular (IDR promedio  $\approx 1,00$ ) y diámetro horizontal generalmente menor a 120 mm.
- Las cuevas holocenas asignadas a Chlamyphorinae se distinguen por poseer un relleno meniscado, ausencia de ramificación, sección transversal subcircular y Dh promedio  $\approx 70$  mm.
- Las cuevas de roedores estudiadas se diferencian por ser sistemas subhorizontales ramificados con numerosas entradas, rampas de acceso de aproximadamente 25° de inclinación promedio, presencia de cámaras y diámetro horizontal promedio menor a 100 mm.
- Las cuevas de *C. azarae* y *C. talarum occidentalis* (Ctenomyidae) se distinguen por poseer un único nivel somero (en promedio de 0,30 m de profundidad), sección transversal subcircular a elíptica vertical (IDR  $\approx 1-1,10$ ), ornamentación superficial primaria con un patrón en *chevron* característico y pueden mostrar reservas de pasto en túneles.
- Las cuevas de *T. barrerae* (Octodontidae) y *M. australis* (Caviidae) tienen en común que constituyen sistemas con dos o más niveles, muestran alta

complejidad, presencia de circuitos cerrados, numerosas cámaras, sección transversal elíptica aplanada ( $IDR \approx 0,8$ ), piso bilobulado y ornamentación superficial primaria y secundaria.

- Las cuevas de Octodontidae pueden tener hasta tres niveles y son las únicas que tienen sets de cuatro trazas de garras.

Esta información puede extrapolarse a la interpretación de cuevas fósiles cenozoicas vinculando las preferencias ecológicas y comportamiento de los posibles productores a rasgos morfológicos y tafonómicos de las cuevas, como se detalla a continuación:

- Xenartros solitarios, fosoriales, omnívoros oportunistas, que excavan varias cuevas durante su vida, las que están abiertas, ubicadas preferentemente en arbustales xéricos y pastizales naturales. Las cuevas son rampas simples con una entrada, el  $Dh > 100$  mm, baja complejidad y tortuosidad, y con ornamentación superficial primaria con sets de tres trazas de garras.
- Xenartros solitarios, subterráneos, insectívoros, que forrajean debajo de la superficie en suelos arenosos friables de regiones semiáridas. Las cuevas no ramificadas son de sección subcircular con retrorelleno meniscado.
- Roedores coloniales, fosoriales, herbívoros, que construyen un sistema de cuevas permanente con entradas abiertas, habitado por varias generaciones que viven en ambientes semiáridos. Sistemas subhorizontales con complejidad y tortuosidad intermedia, con varias entradas, uno o dos niveles, circuitos cerrados y varias cámaras. Los túneles con sección transversal elíptica horizontal y piso bilobulado. Ornamentación primaria y secundaria. Tres trazas de garras forman sets que se disponen en un patrón en *chevron* alterno.
- Roedores solitarios, fosoriales, herbívoros, que construyen un sistema de cuevas permanente con entradas abiertas, usado por varias generaciones. Asociado a *nabkhas* en ambientes salinos. Sistemas de cuevas con alta complejidad y tortuosidad, numerosas entradas, dos o tres niveles, conformando circuitos cerrados y con varias cámaras. Los túneles con sección transversal elíptica aplanada, con piso bilobulado y ornamentación

primaria y secundaria. Ornamentación primaria consistente en sets de cuatro trazas de garras paralelas.

- Roedor solitario, subterráneo, herbívoro, que forrajea arriba y debajo de la superficie y construye un sistema de cuevas semipermanente con entradas obliteradas por sedimento. Sistemas subhorizontales someros, de baja complejidad y tortuosidad, compuesto por un nivel, pocas cámaras y relleno mayormente macizo. Los túneles con sección transversal subcircular a elíptica vertical, con ornamentación superficial primaria compuesta por sets de tres trazas de garras que forman en el techo un patrón en *chevron* con simetría opuesta. Presencia ocasional de túneles rellenos con material vegetal.

El análisis de las cuevas fósiles e inactivas medidas permite concluir que:

- Las cuevas estudiadas de la Formación Cerro Azul (Mioceno tardío) son rampas simples de mamíferos fosoriales. El amplio rango de tamaños sugiere una diversidad de fauna cavícola, entre los posibles productores se sugiere a los xenartros (*Dasypodidae*, *Glyptodontidae* y *Mylodontidae*) y notoungulados (*Hegetotheriidae* y *Mesotheriidae*). En depósitos de esta formación se identificaron rellenos de cuevas de grandes dimensiones, que se interpretaron como más modernos y se atribuyen a megamamíferos del Pleistoceno (*Mylodontidae* y *Glyptodontidae*?)
- Las cuevas analizadas de Formación Monte Hermoso (Plioceno temprano) son principalmente estructuras simples, y algunas ramificadas; estas últimas se asignan a roedores (*Ctenomyidae* y *Chinchillidae*). Las cuevas en forma de rampas simples podrían haber sido construidas por notoungulados (*Hegetotheriidae* y *Mesotheriidae*) y xenartros (*Dasypodidae* y *Pamphotheriidae*) de acuerdo a los tamaños registrados.
- Dentro de las cuevas holocenas estudiadas se documentó la presencia de rellenos meniscados asignados a xenartros (*Chlamyphorinae*) y las demás corresponden a estructuras simples (vinculadas a *Chinchillidae* y *Dasypodidae*) o complejas (referidas a *Ctenomyidae*).
- Los rellenos de cuevas fósiles laminados se produjeron por ingreso de pulsos de sedimento más agua vinculadas a lluvias leves, luego del

abandono de la cueva y tienen baja probabilidad de contener los restos de su productor.

- Los rellenos de cuevas macizas se vinculan con ingreso de gran volumen de sedimento más agua, vinculado a lluvias intensas y pueden contener los restos de su productor.

Considerando los resultados neoicnológicos y paleoicnológicos de la presente tesis, así como compatibilización de información en la literatura se proponen las siguientes icnotaxobases para utilizar en cuevas fósiles de vertebrados:

- Las icnotaxobases genéricas recomendadas son: arquitectura general, la morfología de la sección transversal, tipo de relleno y la presencia o ausencia de cámaras.
- Para distinguir icnoespecies se propone usar la ornamentación superficial, detalles de la arquitectura (como ángulos de bifurcación o inclinación de rampas), características de las cámaras (ubicación y contenido) y diámetro horizontal de las cuevas.

## PERSPECTIVAS FUTURAS

El presente estudio actualístico constituye la primera contribución dedicada enteramente a la caracterización e interpretación de cuevas de mamíferos del centro de Argentina, con información de rasgos útiles para el estudio de cuevas fósiles. En la mayoría de los casos se ha duplicado la cantidad de datos sobre arquitectura y morfometría de sistemas de cuevas de las especies seleccionadas. De los resultados obtenidos se desprende la necesidad de ampliar el estudio hacia otras especies cavícolas no incluidas aquí por su tamaño mayor, lo que implica otra metodología de trabajo de campo. Este es el caso de *Lagostomus maximus* que construye excavaciones de mayor tamaño que podrían ser estudiadas con métodos indirectos como es el georadar (*ground penetrating radar*). También sería necesario contrastar las generalizaciones propuestas acerca de preferencias ecológicas, comportamiento y rasgos de las cuevas. Una posible alternativa es comparar los sistemas de cuevas de la especie de *Ctenomys* de hábitos coloniales (*C. sociabilis*) con la estructura de los sistemas del mismo género y hábito solitario, estudiadas aquí. Especialmente para los sistemas de roedores, es posible aplicar técnicas de análisis fractal vinculando los rasgos arquitecturales con los parámetros ambientales.

En cuanto al relevamiento de cuevas fósiles se proyecta hacer futuras prospecciones hacia otras localidades fosilíferas, ampliando las edades geológicas, para aumentar la diversidad de arquitectura de las estructuras documentadas. Esta información brindaría nuevas evidencias para inferir sus posibles productores, así como sus preferencias ecológicas y comportamiento. La medición y análisis de perfiles sedimentarios detallados del relleno de cuevas fósiles permitirán entender de manera más precisa su tafonomía. Un aspecto adicional vinculado es reproducir las condiciones de relleno en el laboratorio, lo que daría información sobre los procesos actuantes.

## BIBLIOGRAFÍA

- Abba, A.M., Superina, M., 2010. The 2009/2010 armadillo Red List assessment. *Edentata*, 11, 135-184.
- Abba, A.M., Udrizar, D.E., Vizcaíno, S.F., 2005. Distribution and use of burrows and tunnels of *Chaetophractus villosus* (Mammalia, Xenarthra) in the eastern Argentinean pampas. *Acta Theriologica*, 50, 115-124.
- Abba, A.M., Vizcaíno, S.F., Cassini, M.H., 2007. Effects of land use on the distribution of three species of armadillos in the Argentinean pampas. *Journal of Mammalogy*, 88, 502-507.
- Altuna, C., 1991. Microclima de cuevas y comportamientos de homeostasis en una población del grupo *Ctenomys pearsoni* del Uruguay (Rodentia: Octodontidae). *Boletín de la Sociedad Zoológica de Uruguay*, 6, 35-46.
- Ameghino, F., 1888. Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina. Buenos Aires. In: *Obras completas V*, 17 p.
- Ameghino, F., 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba*, 6, 1-1027.
- Ameghino, F., 1908. Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapadmalal. *Museo de Historia Natural de Buenos Aires*, 7, 343-428.
- Amson, E., Nyakatura, J.A., 2018. The postcranial musculoskeletal system of Xenarthrans: Insights from over two centuries of research and future directions. *Journal of Mammalian Evolution*, 25, 459-484.
- Andersen, D.C., 1982. Below-ground herbivory: the adaptive value of geomyid burrows. *American Naturalist*, 119, 18–28.
- Andino, N., Borghi, C.E., Giannoni, S.M., 2014. Characterization and selection of microhabitat of *Microcavia australis* (Rodentia: Caviidae): first data in a rocky habitat in the hyperarid Monte Desert of Argentina. *Mammalia*, 80, 71-81.
- Andreis, R.R., 1981. Identificación e importancia geológica de los paleosuelos. Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, 67 p.
- Antinuchi, C.D., Busch, C., 1992. Burrow structure in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Zeitschrift für Saugetierkunde*, 57, 163-168.
- Aramayo, S.A., 1988. Nuevos restos de *Proscelidodon* sp. (Edentata, Mylodontidae) del Yacimiento Monte Hermoso (Plioceno inferior a medio) provincia de Buenos Aires, Argentina. Estudio morfológico funcional. *Actas Segundas Jornadas Geológicas Bonaerenses*, 1, 99-107.
- Arteaga, M.C., Venticinque, E.M., 2008. Influence of topography on the location and density of armadillo burrows (Dasypodidae: Xenarthra) in the central Amazon, Brazil. *Mammalian Biology*, 73, 262-266.
- Arteaga, M.C., Venticinque, E.M., 2010. Cuevas de armadillos (Cingulata: Dasypodidae) en la Amazonía Central: ¿Son útiles para identificar especies? *Edentata*, 11, 29-33.
- Barbour, E.H., 1892. Notice of new gigantic fossils. *Science N.S.*, 19, 99-100.
- Barbour, E.H., 1897. Nature, structure, and phylogeny of *Daemonelix*. *GSA Bulletin*, 8, 305-314.
- Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F., Archuby, F.M., Blanco, R.E., 2000. Limb bone proportions, strength and digging in some Lujanian (late Pleistocene-early Holocene) mylodontid ground sloths (Mammalia, Xenarthra). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20, 601-610.
- Bargo, M.S., Montalvo, C., Chiesa, J., Forasiepi, A., Cerdeño, E., Lucero, N., Martinelli, A., 2010. El registro de mamíferos del Pleistoceno tardío – Holoceno temprano del centro oeste de Argentina. En: Zárate, M., Gil, A., Neme, G. (compiladores), *Condiciones paleoambientes y ocupaciones humanas durante la transición*

- Pleistoceno-Holoceno y Holoceno de Mendoza, Sociedad Argentina de Antropología: 213–238.
- Barros, V.R., Boninsegna, J.A., Camilloni, I.A., Chidiak, M., Magrín, G.O., Rusticucci, M., 2015. Climate change in Argentina: trends, projections, impacts and adaptation. Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change, 6, 151-169.
- Bedatou, E., Rudolph, E., Genise, J.F., González, M., Melchor, R.N., 2010. Architecture of burrows of extant land crayfishes from south-central Chile. En Workshop on Crustacean Bioturbation, Lepe (España). Abstract Volume, 7-10.
- Begall, S., Burda, H., Schleich, C.E., 2007. Subterranean Rodents: News from Underground (Introduction). En: Begall, S., Burda, H., Schleich, C. E. (Eds.), Subterranean Rodents- News from Underground, 3-9.
- Bell, T., 1843. Reptiles. En: The Zoology of the Voyage of HMS Beagle during the years 1832 to 1836. Part V Ed. C. Darwin. Smith, Elder & Co., London, 1-51.
- Belloso, E.S., Laza, J.H., Sánchez, M.V., Genise, J.F., 2010. Ichnofacies analysis of the Sarmiento Formation (middle Eocene – early Miocene) at Gran Barranca, Central Patagonia. En: Madden, R. H., Carlini, A. A., Vucetich, M. G., Kay, R. F. (Eds.), The Paleontology of Gran Barranca. Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia, 302–312, Cambridge University Press.
- Benshemesh, J., 2014. Backfilled tunnels provide a novel and efficient method of revealing an elusive Australian burrowing mammal. Journal of Mammalogy, 95, 1054-1063.
- Benton, M.J., 1988. Burrowing by vertebrates. Nature, 331, 17-18.
- Bernardis, A.M., Formoso, A.E., Pardiñas, U.F.J., 2013. Range extension of *Tympanoctomys barrerae* (Lawrence, 1941) (Rodentia: Octodontidae) in Patagonia and southernmost record. Check List 9, 1571-1572.
- Bertling, M., Braddy, S.J., Bromley, R.G., Demathieu, G.R., Genise, J., Mikuláš, R., Nielsen, J.K., Nielsen, K.S.S., Rindsberg, A.K., Schlirf, M., Uchman, A., 2006. Names for trace fossils: A uniform approach. Lethaia 39, 265–286.
- Blott, S.J., Pye, K., 2001. GRADISTAT: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. Earth Surface Processes and Landforms, 26, 1237-1248.
- Bordy, E.M., Sciscio, L., Abdala, F., McPhee, B.W., Choiniere, J.N., 2017. First Lower Jurassic vertebrate burrow from southern Africa (upper Elliot Formation, Karoo Basin, South Africa). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 468, 362-372.
- Bown, T.M., Kraus, M.J., 1983. Ichnofossils of the alluvial Willwood Formation (lower Eocene), Bighorn Basin, northwest Wyoming, U.S.A. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 43, 95–128.
- Bromley, R.G., 1990. Trace fossils. Biology and Taphonomy. 280 pp., Unwin Hyman, Boston.
- Bromley, R.G., 1996. Trace Fossils: Biology, taphonomy and applications. second ed., 361 p., Chapman & Hall, London.
- Bromley, R.G., Ekdale, A.A., 1986. Composite ichnofabrics and tiering of burrows. Geological Magazine, 123, 59-65.
- Bruch, C., 1937. Notas etológicas acerca del “tuco-tuco”. Notas del Museo de La Plata. 6, 1-11.
- Bruno, F., Tallade, P., Castro Seltzer, A.L., Alamo Iriarte, A.P., Maceda, J.J., Polanco, C., Pastor, C., 2012. Categorización de la Fauna Silvestre de vertebrados de la provincia de La Pampa. Dirección de Recursos Naturales de La Pampa y Asio, Santa Rosa, 84 p.
- Buchmann, F.S., Pereira Lopez, R., Caron, F., 2009. Icnofósseis (paleotocas e crotovinas) atribuídos a mamíferos extintos no sudeste e sul do Brasil. Revista brasileira paleontológica, 12, 247-256.
- Buol, S.W., Hole F.D., McCracken R.J., Southard, R.J., 1997. Soil Genesis and Classification. 4th Ed. Iowa, Iowa State University Press.

- Cabrera, A.L., 1971. Fitogeografía de la República Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica, XIV, 50.p
- Cabrera, A.L., Willink, A., 1980. Biogeografía de América Latina. Organización de los Estados Americanos, Washington, DC, 117 p.
- Camin, S., Madoery, L., Roig, V.G., 1995. The burrowing behavior of *Ctenomys mendocinus* (Rodentia). Mammalia, 59, 9-17.
- Campos, C.M., 1997. Utilización de recursos alimentarios por mamíferos medianos y pequeños del desierto del monte. Tesis doctoral. Univ. Nac. Córdoba, 139 p.
- Cardonatto, M.C., Melchor, R.N. 2018. Large mammal burrows in late Miocene calcic paleosols from central Argentina: paleoenvironment, taphonomy and producers. PeerJ 6: e 4787, 36 p.
- Cardonatto, M.C., Melchor, R.N., Montalvo, C.I., 2015. Architecture of fossil rodent burrows from a Holocene paleosol of La Pampa, Argentina. Tercer Simposio Latinoamericano de Icnología (SLIC2015), Resúmenes y Guía de Excursión Intracongreso, 27. Colonia, Uruguay.
- Cardonatto, M.C., Sostillo, R., Visconti, G., Melchor, R.N., 2016. The *Celliforma* ichnofacies in calcareous paleosols: An example from the late Miocene Cerro Azul Formation, La Pampa, Argentina. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 443, 203-215.
- Cardonatto, M.C., Melchor, R.N., Montalvo C.I., Bedatou, E., 2018. Pleistocene? megamammal burrows in late Miocene calcareous paleosols from central Argentina. Simposio Latinoamericano de Icnología (SLIC2018). Colombia, Memorias, 74.
- Carlini, A.A., Soibelzon, E., Glaz, D., 2016. *Chaetophractus vellerosus* (Cingulata: Dasypodidae). Mammalian species, 48 (937), 73–82.
- Carter, T.S., Encarnaçao, C.D., 1983. Characteristics and use of burrows by four species of armadillos in Brazil. Journal of Mammalogy, 64, 103-108.
- Carter, T.S., Superina, M., Leslie, J.D.M., 2016. *Priodontes maximus* (Cingulata: Chlamyphoridae). Mammalian Species, 48, 21-34.
- Casinos, A., Quintana, C., Viladiu, C., 1993. Allometry and adaptation in the long bones of a digging group of rodents (Ctenomyiinae). Zoological Journal of the Linnean Society 107, 107-115.
- Cerdeño E., Montalvo, C.I., 2001. Los Mesotheriinae (Mesotheriidae, Notoungulata) del Mioceno superior de La Pampa, Argentina. Revista Española de Paleontología, 16, 63-75.
- Ceresoli, N., Fernandez-Duque, E., 2012. Size and orientation of giant armadillo burrow entrances (*Priodontes maximus*) in western Formosa Province, Argentina. Edentata, 13, 66-68.
- Chamberlain, C.K., 1975. Recent Lebensspuren in nonmarine aquatic environments. En: Frey, R. W. The Study of Trace Fossils. A Synthesis of Principles, Problems, and Procedures in Ichnology, Springer, 431-458.
- Chani, J.M., 1992. Guía de campo para el estudio de los vertebrados. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, 74 p.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., 1995. Los estratotipos de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. Ameghiniana, 32, 369-374.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., 1996. Reassessment of the Pliocene-Pleistocene continental time scale of Southern South America. correlation of the type Chapadmalalan with Bolivian sections. Journal of South American Earth Sciences, 9, 221-236.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., 1999. Biostratigraphy and chronological scale of upper-most Cenozoic in the Pampean Area, Argentina, 23-51. En: Tonni, E.P., Cione, A. L. (Eds.), Quaternary of South America and Antarctic Peninsula. A. A. Balkema, Rotterdam, Netherlands.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European vertebrate-bearing units. Bollettino della Società Paleontologica Italiana, 40, 167-173.

- Cione, A.L., Tonni, E.P., 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. En: de Barrio, R.E., Etcheverry, R.O., Caballé, M.F., Llambías, E. (Eds.), Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires, pp. 183-200. XVI Congreso Geológico Argentino, La Plata.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J., Cozzuol, M., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J.I., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D.H., Vucetich, M.G., 2000. Miocene Vertebrates from Paraná, Eastern Argentina: Instituto Superior de Correlación Geológica (INSUGEO), Serie Correlación Geológica, 14, 191-237.
- Ciuccio, M., 2014. Ecología comportamental de los dasipódidos en el pastizal pampeano, con particular consideración de los hábitos alimenticios. Enfoque eco-morfo-fisiológico. Tesis de Doctor en Biología, Universidad Nacional del Sur, 147 p.
- Clark, W.K., 1951. Ecological life history of the armadillo in the eastern Edwards Plateau region. *American Midland Naturalist*, 46, 337-58.
- Contreras, J.R., Roig, V.G., 1978. Observaciones sobre la organización social, la ecología y la estructura de los habitáculos de *Microcavia australis* en Ñacuñán, Provincia de Mendoza. *Ecosur*, 5, 191-199.
- Cooke, R., Warren, A., Goudie, A., 1993. *Desert Geomorphology*. London: UCL Press. 526 p.
- Crespo, J., 1944. Contribución al conocimiento de la ecología de algunos dasipódidos (Edentata) argentinos. *Revista Argentina de Zoogeografía*, Buenos Aires, 4, 7-39.
- Cretzschmar, P. J., 1828. Lichtenstein M. 1823: Beschreibung viele bisher unbekannter Arten von Säugetieren, Voegeln, Amphibien und Fischen. *Naturh. Anh. Eversmann's Reiser. 1: 123 Säugetiere*. En: Rüppell, E., Heyden, K. H., Leuckart, F.S. Atlas zu der Reise im nördlichen Afrika Abt. 1. Zoologie. H. 7-20. Editado por Senckenberg Gesellschaft für Naturforschung. Frankfurt am Main: Brönnner.
- Croft, D.A., Flynn, J.J., Wyss, A.R., 2004. Notoungulata and Litopterna of the Early Miocene Chucal fauna, northern Chile. *Fieldiana, Geology, new ser.*, 50, 1-52.
- Cuvier, G., 1796. Notice sur le squelette d'une très grande espèce de quadrupède inconnue jusqu'à présent, trouvé au Paraguay, et déposé au cabinet d'histoire naturelle de Madrid. *Magasin encyclopédique, ou Journal des Sciences, des Lettres et des Arts* 1, 303-310.
- Cutrera, A.P., Lacey, E.A., Busch, C., 2006. Intraspecific variation in effective population size in Talar tuco-tucos (*Ctenomys talarum*): the role of demography. *Journal Mammal*, 87, 108-116.
- Damiani, R., Modesto, S., Yates, A., Neveling, J., 2003. Earliest evidence of cynodont burrowing. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270, 1747-1751.
- Davis, R.B., Minter, N.J., Braddy, S.J., 2007. The neoichnology of terrestrial arthropods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 255, 284-307.
- De Elorriaga, E.E., Visconti, G., 2002. Crotovinas atribuibles a grandes mamíferos del Cenozoico en el sureste de la Provincia de La Pampa. 9° Reunión Argentina de Sedimentología, Resúmenes, Asociación Argentina de Sedimentología, Córdoba, p 63.
- De Esteban-Trivigno, S., Mendoza, M., De Renzi, M., 2008. Body mass estimation in Xenarthra: a predictive equation suitable for all quadrupedal terrestrial placentals? *Journal of Morphology*, 269, 1276-1293.
- De Gibert, J.M., 2003. Criterios icnológicos para reconocer comportamientos homólogos y homoplásicos en el registro fósil. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial*, 9, 9-15.
- Delsuc, F., Superina, M., Tilak, M., Douzery, E.J.P., Hassanin, A., 2012. Molecular phylogenetics unveils the ancient evolutionary origins of the enigmatic fairy armadillos. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62, 673-680.

- Delsuc, F., Gibb, G.C., Kuch, M., Billet, G., Hautier, L., Southon, J., Rouillard, J.M., Fernicola, J.C., Vizcaíno, S.F., MacPhee, R.D.E., Poinar, H.N., 2016. The phylogenetic affinities of the extinct glyptodonts. *Current Biology* 26, R155-R156.
- Dentzien-Dias, P.C., Figueiredo, A.E.Q., 2015. Burrow architecture and burrowing dynamics of *Ctenomys* in foredunes and paleoenvironmental implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 439, 166-175.
- Dentzien Dias, P.C., Schultz, C.L., Bertoni-Machado, C., 2008. Taphonomy and paleoecology inferences of vertebrate ichnofossils from Guar Formation (Upper Jurassic), southern Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 25, 196–202.
- Deschamps, C.M., Vucetich, M.G., Verzi, D.H., Olivares, A.I., 2012. Biostratigraphy and correlation of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene, Argentina): the evidence from caviomorph rodents. *Journal of South American Earth Sciences*, 35, 1-9.
- Deschamps, C.M., Tomassini, R.L., 2016. Late Cenozoic vertebrates from the southern Pampean Region: systematic and bio-chronostratigraphic update. En: Martnez, M., Olivera D. (Eds.), *Palinologa del Meso-Cenozoico de Argentina - Volumen en homenaje a Mirta Elena Quattrocchio*. Publicacin Electrnica de la Asociacin Paleontolgica Argentina, 16, 202-225.
- Desmarest, A., 1804. *Tatous*. Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle. Che Deterville, Paris, 24-28.
- Desmarest, A.G., 1817. Gerboise premiere espece: la grande gerboise *Lepus maximus* Blainv. Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle, 13, 117-119.
- Desmarest, A.G., 1820. Note sur un Mammifere peu connu. *Journal de Physique Chimie Histoire Naturelle et Arts*, 88, 205-211.
- Daz, G.B., Ojeda, R.A., 1999. Kidney structure and allometry of Argentine desert rodents. *Journal of Arid Environments*, 41, 453-461.
- Daz, G.B., Ojeda, R.A., Gallardo, M.H., Giannoni, S.M., 2000. *Tympanoctomys barrerae*. *Mammalian species*, 646, 1-4.
- Dondas, A., Isla, F.I., Carballido, J.L., 2009. Paleocaves exhumed from the Miramar Formation (Ensenadan Stage-age, Pleistocene), Mar del Plata, Argentina. *Quaternary International*, 210, 44–50.
- Ebensperger, L.A., Bozinovic, F., 2000. Energetics and burrowing behaviour in the semifossorial degu *Octodon degus* (Rodentia: Octodontidae). *Journal Zoology*, London, 252, 179-186.
- Ebensperger, L.A., Taraborelli, P., Giannoni, S.M., Hurtado, M.J., Len, C., Bozinovic, F., 2006. Nest and space use in a highland population of the lesser cavy, *Microcavia australis*: implications for its social organization. *Journal of Mammalogy*, 87, 834-840.
- Ekdale, A.A., de Gibert, J.M., 2010. Paleoethologic significance of bioglyphs: Fingerprints of the subterraneans. *Palaios*, 25, 540-545.
- Ekdale, A.A., Bromley, R.G., Pemberton, S., 1984. *Ichnology: The Use of Trace Fossils in Sedimentology and Stratigraphy*. Short Course Notes, 15, 317 p., SEPM (Society for Sedimentary Geology), Tulsa.
- Elissamburu, A., 2004. Anlisis morfomtrico y morfofuncional del esqueleto apendicular de *Paedotherium* (Mammalia, Notoungulata). *Ameghiniana*, 41, 363-380.
- Elissamburu, A., De Santis, L., 2011. Forelimb proportions and fossorial adaptations in the scratch-digging rodent *Ctenomys* (Caviomorpha). *Journal of Mammalogy*, 91, 1313-1321.
- Elissamburu, A., Dondas A., De Santis, L., 2011. Morfometra de las paleocuevas de la "Fm." Chapadmalal y su asignacin a *Actenomys* (Rodentia), *Paedotherium* (Notoungulata) y otros mamferos fsiles hospedantes. *Mastozoologa Neotropical*, 18, 227-238.
- Ellerman, J.R., 1956. The subterranean mammals of the World. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, 35, 11-20.

- Erxleben, J.C.P., 1777. Systema Regni Animalis per classes, ordines, genera, species, varietates, cum synonymia et historia Animalium. Classis 1. Mammalia. Impensis Weygandianis, Leibzig. 636 p.
- Esteban, M., Klappa, C.F., 1983. Subaerial exposure environment. En: Scholle, P.A., Bebout, D.G., Moore, C.H. (Eds), Carbonate Depositional Environments. American Association of Petroleum Geologists, Memoir 33, 1-63.
- Falkingham, P.L., 2012. Acquisition of high resolution three-dimensional models using free, open-source, photogrammetric software. *Palaeontologia Electronica*, 15, 1-15.
- Fariña, R.A., Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., 1998. Body mass estimations in Lujanian (late Pleistocene-early Holocene of South America) mammal megafauna. *Mastozoología Neotropical*, 5, 87-108.
- Fernández, M.E., Vassallo, A.I., Zárate, M., 2000. Functional morphology and palaeobiology of the Pliocene rodent *Actenomys* (Caviomorpha: Octodontidae): the evolution to a subterranean mode of life. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71, 71-90.
- Fidalgo, F., De Francesco, F.O., Pascual, R., 1975. Geología superficial de la llanura bonaerense. Relatorio VI congreso Geológico Argentino, 103-138.
- Fiorelli, L.E., Rochera, S., Martinelli, A.G., Ezcurra, M.D., Hechenleitner, E.M., Ezpeleta, M., 2018. Tetrapod burrows from the Middle–Upper Triassic Chañares Formation (La Rioja, Argentina) and its palaeoecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 496, 85-102.
- Folguera, A., Zárate, M., 2009. La sedimentación neógena continental en el sector extra-andino, Argentina central. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 64, 692-712.
- Folk, R.L., Ward, W.C., 1957. A Study in the significance of grain-size parameters. *Journal of Sedimentary Petrology*, 27, 3-26.
- Frank, H.T., Buchmann, F.S., Gonçalves de Lima, L., Fornari, M., Caron, F., 2012. Cenozoic vertebrate tunnels in southern Brazil. En: Netto R.G.; Carmona, N.B. Tognoli, F.M. (Eds.), *Ichthyology of Latin America: selected papers*, Monografías da Sociedade Brasileira de Paleontología, 2, 141-158.
- Frank, H.T., Lima, L.G., Gerhard, N.P., Caron, F., Buchmann, F.S.C., Fornari, M., Lopes, R.P., 2013. Description and interpretation of Cenozoic vertebrate ichnofossils in Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontología*, 16, 83-96.
- Frank, H.T., Althaus, C.E., Martins Dario, E., Rubbo Tramontina, F., Marquezam Adriano, R., De Lima Almeida, R., 2015. Underground chamber systems excavated by Cenozoic ground sloths in the state of Rio Grande do Sul, Brazil *Revista brasileira de paleontología*, 18, 273-284.
- Frenguelli, J., 1921. Los terrenos de la costa Atlántica. En los alrededores de Miramar y sus correlaciones. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*, XXIV, 325-485.
- Frenguelli, J., 1928. Observaciones geológicas en la región costanera sur de la Provincia de Buenos Aires. Universidad Nacional del Litoral, Facultad de Ciencias de la Educación, *Anales*, 3, 101-130.
- Frey, R.W., 1973. Concepts in the study of biogenic sedimentary structures. *Journal of Sedimentary Petrology*, 43, 6 -19.
- Gámez Vintaned, J.A., Liñán, E., 1996. Revisión de la terminología icnológica en Español. *Revista Española de Paleontología*, 11, 155-176.
- Gallardo, M.H., Sauthier, D.E.U., Ojeda, A.A., Pardiñas, U.F.J., 2009. Discovery of desert-adapted *Tympanoctomys barrerae* in Central Patagonia, Argentina. *Mammalia*, 73, 158-161.
- Gallardo, M.H., Suárez-Villota, E.Y., Nuñez, J.J., Vargas, R.A. Haro, R., Köhler, N., 2013. Phylogenetic analysis and phylogeography of the tetraploid rodent *Tympanoctomys barrerae* (Octodontidae): insights on its origin and the impact of Quaternary climate changes on population dynamics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 108, 453-469.

- Gardner, A. L., 2007. Mammals of South America. Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, and London, United Kingdom, 669 p.
- Gee, C.T., Martin Sander, P., Petzelberger, B.E.M., 2003. A Miocene rodent nut cache in coastal dunes of the Lower Rhine Embayment, Germany. *Paleontology*, 46, 1133-1149.
- Genise, J.F., 1989. Las cuevas de *Actenomys* (Rodentia: Octodontidae) de la Formación Chapadmalal (Plioceno superior) de Mar del Plata y Miramar (Provincia de Buenos Aires). *Ameghiniana*, 26, 33-42.
- Genise, J.F., 2004. Ichnotaxonomy and ichnostratigraphy of chambered trace fossils in palaeosols attributed to coleopterans, ants and termites. *Geological Society, London, Special Publications*, 228, 419–453.
- Genise, J.F., 2017. Ichnoentomology: Insect Traces in Soils and Paleosols. *Topics in Geobiology*, 37, 695 pp., Springer International Publishing, Switzerland.
- Genise, J.F., Farina, J.L., 2012. Ants and xenarthrans involved in a Quaternary food web from Argentina as reflected by their fossil nests and palaeocaves. *Lethaia*, 45, 411-422.
- Genise, J.F., Melchor, R.N., Archangelsky, M., Bala, L.O., Straneck, R., de Valais, S., 2009. Application of neoichnological studies to behavioural and taphonomic interpretation of fossil bird-like tracks from lacustrine settings: The Late Triassic-Early Jurassic? Santo Domingo Formation, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 272, 143-161.
- Genise, J.F., Melchor, R.N., Sánchez, M.V., González, M.G., 2013. *Attaichnus kuenzelii* revisited: A Miocene record of fungus-growing ants from Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 386, 349-363.
- Geoffroy, I., D'Orbigny, A.D., 1833. Cobaye. *Cavia* Linn. *Magasin de Zoologie*, 3 (Classe 1), 1-4.
- Giannoni, S.M., Borghi, C.E., Roig, V.G., 1996. The burrowing behavior of *Ctenomys eremophilus* (Rodentia, Ctenomyidae) in relation with substrate hardness. *Mastozoología Neotropical*, 3, 161-170.
- Giannoni, S.M., Borghi, C.E., Ojeda, R.A., 2000. Feeding behaviour of *Tympanoctomys barrerae*, a rodent specialized in consuming *Atriplex* leaves. *Journal of Arid Environments*, 46, 117-121.
- Gibb, G.C., Condamine, F.L., Kuch, M., Enk, J., Moraes-Barros, N., Superina, M., Poinar, H.N., Delsuc, F., 2016. Shotgun mitogenomics provides a reference phylogenetic framework and timescale for living xenarthrans. *Molecular Biology and Evolution*, 33, 621-642.
- Glennie, K.W., Evamy, B.D., 1968. *Dikaka*: Plants and plant-root structures associated with aeolian sand. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 4, 77-87.
- Gobetz, K.E., 2005. Claw impressions in the walls of modern mole (*Scalopus aquaticus*) tunnels as a means to identify fossil burrows and interpret digging movements. *Ichnos*, 12, 227-231.
- Gobetz, K.E., 2006. Possible burrows of mylagaulids (Rodentia: Aplodontoidea: Mylagaulidae) from the late Miocene (Barstovian) Pawnee Creek Formation of northeastern Colorado. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 237, 119-136.
- Gobetz, K.E., Martin, L.D., 2006. Burrows of a gopher-like rodent, possibly *Gregorymys* (Geomyoidea: Geomyidae: Entoptychtinae), from the early Miocene Harrison Formation, Nebraska. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 237, 305-314.
- Goin, F.J., Montalvo, C.I., Visconti, G., 2000. Los Marsupiales (Mammalia) del Mioceno Superior de la Formación Cerro Azul (provincia de La Pampa, Argentina). *Estudios Geológicos* 56, 101-126.
- Góis, F., González Ruiz, L.R., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, E., 2015. A peculiar new Pampatheriidae (Mammalia: Xenarthra: Cingulata) from the Pleistocene of

- Argentina and Comments on Pamphateriidae Diversity. PLoS ONE 10(6): e0128296.
- González, E.M., Soutullo, A., Altuna, C.A., 2001. The burrow of *Dasyopus hybridus* (Cingulata: Dasypodidae). Acta Theriologica, 46, 53-59.
- Gray, J.E., 1865. Revision of the genera and species of entomophagous Edentata, founded on the examination of the specimens in the British Museum. Proceedings of the Zoological Society of London, 33, 359-386.
- Greegor, D.H., 1974. Comparative ecology and distribution of two species of armadillos, *Chaetophractus vellerosus* and *Dasyopus novemcinctus*. A Dissertation for the Degree of Doctor, Department of Biological Sciences, University of Arizona, 162 p.
- Groenewald, G.H., Welman, J., Mac Eachern, J.A., 2001. Vertebrate Burrow Complexes from the Early Triassic *Cynognathus* Zone (Driekoppen Formation, Beaufort Group) of the Karoo Basin, South Africa. Palaios, 16, 148-160.
- Gunatilaka, A., Mwangi, S., 1987. Continental sabkha pans and associated *nebkhas* in southern Kuwait, Arabian Gulf. En: Frostick, L., Reid, I. (Eds.), Desert Sediments: Ancient and Modern, Geological Society Special Publication, 35, 187-203.
- Hasiotis, S.T., Mitchell, C. E., 1993. A comparison of crayfish burrow morphologies: Triassic and Holocene fossil, paleo- and neo-ichnological evidence, and the identification of their burrowing signatures. Ichnos, 2, 291-314.
- Hembree, D.I., 2016. Using experimental neoichnology and quantitative analyses to improve the interpretation of continental trace fossils. Ichnos, 23, 262-297.
- Hembree, D. I., 2017. Neoichnology of tarantulas (Araneae: Theraphosidae): Criteria for recognizing spider burrows in the fossil record. Palaeontologia Electronica, 20.3.45A: 1-30.
- Hembree, D.I., Hasiotis, S.T., 2006. The identification and interpretation of reptile ichnofossils in paleosols through modern studies. Journal of Sedimentary Research, 76, 575-588.
- Hembree, D.I., Hasiotis, S.T., 2008. Miocene vertebrate and invertebrate burrows defining compound paleosols in the Pawnee Creek Formation, Colorado, USA. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 270, 349-365.
- Hembree, D.I., Martin, L.D., Hasiotis, S.T., 2004. Amphibian burrows and ephemeral ponds of the Lower Permian Speiser Shale, Kansas: evidence for seasonality in the mid-continent. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 203, 127-152.
- Hickman, G.C., 1990. Adaptiveness of tunnel system features in subterranean mammal burrows. En: Nevo, E., Reig, O. (Eds.), Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels. Proceedings of the Fifth International Theriological Congress Roma, 185-210.
- Hunt, R.M.J., Xiang-Xu, X.U.E., Kaufman, J., 1983. Miocene burrows of extinct bear dogs: Indication of early denning behavior of large mammalian carnivores. Science, 221, 364-366.
- INTA, Provincia de La Pampa, Universidad Nacional de La Pampa, 1980. Inventario integrado de los recursos naturales de la provincia de La Pampa. INTA, Buenos Aires, 491 pp.
- Imbellone, P., Teruggi, M., 1988. Sedimentación crotovinica en secuencias cuaternarias bonaerenses. Actas 2da Reunión Argentina de Sedimentología, 125-129, Buenos Aires.
- Imbellone, P., Teruggi, M., Mormeneo, L., 1990. Crotovinas en sedimentos cuaternarios del partido de la Plata. En: Zárate M. (Ed.), Simposio Internacional sobre Loess, 166-172. Mar del Plata.
- Jackson, J.E., Branch, L.C., Villarreal, D., 1996. *Lagostomus maximus*. Mammalian species, 543, 1-6.
- Jakob, C., 1943. El Pichiciego. Un capítulo biogeográfico misterioso de la Argentina. Revista Geográfica Americana 19, 307-314.
- Jarvis, J.U.M., O'Riain, M.J., Bennett, N.C., Sherman, P.W., 1994. Mammalian eusociality: a family affair. Trends in Ecology and Evolution, 9, 47-51.

- Joeckel, R.M., Tucker, S.T., 2013. Exceptionally well preserved latest Miocene (Hemphillian) rodent burrows from the eastern great plains, United States, and a review of the burrows of North American rodents. *Palaios*, 28, 793-824.
- Joffe, J.S., 1949. *Pedology*. 2da edición. Pedology Publications, New Brunswick, 662 p.
- Justo, E.R., 1992. *Ctenomys talarum occidentalis*: una nueva subespecie de tuco-tuco (Rodentia) en La Pampa, Argentina. *Neotrópica*, 38, 35-40.
- Justo, E.R., Montalvo, C.I., De Santis, L.J.M., 1985. Nota sobre la presencia de *Tympanoctomys barrerae* (Lawrence 1941) en La Pampa (Rodentia: Octodontidae). *Historia Natural*, (28), 2.
- Justo, E.R., De Santis, L.J.M., Kin, M.S., 2003. *Ctenomys talarum*. *Mammalian species*, 730, 1-5.
- Kent, D.M., Snell, E., 1994. Vertebrates associated with gopher tortoise burrows in Orange County, Florida. *Florida Field Naturalist*, 22, 8-10.
- Kerr, R., 1792. *The Animal Kingdom or Zoological System of the Celebrated Sir Charles Linnaeus. Class I. Mammalia: Containing a Complete Systematic Description, Arrangement and Nomenclature of all the Known Species and Varieties of the Mammalia, or Animals which give Suck to their Young; Being a Translation of that Part of the Systema Naturae as Lately Published with Great Improvements by Professor Gmelin of Goettingen. Together with Numerous Additions from more Recent Zoological Writers and Illustrated with Copperplates* - A. Strahan, T. Cadell & W. Creech, Edinburgh, 644 p.
- Kin, M.S., Montalvo, C.I., 2016. Evaluación de variables morfológicas externas en tuco tuco (*Ctenomys azarae*, Octodontidae, Ctenomyinae) en La Pampa. XII Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales, resúmenes, 36.
- Kinlaw, A., 1999. A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments. *Journal of Arid Environments*, 41, 127-145.
- Kinlaw, A., 2006. Burrows of semi-fossorial vertebrates in upland communities of central Florida: their architecture, dispersion and ecological consequences. A Dissertation for the Degree of Doctor, University of Florida, 194 p.
- Kinlaw, A., Grasmueck, M., 2012. Evidence for and geomorphologic consequences of a reptilian ecosystem engineer: The burrowing cascade initiated by the Gopher Tortoise. *Geomorphology*, 157-158: 108-121.
- Klappa, C., 1980. Rhizoliths in terrestrial carbonates: classification, recognition, genesis and significance. *Sedimentology*, 27, 613-629.
- Kraglievich, L., 1934. La antigüedad pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron. Imprenta El Siglo Ilustrado Montevideo, Uruguay, 133 p.
- Kraglievich, J.L., 1952. El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar, Prov. de Buenos Aires. *Revista Museo Municipal Ciencias Naturales y Tradicionalista*, Mar del Plata, 1, 8-37.
- Krapovickas, J.M., Tauber, A.A., 2014. El registro Cuaternario de Atos Pampa, localidad clásica de las Sierras Grandes. *Relatorio del XIX Congreso Geológico Argentino*, 1331-1332.
- Krapovickas, V., Ciccioioli, P.L., Mángano, M.G., Marsicano, C.A., Limarino, C.O., 2009. Paleobiology and paleoecology of an arid-semiarid Miocene South American ichnofauna in anastomosed fluvial deposits. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 284, 129-152.
- Krapovickas, V., Mancuso, A.C., Marsicano, C.A., Domnanovich, N.S., Schultz, C.L., 2013. Large tetrapod burrows from the Middle Triassic of Argentina: A behavioural adaptation to seasonal semi-arid climate? *Lethaia*, 46, 154-169.
- Krieg, H., 1929. *Biologische Reisestudien in Südamerika. IX. Gürteltiere. Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 14, 166-190.
- Kruck, W., Helms, F., Geyh, M.A., Suriano, J.M., Marengo, H.G., Pereyra, F., 2011. Late Pleistocene-Holocene History of Chaco-Pampa Sediments in Argentina and Paraguay. *E y G Quaternary Sci. J.*, 60, p 14.

- Krummeck, W.D., Bordy, E.M., 2018. *Reniformichnus katikatii* (new ichnogenus and ichnospecies): Continental vertebrate burrows from the Lower Triassic, main Karoo Basin, South Africa. *Ichnos*, 25, 138-149.
- Kufner, M.B., Chambouleyron, M.B. 1993. Distribución de colonias de *Lagostomus maximus maximus* en relación a variables del hábitat y su impacto en el medio desértico del monte, Argentina. Doñana. *Acta Vertebrata*, 20, 81-87.
- Kubiak, B.B., Maestri, R., de Almeida, T.S., Borges, L.R., Galiano, D., Fornel, R., de Freitas, T.R.O., 2018. Evolution in action: soil hardness influences morphology in a subterranean rodent (Rodentia: Ctenomyidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 125, 766-776.
- Lacey, E.A., Braude, S.H., Wieczorek, J.R., 1997. Burrow sharing by colonial tuco-tucos (*Ctenomys sociabilis*). *Journal Mammal*, 78, 556-562.
- Lawrence, B., 1941. A new species of *Octomys* from Argentina. *Proceedings of the New England Zoological Club*, 18, 43-46.
- Laza, J.H., 1982. Signos de actividad atribuibles a *Atta* (Myrmicidae) en el Mioceno de la Provincia de La Pampa, República Argentina. *Significación paleozoogeográfica. Ameghiniana*, 19, 109-124.
- Laza, J.H., 2006. Dung-beetle fossil brood balls: the ichnogenera *Coprinisphaera* Sauer and *Quirogaichnus* (Coprinisphaeridae). *Ichnos*, 13, 217-235.
- Le Comber, S.C; Spinks, A.C., Bennett, N.C., Jarvis, J.U.M., Faulkes, C.G., 2002. Fractal dimension of African mole-rat burrows. *Canadian Journal of Zoology*, 80, 436-441.
- Lessa, E.P., Vassallo, A.I., Verzi, D.H., Mora, M.S., 2008. Evolution of morphological adaptations for digging in living and extinct ctenomyid and octodontid rodents. *Biological Journal of the Linnean Society*, 95, 267-283.
- Lichtenstein, M., 1823. Beschreibung viele bisher unbekannter Arten von Saeuetieren, Voegeln, Amphibien und Fischen. *Naturh. Anh. Eversmann's Reiser.* 1: 123.
- Lim, H.S., Lee, Y.I., Yi, S., Kim, C.B., Chung, C.H., Lee, H.J., Choi, J.H., 2007. Vertebrate burrows in late Pleistocene paleosols at Korean Palaeolithic sites and their significance as a stratigraphic marker. *Quaternary Research*, 68, 213-219.
- Linnæus, C., 1758. *Systema naturæ per regna tria naturæ, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.* Tomus I. Editio decima, reformata. - pp. [1-4], 1-824. Holmiæ. (Salvius).
- Linares, E., Llambías, E., Latorre, C., 1980. Geología de la Provincia de la Pampa, República Argentina y Geocronología de sus rocas metamórficas y eruptivas. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 35, 87-146.
- Liu, J., Li, L., 2013. Large tetrapod burrows from the Permian Naobaogou Formation of the Daqingshan Area, Nei Mongol, China. *Acta Geologica Sinica - English Edition*, 87, 1501-1507.
- Llanos, A.C., Crespo, J. A., 1952. Ecología de la vizcacha (*Lagostomus maximus maximus* Blainv.) en el nordeste de la Provincia de Entre Ríos. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, 6, 289-378.
- Lopes, R.P., Frank, H.T., Buchmann, F.S.d.C., Caron, F., 2017. *Megaichnus* igen. nov.: Giant paleoburrows attributed to extinct Cenozoic mammals from South America. *Ichnos*, 24, 133-145.
- Lövy, M., Šklíba, J., Hrouzková, E., Dvořáková, V., Nevo, E., Šumbera, R., 2015. Habitat and burrow system characteristics of the blind mole rat *Spalax galili* in an area of supposed sympatric speciation. *PLoS ONE* 10(7): e0133157.
- Luna, F., Antinuchi, D., 2006. Cost of foraging in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*: effect of soil hardness. *Canadian Journal of Zoology*, 84, 661-667.
- Luna, F., Antinuchi, D., 2007. Effect of tunnel inclination on digging energetics in the tuco-tuco, *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae). *Naturwissenschaften*, 94, 100-106.
- Lyman, R.L., 1994. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Machicote, M., Branch, L.C., Villarreal, D., 2004. Burrowing owls and burrowing mammals: are ecosystems engineers interchangeable as facilitators? *Oikos*, 106, 527-535.

- MacLeod, N., 2009. Who is Procrustes and what has he done with my data. *Palaeontological Association Newsletter*, 70, 21-36.
- Major, J.J., 1997. Depositional processes in large-scale debris-flow experiments. *Journal of Geology*, 106, 345-366.
- Mallison, H., Wings, O., 2014. Photogrammetry in paleontology - a practical guide. *Journal of Paleontological Techniques*, 12, 1-31.
- Manera de Bianco, T., Fernicola, J.C., Cruz, L.E., Cardonatto, M.C., Zárate, M., Berbach, L., 2017. Nuevo yacimiento de vertebrados del Cenozoico tardío en Punta Alta, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, Suplemento Resúmenes, 54, 32-33.
- Marengo, L., 2003. Uso de analogías en tafonomía. En: Godoy, L.A. (Ed.), *Problemas del conocimiento en Ingeniería y Geología*, vol.1, p. 19-32, Editorial Universitas, Córdoba.
- Mares, M.A., 1975. South American mammal zoogeography: evidence from convergent evolution in desert rodents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 72, 1702-1706.
- Mares, M.A., 1976. Convergent evolution of desert rodents: multivariate analysis and zoogeographic implications. *Paleobiology*, 2, 39-63.
- Mares, M.A., Ojeda, R.A., 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American Histricognath Rodents. En: Mares, M.A., Genoways, H. H. (Eds.), *Mammalian Biology in South America*, Pymatuning Laboratory of Ecology, Special Publication Series, 6. University of Pittsburgh, Pennsylvania, p. 393-432.
- Mares, M.A., Ojeda, R.A., Borghi, C.E., Giannoni, S.M., Diaz, G.B., Braun, J.K., 1997a. How desert rodents overcome halophytic plant defenses. *Bio Science*, 47, 699-704.
- Mares, M.A., Braun, J.K., Channell, R., 1997b. Ecological observations on the octodontid rodent, *Tympanoctomys barrerae*, in Argentina. *The Southwestern Naturalist*, 42, 488-493.
- Mares, M.A., Braun, J.K., Barquez, R. M., Díaz, M.M., 2000. Two new genera of halophytic desert mammals from isolated salt flats in Argentina. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*, 203, 1-27.
- Martin, L.D., Bennett, D.K., 1977. The burrows of the Miocene beaver *Palaeocastor*, Western Nebraska, U.S.A. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 22, 173-193.
- Martin, A.J., Varricchio, D.J., 2011. Paleoecological utility of insect trace fossils in dinosaur nesting sites of the Two Medicine Formation (Campanian), Choteau, Montana. *Historical Biology*, 23, 15-25.
- McDonald, H.G., Perea, D., 2002. The large Scelidothere *Catonyx tarijensis* (Xenarthra, Mylodontidae) from the Pleistocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22, 677-683.
- McDonough, C.M., De Laney, M.A., Quoc Le, P., Blackmore, M.S., Loughry, W. J., 2000. Burrow characteristics and habitat associations of armadillos in Brazil and the United States of America. *Rev. Biol. Trop.*, 48, 109-120.
- McDonough, C.M., Loughry, W.J., 2008. Behavioral ecology of armadillos. En: Vizcaíno, S. F., Loughry, W. J. (Eds.), *The Biology of Xenarthra*, p. 281-293, Gainesville.
- McNab, B.K., 1980. Energetics and the limits to a temperate distribution in armadillos. *Journal of Mammalogy*, 61, 606-27.
- McNab, B.K., 1985. Energetics, population biology, and distribution of xenarthrans, living and extinct. En: Montgomery, G.G. (Ed.), *The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas*, Smithsonian Institution Press, p. 219-232, Washington, D.C.
- Mehl, A.E., 2011. Sucesiones aluviales del Pleistoceno tardío-Holoceno, Valle de Uco (provincia de Mendoza): inferencias paleoambientales y paleoclimáticas. Tesis Doctoral inédita. Universidad Nacional de La Plata, 355 pp.

- Mehl, A., Tripaldi, A., Zárate, M., 2018. Late Quaternary aeolian and fluvial-aeolian deposits from southwestern Pampas of Argentina, southern South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 511, 280-297.
- Melchor, R.N., Casadío, S., 2000. Descripción de la Hoja Geológica 3766-III "La Reforma" (1:250.000), Provincia de la Pampa. *Boletín del Servicio Geológico Minero Argentino*, 295, 1-70.
- Melchor, R.N., Llambías, E.J., 2004. Descripción de la Hoja Geológica 3766-I "Santa Isabel" (1:250.000), Provincia de La Pampa. *Boletín del Servicio Geológico Minero Argentino*, 344, 1-43.
- Melchor, R.N., Loope, D., 2016. Communal therapsid burrows from interdune facies of the Lower Jurassic Navajo Sandstone, southern Utah, USA. *Ichnia 2016, Fourth International Congress on Ichnology, Indanha-a-Nova (Portugal)*, 6-9 mayo 2016, Abstract Book, 174-175.
- Melchor, R.N., Genise, J.F., Farina, J.L., Sánchez, M.V., Sarzetti, L., Visconti, G., 2010. Large striated burrows from fluvial deposits of the Neogene Vinchina Formation, La Rioja, Argentina: A crab origin suggested by neoichnology and sedimentology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 291, 400-418.
- Melchor, R.N., Genise, J.F., Umazano, A.M., Superina, M., 2012. Pink fairy armadillo meniscate burrows and ichnofabrics from Miocene and Holocene interdune deposits of Argentina: Palaeoenvironmental and palaeoecological significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 350-352, 149-170.
- Melchor, R.N., Umazano, A.M., Perez, M., Krause, J.M., 2016. Endemic bioturbation: distinctive Neogene eolian trace fossil assemblages dominated by large meniscate burrows from Patagonia, Argentina. *Ichnia 2016, Fourth International Congress on Ichnology, Indanha-a-Nova (Portugal)*, Abstract Book: 208-209.
- Merriam, C.H., 1904. New and little known kangaroo rats of the genus *Perodipus*. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 17, 139-146.
- Meyen, F.J.F., 1833. Beiträge zur Zoologie, gesammelt auf einer Reise die Erde. Zweite Abhandlung. Säugethiere. *Nova Acta Physico-Medica, Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Naturae Curiosorum* 16 [por 1832], Pt. 2, 549-610.
- Milne, N., Vizcaíno, S.F., Fernicola, J.C., 2009. A 3D geometric morphometric analysis of digging ability in the extant and fossil cingulate humerus. *Journal of Zoology*, 278, 48-56.
- Miño-Boilini, A.R., Tomassini, R. Oliva, C., Manera de Bianco, T., 2011. Adiciones al conocimiento de *Proscelidodon* Bordas, 1935 (Mammalia, Xenarthra, Scelidotheriinae). *Revista Brasileira de Paleontología*, 14, 269-278.
- Modesto, S.P., Botha-Brink, J., 2010. A burrow cast with *Lystrosaurus* skeletal remains from the Lower Triassic of South Africa. *Palaios*, 25, 274-281.
- Molina, G.I., 1782. Saggio sulla storia naturale del Chili. Stamperia di Santo Tommaso d'Aquino, Bologna, Italia, 368 p.
- Montalvo, C.I., Casadío, S., 1988. Presencia del género *Palaeoctodon* (Rodentia, Octodontidae) en el Huayqueriense (Mioceno tardío) de la Provincia de La Pampa. *Ameghiniana*, 25, 111-114.
- Montalvo, C.I., Visconti, G., Pugener, L., Cardonatto, M.C., 1995. Mamíferos huayquerienses (Mioceno tardío) de la Laguna Chillhué (Provincia de La Pampa). *Actas de las IV Jornadas Geológicas y Geofísicas Bonaerenses*, 1, 73-79.
- Montalvo, C.I., Cardonatto, M.C., Visconti, G., Verzi, D., Vucetich, M.G., 1996. Vertebrados de la Formación Cerro Azul (Mioceno tardío) del Valle de Quehué, provincia de La Pampa, Argentina. *Actas de las VI Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales, Santa Rosa*. 159-165.
- Montalvo, C.I., Melchor, R.N., Visconti, G., Cerdeño, E., 2008. Vertebrate taphonomy in loess-paleosol deposits: a case study from the Late Miocene of central Argentina. *Geobios*, 41, 133-143.

- Montalvo, C.I., Zárata, M.A., Bargo, M.S., Mehl, A., 2013. Registro faunístico y paleoambientes del Cuaternario tardío, provincia de La Pampa, Argentina. *Ameghiniana*, 50, 554-570.
- Montalvo, C.I., Fernández, F.J., Bargo, M.S., Tomassini, R.L., Mehl, A., 2017. First record of a Late Holocene fauna associated with an ephemeral fluvial sequence in La Pampa Province, Argentina. *Taphonomy and paleoenvironment. Journal of South American Earth Sciences*, 76, 225-237.
- Montalvo, C.I., Tomassini, R.L., Sostillo, R., Cerdeño, E., Verzi, D.H., Visconti, G., Folguera, A., Schmidt, G.I. 2019. A Chasicuan (Late Miocene) vertebrate assemblage from Cerro Azul Formation, central Argentina. Geomorphological and biochronological considerations. *Journal of South American Earth Sciences*, 95, 102218.
- Nevo, E., 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, 269-308.
- Nevo, E., 2007. Mosaic evolution of subterranean mammals: tinkering, regression, progression, and global convergence. En: Begall, S. Burda, H. Schleich, C.E. (Eds.), *Subterranean Rodents: News From Underground*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 375-388.
- Nowak, R.M., 1999. *Walker's mammals on the word*. 6ª edición. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- O'Geen, A.T., McDaniel, P.A., Busacca, A.J., 2002. Cicada burrows as indicators of paleosols in the inland Pacific Northwest. *Soil Science Society of America Journal*, 66, 1584-1586.
- Ojeda, A.A., 2010. Phylogeography and genetic variation in the South American rodent *Tympanoctomys barrerae* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Mammalogy*, 91, 302-313.
- Ojeda, R.A., Tabeni, S., 2009. The mammals of the Monte Desert revisited. *Journal of Arid Environments*, 73, 173-181.
- Ojeda, R.A., Gonnet, J.M., Borghi, C.E., Giannoni, S.M., Campos, C.M., Diaz, G.B., 1996. Ecological observations of the red vizcacha rat *Tympanoctomys barrerae* in desert habitats of Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 3, 183-191.
- Ojeda, R.A., Borghi, C.E., Díaz, G.B., Giannoni, S.M., Mares, M.A., Braun, J.K., 1999. Evolutionary convergence of the highly adapted desert rodent *Tympanoctomys barrerae* (Octodontidae). *Journal of Arid Environments*, 41, 443-452.
- Ojeda, A.A., Gallardo, M.H., Mondaca, F., Ojeda, R.A., 2007. Nuevos registros de la rata vizcacha colorada, *Tympanoctomys barrerae* (Rodentia, Octodontidae) para las provincias de San Juan, Neuquén y La Pampa, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 14, 267-270.
- Ojeda, A.A., Novillo, A., Ojeda, R. A., Roig-Juñent, S., 2012. Geographical distribution and ecological diversification of South American octodontid rodents. *Journal of Zoology*, 289, 285-293.
- Ojeda, A.A., Tarquino-Carbonell, A., Vélez, L.M., Ojeda, R.A., 2018. *Tympanoctomys*: 75 años de historia. Estado actual del conocimiento del género. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 20, 109-122.
- Olivares, A.I., Verzi, D.H., Vucetich, M.G., 2012. Definición del género *Eumysops* Ameghino, 1888 (Rodentia, Echimyidae) y sistemática de las especies del Plioceno temprano de la Argentina central. *Ameghiniana*, 49, 198-216.
- Ortiz Jaureguizar, E., 1998. Paleoecología y evolución de la fauna de mamíferos de América del Sur durante la "Edad de las Planicies Australes" (Mioceno superior-Plioceno superior). *Estudios Geológicos*, 54, 161-169.
- Patiño, S., Pérez Zepa, J., Fariña, R.I., 2019. Finite element and morphological analysis in extant mammals' claws and quaternary sloths' ungual phalanges, *Historical Biology*, DOI: 10.1080/08912963.2019.1664504.
- Patterson, B., Pascual, R., 1972. The fossil mammal fauna of South America. En: Keast, A., Erk, C., Glass, B. (Eds.), *Evolution, Mammals and Southern Continents*, State University New York Press, 247-309.

- Pearson, P., Christie, M. I., 1985. Los tuco-tucos (género *Ctenomys*) de los Parques Nacionales Lanín y Nahuel Huapi, Argentina. *Historia Natural*, 5, 337-343.
- Perea, D., 2005. *Pseudoplohophorus absolutus* n. sp. (Xenarthra, Glyptodontidae), variabilidad en Sclerocalyptinae y redefinición de una biozona del Mioceno Superior de Uruguay. *Ameghiniana*, 42, 175-190.
- Pérez, M.J., Barquez, R.M., Díaz, M.M., 2017. Morphology of the limbs in the semi-fossorial desert rodent species of *Tympanoctomys* (Octodontidae, Rodentia). *ZooKeys*, 710, 77-96.
- Pietsch, D., 2013. Krotovinas - soil archives of steppe landscape history. *Catena*, 104, 257-264.
- Platt, S.G., Rainwater, T.R., Brewer, S.W., 2004. Aspects of the burrowing ecology of nine-banded armadillos in northern Belize. *Mammalian Biology*, 69, 217-224.
- Ponomarenko, D., Ponomarenko, E., 2019. Describing krotovinas: A contribution to methodology and interpretation. *Quaternary International*, 502, 238-245.
- Poppe, L.J., Paskevich, V.F., Hathaway, J.C., Blackwood, D.S., 2001. A Laboratory Manual for X-Ray Powder Diffraction. U.S. Geological Survey Open-File Report 01-041 (<https://pubs.usgs.gov/of/2001/of01-041/index.htm>)
- Prado, J.L., Chiesa, J., Tognelli, G., Cerdano, E., Strasser, E., 1998. Los mamíferos de la Formación Río Quinto (Plioceno), provincia de San Luis (Argentina). Aspectos bioestratigráficos, zoogeográficos y paleoambientales. *Estudios Geológicos*, 54, 153-160.
- Prina, A., Mariani, D., Saravia, V., 2014. Ecología para todos. Plantas de La Pampa. Subsecretaría de Ecología de la provincia de La Pampa, 5, 52 p.
- Pujos, F., Candela, A., Galli, C.I., Coira, B.L., Reguero, M.A., De los Reyes, M., Abello, M.A., 2012. The Scelidotheriine *Proscelidodon* (Xenarthra: Mylodontidae) from the Late Miocene of Maimará (Northwestern Argentina, Jujuy Province). *Ameghiniana*, 49, 668-674.
- Quintana, C.A., 1992. Estructura interna de una paleocueva, posiblemente de un Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Pleistoceno de Mar del Plata (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Ameghiniana*, 29, 87-91.
- Quintana, C.A., 1996. Diversidad del roedor *Microcavia* (Caviomorpha, Caviidae) de América del Sur. *Mastozoología Neotropical*, 3, 63-86.
- Rafuse, D.J., Kaufmann, C.A., Gutiérrez, M.A., González, M.E., Scheifler, N.A., Álvarez, M.C., Massigoge, A., 2017. Taphonomy of modern communal burrow systems of the plains vizcacha (*Lagostomus maximus*, Chinchillidae) in the Pampas region of Argentina: implications for the fossil record. *Historical Biology*, 1-17.
- Raisanen, D.C.W., Hasiotis, S.T., 2018. New ichnotaxa of vertebrate burrows from the Salt Wash Member, Upper Jurassic Morrison Formation, south-eastern Utah (USA). *Annales Societatis Geologorum Poloniae* 88, 181 - 202.
- Redford, K.H., Eisenberg, J.F., 1992. Mammals of the Neotropics, Volume 2: The Southern Cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay, 52-68. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Reguero, M.A., Candela, A.M., Cassini, G., 2010. Hypsodonty and Body Size in rodent-like notoungulates. En: Madden, R.; Carlini, A.A.; Vucetich, M.G.; Kay, R. (Eds.), *The Paleontology of Gran Barranca: Evolution and Environmental Change through the Middle Cenozoic of Patagonia*, Cambridge University Press: 362-371. New York.
- Retallack, G.J., 1988. Field recognition of paleosols. En: Reinhardt, J., Sigleo, W. R. (Eds.), *Paleosols and Weathering Through Geologic Time - Principles and Applications*, pp. 1-20, Geological Society of America, Boulder.
- Retallack, G., 1990. *Soils of the past. An introduction to paleopedology*. Unwin Hyman, Boston. 520 p.
- Reichman, O.J., Smith, S.C., 1990. Burrows and burrowing behavior by mammals. *Current Mammalogy*, 2, 197-244.
- Riese, D.J., Hasiotis, S.T., Odier, G.P., 2011. Synapsid burrows and associated trace fossils in the Lower Jurassic Navajo Sandstone, Southeastern Utah, U.S.A.

- indicates a diverse community living in a wet desert ecosystem. *Journal of Sedimentary Research*, 81, 299-325.
- Roig, F.A., Roig-Juñent, S., Corbalán, V., 2009. Biogeography of the Monte Desert. *Journal of Arid Environments*, 73, 164-172.
- Rood, J.P., 1970. Ecology and social behavior of the desert cavy (*Microcavia australis*). *American Midland Naturalist*, 83, 415-454.
- Rood, J.P., 1972. Ecological and behavioural comparisons of three genera of Argentine cavies. *Animal Behaviour Monograph* 5, 1-83.
- Rosi, M.I., Cona, M.I., Puig, S., Videla, F., Roig, V.G., 1996. Size and structure of burrow systems of the fossorial rodent *Ctenomys mendocinus* in the piedmont of Mendoza province, Argentina. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 61, 352–364.
- Ruiz Aravena, M.I.A., 2012. Distribución espacial de las estrategias de forrajeo del armadillo *Chaetophractus villosus* (Desmarest 1804), en la Patagonia chilena. Tesis de grado inédita. Universidad Austral de Chile, Valdivia, 23 p.
- Rusconi, C., 1934. Una nueva subespecie de tuco-tuco viviente. *Revista Chilena de Historia Natural*, 38, 108-110.
- Sarzetti, L., Genise, J.F., 2011. Predation of soil-nesting *Centris muralis* (Insecta: Apidae) by armadillos (*Zaedyus pichiy*) (Mammalia: Cingulata) in La Rioja Province, Northwestern Argentina. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 84, 179-183.
- Sawyer, C.F., Brinkman, D.C., Walker, V.D., Covington, T.D., Stienstraw, E.A., 2012. The zoogeomorphic characteristics of burrows and burrowing by nine-banded armadillos (*Dasypus novemcinctus*). *Geomorphology*, 157, 122-130.
- Schmeisser, R.L., Loope, D.B., Wedin, D.A., 2009. Clues to Medieval destabilization of the Nebraska Sand Hills, USA, from ancient pocket gopher burrows. *Palaios*, 24, 809-817.
- Schleich C.E., Antenucci D.C., 2009. Sound transmission and burrow characteristics of the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Ctenomyidae). *Acta Theriologica*, 54, 165-170.
- Scillato Yané, G.J., 1982. Los Dasypodidae (Mammalia, Edentata) del Plioceno y Pleistoceno de la Argentina: La Plata, Argentina, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Tesis Doctoral, 159 p.
- Scillato Yané, G.J., Krmpotic, C.M., Esteban, G.I., 2010. The species of genus *Chasicotatus* Scillato-Yané (Eutatini, Dasypodidae). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27, 43-55.
- Scillato Yané, G., Góis, F., Zurita, A.E., Carlini, A., González Ruiz, L., Krmpotic, C., Oliva, C., Zamorano, M., 2013. Los Cingulata (Mammalia, Xenarthra) del "Conglomerado osífero" (Mioceno Tardío) de la Formación Ituzaingó de Entre Ríos, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial*, 14, 118-134.
- Scognamillo, D.G., 1993. Estructura de las cuevas de *Actenomys* (Rodentia: Octodontidae) de la Aloformación Playa San Carlos, Plioceno tardío (Barranca de los Lobos, Pdo. Gral. Pueyrredón): significado paleoecológico y estratigráfico. Tesis de grado, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 32 p.
- Seilacher, A., 2007. Trace fossil analysis. Berlin: Springer, 226 p.
- Shimer, H.W., 1903. Adaptations to aquatic, arboreal, fossorial and cursorial habits in mammals. III. Fossorial adaptations. *American Naturalist*, 37, 819-825.
- Shockey, B.J., Croft, D.A., Anaya, F., 2007. Analysis of function in the absence of extant functional homologues: a case study using Mesotheriid Notoungulates (Mammalia). *Paleobiology*, 33, 227-247.
- Sidor, C.A., Miller, M.F., Isbell, J.L., 2008. Tetrapod burrows from the Triassic of Antarctica. *Journal Vertebrate Paleontology*, 28, 277-284.
- Siegenthaler, G.B., Tiranti, S.I., Fiorucci, E.A., 2004. Relevamiento de los Vertebrados de la Provincia de La Pampa, Primera Edición. Gobierno de La Pampa, Santa Rosa.
- Simpson, E.L., Hilbert-Wolf, H.L., Wizevich, M.C., Tindall, S.E., Fasinski, B.R., Storm, L.P., Needle, M.D., 2010. Predatory digging behavior by dinosaurs. *Geology*, 38, 699-702.

- Slice, D.E., Bookstein, F.L., Marcus, L.F., Rohlf, F.J., 2008. A glossary for geometric morphometrics. Available at [http:// life.bio.sunysb.edu/ morph/](http://life.bio.sunysb.edu/morph/)
- Smith, R., 1987. Helical burrow casts of therapsid origin from the Beaufort Group (Permian) of South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 60, 155-170.
- Smith, G.A., Lowe, D.R., 1991. Lahars: Volcano-hydrologic events and deposition in the debris flow—hyperconcentrated flow continuum. En: Fisher, R.V., Smith, G.A. (Eds.), *Sedimentation in Volcanic Settings*. SEPM Society for Sedimentary Geology, 59-70.
- Smith, J.J., Hasiotis, S.T., Kraus, M.J., Woody, D.T., 2008. *Naktodemasis bowni*: New ichnogenus and ichnospecies for adhesive meniscate burrows (AMB), and paleoenvironmental implications, Paleogene Willwood Formation, Bighorn Basin, Wyoming. *Journal of Paleontology*, 82, 267-278.
- Smith, J.J., Platt, B.F., Ludvigson, G.A., Thomasson, J.R., 2011. Ant-nest ichnofossils in honeycomb calcretes, Neogene Ogallala Formation, High Plains region of western Kansas, U.S.A. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 308, 383–394.
- Soibelzon, E., Miño-Boilini, A.R., Zurita, A.E., Krmpotic, C.M., 2010. Los Xenarthra (Mammalia) del Ensenadense (Pleistoceno inferior a medio) de la Región Pampeana (Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27, 449-469.
- Soibelzon, L.H., Zamorano, M., Scillato-Yané, G.J., Piazza, D., Rodríguez, S., Soibelzon, E., Tonni, E.P., Cristóbal, J.S., Beilinson, E., 2012. A large glyptodontidae in the early Holocene of the Pampean Region, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 15, 105-112.
- Sostillo, R., Montalvo, C.I., Verzi, D.H., 2014: A new species of *Reigechimys* (Rodentia, Echimyidae) from the Late Miocene of central Argentina. It's bearing on the evolutionary interpretation of this peculiar echimyid lineage. *Ameghiniana*, 51, 284-294.
- Sostillo, R., Montalvo C.I., Cardonatto, M.C., 2016. El registro de vertebrados miocenos en Salinas Grandes de Hidalgo, La Pampa, Argentina. XII Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales. Santa Rosa, La Pampa, Argentina, Resúmenes (CD): 69.
- Sostillo, R., Cerdeño, E., Montalvo, C.I., 2017. Taxonomic implications from a large sample of *Tremacyllus* (Hegetotheriidae: Pachyrukhinae) from the late Miocene Cerro Azul Formation of La Pampa, Argentina. *Ameghiniana*, 55, 407-422.
- Steibel, P. E., Troiani, H.O., 1996. Nombres vulgares de las plantas de La Pampa. *Revista Facultad de Agronomía. Universidad Nacional La Pampa*, 9, 81-100.
- Suárez-Villota, E.Y., González-Wevar, C.A., Gallardo, M.H., Vásquez, R.A., Poulin, E., 2016. Filling phylogenetic gaps and the biogeographic relationships of the Octodontidae (Mammalia: Hystricognathi). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 105, 96-101.
- Superina, M., 2011. Husbandry of a pink fairy armadillo (*Chlamyphorus truncatus*): Case study of a cryptic and little known species in captivity. *Zoo Biology*, 30, 225-231.
- Superina, M., Abba, A.M., 2014. *Zaedyus pichiy* (Cingulata: Dasypodidae). *Mammalian Species*, 46 (905), 1–10.
- Superina, M., Loughry, W.J., 2012. Life on the Half-Shell: Consequences of a Carapace in the Evolution of Armadillos (Xenarthra: Cingulata). *Journal of Mammalian Evolution*, 19, 217-224.
- Superina, M., Pagnutti, N., Abba, A.M., 2014. What do we know about armadillos? An analysis of four centuries of knowledge about a group of South American mammals, with emphasis on their conservation. *Mammal Review*, 44,69-80.
- Taber, A.B., 1987. The behavioural ecology of the mara: *Dolichotis patagonum*. Tesis doctoral inedita, University of Oxford, Oxford. 211 p.
- Taraborelli, P., 2009. Is communal burrowing or burrow sharing a benefit of group living in the lesser cavy *Microcavia australis*? *Acta Theriologica*, 54, 249-258.

- Taraborelli, P., Sassi, P., Giannoni, S.M., 2007. Registro morfo-ecológico de *Microcavia australis* (Caviidae, Rodentia) en la Puna de la provincia de San Juan, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 14, 107-112.
- Taraborelli, P., Borruel, N., Sandobal, A.J., Giannoni, S., 2009. Influence of biotic and abiotic factors on the structure of burrows of the cavy *Microcavia australis*. *Mastozoología Neotropical*, 16, 411-421.
- Tauber, A., Krapovickas, J., Haro, A., Bárcena, G., 2014. Paleoambiente sedimentario cuaternario en el área de Corralito, Córdoba, Argentina. XIX Congreso Geológico Argentino, 51-52.
- Teta, P., Pereira, J.A., Fracassi, N.G., 2009. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) del Parque Nacional Lihué Calel, La Pampa, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 16, 183-198.
- Teta, P., Pardiñas, U.F.J. Sauthier, D.E.U., Gallardo, M.H., 2014. A new species of the tetraploid vizcacha rat *Tympanoctomys* (Caviomorpha, Octodontidae) from central Patagonia, Argentina. *Journal of Mammalogy*, 95, 60-71.
- Thomas, O., 1898. On new small mammals from the Neotropical region. *Annals and Magazine of Natural History*, 18, 301-314.
- Thomas, O., 1900. Descriptions of new rodents from Western South America. *The Annals and magazine of natural history; zoology, botany, and geology*, 6, 294-302.
- Thomas, O., 1903. New species of *Oxymycterus*, *Thrichomys*, and *Ctenomys* from S. America. *Annals and Magazine of Natural History, Series 7*, 11, 226-229.
- Thomas, D.S.G., Tsoar, H., 1990. The geomorphological role of vegetation in desert dune systems. En: *Vegetation and Erosion*, New York: John Wiley and Sons, 471-489.
- Tiranti, S.I., Dyzenchouz, F.J., Hasson, E.R., Massarini, A.I., 2005. Evolutionary and systematic relationships among tuco-tucos of the *Ctenomys pundti* complex (Rodentia: Octodontidae): a cytogenetic and morphological approach. *Mammalia*, 69, 69-80.
- Tobin, R.J., 2004. Ichnology of a late Pleistocene ichnofabric, Nebraska, USA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 215, 111-123.
- Tognelli, M.F., Campos, C.M., Ojeda, R.A., Roig, V.G., 1995. Is *Microcavia australis* (Rodentia: Caviidae) associated with a particular plant structure in the Monte desert of Argentina? *Mammalia*, 59, 327-333.
- Tognelli, M.F., Campos, C.M., Ojeda, R.A., 2001. *Microcavia australis*. *Mammalian Species*, 648, 1-4.
- Tomassini, R.L., 2012. Estudio tafonómico y bioestratigráfico de los vertebrados de la Formación Monte Hermoso (Plioceno) en su localidad tipo, provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Sur, 300 p.
- Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., 2013. Taphonomic modes on fluvial deposits of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene), Buenos Aires province, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 369, 282-294.
- Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., Deschamps, C.M., Manera, T., 2013. Biostratigraphy and biochronology of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene) at its type locality, Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 48, 31-42.
- Tomassini, R.L., Montalvo, C.I., Beilinson, E., Deschamps, C.M., Garrone, M.C., Gasparini, G.M., Zárate, M.A., Rabassa, J., Ruella, A., Tonni, E.P., 2017. Microvertebrates preserved in mammal burrows from the Holocene of the Argentine Pampas: a taphonomic and paleoecological approach. *Historical Biology*, 29, 63-75.
- Tonni, E.P., Prado, J., Fidalgo, F., Laza, J., 1992. El Piso/Edad Montehermosense (Plioceno) y sus mamíferos. III Jornadas Geológicas Bonaerenses, pp. 113-118.
- Torres, M.R., Borghi, C.L., Giannoni, S.M., Pattini, A., 2003. Portal orientation and architecture of burrows in *Tympanoctomys barrerae* (Rodentia, Octodontidae). *Journal of Mammalogy*, 84, 541-546.
- Torres, R., Abba, A.M., Superina, M., 2015. Climate fluctuations as a cause of rarity in fairy armadillos. *Mammalian Biology*, 80, 452-458.

- Torres-Mura, J.G., Lemus, M., Contreras, L.C., 1989. Herbivorous specialization of the South American desert rodent *Tympanoctomys barrerae*. *Journal of Mammalogy*, 70, 646-648.
- Tripaldi, A., Zárate, M.A., Forman, S.L., Badger, T., Doyle, M.E., Ciccioli, P., 2013. Geological evidence for a drought episode in the western Pampas (Argentina, South America) during the early-mid 20th century. *Holocene*, 23, 1731-1746.
- Troiani, H.O., Steibel, P.E., 2008. Reconocimiento de malezas. Región subhúmeda y semiárida pampeana. Facultad de Agronomía UNLPam y CIALP. CD.
- Ugolini, F.C., Edmonds, R.L., 1983. Soil biology. En: Wilding, L., Smeck, N., Hall, G. (Eds.), *Pedogenesis and Soil Taxonomy. I: Concepts and Interactions*. Elsevier Science Publishers, Amsterdam, The Netherlands, 193-231.
- Urrutia, J.J., Montalvo, C.I., Scillato Yané, G.J., 2008. Dasypodidae (Xenarthra, Cingulata) de la Formación Cerro Azul (Mioceno tardío) de la provincia de La Pampa, Argentina. *Ameghiniana*, 45, 289-302.
- Vassallo, A.I., 1998. Functional morphology, comparative behavior, and adaptation in two sympatric subterranean rodent genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Octodontidae). *Journal of Zoology*, 244, 415-427.
- Vassallo, A.I., Becerra, F., 2012. Los ocultos del infiernillo. *Ciencia hoy*, 22, 31-38.
- Vassallo, A.I., Echeverría, A.I., 2009. Evolution of Brain Size in a Highly Diversifying Lineage of Subterranean Rodent Genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Ctenomyidae). *Brain Behavior Evolution*, 73, 138-149.
- Vepraskas, M.J., Wilding, L.P., 1983. Deeply weathered soils in the Texas Coastal Plain. *Soil Science Society of America Journal*, 47, 293-300.
- Verzi, D.H., 2002. Patrones de evolución morfológica en Ctenomyinae (Rodentia, Octodontidae). *Mastozoología Neotropical*, 9, 309-328.
- Verzi, D.H., 2008. Phylogeny and adaptive diversity of rodents of the family Ctenomyidae (Caviomorpha): delimiting lineages and genera in the fossil record. *Journal of Zoology*, 274, 386-394.
- Verzi, D.H., Montalvo, C.I., 2008. The oldest South American Cricetidae (Rodentia) and Mustelidae (Carnivora): late Miocene faunal turnover in central Argentina and the Great American Biotic Interchange. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 267, 284-291.
- Verzi, D.H., Montalvo, C.I., Vucetich, M.G., 1999. Afinidades y significado evolutivo de *Neophanomys biplicatus* (Rodentia Octodontidae) del Mioceno tardío-Plioceno temprano de Argentina. *Ameghiniana*, 36, 83-90.
- Verzi, D.H., Tonni, E.P., Scaglia, O.A., San Cristobal, J.A., 2002. The fossil record of the desert-adapted South American rodent *Tympanoctomys* (Rodentia, Octodontidae). Paleoenvironmental and biogeographic significance. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 179, 149-158.
- Verzi, D.H., Montalvo, C.I., Tiranti, S.I., 2003. Un nuevo *Xenodontomys* (Rodentia, Octodontidae) del Mioceno tardío de La Pampa, Argentina. Patrón evolutivo y bioestratigrafía. *Ameghiniana*, 40, 229-238.
- Verzi, D.H., Montalvo, C.I., Deschamps, C.M., 2008. Biochronology and biostratigraphy of the Upper Miocene of central Argentina: evidence from rodents and taphonomy. *Geobios*, 41, 145-155.
- Verzi, D.H., Olivares, A.I., Morgan, C.C., 2010. The oldest South American tucu-tucu (late Pliocene, northwestern Argentina) and the boundaries of the genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae). *Mammalian Biology*, 75, 243-252.
- Vieytes, E.C., Morgan, C.C., Verzi, D.H., 2007. Adaptive diversity of incisor enamel microstructure in South American burrowing rodents (Family Ctenomyidae, Caviomorpha). *Journal of Anatomy*, 211, 296-302.
- Vincon, S.G., 2010. Conociendo los tucu tucos. *Carpeta Técnica, Medio Ambiente, EEA INTA Esquel, Chubut*, (14), 1-5.
- Visconti, G., Melchor, R.N., Montalvo, C.I., Umazano, A. M., de Elorriaga, E.E., 2010. Análisis litoestratigráfico de la Formación Cerro Azul (Mioceno Superior) en la

- provincia de La Pampa, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 67, 257-265.
- Vizcaíno, S.F., Fariña, R.A., 1999. On the flight capabilities and distribution of the giant Miocene bird *Argentavis magnificens* (Teratornithidae). *Lethaia*, 32, 271-278.
- Vizcaíno, S.F., Fariña, R.A., Mazzetta, G.V., 1999. Ulnar dimensions and fossoriality in armadillos. *Acta Theriologica*, 44, 309-320.
- Vizcaíno, S.F., Zárate, M., Bargo, M.S., Dondas, A., 2001. Pleistocene burrows in the Mar del Plata area (Argentina) and their probable builders. *Acta Paleontológica Polonica*, 46, 289-301.
- Vizcaíno, S.F., Milne, N., 2002. Structure and function in armadillo limbs (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). *Journal of Zoology*, 257, 117-127.
- Vizcaíno, S.F., Blanco, R.E., Bender, J.B., Milne, N., 2011. Proportions and function of the limbs of glyptodonts. *Lethaia*, 44, 93-101.
- Vizcaíno, S.F., Cassini, G.H., Toledo, N., Bargo, M.S., 2012. On the evolution of large size in mammalian herbivores of Cenozoic faunas of Southern South America. En: Patterson, J., Costa, L. (Eds.), *Bones, Clones, and Biomes. The History and Geography of Recent Neotropical Mammals*. The University of Chicago Press, Chicago, 76-101.
- Vizcaíno, S., Fernicola, J., Bargo, M., 2012. Paleobiology of Santacrucian glyptodonts and armadillos (Xenarthra, Cingulata). En: Vizcaíno S., Kay, R., Bargo M. (Eds.), *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. pp. 194-215. Cambridge: Cambridge University Press.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Cassini, G.H., Toledo, N., 2016. Forma y Función en Paleobiología de Vertebrados. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata. La Plata, 267 p.
- Vogt, T., Carballo, O.C., Calmels, A.P., 1999. Un esbozo de explicación de la génesis de las toscas de la meseta de La Pampa. 1° Congreso Argentino de Cuaternario y Geomorfología, Actas: 195-205.
- Voorhies, M.R., 1975. Vertebrate burrows. En: Frey, R.W. (Ed.), *The study of trace fossils*. New York: 325-350.
- Ward, J.D., 1988. Eolian, fluvial and pan (playa) facies of the Tertiary Tsondab Sandstone Formation in the central Namib Desert, Namibia. *Sedimentary Geology*, 55, 143-162.
- Wei, W., Zhang, W., 2018. Architecture characteristics of burrow system of plateau pika, *Ochotona curzoniae*. *Pakistan Journal of Zoology*, 50, 311-316.
- Wetzel, R.M., 1985. Taxonomy and distribution of armadillos, Dasypodidae. En: Montgomery, G.G. (Ed.), *The Evolution and Ecology of Armadillos, Sloths and Vermilinguas*. Smithsonian Institution Press, Washington and London, 23-46.
- Wilkins, K.T., Heather, R.R., 2007. Comparative analysis of burrow systems of seven species of pocket gophers (Rodentia: Geomyidae). *The Southwestern Naturalist*, 52, 83-88.
- Woodruff, D.C., Varricchio, D.J., 2011. Experimental modeling of a possible *Oryctodromeus cubicularis* (Dinosauria) burrow. *Palaios*, 26, 140-151.
- Wu, N.C., Alton, L.A., Clemente, C.J., Kearney, M.R., White, C.R., 2015. Morphology and burrowing energetics of semi-fossorial skinks (*Liopholis* spp.). *The Journal of Experimental Biology*, 218, 2416-2426.
- Xing, L., Peng, G., Klein, H., Ye, Y., Jiang, S., Burns, M.E., Ran, H., 2017. Middle Jurassic tetrapod burrows preserved in association with the large sauropod *Omeisaurus jiaoi* from the Sichuan Basin, China. *Historical Biology*, 29, 931-936.
- Zamorano, M., 2012. Los Panochthini (Xenarthra, Glyptodontidae): Sistemática y Evolución. Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales. Facultad de Ciencias Naturales y Museo Universidad Nacional de La Plata, 219 p.
- Zamorano, M., Scillato-Yané, G.J., González Ruiz, L.R., Zurita, A.E., 2011. Revisión de los géneros *Nopachtus* Ameghino y *Phlyctaenopyga* Cabrera (Xenarthra, Glyptodontidae, Hoplophorinae) del Mioceno tardío y Plioceno de Argentina.

- Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", 13, 59-68.
- Zárate, M.A., Fasano, J.L., 1989. The Plio-Pleistocene record of the central eastern Pampas, Buenos Aires province, Argentina: The Chapadmalal case study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 72, 27-52.
- Zárate, M.A., Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F., Dondas, A., Scaglia, O., 1998. Estructuras biogénicas en el Cenozoico tardío de Mar del Plata (Argentina) atribuibles a grandes mamíferos. *Revista Asociación Argentina de Sedimentología*, 5, 95-103.
- Zavala, C., 1993. Estratigrafía de la localidad de Farola Monte Hermoso (Plioceno-Reciente) de la provincia de Buenos Aires. XII Congreso Geológico Argentino y II Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Asociación Geológica Argentina, Actas, 2, 228-235.
- Zavala, C., Navarro, E., 1993. Depósitos fluviales en la Formación Monte Hermoso (Plioceno inferior- medio). Provincia de Buenos Aires. 12° Congreso Geológico Argentino and 2° Congreso de Exploración de Hidrocarburos, Asociación Geológica Argentina, Mendoza, 1, 236-244.
- Zetti, J., 1964. El hallazgo de un Megatheriidae en el 'médano invasor' del SW de Toay, Provincia de La Pampa. *Ameghiniana*, 3, 257-265.
- Zimmerman, J.W., 1990. Burrow characteristics of the nine-banded armadillo, *Dasypus novemcinctus*. *Southwestern Naturalist*, 35, 226-27.
- Zurita, A.E., Oliva, C., Dondas, A., Soibelzon, E., Isla, F.I., 2011. El registro más completo de un Hoplophorini (Xenarthra: Glyptodontidae) para los Pisos/Edades Chapadmalalense-Marplatense (Plioceno tardío-Pleistoceno temprano). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 13, 69-75.

## **APÉNDICES**

**NEOICNOLOGÍA DE CUEVAS DE MAMÍFEROS Y SU APLICACIÓN A LA  
INTERPRETACIÓN DE EJEMPLOS FÓSILES.**

# APÉNDICE 1: DATOS DE CUEVAS ACTUALES

## Referencias

Medidas lineales en milímetros y de ángulos en grados.

**AT1/AT2/AT3/AT4:** anchura de traza 1 a 4

**AngE:** ángulo del set de trazas con el eje del túnel en grados

**AngS:** ángulo entre sets de trazas en grados

**ar:** ángulo de bifurcación

**AS:** ancho de sets

**Co:** complejidad

**Dh:** diámetro horizontal

**Dv:** diámetro vertical

**IDR:** relación Dv/Dh

**Incl:** inclinación en grados

**L:** longitud del elemento considerado

**Lc:** longitud curva

**Lr:** longitud recta

**Ma:** mamelón

**MO:** presencia de materia orgánica

**Mon:** montículo

**Nro:** número de trazas por sets

**Orient:** orientación de las entradas

**PM:** profundidad máxima

**Prof:** profundidad del elemento considerado

**RBz:** rumbo del buzamiento de los ejes de entradas

**Sec:** sección transversal (SC: subcircular, E: elíptica, PC: plano-convexa)

**Seg:** segmento

**ST1-2 / ST2-3 /ST3-4:** separación entre trazas 1-2, 2-3 y 3-4.

**Tap:** longitud del tapón sedimentario

**TG:** tamaño de grano promedio (micrones)

**To:** tortuosidad

## APÉNDICE 1.1: CUEVAS DE XENARTROS

### *Chaetophractus villosus* – Provincia Pampeana

#	Seg	ENTRADA					TÚNEL							TRAZAS DE GARRAS													
		Dh	Dv	Sec	Incl	RBz	Dh	Dv	IDR	Incl	Lr	Lc	PM	Ma	Co	To	TG	Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngE		
V574	E	160	170	SC	53	N0°									3	1,16	105,44	3	26,07	5,57	4,96	4,33	11,51	13,53	33		
	E-C						180	160	0,89		900	1050		140x70x150				3	34,26	5,7	6,11	4,95	15,81	14,59	20		
							181	172	0,95																		
							170	170	1,00																		
							181	152	0,84																		
							195	155	0,79	33																	
																			3	33,53	4,98	6,16	5,59	13,53	14,05	18	
		C						220	135	0,61	17			500					3	29,45	5,82	6,04	5,8	13,9	13,29	10	
																			3	33,85	5,85	6,14	5,27	14,09	14,4		
																			3	31,8	4,79	5,35	4,11	15,16	13,02		
V576-																											
A	E	160	150		43	N140°									2	1,6	104,28	3	31,4	6,06	6,02	4,59	14,11	12,89	37		
	Tc						165	140	0,85	43	1000	1620		145x115x145				3	33,9	4,8	5,93	4,8	14,7	13,47	52		
							140	135	0,96					170x85x125				3	29,36	5,13	4,68	5,75	12,06	12,59	47		
							150	125	0,83										3	35,29	4,8	5,29	4,86	15,45	14,08		
							165	130	0,79										3	32,87	5,05	5,08	4,85	13,57	16,33		
							160	120	0,75																		
							150	125	0,83	13			670														
V576-B																											
E	E	148	155		49	N296°									3	1,4	104,28	3	29,84	4,61	4,1	3,22	13,54	15,22			
	E-C						148	102	0,69	49	650	910						3	28,3	5,27	4,41	4,51	13,37	9,7			
							139,7	153	1,10																		
							132	142	1,08																		
							135	145	1,07																		
							145	115	0,79																		
																				3	27,96	4,88	5,11	4,53	13,03	14,52	
		C						185	90					570					3	27,72	5,68	4,78	5,23	10,86	12,5		
																				3	29,7	4,76	5,68	4,97	10,49	12,13	

**Chaetophractus villosus – Provincia del espinal**

#	Seg	ENTRADA					TÚNEL							TRAZAS DE GARRAS													
		Dh	Dv	Sec	Incl	RBz	Dh	Dv	IDR	Incl	Lr	Lc	PM	Ma	Co	To	TG	Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngE		
V544	E	155	170	sc	42	N124											3	1,06	60,03								
	E-C						145	150	1,03											3	37,34	4,03	4,37	4,19	15,68	15,6	
							155	160	1,03																		
							168	160	0,95																		
hembra							180	115	0,64																		
2918 g							159	141	0,89	42	860	915	300							3	31,41	4,47	4,62	4,24	14,27	14,99	27
																											34
																				2	21,12	6,47	5,66		17,48		27
	C						176	140	0,80	15			420							2	19,08	4,98	5,6		12,98		17
																				2	16,84	5,3	4,35		14,8		23
																				2	22,4	5,46	5,57		15,63		
																				2	20,48	4,27	6,48		16,25		
V559	E	150	120														5	2,07	60,03								
	E-Rb1						197	215	1,09	38	440	440								3	27,64	5,91	4,34	4,88	12,41	11,7	
macho:							199	213	1,07											3	29,57	4,3	3,15	2,9	14,47	12,04	
3690 g	Rb1-Tc1						164	167	1,02	19	1135	1240	700							3	43,88	7,66	5,36	4,19	19	16,95	
hembra:							207	126	0,61											3	28,59	5,08	4,39	3,18	15,6	10,75	
3764 g							208	130	0,52											3	34,22	3,91	3,96	2,72	17,45	13,66	
							220	115	0,52											3	30,36	4,2	4,46	5,46	11,92	14,57	
	Rb1-C						175	157	0,9	34	1180	1210								3	37,5	5,31	4,98	4,61	16,67	17,55	
							205	130	0,63																		
	C						267	151		0	470	470	980							3	27,65	3,8	4,96	3,73	12,77	12,12	
V575	E	165	165		14	N172											2	1,14	105,44								
	E-Tc						165	100	0,6	14	1100	1250								3	49,1	6,99	5,63	7,88	19,95	19,7	
							165	165	1,00																		
							171	140	0,82																		
							175	165	0,94																		
							185	115	0,62	8			370							3	38,64	4,43	7,23	6,94	16,68	19,16	
																				3	46,39	6,17	5,65	6,39	22,83	19,51	
																				3	34,77	6,1	5,16	6,44	14,29	14,88	
																				3	39,88	5,94	5,35	5,27	18,81	16,35	

**Chaetophractus villosus – Provincia del monte**

#	Seg	ENTRADA					TÚNEL							TRAZAS DE GARRAS												
		Dh	Dv	Sec	Incl	RBz	Dh	Dv	IDR	Incl	Lr	Lc	PM	Ma	Co	To	TG	Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngE	
V541	E	150	130	E		N150										3	1	107,18								
	E-C						157	132	0,84	21	660	660							3	42,86	6,06	4,74	5,7	25,7	18,09	
							160	130	0,81																	
							157	120	0,76																	
							165	124	0,75										3	50,71	5,87	5,99	6,31	23,02	20,97	
							174	153	0,88										3	47,88	5,53	6,53	5,6	19,09	24,03	
																			3	38,05	6,44	6,61	5,02	18,84	15,39	
	C						196	142	0,72				400						3	44,41	6	5,27	6,89	21,62	24,22	
V581	E	130	135	SC		N295										2	1	88,51								
	E-Tc						136	132	0,97	47	500	500							3	34,96	5,95	7,09	5,46	17,1	18,07	21
							139,2	139,5	1,00																	
							138,8	133	0,96																	
							137,1	134,3	0,98																	
							138	135	0,98				410						3	32,67	4,73	5,28	6,03	15,74	14,2	24
V582	E	160	170	PC		No										Inc.	3	1,08	88,51							
	E-C						145	125	0,86	35	885	955							3	37,51	6,67	5,25	5,78	16,57	15,28	
							143,7	128	0,89																	
							131,5	133,9	1,02																	
							136,8	130	0,95																	
							150	150	1										3	31,04	4,67	5,5	4,48	12,8	16,12	
																			3	29,15	4,3	5,7	4,79	15,72	14,76	
	C						165	100	0,6	8			455													

**Chaetophractus vellerosus – Provincia del espinal**

#	Seg	ENTRADA				TÚNEL							TRAZAS DE GARRAS											
		Dh	Dv	Sec	Incl	Dh	Dv	IDR	Incl	Lr	Lc	PM	Ma	Co	To	TG	Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	
V556	E	150	130	PC	N290									2	1,03	95,97								
	E - Tc					125	136	1,09	51	707	730	117x130												
						132	127	0,96									3	27,04		4,1			11,99	
	macho					130	137	1,05																
	1287 g					113	113	1,00																
						116	122	1,05	6			400												
V590	E	130	120	E	N212									3	1,14	95,97								
	E - C					132	115	0,87	32	670	790						3	24	4,47	4,6	5,4	10,75	9,95	
						127	118	0,93																
						132	103	0,78																
						130	122	0,94									3	23,1	3,73	4,45	3,22	11,89	10,82	
						170	95	0,56									3	25,96	4,2	4,8	4,3	12	8,9	
																	3	29,3	4,25	5,29	4,85	12,1	12,2	
	C					180	125	0,69																
						165	85	0,52	9			300												
V589	E	135	120	E	N94									3	1,2	95,97								
	E - C					145	110	0,76	35	840	1010	140x75x125					2	16,59		4	3,5			
						154	111	0,72																
	hembra					150	110	0,73																
	908 g					145	105	0,72	21															
						138	95	0,69																
	C					155	110	0,71																
									0			450												

**Zaedyus pichiy – Provincia del monte**

#	Seg	ENTRADA				TÚNEL								TRAZAS DE GARRAS									
		Dh	Dv	Sec	RBz	Dh	Dv	IDR	Incl	Lr	Lc	PM	Co	To	TG	Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	
<b>V583</b>	E	120	140	E	N270								2	1,07	143,2								
	E - Tc					105	106	1,01	33	720	770					3	16,26	3,21	2,91	2,39	6,6	5,7	
						84	91	1,08								3	19,82	3,12	2,94	2,87	6,83	7,11	
						94	98	1,04								3	17,63	3,01	2,38	2,67	8,35	5,78	
						93	80	0,86								3	20,48	3,25	3,4	2,73	8,24	9	
						80	110	1,38	55		500					3	17,34	2,86	2,5	2,21	6,61	5,32	
																3	17,98	3,42	2,72	3,7	7,3	7,35	
																3	17,57	3,36	3,7	2,94	8,8	5,8	
<b>V585</b>	E	130	110	E	N190								2	2,32	114,75								
	E - Tc					116	124	1,07	38	280	650					2	11,75	3,21	3,09		8,22		
						108,4	119,6	1,10															
						115,3	117	1,01															
						120	116	0,97															
						127	114	0,90	15		470												
<b>V586</b>	E	115	120										2	1,37	114,75								
	E - Tc					115,86	121,8	1,05	62	350	480					3	22,29	3,44	4,15	4,42	8,01	9,5	
						121	123,0	1,02								3	26,3	4,52	3,81	4,88	8,87	12,1	
						117	113,0	0,97															
						113	120,0	1,06															
						116,24	116,6	1								3	28,55	5,53	4,45	4,23	13,37	12,78	
						114,33	<b>77</b>		22		320					3	22,47	3,37	3,26	3,45	10,64	10,82	
						123,77	<b>70,73</b>																
																2	18,38	5,32	4,37		10,75		

## APÉNDICE 1.2: CUEVAS DE ROEDORES

### *Ctenomys azarae* – Provincia Pampeana (#V572)

#	Seg	Mon	Tap	MO	Túneles							Túnel relleno			Mamelón			Ramificación		Cámara				Co	To
					Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	PM	Incl	L	Dh	Dv	L	Dh	Dv	tipo	ar	L	Dh	Dv	Prof		
V572	E1 - Rb1	1	150		460	500	63,6	79,8	1,25		29													23	1,74
							76,7	73,8	0,96																
	hembra																								
117 g	Rb1 - Rb2				420	425	88,1	77,2	0,88		22							T		145					
							68,4	82,8	1,21																
	Rb2 - E2	2	100		915	1065	70,6	93,5	1,32	450				51	60,55	64,03	T		156						
							73,2	85,85	1,17	350				56	52,83	52,36									
	Rb2 - Rb3				500	575	75,78	72,51	0,96					37	58,23	50,14									
							72,71	80,22	1,10					34	46,69	49,94									
	Rb1 - Rb4				1320	1374				250	20														
										550	44														
	Rb4 - E3		200		618	680												T							
	Rb4 - C2				103	103																			
	C2				110	110				400											110	200	75	400	
	Ca2 - Rb5				667	686												Y							
	Rb5 - Tc1				550	550				550															
	Rb5 - Tc2				426	440				550															
	Rb3 - E4				270	270												Y							
	Rb3 - C1				290	341																			
	C1				150	150				600		60	50	75							150	200	110	600	
	Ca1 - Rb6				2330	2840				550		140	65	80											
	Rb6 - E5	3	120		280	280				350		90	75	60				Y							
	Rb6 - E6	3	150		436	436																			
	<b>TOTAL</b>				<b>9845</b>	<b>10825</b>																			
																									150,5

**Ctenomys azarae – Provincia Pampeana (#V572) (cont.)**

Ornamentación superficial en techo y paredes									Ornamentación superficial en el piso									
Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngS	AngE	Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngS	AngE	
3	13,4	3,24	3,11	2,67	5,2	6,6			3	16,34	3,58	5,19	3,53	6,6	5,6			37
3	14,3	3,55	3,32	2,64	5,99	6,45												
3	11,03	3,12	2,71	2,19	6,24	5,23												
3	11,2	2,94	2,56	2,68	4,36	4,42												
3	11,7	2,6	2,96	1,77	5,1	5,32												
3	13,53	3,49	2,98	2,55	7,94	6,8	101	35										35
3	12,84	2,38	2,79	2,74	5,46	4,93												36
3	15,13	2,28	2,46	2,94	4,85	6,6												
3	13,77	3,5	3,11	3,27	5,68	5,83												
3	10,52	3,57	3,72	3,45	5,37	4,4												
3	11,92	3,48	3,08	2,84	4,15	5,2												
3	11,71	2,33	3,14	3,04	5,12	5,82												
3	14,45	3,26	3,18	3,42	5,78	6,66		57										





**Ctenomys azarae – Provincia Pampeana (#756) (cont.)**

Ornamentación superficial en techo y paredes									Ornamentación superficial en el piso								
Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngS	AngE	Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngS	AngE
3	13,57	2,92	2,45	2,65	5,68	4,44			3	14,99	3,95	2,47	3,25	6,18	6,8	35	
3	9,93	2,02	1,73	2,04	4,42	4,49	95										
3	12,2	2,45	2,61	2,87	4,86	4,85	113			PROM			3,22		6,49		
3	11,3	2,85	3,03	2,8	4,74	4,58	102										
3	10,7	2,58	2,85	2,44	4	5,7	110										
3	10,47	2,07	2,43	1,95	4,21	4,34											44
3	11,03	2,06	2,61	2,3	5,57	5,02											59
3	12,83	2,71	2,12	2,41	5,31	5,3											37
3	12,7	3,08	2,32	2,4	5,48	5,52	104										38
3	11,19	1,73	1,97	2,14	4,8	4,55	101										
3	11,77	2,42	2,43	1,81	5	4,81											
3	12,7	2,56	2,23	2,24	5,11	5,84											
3	11,84	2,51	2,12	2,16	5,35	5,04											
3	10,38	2,61	1,85	2,31	4,35	4,25	96										
3	10,28	1,62	2,5	2,04	4,27	4,32	99										
									3	13,49	4,11	2,87	2,74	5,53	4,35		40
									3	12,75	2,78	3,04	2,08	4,94	4,42		42
3	11,06	1,47	2,05	2,31	3,63	4,94	107										43
3	12,54	3,31	2,35	2,58	4,44	5,51	103										31
3	11,9	2,08	2,39	3,18	4,67	4,73	103										41
3	10,89	2,85	2,74	2,37	4,28	4,49											

**Ctenomys azarae – Provincia Pampeana (#757)**

#	Seg	Mon	Tap	MO	Túneles							Túnel relleno			Mamelón			Ramificación		Cámara				Co	To
					Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	PM	Incl	L	Dh	Dv	L	Dh	Dv	L	Dh	Dv	Prof	Co	To		
757	E1 - Rc1	1	si		370	370													Cuad a)	94					48
	Rc1 - Rb2				250	250													b)	63					
macho																			c)	110					
112 g	Rb2 - Tc1				190	190	68,83	68,77	1,00										d)	93					
	Rb2 - Rb3				880	910	70,4	88,05	1,25	230	23								Y	76					
							70,67	89,63	1,27																
							72,13	89,83	1,25																
							69,9	78,71	1,13																
	Rb3 - Rb4				158	158	77,08	87,37	1,13	250									Y	101					
	Rb4 - Tc2				100	100	68,69	63,55	0,93	120															
	Rb4 - Tc3				440	446	76,09	72,93	0,96										Y	80					
	Rb3 - Rb5				610	610	66,85	69,05	1,03	250															
							66,3	65,83	0,99										Y						
	Rc1 - Rb6				425	425	70	92,72	1,32																
	Rb6 - Rb7				230	230	69,8	80,36	1,15																
	Rb7 - E2	2			291	291													T	148					
	Rb7 - Tc4				258	258																			
	Rb6 - Rb8				360	360	74,16	79,24	1,07		9			61,5	61,2	72,1									
	Rb8 - E3	2			170	170																			
	Rb8 - E4	3			285	285																			
	Rc1 - Tc5				96	96	75	79,5	1,06																
	Rc1 - Rb9				405	450	72,03	79,75	1,11																
	Rb9 - E5		130		328	360													Y	118					
	Rb9 - Tc6				1010	1040	69,67	71,76	1,03	150				54	54	55									
	Rb5 - Tc7				162	162																			
	Rb5 - Rb10				1950	2300				150									Y						
	Rb10 - Tc8				243	279																			
	Rb10 - E6	7			1840	1840				120															
	E7 - Rb11	3			620	660				160															
	Rb11 - E8	4	120		360	360													T						
	Rb11 - Rb12				226	226				160															

#	Seg	Mon	Tap	MO	Túneles							Túnel relleno			Mamelón			Ramificación		Cámara						
					Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	PM	Incl	L	Dh	Dv	L	Dh	Dv	tipo	ar	L	Dh	Dv	Prof	Co	To	
	Rb12 - E9				360	390					280	27							Y							
	Rb12 - Rb13				618	618																				
	Rb13 - E10	5			316	316													Y							
	Rb13 - Rb14				862	915					320															
	Rb14 - E11		120		475	530													Y							
	Rb14 - Rb15				135	135													Y							
	Rb15 - Tc9				620	620					560	45														
	Rb15 - Rb16				450	500																				
	Rb16 - Tc10				257	257													Y							
	Rb16 - E12	6			475	500																				
	TOTAL				16825	17607																				

**Ctenomys azarae – Provincia Pampeana (#757) (cont)**

Nro	Ornamentación superficial en techo y paredes								Ornamentación superficial en el piso								
	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngS	AngE	Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngS	AngE
3	12,12	2,97	2,54	2,29	6,69	6,57											
3	11,51	2,57	2,4	2,42	5,27	4,69											
3	11,72	3,05	2,71	2,57	4,14	4,68											
3	10,53	1,96	1,85	1,59	5,43	4,6											
3	11,77	2,39	2,53	2,42	5,66	5,12	108										
3	11,68	2,35	2,19	2,61	4,83	6,07	132									30	
3	10,79	2,31	2,16	2,27	5,36	5,58	97									25	
3	10,56	2,02	2,33	2,46	4,86	3,51										41	
3	10,76	2,08	2,06	2,39	5,28	4,03										33	
3	12,59	2,71	2,07	1,94	5,4	4,22										36	

**Ctenomys azarae – Provincia del espinal (#724)**

#	Seg	Mon	Entradas				Túneles						Túnel relleno				Mamelón				Ramificación		Cámara					Co	To							
			Dh	Dv	Tap	MO	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	L	Dh	Dv	Prof	L	Dh	Dv	Prof	tipo	ar	L	Dh	Dv	Prof			Incl						
724	E1 - Rb1	1(act)		si			200	200																									25	2,07		
hembra	Rb1 - E2	2			200		240	240	54,34												Y		89													
101,4 g	Rb1 - C						1010	1120	61,4	67,8	1,10	200	27				42	51,7	59																	
									65,4	70,2	1,07																									
									62,4	61,7	0,99																									
	C						300	300				380	6				56	64,6	60		C		110	300	94	87	380	6								
	E1 - Rb2						690	950	62,7	84,3	1,34	200	10				59	75	62,3																	
									60,4	84	1,39																									
									67,7	73,2	1,08																									
	Rb2 - Rb3						464	464													Y		118													
	Rb2 - E3			150			260	290	62,8	89,54	1,43		28																							
	E3 - Tc5						300	340				285		290	70	85	285																			
	Rb3 - Tc1						464	464				800	37								Y															
	Rb3 - Rb4						248	248																												
	Rb4 - Tc6						670	710				300		90	72	80	300																			
	Rb4 - Rb5						1200	1292					35								Y															
	Rb5 - Tc2						990	1174													Y															
	Rb5 - Rb6						386	386																												
	Rb6 - E4	3 (act)		si			485	496													Y															
	Rb6 - Rb7	4					1534	1690				240																								
												110																								
	Rb7 - Tc3						780	830						100	70						Y															
	Rb7 - Rb8						400	400				300	14								Y															
	Rb8 - Tc4	4					252	252																												
	Rb8 - E5			si	50		780	840				430	14																							
	TOTAL						11653	12686																												

**Ctenomys azarae – Provincia del espinal (#724) (cont.)**

Ornamentación superficial en techo y paredes									Ornamentación superficial en base								
Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngS	AngE	cant	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngS	AngE
3	11,9	2,5	2,4	2,3	5,4	4,1	100	56									27
3	12,7	2,6	2,5	2,4	6,1	5,6	98	57									30
3	11,8	2,5	2,2	2	4,8	4,8											
3	10,6	1,6	1,6	2,3	3,6	4											
3	13,1	3,2	3,2	2,8	6	5,8											
3	15	3,9	3,7	3,3	6	6,1											
3	9,4	2,6	2,4	2	3	3,4											
3	18,7	3	3,1	3,4	6,9	7,4											
3	10,3	2,2	2,1	2	3,4	4,9			3	13,3	3,9	2,6	3,2	5,6	6,7		26
3	13,7	2,5	2,5	2,3	5,2	6,1			3	14,8	3,9	4,2	4,1	6,6	6,6		27,5
3	15	3,2	3,1	3	5,6	5,2			3	14,7	4,5	3,7	4,5	6,8	7	48	20,5
3	11,7	2	2,1	1,9	4,1	4,4			3	14,6	5,3	5,3	5,2	6,5	7,3	51	24
3	11,3	2,3	2,2	2	4,3	5,5								6,38	6,9		55
																	56
3	11,1	2,4	2,1	2	3,8	4,1											38
3	11,9	2,3	2,1	1,7	4,9	5,5											44
3	13	2,4	2,3	2,2	5,9	5,5											51
																	44
																	42
																	42
																	41
																	30

**Ctenomys azarae – Provincia del espinal (#725)**

#	Seg	Mon	Entradas				Túneles						Túnel relleno				Mamelón				Ramificación		Cámara					Co	To		
			Dh	Dv	Tap	MO	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	L	Dh	Dv	Prof	L	Dh	Dv	Prof	tipo	ar	L	Dh	Dv	Prof			Incl	
725	E1 - Rb1	1			si		370	370	84	75,9	0,90							75	92	91										33	2,3
	Rb1 - Rb2						162	162	77,5	87,5	1,13																				
macho	Rb1 - Rb3						210	210	72,6	88,4	1,22											Y	116								
141,2 g	Rb3 - Tc1						120	120	82	80,6	0,98											Y	74								
	Rb3 - Tc2						518	530						260	11																
	Rb2 - Rb4						465	465	73,51	91,5	1,24											Y	97								
	Rb4 - Tc3						180	180														Y	98								
	Rb4 - Rb5						584	592						400	10							T									
	Rb2 - Rb6						215	215	63,19	96,23	1,52																				
	Rb6 - Tc4						165	165	66,01	82,73	1,25											Y	157								
	Rb6 - Rb7						395	395						300	10																
	Rb7 - E2		55	50			1180	1250	67,63	83,33	1,23											Y	113								
									59,85	77	1,29																				
									58,46	76,2	1,30																				
									67,47	80,5	1,19																				
	Rb7 - Rb8						783	800	71,09	73,31	1,03		280					39	60	61,5											
									61,5	74,03	1,20																				
									61,57	76,86	1,25																				
									74,14	83,86	1,13																				
	Rb8 - Tc7						103	103	69,27	81,25	1,17					280	70	80				Y	136								
	Rb8 - Rc9						285	296	65,42	79,45	1,21								36	46,8	32,5										
	Rc9 - E3				si		290	290	61,51	65,46	1,06											Cuad a)	70								
																						b)	90								
																						c)	112								
																						d)	88								
	Rc9 - Rb10						800	826																							
	Rc9 - Rb11						183	183	64,02	94,45	1,48			26																	
	Rc9 - Rb5						350	527																							
	Rb11 - Rb12						930	1080														Y	77								
	Rb11 - E4				si		290	290																							
	E4 - T8						180	180								180	70	130													
	Rb12 - Tc5						518	548						180																	





#	Seg	Mon	Entradas				Túneles						Túnel relleno				Mamelón				Ramificación		Cámara					Co	To						
			Dh	Dv	Tap	MO	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	L	Dh	Dv	Prof	L	Dh	Dv	Prof	tipo	ar	L	Dh	Dv	Prof			Incl					
	Rb13 - Tc5						325	325																											
	Rb13 - E6				120		248	248													Y														
	E6 - Rb15						360	360				250									Y	74													
	Rb15 - Tc6						550	550				450	74																						
	Rb14 - Tc7						420	450													Y														
	TOTAL						11788	12337																											

**Ctenomys azarae – Provincia del espinal (#V557)**

Nro	Ornamentación superficial en techo y paredes								Ornamentación superficial en base									
	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngS	AngE	Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngS	AngE	
3	14,38	2,85	3,11	2,05	5,85	6,25												
3	12,65	1,87	2,03	1,74	5,56	5,13												
3	17,73	3,57	3,2	2,67	6,97	7,31												
3	12,08	2,05	2,23	1,85	4,36	5,35												
3	11,18	2,54	2,83	2,54	4,53	4,26												
3	10,32	1,94	1,7	1,75	4,61	4,68												
3	10,45	1,46	1,93	1,82	4,81	4,98												
3	11,74	1,7	1,77	1,75	4,66	4,66	87											
3	12,92	2,1	2,33	1,53	5,23	5,63												
3	11,53	1,74	1,12	2,09	5,14	5,48												
3	14,56	2,33	2,29	1,54	6,1	7,19												

**Ctenomys azarae – Provincia del monte (#V579)**

#	Seg	Mon	Entradas				Túneles						Túnel relleno			Mamelón			Ramificación		Cámara				Co	To			
			Dh	Dv	Tap	MO	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	L	Dh	Dv	Prof	L	Dh	Dv	tipo	ar	L	Dh			Dv	Prof	
V579	E1 - E2	1			150		1580	2040	63,36	69,67	1,10	300	21															25	4,77
									62	75	1,21																		
	macho								66,98	72,93	1,09																		
	96 g								60,85	69,93	1,15																		
									56,64	68,88	1,22																		
									59,45	66,88	1,12																		
									56,32	64,43	1,14																		
									58,43	60,95	1,04																		
									59,81	60,97	1,02																		
	E1 - Rb1						456	456								60	47	52	Rb1 en Y	104									
	Rb1 - E3				120		200	200																					
	Rb1 - Rb2						1616	1800				150							Rb2 en Y	110									
	Rb2 - E4				120		210	210																					
	Rb2 - Rb3						280	290											Rb3 en Y	65									
	Rb3 - E5	1			160		458	458																					
	Rb3 - Rb4						770	865				250							Rb4 en T	155									
	Rb4 - E6				160		4200	4500				350																	
												250																	
	Rb4 - Rt5						375	470				300							Rt5	51									
	Rt5 - E7				120		200	200																					
	Rt5 - Rb6						2840	3700				150																	
	Rb6 - E8	1			150		168	168																					
	Rb6 - E9	1			160		2040	2440																					
	Rt5 - E10	1			160		3320	4320				140																	
												110																	
												130																	
	TOTAL						18713	22117																					

***Ctenomys azarae* – Provincia del monte (#V579) (cont.)**

Ornamentación superficial en techo								
Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngS	AngE
3	12,38	2,55	2,4	2,74	5,45	5,76		97
3	10,5	2,08	2,32	2,75	5,7	5,28		92
3	11,26	3,32	2,86	2,79	5	4,18		82
3	12,58	2,59	2,39	3,74	5,17	6,27		87
3	11	1,8	2,34	2,29	4,65	4,86		
3	10,27	2,74	2,16	3,24	4,24	4,92		
3	10,2	2,37	2,18	1,9	5,1	5,09		
3	11	2,33	2,43	3	4,97	5,4		
3	12,53	1,8	2,21	2,58	4,64	5,5		
3	12,49	2,61	3,08	2,42	5,97	5,62		

**Ctenomys azarae – Provincia del monte (#V580)**

#	Seg	Mon	Entradas				Túneles							Túnel relleno				Mamelón			Ramificación		Cámara				Co	To
			Dh	Dv	Tap	MO	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	L	Dh	Dv	Prof	L	Dh	Dv	tipo	ar	L	Dh	Dv	Prof		
V 580	E1 - Rb1	1			150		310	430													Rb1 en Y	100					22	1,84
	Rb1 - E2				120		868	1000	72	72,2	1,00	130																
hembra									69,69	67,61	0,97																	
111 g									60,88	63,58	1,04																	
	Rb1 - Rb2						325	332	69,87	71,53	1,02	17									Rb2 en Y	141						
									70,93	66,01	0,93																	
									73,42	63,82	0,87																	
									71,31	64,24	0,90																	
									77,13	58,24	0,76																	
	Rb2 - C2						3100	4270	75,67	58,37	0,77	400	28															
												300																
												400																
	C2						95	95															95	150	65	360		
	Rb2 - C1						610	650	66,19	59,15	0,89	380																
	C1						120	120				400											120	165	85			
	C1 - Rb3						270	270													Rb3 en Y							
	Rb3 - Tc1						165	165																				
	Rb3 - E3				150		820	890																				
	C2 - C3						1040	1240																				
	C3						100	100				430											100	160	80	430		
	C3 - Rb4						170	170													Rb4 en Y							
	Rb4 - Tc2						450	450																				
	Rb4 - C4						1250	1400																				
	C4						120	120				280											120	137	60	280		
	C4 - Rb5						570	690																				
	Rb5 - Tc3						380	380													Rb5 en Y							
	Rb5 - E4				120		2200	2556				380																
	TOTAL						12963	15328																				

***Ctenomys azarae* – Provincia del monte (#V580) (cont.)**

Ornamentación superficial en techo								
Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	áng e/ set	áng/eje
3	15,8	1,42	1,81	1,01	4,71	6,53	72	
3	13,49	2,19	2,39	2,32	5,93	5,57	93	
3	10,18	2,12	1,78	1,74	4,35	3,99		
3	13,73	2,63	2	2,7	4,74	5,03		
3	10,59	2,09	2,33	2,15	4,05	4,85		
3	10,39	2,37	2,03	1,83	4,41	4,1		
3	10,3	2,48	2,44	1,91	5,12	4,21		
3	11,07	2,54	2,14	2,47	5,41	5,25		
3	11,17	2,37	2,12	2,54	4,05	2,99		
3	13,43	2,36	2,53	2,4	6,23	6,34		

**Ctenomys azarae – Provincia del monte (#358)**

#	Seg	Mon	Entradas				Túneles							Túnel relleno				Mamelón			Ramificación		Cámara				Co	To
			Dh	Dv	Tap	MO	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	L	Dh	Dv	Prof	L	Dh	Dv	tipo	ar	L	Dh	Dv	Prof		
358	E1-Rb1					155	155	85,92	86,79	1,01											Rb1 en Y	150					10	1,59
	E2-Rb1					2637	2809	80,23	86,98	1,08																		
								80,72	79,78	0,99	350																	
								78,31	73,64	0,94																		
											300																	
	Rb1-Rb2					2045	2370	90,32	84,85	0,94						47	78,57	56,3			Rb2 en Y							
								85,89	69,28	0,81																		
	Rb2-Rb3					480	480															Rb3 en Y						
	Rb3-Tc1					380	383																					
	Rb3-E3					1657	1896																					
Rb2- ?					1988	2270																						
TOTAL					9342	10363																						

Ornamentación superficial en techo								
Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngS	AngE
3	9,9	2,06	1,32	1,16	3,86	3,72		
3	12,09	2,01	1,8	1,65	5,16	5,71		
3	11,11	1,67	1,81	2,48	4,87	5,19		
3	13,07	2,23	2,43	1,82	5,74	5,21		
3	12,81	2,17	1,98	2,74	5,42	6,2	119	
3	12	2,48	1,97	2,15	5,03	5,24	103	
3	11,21	1,59	2,08	1,85	5,9	4,44	78	
3	11,79	1,95	2,48	1,65	5,98	5,69	92	
3	10	1,39	1,48	1,03	4,87	4,55	98	
3	11,32	2,43	2,26	1,42	5,6	5,68		

**Ctenomys talarum occidentalis – Provincia del espinal (V558)**

#	Seg	Entradas				Túneles							Mamelón			Ramificación		Cámara				Co	To		
		Mon	Dh	Dv	Tap	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	L	Dh	Dv	tipo	ar	L	Dh	Dv	Prof				
V558	E1 - Rb1				120	240	300	59,34																17	2,58
hembra	Rb1 - E4				140	2400	2620																		
74 g																									
	Rb1 - Rb2					605	627	53,11	51,97	0,98	180	13													
								51,04	58,95	1,15	250	20													
								60,13	62,68	1,04															
								58,09	55,43	0,95															
	Rb2 - E2				90	290	290	54,15	60,79	1,12	250	19													
	Rb2 - Rb3					65	65	65,45	83,08	1,27															
	Rb3 - E3				100	180	180																		
	Rb3 - Rt4					2300	2650	53,63	59,71	1,11	300														
	Rt4 - E5				80	3980	4550				350														
	Rt4 - E6				230	3650	3960				350														
	Rt4 - E7				150	1230	2050				440														
											400	33													
	TOTAL					14940	17292																		

Ornamentación superficial en techo								
Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngS	AngE
3	9,07	1,1	1,36	1,49	4,07	3,86		
3	9,78	1,91	1,48	1,39	4,27	3,83		
3	8,57	1,47	1,2	1,28	3,7	3,7	113	
3	8,26	1,33	1,25	1,27	4,25	3,96		
3	9,23	1,82	1,98	1,46	3,79	4,35		
3	9,9	1,68	1,61	1,93	4,18	4,77		
3	8,37	1,48	1,66	1,47	3,9	3,68		
3	9,06	2,31	1,68	1,41	3,84	3,68		
3	7,98	1,86	1,95	1,32	3,66	3,91		
3	10,01	1,52	1,41	1,8	5,03	4,48		
3	8,88	1,99	1,47	1,28	4,5	4,08		
3	17,6	1,16	1,94	1,22	4,04	3,51		

**Ctenomys talarum occidentalis – Provincia del espinal (V545)**

#	Seg	Entradas				Túneles						Mamelón			Ramificación		Cámara				Co	To		
		Mon	Dh	Dv	Tap	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	L	Dh	Dv	tipo	ar	L	Dh	Dv			Prof	
V545	E1 - Rb1	50	50	150	580	860	55,81	59,22	1,06				52	49,02	37								13	1,94
							60,93	57,42	0,94	250														
macho	Rb1 - E2			150	420	420	56,22	59,28	1,05	300	22					Rb1 en Y	94							
78 g							51,49	58,07	1,13															
	Rb1 - Rt2				103	103	66,06	64,42	0,98	300						Rt2 a)	124							
	Rt2 - Tc				70	70										b)	63							
																c)	67							
																d)	106							
	Rt2 - E3			120	315	320	57,31	58,85	1,03		27													
	Rt2 - Rb3				757	797	56,55	67,34	1,19	300	9	34	54	63										
							51,44	59,08	1,15	340														
							55,44	56,09	1,01															
							55,21	64,68	1,17															
							55,25	65,73	1,19															
	Rb3 - E4			350	650	650	54,82	69,91	1,28	340	31				Rb3 en Y	58								
							55,71	80,49	1,44															
	Rb3 - E5			350	372	400				340	33													
	TOTAL				3267	3620																		

Ornamentación superficial en techo								
Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngS	AngE
3	10,92	1,92	2,31	2,09	4,93	4,8		
3	10,42	2,36	2,85	2,71	4,29	4,09		
3	9,5	2,51	1,94	1,94	4,35	3,73		
3	9,93	2,43	2,6	1,57	4,23	4,39		
3	10,39	1,96	2,72	2,07	4,57	4,62		
3	11,74	2,58	2,76	2,26	5,53	5,02		
3	13,78	2,84	2,62	1,91	5,92	5,07	102	
3	11,28	2,02	2,53	2,05	4,58	5,58	96	
3	10,81	2,06	2,03	1,42	4,91	4,73		
3	11,23	2,9	2,36	1,97	3,97	4,13		
3	11,4	2,01	2,34	1,69	3,66	3,8		

***Ctenomys talarum occidentalis* – Provincia del espinal (V546)**

#	Seg	Entradas				Túneles						Mamelón			Ramificación		Cámara				Co	To	
		Mon	Dh	Dv	Tap	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	L	Dh	Dv	tipo	ar	L	Dh	Dv			Prof
V546	E1 - Rb1	1			100	490	510	59,37	68,97	1,16		10										37	2,91
	Rb1 - Tc1					85	85	66,57	62,54	0,94							Rb1 en Y	109					
macho	Rb1 - Rb2					135	135	68,43	64,35	0,94													
95 g								65,8	67,04	1,02													
	Rb2 - Rb3					230	242	63,04	68,58	1,09	260						Rb2 en T	144					
	Rb3 - E2				350	448	490										Rb3 en Y	109					
	Rb3 - Rb4					300	300	54,19	65,54	1,21	250						Rb4 en Y						
								55,36	62,62	1,13													
	Rb2 - C1					335	345	60,75	75,34	1,24	260	30											
								65,32	79,28	1,21													
	C1					760	760											760	940	770			
	C1 - Rb5					110	110				350												
	Rb5 - Rb6					160	160	70,77	82,2	1,16	350						Rb5 en Y	117					
	Rb6 - Tc2					175	175	57,47	68,73	1,20							Rb6 en Y	77					
	Rb6 - Rb7					1700	1780	63,07	75,56	1,20	200	17					Rb7 en Y						
								64,56	72,11	1,12													
	Rb5 - Rb8					794	820	59,57	74,22	1,25			37	52	41								
								66,66	68,87	1,03													
								59,9	66,98	1,12													
								60,54	70,39	1,16													
	Rb8 - Tc3					162	162	60,81	69,87	1,15							Rb8 en Y						
	Rb8 - Rb9					425	450	61,45	67,16	1,09		31					Rb9 en Y	94					
								60,08	62,99	1,05													
	Rb9 - E7				300	350	350				330												
	Rb9 - Rb10					450	450				330						Rb10 en Y						
	Rb10 - E8	2			300	300	300																
	Rb10 - Rb11					322	322										Rb11 en Y						
	Rb11 - E9	2			300	300	300				300												
	Rb11 - Tc?					790	950				400												
	Rb7 - E4	3			100	200	200																
	Rb7 - Rb12					100	130																
	Rb12 - E5	3			100	100	100																
	Rb12 - E6	3			100	490	546										Rb12 en Y						

#	Seg	Entradas				Túneles						Mamelón			Ramificación		Cámara						
		Mon	Dh	Dv	Tap	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	L	Dh	Dv	tipo	ar	L	Dh	Dv	Prof	Co	To
	Rb4 - Tc4					300	350																
	Rb4 - Rb13					170	170																
	Rb13 - Tc5					415	450				300	27											
	Rb13 - E3				100	200	200																
	TOTAL					10796	11342																

***Ctenomys talarum occidentalis* – Provincia del espinal (V546) (cont.)**

Ornamentación superficial en techo									
Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngS	AngE	
3	10,77	1,73	2,09	2,31	4,22	4,33			
3	10,56	1,68	2,07	2,14	5	5,08			
3	11,2	1,8	1,71	1,67	4,41	4,24			
3	10,44	1,87	1,97	2,07	4,45	4,36			
3	10,63	2,06	2,08	1,86	4,5	4,26			
3	11,78	2,09	2,59	1,96	4,6	4,29			
3	10,49	2,57	2,24	1,99	4,52	4,63			
3	10,1	1,76	1,8	1,83	4,18	4,45			
3	9,35	2,38	1,99	2,15	4,24	3,9	92		
3	9,98	2,02	2,01	2,13	3,5	4,64			
3	8,6	2,12	1,65	1,73	3,61	3,93			
3	10,81	1,87	2,12	1,7	4,42	4,17	75		
3	11,12	2,76	2,4	2,41	4,94	4,67	77		
3	9,51	2	2	2,54	3,43	3,65			
3	11,07	2,56	2,26	2,6	5,6	5,1	129		
3	9,39	1,93	1,61	1,5	4,13	4,72	135		
3	10,4	1,65	1,74	1,4	4,05	4	144		

**Tympanoctomys barrerae – Provincia del monte (#726)**

#	Seg	Entradas				Túneles						Mamelón			Ramificación		Cámara				Co	To		
		Dh	Dv	orient	Incl	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	L	Dh	Dv	tipo	ar	L	Dh	Dv			Prof	
726	E8 - Rb1	82	72			185	185	98	66	0,67		15											63	4,7
	Rb1 - Rb2	74	76			370	370	66	51	0,77	300		30	50	Rb1 en Y	82								
hembra		87	98					80	44	0,55														
104 g	Rb2 - E7	100	97		28	160	160	78	52	0,67		27			Rb2 en Y	123								
	Rb2 - Rb3					320	340	83	64	0,77					Rb3 en Y									
	Rb1 - Rb4					570	620	70	63	0,9	450	18												
	Rb4 - Tc1					160	160	83	84															
	Rb4 - Rb5					360	360	64	54	0,84			70	75	Rb4 en Y	53								
	Rb5 - Rt6					225	230	84	48	0,57			75	75	Rb5 en Y	122								
	Rb5 - Tc2					600	730	76	59	0,78			30	70										
								75	57	0,76														
	Rt6 - Rb7					400	580								Rt6									
	Rt6 - Tc9					185	185				300													
	Rb7 - Rb8					220	220				200				Rb7 en Y	132								
	Rb8 - Tc3					140	140								Rb8 en Y									
	Rb8 - Rb14					256	280																	
	Rb14 - E1					135	135								Rb14 en Y									
	Rb7 - Rb9					320	320				200				Rb9 en T	118								
	Rb9 - Rb10					220	220																	
	Rb10 - Tc5					320	320					49			Rb10 en Y	127								
	B10 - E9					640	750				250	49												
	Rb11 -																							
	Rb17					200	200				220				Rb11en Y	103								
	Rb17 - Tc4					220	220								Rb17en Y									
	E4 - Rb17					310	365	96	65	0,68														
	Rb11 -																							
	Rb12					510	540	85	58	0,68	250	27			Rb12 en Y	100								
	Rb11 - E13					250	250																	
	Rb12 - E3					130	130	102	56	0,55														
	Rb3-Rb13					380	380								Rb13 en T									
	Rb13-E6					130	130																	
	Rb13-Rt6					400	410																	
	Rb14 -Rb15					1000	1015				250													
	Rb15 - E2					380	380								Rb15 en T									

#	Seg	Entradas				Túneles						Mamelón			Ramificación		Cámara						
		Dh	Dv	orient	Incl	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	L	Dh	Dv	tipo	ar	L	Dh	Dv	Prof	Co	To
	Rb15 -Rb16					160	160									Rb16 en Y							
	Rb16 -Rb12					655	655																
	Rb16 -Rb17					850	870				150					Rb17 en Y							
	Rb17 - E5					315	315																
	Rb17 -Rb18					245	245																
	Rb18 - E12					120	120									Rb18 en Y							
	Rb18 -Rb19					82	82									Rb19 en Y							
	Rb18 - Tc6					276	300																
	Rb19 -Rb20					100	100									Rb20 en T							
	Rb5 - C1					336	445																
	C1					134	134				500							134	178	67	500		
	C1 - Tc7					140	225				520	17											
	Rb3 -Rb21					228	230									Rb21 en Y							
	Rb21 - E11				38	150	150					38											
	Rb21 - E10				45	315	315					45											
	Rb9 - Rb22					265	345									Rb22 en Y							
	Rb22 - E10					112	112																
	B22 - C2					310	975				450												
	C2					180	180				500							180	170	80	500		
	C2 - Tc8					517	645				550												
	<b>TOTAL</b>					<b>15186</b>	<b>16928</b>																

Ornamentación superficial techo y paredes								
Nro	AS	AT1	AT2	AT3	AT4	ST1-2	ST2-3	ST3-4
4	15,7	3,6	2,8	3,2	2,4	4,2	4,2	3,9
4	14,3	2,2	3,2	2,8	3,4	4	3,3	4,3
4	12,3	2	1,4	2,5	2,3	4,3	3,3	3,6
4	13,5	1,9	2,7	2,7	2,6	4,2	3,7	3,5
4	14,3	2,3	2,4	1,9	1,8	3,2	3,8	4,3
4	11,5	2,3	2,1	2	1,8	3,6	3,6	3,4
4	13,3	2,9	2,4	2,2	1,8	4	3,8	3,3
4	14,6	2,8	2,6	2,4	2,5	2,7	3,7	2,9
4	14,8	3,4	3,9	2,9	2,3	4,2	3,8	3,2
4	15,8	2,3	2	2,7	2,3	4	4,7	3,6

***Tympanoctomys barrerae* – Provincia del monte (#728)**

#	Seg	Entradas				Túneles							Mamelón			Ramificación		Cámara				Co	To	
		Dh	Dv	orient	Incl	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	L	Dh	Dv	tipo	ar	L	Dh	Dv	Prof			
728	E1 - Rb1					550	600	78	69	0,88			45	75	63	Rb1 en Y	116						63	2,3
													55	75	56									
hembra	Rb1 - C1					290	300	95	54	0,57														
86 g	C1					170	170				150							170	180	85				
	Rb1 - Rb2					260	260	100	65	0,65						Rb2 en Y	63							
	C2					186	186										186	105	110					
	C2 - Rb3					620	620	83	62	0,75	350					Rb3 en Y	69							
	E2 - Rb3				34	250	250	71	53	0,75		34												
	Rb3 - Rb4					270	310	82	56	0,68			34	75	50	Rb4 en Y	92							
	Rb4 - C3					145	145	70	62	0,89														
	C3					190	190				280							190	116	62				
	C3 - C2					610	610	80	68	0,85		20												
								64	66	1,03														
	Rb4 - C4					440	560	73	62	0,85	400	32												
								80	64	0,80														
	Ca4					150	150				330							150	160	76				
	C4 - Rb5					313	313	92	57	0,62						Rb5 en Y	95							
	Rb5 - Rb6					400	400	105	52	0,50			40	58	41	Rb6 en T								
	Rb5 - Rb7					580	580	128	62	0,48						Rb7 en T								
	Rb7 - E4	66	53			780	825																	
	Rb7 - Rb6					760	940																	
	Rb6 - Rb10					1030	1190				400					Rb10 en Y								
	Rb10 - Tc1					548	590																	
	E8 - Rb8					360	360					20				B8 en T	147							
	Rb8 - Rb9					380	405	94	75	0,80	350		55	97	73	B9 en Y	100							
	Rb9 - Rb10					1310	1490	90	48	0,53	500													
	Rb8 - Rb11					175	175	114	46	0,40						Rb11 en Y	112							
	C5					330	330											330	180	55				
	Rb11 - Rb12					95	95				380					Rb12 en Y	99							
	Rb12 - Rb13					190	190	125	49	0,39			30	67	53	Rb13 en Y	121							
	Rb9 - Rb14					230	260																	
	Rb14 - Tc2					506	510																	
	Rb14 - E9					260	430																	
	C1 - Rb15					345	400				200													

#	Seg	Entradas				Túneles							Mamelón			Ramificación		Cámara				Co	To		
		Dh	Dv	orient	Incl	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	L	Dh	Dv	tipo	ar	L	Dh	Dv	Prof				
	Rb15 - E10	55	50		65	80	80																		
	Rt16 - E11	80	40			275	275																		
	Rt16 - Rb12					435	500																		
	Rt16 - Rb17					875	1145																		
	Rb17 - Rb18					315	357																		
	Rb17 - Rb19					390	435				300														
	Rb18 - E5	95	70			426	426																		
	Rb18- Rb20					90	90																		
	Rb20 - Rb19					145	145																		
	Rb20 - Rb21					400	430																		
	Rb21 - E6	80	73			310	310																		
	Rb21 - Rb22					255	300																		
	Rb22 - E7	80	85			415	425																		
	Rb19 - Rb23					250	265																		
	Rb23 - E12	60	60		23	226	226																		
	Rb22 - Rb24					90	90																		
	Rb23- Rb24					360	410																		
	Rb13- Rb24					638	660				200														
	Rb13- Tc3					350	350																		
	Rb8 - E8				20	310	310																		
	TOTAL					19358	21063																		

Ornamentación superficial techo y paredes									
Nro	AS	AT1	AT2	AT3	AT4	ST1-2	ST2-3	ST3-4	
4	12,8	1,5	2,3	2,3	2	5,4	4	3	
4	14,8	3,5	3	1,8	2,8	2,9	3,3	4,5	
4	15,8	2,4	3,4	2,5	3,2	5,2	3	3,1	
4	12,2	2,3	2,2	2,6	2	3,5	3,1	2,5	
4	14,9	1,3	2,2	2,7	2,7	4,4	4,2	4	
4	15,6	2,2	3,3	1,9	1,6	4,5	5	5,3	
4	15,8	2,6	1,7	2,8	2,5	3,4	4,2	4,7	
4	12,1	2,2	2,5	2,2	2	2,8	2,7	3,7	
4	12,4	2,8	2,1	2	2	2,6	3,7	2,9	
4	14	2,9	2,4	2,6	2,4	4,4	3,8	4	



**Microcavia australis – Provincia del espinal (#V573)**

#	Seg	Entradas		Túneles							Mamelón			Ramificación		Cámara				Co	To	
		Dh	Dv	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	L	Dh	Dv	tipo	ar	L	Dh	Dv	Prof			
V573	E	60	65																		14	1,79
		55	60																			
	E1-Rb1			2936	3135	45,8	37,38	0,82		16					Rb1 en Y							
						58,31	37,9	0,65	300													
						48,16	47,54	0,99														
						54	50,75	0,94														
						56,62	49,96	0,88														
	E1-Rb2			950	1210	66,35	57,5	0,87														
						62,2	54,08	0,87														
						71,55	54,48	0,76	150													
						61,84	54,15	0,88	400	34												
	Rb2-Tc3			138	138	64,46	48,85	0,76							B2 en Y	110						
	Rb2-C1			598	642	64,56	53,73	0,83	400	23												
	C1			100	100				460								100	140	46	460		
	Rb1-Tc1			124	124				250													
	E2-Rb1			755	775																	
	E2-Tc2			1134	1156				300													
	C1-C2			366	420																	
	C2			120	120												120	130	40	400		
	C2-E3			3318	6890				400													
	TOTAL			10539	14710				300													

*Microcavia australis* – Provincia del espinal (#V573) (cont)

Ornamentación superficial en techo y paredes								Ornamentación superficial del piso						
Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngS	AngE	Nro	AS	AT1	AT2	ST1-2	AngS
3	10,55	1,99	1,97	2,13	4,49	4,6	88							
3	9,22	2,11	1,2	1,18	4,98	3,74	93							
2	6,71	2,37	1,67		4,93		81							
2	6,73	2,78	2,4		5,05		73							
2	6,16	2,43	2,26		4,47									
2	7,15	2,31	1,89		4,22									
2	6,1	2,13	1,9		3,88									
2	5,72	2,41	2,13		4,26									
2	6,53	2,18	2,03		4,64									
2	6,47	2,01	2,46		4,43									
2	6,06	1,94	2,17		4,99									
2	6,47	2,13	1,86		4,99			2	8,39	3,11	2,44	5,53	10	
2	6,6	2,51	1,95		4,72									
2	6,21	1,78	2,05		5,16									
2	6,41	1,26	1,85		4,73									
2	6,33	2,11	2,15		4,87									

**Microcavia australis – Provincia del espinal (#V577)**

#	Seg	Entradas		Túneles						Mamelón			Ramificación		Cámara				Co	To	
		Dh	Dv	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	L	Dh	Dv	tipo	ar	L	Dh	Dv			Prof
V577	E1 - Rb1	80	75	570	635	73,15	54,9	0,75		22				Rb1 en Y	150					44	2,18
						76,86	55,57	0,72													
						65,43	58,74	0,90													
	Rb1 - Tc1			325	325	59,17	41,74	0,71	380												
						57,67	33,68	0,58													
	Rb1 - Rb2			127	127	70,58	47,74	0,68						Rb2 en Y	92						
	Rb2 - Ch			105	105						43	39									
	Rb2 - Rb3					70	56,76	0,81	380		50	63	61	Rb3 en Y							
						71,76	53,67	0,75													
						78,49	51,42	0,66													
	E2 - Rb4	60	50	230	230	83,69	62,36	0,75		38											
	Rb4 - Tc2			153	157	62,7	58,7	0,94						Rb4 en Y	115						
						63,76	64,09	1,01													
	Rb4 - Rb5			205	210	75,59	57,73	0,76						Rb5 en Y	113						
						84,7	57,5	0,68													
	Rb5 - E3	58	70	455	530	73,79	71,36	0,97		33	60	60,66	55,8								
						69,31	77,45	1,12													
						60,33	73,33	1,22													
						70,47	79,78	1,13													
	Rb5 - Rt6			375	390	73,18	53,08	0,73		25	57	60	29	Rt6 a)	60						
						72,16	54,9	0,76						b)	112						
						68,34	46,33	0,68						c)	96						
						68,58	47,9	0,70						d)	132						
	Rb3 - E4			726	896																
	Rb3 - C1			332	405				420												
	C1			130	130										130	150	80	420			
	C1 - Rb7			250	250									Rb7 en Y							
	Rb7 - Rb8			660	695									Rb8 en Y							
	Rb8 - E5	60	65	480	500																
	Rb8 - Tc?			1340	1400				720												
	Rb7 - Rb9			200	200				400					Rb9 en T							
	Rb9 - E6			325	325																
	Rb9 - Rb10			1450	1700				300					Rb10 en Y							

Rb10 - E7	300	300							
Rb10 - Rb11	300	320	220					Rb11 en T	
Rb11 - E8	320	350							
Rb11 - Rb12	580	635		70	80	80		Rb12 en Y	
Rb12 - Tc3	320	320							
Rb12 - Rb13	150	150						Rb13 en Y	
Rb13 - Tc4	200	200							
Rb13 - C3	600	720						Rb14 en Y	
C3	85	85							85 150 90
Rb14 - C2	280	280	420						
C2	180	180							180 130 60 420
Rb14 - C4	900	1100	380	70	60	70			
C4	90	90							90 150 80
C4 - Rt6	1000	1200							
Rt6 - E9	450	450							
Rt6 - Rb15	1840	2150	600					Rb15 en Y	
Rb15 - Tc5	400	425							
Rb15 - Tc6	380	400							
Total	16813	18565							

Ornamentación superficial en techo y paredes								
Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3	AngS	AngE
3	10,31	1,71	1,07	1,54	4,32	4,18		
3	9,15	1,33	1,64	1,25	3,62	3,95	149	
3	8,51	1,5	1,32	1,3	3,59	4,03	147	
3	7,26	1,05	1,06	1,41	3,44	2,76		
3	9,96	1,95	1,53	1,39	4,08	4,27		
3	12,15	1,65	2,34	1,8	5,03	5,84		
3	10,52	1,76	2,23	2,16	3,88	4,66		
3	11,83	2,2	2,5	2,27	4,87	5,8		
3	11,38	1,51	1,56	2,2	4,6	5,5		
3	8,57	1,59	1,25	1,35	2,82	3,53		





**Microcavia australis – Provincia del monte (#V541)**

#	Seg	Entradas				Túneles						Ramificación		Cámara				Co	To		
		Dh	Dv	Prof	RBz	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	tipo	ar	L	Dh	Dv			Prof	
<b>V541</b>		170	100	750	N110															50	3,6
	E1 - Rb1					940	970	146	83,49	0,57		10	Rb1 en Y	109							
macho									124,1	70,18	0,57										
160 g									133,96	76,15	0,57										
	Rb1 - Rb2					1410	1420	92,91	77,65	0,84	800		Rb2 en T								
									88,67	75,25	0,85										
	Rb1 - Rb3					165	165	114,76	78,82	0,69			Rb3 en Y	115							
	Rb3 - Tc1					620	690	75,7	75,5	1,00											
									77	63,86	0,83										
	Rb3 - C6					180	180	140	170	1,21											
	C6					210	210				550				210	162	80				
	C6 - E2	160	140	1050	N62	580	600	108,83	71,09	0,65		20									
									99,66	74,79	0,75										
	C6 - Rb4					300	315	132,6	71,48	0,54		25									
									127,64	60,84	0,48		Rb4 en Y	89							
	Rb4 - Rb5					100	100	135	67,8	0,50			Rb5 en T	160							
	Rb5 - Rb6					495	540	105,1	68,5	0,65			Rb6 en Y	136							
									125,83	69,75	0,55										
	C5					260	260								260	230	86				
	Rb6 - Rb7					275	300	134,45	87,1	0,65											
	Rb7 - Tc2					135	135	81,7	62,25	0,76			Rb7 en Y								
	Rb7 - E8	110	70	1000	N225	615	655	95,88	108,74	1,13											
									111,05	88,82	0,80										
	Rb4 - C4					580	610	155	67,89	0,44											
									125	70,28	0,56										
	C4					230	230					8			230	240	105				
	C4 - Rb8					230	230	123	84	0,68		48									
	Rb8 - Tc3					225	225	115					Rb8 en Y	101							
	Rb8 - E3	120	100	1000	N302	280	280														
	Rb7 - E4	130	90	1050	N240	670	740														
	C4 - E4					344	344														
	C5 - Rb9					520	560						Rb9 en T								

Rb5 - Rb10					540	587					Rb10 en T		
C6 - Rb11					1380	1680					Rb11 en T		
C2					220	220				220	225	150	
C2 - Rb12					320	320							
Rb12 - Tc4					800	800						Rb12 en T	
C2 - Rb13					190	190						Rb13 en Y	
Rb13 - E10	150	130	1100	N95	800	820			21				
Rb13 - Rb14					920	1032						Rb14 en T	
Rb12 - C1					674	740			43				
Rb12 - Tc4					800	800							
C1					290	290					290	270	130
C1 - C3					200	200			45				
C3					150	150					150	180	170
C3 - Rb15					460	460							Rb15 en T
Rb15 - E7	150	120	1100	N40	1280	1350			15				
Rb15 - E6	160	110	500	N215	1452	1560			7				
E9 - Tc5	110	80	850	N150	1000	1040		650					
E5 - Tc6	180	90	50	N220	350	350							
TOTAL					21190	22348							

Ornamentación superficial techo y paredes						
Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3
2	11,79	3,03	3,03			7,34
2	11,14	3,64	3,35			8,24
2	11,32	2,41	2,42			8,3
2	10,39	3,29	3,05			7,48
2	10,45	3,6	2,63			7,2
2	10,67	2,71	3,14			6,88
2	12,89	2,99	3,42			8,01
2	10,74	2,53	3,03			8,17
2	11,54	3,82	3,39			9,63
2	13,02	3,24	3,47			9,82
2	10,22	2,82	2,76			7,01

Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3
2	12,62	3,59	3,5			9,21
3	16,45	3,04	2,75	3,97	5,24	5,73
3	16,02	3,64	4,05	4,55	7,06	7,17
3	17,75	4,46	3,73	4,18	7,25	8,09
3	16,58	3,56	3,77	3,93	9,1	6,88
2	8,78	1,98	2,2		7,06	
2	9,35	3,71	3,08		7,24	
2	11,37	3,1	4,19		8,04	
2	8,52	3,69	3,55		6,09	
2	9,43	4,23	4,01		7,76	

Ornamentación superficial techo y paredes (cont.)

**Microcavia australis – Provincia del monte (#V584)**

#	Seg	Entradas				Túneles						Ramificación		Cámara				Co	To	
		Dh	Dv	Prof	RBz	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	tipo	ar	L	Dh	Dv			Prof
V584	E6 - C1	80	100		N325	700	735	88,1	77,79	0,88		16							31	3,32
								78,64	74,35	0,95										
								88,52	72,17	0,82										
	C1					130	130				450				130	130	86			
	Rb1 - Rb2					305	310	84,79	66,97	0,79			Rb1 en Y	107						
								78,51	71,72	0,91										
								101,49	64,35	0,63										
	Rb2 - Tc1					230	230	77,28	63,53	0,82	550		Rb2 en Y	85						
	Rb2 - Rb3					365	365	94,49	56,91	0,60										
								91,42	57,06	0,62	560									
								88,74	50,48	0,57										
	Rb3 - Rb4					90	90	93,27	63,37	0,68			Rb3 en Y	129						
								108	59,7	0,55										
	C2					300	300				500				300	350	140	500		
	Rb4 - Rb5					1300	1400				450		Rb4 en Y							
											350		Rb5 en Y							
	E2 - C1	70	70		N205	520	520													
	Rb4 - Tc2					298	298													
	Rb3 - C3					468	520	100	60	0,6										
	C3					230	230								230	230	100			
	E1 - Rb6	85	100		N140	335	335					24								
	Rb6 - Rb7					200	200						Rb6 en Y							
	C4					200	200				460		Rb7 en Y	200	210	70	460			
	C4 - Rb8					195	195						Rb8 en Y							
	E3 - Rb8	75	60		N297	142	142													
	E4 - Rb8	130	95		N302	350	468													
	E7 - Rb9	80	100		N87	465	1046						Rb9 en Y							
	Rb9 - Tc3					120	125													
	E8 - Rb9					380	420													
	E5 - Tc4	65	55		N292	400	450					30								
	TOTAL					7723	8709													
Ornamentación superficial techo y paredes																				
Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3														
3	11,03	1,73	1,72	2,15	6,01	4,87														

**Microcavia australis – Provincia del monte (#356)**

#	Seg	Entradas				Túneles						Ramificación		Cámara				Co	To	
		Dh	Dv	Prof	RBz	Lr	Lc	Dh	Dv	IDR	Prof	Incl	tipo	ar	L	Dh	Dv			Prof
356	E1 - C1					625	670	77,24	66,96	0,87		20							21	1,83
								87,02	64,45	0,74										
								83,54	65,56	0,78										
								69,75	67,99	0,97										
								72,07	54,59	0,76										
								77,95	50,3	0,65	600									
	C1					190	190								190	137	98			
	C1 - C2					205	220	80,95	54,8	0,68										
	C2					180	180				920				180	129	110			
	C2 - Tc1					105	105	66,16	48,67	0,74										
	C1 - Rb1					247	247				700		Rb1 en Y	137						
	Rb1 - E2					380	380	102	53	0,52										
	Rb1 - Tc?																			
	E3 - Rb2					120	120	72,5	73,7	1,02			Rb2 en T	150						
	Rb2 - Ca3					210	230	85,11	67,15	0,79	25									
								83,73	69,66	0,83										
								69,85	75,67	1,08										
	C3					180	180				420				180	91	94			
	Rb2 - Rt3					300	307	69,57	74,51	1,07	300									
								70,59	81,1	1,15			Rt3 a)	102						
	Rt3 - E4					320	320	83,43	58,54	0,70			b)	72						
	Rt3 - Tc2					140	140						c)	128						
	Rt3 - E5					455	502						d)	58						
	E6																			
TOTAL						3657	3791													

**Microcavia australis – Provincia del monte (#356) (cont.)**

Ornamentación superficial techo y paredes						
Nro	AS	AT1	AT2	AT3	ST1-2	ST2-3
3	12,37	1,69	2,55	2,41	6,29	5,64
2	7	1,37	1,43		6,38	
2	9,38	1,59	2,08		7,06	
	8,19					
3	10,92	1,3	1,27	1,37	3,68	4,57
3	12,69	1,68	1,51	2,39	4,65	5,11
3	13,18	2,18	2,11	2,26	5,36	5,85

## APÉNDICE 2: CUEVAS FÓSILES

### APÉNDICE 2.1: CUEVAS MIOCENAS

**Apéndice 2.1.** Cuevas registradas en la Formación Cerro Azul (Mioceno superior). Referencias: LC: levemente curva, SI: sinuosa, C: con forma de "C", E: elíptica, S: subcircular, PC: planoconvexa, \* valor aproximado, () valor mínimo. Dh= diámetro horizontal, Dv= diámetro vertical. Estimación de masa corporal según Wu *et al.* (2015).

Cueva #	Patrón en planta	Forma en corte transversal	Dh (cm)	Dv (cm)	Dv/Dh	Área sección transv. (cm <sup>2</sup> )	Masa corporal estimada (kg)	Restos óseos dentro del relleno
<b>Salinas Grandes de Hidalgo (SG, 37° 12' 55"S, 63° 35' 25"O)</b>								
658	LC		20	(8)				
640		E	23	17	0,74			
647		E	39	20	0,51	1693,3	59,12	
632 B		S	40	37	0,92	2712,3	122,04	
662		E	40	20	0,5	1250,9	37,10	
622 A	SI		42					
635		E (PC)	46	28	0,61	2122,7	83,70	
657	LC		46	28	0,61			
637		S	54	57	1,05	2686,7	120,27	
629			*56	35				
665			*60	(30)				<i>Proscelidodon</i>
661	LC		63	(35)				
622 B	LC		64					
623	SI		64					
646		E	64	38	0,59	3867,5	210,65	
661 A			65	(32)				
649		E	66	42	0,64	3939,5	216,72	
664	LC		68					
663		E	69	41	0,59			
611	LC		70					
645			70	(26)				
644		E (PC)	71	33	0,46	2999,6	142,49	
626	C		72					
631		E	72	41	0,57	6230,6	438,72	
648		E	73	39	0,53	3585,6	187,50	
659 A			74	(34)				
615	LC		75					
617	LC		75					
613 B	LC		76					
619	LC		78					
612	LC		79					
614	LC		80					

616	LC		80					
620	LC		80					
621	LC		80					
624 A	SI		80					
624 B	LC		83					
613 A	LC		85					
618	LC		87					
638		E	88	40	0,45	5692,4	381,79	
641		E	88	52	0,59			
625	LC		92					
633		E	98	47	0,48			
659		E	105	67	0,64	9278,1	809,53	
634		E	106	46	0,43			
639		E	106	60	0,57	8566,8	716,04	
643		E	114	60	0,53	9190,5	797,80	
642		E (PC)	125	92	0,74	12825,8	1332,23	
628		E	*126	50		8504,7	708,07	
630		E (PC)	128	80	0,62	14580,6	1622,77	
632 A		E	150	76	0,51	14183,6	1555,29	Glyptodontidae
636				56				
660								Undetermined
<b>Laguna La Paraguaya (LLP, 37° 5'53,57"S; 62°47'34,98"O)</b>								
680 B	LC		15					
698	LC		27					<i>Paedotherium</i>
675	LC		28	(16)				
682	LC		28	(8)				
674	LC		30	(13)				
714	LC		32	(4)				
694	LC		34	(18)				
683		S	39	29	0,74	2270,6	92,84	
697	LC		40	(17)				
710	LC		40	(20)				
672	LC		42	(25)				
709	LC		42	(24)				
720	LC		43	(5)				<i>Doellotatus</i> sp.
686	C		44	(18)				
696	LC		44	(30)				
676	LC		45	(23)				
679	LC		45	(10)				
723	LC		46	(12)				Undetermined
701	LC		47					Undetermined
687	LC		50					Glyptodontidae
688	LC		50	(38)				Glyptodontidae
708	LC		50	(36)				
680 A	LC		52	(16)				
692	LC		52	(20)				
699	LC		52	(14)				<i>Paedotherium</i>
718		S	52	38	0,73	2477,3	106,16	
703	C		54	(25)				
715	LC		54	35				

722		S	54	42	0,77	3205,4	157,80	
673	LC		55	(33)				
700	LC		55	(10)				
690	LC		56	(43)				
706	LC		56	(15)				
713		S	56	47	0,84	3566,8	185,99	
669	LC		58	(28)				
671	LC		43	(26)				
693	LC		58	(20)				
716	LC		58	54				
668	LC		60	(35)				
677	LC		60	(15)				
691	LC		60	(24)				
695	SI		60	(28)				
705	C		60	(18)				
711	LC		60	36				
712	LC		62	54				
719		E	64	27	0,42	5413,2	353,36	
717	LC		67	(9)				
685	C		68	(14)				
704	LC		68					
689	LC		70	(19)				Mesotheriinae
678	LC		74	(27)				
702	LC		78					<i>Eosclerocalyptus</i>
667	LC		79					
681	LC		80	(20)				
707	LC		85	(35)				
670	LC		94	(35)				Glyptodontidae
721	LC		94	(14)				
666	LC		97	(32)				
684	LC		115	(40)				
<b>Laguna Chillhué (LC, 37°19'15,13"S; 64°14'31,52"O)</b>								
655		E	55	29	0,53	1263,3	37,67	
655 A		E	80	42	0,52	3045,2	145,83	
656			89	(25)				
<b>Quehué (QU, 37° 04' 14,5" S; 64° 43' 24,1" O)</b>								
V 560	LC		60	(15)				
V 561	LC		25	(11)				
V 562	LC		52	(20)				
V 563	LC		54	(28)				
V 564	LC		70	(10)				
V 564	LC		43	(7)				
V 565	C		50	(15)				
V 565	LC		45	(18)				
V 565	LC		40	(15)				
V 566	LC		48	(12)				
V 567	LC		48	(16)				
V 568	LC		64	(42)				
V 569	LC		29	20				

## APÉNDICE 2.2: CUEVAS PLIO- PLEISTOCENAS

**Apéndice 2.2.** Cuevas registradas en la Formación Monte Hermoso (Plioceno inferior), Cantera Sandrini (Plio-Pleistoceno) y Corte de Ruta Nacional 154 (Pleistoceno). Referencias: R: ramificada, LC: levemente curva, SI: sinuosa, C: con forma de "C", E: elíptica, S: subcircular, PC: planoconvexa, () valor mínimo. Dh= diámetro horizontal, Dv= diámetro vertical. Estimación de masa corporal según Wu et al. (2015).

Cueva #	Patrón en planta	Forma en corte transversal	Dh (cm)	Dv (cm)	Dv/Dh	Área sección transv. (cm <sup>2</sup> )	Masa corporal estimada (g)	Restos óseos dentro del relleno
<b>Farola Monte Hermoso (38° 59' 03,0" S; 61° 40' 19,5" O)</b>								
742A	LC		83	68				
742B		S	19	16	0,84	383	6006,23	
742C		S	12	10	0,83	482	8554,90	
743A		S	13	12	0,92	112	905,93	
743B		E	92	45	0,49	4223	241172,26	
744A	C		46	35				
744B	LC		50	18				
745A		S	28	27	0,96	665	14036,29	
745B		E	19	13	0,68	346	5137,14	
745C	LC		78	29				
746A	R		13	10				
746B		S	18	18,5	1,03	269	3487,63	
747	LC		50					<i>Paedotherium</i>
748		S	14	10	0,71	162	1598,47	
749		E	121	90				
750A	LC		54					
750B	LC		18					
751A	LC		15					
751B		E	105	83	0,79	6040	418242,77	
751C		E	58	50	0,86			
752		E	17	11	0,65	76	498,89	
753A		E	105	85				<i>Plohophorus</i>
753B		E	86	43				
754		E	14	7	0,47	85	592,64	
755	LC		11	10				
755-1	LC		19					
755-2	LC		20					
755-3	SI		18					
755-4	LC		34					
755-5	LC		17					
755-6	LC		11					
755-7	E		70	52	0,74	3597	188419,77	
755-8	LC		16					
755-9	LC		56					
755-10	R		24					
<b>Cantera Sandrini (38° 52' 04,9" S; 62° 02' 38,8" O)</b>								
734	LC		60					
735	LC		75					

736	SI		80					
736	LC		75					
737	C		105					
738	LC		90					
<b>Corte de Ruta Nacional 154 (37° 49' 28,4" S; 64° 04' 08,9" O)</b>								
739A		E	120	89	0,70			
739B				(56)				
740		E	225	180	0,80			
741		S	220	225	1,02			

## APÉNDICE 2.3: CUEVAS HOLOCENAS E INACTIVAS

**Apéndice 2.3.** Cuevas registradas en depósitos holocenos de Quehué, Cantera Lorda y La Porfía. Referencias: R: ramificada, LC: levemente curva, SI: sinuosa, C: con forma de "C", E: elíptica, S: subcircular, PC: planoconvexa, \* valor aproximado. Dh= diámetro horizontal, Dv= diámetro vertical. Estimación de masa corporal según Wu et al. (2015).

Cueva #	Patrón en planta	Forma en corte transversal	Dh (cm)	Dv (cm)	Dv/Dh	Área sección transv. (cm <sup>2</sup> )	Masa corporal estimada (g)	Restos óseos dentro del relleno
<b>Quehué (37° 04' 07,4" S; 64° 42' 13,4" O)</b>								
V570A				6,5				
V570B		S	5,8	5,7	0,98	24,8	89,08	
V570C		E	*62	31		*1335	*41009,29	
V570D		E	*44	22	0,5	*913		
V571A		E	12	10	0,83	100	760,98	
V571B		S	7	7,5	1,07	40	185,85	
V571C		E	16	12	0,75	121	1020,32	
V571D		S	5	5,5	1,10	20	63,98	
V570-1		E	26	19	0,73	381	5958,05	
V570-2				8,7				
V570-3		S	10	11	1,1	80	539,86	
V570-4		E	7,3	9,5	1,30	58	329,17	
V570-5		E	5,7	7,2	1,26	33	138,24	
V570-6		E	12	14	1,17	147	1376,53	
V570-7		S	5	4,7	0,94	19,6	62,02	
V570-8		E	15,5	12,5	0,81	149	1405,45	
V570-9			39	19		284	3791,28	
V570-10			26	17,5	0,67			
V570-11		E	6	7,2	1,20	44	215,20	
V570-12		E	5,5	9,2	1,67	40	185,85	
V570-13			7,6					
V570-14			7,3					
V570-15		S	7,2	7	0,97	56	311,87	
<b>Cantera Lorda (36° 40' 49,8" S; 64° 24' 25,4" O)</b>								
572		S	6,8	6,6	0,97			
572a	R		4,5	4,5	1	15,90	44,97	
594a		E	4,5	6,3	1,4	22,27	75,47	
594b		S	5	5,5	1,1	21,60	72,01	
574a			6	*9				
594-1		E	5,8	6,4	1,1	29,15	114,24	
594-2		E	5,8	7,1	1,22	32,34	134,03	
594-3				6,2				
594-4			*9,5	7				
572b		S	7,5	7,8	1,04	45,94	230,01	
572b		S	6,8	6,6	0,97	35,25	152,99	
573	R		4,8	5	0,96	18,85	58,41	
575				7,5				
592a			*11	7				

593				5,5				
<b>La Porfía</b> (37° 24' 14,9" S; 67° 12' 29,9" O)								
V591-1			5					
V591-4		S	5,8	5,9				
V591-6		S	7,5	6,7		41	193,04	
V591-7		S	*8,7	6,9				
V591-8		S	7	6,8				
V591-9		S	6,7	6,3		28,3	109,14	
V591-10			6,4					
V591-11			5,9					
V591-12			6,9					
V591-13			*8,4					
V591-14			6,4					
V591-15			7,4					
V591-16			5,8					
V591-17			4,7					
V591-18			4,7					
V591-19		S	5	5,1				

Wu NC, Alton LA, Clemente CJ, Kearney MR, White CR, 2015, Morphology and burrowing energetics of semi-fossorial skinks (*Liopholis* spp.), *The Journal of Experimental Biology*, 218: 2416-2426.

## ARTÍCULO DE RESPALDO