

LA CAMBIANTE CLASIFICACIÓN DE *TOXODON* OWEN 1837

Ricardo C. PASQUALI¹, Mariano BOND² y Eduardo P. TONNI²

¹ Departamento Tecnología Farmacéutica, Facultad de Farmacia y Bioquímica, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

E-mail: rcpasquali@yahoo.com

² División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, La Plata. E-mails: constantino1453@yahoo.com.ar,

eptonni@fcnym.unlp.edu.ar

RESUMEN

Toxodon es el primer ungulado nativo en ser descrito y es el último representante de un extraordinario linaje de mamíferos extinguidos que, desde su descubrimiento demostró su singularidad y su marcada diferenciación de los otros órdenes de ungulados entonces conocidos. Precisamente los rasgos que parecían relacionar a *Toxodon* con diversos grupos de mamíferos muy distintos entre sí, como roedores, perisodáctilos y sirenios, no eran indicadores de parentesco sino rasgos propios de estos peculiares ungulados nativos extinguidos, que denotaban la artificialidad de forzar su ubicación en jerarquías sistemáticas entonces conocidas. Owen primero y definitivamente Roth, comprenderán el significado de las singularidades de *Toxodon* y formas afines, incluyéndolos en un grupo propio de mamíferos extinguidos de América del Sur, los Notoungulata.

Palabras clave: Ungulados nativos, taxonomía, América del Sur.

ABSTRACT

The changing classification of Toxodon Owen 1837.

Toxodon is the first extinct native ungulate to be described; it is the last representative of this extraordinary race, which since its discovery proved its uniqueness and its strong differentiation of the other orders of ungulates then known. Precisely the features that seemed to connect *Toxodon* with diverse groups of mammals (rodents, Perissodactyla, and Sirenia), were not indicators of kinship but these peculiar traits of native extinct ungulates, denoting the artificiality of forcing its location in systematic hierarchies then known. Owen first, and Roth definitely will understand the meaning of the singularities of *Toxodon* and allied forms, including them in a separate group of extinct mammals of South America, the Notoungulata.

Keywords: Native ungulates, taxonomy, South America.

INTRODUCCIÓN

Al enfrentarse los europeos con la fauna de mamíferos viviente de América, en algunos casos el parecido de algunos con animales que ya conocían, les llevó a darles un mismo nombre (ej. “tigre” para el yaguareté), aunque en algunos casos ni siquiera pertenecían al mismo grupo zoológico (“nutria” para el coipo); en otros casos debieron inventar o buscar el nombre indígena para la criatura en cuestión, ya que en ocasiones la misma no se parecía a ninguna conocida (ej. armadillo o tatú). Algo similar ocurrió con los mamíferos fósiles sudamericanos; en algunos casos como el de los proboscídeos fósiles recordaban a formas europeas extinguidas o a los elefantes vivientes. Por su par-

te, en los perezosos extinguidos como el *Megatherium*, tempranamente se estableció su relación dentro de los “edentados” o xenartros sudamericanos vivientes. Sin embargo, los ungulados nativos sudamericanos, con al menos cinco órdenes endémicos, supusieron un problema algo más complejo al momento de relacionarlos con los ungulados extrasudamericanos, tanto fósiles como vivientes.

El primer ungulado nativo en ser descritos fue *Toxodon platensis* (Mammalia, Notoungulata, Toxodontidae), taxón fundado por Richard Owen (1804-1892) en 1837, a partir de un cráneo que Charles Robert Darwin (1809-1882) comprara por 18 peniques a unos lugareños que lo habían encontrado en capas de antigüedad pleistocena media a tardía (Bonaerense-Luja-

nense de la nomenclatura estratigráfica actual), a orillas del arroyo Sarandí, Río Negro, unas 120 millas al noroeste de Montevideo, Uruguay (Fig. 1a). De acuerdo a Darwin, el cráneo tenía un aspecto “fresco” y estaba en perfectas condiciones cuando fue hallado, pero unos niños lo usaron como blanco para tirar piedras, dejándolo en muy mal estado y con sus dientes destruidos. Afortunadamente Darwin colectó en el Río Tercero o Carcarañá, provincia de Santa Fe, a unas 180 millas de donde se había encontrado el cráneo original, un diente de *Toxodon* que calzaba perfectamente en uno de sus alvéolos; Darwin también colectó otros dientes de *Toxodon* en los depósitos del “Pampeano” (Pleistoceno) de “Bajada Santa Fe”, la actual ciudad de Paraná, en la pro-

vincia de Entre Ríos (Fernicola *et al.* 2009). Darwin hizo referencia a un cráneo como “*a head of a Megatherium*” en una carta que dirigiese a John Stevens Henslow (1796-1861) en marzo de 1834 (Darwin 1967); por los datos proporcionados, tales como el precio y el hecho de que los dientes fueron quebrados por los “gauchos”, es posible que se trate del mismo cráneo de *Toxodon* del arroyo Sarandí. Otro material en el que Owen se basó para definir a *Toxodon*, fue una mandíbula hallada por Darwin en las cercanías de Bahía Blanca (Fig. 1b), de la que dedujo correctamente, por ciertas características dentarias, que pertenecía al mismo género del animal representado por el cráneo y los dientes superiores aislados (Owen 1838, Fernicola *et al.* 2009). Las mismas características de la dentición llevaron a Owen a referir a *Toxodon* al orden Rodentia.

En la presente contribución se sintetiza la historia de la cambiante clasificación de *Toxodon*, según los distintos autores. Esta es una evidencia más acerca de las dificultades que presentaba la interpretación de algunos integrantes de los singulares megamamíferos sudamericanos, que no tenían contraparte en las faunas de otras regiones.

LA CLASIFICACIÓN DE TOXODON

Si bien Owen (1837) relacionó a *Toxodon* con los roedores, también sostuvo que tenía afinidades con los “paquidermos” (Pachydermata) y los “cetáceos herbívoros” (se refería a los sirenios, que Cuvier había clasificado como cetáceos). Owen consideró a *Toxodon* como un roedor, basándose sobre todo en el aspecto rodentiforme que muestra la vista lateral del cráneo, la forma de los molares, de base abierta, la forma de los incisivos, y en la ausencia de caninos. Este último argumento desapareció posteriormente con los primeros trabajos de Karl Hermann (Germán) Konrad Burmeister (1807-1892), quien demostró la existencia de caninos pequeños (Burmeister 1866). Owen

basó las afinidades de *Toxodon* con los sirenios en la forma y posición de la apertura externa de las narinas, en los cóndilos occipitales y en la pendiente del plano de la región occipital del cráneo, inclinada hacia delante. Las piezas más completas que luego se hallarían indicaron, sin embargo, que el occipital, luego de inclinarse hacia delante, volvía en su parte superior hacia atrás, desapareciendo de esta manera el parecido con los sirenios.

Así, *Toxodon* constituía para Owen un paso más en la gradación de las formas que van desde los roedores a los cetáceos a través de los “paquidermos”. Esta idea, junto con la extensa descripción de los materiales de *Toxodon*, sería repetida por Owen en la primera parte de *Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle, under the Command of Captain Fitz Roy, R.N.*, correspondiente a los mamíferos fósiles y publicada en 1838. La misma argumentación es utilizada por Darwin (1839) en su *Journal*, cuando describe el cráneo de *Toxodon* y enumera a los distintos órdenes de mamíferos que parecía reunir la estructura craneana de este taxón. Utilizando esa misma estructura craneana, expresaba la escasa probabilidad de que se tratara de un animal exclusivamente acuático, siendo más probable que se tratase de un “*quadruped, and not a Cetacean*”. Para Darwin (1839: 180), *Toxodon* era la manifestación de un “*additional step*” en la gradación de los Rodentia, a través de los Pachydermata hacia los Cetacea. Señalaba que el “capybara” o carpincho (*Hydrochoerus hydrochaeris*) indicaba el comienzo de tal gradación entre los Rodentia vivientes, donde dicho taxón es el de mayor tamaño, destacando que asimismo era característico del continente donde los restos del gigantesco *Toxodon* habían sido descubiertos.

Una de las consideraciones más interesantes que hizo Darwin sobre *Toxodon* estaba en el comentario sobre los restos de mamíferos fósiles hallados en Punta Alta, cerca de Bahía Blanca, provincia de Buenos Aires. Al mencionar el hallazgo de *Toxodon* en estos depósitos y comentar los diferentes grupos con los que parecía estar relacionado (roedores, Pachyderma-

ta, manatíes y dugongos), Darwin (1845: 82) expresaba: “*How wonderfully are the different orders, at the present time so well separated, blended together in different points of the structure of Toxodon?*”. Darwin muestra así cómo lo impresionaba el hecho de que una forma extinguida sudamericana poseyese rasgos compartidos con varios órdenes muy separados entre sí. Es muy posible que la observación de estos caracteres supuestamente compartidos influyera significativamente en su teoría sobre el origen de las especies. Actualmente, sin embargo, se sabe que muchos de esos rasgos en los ungulados nativos responden a homoplasias y no a homologías debidas a un ancestro común cercano. Aparte de estas reflexiones sobre las afinidades de *Toxodon*, a Darwin se le planteaban otros interrogantes. En primer lugar cuál era la antigüedad del *Toxodon* y de los otros mamíferos fósiles acompañantes, entre los que se hallaban xenartros gigantes, proboscideos, caballos y roedores. Dentro del contexto de la datación temporal propuesta por Lyell (1833) -basada fundamentalmente en la proporción de moluscos extinguidos- el hecho de que en Punta Alta, uno de los yacimientos donde había colectado mamíferos, los moluscos marinos asociados estuviesen representados por especies vivientes, lo llevó a concluir que se trataba de capas no muy antiguas. Del mismo modo, sus reflexiones sobre la relación entre unas terrazas marinas de San Julián en la Patagonia y las capas en donde había encontrado los restos del ungulado nativo *Marauchenia*, lo llevaron a concluir que muchos de estos mamíferos habitaban el continente sudamericano cuando los mares presentaban las mismas especies que las actuales. De esta manera, a Darwin se le abría el interrogante de cuáles habían sido los sucesos acaecidos en un tiempo tan reciente que justificaran la desaparición de estas especies, ya que para él no había indicios de cambios catastróficos en la secuencia sedimentaria. Se observa de esta forma, cómo las afinidades de estos mamíferos y su antigüedad relativamente reciente, le planteaban a Darwin el



Figura 1: Cráneo (a) y fragmento mandibular (b) a partir de los cuales Owen fundó el género *Toxodon* y la especie *Toxodon platensis* (modificado de Owen 1838, láminas II y V).

problema de la extinción y la búsqueda de sus causas.

Curiosamente, en el marco de la competencia entre las potencias rivales europeas del siglo XIX, de alguna manera trasladada al campo científico, quien parece haber sido el primero en obtener un resto de *Toxodon*, fue Alcide Dessalines d'Orbigny (1802-1857), en su viaje de exploración a América del Sur de 1826-1833, previo al de Darwin que fue entre 1831-1836. Sin embargo, por diversos motivos la publicación del *Voyage dans l'Amérique Meridionale* de d'Orbigny se retrasó, siendo su parte paleontológica dada recién a conocer en 1842, mientras que la sección paleontológica, "Fossil Mammalia", de *Zoology of the Voyage*, lo había sido entre 1838-1840. Es de destacar que según Mone (1987), algunas de las láminas de la obra de d'Orbigny parecen haber estado hechas ya en 1837. Como consecuencia de este atraso, d'Orbigny ya utilizó en su publicación el nombre *Toxodon platensis* para describir un molar de dicha especie. Ese molar, hallado en niveles probablemente ensenadenses, esto es Pleistoceno inferior a medio, en la zona de La Recoleta, costa del Río de La Plata, le había sido obsequiado por el Director del Museo de Historia Natural de Buenos Aires, Carlos Ferraris. En la misma obra, d'Orbigny (1842) también refiere a *Toxodon* un húmero colectado en el Mioceno de Paraná, provincia de Entre Ríos, durante la primera parte de su viaje sudamericano; consideró que dicho resto podría perte-

necer a una especie distinta, a la que junto con Laurillard denominaron *Toxodon paranensis* (d'Orbigny 1842). Para d'Orbigny, *Toxodon* era o bien un roedor transicional a los paquidermos o directamente se encontraría dentro de los "Mamíferos Pachydermes".

Con una opinión parecida, aunque reconociendo la singularidad de *Toxodon*, Owen (1845) creaba la familia Toxodontidae para dicho género y la ubicaba dentro del "Orden Pachyderma", grupo artificial que agrupaba entre otros a algunos Perisodactyla como los rinocerontes.

Desconociendo probablemente el trabajo de Owen, François Louis Paul Gervais (1816-1879), en una publicación de 1847, afirmaba: "*Que le Toxodon formera parmi les Siréniens une nouvelle famille sous le nom de Toxodontidae, laquelle est plus voisine des Halichoridae que des Manatidae*" (Gervais 1847: 221). El hallazgo de restos de *Nesodon* y su similitud con *Toxodon* indujo luego a Owen (1853) a crear el orden Toxodontia para incluir a ambos géneros. Para 1855 ya era conocida una parte importante del esqueleto de *Toxodon*, por lo que Paul Gervais (1855: 31) lo consideraría para entonces, al igual que Owen, como cercano a los perisodáctilos y especialmente con afinidades notables con los rinocerontes, aunque también con algunos caracteres propios del hipopótamo. Esto último parece haber influido en las tempranas reconstrucciones del aspecto en vida de *Toxodon* (Figs. 2 y 3).

Burmeister (1866) concluyó que *Toxodon*

no podía incluirse en ninguno de los dos grupos de paquidermos conocidos (paridigitados e imparidigitados) y fundó el grupo Multidigitata, ya que suponía que en las extremidades posteriores tenía cinco dedos. Uno de los cráneos figurados por Burmeister, había sido colectado por el médico militar Francisco Javier Muñiz (1795-1871) y donado junto con otros fósiles al Museo Público de Buenos Aires en 1857. Debe aclararse que los Pachyderma Multidigitata de Burmeister (1879) agrupaban además de *Toxodon*, a *Nesodon* y también a *Mesotherium* (= *Typotherium*). Para Burmeister los multidigitata eran propios de América y *Toxodon* era un género característico de la "Formation Diluvienne ditte Quaternaire ou PostPliocene".

Henri Gervais (1849-1911) y Florentino Ameghino (1854-1911) fundaron en 1880 el orden de los "typotéridos" para incluir a algunos animales afines a los roedores, paquidermos y edentados, tales como los géneros "*Typotherium*" (*Mesotherium*) y *Toxodon* (Gervais y Ameghino 1880). Ameghino (1884) en el prólogo de su obra *Filogenia*, se refiere a *Toxodon* como uno de los ejemplos que más le inspiraron sobre la certeza de las "leyes evolutivas". Así aún cuando *Toxodon* aparecía como "anómalo", de acuerdo a esas leyes evolutivas ese "ser misterioso" que se le presentaba como un "aborto de la naturaleza" quedaría unido por "lazos indestructibles al resto de la animalidad" (Ameghino 1884:7-9). En esta misma obra, Ameghino reafirma la idea de que el grupo de los Tipotéridos o

Pentadáctilos, que incluye entre otros a *Toxodon*, es un grupo que relaciona a los roedores con los paquidermos perisodáctilos como el rinoceronte y a taxones extinguidos como *Nesodon*, el toxodóntido del Mioceno de Patagonia. Posteriormente Ameghino (1889: 355-356) incluirá a *Toxodon* dentro del grupo Toxodontia, un término erigido por Owen como una jerarquía distinta dentro de los Ungulata. Finalmente, Kaspar Jacob (Santiago) Roth (1850-1924), basándose en el estudio de la región posterior craneana, fundó el orden Notoungulata, los “ungulados del sur” (Roth 1903), para incluir en el mismo a los ungulados sudamericanos como *Toxodon*, *Nesodon* y *Mesotherium* que no tienen afinidades con los ungulados de otros continentes. Roth se desvinculó totalmente de las ideas de sus predecesores y se basó para fundar Notoungulata en ciertas particularidades en la construcción de los huesos temporales que no existen en ningún otro suborden de ungulados. Este orden, que incluye a los Toxodontia de Owen, mantiene vigencia. Algunos autores han señalado que conceptualmente los Notoungulata de Roth y los Toxodontia de Owen serían equivalentes y tal vez el término de Roth debiera ser reemplazado por el de Owen. Por otra parte *Toxodon*, actualmente es reconocido como el último notoungulado, con una distribución geográfica exclusivamente sudamericana, y con un rango temporal que va desde el Plioceno (Chapadmalense, véase Cione y Tonni 2005) hasta el Pleistoceno tardío cuspidal, con especies que van de un tamaño mediano a formas francamente gigantes.

CONCLUSIONES

Independientemente del nombre que le corresponda, el grupo ordinal que contiene a *Toxodon*, representa un conjunto endémico y extinguido de ungulados nativos de América del Sur, que llegó a América Central durante el Plioceno y Pleistoceno, y que por su variedad y frecuencia representó un experimento notable dentro de los mamíferos sudamericanos.

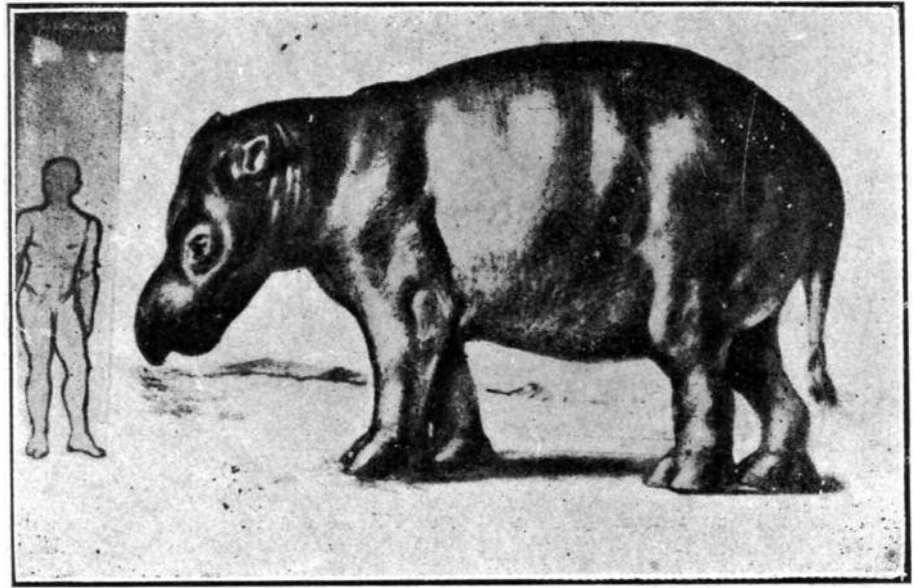


Figura 2: Aspecto en vida de *Toxodon*, según un dibujo publicado por Gez (1919).

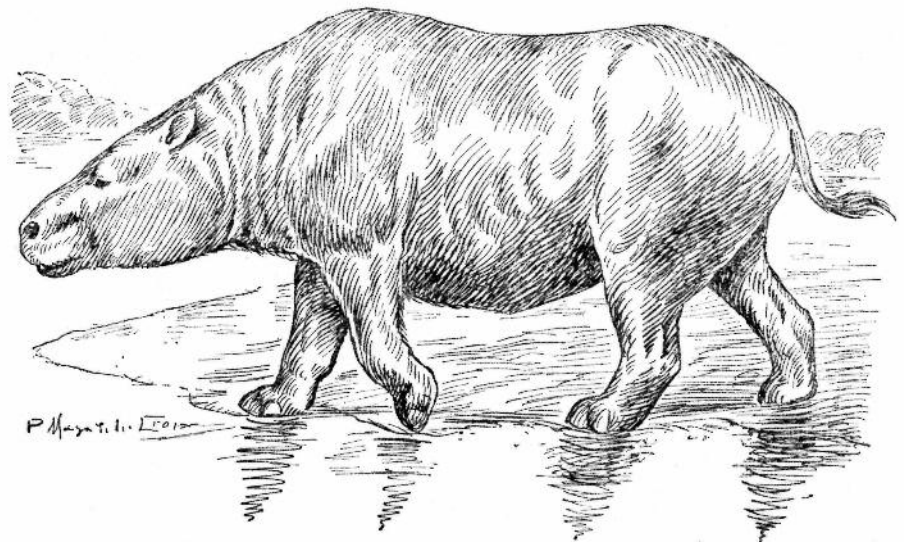


Figura 3: Aspecto en vida de *Toxodon* según el artista francés Paul Magne de la Croix, ca. 1930, publicado por Rusconi (1967).

Toxodon es el primer integrante en ser descrito de ese grupo y es precisamente el último representante de tan extraordinario linaje, que desde su descubrimiento demostró su singularidad y su marcada diferenciación de los otros órdenes de ungulados entonces conocidos. Precisamente los rasgos que parecían conectar a *Toxodon* con diversos grupos de mamíferos muy distintos entre sí como roedores, pe-

risodáctilos (“paquidermos” como los rinocerontes) y sirenios (“cetáceos herbívoros”), no eran indicadores de parentesco sino rasgos propios de estos peculiares ungulados nativos extinguidos, que denotaban la artificialidad de forzar su ubicación en jerarquías sistemáticas entonces conocidas. Owen primero y definitivamente Roth, comprenderán el significado de las singularidades de *Toxodon*

y formas aliadas, incluyéndolos en un grupo propio de mamíferos extinguidos de América del Sur.

AGRADECIMIENTOS

A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica, Universidad Nacional de La Plata y Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires, por el apoyo financiero.

TRABAJOS CITADOS EN EL TEXTO

- Ameghino, F. 1884. Filogenia- Principios de clasificación transformista basados sobre leyes naturales y proporciones matemáticas. Félix Lajouane, Editor, 390 p., Buenos Aires.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Actas de la Academia Nacional de Ciencias de la República Argentina en Córdoba 6: 1-1027.
- Burmeister, G. 1866. Sobre el género *Toxodon*. Sociedad Paleontológica de Buenos Aires, Actas 1: 16-17.
- Burmeister, H. 1879. Description physique de la République Argentine d'après des observations personnelles et étrangères. Tome III, Animaux Vértébrés. Imprenta Coni, 556 p., Buenos Aires.
- Cione, A.L. y Tonni, T.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. y Llambías, E. (eds.) Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires, Relatorio del 16 Congreso Geológico Argentino: 183-200, La Plata.
- Darwin, C. 1839. Journal of researches into the geology and natural history of the various countries visited by H. M. S. Beagle under the command of Captain Fitz Roy, R. N., from 1832 to 1836. Henry Colburn, xiv, 637 p., London.
- Darwin, C. 1845. Journal of Researches into the Natural History and Geology of the Countries Visited During the Voyage of HMS Beagle Round the World, Under the Command of Capt. Fitz Roy, R.N. Second Edition, Corrected, With Additions. John Murray, xii, 279 p., London.
- Darwin, C. 1967. Letter 31. En Barlow N. (ed.) Darwin and Henslow. The growth of an idea. Bentham-Moxon Trust, John Murray: 83-88, London.
- d'Orbigny, A.D. 1842. Voyage dans l'Amérique Méridionale (le Brésil, la République Orientale de l'Uruguay, la République Argentine, la Patagonie, la République du Chili, la République de Bolivia, la République du Pérou), exécuté pendant les années 1826, 1827, 1828, 1829, 1830, 1831, 1832 et 1833. Tome Troisième, 4^o Partie: Paléontologie. P. Bertrand y V. Levraut, 1-152 p., Paris y Strasbourg.
- Fernicola, J.C., Vizcaíno, S.F. y De Juliis, G. 2009. The fossil mammals collected by Charles Darwin in South America during his travels on board the HMS Beagle. Revista de la Asociación Geológica Argentina 64(1): 147-159.
- Gervais, H. y Ameghino, F. 1880. Les mammifères fossiles de l'Amérique Méridionale. F. Savy e Igon Hermanos, 224 p., Paris, Buenos Aires.
- Gervais, P. 1847. Observations sur les mammifères fossiles du midi de la France. Deuxième partie. Extrait des Annales des Sciences Naturelles 8(3): 1-227.
- Gervais, P. 1855. Animaux nouveaux ou rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, de Rio de Janeiro a Lima, et de Lima au Para; exécutée par ordre du gouvernement français pendant les années 1843 a 1847, sous la direction de Francis de Castelnau. Anatomie. P. Bertrand, 98 p., Paris.
- Gez, J.W. 1919. Yacimiento fosilífero del río Santa Lucía. Dos especies nuevas de *Toxodon*. Corrientes. Otero Editor, 19 p., Buenos Aires.
- Lyell, C. 1833. Principles of Geology, being an attempt to explain the former changes of the earth's surface, by reference to causes now in operation. Vol. III, John Murray, 380 p., London.
- Mones, A. 1987. El *Voyage Dans l'Amérique Méridionale* de A. D'Orbigny: Partes "Géologie" y "Paléontologie", sus fechas de publicación y consecuencias nomenclaturales. Ameghiniana 24(3-4): 319-321.
- Owen, R. 1837. A description of the cranium of the *Toxodon platensis*, a gigantic extinct mammiferous species, referrible by its dentition to the Rodentia, but with affinities to the Pachydermata and the herbivorous Cetacea. Proceedings of the Geological Society of London 2: 541-542.
- Owen, R. 1838. Fossil Mammalia. En Darwin, C. (ed.) The Zoology of the Voyage of H.M.S. Beagle, under the command of Captain Fitz Roy, R.N., during the years 1832-1836, Part 1. I. Smith, Elder and Co., iv, 40 p., London.
- Owen, R. 1845. Descriptive and illustrated catalogue of the fossil organic remains of Mammalia and Aves contained in the Museum of the Royal College of Surgeons of England. R. and J.E. Taylor, 391 p., London.
- Owen, R. 1853. Description of some species of the extinct genus *Nesodon*, with remarks on the primary Group (Toxodontia) of the hoofed Quadrupeds, to which that genus is referable. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 143: 291-310.
- Roth, S. 1903. Los Ungulados Sudamericanos. Anales del Museo de La Plata 5: 1-36.
- Rusconi, C. 1967. Animales extinguidos de Mendoza y de la Argentina. Imprenta Oficial, 489 p., Mendoza.

Recibido: 2 de noviembre, 2010.

Aceptado: 29 de abril, 2011.