



Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudios

Alberto L. CIONE*, Eduardo P. TONNI*, Susana BARGO, Mariano BOND, Adriana M. CANDELA, Alfredo A. CARLINI, Cecilia M. DESCHAMPS, María Teresa DOZO, Graciela ESTEBAN, Francisco J. GOIN, Claudia I. MONTALVO, Norma NASIF, Jorge I. NORIEGA, Edgardo ORTIZ JAUREGUIZAR, Rosendo PASCUAL, José Luis PRADO, Marcelo A. REGUERO, Gustavo J. SCILLATO-YANÉ, Leopoldo SOIBELZON, Diego H. VERZI, E. Carolina VIEYTES, Sergio F. VIZCAÍNO y María G. VUCETICH

Abstract. LAND MAMMALS FROM THE LATE MIOCENE TO RECENT IN ARGENTINA: FIFTY YEARS OF RESEARCH. *Ameghiniana* was created 50 years ago. During this lapse, the late Cenozoic paleomastozoology developed exponentially in Argentina. Many of the papers dealt with systematics. However, fossil mammals were also used for establish the chronological scale based on a biostratigraphic sequence of faunas mainly from the Pampean area. This scale proved valid for other South American areas. Besides, mammals were used as proxies for understanding the continental climatic evolution and, at the same time, biogeographic studies flourished. In recent years, many paleoecological and morphofunctional studies were carried out. Certainly, the last 50 years were the most productive time in Argentina since the pioneering work of Florentino Ameghino.

Key words. South America. Biostratigraphy. Paleoclimatology. Paleoecology. Paleobiology. Cenozoic. Neogene.

Palabras clave. América del Sur. Bioestratigrafía. Paleoclimatología. Paleoecología. Paleobiología. Cenozoico. Neógeno.

Introducción

Cincuenta años en la Historia de la Tierra es nada. Cincuenta años en el Eón Fanerozoico es nada. Cincuenta años en la Historia humana es nada. Cincuenta años en la vida individual son muchos como también lo son en la historia de *Ameghiniana*. Especialmente porque durante el período de vida de la revista de la Asociación Paleontológica Argentina se multiplicaron los hechos paleontológicos en nuestro continente y en el mundo. Ciertamente, durante este lapso se sucedieron novedades trascendentes sobre la bioestratigrafía y paleoclimatología basada en mamíferos y la biogeografía, el análisis morfofuncional y la ecología de los mismos. Paralelamente se han sucedido notables avances en el campo de los métodos, técnicas o disciplinas auxiliares así como en el de los descubrimientos. Por otra parte, aumentaron exponencialmente los cultores de la paleontología, incluso con la creación de las carreras de Paleontología en la Universidad Nacional de La Plata y en la Universidad de Buenos Aires.

En el caso de los nuevos métodos, técnicas y disciplinas auxiliares y más específicamente para el Neógeno, podemos mencionar a la radiometría, la magnetoestratigrafía, el cladismo, la(s) nueva(s) biogeografía(s), las nuevas ideas sobre macroevolución, los estudios moleculares, la tectónica global, la estratigrafía secuencial, el refinamiento de la escala cronoestratigráfica global y las escalas continentales, los estudios de gases en hielo en Groenlandia y en la Antártida, los nuevos estudios estratigráficos, la tafonomía de vertebrados, las interpretaciones morfofuncionales, las reconstrucciones de redes tróficas (y la paleoecología en general) e, impregnando a todas ellas, la revolución que produjo la irrupción de la informática. Varias de estas metodologías han sido empleadas escasamente en el continente para este período (por ejemplo la cicloestratigrafía o la tefroestratigrafía).

En el caso de las fácticas podemos mencionar, en lo que respecta a mamíferos, el masivo descubrimiento de nuevos fósiles neógenos en toda Sudamérica, la revisión sistemática de los taxones ya conocidos de mamíferos utilizando técnicas tradicionales y modernas, los estudios paleobiológicos que permitieron reinterpretar el funcionamiento de las asociaciones de mamíferos a lo largo del Neógeno, el muestreo de los fósiles teniendo en cuenta la posi-

*Coordinadores, acione@museo.fcnym.unlp.edu.ar,
eptonni@museo.fcnym.unlp.edu.ar

ción estratigráfica y geográfica precisa, el estudio magnetoestratigráfico de muchas secciones tipo, la calibración radiométrica de las escorias pampeanas y de algunas rocas andinas, el análisis tafonómico de los hallazgos, el descubrimiento de la correspondencia de los ciclos glaciales e interglaciales con sedimentos pampeanos (patrón tipo de la escala sudamericana para el Cenozoico más terminal), el descubrimiento de asociaciones no-análogas, la reinterpretación del Gran Intercambio Biótico Americano, las nuevas propuestas sobre la extinción de la megafauna al final del Pleistoceno y comienzos del Holoceno, la confirmación de la coexistencia del hombre con la megafauna extinta, el descubrimiento de megafauna extinta en el Holoceno, entre las más significativas.

El crecimiento del interés por los estudios paleomastozoológicos por parte de estudiosos argentinos o sobre materiales procedentes de Argentina se hace evidente en las temáticas presentadas en diferentes reuniones científicas, como los congresos argentinos de Paleontología y Bioestratigrafía, las Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, los congresos latinoamericanos de Paleontología de Vertebrados, los congresos argentinos de Geología y las reuniones anuales de la Asociación Paleontológica Argentina, así como también en numerosas tesis doctorales y en abundantísimas publicaciones en *Ameghiniana* y otras revistas argentinas y extranjeras.

En esta contribución sintetizaremos el desarrollo, principalmente durante los años de existencia de *Ameghiniana*, de la bioestratigrafía y la paleoclimatología basada en mamíferos como indicadores así como los estudios paleobiogeográficos y morfofuncionales de mamíferos desde el comienzo del Mioceno tardío (Chasiquense en la escala cronológica sudamericana) hasta la actualidad. Por razones de espacio, no se cita toda la bibliografía pertinente sino una selección.

Abreviaturas. AP: antes del Presente. CAE: Código Argentino de Estratigrafía. GIBA: Gran Intercambio Biótico Americano. Ma: *megannum*. MTM: Máximo Térmico Medieval. PEH: Pequeña Edad del Hielo.

La sistemática, siempre la sistemática

El notable zoólogo argentino Raúl Ringuelet afirmaba que no había mejor biogeografía que la sistemática sobre la que aquélla se sustentaba. Esta reflexión puede fácilmente hacerse extensiva a los estudios bioestratigráficos y paleoclimatológicos basados en taxones, a los morfofuncionales y, obviamente, a los paleobiogeográficos. El refinamiento de la sistemática, especialmente aquél desarrollado en nuevos marcos conceptuales, resulta en una mejor comprensión de la bioestratigrafía, biocronología y paleobiogeografía. Es decir, que aunque no sea tratada en es-

te artículo, la sistemática está presente como un sustrato ineludible.

El territorio argentino tiene el registro de mamíferos cenozoicos más completo del continente. La tarea de descripción comenzó hace muchos años, desde las contribuciones de Cuvier, Muñiz, Owen y Ameghino en el siglo XIX. Sin embargo, en los últimos cincuenta años se ha avanzado extraordinariamente en su conocimiento de distinta manera: su sistemática (incluyendo nuevas descripciones de especies conocidas y descripción de nuevas especies, sinonimias, modificación de las asignaciones a taxones de mayor rango, estudios anatómicos, relaciones filogenéticas, reinterpretación del registro fósil a través de nuevos paradigmas) así como en estudios no sistemáticos. Es así que los taxones y rangos geográficos se multiplicaron y los rangos estratigráficos se acotaron. Los trabajos son numerosísimos, en una escala exponencialmente mayor que la de aquellos realizados en la primera mitad del siglo XX, y han posibilitado el desarrollo de los estudios que aquí se comentan en más detalle. Los últimos cincuenta años han asistido a la consolidación de varios grupos de paleomastozoólogos dedicados a los estudios sistemáticos, notablemente en el Museo de La Plata. Otro hecho destacable es que, debido a las particularidades geográficas del registro paleomastozoológico argentino, los fósiles provenientes de yacimientos de la Región Pampeana, así como también de algunos sectores de Cuyo y del Noroeste, han concentrado el grueso de los estudios dedicados al Neógeno tardío. La Patagonia, región ineludible a la hora de documentar el registro sudamericano de los mamíferos del Paleógeno y Neógeno temprano, resulta marginal en los estudios sobre las faunas continentales del Mioceno tardío en adelante. Diversas síntesis del conocimiento y bibliografía conexas de las formas del Mioceno tardío a la actualidad pueden hallarse en Pascual (1966), Patterson y Pascual (1972), Pascual y Odreman Rivas (1971), Paula Couto (1979), Reig (1981), Marshall *et al.* (1983, 1984), Stehli y Webb (1985), Mones (1986), Pascual y Ortiz Jaureguizar (1990), Alberdi *et al.* (1995), Cione y Tonni (1995a), Pascual *et al.* (1996), Tonni y Cione (1999), Cione *et al.* (2000).

Bioestratigrafía y tiempo

La secuencia estratigráfica portadora de mamíferos del Cenozoico superior de Argentina constituye la secuencia tipo para la escala cronológica sudamericana (Pascual *et al.*, 1965). Más específicamente, la mayor parte de la representación del Mioceno superior a la actualidad está en el área chacopampeana, donde afloran capas superpuestas que incluyen una valiosísima secuencia bioestratigráfica mamaliana que sustenta la cronología relativa. Este hecho es co-

nocido desde los tiempos ameghinianos. Precisamente, a fines del siglo XIX y comienzos del XX, Florentino Ameghino estableció la escala temporal del Cenozoico tardío con representación en las rocas del área pampeana. Si bien el sustento teórico de sus unidades era apenas incipiente, la aproximación actual no es esencialmente distinta a la que se utilizaba entonces. Es decir, se reconocían rocas ordenadas y caracterizadas por fósiles y luego se las correlacionaba. Florentino Ameghino escribía en los tiempos de la Modernidad, en tanto que otro representante de la Modernidad, Karl Marx, había afirmado poco antes que lo que producimos va muy por delante de lo que pensamos. Marx lo relacionaba con sus modelos de Infraestructura y Superestructura. En este caso, nosotros recordamos ese pensamiento marxista puesto que Ameghino no teorizó mucho sobre sus herramientas estratigráficas. Pero el debate se estaba desarrollando y continuaría en el siglo XX (véase discusión en Cione y Tonni, 1995a, 1995b).

"Edades mamífero", códigos y bioestratigrafía

Existe considerable polémica, que se extiende hasta nuestros días, sobre la conveniencia de utilizar la ortodoxia de los códigos nacionales (por ejemplo CAE, 1992) y de la guía internacional (Salvador, 1994; elaborada por la *International Union of Geological Sciences* y Rawson *et al.*, 2002 por la *Geological Society of London*) o la parataxonomía de las "Edades mamífero" (*Land Mammal Ages*, en inglés; SALMA: *South American Land Mammal Ages*) en el estudio de la cronología de las áreas continentales del Cretácico y Cenozoico basadas en mamíferos (véase discusión en Cione y Tonni, 1995a; Walsh, 1998; Woodburne, 2004). Estas cronologías basadas en mamíferos terrestres tienen valor continental (por ejemplo para América del Norte, América del Sur, el sur de Europa y el centro de Asia). No se intenta (dadas las limitaciones de la paleobiogeografía) que sean ecuménicas como lo es la Escala del Tiempo Geológico (por ejemplo Gradstein y Ogg, 2004). Sin embargo, es obvio que una buena estratigrafía sustenta cualquier investigación exitosa en todas las disciplinas paleontológicas y provee el marco temporal que sirve para contrastar teorías y observaciones (Rawson *et al.*, 2002).

Para comentar brevemente este punto, nos remontaremos más profundamente en el pasado de nuestra disciplina. Los primeros esquemas estratigráficos para el área y tiempo en cuestión fueron desarrollados por d'Orbigny (1842), Darwin (1846), Bravard (1858) y Doering (1882). Más tarde, Ameghino (1898, 1908) diseñó un complejo sistema que siguió fundamentalmente la práctica de muchos geólogos y paleontólogos europeos de la época (Cione y Tonni,

1995a). Para Ameghino las "formaciones" representaban tiempo, no estaban basadas en litología y se distinguían por su contenido fosilífero. Ameghino intentó casi siempre establecer una sucesión de pisos dentro de cada "formación" y elaboró una escala cronológica estándar marina y otra continental, a las cuales correlacionó. La escala de pisos continentales propuesta por Ameghino (1909), con adiciones y sustracciones, constituye todavía hoy el esquema básico de la escala temporal sudamericana (Pascual *et al.*, 1965; Marshall *et al.*, 1983, 1984; Cione y Tonni, 1995a, 1995b, 1995c, 1996, 1999, 2005; Woodburne, 2006).

Años después, una supuesta parataxonomía para la estratigrafía continental norteamericana fue formalizada por Wood *et al.* (1941) basada en las llamadas "Edades mamífero" (originalmente "*Provincial ages*" y actualmente, "*Land Mammal Ages*"). Este enfoque fue adaptado para América del Sur por Pascual *et al.* (1965). Notablemente, el trabajo de Wood *et al.* fue publicado en la misma revista y volumen que el trabajo en el cual Schenk y Muller (1941) propusieron la casi universalmente aceptada distinción entre unidades litoestratigráficas, cronoestratigráficas ("*time-stratigraphic*" para Schenk y Muller) y geocronológicas (cronológicas para Schenk y Muller). La parataxonomía de Wood *et al.* ha permanecido en uso hasta nuestros días para secuencias continentales cretácicas y cenozoicas portadoras de mamíferos de las Américas y, aunque con discusiones, en Europa (por ejemplo, Hernández Fernández *et al.*, 2004). En consecuencia, desde 1941 una aparente dicotomía se estableció entre la geosistemática cronológica basada en mamíferos en ambiente continental y aquella basada en organismos marinos. A pesar de que más de 65 años han pasado desde su creación, los términos "Edad provincial" o "Edad mamífero" no han sido incluidos formalmente en códigos ni guías. Más aún, en el CAE (1992) se recomienda no usarlos.

Wood *et al.* (1941, p. 6) comentaron que "*the same terms [of their "Provincial ages"] can also serve for the corresponding stages, sensu stricto (Renevier, 1901, p. 196), if any one wishes to use them in that sense; however, the committee believes that, unlike widespread marine deposits in which a stage may be a very real entity, a stage as applied to the more variable continental deposits is usually an abstraction, consisting simply of all the continental deposits dating from a given age*". Sin embargo, Schenk y Muller (1941, p. 1423), en el mismo volumen de la misma revista, definieron sus unidades estratigráficas temporales (cronoestratigráficas en la nomenclatura actual) definiendo piso de una manera prácticamente idéntica: "*material stratigraphic units consisting of sediments deposited during a given time interval*". Parece haber una confusión entre los niveles conceptuales y físicos (*sensu* Bunge, 1976) en la definición de Wood *et al.* (1941). Una unidad cronoestratigráfica es

siempre un concepto, es decir un artefacto. Un sistema, por ejemplo, es una clase (en el nivel conceptual, es decir, un concepto) que se refiere a todos los estratos (en el nivel físico, es decir, las cosas reales) que se supone que fueron depositados durante un lapso determinado. No importa que las rocas sean cosas reales, un sistema (o un piso) no es una entidad real (Cione y Tonni, 1995a). En cambio, una unidad bioestratigráfica, aunque es también un concepto, se refiere a patrones objetivos de la naturaleza: la distribución de los fósiles en las rocas.

En la actualidad, se utiliza para delimitar la base de las unidades cronoestratigráficas/geocronológicas en una secuencia tipo el establecimiento de un punto denominado "clava dorada" ("*golden spike*", en inglés). Más técnicamente, reciben el nombre de Sección y Punto Estándar Global (*Global Standard Section and Point: GSSP*), de acuerdo a las recomendaciones de las guías del *International Union of Geological Sciences* (véase también Rawson *et al.*, 2002; Woodburne, 2004). En cambio, las "edades mamífero" están basadas en unidades bioestratigráficas sin límites inferiores precisos, o éstos están basados en discordancias, al estilo de las viejas unidades cronoestratigráficas así como se usa el grado evolutivo de los grupos involucrados. A pesar de las recomendaciones, muchos de los límites inferiores de las unidades estándar internacionales (aún algunas muy importantes) no están aun establecidos (véase Gradstein y Ogg, 2004). Por otra parte, existen propuestas de terminar con la clasificación dual de cronoestratigrafía y geocronología, considerándolas redundantes (últimamente por Zalasiewicz *et al.*, 2004).

De todas maneras, lo que ha sido evidente para todas las secuencias mamalíferas en el mundo es un interés cada vez más grande en desarrollar esquemas bioestratigráficos que permitan identificar adecuadamente secuencias estratigráficas que puedan ser datadas radiométricamente, analizadas magnetoestratigráficamente y correlacionadas con certeza tan ampliamente como se pueda (Cione y Tonni, 2005; Deschamps, 2005; figuras 1,2; para América del Norte, véase la síntesis de Woodburne, 2004). Esto es especialmente cierto para los tiempos miocenos tardíos a la actualidad, puesto que hay una secuencia bioestratigráfica casi continua en el área pampeana oriental de Argentina que se constituye en la base de la escala cronológica sudamericana (figura 1). Es allí donde se pueden establecer adecuadas relaciones de superposición y primer y último registro y abundancia de fósiles. Allí se ha intentado establecer una base fáctica para contrastar hipótesis de correlación y sucesión temporal, lo cual ha llevado a reconocer nuevas unidades. De hecho, el grado de resolución bioestratigráfica del Cenozoico continental sudamericano se ha duplicado en los tiempos recientes (figura 1).

A.P.A.Publicación Especial 11, 2007

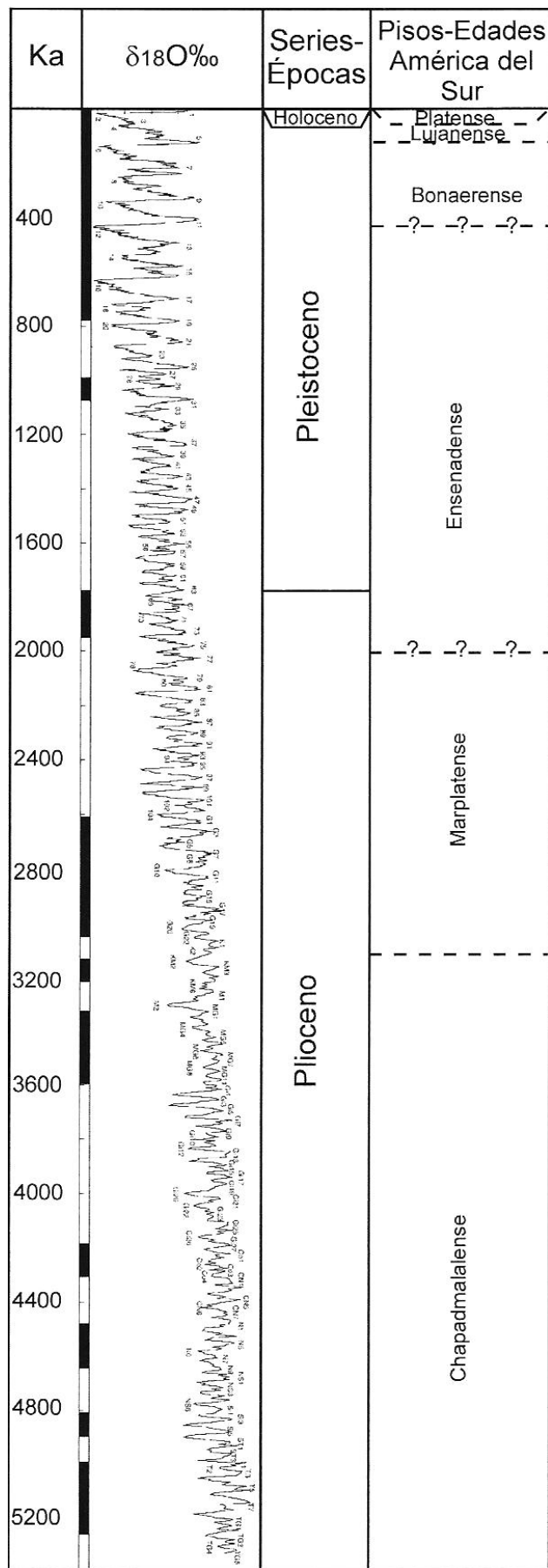
Asimismo, se han determinado secuencias bioestratigráficas paralelas (por ejemplo Deschamps, 2005). Una propuesta bioestratigráfica y biocronológica para el Mioceno tardío de Argentina central, sustentada en roedores, ha puesto de manifiesto la necesidad de profundizar la revisión de correlaciones y asignaciones temporales de unidades del Cenozoico tardío (Verzi *et al.*, 2003, 2004a, 2007). El afinamiento de la secuencia bioestratigráfica tipo del área pampeana ha permitido discutir más adecuadamente su correlación con otras regiones (por ejemplo, Bolivia: Cione y Tonni, 1996; Corrientes: Scillato-Yané *et al.*, 1998; Uruguay: Ubilla y Perea, 1999; La Rioja: Tauber, 2005). Algunos de los fósiles guía de las unidades bioestratigráficas que se consideran la base de la escala cronológica se muestran en la figura 3.

Ciertamente, en los últimos años, al igual que en otros continentes y tanto en sedimentitas marinas como continentales ha habido un importante desarrollo del estudio cuidadoso de la sedimentología de las unidades portadoras de mamíferos neógenos así como de los procesos tafonómicos que operaron en los fósiles (Scasso y Castro, 1999; Zavala y Freije, 2001; Montalvo, 2002a, 2002b; Zárate, 2003; Zárate *et al.*, 2007). A pesar de todo, estamos lejos de establecer holoestratigrafías en las secuencias continentales del lapso considerado (*sensu* Rawson, 2001).

Calibración radiométrica y correlación magnetoestratigráfica

Una importante novedad en estos cincuenta años fue el desarrollo exponencial de la datación radiométrica de muchas rocas neógenas. Las rocas más modernas fueron datadas con Carbono 14 principalmente en las áreas pampeana y patagónica. Gran parte de las dataciones de Argentina del Cenozoico más superior fueron realizadas por el LATYR, laboratorio de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata y del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, dirigido por Aníbal Figini. Rocas más antiguas fueron datadas en el INGEIS y en el exterior, fundamentalmente por medio de los métodos de Potasio-Argón y Argón-Argón. Las dataciones pusieron números más o menos precisos a la escala bioestratigráfica (relativa) argentina (y consecuentemente a la escala cronoestratigráfica sudamericana).

La secuencia tipo de las unidades pliocenas, pleistocenas y holocenas se encuentra en el área pampeana. Es por ello que la datación de las "escorias" de los sedimentos pampeanos se ha constituido en un hecho relevante (Schultz *et al.*, 1998; Zárate *et al.*, 2007). Previamente, mucho se había lamentado la ausencia de rocas datables en estos sedimentos. Las "escorias"



sistemático de los vertebrados (principalmente mamíferos) y la correlación de las unidades continentales portadoras intracontinental e intercontinentalmente desde el Plioceno a la Actualidad. Los resultados fueron publicados en un libro en 1995 (Alberdi *et al.*). Sin embargo, tanto las dataciones como la correlación con Europa no lograron un consenso y se consideró en esa publicación que las unidades cenozoico tardías eran más modernas que lo aceptado por autores argentinos. Otro intento de correlación se basó en cambios faunísticos en las sucesiones europeas meridionales y sudamericanas determinadas por eventos climáticos globales y en dataciones radiométricas y análisis magnetoestratigráficos (Cione y Tonni, 2001; Fig. 1). Correlaciones con el fin de comparar el paleoclima y la evolución faunística se realizaron entre Sudamérica y otros continentes recientemente (Robe Quinteros *et al.*, 2004; Nieto *et al.*, 2005).

Paleobiogeografía

En la década del 1950 casi no existían estudios paleogeográficos de mamíferos chasicuenses a pleistocenos en América del Sur a excepción del de Simpson (1950). Lo único que se había estudiado previa y embrionariamente era el ingreso de algunos elementos holárticos en el continente durante el "Uquiense" (hecho conocido desde la época de Ameghino). Posteriormente, Pascual y colaboradores (por ejemplo, Pascual y Odreman Rivas, 1973; Pascual *et al.*, 1985) pusieron de manifiesto la íntima relación existente entre la evolución de la fauna de mamíferos sudamericanos y los cambios en las condiciones climático ambientales, ya sea de carácter local, regional o global. Esto se tradujo en la ampliación del esquema de "Ciclos Faunísticos" propuesto durante la primera mitad del siglo XX por Kraglievich (por ejemplo, 1930) y el reconocimiento de unidades tanto de menor jerarquía (Subciclos Faunísticos) como de jerarquía mayor [Superciclos (Ortiz Jaureguizar, 1986; Pascual *et al.*, 1996).

Otro interesante aporte a la biogeografía de los mamíferos sudamericanos fue el realizado por Pascual *et al.* (1990), quienes propusieron una explicación al problema de la colonización de las islas del Mar Caribe por parte de mamíferos de claro abolengo sudamericano, como los roedores caviomorfos y los xenartros. No sería justo dejar de mencionar también los aportes teóricos y metodológicos que hiciese Osvaldo Reig a la

Figura 2. Comparación de las unidades cronológicas sudamericanas con la curva de temperaturas basadas en isótopos de oxígeno (Lisiecki y Raymo, 2005). Escala cronológica en miles de años (Ka) / comparison between South American chronological units and temperatures curve based on oxygen isotopes; the Platan is not included; chronological scale in thousand years (Ka).

interpretación del proceso de integración y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. En una tetralogía que se inicia a comienzos de los '60 y culmina a comienzos de los '80, Reig (1981) a partir de evidencias fácticas y epistemológicas se opone enfáticamente al paradigma holartista imperante por entonces y rescata (aunque con evidencia que más tarde se mostró errónea) el valor de los continentes australes como lugar de origen, diversificación y dispersión de mamíferos. Asimismo, critica ciertos conceptos simpsonianos tales como el de "Estrato Faunístico", al cual opone el de "cenocrón". Más recientemente, Pascual (1986, 1996, 2006) también ha analizado el proceso de integración y desarrollo histórico de la fauna de mamíferos de América del Sur, incorporando los últimos avances en la sistemática y distribución de los mamíferos, ubicando este proceso en el contexto de la evolución geológica del continente.

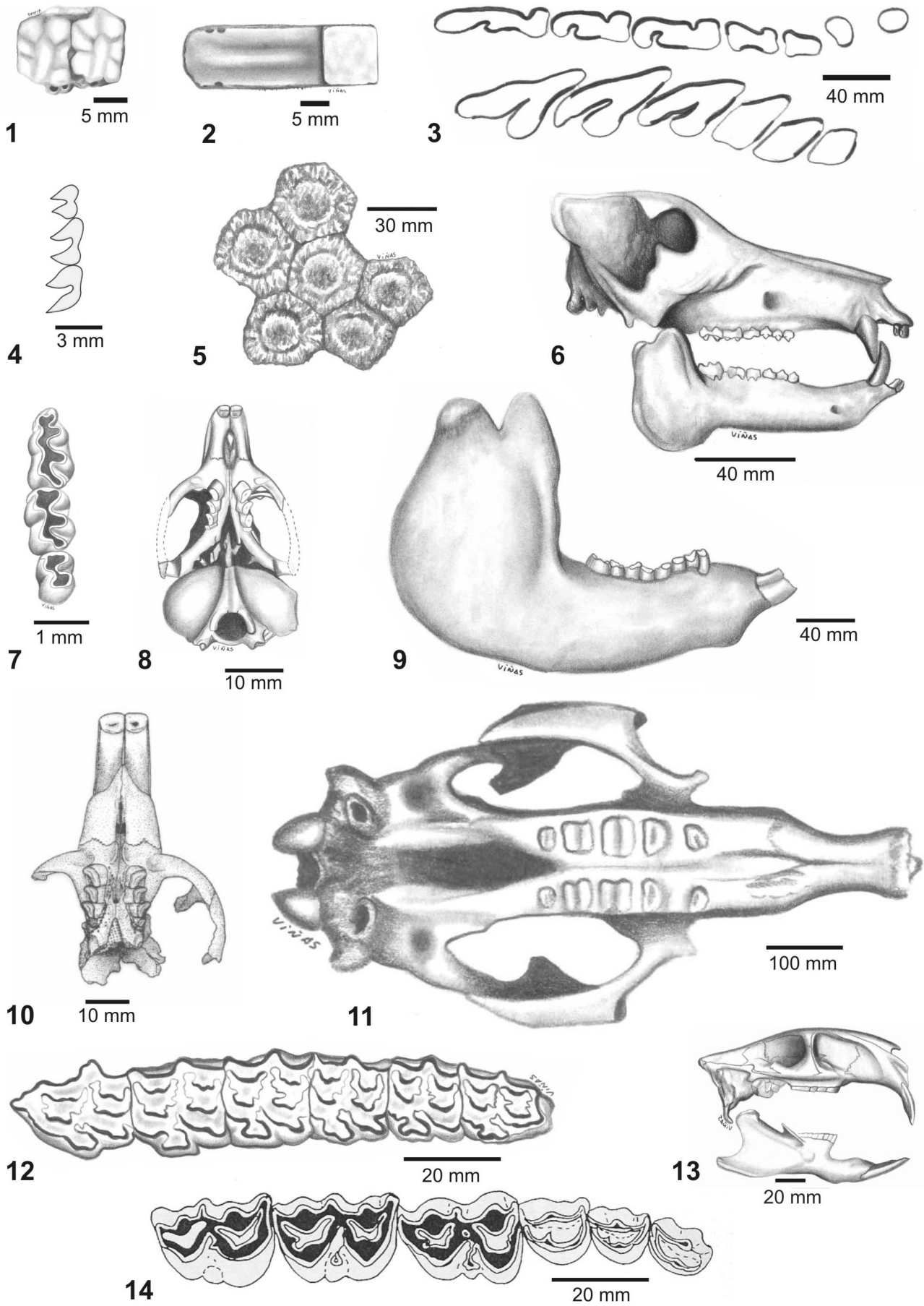
Finalmente, en los últimos años se han abierto algunos abordajes sumamente prometedoras que se comentan abajo: el estudio mucho más acabado del GIBA, el acotamiento de la distribución geográfica de varios grupos de mamíferos (sugiriendo patrones más generales), la relación de la distribución de la fauna con la vegetación, el descubrimiento de asociaciones no-análogas en el Pleistoceno, la extinción de la megafauna como un fenómeno biogeográfico y los estudios zooarqueológicos y arqueohistóricos para los tiempos más recientes.

Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA)

Aproximadamente 50% de las especies de mamíferos actuales sudamericanos tienen origen holártico y han participado del gran fenómeno de dispersión que se denominó Gran Intercambio Biótico Americano (Marshall *et al.*, 1984; Stehli y Webb, 1985). Este evento fue considerado originariamente como relativamente rápido y coetáneo con el denominado "Uquiense", salvo autores como Pascual *et al.* (1985). Estudios realizados en un contexto bioestratigráfico más detallado permitieron desarrollar una idea diferente. En realidad, fue un fenómeno complejo, en el cual hubo migraciones en ambas direcciones en distintos momentos desde el Mioceno y reingresos luego de eventos de especiación (Cione y Tonni, 1995a; Ortiz Jaureguizar, 1997, 2001; Scillato-Yané *et al.*, 2005; Woodburne *et al.*, 2006; Reguero *et al.*, 2007; Carlini *et al.*, 2007a, 2007b).

La "Edad mamífero Uquiense" de América del Sur fue correlacionada con la "Edad mamífero" Blanquense tardía a base del supuesto primer registro de numerosos géneros de ocho familias nuevas (y de tres previamente presentes) de origen holártico (Marshall *et al.*, 1984; Marshall, 1985; Webb, 1985) y una

hipótesis de correlación basada en radiometría y magnetoestratigrafía en el área de Uquiá en la Quebrada de Humahuaca del norte de Argentina (Marshall, 1985). De acuerdo a Marshall *et al.* (1984), los primeros registros eran: Cricetidae, *Cholomys*, *Scapteromys*; Canidae, *Pseudalopex*, *Protocyon*; Ursidae, *Arctodus*; Mustelidae, *Galictis*, *Stipanicia*; Felidae, *Felis*, *Smilodon* (?); Gomphotheriidae, *Cuvieronius*; Equidae, *Hippidion*, *Onohippidium*; Tapiridae, *Tapirus*; Tayassuidae, *Selenogonus* (?); Camelidae, *Hemiauchenia*; *Lama* (incl. *Vicugna*) (?), *Palaeolama*; Cervidae, *Blastocerus*, *Morenelaphus*, *Ozotoceros*. Sin embargo, esta interpretación estaba sesgada por el marco conceptual de las llamadas "Edades mamífero". Esta lista incluía taxones del "Puelchense" (sin estratigrafía) y de las capas "uquienses" ubicadas al norte de Mar del Plata o al sur de Miramar (provincia de Buenos Aires), las cuales son en realidad de edad Ensenadense (las familias Ursidae, Felidae, Tapiridae, Cervidae: Tonni *et al.*, 1992; Cione y Tonni, 1995a). En capas postchapadmalenses y preensenadenses se registran unos pocos especímenes de cinco familias nuevas de origen norteamericano: (*Lama*, Camelidae: Barrancalobense; *Hippidion*, Equidae; *Pseudalopex*, Canidae: Vorohuense; *Galictis* y *Stipanicia*, Mustelidae: Vorohuense y Sanandresense; Gomphotheriidae: Sanandresense) y dos géneros no registrados de familias que llegaron en tiempos más antiguos (*Cholomys*, *Scapteromys*; Tonni *et al.*, 1992; Cione y Tonni, 1995a; López *et al.*, 2001). La familia de origen holártico Mustelidae había sido mencionada como presente desde el Chapadmalense (Marshall *et al.*, 1983; Webb, 1985). Sin embargo, este registro está basado en un único ejemplar asignado al género *Conepatus* (Mustelinae) colectado en 1936 por L. y G. Scaglia. En esa época, todas las rocas de la base de las barrancas marplatenses eran asignadas al Chapadmalense. Ningún otro espécimen fue colectado en rocas preensenadenses. El Galictinae *Galictis* se registra desde el Vorohuense hasta la actualidad; si el registro chapadmalense de Mustelidae no es confirmado, el registro de *Galictis* en el Vorohuense es el primer dato de la familia en América del Sur. En el Sanandresense se registra ciertamente el género *Stipanicia*. *Lama* fue asignado con dudas al "Uquiense" por Marshall *et al.* (1984); Quintana (1994) halló un espécimen referible al género en la secuencia tipo del Sanandresense y Cione y Tonni (1995a) en capas barrancalobenses. *Onohippidium* sería un sinónimo junior de *Hippidion* de acuerdo a Alberdi *et al.* (1987; pero véase MacFadden, 1992). El pecarí *Selenogonus* de Colombia debe ser confirmado, tanto como un género diferente así como su procedencia de unidades postchapadmalenses y preensenadenses. En síntesis, de las ocho familias holárticas que se suponía que aparecían por primera vez en capas postchapadmalenses y pre-



senadenses, solo cinco, representadas por muy pocos especímenes, se confirman. Las otras tres (y la presencia abundante de formas norteñas) se registran por primera vez en el Ensenadense. Adicionalmente, Mustelidae es actualmente considerada como apareciendo en el Vorohuense y no en el Chapadmalalense. Consecuentemente, la aparición de los taxones holárticos en América del Sur ha sido paulatina. El primer registro revisado de los taxones de origen norteamericano es el siguiente: Huayqueriense, 1 (Procyonidae); Montehermosense, 1 (Cricetidae); Chapadmalalense, 1 (Tayassuidae); Marplatense, 5 (Barrancalobense, Camelidae; Vorohuense, Canidae, Equidae, Mustelidae; Sanandresense, Gomphotheriidae); Ensenadense, 4 (Tapiridae, Ursidae, Felidae, Cervidae); Lujanense, 2 (Hominidae, Leporidae); Platense y sin registros fósiles, 4 (Soricidae, Heteromyidae, Geomyidae, Sciuridae) (figura 1).

Notablemente, se ha interpretado que varias formas endémicas norteamericanas de taxones sudamericanos que emigraron al norte ingresaron a América del Sur posteriormente. Tal es el caso de algunos Xenarthra [Cingulata y Phyllophaga (=Tardigrada)]. Entre los Cingulata, es claro el ejemplo de los Pampatheriidae (Scillato-Yané *et al.*, 2005) y de los Glyptodontinae (Carlini *et al.*, 2007b); y para los Phyllophaga, el caso de los Megatheriinae (Carlini *et al.*, 2007a). Seguramente el momento en que estos eventos migratorios sucedieron coincidió con la existencia de una conexión continua entre las Américas, aunque no es claro cuándo ocurrió efectivamente, cuántas veces, y sobre todo, qué taxones son los que migraron. Para los Pampatheriidae, los primeros registros en América del Norte corresponden al Blanquense tardío (ca. 2,6 Ma) con la especie *Holmesina septentrionalis* que durante algún tiempo fue referida al género sudamericano *Kraglievichia*, dada su similitud morfológica. Todos los registros de *Holmesina* en Sudamérica son muy posteriores, lo cual sugiere un ingreso ulterior a su presumible diferenciación boreal (Scillato Yané *et al.*, 2005). Para el caso particular de los Glyptodontinae, según Carranza-Castañeda y Miller (2004) y Flynn *et al.* (2005), el género *Glyptotherium* tendría sus registros más tempranos hacia fines

del Plioceno temprano en México. Sin embargo, ya de manera inequívoca, se lo registra desde el Plioceno tardío, *G. texanum* (ca. 2,6 Ma) en el territorio actual de los Estados Unidos (Carlini *et al.*, 2007b); no sabemos aún si estos registros corresponden a una única migración o a por lo menos dos. Sea cual fuera el caso, el género norteamericano *Glyptotherium*, ingresa a Sudamérica en el Pleistoceno tardío, ya que *G. cf. cylindricum* fue registrado en Venezuela (Carlini *et al.*, 2007b). Es posible que el ingreso haya sido facilitado por alguno de los últimos períodos glaciales, que hizo descender el nivel marino más de 120 m debajo de la cota actual, permitiendo que existiera en la zona ístmica un área más amplia emergida. Otro caso interesante lo constituye un Megatheriinae, *Eremotherium*, también reportado en el Plioceno tardío de América del Norte y que recién en el Pleistoceno (tardío?) es registrado en América del Sur (Carlini *et al.*, 2007a). Recientemente, se ha identificado la presencia del género de puercoespín norteamericano de origen sudamericano *Erethizon* en niveles sanandresenses del noroeste argentino (Reguero *et al.*, 2007). Este género no se conocía ni fósil ni viviente en el continente.

Por los casos expuestos, es claro que el intercambio debe verse no solo como un proceso que continúa operando, sino como un activo proceso biótico complejo y en el que el reingreso, al menos para los xenartros, es un fenómeno relativamente frecuente.

La interacción entre la fauna nativa y los sucesivos linajes de Eutheria inmigrantes ha dado lugar a la elaboración de varias hipótesis en torno a la idea de "reemplazos faunísticos" o "desplazamientos competitivos" como consecuencia del GIBA. Un tópico clásico ha sido la interpretación de los mismos en torno a los mamíferos carnívoros (véase Simpson, 1950; Patterson y Pascual, 1972), según la cual los nativos Metatheria carnívoros habrían sido desplazados por sus equivalentes ecológicos entre los Eutheria. Recientemente, sin embargo, Forasiepi *et al.* (2007) discutieron estas interpretaciones a la luz de una revisión del registro de los Metatheria neógenos. El carnívoro montehermosense *Parahyaenodon argentinus* Ameghino, por ejemplo, había sido considerado un

Figura 3. Fósiles guía de las biozonas reconocidas en el área pampeana y que sirven de sustento a casi todas las unidades cronoestratigráficas desde el Chasicuense a la actualidad / *guide fossils of the biozones recognized for the Pampean area which supports most of the stratigraphic units from the Chasicuense to the present* **1**, *Chasicotatus ameghinoi* Scillato-Yané, placas fijas / *fixed scutes*. **2**, *Macrochorobates scalabrinii* (Moreno y Mercerat), placa móvil / *mobile scutes*. **3**, *Trigodon gaudryi* Ameghino, molariformes inferiores y superiores en vista oclusal / *upper and lower cheek teeth in occlusal view*. **4**, *Neocavia depressidens* Kraglievich, vista oclusal de la serie dentaria inferior izquierda / *left lower dental series in occlusal view*. **5**, *Paraglyptodon chapadmalensis* Ameghino, fragmento de coraza / *fragment of carapace*. **6**, *Platygonus scagliai* Reig, cráneo y mandíbula / *skull and mandible*. **7**, *Akodon (A.) lorenzinii* Reig, vista oclusal de la serie dentaria inferior izquierda / *left lower dental series in occlusal view*. **8**, *Ctenomys chapadmalensis* (Ameghino), cráneo en vista ventral / *skull in ventral view*. **9**, *Mesotherium cristatum* Serres, vista externa de rama mandibular derecha / *right mandibular ramus, external view*. **10**, *Ctenomys kraglievichi* (Rusconi), vista ventral del rostrum / *rostrum, ventral view*. **11**, *Megatherium americanum* Cuvier, cráneo en vista ventral / *skull in ventral view*. **12**, *Equus (A.) neogaeus* Lund, serie dentaria superior derecha en vista oclusal / *upper dental series in occlusal view*. **13**, *Lagostomus maximus* Brookes, cráneo y mandíbula en vista lateral / *skull and mandible, ventral view*. **14**, *Bos taurus* Linné, serie dentaria superior derecha / *right upper dental series*.

Borhyaenidae durante buena parte del siglo XX, hasta que su revisión taxonómica permitió determinar que se trata en realidad de un euterio de la familia Procyonidae. Cuando se analiza en detalle el registro fósil, se advierte que, si bien existe un leve solapamiento temporal entre los últimos registros de Sparassodonta y los primeros de Carnivora (excluidos los Procyonidae), las comparaciones entre grupos ecológicamente más próximos muestran grandes lagunas entre la extinción de los primeros y la aparición de los segundos. Tal es el caso de los Thylacosmilidae, extintos hacia el Chapadmalalense tardío, y los Felidae esmilodontinos, cuyo primer registro data del Ensenadense basal (Forasiepi *et al.*, 2007).

Períodos glaciales e interglaciales

América del Sur presenta patrones zoogeográficos determinados por sus relaciones continentales previas, por el desarrollo evolutivo de su fauna y especialmente por la topografía y clima (y la consecuente fitogeografía). Ringuet (1961) reconoció varias grandes subregiones en Argentina: Guayano-Brasileña, Andino-Patagónica y Araucana (figura 4). Un importante avance fue el descubrimiento de las faunas correspondientes a los momentos glaciales del Pleistoceno medio y tardío (véase Blunier y Brook, 2001). Esto fue posible por el estudio detallado de las unidades litoestratigráficas pampeanas del Pleistoceno tardío y Holoceno llevado a cabo por Francisco Fidalgo y colaboradores (Fidalgo *et al.*, 1973, 1975; Fidalgo y Tonni, 1981) combinado con estudios paleontológicos (Tonni y Fidalgo, 1978; Tonni, 1985). Previamente no se había percibido la existencia de faunas de zonas frías o áridas en el área pampeana (véase por ejemplo, Pascual, 1970).

Por otra parte, se identificó a través de la geología y la paleontología que no solo se desarrollaron climas fríos coincidentes con los cambios climáticos globales sino que se existió una notable aridez coetánea (Tonni *et al.*, 1999). Asimismo, y correspondiendo a momentos glaciales, se identificaron mamíferos extintos en la actual plataforma marina, a unos 50 m de profundidad actual (Cione *et al.*, 2005). Más recientemente, se descubrieron faunas de vertebrados de momentos interglaciales (véase Paleoclimatología).

Extinción de la megafauna sudamericana

Previo al Pleistoceno y desde el Chasiquense se han detectado extinciones de mamíferos a nivel específico, genérico y en algunos casos a nivel de familia. Estas extinciones están relacionadas muy pro-

bablemente a cambios climático-ambientales que afectan diferencialmente a distintos componentes de la biota. En el caso de la mastofauna se pueden mencionar muy especialmente el caso de los marsupiales (Goin, 1995) y los ungulados nativos (Bond *et al.*, 1995, Bond, 1999). Sin embargo, al fin del Pleistoceno y comienzos de Holoceno se da un fenómeno de extinción de naturaleza extraordinaria. No se constituye en una extinción masiva, pero desaparecen en el continente todos los megamamíferos (de más de una tonelada) y la mayoría de los mamíferos grandes (de más de 44 kilos). Esta extinción fue atribuida al frío, a epidemias o a la acción de los humanos. Hace unos años se propuso una alternativa denominada Zig Zag Roto (Cione *et al.*, 2003, 2007). Lo que se denominó Zig Zag fue la notable modificación de la distribución y abundancia de los mamíferos adaptados a zonas de vegetación abierta debida a los trascendentes cambios climáticos del Pleistoceno medio y tardío (las glaciaciones e interglaciales; McCulloch *et al.*, 2000; Blunier y Brook, 2001; Steig, 2006). Durante los glaciales, estos mamíferos tenían una gran distribución areal que se restringía notablemente, con extinciones locales y aumento del estrés ambiental durante los interglaciales. A pesar de ello, a través de los aproximadamente 20 pares de cambio glacial/interglacial que se sucedieron en el Pleistoceno medio y tardío, no hubo extinciones masivas. Sin embargo, durante el actual interglacial, cuando las temperaturas estaban ascendiendo (no descendiendo), la humedad aumentaba y las selvas se expandían, los grandes mamíferos que habían sobrevivido sin cambios durante centenares de miles de años se extinguieron totalmente. El único evento diferente a los precedentes fue el ingreso de los seres humanos en el continente hace unos 13000 años. Aparentemente, en América del Sur, los últimos representantes de la megafauna desaparecieron hace unos 7000 años por lo que el proceso de extinción parece haberse extendido por varios miles de años. De esta manera, en tiempos del Pleistoceno más tardío y Holoceno temprano, el Zig Zag así se rompió.

Asociaciones no análogas

Durante la década de 1990, estudios bioestratigráficos y tafonómicos muy detallados permitieron descubrir que en América del Norte existieron notables cambios biogeográficos vinculados a la alternancia de ambientes glaciales e interglaciales durante el Pleistoceno (Bell *et al.*, 2004). Pero más aún, permitieron determinar que las comunidades no respondían de manera pareja a esos cambios ambientales y que eran efímeras (por ejemplo, Graham, *et al.*, 1996). Así,

que especies cuyas áreas extremas de distribución hoy se encuentran separadas por centenares de kilómetros convivieron en momentos glaciales. A esas asociaciones se la llamó no análogas, intermezcladas, disarmónicas, mezcladas, en mosaico y extraprovinciales (Bell *et al.*, 2004).

La más antigua de las asociaciones no análogas detectada en el área corresponde al Pleistoceno medio (Bonaerense) del valle del río Sauce Grande (Deschamps y Borrromei, 1992; Pardiñas y Deschamps, 1996; Deschamps, 2003; Verzi *et al.*, 2004b; véase también Cione y López Arbarello, 1995), donde se observó la convivencia de especies actualmente alopátricas (de peces, tortugas, marsupiales, roedores, etc.) durante un pulso cálido muy marcado, en un ambiente fluvial complejo de río entrelazado. Agregados faunísticos tan contrastantes (registrados también en otras localidades del Pleistoceno inferior-medio de la provincia de Buenos Aires) sugieren cambios ambientales rápidos y de gran magnitud, que se ven reflejados en respuestas individualistas de las especies implicadas.

En el sur del área pampeana, en el valle del río Quequén Salado, se hallaron sedimentos marinos interpretados como correspondientes al último interglacial que incluían peces anfibióticos, continentales y mamíferos terrestres (Pardiñas *et al.*, 1996) y en Mar del Plata, una asociación no análoga que se asigna a antigüedad similar incluye peces continentales, anfibios, reptiles y mamíferos (Pardiñas *et al.*, 2004).

En la región del sudeste bonaerense, más concretamente en depósitos holocénicos con fauna extinta exhumados en cuevas del Sistema de Tandilla, han sido registradas asociaciones no análogas de varios grupos, posiblemente como consecuencia de las características propias de los biotopos serranos. Entre estas asociaciones se destacan los micromarsupiales "marmosinos" (Goin, 2001).

Patrones biogeográficos

El dominio pampeano del sur de la subregión Guayano-Brasileña constituiría un ecotono (Ringuelet, 1961; figura 4). En tiempos pleistocenos medio y tardío se ha podido establecer ciertos patrones de distribución disyunta tentativos de varios mamíferos (figura 5). En general, son principalmente patrones oeste-este o noreste-sudoeste.

En zonas relativamente bajas se observan varios taxones con distribuciones probablemente controladas por la temperatura: *Arctotherium wingei* y *A. tarijense*, *Xenorhinotherium bahiense* y *Macrauchenia patachonica*, *Stegomastodon waringi* y *S. platensis*, *Eremotherium* y *Megatherium*; figuras 5.1, 5.2, 5.3, 5.5). En otros casos la disyunción es oeste-este: *Holmesina occidenta-*

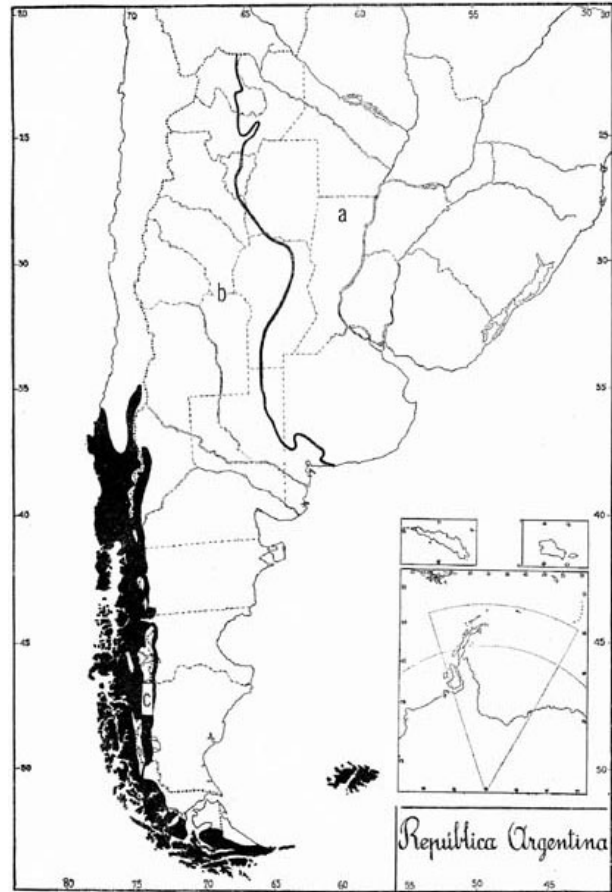


Figura 4. Subregiones zoogeográficas de Ringuelet (1961) / zoogeographic subregions sensu Ringuelet (1961).

lis, *H. paulacoutoi* y *H. majus* (figura 5.4) y *Pampatherium typum* y *P. humboldti* (figura 5.6). *Holmesina occidentalis* se ubica en la vertiente noroccidental en ambientes andinos, en tanto que *H. majus* se ubica cerca del mar y *H. paulacoutoi* en áreas más internas del cratón brasílico. Distribuciones relativamente similares a estas dos últimas se observan en especies de *Pampatherium*.

Arctotherium wingei y *A. tarijense* y *Stegomastodon waringi* y *S. platensis* tienen áreas de aparente simpatria. Nosotros consideramos que probablemente corresponden a momentos distintos con condiciones climáticas diferentes. Es bien conocido que durante los momentos fríos del Pleistoceno glacial, la fauna patagónica y central invadía el área pampeana (Tonni *et al.*, 1999). Asimismo, mamíferos habitantes de zonas abiertas se han detectado permanentemente en áreas actualmente ocupadas por selva en el norte de Sudamérica (Cartelle, 1994).

En la Mesopotamia argentina, particularmente en las provincias de Corrientes y Entre Ríos, el incremento de las investigaciones en la última década (por ejemplo, Scillato-Yané *et al.*, 1998; Carlini *et al.*, 2000, 2004; Cione *et al.*, 2000; Noriega *et al.*, 2004;

Vucetich *et al.*, 2005a; Candela *et al.*, 2007) están contribuyendo al conocimiento de la diversidad de mamíferos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno de la región, así como al esclarecimiento del significado bioestratigráfico de los mismos. Estos novedosos aportes están claramente delineando patrones biogeográficos propios de una región que, tal cual lo sugirieron Pascual y Odreman Rivas (1971), parece haber estado ya definida desde el Neógeno tardío como apéndice austral del dominio subtropical, con una fuerte influencia de elementos norteños o brasílicos en su composición.

Un ensayo novedoso de integrar datos fósiles y actuales en biogeografía fue realizado recientemente con puercoespines neotropicales (Candela y Morrone, 2003).

Paleoclimatología

Los estudios paleoclimáticos basados en mamíferos fueron iniciados por los trabajos pioneros de Pascual y Odreman Rivas (1971, 1973). *A posteriori*, discípulos de Rosendo Pascual en el Museo de La Plata tales como Eduardo Tonni conjuntamente con geólogos como Francisco Fidalgo contribuyeron notablemente al conocimiento de los paleoclimas, especialmente del Plioceno y Pleistoceno de la región pampeana. En los últimos 15 años, Tonni y otros paleomastozólogos realizaron numerosos trabajos que han completado el panorama de los mamíferos como indicadores paleoclimáticos incluyendo otras regiones de Argentina. En el área pampeana y patagónica, se han realizado numerosos estudios sobre cambios de distribución de roedores del Ensenadense al Holoceno que tienen significación paleoclimática realizados por Pardiñas (por ejemplo, Tonni, 1984a; Pardiñas y Deschamps, 1996; Vucetich *et al.*, 1997; Pardiñas *et al.*, 2000; Pardiñas, 2004). Una crítica de la utilización directa del dato taxonómico como indicador en la inferencia paleoambiental fue realizada por Goin (2001). Asimismo, recientemente se han publicado diversos estudios paleoclimáticos basados en el análisis de isótopos de carbono y oxígeno a partir de restos de mamíferos (por ejemplo, MacFadden *et al.*, 1996; Sánchez *et al.*, 2004, 2006). Por otra parte, una revisión reciente sobre la evolución paleoclimática de Sudamérica austral durante el Cenozoico puede verse en Ortiz Jaureguizar y Cladera (2006).

Durante las décadas de 1980 y 1990 se realizaron análisis generales de la ecología de mamíferos sudamericanos, ya sea del conjunto del Cenozoico (por ejemplo, Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990) como así también de períodos más acotados, [por ejemplo, los trabajos sobre la denominada "Edad de las planicies australes" (Mioceno tardío-Plioceno) realizados por

Ortiz Jaureguizar, 1998). Una nueva visión acerca de las condiciones de creciente aridez durante el Mioceno tardío, y su posible correlación con un evento glacial a nivel global, ha sido brindada a través de los cambios de las faunas de roedores en el centro de Argentina (Verzi *et al.*, 2007 y bibliografía allí citada). En la costa bonaerense, Cione y Tonni (1995a) sugirieron que la gran cantidad de cuevas de pequeños mamíferos en el Chapadmalense superior, y en menor medida en el Barrancalobense del sudeste de la provincia de Buenos Aires, eran indicadores de condiciones áridas (véase también Genise, 1989). En el Marplatense se verificarían condiciones de tipo chaqueño (Tonni y Noriega, 1996) al menos hasta el límite entre el Sanandresense y el Ensenadense, donde se verifica la retracción de mamíferos adaptados a condiciones cálidas y húmedas (Echimyidae, Tayassuidae, Procyonidae) y los primeros registros de mamíferos adaptados a condiciones frías y áridas o semiáridas (el marsupial *Lestodelphys*, grandes tardígrados, roedores ctenómidos, abrocómidos y octodóntidos). Estos eventos biogeográficos son coevos con avances glaciales en el sur de la Argentina, y han sido interpretados como la representación del deterioro climático global de los 2,5 Ma en la parte austral de América del Sur (Tonni *et al.*, 1992; Verzi y Quintana, 2005). En el Ensenadense superior se registran por última vez en la región pampeana, los grandes mamíferos indicadores de condiciones cálidas y húmedas (Tapiridae, véase Cione y Tonni, 2001, 2005). En niveles ensenadenses probablemente coevos con el C1r1r (<0,98 - >0,78 Ma) se registran micromamíferos que indican condiciones frías y áridas (los roedores *Tympanoctomys* y *Microcavia*; véase Verzi *et al.*, 2002). El Bonaerense comienza probablemente con un evento cálido, con predominio de pedogénesis y el registro de indicadores subtropicales, chaqueños (por ej.: Echimyidae, Dasyproctidae, Noctilionidae; véase Vucetich y Verzi, 2002); tentativamente se correlaciona a la base del Bonaerense con el Estadio Isotópico (EI) 11 (ca. 0,40 Ma; Verzi *et al.*, 2004b).

El Lujanense comienza con condiciones interglaciales (EI 5e, 130 ka AP, base del Pleistoceno superior), faunísticamente reconocibles (Pardiñas *et al.*, 2004). La parte final del Lujanense se desarrolló coincidentemente con el Último Máximo Glacial (18 ka AP) e incluye el último avance glacial (13 -11 ka AP), predominando en este lapso una fauna adaptada a condiciones áridas y frías (Tonni *et al.*, 1999, 2003). En su tope se verifican los primeros registros de *Homo sapiens* en América del Sur y las extinciones (últimos registros) de varias familias endémicas y de algunos taxones holárticos (Pamphathiidae, Glyptodontidae, Megatheriidae, Mylodontidae, Megalonychidae, Macrauchiidae, Toxodontidae, Gom-

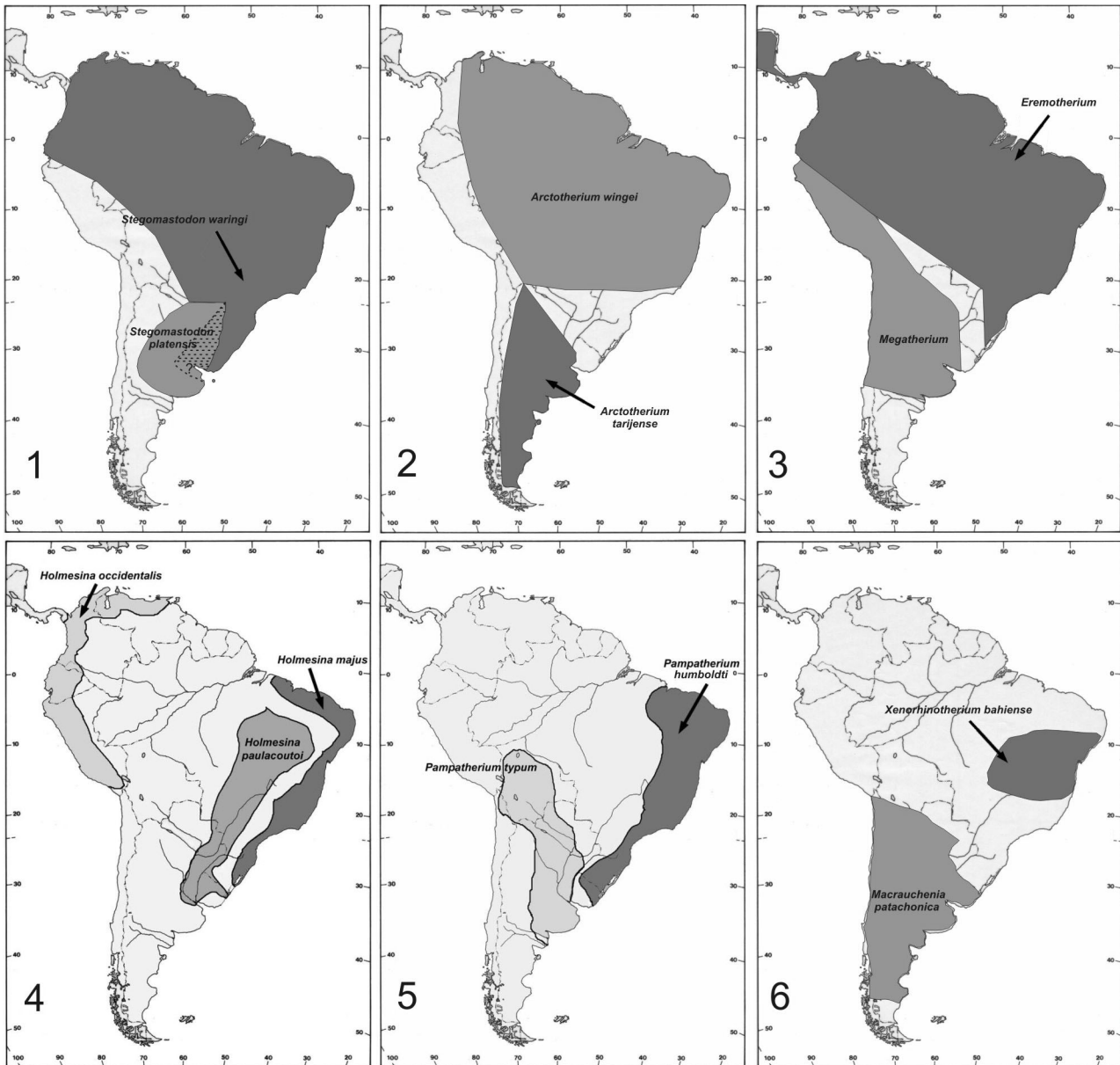


Figura 5. Distribución inferida de algunos mamíferos grandes y megamamíferos emparentados en América del Sur durante el Pleistoceno medio y tardío. Notar las distribuciones disyuntas / *inferred distribution of some big mammals and related megamammals during the Middle-Late Pleistocene, note disjunct distributions.* **1,** *Stegomastodon waringi* (Holland) y *S. platensis* (Ameghino) (incluye un área de superposición; modificado de / *includes areas of superposition, modified from* Cione *et al.*, 2005; Ferrero, 2007); **2,** *Arctotherium tarijense* Ameghino y *A. wingei* Ameghino (Soibelzon *et al.*, 2005); **3,** *Eremotherium* y *Megatherium* (Cartelle, 1994; Pujos y Salas, 2004); **4,** *Holmesina majus* (Lund), *H. occidentalis* (Hoffstetter) y *H. paulacoutoi* (Cartelle y Bohórquez) (modificado de / *modified from* Scillato-Yané *et al.*, 2005); **5,** *Pampatherium typum* Gervais y Ameghino y *P. humboldti* (Lund) (modificado de / *modified from* Scillato-Yané *et al.*, 2005); **6,** *Xenorhinotherium bahiense* Cartelle y Lessa y *Macrauchenia patachonica* Owen (Carlini y Tonni, 2000; Melo *et al.*, 2005).

photheriidae, Equidae). También hay pseudoextinciones de varios taxones que continúan en áreas restringidas de América del Sur (Tapiridae, Tayassuidae, Ursidae) (véase la sección correspondiente).

Al finalizar el Pleistoceno (*ca.* 10 ka AP) condiciones cálidas y húmedas generan un episodio pedogénico (Tonni *et al.*, 2001). En la base del Platense (Ho-

loceno temprano, *ca.* 8 ka AP) se verifican condiciones áridas, con predominio de fauna patagónica y central, mientras que *ca.* 7 ka AP comienza un evento cálido y húmedo representado por pedogénesis (Pardiñas, 2001; Tonni *et al.*, 2001a) y expansión de fauna subtropical. El clima continuó fluctuando en los milenios posteriores.

Antigüedad del ecosistema pampeano

Otro rasgo de la evolución paleoclimática y paleobiogeográfica observado recientemente, es que la constitución del ecosistema pampeano tal como lo conocieron los españoles en el siglo XVI es un fenómeno muy reciente (Tonni y Cione, 1997). Hasta tiempos holocénicos predominaban, con ciertos momentos más húmedos, condiciones áridas, con flora coincidente. Desde el punto de vista faunístico, durante el Pleistoceno y hasta comienzos del Holoceno (ca. 8 ka AP), se registran mamíferos vivientes de zonas más áridas (*Tolypeutes*, *Microcavia*, etc.; Tonni *et al.*, 1999) y los megamamíferos extintos, que eran los elementos más conspicuos y ecológicamente significativos. Esta megafauna, incluyendo los grandes xenartros (*Glyptodon*, *Megatherium*, etc.), los grandes ungulados autóctonos (*Macrauchenia*, *Toxodon*), los ungulados holárticos (*Equus*, *Hippidion*, *Stegomastodon*), los grandes osos (*Arctotherium*), entre otras formas, se extinguió, en parte como consecuencia de la acción del hombre (Cione *et al.*, 2003, 2007).

Pero aún con posterioridad al siglo XVI, se verificaron cambios en la fauna, y seguramente en la flora -en su mayoría consecuencia de los cambios climáticos- que determinaron que el ecosistema pampeano, con las condiciones climático ambientales de la actualidad, tenga una antigüedad que se remonta no más allá de la mitad del siglo XIX (véase más abajo).

Zooarqueología

El estudio de las faunas de los sitios arqueológicos desde el punto de vista biológico (Tonni, 1984a), constituyó un hito fundamental para el aprovechamiento e interpretación de información útil con referencia al análisis de los cambios climáticos y ambientales en épocas recientes. A partir del aporte de Tonni y Laza (1976), la acción mancomunada de paleomastozoólogos y arqueólogos en el análisis faunístico de los sitios arqueológicos proveyó la evidencia para la puesta a prueba de hipótesis climático ambientales (véase por ejemplo, Cione *et al.*, 1979; Tonni y Politis, 1980; Politis *et al.*, 1983; Tonni, 1984b; Tambussi y Tonni, 1985; Mazzanti y Quintana, 2001). Asimismo, estos estudios contribuyeron a dar entidad en nuestro medio a la zooarqueología en sentido estricto, es decir la disciplina que se encarga de estudiar el uso del recurso faunístico por parte del hombre (véase por ej. Salemme *et al.*, 1991; Bayon *et al.*, 2002; Raffino, 2004).

Los cambios climáticos en tiempos históricos

Los registros paleoclimáticos de alta resolución A.P.A.Publicación Especial 11, 2007

muestran que el clima del Holoceno se caracterizó por cambios rápidos no estrictamente sincrónicos en las distintas regiones del globo. Los análisis de testigos de hielo de Groenlandia y la Antártida constituyeron la base para la elaboración de este nuevo paradigma (Grootes *et al.*, 2001; Jones *et al.*, 2001); ellos fueron complementados con otros estudios, tanto en testigos de hielo de áreas intertropicales (deMenocal, 2001) como en temperaturas oceánicas (Keigwin, 1996), anillos de árboles (Cook *et al.*, 2004), espeleotemas, climatología histórica (Pfister *et al.*, 2002), etc. Estos estudios apoyan la hipótesis de Lamb (1977) referida a que en el último milenio se verificaron en el Hemisferio Norte, dos eventos climáticos significativos: el Máximo Térmico Medieval, desarrollado en el Hemisferio Norte entre 800 a 1200 AD (también denominado Óptimo Climático Medieval o Anomalía Térmica Medieval) y la Pequeña Edad de Hielo, desarrollada en el Hemisferio Norte entre 1550 a 1900 AD (PEH). Investigaciones posteriores sobre estos eventos pusieron énfasis en sus posibles efectos globales (por ejemplo Broecker, 2001).

El registro faunístico del Holoceno de la Argentina, especialmente el de los mamíferos, da cuenta de cambios en las distribuciones relacionados con eventos climáticos. Aunque la cronología actual -de baja resolución respecto a la del Hemisferio Norte- no es suficientemente adecuada para establecer la probable sincronía con aquéllos, los cambios en las distribuciones de los mamíferos en el territorio de la Argentina durante los últimos 1000 años parecen responder, en líneas generales, a los dos grandes eventos mencionados: el MTM y la PEH (véase Tonni, 2004, 2006).

El Máximo Térmico Medieval

En el sur de Entre Ríos, Tonni *et al.* (2001b; ver también Tonni, 2004) estudiaron una asociación de moluscos terrestres procedentes de la Formación San Guillermo, la que sugiere un clima algo más seco que el actual -posiblemente similar al del sector occidental de Córdoba- para el lapso 950 a 1200 AD (1020 ± 110 años radiocarbono AP). Este evento habría determinado asimismo, la extensión del rango de distribución de micromamíferos chaqueños (por ejemplo, el quiróptero *Desmodus* sp., los roedores *Pseudorizomys wavrini* y *Bibimys chacoensis*) en el este de la región pampeana (provincia de Buenos Aires), así como la presencia de mamíferos estenoicos en las provincias centrales de la Argentina (por ej. los roedores *Cavia aperea* y *Myocastor coypus* en Santiago del Estero), al tiempo que un importante evento pedogenético se verificaba en el sur de la Patagonia.

Recientemente, Compagnucci y Tonni (2006) pro-

pusieron una analogía entre el MTM (o Anomalía Climática Medieval) y los períodos de gran actividad solar coincidentes con un flujo mínimo de rayos cósmicos galácticos; este modelo explicaría el comportamiento climático diferencial para el mismo lapso en distintas regiones.

La Pequeña Edad de Hielo

Compagnucci y Tonni (2006) establecen una analogía entre el desarrollo de la PEH en la Argentina y los episodios de mínima actividad solar que generan flujos máximos de rayos cósmicos galácticos.

Para el este de la región pampeana, los registros faunísticos que indican condiciones semiáridas a áridas con temperaturas más bajas que las actuales, son más frecuentes y significativos a partir de fines del siglo XVIII y hasta la segunda mitad del XIX (Tonni, 2006). Estas condiciones de aridez para parte del lapso mencionado se han verificado también a través de los cambios en las precipitaciones, analizados a partir de datos históricos e instrumentales (Deschamps *et al.*, 2003).

Paleobiología

Los estudios paleobiológicos sobre vertebrados fósiles de Argentina comenzaron con la descripción del primer esqueleto de *Megatherium americanum* hallado en Luján, provincia de Buenos Aires. A fines del siglo XVIII, el gran anatomista Georges Cuvier clarificó las relaciones filogenéticas de *Megatherium* revelando que, por más aberrante que pareciese, se trataba de un perezoso terrestre gigante emparentado con los perezosos arborícolas vivientes. Además, utilizando el principio de correlación entre forma y función enunciado por él mismo, pudo conciliar su singular anatomía demostrando que sus partes contribuían a un todo armonioso y por lo tanto era un animal adaptado a su ambiente en lugar de ser, como sostenían otros naturalistas, una bestia condenada a una existencia miserable y a la extinción (Ramírez Rozzi y Podgorny, 2001; De Iuliis *et al.*, 2005).

En la Argentina los estudios paleobiológicos se inician con Francisco Javier Muñiz, quien en 1828 ya era un experto naturalista familiarizado con la obra de Cuvier. En 1845 publicó en la "Gaceta Mercantil" la primera descripción del "*Muñifelis*" (*Smilodon bonaerensis*) aplicando sus conocimientos anatómicos y su visión como naturalista para realizar interpretaciones paleobiológicas. Así propuso que el animal cazaba al acecho dominando a sus presas con sus poderosos miembros anteriores más que persiguiéndolas a la carrera. Otros notables paleontólogos del si-

glo XIX como Germán Burmeister y Florentino Ameghino se dedicaron fundamentalmente a la interpretación de las diferencias morfológicas en un contexto sistemático y evolutivo, realizando escasas referencias a cualquier aspecto de la paleobiología y casi nunca en publicaciones científicas. El repaso de la historia de la paleontología argentina publicado hace casi una década por Tonni y Pasquali (1999) deja en claro la fuerte impronta de estudios eminentemente sistemáticos, filogenéticos y, en menor medida, bioestratigráficos que dejó Ameghino, la que se extendió a lo largo de todo el siglo XX. Como caso aislado, el zoólogo español Ángel Cabrera encaró la paleontología con una metodología eminentemente biológica desde su llegada al país en 1925. Por su parte, Casamiquela (1964) realizó estudios icnológicos sobre vertebrados mesozoicos, a partir de los cuales obtuvo significativa información paleobiológica. Posteriormente, el mismo Casamiquela (1974, 1983) aplicó esta metodología a mamíferos del Cenozoico superior, determinando, entre otros, el bipedalismo de los megateroideos.

En la década de 1980 aparecen artículos en los que se enfatiza la interpretación paleobiológica en diferentes grupos de vertebrados neógenos como aves (Campbell y Tonni, 1981, 1983) y marsupiales Thylacomyidae (Goin y Pascual, 1987). El trabajo de Ortiz Jaureguizar (1986) representa el primer antecedente de análisis integral de las comunidades de mamíferos cenozoicos sudamericanos con una aproximación paleoecológica. Asimismo estudios paleoneurológicos en marsupiales (Quiroga y Dozo, 1988; Dozo, 1989) y notoungulados (Dozo, 1997) neógenos permitieron evaluar las respuestas neurológicas de diferentes grupos de mamíferos extinguidos como consecuencia de sus diferentes roles ecológicos.

En la década de 1990 el paleontólogo uruguayo Richard Fariña realizó dos novedosas propuestas que produjeron dispares reacciones entre la comunidad de paleomastozoólogos. Una se refería a la posibilidad de que los gliptodontes pudieran adoptar una posición bípeda para desarrollar actividades específicas (Fariña, 1995). La segunda a la paleoecología de la fauna de mamíferos que habitaba la región Pampeana durante el Lujanense (fines del Pleistoceno-comienzos del Holoceno), señalando que ella no estaba ecológicamente balanceada de acuerdo a los patrones observados en faunas modernas (Fariña, 1996). Su tesis consistió en que, comparada por ejemplo con la sabana africana, en la fauna pleistocena existía un exagerado número de formas herbívoras de más de una tonelada de masa corporal en relación con la relativamente escasa representación de carnívoros de gran tamaño. Fariña formuló la hipótesis explicativa de que entre los supuestos herbívoros habría carnívoros ocasionales encubiertos. Finalmente, tras un

proceso de descarte que incluía un somero análisis anatómico, concluyó que eran los perezosos terrestres los que habrían jugado ese papel, apuntando más específicamente a *Megatherium americanum* (Fariña y Blanco, 1996). Estas desafiantes conclusiones actuaron como disparadores de la actual corriente de estudios paleobiológicos sobre mamíferos fósiles sudamericanos, sin dudas la más desarrollada en la paleontología de vertebrados de Argentina, probablemente secundada por la de dinosaurios.

El cuestionamiento paleoecológico de Fariña evidenció la necesidad de revisar antiguos paradigmas ampliamente aceptados en la paleontología -aunque no necesariamente formalizados- basados en la asignación de roles biológicos más por afinidades filogenéticas que análisis morfológicos detallados. En este contexto, los grupos que comenzaron a formarse paralelamente en Uruguay y en Argentina, liderados por Fariña y Sergio Vizcaíno respectivamente, iniciaron, muchas veces interactuando, una serie de estudios sobre morfología funcional y biomecánica sobre los aparatos locomotor y masticatorio especialmente de los grandes xenartros fósiles que se cristalizaron en numerosas publicaciones. No pretendemos hacer una descripción exhaustiva de todos ellos (véase Bargo, 2003 y Vizcaíno *et al.*, 2007). En lo referente al aparato locomotor, Bargo *et al.* (2000) y Vizcaíno *et al.* (2001) postularon que los perezosos milodóntidos estaban muy bien adaptados para cavar y habrían sido los constructores de importantes paleotúneles hallados en secuencias del Terciario tardío. Ambos estudios fueron sustentados por la evidencia geológica y paleoicnológica. Por su parte, Aramayo y Manera de Bianco (1996) descubrieron y describieron un importante yacimiento de huellas fósiles en Pehuén-Có, sudeste de la provincia de Buenos Aires, muchas de las cuales serían asignables a los miembros posteriores de *Megatherium*, concluyendo, al igual que Casamiquela (1974, 1983), que al menos en esa instancia el animal se desplazaba en forma bípeda. Utilizando la física y conocimientos sobre la distancia entre las pisadas y la velocidad a la que se mueve un mamífero moderno, se pudo hipotetizar a qué velocidad se desplazaría *Megatherium* (Blanco y Czerwonogora, 2003). Las diferencias entre *Megatherium* y los milodóntidos se enfatizaron con los estudios sobre el aparato masticatorio (Bargo, 2001a, 2001b; Bargo *et al.*, 2006a; Vizcaíno *et al.*, 2006), los que se complementan con estudios específicos sobre anatomía del hocico (Bargo *et al.*, 2006b) y del aparato hioideo (Pérez, 2001). Estos trabajos, tienen su correlato en otros xenartros, los cingulados, en lo que respecta a masticación (Vizcaíno y Fariña, 1997; Vizcaíno *et al.*, 1998, 2004; De Iuliis *et al.*, 2000; Vizcaíno y De Iuliis, 2003) y gliptodontes (Pérez *et al.*, 2000; Fariña y Vizcaíno, 2001) y locomoción en armadillos (Vizcaíno *et al.*, 2003). Ellos permiten una mayor discriminación de las diferencias de las ecologías específicas (paleoautoecología) en el contexto general (paleosinecología). Mientras que estos trabajos apoyaron, al menos parcialmente, ciertas hipótesis paleobiológicas previas (incluyendo algunas de Fariña) aportando evidencia morfológica (morfología funcional, biomecánica y ecomorfología), otros fuerzan su reevaluación con mayor aporte de evidencias y con marcos conceptuales y metodológicos más refinados. Por ejemplo, recientemente Prevosti y Vizcaíno (2006) reanalizaron la paleoecología de carnívoros del fin del Pleistoceno de la región pampeana. Revisando la información bioestratigráfica, taxonómica y tafonómica y aplicando un enfoque ecomorfológico, propusieron una hipótesis alternativa a la de Fariña (1996) según la cual una alta biomasa de herbívoros con distintas estrategias de forrajeo sostendría una alta densidad de carnívoros de diferentes tamaños. Otros estudios sobre dieta y ambiente están basados en isótopos de carbono y oxígeno (por ejemplo, en caballos pampeanos: Sánchez *et al.*, 2006). Más recientemente, se reestudió el registro fósil de roedores hydroquéridos (carpinchos), lo que permitió reinterpretar el modo de desarrollo ontogenético con importantes consecuencias en sistemática, modos de especiación y bioestratigrafía (Vucetich *et al.*, 2005b; Deschamps *et al.*, 2007).

Finalmente, la aproximación a través de la morfología no es la única que permite emitir hipótesis paleobiológicas y los trabajos multidisciplinarios incluyendo información contextual deben propiciarse enfáticamente. Ya se mencionó la estrecha interacción entre icnología y biomecánica para entender aspectos de la locomoción. De la misma manera, la estratigrafía es fundamental para constatar la coetaneidad de los organismos que se supone integran un ecosistema determinado, la sedimentología aporta información esencial para la interpretación ambiental, la palinología y el estudio de fitolitos ayudan a determinar la vegetación circundante, la tafonomía permite comprender los procesos biológicos y geológicos que derivaron en el material fósil que estudiamos. Asimismo, en determinadas circunstancias otras evidencias pueden ser estudiadas como la biogeoquímica, ADN antiguo, paleopatologías, etc. Con todo este cuerpo de evidencia, más la valoración del arrastre filogenético, se podrá obtener una interpretación ajustada de las relaciones ecológicas de las formas fósiles.

Finalmente, la aproximación a través de la morfología no es la única que permite emitir hipótesis paleobiológicas y los trabajos multidisciplinarios incluyendo información contextual deben propiciarse enfáticamente. Ya se mencionó la estrecha interacción entre icnología y biomecánica para entender aspectos de la locomoción. De la misma manera, la estratigrafía es fundamental para constatar la coetaneidad de los organismos que se supone integran un ecosistema determinado, la sedimentología aporta información esencial para la interpretación ambiental, la palinología y el estudio de fitolitos ayudan a determinar la vegetación circundante, la tafonomía permite comprender los procesos biológicos y geológicos que derivaron en el material fósil que estudiamos. Asimismo, en determinadas circunstancias otras evidencias pueden ser estudiadas como la biogeoquímica, ADN antiguo, paleopatologías, etc. Con todo este cuerpo de evidencia, más la valoración del arrastre filogenético, se podrá obtener una interpretación ajustada de las relaciones ecológicas de las formas fósiles.

Agradecimientos

Los autores desean expresar su agradecimiento a las autoridades de la Asociación Paleontológica Argentina por la invitación a participar en este volumen, al Consejo Nacional de Investigaciones

Científicas y Técnicas, la Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires, la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP) por su apoyo permanente.

Bibliografía

- Alberdi, M.T., Menegaz, A.N. y Prado, J.L. 1987. Formas terminales de *Hippidion* (Mammalia, Perissodactyla) de los yacimientos del Pleistoceno tardío-Holoceno de la Patagonia (Argentina y Chile). *Estudios Geológicos* 43: 107-115.
- Alberdi, M.T., Leone, G. y Tonni, E.P. (eds.) 1995. Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años. *Monografías del Museo Nacional de Madrid* 12: 1-423.
- Ameghino, F. 1898. *Sinopsis geológico-paleontológica de la Argentina*. En: 2º Censo de la República Argentina; Territorio 1: 115-228.
- Ameghino, F. 1908. Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapadmalán. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 10: 343-428.
- Ameghino, F. 1909. Le Diprothomo Platensis. Un précurseur de l'homme du Pleistocene inférieur de Buenos Aires. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 107-207.
- Aramayo, S. y Manera de Bianco, T. 1996. Edad y nuevos hallazgos de icnitas de mamíferos y aves en el yacimiento de Pehuén-Có (Pleistoceno tardío), Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina* 4: 47-55.
- Bargo, M.S. 2001a. [El aparato masticatorio de los perezosos terrestres (*Xenarthra*, Tardigrada) del Pleistoceno de Argentina. Morfometría y biomecánica. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP. 400 pp. Inédita.].
- Bargo, M.S. 2001b. The ground sloth *Megatherium americanum*: skull shape, bite forces, and diet. En: S.F. Vizcaíno, R.A. Fariña y C. Janis (eds.), *Biomechanics and Paleobiology of Vertebrates*. *Acta Paleontologica Polonica, Special Issue* 46: 41-60.
- Bargo, M.S. 2003. Biomechanics and Palaeobiology of the *Xenarthra*: state of the art. En: R.A. Fariña, S.F. Vizcaíno, y G. Storch (eds.), *Morphological Studies in fossil and extant Xenarthra* (Mammalia), *Special Issue* 101 pp. *Senckenbergiana biologica* 83: 41-50.
- Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F., Archuby, F.M. y 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., De Iuliis, G. y Vizcaíno, S.F. 2006a. Hypsodonty in Pleistocene ground sloths. *Acta Paleontologica Polonica* 51: 53-61.
- Bargo, M.S., Toledo, N. y Vizcaíno, S.F. 2006b. Muzzle of South American ground sloths (*Xenarthra*, Tardigrada). *Journal of Morphology* 267: 248-263.
- Bayon, C., Flegenheimer, N., Deschamps, C.M. y Zárate, M.A. 2002. "... y vendrán los arqueólogos en busca de un hueso... Sitio El Guanaco, Partido de San Cayetano. 3º Congreso de Arqueología de la Región Pampeana Argentina, Actas: 247-259.
- Bell, C.J., Lundelius, E.L., Barnosky, A.D., Graham, R.W., Lindsay, E.H., Ruez, D.R., Semken, H.A., Webb, S.D. y Zakrzewski, R.J. 2004. The Blancan, Irvingtonian, and Rancholabrean Mammal Ages. En: M.O. Woodburne (ed.), *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America*, New York, Columbia, pp. 232-314.
- Bellosi, E.S. 1995. Paleogeografía y cambios ambientales de la Patagonia Central durante el Terciario medio. *Boletín de Informaciones Petroleras YPF* 44: 50-83.
- Blanco, E.R. y Czerwonogora, A. 2003. The gait of *Megatherium Cuvier* 1796 (Mammalia, *Xenarthra*, Tardigrada). En: R.A. Fariña, S.F. Vizcaíno y G. Storch (eds.), *Morphological Studies in fossil and extant Xenarthra* (Mammalia), *Special Issue* 101 pp. *Senckenbergiana biologica* 83: 61-68.
- Blunier, T. y Brook, E.J. 2001. Timing of millennial-scale climate change in Antarctica and Greenland during the last glacial period. *Science* 291: 109-114.
- Bond, M. 1999. Quaternary native ungulates of Southern South America. A synthesis. En: E.P. Tonni y A.L. Cione (eds.), *Quaternary vertebrate paleontology in South America. Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 1-310. pp. 177-205.
- Bond, M., Cerdeño, M.E. y López, G.M. 1995. Ungulados nativos sudamericanos. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.), *Evolución Biológica y Climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años*. Monografías de Museo nacional de Ciencias Naturales (Madrid), CSIC. pp. 257-275.
- Bravard, A. 1858. *Monografía de los terrenos terciarios del Paraná*. (Reimpresión facsimilar con prólogo de F.G. Aceñolaza, Imprenta del Congreso de la Nación, Buenos Aires, 1995, V-XII + 1-107 pp.
- Broecker, W.S. 2001. Was the Medieval Warm Period global? *Science* 291: 1497-1499.
- Bunge, M. 1976. *La investigación científica*. Ariel, Barcelona. 962 pp.
- Campbell, K.E. Jr. y Tonni, E.P. 1981. Preliminary observations on the paleobiology and evolution of teratorns (Aves: Teratornithidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* 1: 265-272.
- Campbell, K.E. Jr. y Tonni, E.P. 1983. Size and locomotion in Teratorns (Aves: Teratornithidae). *The Auk* 100: 390-403.
- Candela, A.M. y Morrone, J.J. 2003. Biogeografía de puercoespines neotropicales (Rodentia: Hystricognathi): Integrando datos fósiles y actuales a través de un enfoque panbiogeográfico. *Ameghiniana* 40: 361-378.
- Candela, A.M., Noriega, J.I. y Reguero, M. 2007. The first Pliocene mammals from the northeast (Mesopotamia) of Argentina: its biostratigraphic and paleoenvironmental significance. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 476-483.
- Carlini, A.A. y Tonni, E.P. 2000. *Mamíferos fósiles del Paraguay*. Cooperación Técnica Paraguayo-Alemana, 108 pp.
- Carlini, A.A., Scillato-Yané, G.J., Noriega, J.I. y Aceñolaza, F.G. 2000. Perezosos terrestres (*Xenarthra*: Tardigrada) del "Mesopotamiense" (Formación Ituzaingó, Mioceno tardío) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Studia Geologica Salmanticensis* 36: 13-27.
- Carlini A.A., Zurita, A.E. Gasparini, G. y Noriega, J.I. 2004. Los mamíferos del Pleistoceno de la Mesopotamia argentina y su relación con aquéllos del centro-norte de la Argentina, Paraguay y sur de Bolivia, sur de Brasil y oeste de Uruguay: Paleobiogeografía y Paleoambientes. En: F.G. Aceñolaza (ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino*. INSUGEO, *Miscelánea* 12: 83-90.
- Carlini, A.A., Brandoni, D. y Sánchez, R. 2007a. Additions to the knowledge of *Urumaquia robusta* (*Xenarthra*, Phyllophaga, Megatheriidae) from the Urumaco Formation (Late Miocene), Estado Falcón, Venezuela. *Paläontologische Zeitschrift* (en prensa).
- Carlini, A.A., Zurita, A.E. y Aguilera, O. 2007b. North American Glyptodontines (*Xenarthra*, Mammalia) in the Upper Pleistocene of Northern South America. *Paläontologische Zeitschrift* (en prensa).
- Carranza-Castañeda, O. y Miller, W.E. 2004. Late Tertiary terrestrial mammals from Central Mexico and their relationship to South American immigrants. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7: 249-261.
- Cartelle, C. 1994. *Tempo passado. Mamíferos do Pleistoceno em Minas Gerais*. Brasília, Palco Editorial, 132 pp.
- Casamiquela, R.M., 1964. *Estudios icnológicos. Problemas y métodos de la icnología con aplicación al estudio de pisadas mesozoicas (Reptilia, Mammalia) de la Patagonia*. Ministerio de Asuntos Sociales de la provincia de Río Negro, 120 pp.
- Casamiquela, R.M. 1974. El bipedismo de los megaterioideos. Estudios de pisadas fósiles en la Formación Río Negro típica. *Ameghiniana* 11: 249-282.
- Casamiquela, R.M. 1983. Pisadas del Pleistoceno (¿superior?) del balneario de Monte Hermoso, Buenos Aires. La confirmación del andar bipedal de los megaterioideos. *Instituto Superior Juan XXIII, cuaderno* 4: 5-21.
- Cione, A.L. y López Arbarello, A. 1995. Los peces fósiles del Ce-

- nozoico tardío de la región pampeana. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.), Evolución climática y biológica de los últimos 5 millones de años. *Monografías del Museo Nacional de Madrid* 12: 129-142.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995a. Chronostratigraphy and "Land mammal-ages": The Uquian problem. *Journal of Paleontology* 69: 135-159.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995b. Bioestratigrafía y cronología del Cenozoico superior de la región pampeana. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.), Evolución climática y biológica de los últimos 5 millones de años. *Monografías del Museo Nacional de Madrid* 12: 47-74.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995c. El estratotipo de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. *Ameghiniana* 32: 369-374.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1996. Reassessment of the Pliocene-Pleistocene continental time scale of southern South America. Correlation of the Chapadmalal with Bolivian sections. *Journal of South American Earth Sciences* 9: 221-236.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the Pampean area, Argentina. En: E.P. Tonni y A.L. Cione (eds.), Quaternary vertebrate paleontology in South America. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 23-51.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European vertebrate-bearing units. En: L. Rook y D. Torre (eds.), Neogene and Quaternary continental stratigraphy and mammal evolution. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 40: 167-173.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. En: R.E. de Barrio, R.O. Etcheverry, M.F. Caballé y E. Llambías (eds.), Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires. 16º Congreso Geológico Argentino, *Relatorio*, 11: 183-200.
- Cione, A.L., Lorandi, A.M. y Tonni, E.P. 1979. Patrón de subsistencia y adaptación ecológica en la aldea prehispánica "El Veinte", Santiago del Estero. *Relaciones de la Sociedad Argentina de Antropología* 13 (n.s.): 103-116.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M.S., Gasparini, Z., Goin, F., Noriega, J.L., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D.H. y Vucetich, M.G. 2000. The Miocene vertebrates from Paraná, eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 191-237.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., San Cristóbal, J., Hernández, P., Benítez, A., Bordignon, F. y Peri, J. 2002. Putative meteoritic craters in Río Cuarto, Central Argentina interpreted as eolian landforms. Earth, Moon, and Planets. *An International Journal of Solar System Science* 91: 9-24.
- Cione, A.L., Tonni, E.P. y Soibelzon, L. 2003. The Broken Zig-Zag: Late Cenozoic large mammal and turtle extinction in South America. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 5: 1-19.
- Cione, A.L., Tonni, E.P. y Dondas, A. 2005. A mastodont (Mammalia, Gomphotheriidae) from the Argentinian continental shelf. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Mitteilungen*: 614-630.
- Cione, A.L., Tonni, E.P. y Soibelzon, L. 2007. Did humans caused large mammal late Pleistocene-Holocene extinction in South America in a context of shrinking open areas? En: G. Haynes (ed.), *American Megafaunal Extinctions at the End of the Pleistocene*. Springer Publishers, Vertebrate Paleobiology and Paleontology Series (en prensa).
- CAE (Código Argentino de Estratigrafía). 1992. *Asociación Geológica Argentina. Serie "B"*, 20: 1-64.
- Compagnucci, R.H. y Tonni, E.P. 2006. Climatic change of the Argentina in the last 1000 years: a multiproxy analysis. Reconstructing Past Regional Climate Variations in South A.P.A.Publicación Especial 11, 2007
- America over the late Holocene: a new PAGES initiative. *International Symposium, abstracts*: 87; Malargüe.
- Cook, E., Esper, J. y D'Arrigo, R. 2004. Extra tropical northern hemisphere land temperature variability over the past 1000 years. *Quaternary Science Reviews* 23: 2063-2074.
- Darwin, C. 1846. *Geological observations on South America*. Smith, Elder and Co., Londres. vii + 1-279 pp.
- deMenocal, P.B. 2001. Cultural responses to climate change during the late Holocene. *Science* 292: 667-673.
- De Iuliis, G., Bargo, M.S. y Vizcaíno, S.F. 2000. Variation in skull morphology and mastication in the fossil giant armadillos *Pampatherium* spp. and allied genera (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae), with comments on their systematics and distribution. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20: 743-754
- De Iuliis, G., Vizcaíno, S.F., Fariña, R.A. y Bargo, M.S. 2005. El legado del Megaterio. *Museo (Revista de la Fundación Museo de La Plata)* 3: 31-36.
- Deschamps, C.M. 2003. [Estratigrafía y paleoambientes del Cenozoico en el sur de la Provincia de Buenos Aires. El aporte de los vertebrados]. Tesis Doctoral inédita, Universidad Nacional de La Plata, 317 pp.
- Deschamps, C.M. 2005. Late Cenozoic mammal bio-chronostratigraphy in southwestern Buenos Aires Province, Argentina. *Ameghiniana* 42: 733-750.
- Deschamps, C.M. y Borromei, A.M. 1992. La fauna de vertebrados pleistocénicos del Bajo San José (Provincia de Buenos Aires, Argentina). Aspectos paleoambientales. *Ameghiniana* 29: 177-183.
- Deschamps, J.R., Otero, O. y Tonni, E.P. 2003. Cambio climático en la pampa bonaerense: las precipitaciones desde los siglos XVIII al XX. *Universidad de Belgrano, Departamento de Investigación, Documentos de Trabajo* 109: 1-18.
- Deschamps, C.M., Olivares, A.I., Vieytes, E.C. y Vucetich, M.G. 2007. The oldest capybaras (Rodentia, Hydrochoeridae; Late Miocene of Argentina): ontogeny and diversity. *Journal of Vertebrate Paleontology* (en prensa).
- Doering, A. 1882. *Informe oficial de la Comisión científica agregada al Estado Mayor General de la expedición al Río Negro. Geología*. Buenos Aires: 299-530 pp.
- d'Orbigny, A. 1842. *Voyage dans l'Amérique méridionale*. P. Bertrand, Paris, pp. 188.
- Dozo, M.T. 1989. Estudios paleoneurológicos en Didelphidae extinguidos (Mammalia, Marsupialia) de la Formación Chapadmalal (Plioceno tardío), provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 26: 43-54.
- Dozo, M.T. 1997. Paleoneurología de Dolicavia minuscula (Rodentia, Caviidae) y *Paedotherium insigne* (Notoungulata, Hegetotheriidae) del Plioceno de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 34: 427-435.
- Fariña, R.A. 1995. Limb bone strength and habits in large glyptodonts. *Lethaia* 28: 189-96.
- Fariña, R.A. 1996. Trophic relationships among Lujanian mammals. *Evolutionary Theory* 11: 125-34.
- Fariña, R.A. y Blanco, E.R. 1996. *Megatherium*, the stabber. *Proceedings of the Royal Society of London* 263: 1725-29.
- Fariña, R.A. y Vizcaíno, S.F. 2001. Carved teeth and strange jaws: How glyptodonts masticated. En: S.F. Vizcaíno, R.A. Fariña y C. Janis (eds.), Biomechanics and Paleobiology of Vertebrates, *Acta Paleontologica Polonica Special Issue* 46: 87-102.
- Ferrero, B.S. 2007. Los mastodontes (Mammalia, Gomphotheriidae) en el Lujanense de la Provincia de Entre Ríos. Consideraciones geográficas y paleoecológicas. 23º Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados (Trelew), *Resúmenes*: p. 123.
- Fidalgo, F., De Francesco, F.O. y Colado, U.R. 1973. Geología superficial en las hojas Castelli, J. M. Cobo y Monasterio (provincia de Buenos Aires). 5º Congreso Geológico Argentino (Villa Carlos Paz, 1972), *Actas* 4: 27-39.
- Fidalgo, F., De Francesco, F.O. y Pascual, R. 1975. Geología superficial de la llanura bonaerense. En: Geología de la Provincia de Buenos Aires. 6º Congreso Geológico Argentino (Buenos Aires), *Relatorio*: 103-138 pp.
- Fidalgo, F. y Tonni, E.P. 1981. Sedimentos eólicos del Pleistoceno

- tardío y Reciente en el área interserrana bonaerense. 8° Congreso Geológico Argentino (San Luis), *Actas* 3: 33-39
- Flynn, J., Kowallis, B.J., Nuñez, C., Carranza-Casteñeda, O., Millar, W.E., Swisher, C.C. y Lindsay, E. 2005. Geochronology of Hemphillian-Blancan Aged Strata, Guanajuato, Mexico, and Implications for timing of the Great American Biotic Interchange. *Journal of Geology* 113: 287-307.
- Forasiepi, A.M., Martinelli, A.G. y Goin, F.J. 2007. Revisión taxonómica de *Parahyaenodon argentinus* Ameghino y sus implicancias en el conocimiento de los grandes mamíferos carnívoros del Mio-Plioceno de América de Sur. *Ameghiniana* 44: 143-159.
- Genise, J.F. 1989. Las cuevas con *Actenomys* (Rodentia, Octodontidae) de la Formación Chapadmalal (Plioceno superior) de Mar del Plata y Miramar (Provincia de Buenos Aires). *Ameghiniana* 26: 33-42.
- Goin, F. J., 1995. Capítulo 7, "Los Marsupiales". Pp. 165-179 En: M.A. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.), *Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid, 423 pp.
- Goin, F. 2001. Marsupiales (Didelphidae: Marmosinae & Didelphinae). En: D. Mazzanti y C. Quintana (eds.), *Cueva Tixi: Cazadores y recolectores de las Sierras de Tandilia Oriental. 1: Geología, Paleontología y Zooarqueología. Laboratorio de Arqueología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Publicación Especial 1: 75-113.*
- Goin, F.J. y Pascual, R. 1987. News on the biology and taxonomy of the marsupials Thylacosmilidae (Late Tertiary of Argentina). *Anales Academia Nacional Ciencias Exactas Físicas Naturales* 39: 219-246.
- Gradstein, D. y Ogg, C. 2004. *Geologic Time Scale 2004- Why, how, and where next*. <http://www.stratigraphy.org/scale04.pdf>.
- Graham, R.W., Lundelius, E.L., Graham, M., Schroeder, E.K., Toomey, R.S. III, Anderson, E., Barnosky, A.D., Burns, J.A., Churcher, C., Grayson, D., Guthrie, R.D., Harington, C.R., Jefferson, G.T., Martin, L.D., McDonald, H.G., Morlan, R.E., Semken, H.A.J., Webb, S.D., Werdelin, L. y Wilson, M.C. 1996. Spatial response of mammals to Late Quaternary environmental fluctuations. *Science* 272: 1601-1606.
- Grootes, P.E., Steig, E.J., Stuiver, M., Waddington, E.D. y Morse, D.L. (eds.) 2001. The Taylor Dome Antarctic 18° record and globally synchronous changes in climate. *Quaternary Research* 56: 289-298. IPCC, (2001): *Climatic Change: The Scientific Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 881 pp.
- Hernández Fernández, M., Azanza, B. y Álvarez Sierra, M.A., 2004. Iberian Plio-Pleistocene biochronology: Micromammalian evidence for MNs and ELMAs calibration in southwestern Europe. *Journal of Quaternary Science* 19: 605-616.
- Holland, S.M. 2001. Sequence stratigraphy and fossils. En: D.E.G. Briggs y P.R. Crowther (eds.), *Palaeobiology II*, Blackwell, Londres, pp. 548-553.
- Jones, P.D., Osborn, T.J. y Briffa, K.R. 2001. The evolution of climate over the last millennium. *Science* 292: 662-667.
- Jordan, T.E., Drake, R. E. y Naeser, C. W. 1994. Estratigrafía del Cenozoico medio en la Precordillera a la latitud del río Jáchal, San Juan, Argentina. 12° Congreso Geológico Argentino y 2° Congreso de Exploración de Hidrocarburos (Mendoza), *Actas*: 132-141.
- Keigwin, L.D. 1996. The Little Ice Age and Medieval Warm Period in the Sargasso Sea. *Science* 274: 1503-1508.
- Kraglievich L. 1930. La formación friaseana del Río Frías, Río Fénix, Laguna Blanca, etc. y su fauna de mamíferos, *Physis, Revista de la Sociedad Argentina de Ciencias Naturales* 10: 127-161.
- Lamb, H.H. 1977. *Climate. Present, Past and Future*. Volumen 2: Climatic History and Future. Methuen, Londres, 572 pp.
- Lisiecki, L.E. y Raymo, M.E. 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic 18 O records. *Paleoceanography* 20: PA1003, doi: 10.1029/2004pa001071.
- López, G., Reguero, M. y Lizuain, A. 2001. El registro más antiguo de mastodontes (Plioceno tardío) de América del Sur. *Ameghiniana* 38: 35-36.
- MacFadden, B.J. 1992. *Fossil Horses. Systematics, Paleobiology, and Evolution of the family Equidae*. Cambridge University Press, pp. 369.
- MacFadden, B.J., Cerling, T.E. y Prado, J.L. 1996. Cenozoic terrestrial ecosystem evolution in Argentina: Evidence from carbon isotopes of fossil mammals. *Palaiois* 11: 319-327.
- Marshall, L. 1985. Geochronology and Land-Mammal biochronology of the Transamerican Faunal Interchange. En: F.G. Stehli y S.D. Webb (eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York y London, pp. 49-85.
- Marshall, L., Hoffstetter, R. y Pascual, R. 1983. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata Mémoire Extraordinaire*: 1-93.
- Marshall, L., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O.A., Bombin, M. y Mones, A. 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata Mémoire Extraordinaire*: 1-76.
- Mazzanti, D.L. y Quintana, C.A. (eds.) 2001. *Cueva Tixi: Cazadores y recolectores de las Sierras de Tandilia Oriental. 1: Geología, Paleontología y Zooarqueología. Laboratorio de Arqueología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Publicación Especial 1: 231.*
- McCulloch, R.D., Bentley, M.J., Purves, R.S., Hulton, N.R.J., Sugden, D.E. y Clapperton, C.M. 2000. Climatic inferences from glacial and palaeoecological evidence at the last glacial termination, southern South America. *Journal of Quaternary Science* 15: 409-417.
- Melo, D.J. de, Cássia Tardin Cassab, R. de y Ventura dos Passos, F. 2005. *Coleção de mamíferos pleistocenos de Águas de Araxá, MG, no Museu de Ciências da Terra/DNPM-RJ*. Associação Brasileira Estudos do Cuaternario, 12 pp.
- Mones, A. 1986. *Palaeovertebrata Sudamericana. Catálogo Sistemático de los Vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I, Lista Preliminar y Bibliografía. Courier Forschungs-institut Senckenberg* 82: 1-625.
- Montalvo, C. 2002a. Root traces in fossil bones from the Huayquerian (Late Miocene) faunal assemblage of Telén, La Pampa, Argentina. *Acta Geológica Hispánica* 37: 37-42.
- Montalvo, C. 2002b. Taphonomic analysis of the Mio-Pliocene micromammal assemblage (Cerro Azul Formation), Calefú, La Pampa, Argentina. *Current Topics on Taphonomy and Fossilization*, pp. 253-259.
- Nieto, M., Hortal, J., Martínez-Maza, C., Morales, J., Ortiz Jaureguizar, E., Pelaez-Campomanes, P., Pickford, M., Prado, J.L., Rodríguez, J., Senut, B., Soria, D. y Varela, S. 2005. Historical determinants of mammal diversity in Africa: Evolution of mammalian body weight distribution in Africa and South America during Neogene and Quaternary times. En: B.A. Huber, B.J. Sinclair y K.H. Lampe (eds.), *African Biodiversity: Molecules, Organisms, Ecosystems*. Springer, pp. 287-295.
- Noriega, J.I., Carlini, A.A. y Tonni, E.P. 2004. Vertebrados del Pleistoceno tardío de la cuenca del Arroyo Ensenada (Departamento Diamante, Provincia de Entre Ríos). En: F.G. Aceñolaza (ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino. INSUGEO, Miscelánea* 12: 71-76.
- Ortiz Jaureguizar, E. 1986. Evolución de las comunidades de mamíferos cenozoicos sudamericanos: un estudio basado en técnicas de análisis multivariado. 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza), *Actas* 2: 191-203.
- Ortiz Jaureguizar, E. 1997. La fauna de mamíferos de América del Sur y el gran intercambio biótico americano: un ejemplo de invasión natural a escala continental. 1° Jornadas Nacionales y 61° Regionales sobre Medio Ambiente (La Plata), *Actas*: 134-141 pp.
- 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.

- Ortiz Jaureguizar, E. 2001. Cambios en la diversidad de los mamíferos sudamericanos durante el lapso Mioceno Superior-Holoceno: el caso pampeano. En: G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene y B. Azanza (eds.), *¿Los Fósiles y la Paleogeografía?* Vol. 5, pp. 397-403. Publicaciones del SEPAZ (Universidad de Zaragoza), Zaragoza.
- Ortiz Jaureguizar, E. y Cladera, G. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66: 489-532.
- Pardiñas, U.F.J. 2001. Condiciones áridas durante el Holoceno Temprano en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina): vertebrados y tafonomía. *Ameghiniana* 38: 227-236.
- Pardiñas, U.F.J. 2004. Roedores sigmodontinos (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) y otros micromamíferos como indicadores de ambientes hacia el Ensenadense cuspidal en el sudeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 41: 437-450.
- Pardiñas, U.F.J. y Deschamps, C.M. 1996. Sigmodontinos (Mammalia, Rodentia) pleistocénicos del sudoeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina): aspectos sistemáticos, paleozoogeográficos y paleoambientales. *Estudios Geológicos* 52: 367-379. Madrid.
- Pardiñas, U.F.J., Cione, A.L., San Cristóbal, J., Verzi, D.H. y Tonni, E.P. 2004. A new interglacial continental vertebrate assemblage in central-eastern Argentina. *Current Research in the Pleistocene* 21: 111-112.
- Pardiñas, U.F.J., Gelfo, J., San Cristóbal, J., Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1996. Una tafocenosis de organismos marinos y continentales en el Pleistoceno superior en el sur de la provincia de Buenos Aires. *13º Congreso Geológico Argentino y 3º Congreso de Exploración de Hidrocarburos* (Buenos Aires), *Actas* 5: 95-111.
- Pardiñas, U.F.J., Moreira, G., García-Esponda, C.M. y De Santis, L.J. 2000. Deterioro ambiental y micromamíferos durante el Holoceno en el nordeste de la estepa patagónica (Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 9-21.
- Pascual, R. (ed.). 1966. Vertebrata. En: *Paleontografía Bonaerense*. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, pp. 203.
- Pascual, R. 1970. Evolución de comunidades, cambios faunísticos e integraciones biocenóticas de los vertebrados cenozoicos de Argentina. *4º Congreso Latinoamericano de Zoología* (Caracas), *Actas*: 991-1088.
- Pascual, R. 1986. Evolución de los vertebrados cenozoicos: sumario de los principales hitos. *4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza), *Actas* 2: 209-218.
- Pascual, R. 1996. Late Cretaceous-Recent land-mammals. An approach to South American geobiotic evolution. *Mastozoología Neotropical* 3: 133-152.
- Pascual, R. 2006. Evolution and geography: The biogeographic history of South American land mammals. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 209-230.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O.E. 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8: 372-412.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O.E. 1973. Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastróficos. *5º Congreso Geológico Argentino* (Villa Carlos Paz, 1972), *Anales* 3: 293-338.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America, En: J.G. Fleagle y A.L. Rosenberg (eds.), *The Platyrrhine Fossil Record*, Academic Press, London, pp. 23-60.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E.J., Gondar, D. y Tonni, E.P. 1965. Las edades del Cenozoico mamífero de la Argentina, con especial atención a aquéllas del territorio bonaerense. *Comisión Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, Anales* 6: 165-193.
- Pascual, R., Vucetich, M.G., Scillato-Yané, G.J. y Bond, M. 1985. Main pathways of mammalian diversification in South America. En: F. Stehli y S.D. Webb (eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York and London, pp. 219-247.
- Pascual, R., Vucetich, M.G. y Scillato-Yané, G.J. 1990. Extinct and recent South American and Caribbean Edentates and Rodents: Outstanding examples of isolation. *Atti dei Convegni Lincei* 87: 627-640.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J.L. 1996. Land mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic evolution. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 30: 265-320.
- Patterson, B. y Pascual, R. 1972. The Fossil Mammal Fauna of South America. En: A. Keast, F.C. Erk y B. Glass (eds.), *Evolution, Mammals, and Southern Continents*. State University of New York Press, Albany, pp. 247-309.
- Paula Couto, C. 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciências, Río de Janeiro, pp. 590.
- Pérez, L.M. 2001. Morphology and function of the hyoid apparatus of fossil xenarthrans. *Journal of Morphology* 248: 271.
- Pérez, L.M., Scillato-Yané, G. y Vizcaíno, S.F. 2000. Estudio morfofuncional del aparato hioideo de *Glyptodon* cf. *clavipes* Owen (Cingulata: Glyptodontidae). *Ameghiniana* 37: 293-99.
- Pfister, C., Brázdil, R. y Barriendos, M. 2002. Reconstructing past climate and natural disasters in Europe using documentary evidence. *PAGES News* 10: 6-8.
- Politis, G., Tonni, E.P. y Fidalgo, F. 1983. Cambios corológicos de algunos mamíferos en la provincia de Buenos Aires durante el Holoceno. *Ameghiniana* 20: 72-80.
- Prevosti, F.J. y Vizcaíno, S.F. 2006. The large carnivore guild of the Lujanian (Late Pleistocene) in the Pampean Region (Argentina): paleoautecology, paleosynecology, and carnivore richness and density. *Acta Paleontologica Polonica* 51: 407-422.
- Pujos, F. y Salas, R., 2004. A new species of *Megatherium* (Mammalia, Xenarthra, Megatheriidae) from the Pleistocene of Saco and Tres Ventanas, Perú. *Palaeontology* 47: 579-604.
- Quintana, C.A. 1994. Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la "Formación" San Andrés (Pleistoceno inferior), provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana* 31: 331-332.
- Quiroga, J.C. y Dozo, M.T. 1988. The Brain of *Thylacosmilus atrox*. Extinct South American Saber-toothed Carnivore Marsupial. *Journal für Hirnforschung* 29: 573-586.
- Raffino, R.R. (ed.). 2004. *El Shincal de Quimivil*. Dirección de Turismo de la Provincia de Catamarca.
- Ramirez Rozzi, F. y Podgorny, I. 2001. La metamorfosis del megaterio. *Ciencia Hoy* 11: 12-19.
- Rawson, P. 2001. Stratigraphic procedure. En: D.E.G. Briggs y P. Crowther (eds.), *Palaeobiology II*. The Palaeontological Association, London, pp. 535-539.
- Rawson, P.F., Allen, P.M., Bevins, R.E., Brenchley, P.J., Cope, J.C.W., Evans, J.A., Gale, A.S., Gibbard, P.L., Gregory, F.J., Hesselbo, S.P., Marshall, J.E.A., Knox, R.W.O.B., Oates, M.J., Riley, N.J., Rushton, A.W.A., Smith, A.G., Trewin, N.H., y Zalasiewicz, J.A. 2002. *Stratigraphical procedure*: London, Geological Society [London], Professional Handbook, pp. 57.
- Reguero, R., Candela, A.M. y Alonso, R. 2007. Biochronology and biostratigraphy of Uquía Formation (Pliocene-early Pleistocene, NW Argentina) and its significance in the Great American Biotic Interchange. *Journal of South American Earth Sciences* 23: 1-16.
- Reig, O. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographie Naturae* 1: 1-162.
- Ringuelet, R.A. 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis* 22: 151-170.
- Robe Quinteros, R., Behrensmeyer, A.K. y Carrasco Ormazábal, G. 2004. Paleoclima y evolución faunística en el Plio-Pleistoceno de África y América del Sur. *Ameghiniana* 41: 641-649.
- Salemme, M.C., Miotti, L.L. y Tonni, E.P. 1991. The determination of mammal bones in Zooarchaeological Research. 2nd Deya Conference of Prehistory. *Archaeological Techniques, Technology and Theory*. 1: 209-222.
- Salvador, A. 1994. *International stratigraphic guide*, Boulder: The International Union of Geological Science and The Geological Society of America, pp. 214.

- Sánchez, B., Prado, J.L. y Alberdi, M.T. 2004. Feeding, ecology, dispersal, and extinction of South American Pleistocene gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea). *Paleobiology* 30: 146-163.
- Sánchez, B., Prado, J.L. y Alberdi, M.T. 2006. Ancient feeding, ecology, and extinction of Pleistocene horses from the Pampean Region, Argentina. *Ameghiniana* 43: 427-436.
- Scasso, R. y Castro, L.N. 1999. Cenozoic phosphatic deposits in North Patagonia, Argentina: Phosphogenesis, sequence-stratigraphy and paleoceanography. *Journal of South American Earth Sciences* 12: 471-487.
- Schenk, H.G. y Muller, S. 1941. Stratigraphic terminology. *Bulletin of the Geological Society of America* 52: 1419-1426.
- Scillato-Yané, G.J., Carlini, A.A., Tonni, E.P. y Noriega, J.I. 2005. Palaeobiogeography of the late Pleistocene pampatheres of South America. En: J. Rabassa y A.A. Carlini (eds.), Quaternary Paleontology and Biostratigraphy of Southern South America. *Journal of South American Earth Sciences* 20: 131-138.
- Scillato-Yané, G.J.; Tonni, E.P., Carlini, A.A. y Noriega, J.I. 1998. Nuevos hallazgos de Mamíferos del Cuaternario en el Arroyo Toropí, Corrientes, Argentina. Aspectos bioestratigráficos, paleoambientales y paleozoogeográficos. *10º Congreso Latinoamericano de Geología y 6º Congreso Nacional de Geología Económica* (Buenos Aires), *Actas* 1: 263-268.
- Schultz, P.S., Zárate, M., Hames, W. y Camilión, C. 1998. Impact-generated escorias as benchmarks for Argentine loess chronostratigraphy. *7º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Bahía Blanca), *Resúmenes*: 133.
- Simpson, G.G. 1950. History of the fauna of Latin America. *American Scientist* 38: 361-389.
- Soibelzon, L., Tonni, E.P. y Bond, M. 2005. The fossil record of South American short faced bears (Ursidae, Tremarctinae). *Journal of South American Earth Sciences* 20: 105-113.
- Stehli, F.G. y Webb, S.D. (eds.) 1985. *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York y London, pp. 532.
- Steig, E., 2006. The south-north connection. *Nature* 444: 152-153.
- Tambussi, C.P. y Tonni, E.P. 1985. Aves del sitio arqueológico de Los Toldos, Cañadón de las Cuevas, provincia de Santa Cruz (República Argentina). *Ameghiniana* 22: 69-74.
- Tauber, A. 2005. Mamíferos fósiles y edad de la Formación Salicas (Mioceno tardío) de la sierra de Velazco, La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 42: 443-460.
- Tonni, E.P. 1984a. The occurrence of *Cavia tschudi* (Rodentia, Caviidae) in the Southwest of Salta province, Argentine Republic. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 19: 155-158.
- Tonni, E.P. 1984b. La Arqueología biológica en la Argentina: el estudio de los vertebrados. *ADEHA* 6: 3-11.
- Tonni, E.P. 1985. The Quaternary climate in the Buenos Aires province through the mammals. *1º Reunión latinoamericana sobre la importancia de los fenómenos perigráficos. 3º Reunión del Grupo Perigráfico Argentino*, *Actas* 3: 114-121.
- Tonni, E.P. 2004. Faunas y clima en el Cuaternario de la Mesopotamia argentina. En: F.G. Aceñolaza (coord.-ed.), *Temas de la biodiversidad del litoral fluvial argentino. Instituto Superior de Correlación Geológica, Miscelánea* 12: 31-38.
- Tonni, E.P. 2006. Cambio climático en el Holoceno tardío de la Argentina. Una síntesis con énfasis en los últimos 1000 años. *Folia Histórica del Nordeste* (HGHI, CONICET) 16: 187-195.
- Tonni, E.P. y Cione, A.L. 1997. Did the Pampean ecosystem exist in the Pleistocene? *Current Research in the Pleistocene* 14: 131-133.
- Tonni, E.P. y Cione, A.L. (eds.) 1999. Quaternary vertebrate paleontology in South America. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 1-310.
- Tonni, E.P. y Fidalgo, F. 1978. Consideraciones sobre los cambios climáticos durante el Pleistoceno tardío-Reciente en la Provincia de Buenos Aires. Aspectos ecológicos y zoogeográficos relacionados. *Ameghiniana* 15: 235-253.
- Tonni, E.P. y Laza, J.H. 1976. Paleoetnozoología del área de la Quebrada del Toro, prov. de Salta. *Relaciones Sociedad Argentina de Antropología* 10: 131-140.
- Tonni, E.P. y Noriega, J.I. 1996. Una nueva especie de *Nandayus Bonaparte*, 1854 (Aves: Psittaciformes) del Plioceno tardío de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 97-104.
- Tonni, E.P. y Pasquali, R. 1999. El estudio de mamíferos fósiles en la Argentina. *Ciencia Hoy* 9: 22-31.
- Tonni, E.P. y Politis, G. 1980. La distribución del guanaco (Mammalia, Camelidae) en la provincia de Buenos Aires durante el Pleistoceno tardío y Holoceno. Los factores climáticos como causas de su retracción. *Ameghiniana* 17: 53-66.
- Tonni, E.P., Alberdi, M.T., Prado, J.L., Bargo, M.S. y Cione, A.L. 1992. Changes of mammal assemblages in the Pampean Region (Argentina) and their relation with the Plio-Pleistocene boundary. *Palaeoecology, Palaeogeography, Palaeoclimatology* 95: 179-194.
- Tonni, E.P., Cione, A.L. y Figini, A.J. 1999. Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the late Pleistocene and Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 147: 257-281.
- Tonni, E.P., Cione, A.L. y Figini, A.J. 2001a. Chronology of Holocene pedogenetic events in the Pampean area of Argentina. *Current Research in the Pleistocene* 18: 124-127.
- Tonni, E.P., Cione, A.L., Figini, A.J., Noriega, J.I., Carlini, A.A. y Miquel, S. 2001b. Extensión del período árido del Holoceno hasta los siglos X a XIII basada en el registro de moluscos terrestres en Entre Ríos (Argentina). *11º Congreso Latinoamericano y 3º Congreso Uruguayo de Geología*, *Actas versión electrónica*; Montevideo.
- Tonni, E.P., Huarte, R.A., Carbonari, J.E. y Figini, A.J. 2003. New radiocarbon chronology for the Guerrero Member of the Luján Formation (Buenos Aires, Argentina): palaeoclimatic significance. *Quaternary International* 109-110: 45-48.
- Ubilla, M. y Perea, D. 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: A biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. En: E.P. Tonni y A.L. Cione (eds.), Quaternary vertebrate paleontology in South America. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12: 75-91.
- Uliana, M.A. y Biddle, K.T. 1988. Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and tectonic evolution of southern South America. *Revista Brasileira de Geociencias* 18: 172-190.
- Verzi, D.H. y Quintana, C.A. 2005. The Caviomorph rodents from the San Andrés Formation, east-central Argentina, and global Late Pliocene climatic change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 219: 303-320.
- Verzi, D.H., Tonni, E.P., Scaglia, O.A. y San Cristóbal, J. 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. y 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., Vieytes, E.C. y Montalvo, C.I. 2004a. Dental evolution in *Xenodontomys* and first notice on secondary acquisition of radial enamel in rodents (Rodentia, Caviomorpha, Octodontidae). *Geobios* 37: 795-806.
- Verzi, D.H., Deschamps, C.M. y Tonni, E.P. 2004b. Biostratigraphic and paleoclimatic meaning of the Middle Pleistocene South American rodent *Ctenomys kraglievichii* (Caviomorpha, Octodontidae). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 212: 315-329.
- Verzi, D.H., Montalvo, C.I. y Deschamps, C.M. 2007. Biostratigraphy and biochronology of the Late Miocene of central Argentina: evidence from rodents and taphonomy. *Geobios* (en prensa).
- Vizcaíno, S.F. y De Iuliis, G. 2003. Evidence for advanced carnivory in fossil armadillos (Mammalia: Xenarthra: Dasypodidae). *Paleobiology* 29: 123-38.
- Vizcaíno, S.F. y Fariña, R.A. 1997. Diet and locomotion of the armadillo *Peltephilus*: a new view. *Lethaia* 30: 79-86.
- Vizcaíno, S.F., Zárate, M.A., Bargo, M.S. y Dondas, A. 2001. A.P.A.Publicación Especial 11, 2007

- Pleistocene burrows in the Mar del Plata area (Buenos Aires Province, Argentina) and their probable builders. En: S.F. Vizcaíno, R.A. Fariña y C. Janis (eds.), *Biomechanics and Paleobiology of Vertebrates. Acta Paleontologica Polonica, Special Issue* 46: 157-169.
- Vizcaíno, S.F., De Iuliis, G. y Bargo, M.S. 1998. Skull shape, masticatory apparatus, and diet of *Vassallia* and *Holmesina* (Mammalia: Xenarthra: Pamphathiidae). When anatomy constrains destiny. *Journal of Mammalian Evolution* 5: 291-322.
- Vizcaíno, S.F., Milne, N. y Bargo, M.S. 2003. Limb reconstruction of *Eutatus seguini* (Mammalia, Dasypodidae). Paleobiological implications. *Ameghiniana* 40: 89-101.
- Vizcaíno, S.F., Fariña, R.A., Bargo, M.S. y De Iuliis, G. 2004. Functional and phylogenetical assessment of the masticatory adaptations in Cingulata (Mammalia, Xenarthra). *Ameghiniana* 41: 651-664.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S. y Cassini, G.H. 2006. Dental occlusal surface area in relation to body mass, food habits and other biologic features in fossil Xenarthrans. *Ameghiniana* 43: 11-26.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S. y Fariña, R.A. 2007. Form, Function and Paleobiology in Xenarthrans. En: S.F. Vizcaíno y W.J. Loughry (eds.), *The Biology of the Xenarthra*, Chapter 8, University of Florida Press (en prensa).
- Vucetich, M.G. y Verzi, D.H., 2002. First record of Dasypodidae (Rodentia) in the Pleistocene of Argentina: paleoclimatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 178: 67-73.
- Vucetich, M.G., Verzi, D.H. y Tonni, E.P. 1997. Paleoclimatic implications of the presence of *Clyomys* (Rodentia, Echimyidae) in the Pleistocene of central Argentina. *Palaeoclimatology, Palaeoecology, Palaeobiogeography* 128: 207-214.
- Vucetich, M.G., Vieytes, E.C., Verzi, D.H., Noriega, J.I. y Tonni, E.P. 2005a. Unexpected primitive rodents in the Quaternary of Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 20: 57-64.
- Vucetich, M.G., Deschamps, C.M., Olivares, A.I. y Dozo, M.T. 2005b. Capybaras, size, time and shape: a model kit. *Acta Paleontologica Polonica* 50: 259-272.
- Walsh, S.L. 1998. Fossil datum and paleobiological event terms, paleostratigraphy, chronostratigraphy and the definition of Land mammal "age" boundaries. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18: 150-179.
- Walther, A.M., Orgeira, M.J., Reguero, M., Verzi, D.H., Chernoglasov, C., Vilas, J.F., Sinito, A.M. y Herrero Bervera, E. 1996. Nuevo estudio paleomagnético de la Formación Uquía de la provincia de Jujuy, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 51: 355-364.
- Webb, S.D. 1985. Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas. En: F.G. Stehli y S.D. Webb (eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York y London, pp. 357-384.
- Wood, H.E., Chaney, R.W., Clark, J., Colbert, E.H., Jepsen, G.L., Reeside, J.B. y Stock C. 1941. Nomenclature and correlation of the North American continental Tertiary. *Bulletin of the Geological Society of America* 52: 1-48.
- Woodburne, M. (ed.) 2004. *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America*. Biostratigraphy and Geochronology. New York, Columbia University Press, pp. 391.
- Woodburne, M.O. 2006. *Mammal Ages*. *Stratigraphy*, 3: 1-34.
- Woodburne, M., Cione A.L. y Tonni, E.P. 2006. Central American Provincialism and the Great American Biotic Interchange. En O. Carranza-Castañeda y E.H. Lindsay (eds.), *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange*. *Publicación Especial del Instituto de Geología y Centro de Geociencias de la Universidad Nacional Autónoma de México* 4: 73-101.
- Zalasiewicz, J., Smith, A., Brenchley, P., Evans, J., Knox, R., Riley, N., Gale, A., Gregory, F.J., Rushton, A., Gibbard, P., Hesselbo, S., Marshall, J., Oates, M., Rawson, P. y Trewin, N. 2004. Simplifying the stratigraphy of time. *Geology* 32: 1-4.
- Zárate, M.A. 1989. [Estratigrafía y geología del Cenozoico tardío aflorante en los acantilados marinos comprendidos entre Playa San Carlos y el arroyo Chapadamalal, partido de General Pueyrredón, provincia de Buenos Aires. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. pp. 221. Inédita.]
- Zárate, M.A. 2003. Loess of southern South America. *Quaternary Science Reviews* 22: 1987-2006.
- Zárate, M.A., Schultz, P., Blasi, A., Heil, C., King J., y Hames, W. 2007. Geology and geochronology of type Chasicóan (late Miocene) mammal-bearing deposits of Buenos Aires (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 23: 81-90.
- Zavala, C. y Freije, R.H. 2001. On the understanding of aeolian sequence stratigraphy: an example from Miocene-Pliocene deposits in Patagonia, Argentina. *Rivista Italiana de Paleontologia e Stratigrafia* 107: 251-264.