

Universo Tucumano

Cómo, cuándo y dónde de la naturaleza tucumana, contada por los lilloanos

Gustavo J. Scrocchi, Claudia Szumik

— Editores —

68

Smilodon

Tigre dientes de sable de las pampas de Tucumán

M. Judith Babot



Los estudios de la naturaleza tucumana, desde las características geológicas del territorio, los atributos de los diferentes ambientes hasta las historias de vida de las criaturas que la habitan, son parte cotidiana del trabajo de los investigadores de nuestras Instituciones. Los datos sobre estos temas están disponibles en textos técnicos, específicos, pero las personas no especializadas no pueden acceder fácilmente a los mismos, ya que se encuentran dispersos en muchas publicaciones y allí se utiliza un lenguaje muy técnico.

Por ello, esta serie pretende hacer disponible la información sobre diferentes aspectos de la naturaleza de la provincia de Tucumán, en forma científicamente correcta y al mismo tiempo amena y adecuada para el público en general y particularmente para los maestros, profesores y alumnos de todo nivel educativo.

La información se presenta en forma de fichas dedicadas a especies particulares o a grupos de ellas y también a temas teóricos generales o áreas y ambientes de la Provincia. Los usuarios pueden obtener la ficha del tema que les interese o formar con todas ellas una carpeta para consulta.

**Fundación Miguel Lillo
CONICET – Unidad Ejecutora Lillo**

Miguel Lillo 251, (4000) San Miguel de Tucumán, Argentina
www.lillo.org.ar

Dirección editorial:

Gustavo J. Scrocchi – Fundación Miguel Lillo y Unidad Ejecutora Lillo
Claudia Szumik – Unidad Ejecutora Lillo (CONICET – Fundación Miguel Lillo)

Editoras Asociadas:

Patricia N. Asesor – Fundación Miguel Lillo
María Laura Juárez – Unidad Ejecutora Lillo (CONICET – Fundación Miguel Lillo)

Diseño y edición gráfica:

Gustavo Sanchez – Fundación Miguel Lillo

Editor web:

Andrés Ortiz – Fundación Miguel Lillo

Imagen de tapa:

Cráneo y mandíbula de un ejemplar de *Smilodon populator*,
Museo de Ciencias Naturales Miguel Lillo (Tucumán). Fotografía: J. Babot

Derechos protegidos por Ley 11.723

Tucumán, República Argentina

Universo Tucumano

Cómo, cuándo y dónde de la naturaleza tucumana, contada por los lilloanos

G. J. Scrocchi, C. Szumik, P. N. Asesor, M. L. Juárez

— Cuerpo editorial —

68

Tigre dientes de sable de las pampas de Tucumán *Smilodon*

M. Judith Babot

Fundación Miguel Lillo. CONICET. Centro de Investigaciones en Ecología Histórica,
Universidad Nacional de Tucumán.

Clase **Mammalia**
Orden **Carnivora**
Familia **Felidae**
Subfamilia **Machairodontinae**
Smilodon Lund, 1842

El género *Smilodon* fue descrito por el biólogo y naturalista Peter Wilhelm Lund, quien nació en Dinamarca a principios del siglo XIX. Con 24 años hizo su primer viaje a Brasil, donde principalmente estudió la flora de la selva costera de Río de Janeiro. En 1833, en una expedición botánica al Estado de Minas Gerais, Lund conoció las cavernas de *karst* (cuevas formadas por la erosión hídrica de sedimentos ricos en carbonatos) de Lagoa Santa, donde encontró una importante fauna de grandes mamíferos del Pleistoceno. Durante aproximadamente 10 años exploró las cuevas de la región en las cuales descubrió 120 especies fósiles representantes de esa megafauna cuaternaria (grandes mamíferos actualmente extintos) que habitó la región entre 350 mil y 10 mil años atrás, aproximadamente (ver escala del tiempo geológico en Figura 1) (Neves y Piló 2003; Auler *et al.* 2006).

Entre este grupo de fósiles, Lund reconoció por primera vez los restos de un gran carnívoro dientes de sable al que denominó *Smilodon populator*. Sus descubrimientos no solo contribuyeron a la botánica y paleontología del sureste de Brasil, sino también a la arqueología de este país. En esta disciplina, Lund sentó bases sólidas para comprender las etapas tempranas de la colonización de humanos en América del Sur y las interacciones entre el hombre y la megafauna a comienzos del Holoceno (hace aproximadamente 11.700 años; Figura 1).

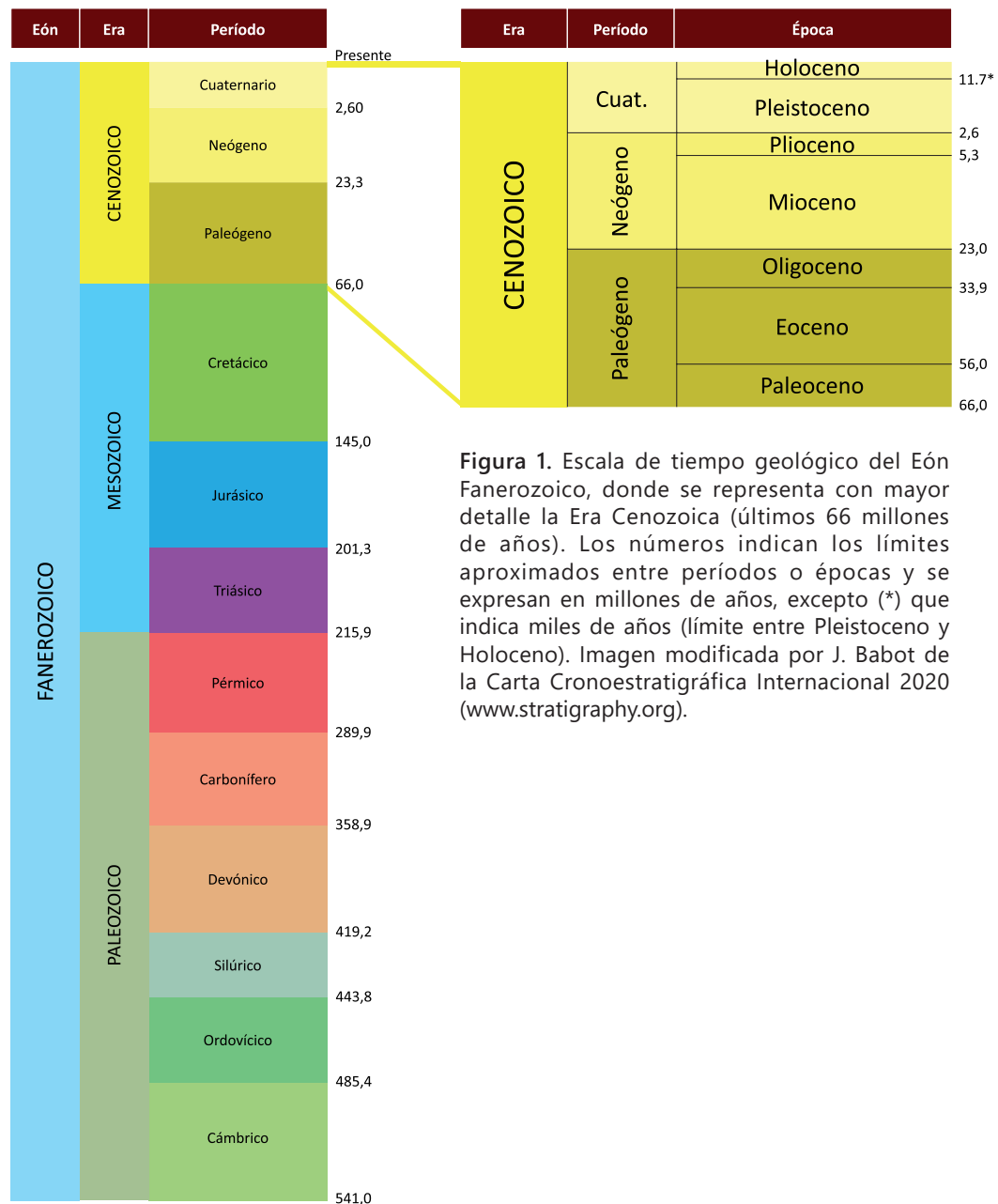


Figura 1. Escala de tiempo geológico del Eón Fanerozoico, donde se representa con mayor detalle la Era Cenozoica (últimos 66 millones de años). Los números indican los límites aproximados entre períodos o épocas y se expresan en millones de años, excepto (*) que indica miles de años (límite entre Pleistoceno y Holoceno). Imagen modificada por J. Babot de la Carta Cronoestratigráfica Internacional 2020 (www.stratigraphy.org).

Tres años después del hallazgo de Lund, el pionero de la paleontología argentina, Francisco Muñiz, encontró en Luján (Buenos Aires) el primer espécimen de *Smilodon populator* y uno de los restos más completos que se conocen (Bond 2001). En ese momento, Muñiz denominó al espécimen como *Muñifelis bonaerensis* que años más tarde, Desmaret (1853) reconoció como parte del género *Smilodon* (Mc Donald 2018).

Etimología

El nombre *Smilodon* proviene de las palabras griegas “*smili*” que significa cincel o herramienta de doble bisel y “*odon*” que significa diente. Puesto que el material original de *Smilodon* descrito por Peter Lund estaba representado por dientes incisivos y algunos otros restos fragmentarios, el autor le dio el nombre *Smilodon* por la forma facetada de los incisivos. Años más tarde, Lund halló restos más completos que preservaban los característicos caninos hipertrofiados (muy desarrollados) que le dieron el nombre popular de dientes de sable (McDonald 2018).

Parentesco de *Smilodon* con felinos fósiles y actuales

Smilodon es un félido carnívoro americano extinto, miembro de la subfamilia Machairodontinae, donde se incluyen otros géneros de carnívoros dientes de sable fósiles que existieron en América, Eurasia y África (Turner y Antón 1997). Los tigres dientes de sable son tradicionalmente conocidos como representantes de la megafauna del Pleistoceno, pero su historia evolutiva comenzó mucho antes, hace 12 millones de años, cuando aparecieron en Europa los primeros integrantes del grupo (Paijans *et al.* 2017).

De acuerdo a Christiansen (2013) la subfamilia Machairodontinae está definida por una única característica morfológica propia (a esto se denomina sinapomorfía o novedad evolutiva compartida): la presencia de colmillos superiores (en este caso formados por dientes caninos) muy desarrollados, alargados y aplanados transversalmente, los cuales llegaban a sobresalir por debajo del rostro (Figuras 2 y 3A). Otros rasgos, aunque no exclusivos del grupo, son la presencia de caninos inferiores pequeños (en fuerte contraste con los caninos superiores muy agrandados) y el proceso coronoideo de la mandíbula muy reducido (Figura 3B).

Diversas hipótesis filogenéticas (es decir hipótesis sobre las relaciones entre las especies) basadas en características osteológicas y datos del ADN mitocondrial antiguo extraído de algunas especies fósiles, sostienen que estos tigres dientes de sable forman parte de la familia Felidae, aunque no son parientes cercanos de los félidos actuales (león, tigre, leopardo, jaguar, etc.) que están incluidos dentro de otra subfamilia (Prevosti y Forasiepi 2018).



Figura 2. Cráneo y mandíbula de un ejemplar de *Smilodon populator*, actualmente expuesto en el Museo de Ciencias Naturales Miguel Lillo (Tucumán). Este espécimen proviene de Mar del Plata, Buenos Aires, y es parte de la colección Paleontología de Vertebrados Lillo (catalogado como PVL 1638). Fotografía: J. Babot.

Es decir, los resultados de esos estudios indican que los Machairodontinae y los félidos actuales descienden de un único antecesor que habría vivido hace 20 millones de años pero luego se separaron y comenzaron una historia evolutiva diferente (Paijmans *et al.* 2017). De acuerdo a algunos investigadores, el género *Smilodon*, el tigre dientes de sable americano, estaría más estrechamente relacionado con el género *Homotherium*, otro félido fósil que habitó el continente americano y el Viejo Mundo (Turner y Antón 1997; Widga *et al.* 2012; Paijmans *et al.* 2017).

Caracteres diagnósticos del género *Smilodon*

Smilodon tiene características morfológicas exclusivas del género (denominadas sinapomorfías) que se restringen a los dientes y al cráneo (por ejem-

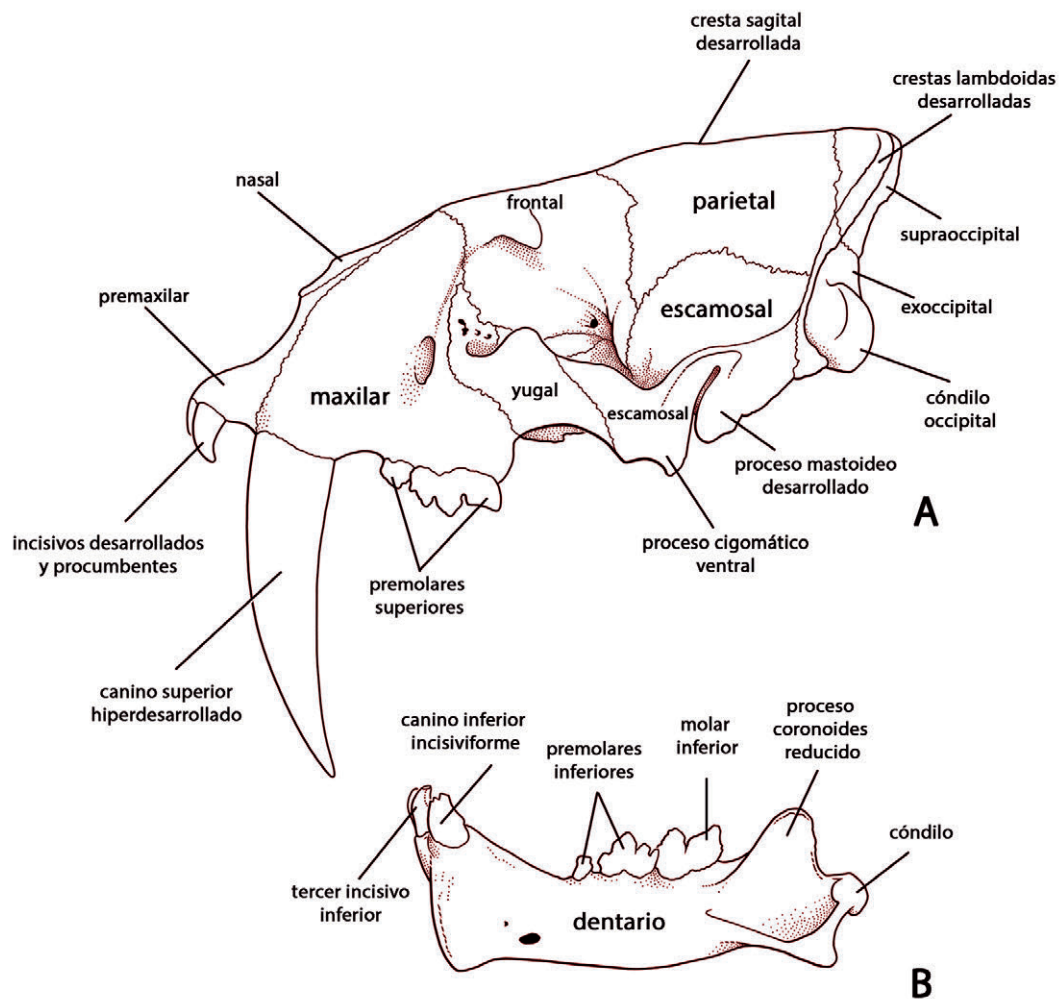


Figura 3. Dibujo de línea de cráneo (A) y mandíbula (B) de *Smilodon fatalis*. Imagen tomada de Merriam y Stock (1932) y modificada por Enrique Guanuco (ilustrador científico de la Fundación Miguel Lillo).

plo, proceso mastoideo muy desarrollado y paladar muy ancho; Merriam y Stock 1932; Berta 1987; Christiansen 2013) (Figuras 2 y 3). Otros rasgos que caracterizan a *Smilodon*, aunque no únicos sino compartidos con otros géneros, son:

- La presencia de una fórmula dentaria constituida, a cada lado, por tres incisivos superiores e inferiores, un canino, dos premolares superiores y dos premolares inferiores (o uno, dependiendo de la especie), un solo molar superior e inferior (Figuras 2 y 3);
- Cráneo robusto, con una cresta sagital prominente, rostro corto, proceso cigomático del escamosal extendido ventralmente, incisivos desarrollados y procumbentes (es decir, inclinados hacia adelante) y canino inferior incisiviforme (con forma de incisivo) (Figuras 2 y 3);

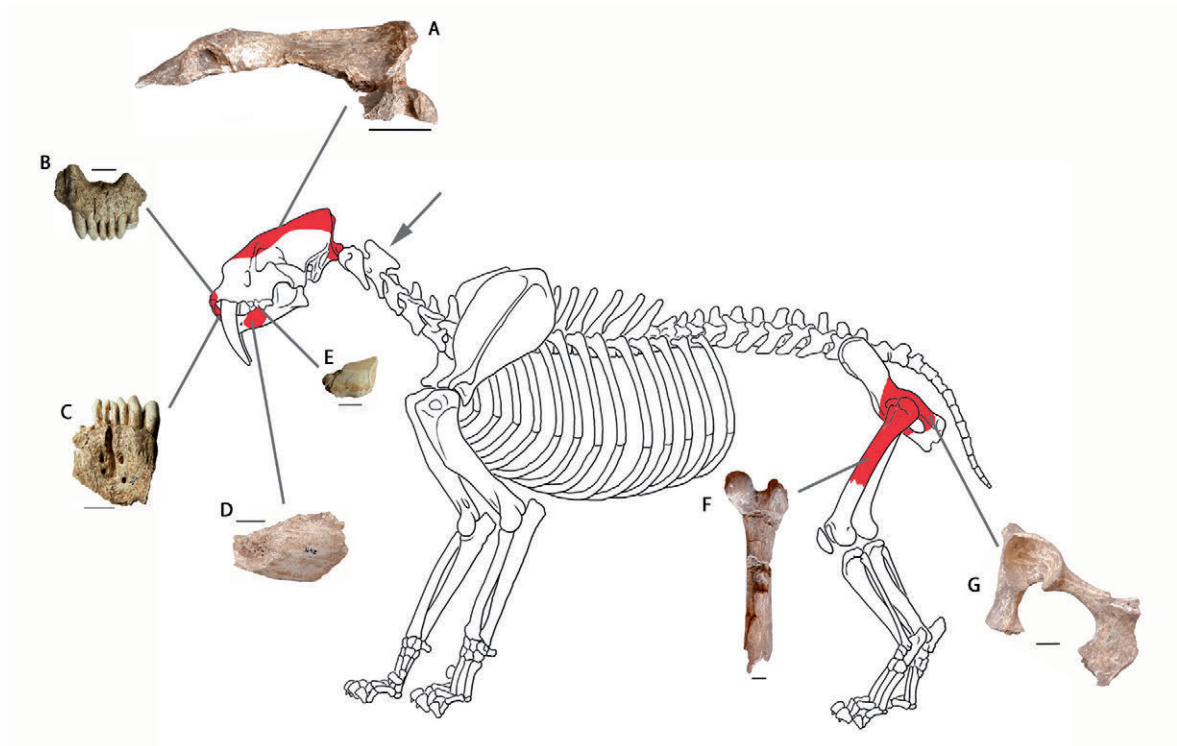


Figura 4. Dibujo de línea del esqueleto de *Smilodon populator*. A-G, restos óseos preservados del ejemplar PVL 2611. En rojo se indica la posición de estos restos en el esqueleto. **A)** Fragmento dorsal de cráneo en vista lateral; **B)** Fragmento del hocico (hueso premaxilar) con dientes incisivos en vista anterior; **C)** Fragmento anterior de la mandíbula (sínfisis mandibular con incisivos), en vista anterior; **D)** Fragmento de mandíbula en vista lateral; **E)** Primer molar inferior en vista labial; **F)** Fragmento de fémur izquierdo en vista anterior; **G)** Fragmento de la pelvis izquierda en vista lateral. La flecha indica el proceso espinoso del atlas desarrollado. La imagen original del esqueleto fue tomada de Turner y Antón (1997) y modificada por Enrique Guanuco (ilustrador científico de la Fundación Miguel Lillo). Las escalas representan 2 cm, excepto en A = 5 cm y E = 1 cm.

- Vértebrae caudales reducidas en tamaño y en número, de modo que en vida este animal tenía una cola corta (Figura 4).

Otra característica de *Smilodon* es que las patas anteriores son cortas, robustas y dotadas de gran movilidad articular (Merriam y Stock 1932; Kurtén 1963; Emerson y Radinsky 1980; Berta 1987; Van Valkenburgh 2007; Prevosti *et al.* 2010).

Especies que lo componen y distribución geográfica del género *Smilodon*

Este género se originó en América del Norte a finales del Plioceno, hace aproximadamente 2,5 millones de años (Berta 1995) y migró a América del Sur probablemente en dos eventos, uno ocurrido en el Pleistoceno temprano

(hace aproximadamente un millón de años atrás) y otro más reciente, en el Pleistoceno tardío (hace 12 mil años aproximadamente) (Berta 1985; Kurtén y Werdelin 1990; Prevosti y Soibelzon 2012; Bocherens *et al.* 2016) (ver escala del tiempo geológico en Figura 1).

Estas migraciones formaron parte de un proceso llamado Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA) que fue una de las causas principales de la constitución de la fauna actual de mamíferos sudamericanos. Este evento, que comenzó hace aproximadamente 9 millones de años y se intensificó hace 2,8 millones de años (cuando el istmo de Panamá se constituyó en una vía terrestre permanente), implicó el intercambio de fauna entre América del Norte y América del Sur (Cione *et al.* 2015). Así, arribaron al cono sur félidos, cánidos, úrsidos, camélidos, cérvidos, caballos, tapires, pecaríes, roedores y ardillas, entre otros grupos.

La primera especie del género representada en el registro fósil es *Smilodon gracilis*, la más pequeña de todas, principalmente representada en América del Norte; habría alcanzado un peso estimado entre 55 y 100 kg (Berta 1985, 1987, 1995; Kurtén y Werdelin 1990; Christiansen y Harris 2005). *Smilodon fatalis*, de tamaño mayor (entre 160 y 280 kg; Christiansen y Harris 2005), habitó el sur y centro de América del Norte, América central y en América del Sur, su distribución se restringió a la región andina de Perú y Ecuador, aunque un único y reciente registro indica su presencia en áreas extrandinas (Uruguay; Manzuetti *et al.* 2018). *Smilodon populator* es la especie más grande dentro del género *Smilodon* y se estima que pesaba entre 200 y 400 kg (Christiansen y Harris 2005; Prevosti *et al.* 2013a y referencias allí citadas); uno de los mamíferos carnívoros más grandes que vivió en América del Sur en los últimos 66 millones de años, e incluso uno de los félidos de mayor tamaño en el mundo (Christiansen y Harris 2005; Prevosti y Vizcaíno 2006). Habitó exclusivamente América del Sur desde el Pleistoceno temprano, donde colonizó Venezuela, Brasil, Bolivia, Chile y Argentina por cerca de 2 millones de años hasta su extinción a finales del Pleistoceno-comienzos del Holoceno (entre 12 mil y 10 mil años atrás, aproximadamente; Figura 1) (Turner y Antón 1997; Soibelzon y Prevosti 2013; Prevosti y Forasiepi 2018).

En Argentina, *Smilodon* fue hallado en varias regiones. Los restos más abundantes y completos provienen de la llanura Pampeana, principalmente de los partidos de la costa de la provincia de Buenos Aires, donde en sedimentos del Pleistoceno tardío-Holoceno temprano, se hallaron cráneos y esqueletos postcraneos (Cione *et al.* 2015 y referencias allí citadas) de *Smilodon populator* e icnitas (huellas fósiles) tentativamente asignadas a esta especie (Agnolin *et al.* 2018). Sus restos han sido hallados además en Chaco (Contreras *et al.* 2019), Santa Fé (Vezzosi *et al.* 2019), Córdoba (Cruz *et al.* 2012), Entre Ríos (Ferrero *et al.* 2019), Corrientes (Francia *et al.* 2019), Santiago del Estero (Gaudioso *et al.* 2018), y Tierra del Fuego, donde habitó cuando esta isla aún no se había separado del continente (Prevosti *et al.* 2013b).

Los restos hallados en Tucumán

Los restos de *Smilodon* hallados en Tucumán están compuestos por un solo individuo muy incompleto que solo preserva parte del cráneo (techo de la caja craneana y porción anterior del premaxilar con todos los dientes incisivos), sínfisis mandibular con incisivos y el canino, fragmento de mandíbula, dientes aislados (premolares y fragmento de molar inferior) y restos escasos del esqueleto postcraneano (el fémur y un fragmento de pelvis izquierdos) (Figura 4). Este material, que actualmente está albergado en la Colección Paleontología de Vertebrados Lillo (Universidad Nacional de Tucumán), fue hallado en el patio de una casa de familia en la localidad de Yerba Buena, Tucumán, mientras obreros perforaban un pozo, allá por 1978 (Powell y Ortiz 2014; Ortiz *et al.* 2019).

Dado lo fragmentario de este fósil, no es posible asignar a qué especie del género pertenece. De las tres conocidas, sabemos que no es *Smilodon gracilis* porque esa especie es más pequeña (entre otras diferencias) y porque en América del Sur solo ha sido registrada al norte del continente. Las diferencias entre *Smilodon fatalis* y *Smilodon populator* están dadas por el tamaño (aunque existe cierto solapamiento) y por rasgos craneales claros, (entre otros, la forma de la cresta lambdaidea y de los nasales, considerados en vista lateral del cráneo); pero ninguna de estas dos estructuras se preserva completamente en el ejemplar de Yerba Buena, por lo que su determinación específica no es totalmente confiable.

Los sedimentos donde estos restos fueron hallados forman parte de una unidad geológica sedimentaria que se denomina Formación Tucumán, visible en superficie en el pedemonte y en la llanura tucumana (Bonaparte y Bovenbikov 1974; Esteban *et al.* 1988; Powell y Ortiz 2014). En esta formación también fueron hallados restos de otros mamíferos como gliptodontes (los más abundantes: *Glyptodon*, *Sclerocalyptus*, *Panochthus*, *Neothoracophorus*, *Panochthus*, *Hoplophorus*), perezosos gigantes (*Scelidodon*), un équido (relacionado a los caballos modernos) de género indeterminado, un camélido (*Palaeolama*), un mastodonte (*Notiomastodon*) y un jaguar (*Panthera onca*). Si bien son necesarios estudios más detallados sobre la edad geológica de los sedimentos donde aparecieron estos fósiles, se estima que esta fauna hollaba las pampas del Tucumán hace aproximadamente 10 mil años atrás (Ortiz *et al.* 2019).

Estrategias de caza de *Smilodon*

Desde los primeros descubrimientos del género hasta la actualidad, la hipertrofia de los caninos de este tigre dientes de sable llevó a muchos investigadores a hipotetizar el tipo de estrategia de caza y las diferencias o similitudes con las estrategias que usan los grandes felinos actuales, cuyos caninos son cónicos y más cortos (Muñiz 1845; Owen 1846; Cope 1880;

Akersten 1985; Berta 1987; Turner y Antón 1997; van Valkenburgh 1990, 2007; Werdelin *et al.* 2018, entre otros). Estas hipótesis surgieron además para explicar el ataque a presas de gran tamaño puesto que estos félidos coexistieron con mamíferos herbívoros mucho mayores que los actuales (Turner y Antón 1997; Prevosti y Vizcaíno 2006; Prevosti y Martín 2013).

Existe un consenso general entre los investigadores que sostiene que estas bestias emboscaban a sus presas, sin practicar largas persecuciones (Turner y Antón 1997; Meachen-Samuels y Van Valkenburgh 2009), ya que la anatomía de sus patas traseras no muestra rasgos compatibles con la capacidad de una carrera prolongada (Berta 1987); por su parte, los miembros anteriores, cortos, robustos y capaces de un amplio rango de movimientos, permiten suponer que *Smilodon* usaba sus patas delanteras para aferrar fuertemente a sus presas (Muñiz 1845; Akersten 1985; Berta 1987; Antón y Galobart 1999; Antón *et al.* 2004; Meachen-Samuels y Van Valkenburgh 2010).

Se estima que el golpe mortal era infligido por los enormes caninos chatos y filosos en el cuello, abdomen u otras zonas sensibles de la presa, ocasionando la muerte por el corte de los tejidos (Emerson y Radinsky 1980; Martin 1980; Akersten 1985; Berta 1987; Van Valkenburgh y Ruff 1987; Andersson *et al.* 2011; Figueirido *et al.* 2018). Los incisivos procumbentes, puntiagudos y recurvados, habrían tenido un rol principal en la retención de la presa y en el consumo de la carne de la osamenta; el procesamiento final del músculo era llevado a cabo por los molares carnívoros que en los carnívoros placentarios son el cuarto premolar superior y el primer molar inferior (Berta 1987; Biknevicius y Van Valkenburgh 1996; Biknevicius *et al.* 1996; Van Valkenburgh 2007). Estas características de la anatomía carnívora de la región anterior del cráneo se complementa con la de la región posterior (por ejemplo, hipertrofia del proceso mastoideo, expansión caudal de los cóndilos occipitales, crestas lambdoideas desarrolladas; ver Figura 3) y las primeras vértebras cervicales (por ejemplo, proceso espinoso del axis proyectado posteriormente, procesos transversos desarrollados; ver Figura 4) para dar un conjunto de estructuras relacionadas a la inserción de los músculos del cuello hipotéticamente fuertes y compatibles con una mordida “tipo puñal” (Emerson y Radinsky 1980; Akersten 1985; Antón y Galobart 1999; Antón *et al.* 2004; McHenry *et al.* 2007; Antón *et al.* 2020).

El tipo y tamaño de sus presas

En párrafos anteriores se mencionó que *Smilodon* habitó América junto a otros mamíferos, muchos de los cuales formaban parte de la megafauna que incluía mamíferos grandes (hasta 1 tonelada) a muy grandes (hasta 10 toneladas, aproximadamente). Con esta disponibilidad de presas, cabe preguntarse si este predador era específico al momento de elegir una presa

o cazaba diferentes tipos de animales, cuál era el rango de tamaño de presa que podía capturar y cuál el ambiente en donde encontraba a sus presas.

Diversos investigadores sostienen que *Smilodon* era un predador tope en la cadena alimenticia (Werdelin 1996; Prevosti y Vizcaíno 2006; Prevosti y Martín 2013), como lo son los grandes felinos actuales (por ejemplo nuestros pumas y jaguares) y que consumía presas de gran tamaño (Muñiz 1845; Akersten 1985; Antón y Galobart 1999; Antón *et al.* 2004; Van Valkenburgh 2007; Christiansen 2008; Prevosti *et al.*, 2010; Bocherens *et al.* 2016), disponibles preferentemente en áreas abiertas (no boscosas) y ambientes relativamente áridos. Específicamente en Argentina, Bocherens *et al.* (2016) determinaron que entre sus presas potenciales estaban los grandes ungulados nativos sudamericanos (alrededor de una tonelada de peso) y los grandes perezosos (alrededor de cuatro toneladas). Otros mamíferos, como gliptodontes, camélidos y caballos que también habitaron la región, habrían sido consumidos por carnívoros de tamaño algo menor (por ejemplo, el jaguar).

Se sabe que la composición faunística de mamíferos y las condiciones ambientales hacia fines del Pleistoceno eran similares entre la región Pampeana y el centro norte de Argentina (Zurita *et al.* 2009), de modo que podemos extrapolar para las pampas tucumanas una estructura ecológica de las comunidades de mamíferos similar a la descrita en la llanura Pampeana. Como se mencionó más arriba, los grandes mamíferos herbívoros registrados en la llanura tucumana son gliptodontes (los más abundantes y diversos), perezosos gigantes, équidos, camélidos, caballos y mastodontes (Bonaparte y Bovobnikov 1974; Esteban *et al.* 1988; Powell y Ortiz 2014; Ortiz *et al.* 2019; Torres Caro *et al.* 2021). Podría suponerse que en las pampas del Tucumán los grandes carnívoros consumían presas de tamaño concordante a su propia masa corporal. Así, *Smilodon* habría cazado perezosos y mastodontes de la región. Sin embargo, estas especulaciones necesitan ser rigurosamente corroboradas con un registro fósil más completo y estudios sedimentológicos, paleoambientales, paleobiológicos y cronológicos.

Extinción de *Smilodon populator*

Esta especie desapareció del registro fósil al final de la última glaciación, en el límite entre el Pleistoceno y el Holoceno, entre 12 mil y 10 mil años atrás, aproximadamente (Figura 1). La desaparición de *Smilodon* fue parte de un evento biológico global conocido como la extinción de la megafauna del Cuaternario, que se caracterizó por la pérdida de casi dos tercios de los animales más grandes del Pleistoceno (Barnosky y Lindsey 2010 y referencias allí citadas). De acuerdo a hipótesis recientes, esta extinción en masa tuvo como causa predominante la llegada del hombre a los distintos continentes (en su rol de cazador y generador de disturbios ambientales), en asociación con dos eventos climáticos sucesivos de enfriamiento y ca-

lentamiento, ambos muy acelerados. Si bien en la comunidad científica hay consenso de que la combinación de estos factores generó esta extinción de mamíferos a escala global, a escala regional los datos geológicos, paleoclimáticos y paleontológicos pueden soportar causas climáticas por sobre las antrópicas, o viceversa. Así, en diferentes áreas del planeta, se estima que la extinción de la megafauna varió en intensidad, rapidez y factores causales (Barnosky y Lindsey 2010; Metcalf *et al.* 2016).

En América del Sur, la extinción de la megafauna llevó a la pérdida del 83% de los mamíferos grandes (más de 44 kg) y muy grandes (más de 1 tonelada), que habitaban el continente a finales del Pleistoceno y comienzos del Holoceno (Barnosky y Lindsey 2010; Cione *et al.* 2015; Prado *et al.* 2015; Prevosti y Forasiepi 2018). Los registros más tempranos de humanos ocurrieron en América del Sur hace aproximadamente 15 a 11 mil años (Barnosky y Lindsey 2010). En particular, en Patagonia, la llanura Pampeana y Brasil, la extinción de la megafauna se produjo entre 1000 y 3000 años luego de los primeros registros humanos y coincidió con un cambio climático abrupto (enfriamiento seguido de calentamiento) ocurrido aproximadamente entre 13 y 11 mil años atrás (Barnosky y Lindsey 2010; Cione *et al.* 2015). Estudios recientes realizados en Patagonia plantean que la extinción de los grandes carnívoros es coincidente con la del resto de la megafauna y que estuvo acoplada al período de aumento de la temperatura que se dio a comienzo del Holoceno (Metcalf *et al.* 2016). De estos carnívoros sólo sobrevivieron a la presión humana y ambiental los de tamaño menor como el puma, el jaguar y el oso de anteojos (Prevosti y Forasiepi 2018 y referencias allí citadas).

En Tucumán, los datos más antiguos de poblamiento humano corresponden a sitios habitados hace 7420 años antes del presente en las cercanías del Infiernillo, Tafí del Valle (Martínez *et al.* 2013; Oliszewski *et al.* 2018), mientras que la última aparición de megafauna (osteodermos de perezoso gigante) en el área de Tafí del Valle ronda los 8000 años (Sayago *et al.* 1998), sugiriendo la coexistencia hombre-megafauna (y por ende predación) en el área montana de la provincia. En la llanura tucumana, las dataciones indican que los primeros asentamientos humanos conocidos tienen una edad de 3500 años (Caria 2004; Caria y Gómez Augier 2019), mientras que para la megafauna de las tierras bajas solo se puede sospechar que habitaron en un lapso impreciso entre el límite Pleistoceno-Holoceno.

Estrictamente, con estos datos no es posible proponer al hombre como causal de extinción de los grandes mamíferos de la llanura de Tucumán. Sin embargo, si se tiene en cuenta que áreas geográficamente vinculadas (por ejemplo, la Sierra del Aconquija y Puna) fueron habitadas alrededor de 8000 y 11000 años atrás, respectivamente (Martínez *et al.* 2013; Martínez 2018) es posible que todas las regiones ecológicas del noroeste de Argentina hayan estado habitadas por humanos hace aproximadamente 10 mil años atrás (Martínez y Funes Coronel 2020).

Es claro que los datos paleontológicos del Pleistoceno y arqueológicos arcaicos de las tierras bajas de Tucumán tienen importantes sesgos en el registro que obedecen en parte a factores relacionados con la preservación de los sitios. Hasta nuevos hallazgos, seguiremos sin saber si las grandes bestias fueron extinguidas por puntas de flecha, un repentino cambio climático o una fatal asociación entre ambas amenazas.

En este fascículo se muestra a *Smilodon*, un habitante icónico de la fauna del Pleistoceno. Este representante de la megafauna cuaternaria habitó en los gélidos ambientes de las Américas y sucumbió, probablemente ante la lanza del hombre y el aumento de la temperatura. No solo se perdieron con él sus particulares características anatómicas sino también su singular manera de atacar y matar y su rol como el gran predador de enormes presas.

Bibliografía citada

- Agnolin F. L., N. R. Chimento, D. H. Campo, M. Magnussen, D. Boh y F. De Gianni. 2018. Large carnivore footprints from the Late Pleistocene of Argentina. *Ichnos* DOI: 10.1080/10420940.2018.1479962
- Akersten, W. A. 1985. Canine function in *Smilodon* (Mammalia, Felidae, Machairodontinae). *Contributions in Science* 356: 1–22.
- Andersson K., D. Norman y L. Werdelin. 2011. Sabretoothed carnivores and the killing of large prey. *PLoS ONE* 6: e24971.
- Antón M. y A. Galobart. 1999. Neck function and predatory behavior in the scimitar toothed cat *H. serum latidens* (Owen). *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 771–784.
- Antón M., M. J. Salesa, J. F. Pastor, I. M. Sanchez, S. Fraile y J. Morales. 2004. Implications of the mastoid anatomy of larger extant felids for the evolution and predatory behaviour of sabretoothed cats (Mammalia, Carnivora, Felidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 140: 207–221.
- Antón M. A., G. Siliceo, J. F. Pastor, J. Morales y M. J. Salesa. 2020. The early evolution of the sabre-toothed felid killing bite: the significance of the cervical morphology of *Machairodus aphanistus* (Carnivora: Felidae: Machairodontinae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 188: 319–342.
- Auler A. S., L. B. Piló, P. L. Smart, X. Wang, D. Hoffmann, D. A. Richards, R. L. Edwards, W. A. Neves y H. Cheng. 2006. U-series dating and taphonomy of Quaternary vertebrates from Brazilian caves. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 240: 508–522.
- Barnosky A. D. y E. L. Lindsey. 2010. Timing of Quaternary megafaunal extinction in South America in relation to human arrival and climate change. *Quaternary International* 217: 10–29.

- Berta, A. 1985. The status of *Smilodon* in North and South America. *Contribution in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 379: 1–15.
- Berta, A. 1987. Sabercat *Smilodon gracilis* from Florida and a discussion of its relationships (Mammalia, Felidae, Smilodontini). *Bulletin of the Florida State Museum. Biological Sciences* 31: 1–63.
- Berta, A. 1995. Fossil carnivores from the Leisey Shell Pits, Hillsborough County, Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History* 37: 463–499.
- Biknevicius A. R. y B. Van Valkenburgh. 1996. Design for killing: craniodental adaptations of predators. En: Gittleman J. L. (ed.) *Carnivore behavior, ecology, and evolution*, vol 2. Cornell University Press, New York, pp 393–428.
- Biknevicius A. R., B. Van Valkenburgh y J. A. Walker. 1996. Incisor size and shape: implications for feeding behaviors in saber-toothed ‘cats’. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 510–521.
- Bocherens H., M. Cotte, R. Bonini, D. Scian, P. Straccia, L. Soibelzon, F. J. Prevosti., 2016. Paleobiology of sabretooth cat *Smilodon populator* in the Pampean region (Buenos Aires Province, Argentina) around the last glacial maximum: insights from carbon and nitrogen stable isotopes in bone collagen. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 449: 463–474.
- Bonaparte J. F. y J. Bovobnikov. 1974. Algunos fósiles pleistocenos de la provincia de Tucumán y su significado bioestratigráfico. *Acta Geológica Lilloana* 12: 171–183.
- Bond, M. 2001. Francisco Javier Muñiz, primer paleontólogo argentino. *Museo* 15: 57–64.
- Caria, M. 2004 Arqueología del paisaje en la Cuenca Tapia-Trancas y áreas vecinas (Tucumán-Argentina). Tesis Doctoral Inédita. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.
- Caria M. y J. P. Gómez Augier. 2019. Geoarqueología del sector septentrional de las tierras bajas de la provincia de Tucumán (Argentina): patrones en el uso del espacio durante la época prehispánica. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 71: 275–293.
- Christiansen, P. 2008. Evolution of skull and mandible shape in cats (Carnivora: Felidae) *PLoS One* 3, e2807.
- Christiansen, P. 2013. Phylogeny of the sabertoothed felids (Carnivora: Felidae: Machairodontinae). *Cladistics* 29: 543–559.
- Christiansen P y M. Harris. 2005. Body size of *Smilodon* (Mammalia: Felidae). *Journal of Morphology* 266: 369–384.
- Cione A. L., G. M. Gasparini, E. Soibelzon, L. H. Soibelzon y E. P. Tonni. 2015. The great American biotic interchange. A South American perspective. *Springer Briefs in Earth System Sciences*, 97 pp.

- Contreras S. A., C. R. Méndez, A. E. Zurita, A. I. Lutz, O. Orfeo, A. R. Miño-Boilini y J. Friedrichs. 2019. Paleontología y geología del Pleistoceno de las provincias de Chaco y Formosa, Argentina. En Nasif N., G. I Esteban, J. Chiesa, A. Zurita y S. Georgieff (eds.) Mioceno al Pleistoceno del centro y norte de Argentina. *Opera Lilloana* 52: 446–465.
- Cope, E. D. 1880. On the extinct cats of America. *American Naturalist* 14: 833–858.
- Cruz L. E., J. C. Fernicola, C. Carignano y M. S. Bargo. 2012. Asociaciones faunísticas del cuaternario de San Francisco, provincia de Córdoba, Argentina. Implicancias bioestratigráficas y taxonómicas. *Ameghiniana* 49: 642–656.
- Desmaret, E. 1853. Carnassiers. En: Chenu J. C. (ed.) *Encyclopédie d'Histoire Naturelle, Carnassiers*, 2ème partie. Marescq y Compagnie, Paris, pp. 22–224.
- Emerson S. B. y L. B. Radinsky. 1980. Functional analysis of sabertooth cranial morphology. *Paleobiology* 6: 295–312.
- Esteban G., J. M. Sayago, J. E. Powell y M. Collantes. 1988. Bioestratigrafía de los depósitos cuaternarios de Tañí Viejo, provincia de Tucumán. V Congreso Geológico Chileno. *Actas* 2: 121–136.
- Ferrero B. S., N. I. Patterer, E. Brunetto, R. S. Ramos, J. I. Noriega, E. Moya, M. J. Peralta, A. F. Zucol, M. J. Franco y M. Brea. 2019. El registro paleontológico del Pleistoceno de la provincia de Entre Ríos (Argentina). En Nasif N., G. I Esteban, J. Chiesa, A. Zurita y S. Georgieff (eds.) Mioceno al Pleistoceno del centro y norte de Argentina. *Opera Lilloana* 52: 490–519.
- Figueirido B., S. Lautenschlager, A. Pérez-Ramos y B. Van Valkenburgh. 2018. Distinct predatory behaviors in scimitar- and dirk-toothed sabertooth cats. *Current Biology* 28: 3260–3266.
- Francia A., A. E. Zurita, O. Orfeo, A. R. Miño-Boilini, G. Erra, G. G. Zacarías, S. M. Rodríguez-Bualó, M. A. Alcaraz y A. I. Lutz. 2019. Paleontología y geología de la provincia de Corrientes. En Nasif N., G. I Esteban, J. Chiesa, A. Zurita y S. Georgieff (eds.) Mioceno al Pleistoceno del centro y norte de Argentina. *Opera Lilloana* 52: 520–536.
- Gaudioso P. J., R. I. Vezzosi, L. H. Soibelzon, G. M. Gasparini y R. M. Barquez. 2018. Registro de carnívoros pleistocénicos en el Chaco santiagueño (Termas de Río Hondo, Santiago del Estero, Argentina). IV Congreso Latinoamericano, VIII Congreso Boliviano de Mastozoología, La Paz, Bolivia.
- Kurtén B. 1963. Notes on some Pleistocene mammal migrations from the Palearctic to the Nearctic. *Eiszeitalter und Gegenwart* 14: 96–103.
- Kurtén B. y L. Werdelin. 1990. Relationships between North and South American *Smilodon*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10: 158–169.
- Lund, P. 1842. Blik paa brasiliens dyreverden för sidste jordomvaeltning. Fjerde Afhandling: Fortsaettelsen af Pattedyrene. Det kongelige Danske

- Vindenskabernes Selskabs naturvidenskabelige og matematiske, Afhandlinger 9: 190–193.
- Manzuetti A., D. Perea, M. Ubilla, y A. Rinderknecht. 2018. First record of *Smilodon fatalis* Leidy, 1868 (Felidae, Machairodontinae) in the extra-Andean region of South America (late Pleistocene, Sopas Formation), Uruguay: Taxonomic and paleobiogeographic implications. *Quaternary Science Reviews* 180: 57–62.
- Martin, L. D. 1980. Functional morphology and the evolution of cats. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences* 8: 141–154.
- Martínez, J. G. 2018. Sociedades prehispánicas de la Puna argentina: desde el poblamiento temprano hasta los inicios de la producción pastoril y agrícola. En Grau R., J. Babot, A. Izquierdo y A. Grau (eds.) *La Puna Argentina: Naturaleza y Cultura. Serie de Conservación de la Naturaleza* 24: 273–294.
- Martínez J. y J. A. Funes Coronel. 2020. Trayectorias cruzadas de gente y materias primas: Movilidad entre Puna y Valles en el Noroeste de Argentina durante el Holoceno Medio. *Revista del Museo de Antropología* 13: 37–44.
- Martínez J., E. P. Mauri, C. Mercuri, M. A. Caria y N. Oliszewski. 2013. The Mid-Holocene human occupations in Tucumán (northwest Argentina). *Quaternary International* 307: 86–95.
- McHenry C. R., S. Wroe, P. D. Clausen, K. Moreno y E. Cunningham. 2007. Supermodeled sabercat, predatory behavior in *Smilodon fatalis* revealed by high-resolution 3D computer simulation. *Proceeding of the Natural Academy of Science* 104: 16010–16015.
- McDonal H. G. 2018. *Smilodon*, a short history of becoming an iconic sabertooth. En Werdelin L. H. G. McDonald y C. A. Shaw. (eds.), *Smilodon*, the iconic sabertooth. Johns Hopkins University Press Baltimore, Maryland, pp. 1–13.
- Meachen-Samuels J. A. y B. Van Valkenburgh. 2009. Forelimb indicators of prey-size preference in the Felidae. *Journal of Morphology* 270: 729–744.
- Meachen-Samuels J. A. y B. Van Valkenburgh. 2010. Radiographs reveal exceptional forelimb strength in the sabertooth cat, *Smilodon fatalis*. *PLoS ONE* 5: e11412.
- Merriam J. y C. Stock. 1932. The Felidae of Rancho La Brea. Carnegie Institution of Washington Publication 422: 1–231.
- Metcalf J. L., C. Turney, R. Barnett, F. Martin, S. C. Bray, J. T. Vilstrup, L. Orlando, R. Salas-Gismondi, D. Loponte, M. Medina, M. De Nigris, T. Civalero, P. M. Fernández, A. Gasco, V. Duran, K. L. Seymour, C. Otaola, A. Gil, R. Paunero, F. J. Prevosti, C. J. A. Bradshaw, J. C. Wheeler, L. Borrero, J. J. Austin y A. Cooper. 2016. Synergistic roles of climate warming and human occupation in Patagonian megafaunal extinctions during the Last Deglaciation. *Science Advances* 2: e1501682.

- Muñiz, F. J. 1845. Descripción de *Muñifeliz bonaerensis*. *Gaceta Mercantil* 6603: 1–2.
- Neves W. A. y L. B. Piló. 2003. Solving Lund's dilemma: new AMS dates confirm that humans and megafauna coexisted at Lagoa Santa. *Current Research in the Pleistocene* 20: 57–60.
- Oliszewski N., J. G. Martínez, G. A. Arreguez, C. M. Gramajo Bühler y M. E. Naharro. 2018. La transición vista desde los valles intermontanos del noroeste argentino: nuevos datos de la Quebrada de Los Corrales (El Infiernillo, Tucumán, Argentina). *Chungara, Revista de Antropología Chilena* 50: 71–86.
- Ortiz P. E., D. A. García-López, M. C. Madozzo Jaén y G. I. Esteban. 2019. Síntesis actualizada del registro paleontológico pleistoceno en el Noroeste argentino. En Nasif N., Esteban G. I., Chiesa J., Zurita A. y Georgieff S. (eds.) Mioceno al Pleistoceno del centro y norte de Argentina. *Opera Lilloana* 52: 574–605.
- Owen, F. R. S. 1846. Notices of some fossil Mammalia of South America. Report of the Annual Meeting, *British Association for the Advancement of Science* 16: 65–67.
- Paijmans J. L. A., R. Barnett, M. T. P. Gilbert, M. L. Zepeda-Mendoza, J. W. F. Reumer, J. de Vos, G. Zazula, D. Nagel, G. F. Baryshnikov, J. A. Leonard, N. Rohland, M. V. Westbury, A. Barlow y M. Hofreiter. *et al.* 2017. Evolutionary history of saber toothed cats based on ancient mitogenomics. *Current Biology* 27: 3330–3336.
- Prado J. L., C. Martínez-Maza y M. T. Alberdi. 2015. Megafauna extinction in South America: a new chronology for the Argentine Pampas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 425: 41–49.
- Powell J. E. y P. E. Ortiz. 2014. Los vertebrados fósiles de la provincia de Tucumán. pp. 208–227. En: Moyano S., M. E. Puchulu, D. S. Fernández, M. E. Vides, S. Nieva y G. Aceñolaza (eds.) Geología de Tucumán. Colegio de Graduados en Ciencias Geológicas de la Provincia de Tucumán, Tucumán.
- Prevosti F. y A. M. Forasiepi. 2018. Evolution of South American mammalian predators during the Cenozoic: Paleobiogeographic and paleoenvironmental contingencies. *Springer Nature*, 196 pp.
- Prevosti F. J. y F. M. Martin. 2013. Paleoeecology of the mammalian predator guild of the Southern Patagonia during the latest Pleistocene: ecomorphology, stable isotopes, and taphonomy. *Quaternary International* 305: 74–84.
- Prevosti F. J. y L. H. Soibelzon. 2012. The evolution of South American carnivore fauna: paleontological perspective. En: Patterson B. y L. P. Costa (eds.) Bones, clones and biomes: the history and geography of recent neotropical mammals. University Chicago Press, Chicago, pp 102–122.

- Prevosti F. J. y S. Vizcaíno. 2006. The carnivore guild of the late Pleistocene of Argentina: paleoecology and carnivore richness. *Acta Paleontologica Polonica* 51: 407–422.
- Prevosti F. J., A. Forasiepi y N. Zimicz. 2013a. The evolution of the Cenozoic terrestrial mammalian predator guild in South America: Competition or replacement? *Journal of Mammalian Evolution* 20: 3–21.
- Prevosti F. J., F. M. Martín y M. Massone. 2013b. First record of *Smilodon* Lund (Felidae, Machairodontinae) in Tierra del Fuego island (Chile). *Ameghiniana* 50: 605–610.
- Prevosti F. J., G. F. Turazzini y M. A. Chemisquy. 2010. Morfología craneana en tigres dientes de sable: alometría, función y filogenia. *Ameghiniana* 47: 239–256.
- Sayago J. M., J. E. Powell, M. M. Collantes y L. Neder. 1998. El Cuaternario. pp. 111–128. En: Gianfrancisco M., M. E. Puchulu, J. D. Cabrera y G. Aceñolaza (eds.) Geología de Tucumán. Colegio de Graduados en Ciencias Geológicas de Tucumán, .
- Soibelzon L. H. y F. J. Prevosti. 2013. Fossils of South American land carnivores (Mammalia, Carnivora). En: Ruiz-García M. y J.M. Shostell (eds.) Molecular population genetics, evolutionary biology and biology conservation of Neotropical carnivores. Nova Publishers, Nueva York, pp 509–527.
- Torres-Carro V., D. A. García-López y P. E. Ortiz. 2021. The fossil record of camelids (Mammalia, Cetartiodactyla) in Tucumán Province, northwestern Argentina. *Ameghiniana* 58: doi: 10.5710/AMGH.27.11.2020.3353
- Turner A. y M. Antón. 1997. The big cats and their fossil relatives: An illustrated guide to their evolution and natural history. Columbia University Press, New York, 233 pp.
- Van Valkenburgh, B. 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores. En: Damuth J. y B. J. Macfadden (eds.) Body size in Mammalian paleobiology: estimation and biological implication. Cambridge University Press, Cambridge, pp 181–205.
- Van Valkenburgh, B. 2007. Déjà vu: the evolution of feeding morphologies in the Carnivora. *Integrative and Comparative Biology* 47: 147–163.
- Van Valkenburgh B. y C. B. Ruff. 1987. Canine tooth strength and killing behaviour in large carnivores. *Journal of Zoology* 212: 379–397.
- Vezzosi R. I., E. Brunetto y M. C. Zalazar. 2019. El registro fósil de vertebrados del Cuaternario de Santa Fe (Argentina): primera actualización. En Nasif N., G. I. Esteban, J. Chiesa, A. Zurita y S. Georgieff (eds.) Mioceno al Pleistoceno del centro y norte de Argentina. *Opera Lilloana* 52: 638–670.
- Werdelin, L. 1996. Carnivoran ecomorphology: a phylogenetic perspective. En: Gittleman J. L. (ed.) Carnivore behavior, ecology, and evolution, vol 2. Cornell University Press, New York, pp 582–624.
- Werdelin L., H. G. McDonald y C. A. Shaw. 2018. *Smilodon*: The Iconic Sabertooth Johns Hopkins University Press, Baltimore, 224 pp.

- Widga C., T. L. Fulton, L. D. Martin y B. Shapiro. 2012. *Homotherium serum* and *Cervalces* from the Great Lakes Region, USA: geochronology, morphology and ancient DNA. *Boreas* 41: 546–556.
- Zurita A. E., A. R. Miño-Boilini, A. A. Carlini, M. Iriondo y M. A. Alcaraz. 2009. Paleontología del Chaco Oriental. Una nueva localidad con mamíferos fósiles pleistocenos en el río Bermejo (Formosa, Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 26: 277–288.

