

PALEOECOLOGIA Y EVOLUCION DE LA FAUNA DE MAMIFEROS DE AMERICA DEL SUR DURANTE LA «EDAD DE LAS PLANICIES AUSTRALES» (MIOCENO SUPERIOR-PLIOCENO SUPERIOR)

E. Ortiz Jaureguizar *

RESUMEN

En este trabajo se estudian la paleoecología y la evolución de la fauna de mamíferos de América del Sur durante la denominada «edad de las planicies australes», un período que abarca las «Edades-mamífero» Chasicuense, Huayqueriense, Montehermosense y Chapadmalalense. Para ello se consideran los cambios en la riqueza taxonómica, en las tasas de primera y última aparición y en los tipos tróficos, tomando como modelo el registro de la Región Pampeana de la República Argentina. Durante la «edad de las planicies australes» se observa un paulatino incremento en la riqueza taxonómica, con un predominio de los Caviomorpha y los Cingulata. Las tasas de primera aparición son más altas que las de última aparición con la excepción de la «Edad-mamífero» Chapadmalalense, en la cual ambas tasas alcanzan un equilibrio. Desde un punto de vista trófico, predominan los mamíferos pastadores. Esta última característica corrobora la similitud existente entre la fauna de la «edad de las planicies australes» y la Cronofauna Clarendoniana de América del Norte.

Palabras clave: Mamíferos. Paleoecología. Evolución. Mioceno. Plioceno. América del Sur. América del Norte. Edad de las Planicies Australes. Cronofauna Clarendoniana.

ABSTRACT

In this paper, the paleoecology and evolution of the South American land-mammal fauna during the «Age of the Southern Plains» are studied. Chronologically, the «Age of the Southern Plains» encompasses the Chasicuense, Huayquerian, Montehermosan and Chapadmalalan South American Land-Mammal Ages. Changes on the taxonomic richness, first and last appearance rates, and trophic types were considered, taking as a model the fossil record of the Pampean Region (Argentina). A gradual increase of the taxonomic richness is observed during the «Age of the Southern Plains». Caviomorpha and Cingulata were the most diversified taxonomic groups. First appearance rates are higher than those of the last appearances excepting the Chapadmalalan, in which both rates reach a balance. From a trophic point of view, grazer mammals were predominant. This last characteristic corroborates the hypothesis of an existing similarity between the «Age of the Southern Plains» and the North American Clarendonian Chronofauna.

Key words: Mammals. Paleocology. Evolution. Miocene. Pliocene. South America. North America. Age of the Southern Plains. Clarendonian Chronofauna.

Introducción

Durante la mayor parte del Mioceno medio los ambientes meridionales y septentrionales de América del Sur estuvieron virtualmente separados por un mar extenso y somero, conocido como «Mar Paranense». Este mar se extendió virtualmente a lo largo de todo

el territorio oriental de la Argentina, el oeste de Uruguay y el sur de Paraguay (fig. 1 A y B). Durante el Mioceno superior, y como consecuencia de la fase diastrófica Quechua (fig. 2) de la orogenia andina (véase Yrigoyen, 1979) el «Mar Paranense» se retrajo hacia el Atlántico. La superficie previamente ocupada por este extenso mar fue cubierta entonces por

* Departamento de Paleobiología. Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid, España. Dirección actual: Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva (LASBE). Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Paseo del Bosque, s/n. 1900 La Plata, República Argentina.

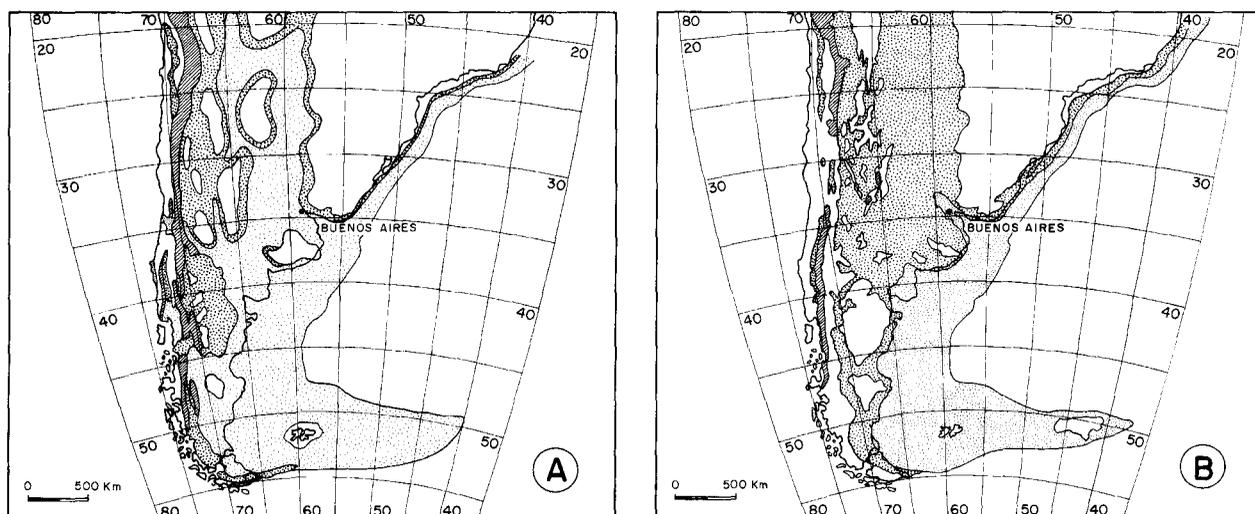


Fig. 1.—Cambios en el nivel del mar en el extremo austral de América del Sur durante el Neógeno (modificado de Uliana y Biddle, 1988). A) Reconstrucción paleogeográfica durante el Neógeno Inferior (ca. 20 m.a.), mostrando la relación entre las áreas de sedimentación continental y marina durante la ingesión del «Mar Paranaense». B) Reconstrucción paleogeográfica durante el Neógeno Superior (ca. 5 m.a.), mostrando la relación entre las áreas de sedimentación continental y marina luego del retroceso del «Mar Paranaense». Referencias: En punteado oscuro se representan las áreas de sedimentación continental, en punteado claro las de sedimentación marina, y en rayado las áreas afectadas por actividad ígnea.

planicies igualmente extensas, que caracterizan lo que Pascual y Bondesio (1982) denominaron «la edad de las planicies australes» (en adelante, EPA).

Desde un punto de vista cronológico, la EPA se extendió desde el Mioceno superior hasta el Plioceno superior (fig. 2), abarcando la totalidad del lapso temporal cubierto por las «Edades-mamífero» (SALMAS) Chasiquense (CHS), Huayqueriense (HUA), Montehermosense (MON) y Chapadmalalense (CHP). El registro sedimentológico de la Argentina muestra que tanto las zonas ubicadas en el noreste (Mesopotamia) como en el sur (norte de Patagonia) estuvieron constituidas por depósitos de planicies de inundación, predominando los sedimentos loessoides en las regiones austral y central, y los sedimentos aluviales, característicos de planicies de altura, en la occidental (véase Pascual y Odreman Rivas, 1973; Pascual y Bondesio, 1982, 1985).

El objetivo de este trabajo es analizar la paleoecología y la evolución de la fauna de mamíferos sudamericanos durante la EPA, vinculando los cambios observados con las principales modificaciones en las condiciones climático-ambientales. Para ello se ha tomado como modelo el registro del actual territorio bonaerense de la Argentina. Esta elección obedece a diferentes razones, entre las que se destacan: 1) que las SALMAS que abarca la EPA fueron definidas sobre la base de las faunas de dicha región (véase Pascual *et al.*, 1965; Pascual y Odreman Rivas, 1971; Marshall *et al.*, 1983); 2) que de allí proviene el más rico y el mejor conocido registro fósil de la EPA (Marshall *et al.*, 1983; Tonni *et al.*,

1992; Alberdi *et al.*, 1995a, 1995b); 3) que los sedimentos y las facies portadoras de los mamíferos son muy similares (Fidalgo *et al.*, 1975; Marshall *et al.*, 1983; Zanchetta, 1995); y 4) que sólo hay pequeñas diferencias latitudinales y altitudinales entre las distintas faunas (fig. 3).

Material y métodos

Datos

Como unidades taxonómicas se utilizaron los géneros de mamíferos registrados en la Región Pampeana durante las SALMAS CHS, HUA, MON y CHP (fig. 3). Los rangos de distribución temporal de los mismos se emplearon para calcular los valores de riqueza taxonómica, diversidad trófica y tasas de recambio en cada una de las cuatro SALMAS. Los datos se obtuvieron de Pascual *et al.* (1996) para la SALMA CHS (previa eliminación de aquellos taxa no registrados en la Región Pampeana) y de Alberdi *et al.* (1995a) para las restantes SALMAS.

La fracción de la fauna original efectivamente preservada en cada fauna fósil («sample completeness») fue estimada a partir de la técnica del censo mínimo (Hilborn *et al.*, 1976). Esta técnica considera que si un taxón está ausente en una fauna pero ha sido registrado en las faunas inmediatamente precedentes y subsiguientes, la falta de registro se debe probablemente a una preservación diferencial de los hábitats o al azar en la obtención de los restos, más que a una ausencia real en la fauna. Consecuentemente, dicho taxón debe ser considerado como presente en la fauna en cuestión.

Cálculos

Se analizaron los cambios en la riqueza taxonómica, en los porcentajes de primera y última aparición (% PA y % UA, res-

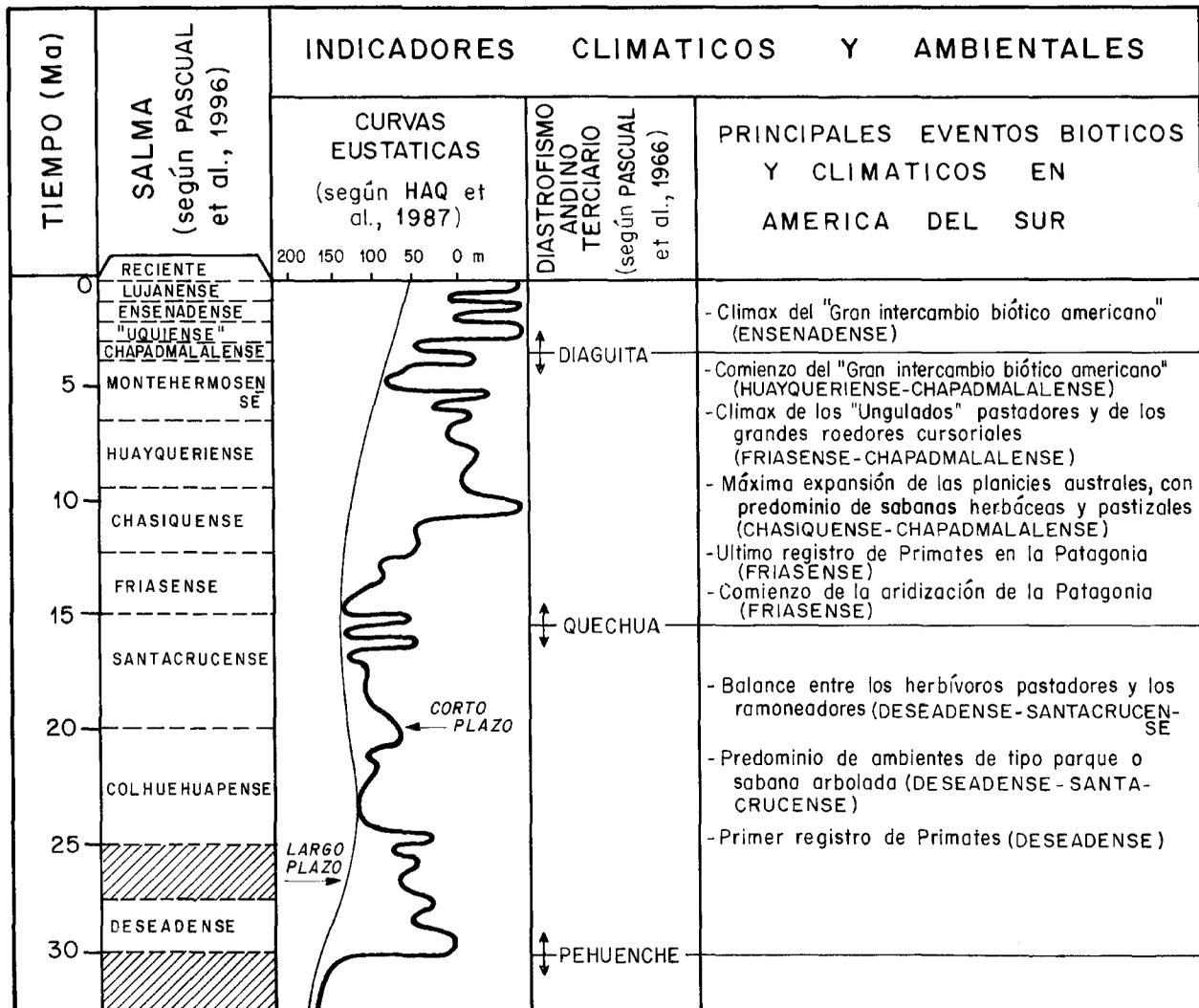


Fig. 2.—Cuadro biocronológico del Cenozoico tardío de América del Sur y principales indicadores climático-ambientales.

pectivamente) y en los tipos tróficos de los grupos registrados durante la EPA.

Como medida de la riqueza taxonómica se empleó la riqueza genérica máxima (RGM), que corresponde al número total de géneros registrados en un intervalo. Este parámetro se calcula como:

$$RGM = (N_{add} + N_{ad} + PA + UA) - N_u$$

donde N_{add} es el número total de géneros registrados antes, durante y después del intervalo considerado; N_{ad} es el número de géneros registrados antes y después pero no durante el intervalo; PA y UA corresponden al número de géneros registrados en el intervalo por primera y última vez, respectivamente; y N_u es el número de géneros que se registran por única vez en el intervalo. Este último valor debe ser sustraído para compensar la doble cuenta de estos géneros en las primeras y últimas apariciones.

El recambio faunístico se calcula a partir de los números de primeras y últimas apariciones en el registro. Los valores pueden ser expresados como número de eventos o como tasas. Dado que las primeras y últimas apariciones pueden estar influidas por la duración del intervalo y por la riqueza taxonómica, las tasas suelen ajustarse por el tiempo, por la riqueza

taxonómica, o por ambos. Puesto que existen diferentes hipótesis acerca de la edad absoluta de la EPA, en este trabajo se utilizaron índices que ajustan las tasas de recambio en función de la riqueza taxonómica. Consecuentemente, se consideraron tres índices: porcentaje de primera aparición (% PA), porcentaje de última aparición (% UA) y recambio neto (RN).

El % PA expresa la relación existente entre el número total de primeras apariciones en el intervalo dado y la RGM. El % PA se calcula como:

$$\% PA = PA / RGM$$

El % UA expresa la relación existente entre el número total de últimas apariciones en el intervalo dado y la RGM. El % UA se calcula como:

$$\% UA = UA / RGM$$

El RN expresa las diferencias entre los % PA y % UA, y se calcula como:

$$RN = \% PA - \% UA$$

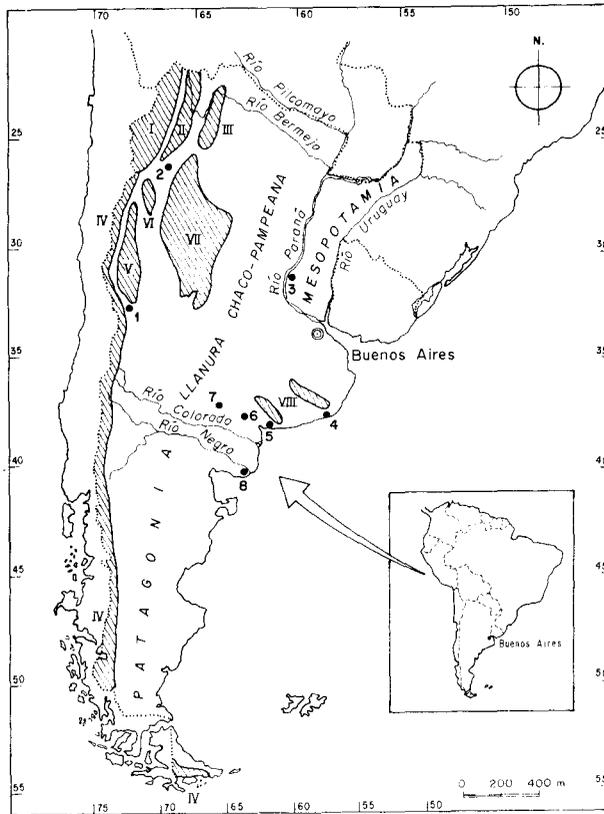


Fig. 3.—Principales yacimientos fosilíferos de la «Edad de las Planicies Australes» (EPA) en la región meridional de América del Sur. Referencias: En números romanos se indican las principales unidades morfoestructurales de la Argentina relacionadas con la EPA, y en números arábigos las principales formaciones mamíferas de dicho período. I: Puna; II: Cordillera Oriental; III: Sierras Subandinas; IV: Cordillera; V: Precordillera; VI: Sistema del Famatina (Sierras Traspampeanas); VII: Sierras Pampeanas; VIII: Sierras Bonaerenses (Tandilia al NE y Ventania al SO); 1: Formaciones Huayquerías (SALMA Huayqueriense) y Tunuyán (SALMA Montehermosense); 2: Formación Corral Quemado (SALMA Montehermosense); 3: Formación Ituzaingó (Fauna «Mesopotamiense», SALMAs Chasiquense, Huayqueriense y Montehermosense); 4: Formación Chapadmalal (SALMA Chapadmalalense); 5: Formación Monte Hermoso (SALMAs Montehermosense y Chapadmalalense); 6: Formación Arroyo Chasicó (SALMA Chasiquense); 7: Formación Epecuén (SALMA Huayqueriense); 8: Formación Río Negro (SALMAs Huayqueriense y Montehermosense). Las faunas de las formaciones 4 a 7 fueron empleadas para llevar a cabo los cálculos (véase Material y métodos).

Si $RN = 0$, hay un equilibrio entre los porcentajes de primeras y últimas apariciones; si $RN > 0$ hay un balance neto en favor de las primeras apariciones, y si, por el contrario, $RN < 0$, hay un balance neto en favor de las últimas apariciones. Por consiguiente, RN es una medida del equilibrio de la fauna.

Con la finalidad de analizar la estructura ecológica de la fauna durante la EPA y compararla con la observada en América del Norte durante la «Clarendonian Chronofauna» (véase Webb, 1983; Ortiz Jaureguizar, 1989) se consideraron los cambios en los hábitos tróficos de los mamíferos. Las categorías elegidas fueron amplias y, siguiendo a Andrews *et al.* (1979), se obtuvieron a partir de las adaptaciones dietarias primarias

inferidas de la morfología y la altura de la corona de los molares. Ocho categorías fueron consideradas: frugívoros-ramoneadores; ramoneadores; «mixed-feeders» (*i.e.*, aquellos grupos que se alimentan de hojas y brotes, pero que pueden incorporar cantidades variables de pasto a su dieta); pastadores; omnívoros-herbívoros; mirmecófago-termitófagos; insectívoros; y carnívoros. Los datos fueron tomados de Alberdi *et al.* (1995a) y de Pascual *et al.* (1996).

Resultados y discusión

A lo largo de la EPA la fauna de mamíferos estuvo dominada por grupos nativos, principalmente por los Cingulata y los Caviomorpha (fig. 4 A-D). Otros grupos nativos también alcanzaron valores relativamente elevados de riqueza taxonómica durante alguna de las SALMAs que abarca la EPA. Así, los Notoungulata y los Tardigrada alcanzaron valores importantes en la CHS, los Notoungulata y los Litopterna en la HUA, los Didelphimorphia y los Notoungulata en la MON, y los Didelphimorphia en la CHP (fig. 4 A-D).

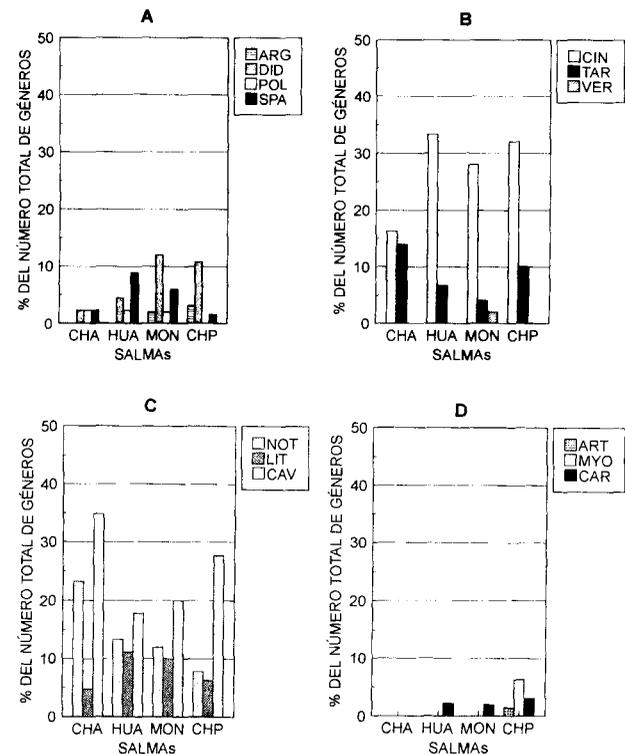


Fig. 4.—Riqueza taxonómica relativa de las faunas de mamíferos durante la «Edad de las Planicies Australes». A) Masupiales. B) Xenartos. C) «Ungulados» sudamericanos y roedores caviomorfos. D) Inmigrantes norteamericanos. Referencias: ARG: Argyrolagida; DID: Didelphimorphia; POL: Polydolopimorphia; SPA: Sparassodonta; CIN: Cingulata; TAR: Tardigrada; VER: Vermilingua; NOT: Notoungulata; LIT: Litopterna; CAV: Caviomorpha (Rodentia); ART: Artiodactyla; MYO: Myomorpha (Rodentia); CAR: Carnívora.

Los cambios en la importancia relativa de los diferentes órdenes de mamíferos permiten visualizar al menos tres aspectos de suma importancia en la evolución futura de la fauna sudamericana. En primer lugar, se aprecia una importante disminución en la riqueza taxonómica de los Notoungulata. Estos mamíferos han ostentado la mayor riqueza taxonómica durante la mayor parte de los tiempos pre-Chasiquenses, aunque a partir de la SALMA Deseadense (Oligoceno medio) sufren un paulatino proceso de declinación (Pascual *et al.*, 1985, 1996; Marshall y Cifelli, 1990). Los géneros registrados durante la EPA pertenecen a las familias Homalodotheriidae (cuyo último registro se produce en la SALMA CHS), Hegetotheriidae, Mesotheriidae y Toxodontidae. Estos géneros (con la excepción de los Homalodotheriidae, formas conservadoras que recuerdan a los perisodáctilos de la familia Chalicotheriidae) poseen características morfológicas muy derivadas, tales como sus marcadas adaptaciones cursoriales y pastadoras (véase más adelante). De estas tres últimas familias, sólo los Toxodontidae persistirán hasta finales del Pleistoceno, momento en el que se extinguirán conjuntamente con otros muchos grupos en la denominada «extinción de la megafauna» (véase Martin y Klein, 1984; Pascual *et al.*, 1996).

El segundo aspecto que merece ser destacado es que durante este período los Cingulata (edentados acorazados, representados en la actualidad por las mulitas, peludos, piches y formas afines) devienen en uno de los grupos más diversificados, sobre todo a partir de la SALMA HUA. Estos mamíferos, representados por los Glyptodontidae y Dasypodidae, ya habían superado a los notoungulados en cantidad de géneros en las SALMAS Colhuehuapense-Santacruzense, pero habían sido sobrepasados nuevamente por aquéllos durante las SALMAS Friasense y CHA (Pascual *et al.*, 1996). Este patrón de cambios oscilatorios en la riqueza genérica se altera durante la EPA, ya que a partir de este momento la riqueza taxonómica de los Cingulata será mayor que la de los Notoungulata. Este patrón podría indicar la existencia de algún tipo de interacción negativa entre ambos grupos de mamíferos sudamericanos (pero véase más adelante).

Finalmente, el tercer aspecto que merece destacarse es el incremento en la diversidad de los marsupiales Didelphimorphia, particularmente la de los Didelphidae (representados actualmente por las zarigüeyas o «comadreas americanas»). Este incremento de los Didelphimorphia está correlacionado con la disminución en la riqueza de los Microbiotheria y los Sparassodonta, dos órdenes de marsupiales cuya riqueza taxonómica había sido elevada durante las SALMAS previas a la EPA (véase Pas-

cual *et al.*, 1996). Los Microbiotheria (representados en la actualidad por una única especie, *Dromiciops australis*, el «monito del monte», que habita la zona austral cordillerana de Chile y Argentina) fueron formas de pequeño tamaño, hábitos escansoriales y dieta fundamentalmente insectívora (véase Marshall, 1982). Por su parte, los Sparassodonta (actualmente extinguidos) fueron formas de tamaño mediano a grande, con hábitos escansoriales o terrestres y una dieta predominantemente carnívora (véase Marshall, 1977). El reemplazo de los Sparassodonta por los Didelphimorphia ha sido denominado «reemplazo endógeno» por Goin (1989, 1995) para diferenciarlo del «reemplazo exógeno» de los carnívoros autóctonos por los inmigrantes durante las fases masivas del Gran Intercambio Biótico Americano (Marshall, 1977; Marshall y Cifelli, 1990; véase más adelante).

La riqueza taxonómica crece progresivamente durante la EPA, desde 43 géneros en la SALMA CHS hasta 65 en la CHP (fig. 5). Los % PA tienden a disminuir, alcanzando caídas máximas durante los intervalos CHS-HUA y HUA-MON. Por su parte, los % UA disminuyen durante el lapso CHS-MON,

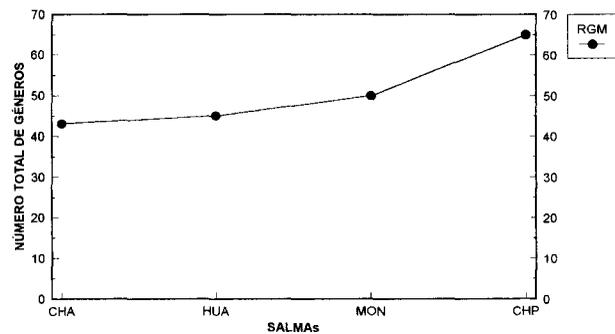


Fig. 5.—Riqueza genérica máxima (RGM) de las faunas de mamíferos durante la «Edad de las Planicies Australes».

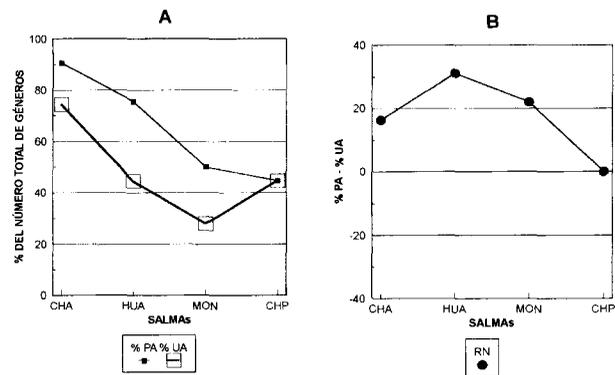


Fig. 6.—Variación en las tasas de cambio evolutivo de las faunas de mamíferos durante la «Edad de las Planicies Australes». A) Porcentajes de primera (% PA) y última aparición (% UA). B) Tasa de recambio neto (RN).

pero se incrementan durante la SALMA CHP (fig. 6A). La comparación de los % PA y % UA muestra que los primeros superan a los segundos durante la mayor parte del período, igualándose ambos valores durante la SALMA CHP (fig. 6B). Esto permite inferir que la fauna no se halla en equilibrio durante la mayor parte del período, y que sólo al final del mismo se alcanza una cierta estabilidad.

La falta de equilibrio durante la mayor parte de la EPA es un dato importante para interpretar la influencia de los inmigrantes norteamericanos en la fauna sudamericana, sobre todo en el contexto de la teoría de la biogeografía insular, desarrollada por Mac Arthur y Wilson (1967) y aplicada posteriormente al Gran Intercambio Biótico Americano (Marshall *et al.*, 1982; Marshall y Cifelli, 1990). Sin entrar a discutir los aspectos que la teoría no predice, es importante señalar que una de las premisas de la misma consiste en que en los momentos previos al arribo de los inmigrantes la fauna sudamericana debe estar en equilibrio. Como puede apreciarse en la figura 6B, esto solamente ocurre al finalizar la EPA, *i.e.*, durante la SALMA CHP. Si a esto se agrega que el momento del masivo arribo de los inmigrantes se registra durante la SALMA Ensenadense y no durante la Uquiense (fig. 2) como se había postulado previamente (Tonni *et al.*, 1992; Alberdi *et al.*, 1995a, 1995b), parece poco apropiado emplear esta teoría como herramienta de análisis para explicar la dinámica del Gran Intercambio.

Desde un punto de vista trófico, las comunidades de mamíferos fueron dominadas por los pastadores, seguidos en importancia por los carnívoros y los «mixed-feeders». Los tipos ramoneadores y los frugívoros-ramoneadores están escasamente representados, fundamentalmente a finales de la EPA (fig. 7). Los pastadores más importantes pertenecen a los Caviomorpha (principalmente Caviidae, Octodontidae e Hydrochoeriidae), Cingulata (especialmente Glyptodontidae) y Notoungulata (fundamentalmente Hegetotheriidae y Toxodontidae). De acuerdo con Mac Fadden *et al.* (1996), durante el lapso CHS-CHP (*i.e.*, durante la EPA) las comunidades vegetales estuvieron compuestas fundamentalmente por una combinación de árboles, arbustos y gramíneas de tipo C3, aunque con una significativa proporción de gramíneas de tipo C4.

Dentro de los pastadores, es importante remarcar la riqueza de los Glyptodontidae, edentados acorazados de tamaño mediano a grande. Como se indicó en párrafos precedentes, estos mamíferos alcanzan una gran diversidad taxonómica durante la EPA, al tiempo que la diversidad de los Notoungulata disminuye. Este patrón también se observa a nivel trófico, ya que los Cingulata muestran una mayor

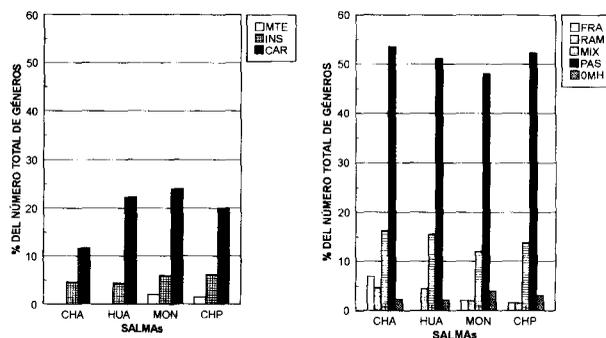


Fig. 7.—Diversidad ecológica (tipos tróficos) de las faunas de mamíferos durante la «Edad de las Planicies Australes». Referencias: MTE: Mirmecófago-termitófagos; INS: Insectívoros; CAR: Carnívoros; FRA: Frugívoro-ramoneadores; RAM: Ramoneadores; MIX: «Mixed-feeders»; PAS: Pastadores; OMH: Omnívoro-herbívoros.

riqueza que los Notoungulata durante las SALMAs HUA, MON y CHP (fig. 7). La presencia de los Notoungulata queda restringida a tres familias, Hegetotheriidae (formas rodentiformes, similares a los lagomorfos y de tamaño pequeño), Mesotheriidae (formas de aspecto rodentiforme y de tamaño mediano, similar al de una oveja) y Toxodontidae (formas de gran tamaño, similares a rinocerontes e hipopótamos). Si bien no puede hablarse de un proceso de competencia directa (ambos grupos muestran marcadas diferencias morfológicas y funcionales), es probable que los Cingulata aprovechasen la declinación de los Notoungulata para explotar los nuevos ambientes emergentes, al tiempo que sus gruesas armaduras dérmicas les conferían ventajas ante el ataque de los depredadores, fundamentalmente las grandes aves corredoras de la familia Cariamidae (véase Marshall, 1977; Tonni y Tambussi, 1986; Tambussi, 1995) y los marsupiales Sparassodonta. También los grandes roedores cursoriales de la familia Hydrochoeriidae pueden haberse beneficiado con la declinación de los Notoungulata, ya que su diversidad crece a lo largo de la EPA.

En cuanto a los carnívoros, el aspecto más destacado es el reemplazo endógeno que se registra dentro de los marsupiales. Se mencionó más arriba que se observaba un incremento en la riqueza taxonómica de los Didelphimorphia, al tiempo que se apreciaba una disminución de la de los Sparassodonta (fig. 4A). Como lo señalase Goin (1995), durante la EPA varios Didelphimorphia se caracterizan por la presencia de especializaciones carnívoras en su dentición, al tiempo que adquieren tamaños mayores (*e.g.* el Didelphidae *Hyperdidelphys* y el Sparassocynidae *Sparassocynus*). Paralelamente, se observa una disminución en la riqueza de los Sparassodonta. Durante la SALMA MON se registran por

última vez los Borhyaenidae y Hathliacynidae, extinción que no se compensa con la aparición de los Thylacosmilidae (formas carnívoras, con caninos en forma de sable, convergentes con los Felidae Machairodontinae; véase Goin y Pascual, 1987) en la SALMA HUA. Los Borhyaenidae estaban representados por *Parahyaenodon argentinus*, una especie de tamaño relativamente grande, que no fue reemplazada por ningún didelfoideo. No ocurre lo mismo con los Hathliacynidae (representados en el territorio bonaerense por la especie *Notocynus hermosicus*), formas más generalizadas, de menor tamaño y de hábitos más omnívoro-carnívoros (véase Marshall, 1977; Goin, 1995). Son los miembros de esta familia los que muestran mayores similitudes con los didelfoideos más carnívoros, que los reemplazarán a partir de la SALMA CHP.

Para finalizar el análisis de las variaciones en la diversidad trófica merece destacarse que dentro de los tipos insectívoros se registra otro cambio composicional importante, en el que también participan los Didelphidae. En este caso los didélfidos insectívoros (de las subfamilias Marmosinae y Didelphinae) reemplazan a los Microbiotheriidae, que fueron uno de los grupos de marsupiales insectívoros más importantes en las SALMAs que precedieron a la EPA (véase Pascual *et al.*, 1996). Los restantes marsupiales insectívoros de la EPA, pertenecientes a la familia Caenolestidae (representada en la actualidad por los géneros *Caenolestes* y *Rhyncholestes*; véase Bublitz, 1987), no parecen haberse visto afectados por la radiación de los didélfidos insectívoros, ni tampoco por el arribo, a finales de la EPA, de algunos roedores Cricetidae con dietas similares, aunque sólo se hallan representados por un único género, *Pliolestes* (véase Ortiz Jaureguizar, 1997).

De acuerdo con Ortiz Jaureguizar (1989), la fauna de la EPA guarda una gran similitud con la Cronofauna Clarendoniana, desarrollada en América del Norte durante el lapso Mioceno medio-Mioceno superior (véase Webb, 1983). Los resultados obtenidos en este nuevo estudio corroboran esta hipótesis. En ambos casos, los grupos adaptados a la vida en pastizales o sabanas herbáceas devienen dominantes en las comunidades continentales (figs. 7 y 8), reemplazando a aquellos mejor adaptados a la vida en biomas más cerrados, de tipo bosque o sabana arbolada, que se registraron en las SALMAs precedentes (véase Webb, 1983; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990).

Como se mencionó en la Introducción, la aparición y desarrollo de la EPA estuvo fuertemente relacionada con la fase diastrófica Quechua de la orogénea andina. Sin embargo, no sólo en sus orígenes la EPA se vio vinculada con el diastrofismo andino, sino que también hubo una estrecha vinculación

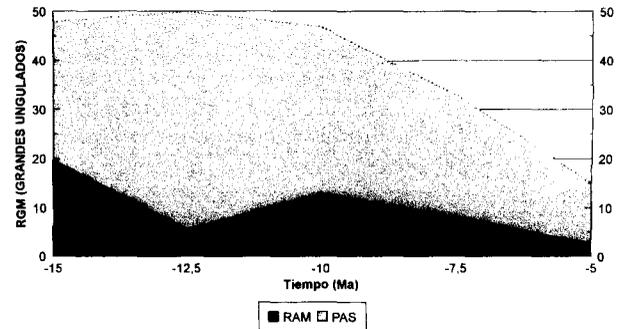


Fig. 8.—Cambios en la diversidad ecológica (tipos tróficos) de los géneros de grandes ungulados norteamericanos durante la Cronofauna Clarendoniana (datos tomados de Webb, 1983). Referencias como en la fig. 7.

entre su desaparición y una nueva fase diastrófica. Esta nueva fase, denominada Diaguíta (fig. 2; véase también Yrigoyen, 1979), marca no sólo el fin de las extensas planicies australes, sino también los inicios de la diferenciación de las actuales zonas biogeográficas extrapatagónicas, la culminación del proceso de emergencia del puente panameño, y el consecuente inicio de las fases más masivas del «Gran Intercambio Biótico Americano», que ya había comenzado durante la SALMA HUA (véase Stehli y Webb, 1985; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Marshall y Cifelli, 1990; Pascual *et al.*, 1996).

Fuera de la región bonaerense existen en Argentina registros de la EPA en el norte de la Patagonia, en la región mesopotámica y en el noroeste del país (fig. 3; véase también Marshall *et al.*, 1983; Pascual *et al.*, 1996). En el norte de la Patagonia, por ejemplo, los sedimentos de la Formación Río Negro portan la fauna rionegrense, la cual representa a la EPA en dicha región. De acuerdo con la última revisión llevada a cabo por Alberdi *et al.* (1997), la Formación Río Negro está compuesta principalmente por psamitas de origen volcánico y piroclástico, entre las cuales se intercalan arcillas y escasos conglomerados lenticulares. Entre las arcillas, pueden observarse a su vez intercalaciones de tobas. Los sedimentos rionegrenses poseen un origen fundamentalmente fluvial, aunque se observan algunas pocas intercalaciones de sedimentos eólicos. Los mamíferos rionegrenses (roedores caviomorfo, notoungulados, litopternos y edentados), por su parte, permiten inferir la existencia de ambientes típicos de planicies aluviales, caracterizados por lagunas y pantanos alternados con bosques y pastizales. Estos ambientes fueron drásticamente modificados como consecuencia de la fase Diaguíta, responsable de la depositación de los suprayacentes sedimentos de grano grueso de la Formación Tehuelche. Los sedimentos de esta Formación se depositaron en

ambientes de alta energía, inducidos por el levantamiento de los territorios ubicados al norte del Macizo Nordpatagónico (Alberdi *et al.*, 1997).

Al norte del territorio bonaerense, la fase Diaguita fue la responsable de la elevación de la Cordillera Central y del Sistema Orográfico Central de la Argentina (*e.g.*, la Puna, las Sierras Pampeanas y las Sierras Bonaerenses), así como del ascenso de la Mesopotamia (fig. 3). Todos estos acontecimientos tuvieron una incidencia crucial en la evolución de la biota del extremo austral de América del Sur. En el caso de las Sierras Pampeanas, su ascenso obró como una barrera a los vientos húmedos provenientes del Atlántico, por lo que las regiones situadas a lo largo de los faldeos occidentales de estas sierras se vieron fuertemente desecadas y las planicies de la región Chaco-Pampeana adquirieron sus condiciones climáticas actuales. El levantamiento de la Cordillera Central, por su parte, produjo similares efectos de barrera a los vientos provenientes del Pacífico, transformando así a las áreas ubicadas entre la Cordillera Central y las Sierras Pampeanas en una de las zonas más áridas de la Argentina, característica que se mantiene en la actualidad (véase Pascual *et al.*, 1996).

A modo de síntesis, desde un punto de vista climático-ambiental la desaparición de la EPA, como ocurriese también con la Cronofauna Clarendoniana, aparece relacionada con un incremento de la aridez, un descenso de las temperaturas, y la expansión de las estepas (Ortiz Jaureguizar, 1989; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Tonni *et al.*, 1992; Alberdi *et al.*, 1995a).

Conclusiones

La riqueza taxonómica crece paulatinamente a lo largo de la EPA, desde 43 géneros en la SALMA CHS hasta 65 en la CHP. Los grupos predominantes son los Caviomorpha y Cingulata. La fauna sólo alcanza un equilibrio durante la SALMA CHP, ya que en las SALMAs anteriores las tasas de primera aparición son mayores que las de última aparición.

Desde un punto de vista trófico predominan claramente los tipos pastadores (fundamentalmente Caviomorpha, Cingulata y Notoungulata), seguidos por los carnívoros y los «mixed-feeders». El marcado predominio de los pastadores sobre los ramoneadores corrobora la hipótesis de que la fauna de la EPA fue ecológicamente similar a la Cronofauna Clarendoniana de América del Norte.

La aparición, desarrollo y extinción de la fauna de mamíferos de la EPA estuvo fundamentalmente condicionada por los cambios climático-ambientales producidos por las fases diastróficas Quechua y

Diaguita del diastrofismo andino. La desaparición de esta fauna, como la de la Cronofauna Clarendoniana, se correlaciona con un incremento en la aridez, una disminución en las temperaturas y el incremento del área ocupada por las estepas.

AGRADECIMIENTOS

A los Dres. M. T. Alberdi (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, España) y Martín Ubilla (Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay) por la lectura crítica del manuscrito original. Las figuras 1, 2 y 3 fueron realizadas por José Arroyo (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid).

Este trabajo fue realizado gracias a una Beca Postdoctoral de la Comunidad Europea (ERBCISTGT940018, contrato ALAMED C11*-CT94-0505) y a una Beca Postdoctoral del Ministerio de Cultura y Educación de España (en el marco del Proyecto de la DGES PB94-001).

Referencias

- Alberdi, M. T., Bonadonna, F. P., y Ortiz Jaureguizar, E. (1997). Chronological correlation, paleoecology, and paleobiogeography of the Late Cenozoic South American Rionegran Land-mammal fauna: a review. *Rev. Española Paleont.*, 12(2), 249-255.
- Alberdi, M. T., Leone, G., y Tonni, E. P. (eds.) (1995a). *Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo Occidental. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales*, 12, CSIC, Madrid, 423 págs.
- Alberdi, M. T., Ortiz Jaureguizar, E., y Prado, J. L. (1995b). Evolución de las comunidades de mamíferos continentales del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Rev. Española Paleont.*, 10, 30-36.
- Andrews, P., Lord, J. M., y Nesbit Evans, E. M. (1979). Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. *Biol. Linnean Soc.*, 11, 177-205.
- Bublitz, J. (1987). Untersuchungen zur Systematik der rezenten Caenolestidae Trouessart, 1898: unter Verwendung craniometrischer Methoden. *Bonner Zool. Monogr.*, 23, 1-96.
- Fidalgo, F., De Francesco, F. O., y Pascual, R. (1975). Geología superficial de la provincia de Buenos Aires. *Relatorio del IV Congr. Geol. Argentino*, Buenos Aires, 103-138.
- Goin, F. J. (1989). Late Cenozoic South American Marsupial and Placental carnivores: changes in predator-prey evolution. *V Intern. Theriological Congr, Abstracts*, Roma, 1, 275-276.
- Goin, F. J. (1995). Los Marsupiales. En: *Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo Occidental*. (M. T. Alberdi, G. Leone, y E. P. Tonni, eds.), *Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales*, 12, CSIC, Madrid, 165-179.
- Goin, F. J., y Pascual, R. (1987). New on the biology and taxonomy of the marsupials Thylacosmilidae (Late

- Tertiary of Argentina). *An. Acad. Nac. Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 39, 219-246.
- Haq, B. U., Hardenbol, J., y Vail, P. R. (1987). Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, 235, 1156-1167.
- Hilborn, R., Redfield, J. A., y Krebs, C. J. (1976). On the reliability of enumeration for mark and recapture census of voles. *Canadian J. Zool.*, 54, 1019-1024.
- Mac Arthur, P. H., y Wilson, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Mac Fadden, B., Cerling, T. E., y Prado, J. L. (1996). Cenozoic terrestrial ecosystem evolution in Argentina: evidence from carbon isotopes of fossil mammal teeth. *Palaeos*, 11, 319-327.
- Marshall, L. G. (1977). Evolution of the carnivorous adaptive zone in South America. En: *Major Pattern in Vertebrate Evolution*. (M. K. Hecht, P. C. Goody, y B. M. Hecht, eds.), Plenum Press, New York, 709-721.
- Marshall, L. G. (1982). Systematics of the South American marsupial family Microbiotheriidae. *Fieldiana: Geol.*, 10: 1-75.
- Marshall, L. G., y Cifelli, R. L. (1990). Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic land mammal age fauna. South America. *Palaeovertebrata*, 19, 169-210.
- Marshall, L. G., Hoffstetter, R., y Pascual, R. (1983). Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Tertiary of South America. *Palaeovertebrata, Mémoire Extraordinaire*, 1-93.
- Martin, P. S., y Klein, R. G. (eds.) (1984). *Quaternary Extinctions. A Prehistoric Revolution*. The University of Arizona Press, Tucson, 892 págs.
- Ortiz Jaureguizar, E. (1989). Analysis of the compositional changes of the South American mammal fauna during the Miocene-Pliocene (Panaraucanian Faunistic Cycle). *V Intern. Theriological Congr., Abstracts*, 1, Roma, 277-278.
- Ortiz Jaureguizar, E. (1997). Análisis cladístico, paleoecología y extinción de la subfamilia Pichipilinae (Marsupialia, Caenolestidae). *Estudios Geol.*, 53, 55-67.
- Pascual, R., y Bondesio, P. (1982). Un roedor Cardiatheiriinae (Hydrochoeriidae) de la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de La Pampa. Sumario de los ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. *Ameghiniana*, 19, 19-35.
- Pascual, R., y Bondesio, P. (1985). Mamíferos terrestres del Mioceno medio-tardío de las cuencas de los ríos Colorado y Negro (Argentina): evolución ambiental. *Ameghiniana*, 22, 133-145.
- Pascual, R., y Odreman Rivas, O. (1971). Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana*, 8, 372-412.
- Pascual, R., y Odreman Rivas, O. (1973). Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastróficos. *Actas V Congr. Geol. Argentino*, Villa Carlos Paz, 3, 293-338.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E. J., Gondar, D., y Tonni, E. P. (1965). Las Edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquéllas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires*, 6, 165-193.
- Pascual, R., y Ortiz Jaureguizar, E. (1990). Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *J. Human Evol.*, 19, 23-60.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E., y Prado, J. L. (1996). Land mammals: paradigm for Cenozoic South American geobiotic evolution. En: *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*. (G. Arratia, edit.), *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen*, München, 30, 265-319.
- Pascual, R., Vucetich, M. G., Scillato Yané, G. J., y Bond, M. (1985). Main pathways of mammalian diversification in South America. En: *The Great American Biotic Interchange*. (F. G. Stehli, y S. D. Webb, eds.), Plenum Press, New York, 219-247.
- Stehli, F. G., y Webb, S. D. (eds.) (1985). *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York, 532 págs.
- Tambussi, C. P. (1995). Las Aves. En: *Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo Occidental*. (M. T. Alberdi, G. Leone, y E. P. Tonni, eds.) *Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales*, 12, CSIC, Madrid: 145-161.
- Tonni, E. P., y Tambussi, C. P. (1986). Las aves del Cenozoico de la República Argentina. *Actas, IV Congr. Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Mendoza, 2, 131-142.
- Tonni, E. P., Alberdi, M. T., Prado, J. L., Bargo, M. S., y Cione, A. L. (1992). Changes in mammal assemblages in the pampean region (Argentina) and their relation with the Plio-Pleistocene boundary. *Palaeoogeogr., Palaoclimatol., Palaeoecol.*, 95, 179-194.
- Uliana, M. A., y Biddle, K. T. (1988). Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of Southern South America. *Rev. Brasileira Geocien.*, 18, 172-190.
- Webb, S. D. (1983). The rise and fall of the late Miocene ungulate fauna in North America. En: *Coevolution*. (M. H. Nitecki, edit.), University of Chicago Press, Chicago, 267-306.
- Yrigoyen, M. R. (1979). Cordillera principal. *Actas II Simp. Geol. Regional Argentina*, Córdoba, 1, 651-694.
- Zanchetta, G. (1995). Estado actual de la geología y estratigrafía de los depósitos Plio-pleistocenos de la región bonaerense. En: *Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo Occidental*. (M. T. Alberdi, G. Leone, y E. P. Tonni, eds.), *Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales*, 12, CSIC, Madrid, 29-45.

Recibido el 28 de enero de 1998.

Aceptado el 17 de junio de 1998.