

Historia biogeogràfica de los mamíferos terrestres sudamericanos: problemas y enseñanzas.

por Robert HOFFSTETTER

Institut de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 8 rue de Buffon, F 75005 - Paris

SUMMARY

The history of South American Mammals: a large scale natural experiment, importance of geography as a factor of Evolution. The stem group, Cynodonta, in the Africano-South American block; its radiation and tentatives toward the mammalian pattern. Origins and early dichotomies of the mammals. Antiquity of this group in South America. Marsupial-Placental dichotomy (geographical segregation resulting from the aperture of Indian and Atlantic Oceans). Cradle, radiation and migrations of marsupials. Ancient stock of placentals in South America, and its history (endemism, convergences, original types). Arrival of ceboid monkeys and caviomorph rodents (transatlantic migration, colonization by founders). Miocene migrations toward the Great West Indies. The great Interchange with North America. Later extinctions. Applications to the biostratigraphy, paleoclimatology, and paleoecology.

RESUMEN

La historia de los mamíferos sudamericanos, una verdadera experiencia natural a gran escala; importancia de la geografía como uno de los factores de la evolución. Los Cynodonta (grupo cepa) en el bloque africano-sudamericano; su radiación y sus ensayos hacia el modelo mamífero. Origen y primeras dicotomías de los mamíferos. Antigüedad del grupo en Sudamérica. Dicotomía Marsupiales-Placentarios (segregación geográfica resultando de la apertura del Océano Índico y del Atlántico). Cuna, radiación y migraciones de los marsupiales. Placentarios del antiguo fondo sudamericano y su historia (endemismo, convergencias, tipos originales). Llegada de los monos ceboideos y de los roedores caviomorfos (migración transatlántica; colonización por fundadores). Migraciones hacia las Antillas Mayores en el Neogeno. El Gran Intercambio con Norteamérica. Extinciones tardías. Aplicaciones en bioestratigrafía, paleoclimatología y paleoecología.

RESUMEN

La història dels mamífers sudamericans, una veritable experiència natural a gran escala; importància de la geografia com un dels factors de l'Evolució. Els Cynodonta (grup soca) al bloc africano-sudamericà; llur radiació i llurs intents cap el model mamífer. Origen i primeres dicotomies dels mamífers. Antiguetat del grup a Sudamèrica. Dicotomia Marsupials-Placentaris (segregació geogràfica com a resultat de l'obertura de l'Oceà Índic i de l'Atlàntic). Bressol, radiació i migració dels marsupials. Placentaris de l'antic llinatge sudamericà i llur història (endemisme, convergències, tipus originals). Arribada de les mones ceboïdes i dels rosegadors caviomorfs (migració transatlàntica; colonització per fundadors). Migracions cap a les Antilles Majors durant el Neogen. El Gran Intercanvi amb Nordamèrica. Extincions tardanes. Aplicacions a la biostratigrafia, paleoclimatologia i paleoecologia.

INTRODUCCIÓN

Desde los tiempos de la Conquista, llamó la atención de los europeos la originalidad de la fauna sudamericana de mamíferos, con sus animales desconocidos en otras partes del Mundo: zarigüeyas, armadillos, perezosos, osos hormigueros, monos platirrinos, roedores caviomorfos (cuys, agutíes, pacas, carpinchos, coendús, coypús, vizcachas, maras,...), llamas y vicuñas. Ya en su «Historia natural y moral de las Indias» (1590), el Padre Acosta se admiraba ante esta fauna extraña y trataba de explicar su llegada a Sudamérica en el marco de los textos bíblicos: creación única, diluvio universal, dispersión a partir del Monte Ararat.

El descubrimiento de huesos fósiles reveló un mundo desaparecido, todavía más sorprendente... En varios lugares, osamentas enormes fueron atribuidas a una raza extinguida de gigantes, cuyas costumbres corrompidas hubieran provocado la cólera divina. Pero es interesante notar que, desde el alba de la paleontología, América del Sur entró en la era científica. En 1788, el dominico Manuel Torres recolectó en Luján (oeste de Buenos Aires) los huesos de un «cuadrúpedo corpulento y raro» (como lo designó más tarde J. Garriga); el virrey, marqués de Loreto, ordenó el traslado de estos restos al Real Gabinete de Historia Natural, en Madrid, donde Juan-Bautista Brú armó el esqueleto (primera hazaña de esta índole efectuada sobre un mamífero fósil) y Georges Cuvier lo describió en 1796, dándole el nombre de *Magatherium americanum*, e interpretándolo acertadamente como un pariente gigantesco de los perezosos (véase Hoffstetter, 1959). Este era el primer mamífero extinguido, no sólo de Sudamérica, sino del Mundo entero, que fue definido y nombrado científicamente (usando la nomenclatura lineana).

Empezó luego la era de los grandes viajes científicos a Sudamérica, especialmente por parte de naturalistas: A. von Humboldt (de 1799 a 1804) y A. d'Orbigny (de 1826 a 1833) en la zona intertropical; Ch. Darwin (1833, durante el viaje del «Beagle», a lo largo de la costa argentina); F. de Castelnau y H. A. Weddell (de 1843 a 1846) en los Andes peruanos y bolivianos; ... por citar solamente algunos de los primeros y más notables. El material recogido fue estudiado por prestigiosos paleontólogos: G. Cuvier, H. M. Ducrotay

de Blainville, R. Owen, P. Gervais... Pero la obra fundamental la realizaron los hermanos Florentino y Carlos Ameghino (a partir de 1875), argentinos de estirpe italiana, quienes recolectaron y describieron una cantidad prodigiosa de fósiles, escalonados desde el Eoceno («Cretáceo» según Ameghino) hasta el Cuaternario. Supieron reconocer la secuencia exacta, pero dieron edades geológicas exageradas, basándose en una asociación errónea de mamíferos con dinosaurios.

A continuación, numerosos científicos europeos, norte y sud-americanos, completaron esta documentación en lo que respecta a la parte austral de Sudamérica, pero también a la zona intertropical. Además fueron descubiertas faunas del Paleoceno (Patagonia y Brasil) y recientemente del Cretácico superior (Laguna Umayo en el Sur del Perú). También se rectificó la posición de los varios yacimientos en la escala geocronológica internacional. La progresión de los conocimientos aparece en una sucesión de síntesis: Ameghino (1906), Scott (1937), Simpson (1950), Hoffstetter (1954, 1971), Patterson & Pascual (1972), Simpson (1980). En estos trabajos se puede apreciar, no sólo la acumulación de datos paleontológicos, sino también los profundos cambios en la interpretación biogeográfica.

Engañado por sus exageradas estimaciones de edades geológicas, F. Ameghino llegó a considerar a Sudamérica como el centro de origen y de dispersión de casi todos los órdenes de mamíferos, incluso del hombre. Tales conceptos (lógicamente establecidos, aunque sobre bases inexactas), indefendibles hoy día, representaban en su época un laudable esfuerzo de síntesis.

Matthew (1915), a pesar de las ideas movi listas (deriva de los continentes) entonces propugnadas por Wegener, pero en acuerdo con los geofísicos de aquel tiempo, fue un defensor obstinado de la estabilidad de las masas continentales y de los océanos. En contraposición total con Ameghino, sitúa en las tierras holárticas lo esencial de la evolución de los mamíferos; los continentes australes hubieran sido poblados por migraciones originarias del Norte, siendo ellos mismos lugares de diferenciaciones menores. Estas ideas, sólidamente argumentadas, encontraron gran audiencia en el mundo científico, y prevalecieron hasta hace poco. Pero ciertas distribuciones de animales y plantas obligaron a reconocer algunos intercambios entre tierras australes, lo que condujo a la formulación de hipótesis múltiples y contradictorias, sin bases geológicas, sobre la emersión de puentes transoceánicos.

Finalmente, con gran satisfacción para los paleontólogos, asistimos a la resurrección de la paleogeografía movi lista (deriva de los continentes de Wegener), esta vez argumentada y defendida por los geofísicos, en el marco de la llamada Teoría de las Placas. La consecuencia ha sido una verdadera revolución en geología, paleogeografía y paleobiogeografía.

Los trabajos modernos ponen en evidencia el importante papel de la geografía como uno de los factores de la evolución, junto con los factores genéticos y ecológicos. De hecho, esta evolución es dirigida, y hasta mandada, por los cambios geográficos: fragmentación de continentes, aislamientos, desplazamientos a través de las zonas climáticas, colisiones, etc. De donde resultan evoluciones fáunicas separadas, que favorecen la diferenciación de nuevos grupos; realización de equilibrios distintos; ruptura de los mismos; competición entre faunas evolucionadas separadamente; extinciones, sustituciones (véase generalidades y ejemplos en Hoffstetter 1971, 1976a).

Pero sería un error descartar todas las nociones biogeográ-

ficas clásicas. Algunos (pero escasos) «puentes» existen realmente (Panamá, Bering, o sea los únicos reconocidos por Matthew), cuyas emersiones o sumersiones modifican las relaciones entre continentes. Por otra parte, los océanos no son las únicas barreras biogeográficas; los mares epicontinentales, desiertos, zonas heladas, altas montañas, etc. pueden desempeñar el mismo papel. Por último, hay pocas barreras totalmente infranqueables: «the sweepstake dispersal» de Simpson, así como sus puentes filtrantes, son realidades innegables.

De todo eso resulta que el papel de la geografía es bastante complejo; hay numerosas modalidades y sería peligroso hacer generalizaciones prematuras. En realidad la biogeografía de cada isla, de cada continente, representa un capítulo único de la evolución, o, en otras palabras, una verdadera experiencia natural, a escalas temporales y espaciales muy variadas.

Entre los otros continentes, América del Sur presenta un interés especial, por los notables eventos de su historia geográfica, y por los consecuentes cambios en la composición de sus faunas terrestres. Además, numerosos yacimientos fosilíferos proporcionan archivos todavía incompletos, pero ya significativos, de esta historia.

ANTIGÜEDAD DE LOS MAMÍFEROS EN AMÉRICA DEL SUR

Todos los mamíferos hasta ahora recolectados en Sudamérica pertenecen a los Tribosphenida (marsupiales y placentarios) y se sitúan en el intervalo Cretácico tardío-Presente. Se plantea un problema respecto a la posible presencia en este continente de mamíferos más antiguos y/o pertenecientes a otros grupos.

Conviene recordar que antes del Cenozoico (Era de los mamíferos) esta clase de vertebrados conoció una larga historia, todavía muy parcialmente ilustrada, especialmente en lo que respecta al Triásico (un solo diente de *Thomasia* conocido en el Keuper tardío) y al Jurásico medio. En cambio el Liásico basal I ha proporcionado testigos importantes; y se observan radiaciones notables en el Jurásico terminal y en el Cretácico tardío.

De todos modos, ya sabemos que este conjunto de mamíferos se arraiga en los Cynodonta del Triásico, y probablemente en formas primitivas del Triásico inferior. Por eso, la evolución de los Cynodonta presenta un interés mayor. Ahora bien, esta evolución es ilustrada particularmente por series fosilíferas de África (S y E) y de Sudamérica, dos continentes entonces unidos en un solo bloque. Fuera de ellos, sólo se conocen pocos restos de Cynodonta, principalmente en Asia oriental y en la Antártida. Es pues posible (pero no seguro) que el bloque afro-sudamericano haya sido el centro de origen, o por lo menos de diversificación y dispersión de los Cynodonta; incluso no sería de extrañar que, en el mismo territorio, se hubieran originado los mamíferos, que constituyen una rama derivada de los mismos.

Los Cynodonta están atestiguados en África desde el Pérmico superior (zona de *Cistecephalus*, con *Procynosuchidae*) hasta el Triásico superior... y aún en el Jurásico si se incluye en ellos a los *Tritylodonta*. En Sudamérica (cf.

1. La mayoría de los mamíferos considerados en un principio como «réticos» se atribuyen hoy al Liásico temprano (Hettangiense).

Bonaparte, 1978), se los conoce tan sólo desde la segunda zona del Triásico inferior (zona de *Cynognathus* con los últimos Galesauridae), pero la falta de fósiles más antiguos resulta de la ausencia de yacimientos fosilíferos. En cambio, en Argentina y Brasil, el Triásico medio y superior es muy rico en Cynodonta, más aún que en África, y demuestra que el grupo tuvo una radiación comparable (pero no idéntica) en ambos territorios. Esta radiación ilustra una evolución «en mosaico», con aparición de caracteres «mamalianos» en varias ramas y diferentes edades geológicas: se trata del paladar secundario; de la duplicación del cóndilo occipital; transformación del epipterigoides en un alisfenoides expandido e integrado en la pared craneana (todos caracteres muy precoces); desarrollo del dentario con un proceso coronoides y tendencia (más tardía) a formar un contacto con el escuamosal; modificación correlativa de la musculatura masticatoria; liberación progresiva y reducción de los elementos posteriores de la mandíbula (que, según Allin 1975, participan muy pronto en la transmisión de vibraciones sonoras, o sea antes de la diferenciación del articular y quadratum en malleus e incus). Algunos fósiles sudamericanos se acercan bastante a los mamíferos: así *Probainognathus* posee la doble articulación mandibular (cuadrato-articular y escuamoso-dentaria); el género africano *Diarthrognathus*, perteneciente a una línea distinta, adquiere más tarde la misma disposición. En *Therioherpeton*, otro fósil argentino, Bonaparte observa una división incipiente de la raíz de los dientes posteriores, y la barra post-orbitaria desaparece. También en América del Sur como en África, los Cynodonta gonfodontes poseen dientes posteriores triturantes; en los Tritylodonta (presentes en Sudamérica, África, Europa y Asia) esta especialización se acentúa y las raíces se dividen.

Pero ninguno de estos Cynodonta especializados puede incluirse en los mamíferos. A todos les falta en particular la difiodontia (probablemente correlativa de la alimentación láctea de los jóvenes). Representan «tentativas» más o menos avanzadas hacia la realización del «modelo» mamaliano.

Los verdaderos mamíferos constituyen otra rama, también derivada de los Cynodonta, pero a partir de formas antiguas de éstos.

El conocimiento de los primeros mamíferos y de sus ramificaciones precoces ha hecho notables progresos durante los últimos años, precisando las relaciones filogenéticas entre sus grandes divisiones: Monotremata, Multituberculata, Triconodonta y Trituberculata (= Theria s.s.).

Kielan-Jaworowska (1978), apoyándose en la constitución de la pared lateral de la caja craneana, en los movimientos de la mandíbula y en la morfología del astrágalo, mostró que los Monotremata y Multituberculata, estrechamente emparentados entre sí, constituyen la subclase Prototheria. En cambio los Triconodonta son más cercanos a los Trituberculata², y deben integrar los Theria s.l. Los conceptos clásicos y las modificaciones sugeridas por Kielan-Jaworowska pueden resumirse en el cladograma de la fig. 1.

Los Theria derivan claramente de los Cynodonta primitivos, posiblemente de los Galesauridae (familia conocida en el Triásico inferior de África del Sur, y también por *Cromptodon* en Argentina). Se distinguen por el movimiento triangular de la mandíbula durante la masticación, y por el astrágalo

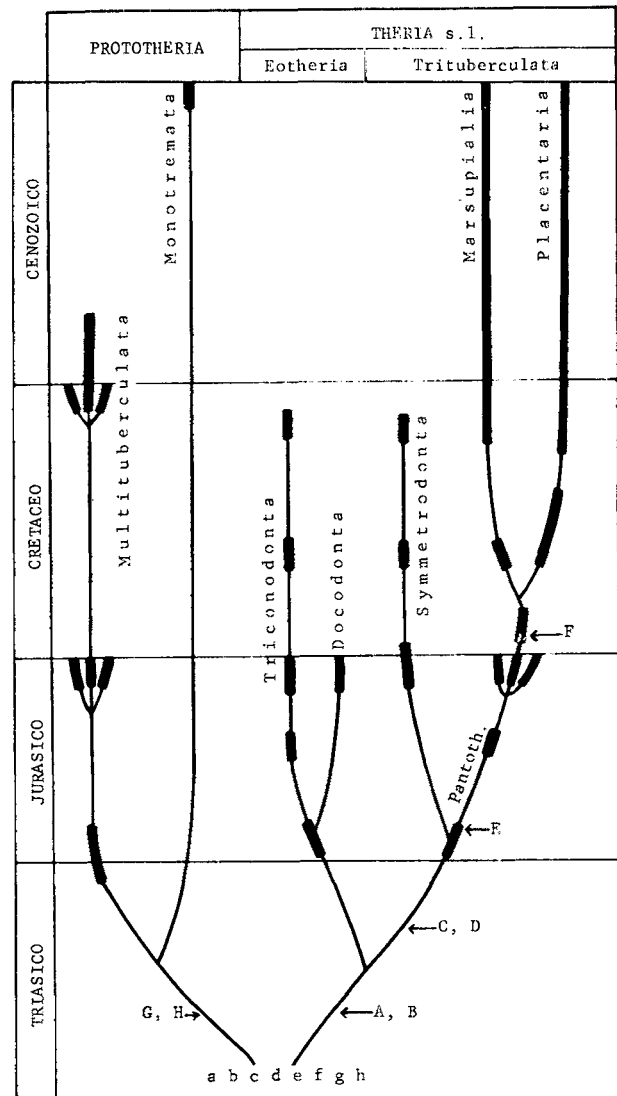


Fig. 1. Principales dicotomías de los Mamíferos (teniendo en cuenta las observaciones de Z. Kielan-Jaworowska, 1978).

Caracteres apomorfos:

- A, movimientos triangulares de la mandíbula
- B, astrágalo con cuello
- C, molares con cúspides dispuestas en triángulo
- D, prótico con lámina anterior
- E, molares inferiores con talónido
- F, molares tribosfénicos
- G, reducción del alisfenoides
- H, molares triturantes

Caracteres plesiomorfos correspondientes: a, b, c, d, e, f, g, h.

provisto de un cuello. La morfología de los molares (con cúspides alineadas) de los Cynodonta se conserva casi igual en los Triconodonta; en cambio en los Trituberculata, los molares presentan inicialmente 3 cúspides formando un triángulo, con disposición inversa arriba y abajo; además el petrosal ha perdido la lámina anterior (presente en los Triconodonta y Prototheria).

2. Los antiguos Theria s.s. pueden recibir el nombre de Trituberculata (en el sentido usado por Parrington). Para designar al conjunto Triconodonta + Docodonta, disponemos del nombre Eotheria, fundado por Kermack & Mussett en 1958, sobre los Morganucodontidae y los Docodonta; pero se debe añadir los Triconodonta a estos últimos y modificar la diagnosis.

En cambio, los Prototheria conservan caracteres primitivos (astrágalo sin cuello; movimientos de la mandíbula no triangulares). Pero el alisfenoides, reducido a su parte basal, es menos expandido que en los Theria y aún en los Cynodonta, incluso los más antiguos (Procynosuchidae); de tal suerte que se puede pensar en una reducción secundaria en los Prototheria. Además sus molares, conocidos en los Multituberculata y en algunos Monotremata (*Platypus* = *Ornithorhynchus* y en el fósil *Obdurodon*) son de tipo triturante. Puede ser, pues, que los Prototheria no deriven de los Galesauridae y tengan (quizás) más relación con los Cynodonta gonfodontes, lo que vuelve a plantear el problema de un posible difiletismo de los mamíferos.

Volviendo a la cuestión de la presencia de mamíferos en Sudamérica antes del Cretácico, notemos primero que, en África, se conocen Triconodonta en el Liásico basal (*Erythrotherium* y *Megazostrodon*) y Trituberculata en el Jurásico superior (*Brancaetherulum*, un pantoterio próximo a los Peramuridae, de los cuales derivan los Tribosphenida). Es pues muy probable, que ambos grupos tuvieron también representantes en Sudamérica, entonces unida con Africa en un mismo bloque continental.

En lo que respecta a los Prototheria, no tenemos ningún testigo de ellos tanto en África como en Sudamérica. Pero los Monotremata australianos (conocidos solamente desde el Mioceno) aparecen como el grupo hermano de los Multituberculata laurasiáticos (conocidos desde el Triásico tardío). Es probable que los Monotremata representen tan sólo una de las ramas de un grupo desconocido que pudo diversificarse en el supercontinente gondwánico. Eso hace esperar futuros descubrimientos de formas desconocidas en Africa y Sudamérica.

Notemos al respecto que en el Jurásico superior de Argentina, Casamiquela (1961) describió pisadas (*Ameghinichnus*) de un animalito que andaba al paso y al galope saltado, modo de locomoción éste, conocido solamente en mamíferos avanzados. Puede corresponder a uno de los grupos evocados anteriormente.

MARSUPIALES

Como ya se ha dicho, todos los mamíferos conocidos en Sudamérica desde el Cretácico superior se reparten entre Marsupialia y Placentaria. Al respecto se plantea el problema de las relaciones filogenéticas entre estos dos grupos. Huxley los consideró como dos estadios (Metatheria y Eutheria) en la evolución de las varias líneas de mamíferos. Pero los estudios modernos conducen a interpretarlos como dos grupos hermanos, que resultan de una dicotomía a partir de Pantotheria ya provistos de molares tribosfénicos (cf. *Aegialodon* de Weald inglés). Con todo, los placentarios, comparados con los marsupiales, demuestran adelantos notables tanto anatómicos (p. ej. conexiones entre los hemisferios cerebrales), como fisiológicos (prolongación de la gestación gracias a la protección del embrión y del feto por un mecanismo químico, probablemente a nivel del trofoblasto). Pero los marsupiales no representan la condición ancestral de los placentarios; se singularizan por ciertos caracteres derivados (en particular no-reemplazo del último premolar de leche, de donde la presencia aparente de 4 molares) y sobre todo la disposición del aparato genito-urinario revela una vía evolutiva divergente, en comparación con los placentarios. La dicotomía se produjo en el Cretácico, probablemente inferior; los datos bioquímicos (Air et al., 1971) indican una

antigüedad de unos 130 M. A. para el último antecesor común, lo que se opone a las hipótesis que sitúan en el Cretácico tardío la separación de los dos grupos.

Aparentemente, esta dicotomía resulta de una segregación geográfica, y constituye uno de los mejores ejemplos de la intervención de ésta en la diferenciación de taxa de alta categoría. En efecto, es obvio que lo esencial de la historia de los marsupiales tuvo lugar en la «guirnalda» continental formada por Australia (+ Nueva Guinea), Antártida, América del Sur y del Norte, separada del resto del Mundo por la apertura del Océano Índico y del Atlántico. Los placentarios nacieron en Eurasia (+ África?) en el Cretácico inferior; penetraron luego en América del Norte y de allí en la del Sur, sin poder alcanzar Australia. A su vez, los marsupiales norteamericanos alimentaron una migración hacia Asia oriental en el Cretácico superior (Deltatheridiidae) y otra hacia Europa occidental, por vía nor-atlántica, en el Eoceno inferior (*Didelphinae didelphini* y peradectini según Crochet). Este es por lo menos el esquema propuesto y argumentado por el autor (Hoffstetter, desde 1970): véase Fig. 2.

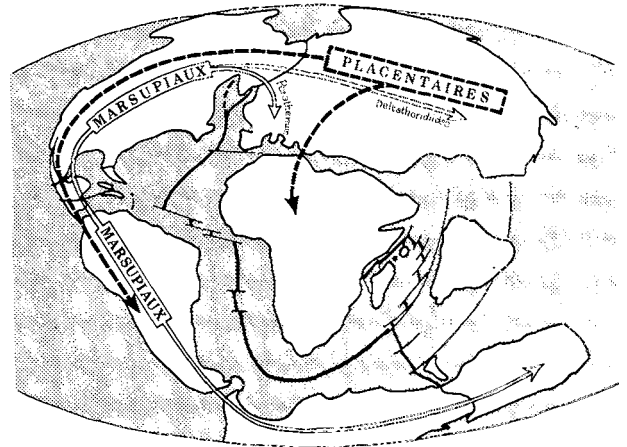


Fig. 2. Origen y antiguas migraciones de los Marsupiales y Placentarios (tomado de R. Hoffstetter, 1975).

Marsupiales del Cretácico inferior

Hasta ahora un solo yacimiento infracretácico ha librado restos de marsupiales: corresponde a las «Trinity sands» (Albiense) de Texas. Desde 1968, según Slaughter, casi todos los autores concuerdan en atribuir a los marsupiales el género *Holoclemensia*, cuyos molares (único material) sugieren una posición en (o cerca de) la ascendencia de los Didelphidae y Pedomyidae del Cretácico superior. La interpretación de *Pappotherium* es más insegura; pero, según Kielan-Jaworowska (1975), sus molares (único material) se asemejan solamente a los Stagodontidae (marsupiales carnívoros del Cretácico superior norteamericano) y a los Deltatheridiidae (una familia del Cretácico superior asiático, aparentemente originaria de Norteamérica y que presenta varios caracteres de marsupiales, en particular su fórmula dentaria, con 4 molares). Es pues lógico considerar a este conjunto como una rama de marsupiales ya diferenciada en el Cretácico inferior y orientada hacia un régimen carnívoro (véase Hoffstetter 1980a).

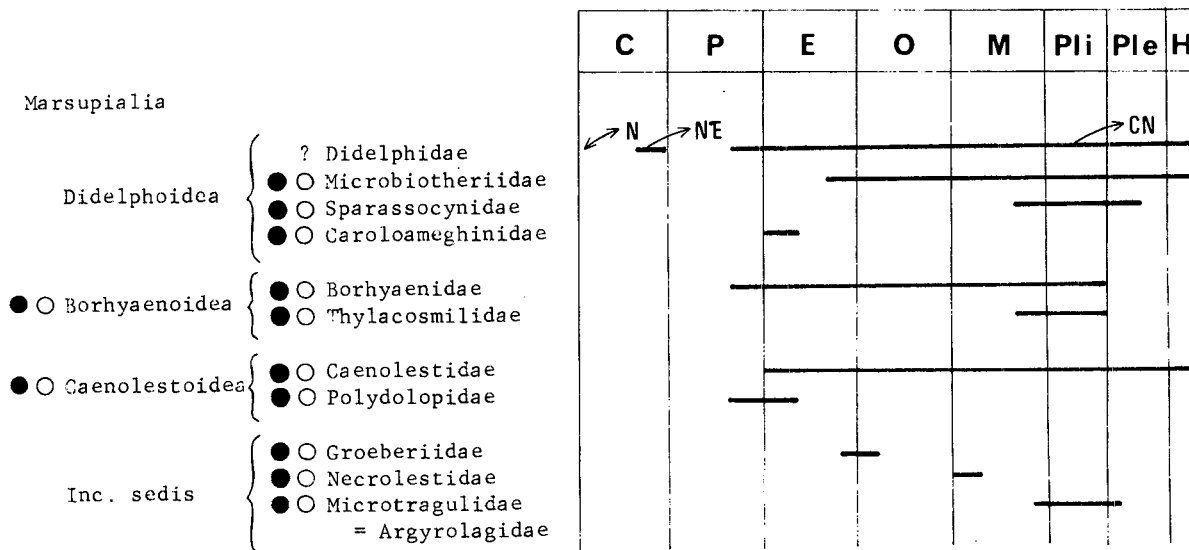


Tabla I. Distribución estratigráfica de los Marsupialia sudamericanos. C = Cretácico; P = Paleoceno; E = Eoceno; O = Oligoceno; M = Mioceno; Pli = Plioceno; Ple = Pleistoceno; H = Holoceno.

○ = grupo autóctono (diferenciado en Sudamérica). ● = grupo endémico (desconocido fuera de Sudamérica). Flecha = migración hacia A (Antillas), C (Centroamérica), N (Norteamérica), E (Europa), As (Asia). Símbolos válidos para Tablas I, II, III.

No se conocen marsupiales de esta edad en otros continentes; sin embargo, veremos que su presencia es posible en Sudamérica, pero no comprobada, por falta de yacimientos adecuados.

Marsupiales del Cretácico superior

Las mejores faunas de este subperíodo son las de Norteamérica, con 3 o 4 familias: Didelphidae (Didelphinae y Glasbiinae), Pediomyidae, Stagodontidae y tal vez Deltatheridiidae (cf. *Deltatherioides*), posibles descendientes de formas vecinas de *Holoclemensia* y *Pappotherium*. Tuvieron un papel importante (al lado de los Multituberculata, vegetarianos) en la asociación norteamericana, pero fueron eliminados (totalmente según Crochet) por los placentarios al final del Cretácico.

En Sudamérica, se conoce solamente un yacimiento de esta edad, en Laguna Umayo (Sur del Perú). Sigé (1972) recogió y describió dientes de marsupiales que posteriormente fueron revisados por Crochet (1979). Comprende *Didelphinae didelphini* (los más antiguos representantes de esta tribu, la cual aparece solamente a partir del Eoceno en Norteamérica y en Europa); *Didelphinae peradectini* (*Peradectes*, según Crochet³, género también más tardío en Laurasia: Paleoceno superior en Norteamérica, Eoceno en Europa); y posibles Pediomyidae (según Sigé). La misma fauna contiene *Perutherium altiplanense* Thaler, un animal de mayor talla, con molares bunodontes; se lo considera generalmente como un placentario condilartro; pero bien podría representar un marsupial orientado hacia un régimen vegetariano, sin que se pueda concluir por el momento. Aun dejando *Perutherium* a parte, el conjunto

fáunico de Laguna Umayo implica la existencia de antecesores locales, todavía desconocidos. Además la interpretación de Crochet sugiere que, al final del Cretácico, todos los marsupiales norteamericanos se extinguieron y fueron reemplazados por unos pocos inmigrantes (*Peradectes* y *Didelphini*) originarios de Sudamérica; luego, estos últimos alcanzaron Europa en el Eoceno inferior.

En Asia, los únicos marsupiales posibles (o probables) son los Deltatheridiidae del Cretácico superior, que no tienen antecesores locales, pero que parecen proceder de Norteamérica (hipótesis corroborada por la presencia, según Fox, de cf. *Deltatherioides* en el Cretácico superior del Canadá, y por su posible parentesco con *Pappotherium*).

Marsupiales del Cenozoico

Los marsupiales del Terciario y Cuaternario están mucho mejor ilustrados.

En Australia, se encuentran restos desde el Oligoceno terminal; es allí donde presentan su mayor radiación, ocupando prácticamente todos los papeles ecológicos: regímenes carnívoros, insectívoros, omnívoros, herbívoros; formas terrestres, arborícolas, planeadoras, subterráneas, pero ningún nadador. Unos placentarios llegaron tardíamente, probablemente a partir del Mioceno, procedentes de Asia.

En Sudamérica, hubo una partición de los papeles ecológicos entre los placentarios (esencialmente fitófagos, pero con algunos omnívoros y mirmecófagos entre los Xenarthra) y los marsupiales (carnívoros, microcarnívoros u omnívoros en su mayoría). Entre estos últimos, los tipos más «generalizados» son los Didelphidae. Los Borhyaenidae forman el elemento carnívoro entre los mamíferos del Terciario sudamericano; alcanzaron grandes tamaños (*Proborhyaena* del Oligoceno inferior); algunos imitaron al modelo machairo-donte = «tigre de sable» (*Thylacosmilus*, del Mioceno

3. Es el mismo fósil que Sigé (1972) atribuía al género *Alphadon*, del Cretácico superior norteamericano.

tardío-Plioceno); pero todos se extinguieron al final del Plioceno. Los Caenolestidae modernos podrían designarse como «musarañas marsupiales». Pero los fósiles incluyen tipos variados que se asemejan a Multituberculata (Polydolopidae, Abderitinae); a roedores (Groeberiidae), a tipos frugívoros (Caroloameghinidae), a topos (Necrolestidae), a formas bípedas y saltadoras, evocando jerbos (Microtragulidae = Argyrolagidae). Esta radiación ilustra las potencialidades evolutivas de los marsupiales; pero varios de estos tipos aparecen brevemente en el registro paleontológico, sin que se les conozcan antecesores o descendencia, lo que denuncia el carácter incompleto de nuestra documentación, sobre todo en la zona intertropical.

Como ya se ha dicho, en Norteamérica, los marsupiales autóctonos se extinguieron al final del Cretácico. Luego aparecieron nuevas formas (Didelphini: *Herpetotherium*; Peradectini: *Peradectes*) procedentes, según Crochet, de Sudamérica. Son éstas las que alimentaron migraciones a Europa. Todas desaparecieron durante el Mioceno. Pero, en el Cuaternario, Norteamérica recibió nuevos inmigrantes (*Didelphis*) de abolengo austral.

Centro de origen y dispersión

Es difícil precisar, dentro de la guirnalda ya mencionada, a qué continente corresponde la cuna de los marsupiales.

Kirsch (1979) defiende la candidatura de Australia, o sea la tierra donde el grupo logró su mayor diversificación. Pero el «escenario» propuesto por Kirsch implica varios eventos puramente hipotéticos: antigua presencia en Australia de Pantotheria provistos de muelas tribosfénicas; diferenciación allí de los marsupiales, muy pronto en el Cretácico; llegada de placentarios desde América, vía Antártida; eliminación de los mismos por los marsupiales; migración de estos últimos, vía Antártida, hacia América. Todo esto implica que la barrera entre Sudamérica y Antártida haya sido franqueada varias veces, en ambos sentidos, lo que parece poco probable. Por otra parte, la eliminación total de placentarios por los marsupiales australianos es también difícilmente creíble. En cambio, una migración única de los marsupiales sudamericanos hacia Australia es mucho más verosímil.

Norteamérica es preferida por varios autores como cuna de los marsupiales, lo que se explica por la presencia de representantes del grupo desde el Albiense (por lo menos en la interpretación aquí aceptada). Pero es difícil apreciar el valor de este dato hasta que se conozcan las faunas contemporáneas de Sudamérica.

Por fin Sudamérica tiene sus partidarios: Reig, Tedford, ... La interpretación de Crochet de la fauna de Laguna Umayo aporta un argumento, pero no decisivo. La atribución de *Perutherium* a los marsupiales, si se demostrara, sería un apoyo de mayor peso, indicando una radiación precoz de marsupiales, incluyendo tipos fitófagos... Por el momento es difícil sacar conclusiones: lo más probable es que la cuna se sitúe en América del Norte o del Sur.

Migraciones de los marsupiales

Según lo expuesto, los marsupiales efectuaron varias migraciones intercontinentales.

— Entre Norte y Sudamérica, en uno u otro sentido durante el Cretácico, y posiblemente a principios del Terciario.

— Entre Sudamérica y Australia, por vía antártica. Lo más probable es que Australia recibiera inmigrantes didelfoideos en el Cretácico superior, los cuales efectuarán allí una radiación adaptativa mayor, facilitada por la ausencia de placentarios. Conviene notar aquí que varios autores (Archer, Kirsch, Crochet), incluyen el Lobo de Tasmania (*Thylacinus*) en los Borhyaenoidea, lo que implicaría otra migración más tardía de Sudamérica a Australia; pero la mayoría de los científicos (incluso el autor) opinan que las semejanzas observadas entre estos carnívoros pueden explicarse por una evolución paralela a partir de una cepa didelfoidea.

— Entre Sudamérica y África? Si realmente los marsupiales se diferenciaron en (o llegaron a) Sudamérica pronto en el Cretácico, no se puede descartar la posibilidad de una migración de los mismos hacia África y luego su eliminación allí por los placentarios. Pero estudios recientes sobre amonites (Förster, 1980) sugieren la apertura del Atlántico Sur ya terminada en el Albiense; además es posible que una barrera biológica (rift con evaporitas) hubiera obstaculizado el intercambio faunístico entre Sudamérica y África aun antes de completarse dicha apertura. De todos modos, no se conoce hasta ahora ningún indicio de presencia marsupial en África.

— Entre Norteamérica y Asia. Es posible (y aún probable) que los Deltatheridiidae representen una migración marsupial de Norteamérica a Asia oriental, ya sea por vía noratlántica, o más probablemente nor-pacífica (por Bering). Fueron eliminados por los Creodonta.

— Entre Norteamérica y Europa. En el Eoceno inferior, los marsupiales llegaron a Europa occidental por vía noratlántica. Según Crochet, comprenden *Peradectes* y dos Didelphini, *Peratherium* y *Amphiperatherium*. Como ya se ha dicho, estas formas no derivarían de la fauna cretácica de Norteamérica sino de cepas originarias de Sudamérica. Esta interpretación se opone a la hipótesis (Simpson, 1980) que admite una posible llegada de los Didelphidae europeos en el Cretácico. La comparación de las faunas indica que, en el Eoceno inferior, un evento paleogeográfico facilitó los intercambios faunísticos entre el Oeste de Norteamérica y Europa (36 géneros comunes entre los dos continentes, frente a 7 en el Paleoceno tardío y 10 en el Eoceno medio: Russell, 1968 y comunicación personal). La vía de migración pasaba por el norte de Groenlandia (fósiles en la isla Ellesmere).

PLACENTARIOS DEL ANTIGUO FONDO SUDAMERICANO (Tabla II)

Los placentarios conocidos en Sudamérica antes del Oligoceno y sus descendientes directos, comprenden Xenarthra y un complejo de ungulados s.l.

Henotherida y Neotherida

Curiosamente, todos los placentarios antiguamente instalados en Sudamérica pertenecen a la división de los Palaeotherida propuesta por Broom, o más precisamente a los Henotherida, Hoffstetter 1972 (= placentarios que han conservado la disposición paleotérica): vale decir que su base craneana comprende tres elementos axiales («presfenoides», basiesfenoides, basioccipital). No hay ningún representante de los Neotherida, cuya base craneana comprende 4 elementos axiales (mesetmoides, «presfenoides», basiesfenoides, basioccipital). Eso no puede ser fortuito. La explicación más

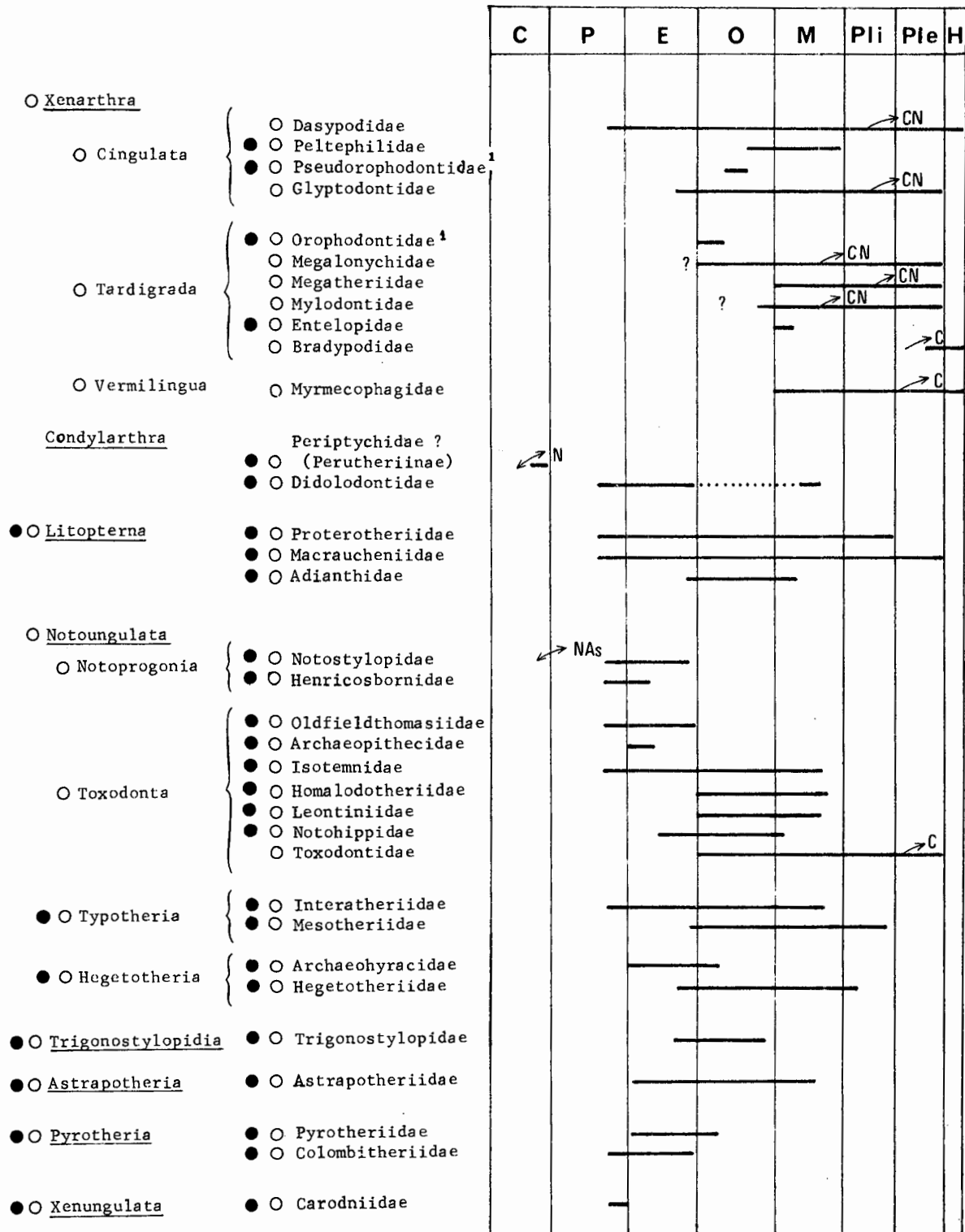


Tabla II. Placentarios del Fondo antiguo de Sudamérica: Distribución estratigráfica.

Simbolos: véase leyenda Tabla I.

(1) El parataxon *Palaeopeltis* se atribuye, según los autores, a los Pseudorophodontidae o a los Orophodontidae.

sencilla es que los inmigrantes placentarios, originarios de Norteamérica, llegaron a Sudamérica antes de la diferenciación de los Neotherida.

En 1970, llamó la atención sobre esta particularidad, que aparentemente nos da una información de orden filogenético y biogeográfico. Sin embargo, la nota, escrita con el deseo de provocar reacciones y estudios complementarios, casi no tuvo repercusiones, salvo dos notas desanimadoras, por parte de Dechaseaux (1971: 17-20) y Paula Couto (1974: 121-123). No pretendo que los datos disponibles sean decisivos; pero hay un problema y las coincidencias observadas requieren por lo menos una tentativa de explicación.

En primer lugar, es preciso notar que Roux (1947) confirmó las observaciones de Broom, pero rectificó la interpretación de los elementos óseos anteriores al basiesfenoides; según él, el primer elemento, tanto en los Palaeotherida como en los Neotherida, es siempre un mesetmoides (como se lo llama en los mamíferos, pero que podría ser homólogo del esfenetmoides de los reptiles). La disposición neotérica resultaría de la interposición de otro elemento entre mesetmoides y basiesfenoides; se lo llama presfenoides, pero podría resultar de la extensión mesial de los orbitosfenoides (aunque tiene a veces centros propios de osificación). Este es un punto importante, que fue respaldado por Starck en 1967 (Traité de Zoologie Grassé, t. XVI, 1: 500-502). De no tenerlo en cuenta pueden resultar confusiones. Así Paula Couto (1974) sigue considerando el mesetmoides como «característico de los Neotherida»; concluye de eso que la observación de un verdadero mesetmoides en los fósiles *Glossotherium* y *Hapalops* (Dechaseaux, 1971) contradice la opinión de Broom, que atribuye los Xenarthra a los Palaeotherida. En realidad, la observación de Dechaseaux apoya la interpretación de Roux, pero dicha autora no demostró la presencia de un elemento distinto entre mesetmoides y basiesfenoides (o sea, la verdadera característica de los Neotherida). Aún más, ella concluye a la «inanéité d'une telle recherche», porque, en general, es imposible hacer esta observación sobre cráneos fósiles. Sin embargo se pueden observar ocasionalmente piezas fósiles no adultas, que conservan todavía visibles las suturas. Y sería muy interesante conocer la constitución basicraneana de representantes de grupos extinguidos (*Leptictidae*, *Anagalidae*, *Palaeanodonta*, *Creodonta*, etc.), aunque fuera sobre ejemplares excepcionales.

En realidad Broom tiene obviamente razón cuando considera la disposición paleotérica como primitiva: se comprobó en los Therapsida así como en los Monotremata, Marsupialia y algunos placentarios (los Henotherida). Es probable que la misma existiera en los primeros placentarios (*Proteutheria* de Romer), pero sería útil comprobarlo. En la fauna mundial actual, los Henotherida comprenden los Xenarthra, Ungulata (*Perissodactyla* y *Artiodactyla*), Penungulata (*Proboscidea*, *Sirenia*, pero no los *Hyracoidea*), *Cetacea* y, curiosamente, los *Chrysochloroidea* (caso único en los *Lipotyphla*). La disposición neotérica, evidentemente derivada, se presenta en los *Lipotyphla* (*Erinacoidea*, *Soricoidea*, *Tenrecoidea*, pero no en los *Chrysochloroidea*), *Macroscelida*, *Dermoptera*, *Chiroptera*, *Primates*, *Carnivora*, *Rodentia*, *Lagomorpha*, *Pholidota* y *Tubulidentata*.

Sobre esta base, es posible afrontar relaciones filéticas conformes a la Fig. 3. A primera vista no parecen chocantes. Grosso modo, los Henotherida corresponden a los ungulados s.l. (+ *Xenarthra*) y los Neotherida son esencialmente los ungüiculados, dos grupos de las antiguas nomenclaturas que Van Valen, en 1971, propuso revalidar. Las discrepancias

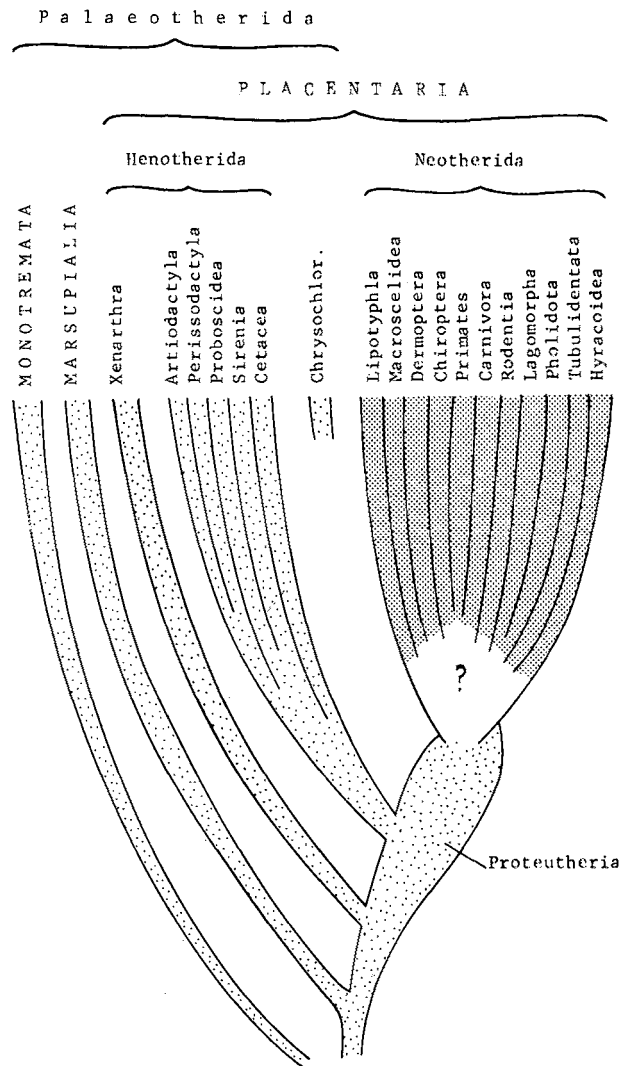


Fig. 3. Posibles relaciones filogenéticas entre los Mamíferos actuales, conforme a la hipótesis de R. Broom (Palaeotherida y Neotherida).

corresponden a grupos «aberrantes». La posición de los *Xenarthra* no sorprende, tratándose de una rama lateral precozmente desprendida del tronco común de los placentarios (corresponde a los *Paratheria* de Thomas: véase Hoffstetter, 1958). Los *Hyracoidea* presentan una mezcla de caracteres de ungulados y ungüiculados; su atribución a los penungulados no es segura. Los *Pholidota* bien podrían ser una réplica neotérica de los *Xenarthra* sudamericanos. Los *Tubulidentata* son generalmente considerados como derivados de los ungulados, pero ésta es una hipótesis no demostrada. Por fin los *Chrysochloroidea*, generalmente colocados cerca de los *Tenrecoidea*, podrían derivar directamente de los *Proteutheria*, o haber perdido la disposición neotérica a consecuencia del enorme desarrollo de su oído medio.

De todos modos es claro que los Henotherida son un taxón parafilético, ya que incluye al grupo cepa sin comprender

todos los descendientes de éste. En cambio, el significado de los Neotherida es discutible. En la hipótesis de Broom, se trataría de un grupo monofilético, o sea que la disposición neotérica hubiera aparecido en el último antecesor común del conjunto. La comprobación directa es imposible. Pero, en primer lugar, se necesitan observaciones complementarias (que esperaba provocar con mi nota de 1970). Es claro que los antecesores de los Henotherida actuales debían tener la misma disposición paleotérica (carácter plesiomorfo); es verosímil que los varios ungulados s.l. extinguidos (en especial los sudamericanos) fueran también Henotherida, pero se necesita una comprobación. Más difícil es la cuestión de los Neotherida: no se puede descartar la posibilidad de adquisiciones paralelas del cuarto elemento axial basicraneano (aunque no se ve cuál sería la ventaja selectiva). De todos modos, sería deseable que se hicieran observaciones sobre un material fósil adecuado. Además, se deberían establecer relaciones filogenéticas con estudios multidisciplinarios (análisis cladístico, paleontología, y sobre todo bioquímica, incluso serología); así se podría establecer si los Neotherida de Broom constituyen, en su totalidad o en parte, un grupo monofilético (en efecto es posible que la disposición neotérica corresponda, según los casos, a una sinapomorfía o a paralelismos).

Sea lo que fuere, tenemos aquí el ejemplo de una observación paleobiogeográfica que orienta investigaciones con miras a restituir la filogenia de un grupo de alta categoría.

Xenarthra (véase Tabla II)

Se trata del grupo más original de la fauna sudamericana (véase Hoffstetter, 1958). Thomas lo clasificó en una división mayor, los Paratheria, McKenna (1975) los interpreta como resultado de la primera dicotomía de los placentarios.

Varios grupos han sido considerados como parientes inmediatos, que podrían integrar el conjunto llamado Edentata. Citemos primero a los Pholidota (pangolines) que son nomartros (opuestos a xenartros) y neotéricos, lo que refuerza las reservas expresadas por varios autores.

Después de su clásico estudio de *Metacheiromys*, Simpson (1931) considera a los Palaeonodonta (Paleoceno-Oligoceno de Norteamérica) como el grupo hermano de los Xenarthra, lo que sería compatible con una cepa común (desconocida) norte o sud-americana. Luego Emry (1970) encuentra caracteres de Pholidota en un fósil del Oligoceno norteamericano y concluye que los Metacheiromyidae son ancestrales a los Pholidota y no tienen nada que ver con los Xenarthra. Pero el descubrimiento reciente (Storch, 1978) de un verdadero pangolín (*Eomanis*) en el Eoceno medio de Messel (Alemania) ya no permite aceptar la hipótesis de Emry: volvemos a nuestra primera incertidumbre en cuanto a las relaciones entre Xenarthra (Henotherida), Pholidota (Neotherida) y Palaeonodonta (constitución basicraneana desconocida).

Por fin Ding (1979) da a conocer un fósil del Paleoceno superior chino (*Ernanodon*) interpretado por él como un miembro primitivo de los Xenarthra. La descripción y las figuras evocan efectivamente este grupo, pero no permiten sacar conclusiones (faltan indicaciones sobre relaciones entre pelvis y raquis, detalles sobre la «xenarthria incipiente», y sobre la anatomía craneana, los dientes, etc.). Simpson (1980: 47-49) pudo observar fotografías y se inclina a considerar que podría tratarse de una cuarta rama de

«Edentata», sin proximidad filogenética con las anteriores.

De todos modos los Xenarthra desempeñaron un papel considerable en la fauna sudamericana. Dieron origen a tipos biológicos singulares, que conquistaron importantes nichos ecológicos. La hazaña más notable fue la realización de herbívoros eficientes (Glyptodontoidea, Megatherioidea), a pesar de sus dientes carentes de esmalte. Estos animales lograron colonizar las Antillas Mayores e invadir Norteamérica. Se mantuvieron hasta principios del Holoceno. Pero luego todos los grandes herbívoros desaparecieron: en la fauna actual sobreviven solamente los armadillos, los perezosos arborícolas y los osos hormigueros.

«Ungulados» sudamericanos (= «Meridiungulata» de McKenna) (véase Tabla II)

Este complejo es tan variado que se dividió clásicamente en 7 órdenes: Condylarthra, Litopterna, Notoungulata, Trigonostylopidia⁴, Astrapotheria, Pyrotheria, y Xenungulata. McKenna (1975) agrupó el conjunto en un «mirorder», los Meridiungulata, cuyo carácter monofilético no ha sido demostrado. Al parecer, el concepto se explica esencialmente por la localización y diferenciación de estos varios ungulados en un continente aislado. Pero McKenna no precisa si los Didolodontidae, clásicamente reunidos con los Condylarthra laurasiáticos, están incluidos en los Meridiungulata. Una presentación, aún breve, del conjunto, no alcanzaría en el marco del presente artículo. El lector encontrará una excelente en Simpson (1980).

Los Condylarthra son conocidos también en Laurasia. Se incluye generalmente en ellos al género *Perutherium* (Cretácico superior de Laguna Umayo, Perú); es interesante notar que el grado evolutivo de éste supera claramente al de *Protungulatum*, género norteamericano casi contemporáneos. Así, Van Valen (1978; fig. 6, p. 6) propone la filiación *Protungulatum* → *Mimatuta* → *Perutherium*, lo que no se ajusta a la distribución estratigráfica. Si realmente *Perutherium* es un condilartro, sería posible aceptar un origen sudamericano del orden (Hoffstetter 1970a). Pero el fósil peruano es poco conocido y podría tratarse de un marsupial (véase arriba). Otro punto digno de mención es la extraordinaria sobrevivencia de los Condylarthra sudamericanos en el Mioceno de la zona intertropical, con el género *Megadolodus* McKenna, único representante posteoceno del orden hasta ahora conocido en el Mundo.

Los Notoungulata representan otro grupo fundamental en la fauna sudamericana, muy bien caracterizado por la estructura de su oído (Patterson), de suerte que sus relaciones filogenéticas con el grupo anterior quedan oscuras. Realizó una radiación muy amplia, con 4 subórdenes, en Sudamérica. Fuera de ésta, se conocen dos posibles miembros del mismo en el Eoceno basal (o Paleoceno terminal) de Norteamérica (*Arctostylops*) y de Asia oriental (*Palaeostylops*), lo que sugiere una migración en uno u otro sentido. Pero Simpson (1980) se muestra reservado sobre la exacta posición sistemática de ambos géneros laurasiáticos, mientras no se conozca la estructura de su oído.

Los demás órdenes (Litopterna, Trigonostylopidia, Astrapotheria, Xenungulata, Pyrotheria) son exclusivamente sud-

4. Enmendación del taxón Trigonostylopoidea, con rango de orden, para reservar la designación «oidea» a las superfamilias, conforme al Código de Nomenclatura.

americanos, pero según Paula Couto los Xenungulata tendrían estrechos vínculos (o convergencias) con los Dinocerata norteamericanos.

La evolución de estos órdenes llegó a una multitud de formas e ilustra notables casos de convergencias con los caballos (Protheroitheriidae, Rhynchippidae), los camélidos (Macrauchenidae), los chalicoteridos (Homalodotheriidae), los rinocerontes con o sin cuerno (Toxodontidae), los roedores (Interatheriidae, Mesotheriidae, Hegetotheriidae), los proboscídeos (Pyrotheriidae) y los Dinocerata (Carodontidae); eso explica las hipótesis filogenéticas de Ameghino quien supuso que se trataría de parentescos. Existen también tipos biológicos originales, por ejemplo los Astrapotheriidae, animales de pantanos, con cuerpo pesado y patas relativamente débiles, pequeña trompa, fuertes colmillos, y muelas de tipo rinoceronte. El estudio detallado de estas convergencias muestra que las formas sudamericanas no son necesariamente «inferiores» o «atrasadas», comparadas con aquellas de Laurasia. Así por ejemplo, el litopterno *Thoatherium* alcanzó en el Mioceno inferior una disposición solípoda (reducción total de los dedos laterales) más perfecta que la del *Equus* actual; otro ejemplo, el Notoungulado *Argyrohippus* poseía ya en el Oligoceno una fuerte capa de cemento en la corona dentaria, que no se conoce sino mucho más tarde en los Equidos.

Varios de estos órdenes de ungulados desaparecieron antes del Mioceno. Los que más persistieron fueron los Litopterna y los Notoungulata, pero el número de géneros disminuyó progresivamente, acentuándose esta reducción al principio del Cuaternario. Dos Notoungulata algo «rodentiformes» (*Mesotherium* y *Paedotherium*) sobrevivieron en las llanuras australes hasta la mitad del Pleistoceno. Dos géneros de gran tamaño, *Macrauchenia* (Litopterna) y *Toxodon* (Notoungulata) se mantuvieron en casi todo el continente hasta fines del Pleistoceno. Aún *Toxodon* hizo una migración limitada a América Central (Panamá y Nicaragua), pero ningún ungulado del Sur logró penetrar en Norteamérica, por lo menos después del Eoceno inferior.

LLEGADA DE LOS MONOS CEBOIDEA Y DE LOS ROEDORES CAVIOMORPHA HACIA EL EOCENO SUPERIOR (véase Tabla III)

Durante el aislamiento de Sudamérica, aparecen bruscamente en el Deseadense (Oligoceno inferior) dos nuevos grupos, los Ceboidea (= monos platirinos, parientes de *Cebus*) y los Caviomorpha (roedores parientes del cuy = *Cavia*). Estos son los primeros Neotherida que llegaron a dicho continente. Desde su aparición, los Caviomorpha fueron numerosos y variados, tanto en Bolivia como en Patagonia (4 superfamilias, 7 familias en total), lo que sugiere una llegada más temprana; pero no aparece ningún roedor en el Mustersense (Eoceno superior) ni aún en la Formación Divisadero Largo (fauna muy peculiar, de edad igual o apenas anterior al Deseadense). Esta ausencia parece significativa, dado el carácter prolífico de los roedores. Es pues probable que los fundadores llegasen en el Eoceno superior, y tuvieran una radiación explosiva, debido a la presencia de numerosos nichos ecológicos vacantes. Los Ceboidea presentan otro cuadro. Su único representante deseadense es la especie *Branisella boliviana* Hoffstetter 1969, de Salla (Bolivia); su rareza se explica por exigencias ecológicas, que reducen su extensión a un ambiente limitado (selva tropical), poco favorable a la fosilización.

Se ha escrito mucho sobre el origen filogenético y geográfico de ambos grupos. En el momento de su llegada, América del Sur estaba rodeada por importantes barreras oceánicas, que la separaban tanto de Norteamérica como de África, únicos continentes de donde podían proceder los fundadores.

Ya discutí ampliamente el problema de los Primates en varias publicaciones (Hoffstetter 1972, 1974, 1977a, 1977b, 1979), en las que se encuentra la bibliografía detallada y la discusión de las diversas opiniones existentes sobre la filogenia y la historia geográfica del orden. El caso particular de los Platyrrhini se discutió en una mesa redonda (Bangalore, India, enero 1979), en el marco del VIº Congreso de la Asociación primatológica internacional. Recordaré aquí los puntos esenciales.

En la fauna actual, los Platyrrhini neotropicales y los Catarrhini del Antiguo Mundo (= monos y hombres) constituyen un conjunto monofilético (Simiiformes = Anthropoidea), como lo demuestran sus caracteres anatómicos, cariológicos, y bioquímicos (serología, secuencias de aminoácidos y nucleótidos). Los bioquímicos (Sarich y Cronin; Goodman) sitúan en 35-40 M.A. la fecha de separación de los dos grupos actuales; la diferenciación de los Simiiformes sería mucho más antigua (ca. 55 M.A.), lo que implica un largo tronco común, ya separado de las demás ramas de Primates (Tarsiiformes y Lemuriformes).

Los Simiiformes eran totalmente ausentes de Laurasia antes del Mioceno. Todo indica una diferenciación austral, probablemente en África, donde se los conoce, ya diversificados, en el Oligoceno del Fayum (Egipto); sus antecesores africanos son todavía desconocidos, por falta de yacimientos adecuados. En el Fayum se observan monos con 3 premolares (Parapitheciidae, que se extinguieron antes del Mioceno) y monos con 2 premolares (Catarrhini s.s., que incluyen todos los monos post-oligocenos del Antiguo Mundo). Los Parapitheciidae son anatómica y con toda probabilidad filogenéticamente muy cercanos a los Ceboidea. Presentan, como éstos, un simple anillo timpánico (pero éste es un carácter plesiomorfo, también conocido en los primeros Catarrhini). Aparentemente los Parapitheciidae son los últimos representantes africanos de la rama que dio origen a los Ceboidea. Por eso propuse (Hoffstetter, 1977b) reunir ambos grupos en un mismo taxón, Platyrrhini s.l. (= monos con 3 premolares).

También en África se encuentran los roedores más próximos a los Caviomorpha: se trata de los Phiomorpha, parientes del fósil *Phiomys* y representados en la fauna actual por los Thryonomyidae, los Hystricidae (*Hystrix* = Puerco espin) y los Bathyergidae. El conjunto forma el taxón Hystricognathi Tullberg 1899, revalidado por Lavocat, pero negado como grupo natural por Wood y otros (véase, en Hoffstetter, 1975b, una discusión del problema, con bibliografía). Varios autores, especialmente Lavocat y el que suscribe, consideran que se trata de un grupo monofilético, caracterizado por la coexistencia inicial de 3 rasgos: morfología especial de la mandíbula, de tipo *Hystrix* (hystricognatia); agrandamiento del foramen infraorbitario, que permite la inserción de una rama del maséter en el hocico (hystricomorfia); morfología de los molares (pentalofoodontos arriba, tetralofoodontos abajo). Pero la interpretación filogenética se complica por la intervención de fenómenos de paralelismo y convergencia. Anatómicamente, los Caviomorpha y Phiomorpha pueden hacerse derivar a partir de formas vecinas de *Phiomys* (Oligoceno del Fayum) o, mejor, de sus antecesores eocenos, todavía desconocidos por falta de yacimientos.

Así debe interpretarse a los Ceboidea y Caviomorpha como el resultado de la implantación en Sudamérica de

Inmigrantes del Eoceno tardío

Primates, Simiiformes, Platyrrhini

Ceboidea	{	○ Cebidae
		○ Callithricidae

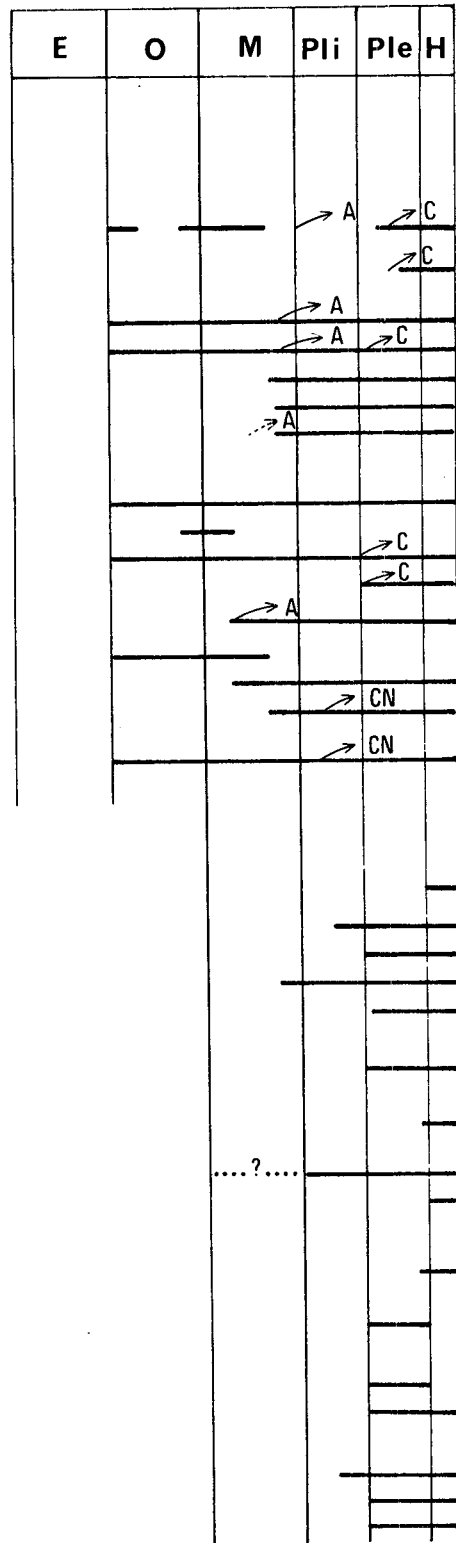
Rodentia, ○ Caviomorpha

○ Octodontoidea	{	○ Octodontidae
		○ Echimyidae
		● ○ Ctenomyidae
		● ○ Abrocomidae
		● ○ Myocastoridae

○ Chinchilloidea	{	● ○ Chinchillidae
		● ○ Neopiblemidae
		○ Dasyproctidae
		○ Agutidae (Pacas)
		● ○ Dinomyidae

○ Caviioidea	{	● ○ Eocardiidae
		● ○ Caviidae
		○ Hydrochoeridae

○ Erethizontoidea	○ Erethizontidae
-------------------	------------------



Inmigrantes tardíos (de Norteamérica)

<u>Insectivora</u>	<u>Lipotyphla</u>	Soricidae
		Mustelidae
Arctoidea	{	Canidae
		Procyonidae
		Ursidae
Aeluroidea	{	Felidae

Rodentia

<u>Sciuromorpha</u>	{	Sciuridae
<u>Myomorpha</u>	{	Cricetidae
		Heteromyidae

Lagomorpha

Leporidae

Proboscidea

Gomphotheriidae

Perissodactyla

{	Equidae
	Tapiridae

Artiodactyla

{	Tayassuidae
	Camelidae
	Cervidae

Tabla III. Inmigrantes del Eoceno tardío y del Mioceno-Cuaternario en Sudamérica y distribución estratigráfica. Símbolos: véase leyenda tabla I.

Nota: los Capromyidae y Elasmodontomyidae antillanos son respectivamente parientes de los Myocastoridae y Dinomyidae sudamericanos. Por inadvertencia se olvidó mencionar el nombre del orden *Carnivora*, incluyendo Arctoidea y Aeluroidea.

inmigrantes oriundos de África. Esto implica que los fundadores cruzaron el Atlántico hacia el Eoceno tardío, por transporte pasivo (balsas naturales, islas flotantes). En aquella época, el Atlántico era mucho menos ancho que el actual, pero ya representaba una barrea importante⁵, y la travesía debía ser bastante aleatoria. Sin embargo, la misma era favorecida por la corriente ecuatorial (intensificada por su salida al Pacífico entre las dos Américas), y por los vientos alisios, ambos de dirección E-W. Los documentos paleogeográficos presentados por Tarling en la mesa redonda de Bangalore (1979) apoyan esta posibilidad. Además, la parasitología aporta argumentos decisivos, en particular varios casos de parásitos encontrados exclusivamente en *Phiomorpha* y *Caviomorpha* (trabajos de Durette-Desset y de Quentin sobre nemátodos).

Sin embargo ciertos autores se resisten a aceptar la posibilidad del cruce del Atlántico, aún en el Eoceno. En consecuencia, siguen rebuscando posibles antecesores «prosimios» y pro-histricognatos en Norteamérica. Hasta ahora ningún hallazgo ha proporcionado cepas adecuadas, y los autores llegan a suponer formas hipotéticas que hubieran vivido en América Central, sin extenderse hacia el Norte. De todos modos, no se puede evitar el difícil problema de la travesía N-S del brazo de mar entre las Américas, barrido de E a W por la corriente ecuatorial. Además, sería preciso suponer innumerables convergencias o paralelismos para explicar los múltiples caracteres compartidos por los *Caviomorpha* y los *Phiomorpha*, y también por los *Ceboidea* y los *Parapitheciidae* y *Catarrhini*.

De todos modos, conviene subrayar la extraordinaria similitud observada entre las historias biogeográficas de los Simiiformes e *Hystriognathi*. Es obvio que ambos grupos tienen el mismo centro de origen y de dispersión; aprovecharon las mismas posibilidades de migración; encontraron los mismos obstáculos infranqueables (ninguno de ellos logró alcanzar Madagascar o el conjunto Australia-Papuaia). Consecuentemente el mismo «escenario» debe convenir para ambos, y cada argumento fundando sobre un grupo aclara la historia del otro.

Los *Ceboidea* y *Caviomorpha* se integraron en la fauna sudamericana sin provocar disturbios notables en el equilibrio ecológico. Claramente, encontraron nichos vacantes, lo que facilitó su implantación y radiación en el continente.

Notemos al respecto que ciertos autores modernos niegan la posibilidad de una colonización a partir de una población reducida de fundadores. Sin embargo, tenemos aquí un ejemplo muy significativo... otros se podrían citar el respecto del poblamiento de varias islas por placentarios: Madagascar, Antillas Mayores y aún Australia.

MIGRACIONES POST-EOCENAS

Desde la llegada de los monos y de los roedores caviomorfos (hace 35 a 40 M.A., o sea en el Eoceno superior), América del Sur no tuvo ningún intercambio de faunas

5. Las anchuras atribuidas a las barreras oceánicas son a veces tendenciosas. Así Webb (1978: 395) estima en 3500 km la distancia que debía recorrer una balsa en el Oligoceno inferior, desde el Gabón hasta Brasil, y en 500 km la distancia entre las dos Américas. Se podrían invertir las proporciones, midiendo la última desde el golfo de México (desembocadura del Mississippi) y la primera en la mínima anchura del Atlántico (véase mapas en Lavocat, 1977). La razón invocada por Webb es la presencia en el Gabón de ríos arrastrando islas flotantes. Pero es muy improbable que tales ríos hayan desembocado en la punta meridional del continente norteamericano; mientras que alguno podía haber existido en África en el Terciario inferior).

terrestres con África, lo que se explica por el ensanchamiento siempre mayor del Atlántico. Tampoco se observan intercambios con Norteamérica hasta el Mioceno superior (hace 8 o 9 M.A.).

Migraciones hacia las Antillas Mayores⁶

En fechas no precisadas del Neógeno, las islas de las Antillas Mayores recibieron inmigrantes procedentes de Sudamérica, los cuales tuvieron que cruzar el Mar Caribe. Se los conoce por sus descendientes cuaternarios, la mayoría conservados en depósitos de cavernas. Unos pocos viven todavía.

Se trata en primer lugar de *Xenarthra Megalonychidae*, con géneros endémicos que forman (o incluyen) una subfamilia propia, *Magalocninae*, lo que sugiere una apreciable antigüedad. Al parecer los fundadores llegaron a Cuba, donde presentan su mayor diversidad (*Megalocnus*, *Mesocnus*, *Miocnus*, *Neocnus*, *Habanocnus*); desde Cuba, colonizaron Hispaniola (*Parocnus* y *Synocnus*, respectivos parientes (o aún subgéneros) de *Mesocnus* y *Miocnus*), y desde allí, Puerto Rico (*Acratocnus*, pariente de *Miocnus* y *Synocnus*). Todos se extinguieron recientemente.

Otro grupo lo constituyen los *Caviomorpha*, representados por 4 familias (*Echimyidae*, *Capromyidae*, *Octodontidae*, *Elasmodontomyidae*), con 12 géneros endémicos. Dos de estas familias, *Capromyidae* y *Elasmodontomyidae*, están confinadas en las Antillas; se las considera, respectivamente, parientes de los *Myocastoridae* y *Dinomyidae* sudamericanos. Estos roedores están repartidos en Cuba, Hispaniola, Jamaica, Puerto Rico, las Islas Vírgenes, y aún Anguilla y San Martín. Su distribución sugiere varias colonizaciones y vías de dispersión en el archipiélago. Tan sólo sobreviven dos géneros: *Capromys* y *Plagiodontia*. Es notable que todo el conjunto pertenezca a dos superfamilias (*Octodontoidea* y *Chinchilloidea*) de las 4 conocidas en Sudamérica; faltan completamente los *Cavioidea* y *Erethizontoidea*.

Por fin, unos monos alcanzaron las Antillas y se extinguieron allí, dejando solamente dos restos fósiles: un género propio de Jamaica, *Xenothrix*, que había perdido el último molar (M3) como los titíes (*Callithricidae*), pero que no pertenece a esta familia. En Hispaniola, Rimoli (1977), recolectó un *Saimiri* (mono ardilla), de tamaño doble que el del continente; ilustra una vez más el gigantismo que afecta a los pequeños animales confinados en islas.

Fuera de esos grupos, las Antillas Mayores recibieron insectívoros (*Solenodon* y *Nesophontes*), de probable origen norteamericano, y también animales introducidos por el hombre. Además las islas albergan numerosos murciélagos, que también presentan un cierto grado de endemismo, inesperado en animales voladores. Véase Varona (1974) para una lista completa de los mamíferos antillanos.

Se trata obviamente de un poblamiento insular, cuyo resultado es una fauna pobre, no equilibrada, con fuerte endemismo. Eso habla en contra de las pretendidas conexiones de las islas entre sí y con el continente.

El «gran intercambio» con Norteamérica

Hace 8 o 9 M.A., apareció en el Huayqueriense el primer inmigrante procedente de Norteamérica; se trata de *Cyona-*

6. No consideraremos aquí las Antillas Menores, donde se conocen unos mamíferos de origen sudamericano, en mayoría o en totalidad introducidos por el hombre (véase Varona, 1974).

sua, género propio de Sudamérica, pero arraigado en los Procyonidae neárticos. Al mismo tiempo, en el Hemphillian norteamericano, se observan por primera vez Xenarthra (Megalonychidae y Mylodontidae) con tres géneros también propios (lo que indica una diferenciación local a partir de fundadores). Este intercambio limitado se hizo aparentemente por transportes pasivos, facilitados por la presencia de islas (en particular una debida al levantamiento de la Cordillera de Talamanca en Costa Rica); ésta es una ilustración del «island-hopping» de Simpson.

A partir del Plioceno s.s. y especialmente del Chapadmalense = Late Blancan (ca. 3 M.A.), se inicia y se amplifica el «gran intercambio», masivo y bilateral, a consecuencia de la emersión del istmo de Panamá. Este actuó como un filtro, severo al principio, más transitable a partir del Cuaternario.

Asistimos en Sudamérica a la llegada de sucesivas olas de migración. Tres familias aparecieron en el Plioceno (Cricetidae⁷, Mustelidae y Tayassuidae); nueve en el Pleistoceno inferior (Canidae, Ursidae, Felidae, nuevos Procyonidae, Gomphotheriidae = mastodontes, Equidae, Tapiridae, Camelidae y Cervidae); por fin en la transición al Holoceno llegaron Leporidae, Sciuridae, Heteromyidae y Soricidae (siendo muy limitada la ingreso de las últimas dos).

En el otro sentido, se observan también migraciones importantes. En total (incluyendo los precursores del Hemphillian), 16 familias sureñas invadieron América Central, y de ellas 8 penetraron en la zona templada boreal. Es interesante notar que de estas 8, dos (Megalonychidae y Mylodontidae) están instaladas desde el Mioceno tardío (Hemphillian), cinco (Didelphidae, Dasypodidae, Glyptodontidae, Hydrochoeridae y Erethizontidae) desde el Plioceno (Late Blancan) y una última (Megatheriidae, con el género *Eremotherium*) desde el principio del Pleistoceno. Esto no traduce exactamente las etapas de la migración, ya que una misma familia puede tener representantes en varias olas de invasión. Con todo notemos que las penetraciones en la zona templada boreal (hasta el Canadá para *Erethizon*) fueron precoces, situándose en el intervalo 9 a 2 M.A. No se registró ninguna llegada más tardía en dicha zona. Pero las cosas son mucho más oscuras en lo que concierne a América Central, donde la documentación es escasa.

De hecho, un estudio detallado del gran intercambio necesitaría un conocimiento mejor de la evolución de las faunas en toda la zona intertropical. Cabe mencionar, sin embargo, las interesantes iniciativas de Webb (1976) en regiones mejor conocidas del Norte (Florida) o del Sur (Patagonia). Intenta trazar las curvas de las apariciones (O) y extinciones (X) de géneros por cada millón de años; y la relación entre las dos (O/X) proporciona los «faunal turnover

rates», o sea una estimación de los cambios en la composición faúnica.

En la competición entre las dos faunas, norteña y sureña, es claro que los carnívoros placentarios (con 5 familias) reemplazaron a los Borhyaenidae del Sur. La sustitución fue tan brutal, que ninguno de éstos pasó al Pleistoceno. Sin embargo, en Sudamérica, se conocieron tan sólo unos pocos Procyonidae (*Cyonasua* desde el Huayqueriense, y su próximo voros norteños aparecieron luego; de tal modo que el mecanismo de la eliminación queda algo oscuro.

Los ungulados sudamericanos, reducidos desde el Mioceno tardío a los Notoungulata y Litopterna, resistieron mejor a los invasores nórdicos; algunos se mantuvieron en el Pleistoceno, pero retrocedieron en número de géneros (véase Webb, 1976, fig. 4) y uno solo, *Toxodon* (s.g. *Mixotoxodon*?) penetró limitadamente en América Central.

En cambio los varios Xenarthra, los Caviomorpha y los monos se extendieron en América Central y algunos miembros de los dos primeros grupos (Glyptodontidae, Dasypodidae, Megalonychidae, Mylodontidae, Megatheriidae, Erethizontidae e Hydrochoeridae) se incorporaron a la fauna pleistocena norteamericana, obviamente porque no provocaron duplicación de tipos biológicos.

Sin embargo es claro que, cuando ocurre una duplicación real, las faunas norteñas demuestran una cierta superioridad en la competición.

Pero, para tratar de comprender la historia y el resultado de la confrontación entre las dos faunas, conviene considerar las respectivas posiciones geográficas de Sudamérica y Norteamérica. La mayor parte de la primera se sitúa en la zona tropical; en cambio casi toda la masa continental nórdica (con excepción de su «península» constituida por América Central) pertenece a la zona templada y fría.

Es interesante observar la distribución, entre estas varias zonas, de las 26 familias sureñas (es decir de abolengo sudamericano) y de las 25 norteñas, presentes en el Cuaternario (Tablas IVa y IVb).

En su territorio de origen, la fauna sureña comprende 4 familias localizadas en la zona templada austral (y por eso no participan en el intercambio); 7 son exclusivamente tropicales (y de ellas 6 se extienden a América Central sin poder pasar más al Norte); y 15 ocupan toda Sudamérica (de ellas 9 pasan a América Central, y 8 prosiguen hasta Norteamérica templada).

En cambio, las 25 familias norteñas están todas presentes en la zona templada boreal; 20 de ellas se extienden a América Central; de éstas 16 invaden Sudamérica tropical (14 ampliamente; 2 tardía y limitadamente) y 12 prosiguen hasta la zona templada austral.

Es pues evidente que la limitación relativa de las migraciones de origen sudamericano, resulta en parte de la existencia de familias exclusivamente tropicales, que se extendieron sin dificultad a toda la zona intertropical, sin poder penetrar en zonas templadas. Conviene comparar el número de familias sureñas (S) y norteñas (N) presentes durante el Cuaternario (antes y después de las extinciones del Pleistoceno final) en las 3 zonas climáticas: templada austral (tA); tropical, o sea América Central y N de Sudamérica (T); y templada boreal (tB). Se observa:

— durante el Pleistoceno,			
en zona	tA:	19 S + 13 N = 32	en total
en zona	T:	23 S + 20 N = 43	- -
en zona	tB:	8 S + 25 N = 33	- -

7. Subsiste desacuerdo en cuanto a la fecha de llegada de los Cricetidae. No se conocen fósiles sudamericanos anteriores al Plioceno. Pero las formas de este continente constituyen una subfamilia particular (Sigmodontinae) casi seguramente diferenciada en Sudamérica; sus caracteres (entre los cuales el pene con báculo tripartito) sugieren una separación bastante antigua. Además la subfamilia demuestra una extraordinaria diversificación, con muy diversos hábitats y regímenes alimenticios. Según Reig (com. pers., 1980), los Sigmodontinae incluyen 7 tribus, 50 géneros y 250 especies; de éstos 48 géneros y 230 especies viven en Sudamérica; 41 géneros y 215 especies son endémicos en la misma. De modo que Reig sostiene una implantación sudamericana desde el Mioceno inferior, por transportes pasivos. Otros autores (Patterson y Pascual, 1972; Simpson, 1980), teniendo en cuenta la ausencia de fósiles miocenos, invocan una radiación explosiva. Conviene esperar la publicación del trabajo de Reig (en prensa) para conocer toda su argumentación. Pero cabe recordar que los Muridae del SE asiático y los Caviomorpha sudamericanos son otros ejemplos de una expansión y radiación muy rápidas presentadas por roedores; también es impresionante y ejemplar la explosión de los primeros Condylarthra en un millón de años (Van Valen, 1978).

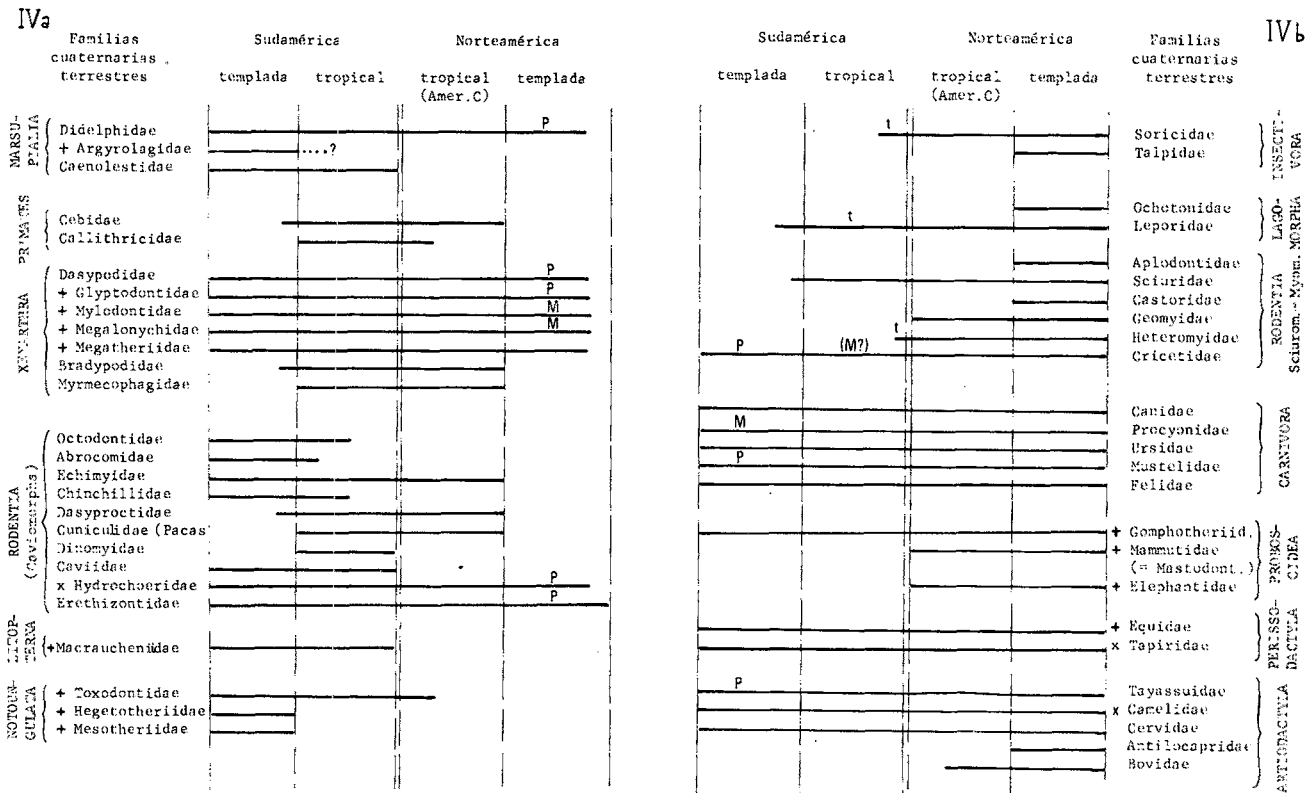


Tabla IV a y IV b. Órdenes y familias de Mammalia cuaternarios terrestres sudamericanos (IV a) y norteamericanos (IV b). Distribución geográfica.
 + grupos actualmente extinguidos en ambas Américas.
 X grupos actualmente extinguidos en Norteamérica, pero vivientes en Sudamérica.
 M. grupos instalados desde el Mioceno superior.
 P. grupos instalados desde el Plioceno s.s.
 t llegada tardía (Pleistoceno final - Holoceno)

Nota - No se tienen en cuenta los animales introducidos por el Hombre.

- actualmente,
- en zona tA: 12 S + 10 N = 22 - -
- en zona T: 17 S + 14 N = 31 - -
- en zona tB: 4 S + 21 N = 25 - -

En la zona tropical (la más rica) y en la zona templada austral, las familias sureñas son más numerosas, tanto antes como después de las extinciones del final del Pleistoceno. En cambio, en la zona templada boreal, las familias norteñas tienen una fuerte mayoría, debido a la reducida penetración de las migraciones originarias del Sur. Esta observación concuerda con la opinión de los zoogeógrafos, que incluyen (para la fauna actual) América Central en la Región Neotropical, opuesta a la Región Neártica. Pero conviene subrayar que, hasta fines del Terciario, el límite, tanto geográfico como biogeográfico, pasaba al Sur de América Central. Hubo pues, durante el Cuaternario, una relativa «victoria» (en la zona tropical) de las faunas sureñas sobre las norteñas, lo que incita a cierta prudencia en el uso de las nociones de «superioridad» e «inferioridad».

Migración hacia las islas Galápagos

Para terminar con las migraciones originarias de Sudamérica, mencionamos la presencia de un Cricétido (*Nesoryzomys*, endémico, pero probablemente simple subgénero de *Orizomys*) y en las Islas Galápagos. Este es el único representante de los mamíferos terrestres que, junto con los murciélagos, otarios, reptiles y aves colonizaron estas islas antes de la llegada del hombre.

EXTINCCIONES TARDÍAS

El tránsito Pleistoceno - Holoceno corresponde, en Sudamérica como en casi todo el Mundo, a un drástico empobrecimiento de la fauna mamaliana, debido a extinciones que afectaron preferentemente a los grandes animales.

Desaparecieron totalmente varios grupos. Se trata de los últimos ungulados del Sur (*Toxodontidae* y *Macraucheniiidae*), de los *Glyptodontidae*, de los perezosos terrestres

(Megatheriidae, Megalonychidae, Mylodontidae) y también, entre los inmigrantes, de los mastodontes y équidos. Otros grupos pierden sus mayores representantes: *Pampatherium* entre los armadillos; *Nechoeurs* en los roedores; *Palaeolama* en los camélidos; varios géneros de cérvidos andinos y pampeanos; *Canis*, *Protocyon*, *Arctodus*, *Smilodon* y los mayores jaguares y pumas, en los carnívoros.

El mismo fenómeno ocurrió en Norteamérica, donde se extinguieron todos los proboscídeos (mastodontes y elefantes), los équidos, los gliptodontes y perezosos terrestres, los géneros *Pampatherium*, *Nechoerus* y *Smilodon*. Desaparecieron también todos los camélidos, tapíridos y jaguares (que, aunque originarios del Norte, sobreviven solamente en Sudamérica).

En cuanto a las Antillas Mayores, desaparecieron casi todos los inmigrantes sudamericanos (Megalonychidae; monos; caviomorfos, con excepción de *Capromys* y *Plagiodontia* ya citados). También resultaron afectados los insectívoros originarios del Norte (extinción de *Nesophontes*, rarefacción de *Solenodon*).

Hay varias opiniones para explicar estas extinciones espectaculares. Seguramente el hombre, como cazador, tuvo una responsabilidad innegable. Pero este factor no puede explicar la amplitud, la rapidez, la generalidad y el sincronismo del fenómeno en todo el Mundo. Seguramente intervino un cambio climático, con repercusión, primero en la vegetación, luego en los herbívoros y finalmente en los carnívoros.

APLICACIONES BIOESTRATIGRÁFICAS

Escala bioestratigráfica

La sucesión de las faunas de mamíferos permitió establecer en Argentina una secuencia de pisos - edades escalonados desde el Paleoceno superior (Riochiquense) hasta el Holoceno. La correlación con la escala internacional fue intentada gracias a algunas intercalaciones marinas (datadas paleontológicamente, a veces con bastante imprecisión). Recientemente (Marshall et al., 1977; 1979; 1980, en prensa; Odin et al., 1979) una serie de dataciones radiométricas efectuadas en Argentina permitió comprobar las correlaciones tentativas usadas hasta ahora. Los resultados fueron muy satisfactorios. Así, en el Salamanquense (piso sin mamíferos situado entre el Cretácico superior y el Riochiquense), las dataciones efectuadas sobre rocas volcánicas y sobre glauconia dieron edades de 62.8 a 61.5 MA, lo que corresponde al Danense. El Deseadiense (clásicamente atribuido al Oligoceno inferior) dio 35,4 MA; por encima, 2 basaltos dieron 33,4 y 27,5 MA. El Colhuehuapiense (considerado como Oligoceno superior) dio 24,3 MA; el Santacruzense (atribuido al Mioceno inferior) 21,7 y 18,5 MA; el Friasense (colocado en el Mioceno medio), 14,5 MA; el Huayqueriense (Mioceno superior), 6,58 y 6,02 MA; el Montehermosense (Plioceno s.s.) 3,55 MA. La coincidencia es notable y supera las mejores esperanzas. Representa uno de los mayores éxitos del uso de mamíferos para datar una secuencia sedimentaria continental. Faltan todavía dataciones para la serie Riochiquense - Casamayorensis - Mustersense, pero seguramente corresponde al intervalo Paleoceno superior - Eoceno como se suponía. Para el Plioceno superior y Cuaternario las correlaciones con Norteamérica se hacen gracias a los intercambios faunísticos y a las glaciaciones; puede esperarse

más precisión con el uso de métodos radiométricos y paleomagnéticos.

Correlaciones entre yacimientos

A pesar de las enormes diferencias en latitudes y altitudes, los mamíferos terrestres permiten hacer correlaciones entre los yacimientos sudamericanos, aunque con precisión variable. Es así como se pudo establecer la aproximada contemporaneidad entre el yacimiento brasileño de Itaboraí (22°30' S) y el Riochiquense de Patagonia (Paleoceno inferior, 50° S); entre Salla-Luribay (Bolivia, 17° S) y el Deseadense (Oligoceno inferior, tipo en 48° S); entre La Venta-Villavieja (Colombia, 3° N), Choquecota (Bolivia, 17° S), Quebrada Honda (Bolivia, 22° S) y el Friasense (Mioceno medio, tipo en 45° S); entre Achiri (Bolivia, 17° S) y el Huayqueriense (NW Argentina, 33° S); entre las formaciones La Paz y Umalá (Bolivia, 17° S) y el Montehermosense-Chapadmalalense de Argentina (Plioceno s.s. 38° S); y por fin entre todos los yacimientos del Pleistoceno (tomado en conjunto) de Sudamérica. Algunas de estas correlaciones fueron corroboradas por dataciones radiométricas: por ejemplo, en Bolivia, el Plioceno s.s. descansa sobre una cinerita de 5,5 M.A.; el Mioceno superior dio edades escalonadas desde 10,5 a 9 M.A., etc.

Pero correlaciones más finas son todavía difíciles, dado las diferencias de latitud, clima, vegetación... La extensión temporal de un mismo taxón puede variar mucho y se conocen sobrevivencias sorprendentes (ej. un condilartro en el Mioceno de Colombia). Resulta de eso que un fósil aislado no da sino una información muy insegura en cuanto a edad. El problema es bastante difícil para las subdivisiones del Pleistoceno, en el cual se necesitan imperiosamente dataciones radiométricas y/o paleomagnéticas.

APLICACIONES PALEOECOLÓGICAS Y PALEOCLIMÁTICAS

Las exigencias de los mamíferos fósiles son muy mal conocidas, de tal modo que es peligroso sacar conclusiones paleoecológicas y paleoclimáticas sobre esta única base. En realidad, éste es el campo de investigación más atrasado en el estudio de los mamíferos sudamericanos.

Por regla general la reconstitución de un ambiente necesita la consideración de toda la documentación disponible: paleontología (vertebrados, invertebrados, plantas), tafonomía, paleotemperaturas, sedimentología, estratigrafía, tectónica, etc. Los mamíferos sólo proporcionan una ayuda unilateral, que debe confrontarse con otros datos.

Las faunas de Río Chico (Patagonia) y de Itaboraí (Brasil) tienen la misma edad, Paleoceno tardío, pero la última se distingue por la abundancia y variedad de los marsupiales, por la frecuencia mayor de los xenungulados, etc.; eso traduce una diferencia de latitud, pero sobre todo un medio ambiente distinto (selva tropical en los alrededores de Itaboraí). Los pocos fósiles eocenos recolectados en Perú, Colombia y Venezuela son totalmente distintos de los de Patagonia, evidentemente debido a una zonación climática; pero se necesitarían faunas más completas para una comparación válida. En cuanto al Oligoceno inferior, la fauna de Salla-Luribay (Bolivia) (Hoffstetter, 1976b) comparte unos 12 géneros con el Deseadense típico (lo que establece su aproximada contemporaneidad), pero se distingue del último

por la rareza de los Toxodontidae, Leontinidae y Astrapotheriidae, por la presencia de monos, y por los roedores pertenecientes a géneros propios; más curiosa es la presencia en Lacayani (75 km NW de Salla) (Hoffstetter, 1976b) de una faunula deseadeense (con *Trachytherus*), pero con otra asociación de roedores, todos muy hypsodontos, indicando una alimentación vegetal más abrasiva (probablemente gramineas); todavía más sorprendente es la fauna de Divisadero Largo (NW de Argentina) aproximadamente de edad deseadeense (o apenas más antigua, ya que carece de roedores), pero muy aberrante, con sobrevivencia de formas arcaicas, asociadas con otras especializadas incluyendo tipos muy peculiares (*Groeberia*); corresponde aparentemente a un habitat bastante aislado, con condiciones ecológicas especiales (pero no determinadas).

En el Oligoceno superior (Colhuehuapiense) y el Mioceno superior (Santacruzense) llegaron hasta Patagonia formas tropicales, tales como monos (*Tremacebus*, *Dolichocebus*, *Homunculus*) y aguties (*Dasyproctidae*): es pues probable que la zona cálida se ensanchara notablemente en aquella época.

Luego asistimos a una degradación del clima en la parte austral de Sudamérica, consecuencia probable, según Patterson y Pascual (1972), del levantamiento de los Andes, que forman obstáculo a los vientos húmedos y tibios del Pacífico. La zonación climática se acentúa, como lo muestran las diferencias observadas entre las faunas del Mioceno medio de Argentina, Bolivia y Colombia.

El levantamiento de los Andes puede evidenciarse en particular en el Altiplano boliviano. Allí la secuencia neógena se observa en altitudes actuales de unos 3800-4000 m, pero seguramente los depósitos se formaron en alturas menores. El Plioceno descansa sobre el Mioceno superior en fuerte discordancia, lo que indica un notable plegamiento seguido por una fase de erosión, hace unos 6 M.A.; este evento coincide con un brusco cambio en la composición de las faunas locales (desaparición de los Mesotheriinae, Toxodontinae y Dolichotinae que se mantienen en las llanuras argentinas; aparición de Xotodontinae y Ctenomyidae), lo que revela un marcado aumento de altitud. De igual modo, siempre en el Altiplano boliviano, el Pleistoceno difiere del Plioceno no solamente por la llegada de inmigrantes nortños, sino también por la desaparición local de los Pamphateriinae, Sclerocalyptinae e Hydrochoeridae (que siguen viviendo en Tarija por ejemplo) y de los Xotodontinae, lo que indica una nueva elevación, pero sin plegamiento, hace unos 2 M.A.

El Pleistoceno superior presenta un interés particular, porque se conocen yacimientos de esta edad en muy variadas latitudes y altitudes, lo que permite observar la intervención de estos factores en la distribución de los fósiles. La mayoría de los yacimientos corresponden a faunas de tierras bajas, que comprenden en todas latitudes, un fondo común: *Glyptodon*, *Panochthus*, *Scelidodon*, *Pampatherium*, *Propraopus*, *Macrauchenia*, *Toxodon* (incl. *Mixotoxodon*), *Hippidion*, *Equus* (sg. *Amerhippus*), *Catagonus*, *Palaeolama*, etc. Pero en ellas se distinguen claramente asociaciones australes (tipo Lujanense), que contienen además: *Megatherium*, *Lestodon*, *Myloodon*, *Scelidothierium* s.s., *Sclerocalyptus*, *Doedicurus*, *Stegomastodon*, *Lagostomus*, *Myocastor*, etc. Las faunas tropicales contemporáneas (Brasil, Venezuela, litoral Pacífico) se caracterizan por la presencia de *Eremotherium*, *Haplomastodon*, *Odocoileus*, *Dasyprocta*, *Aguti* (pacas), *Neochocerus* y varios procyónidos, monos y marsupiales. Existen también faunas andinas (véase Hoffstetter, 1980b,

en prensa); varios de los géneros conocidos en las llanuras penetran en los valles andinos, y algunos suben a ciertas alturas pero, con un límite altitudinal para cada uno: 1500-2000 m, 2500-3200, 3500-4500. También la distribución latitudinal varía con los géneros. Por fin existen géneros exclusivamente andinos, especialmente entre los cérvidos y roedores. A estas indicaciones generales (a nivel genérico) se pueden añadir algunas observaciones sobre las exigencias ecológicas de ciertas especies.

Pero el Pleistoceno superior es un caso excepcional. Por lo que respecta a los niveles más antiguos, nuestra documentación es todavía bastante incompleta y son necesarias más prospecciones y recolecciones.

CONCLUSIONES

Los 200 M.A. de esta historia de los mamíferos sudamericanos y de sus antecesores inmediatos, plantean muchos problemas no resueltos que, por lo menos, tienen el mérito de orientar investigaciones. Pero los resultados ya alcanzados son notables e instructivos.

Como ya se ha dicho, se trata de una verdadera experiencia natural de evolución a gran escala, una de las más claras, dado que se caracteriza por unos eventos paleogeográficos bien definidos, cuya repercusión sobre las faunas es obvia, y analizable.

Desgraciadamente, la parte relativa al Mesozoico está apenas documentada. Corresponde a un capítulo apasionante, todavía sepultado en los sedimentos sudamericanos (y africanos, ya que ambos bloques estuvieron unidos hasta el Albiense). Sin embargo, ambos continentes ofrecen una magnífica ilustración de la radiación del grupo cepa, los Cynodonta, y de sus varios «ensayos» inconclusos hacia la realización del tipo mamífero. De verdaderos mamíferos, conocemos solamente los pocos fósiles africanos (Liásico basal y Jurásico tardío) y, en Sudamérica, las pisadas de *Ameghinichnus* y la faunula de Laguna Umayo. Pero estos pocos documentos aportan ya datos fundamentales y son ricos en promesas.

La experiencia sudamericana demuestra la importancia de la segregación geográfica y del aislamiento en la diferenciación de taxa de categoría superior. El mejor ejemplo es la dicotomía Marsupialia-Placentaria, que resulta de la apertura del Océano Índico y del Atlántico, separando una guirnalda de bloques continentales (Australia, Antártida, Américas), en donde nacieron los marsupiales en el Cretácico inferior y en donde discurrió lo esencial de su historia. Los placentarios, originarios de Eurasia, llegaron más tarde a América (N y luego S) y a su vez los marsupiales alimentaron unas discretas migraciones hacia Eurasia.

Durante casi todo el Terciario, Sudamérica fue una isla. Su fauna de mamíferos se constituyó a partir de un fondo antiguo (remontando al Cretácico) y de dos inmigraciones notables, una procedente probablemente de África, otra de Norteamérica: éstos son los tres estratos fáunicos de Simpson. Respecto a los primeros dos, casi todas las familias son autóctonas (diferenciadas en Sudamérica) y muchas son endémicas (desconocidas en otra parte): tan sólo una (*Didelphidae*) nació posiblemente en Norteamérica, y 16 migraron tardíamente a otras tierras o islas americanas. Eso aparece en las tablas IVa - IVb y puede resumirse como sigue:

	Número de familias en total	autóctonas	endémicas
Fondo antiguo	42	41	33
Caviomorfos y monos	15	15	7
Inmigrantes tardíos	16	0	0
Totales	73	56	40

A un nivel taxonómico superior, se nota también un fuerte endemismo. Así, tomando los Marsupialia como un simple orden (McKenna, 1975, hace de ellos una superlegión), Sudamérica albergó en total 17 órdenes, de los cuales 7 (todos del fondo antiguo) son autóctonos, y 5 endémicos.

Las migraciones (hacia o desde Sudamérica) ilustran varias modalidades: migraciones transoceánicas y colonizaciones por fundadores (modelo negado por ciertos autores sobre bases teóricas); intercambios usando un puente filtrante (Panamá representa el mejor ejemplo, ya que permitió una confrontación entre faunas norteñas y sureñas, profundamente distintas), etc.

En Sudamérica se observan notables radiaciones adaptativas: la más sorprendente es la de los Xenarthra, que parecían inicialmente condenados por su handicap dentario; cabe subrayar la extraordinaria variedad de los «Meridiungulata» y también, aunque muy distinta, la de los Marsupialia; por último son dignas de mención las «explosiones» de los Caviomorpha y de los Cricetidae Sigmodontinae. Resultó de eso una multitud de casos ejemplares de paralelismos y de convergencias. Pero también aparecieron tipos biológicos originales, especialmente en los Xenarthra, que por eso mismo lograron incorporarse hasta en las faunas nórdicas.

Todo eso traduce una rica historia. Estamos lejos de las antiguas ideas sobre los continentes australes, considerados como tierras vacías (por lo menos respecto a los mamíferos), pobladas tardíamente por migraciones originarias del Norte, y constituyendo callejones sin salida. En realidad, cada uno de estos continentes tuvo su propia historia, como centro de origen, diferenciación, diversificación y dispersión, y a veces como refugio para ciertos grupos. Cada uno desempeñó su propio papel en la evolución de los mamíferos (y demás grupos) a escala mundial. En realidad el Mundo actual refleja esta historia biogeográfica. Otra evolución de la geografía hubiera sin duda impedido la diferenciación de ciertos grupos, favoreciendo la de otros, y el mundo viviente sería muy distinto del que conocemos. De hecho el «nacimiento» (= diferenciación) de un grupo animal no es ineluctable. Necesita la coincidencia, en el momento y lugar oportunos, de una cepa con potencialidades evolutivas adecuadas, y de un medio ambiente (físico y biológico) conveniente. América del Sur (véase Tablas I-III) proporciona múltiples ejemplos de grupos que se originaron allí. Lo mismo sucede en cada continente: es notable que sólo en el bloque africano dieran las condiciones necesarias para que nacieran los monos, los Catarrhini, los Hominoidea, y consecuentemente la humanidad. ¡Qué mejor ejemplo podríamos citar para demostrar el papel de la geografía en la Evolución!

BIBLIOGRAFÍA

- AIR, G. M., THOMPSON, E. O. P., RICHARDSON, B. J., & SHARMAN, G. B. (1971): «Amino acid sequences of kangaroo myoglobin and haemoglobin and the date of Marsupial-Eutherian divergence.» *Nature* 229: 391-394.
- ALLIN, E. F. (1975): «Evolution of the mammalian middle ear.» *J. Morph.* 147 (4): 403-438.

- AMEGHINO, F. (1906): «Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre les faunes mammaliennes et celles de l'Ancien continent.» *An. Mus. Nac. Buenos Aires* 14: 1-158.
- BONAPARTE, J. F. (1978): «El Mesozoico de América del Sur y sus Tetrápodos.» 1 vol., 596 p., Tucumán (Opera Lilloana 26).
- CASAMIQUELA, R. M. (1961): «Sobre la presencia de un mamífero en el primer elenco (icnológico) de vertebrados del Jurásico de Patagonia.» *Physis*, 22 (63): 225-233.
- CROCHET, J. Y. (1979): «Données nouvelles sur l'histoire paléogéographique des Didelphidae (Marsupialia).» *C. R. Acad. Sc. Paris*, 288 D: 1457-1460.
- DECHASEAUX, C. (1971): «*Oreomydon wegneri*, édenté gravigrade du Pléistocène de l'Equateur, crâne et moulage endocranien.» *Ann. Paléont. (Vert.)* 57 (2): 243-285.
- DING SU-YIN (1979): «A new edentate from the Paleocene of Guangdong.» *Vert. Palas.* 17 (1): 57-64.
- EMRY, R. J. (1970): «A North American Oligocene pangolin and other additions to the Pholidota.» *Bull. Amer. Mus. Hist. Nat.*, 142 (6): 455-510.
- FÖRSTER, B. (1980): «Evidence for a passage between the northern and southern Atlantic in Albian times.» *Abstracts 5th Gondwana Symposium*, Wellington, New Zealand.
- HOFFSTETTER, R. (1954): «Les mammifères fossiles de l'Amérique du Sud et la biogéographie.» *Rev. Gén. Sci.* 51 (11-12): 348-378.
- HOFFSTETTER, R. (1958): «Edentés Xenarthres.» *Traité de Paléontologie* (Dir. Piveteau), VI, 2: 535-636.
- HOFFSTETTER, R. (1959): «Rôles respectifs de Bru, Cuvier et Garriga dans les premières études concernant *Megatherium*.» *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* 31 (6): 536-545.
- HOFFSTETTER, R. (1969): «Un primate de l'Oligocène inférieur sud-américain, *Branisella boliviana* gen. et sp. nov.» *C. R. Acad. Sc. Paris* 269 D: 434-437.
- HOFFSTETTER, R. (1970a): «Radiation initiale des Mammifères placentaires et biogéographie.» *C. R. Acad. Sc., Paris*, 270D: 3027-3030.
- HOFFSTETTER, R. (1970b): «L'histoire biogéographique des Marsupiaux et la dichotomie Marsupiaux-Placentaires.» *C. R. Acad. Sc. Paris* 271D: 388-391.
- HOFFSTETTER, R. (1971): «Le peuplement mammalien de l'Amérique du Sud. Rôle des continents austraux comme centres d'origine, de diversification et de dispersion pour quelques groupes mammaliens.» *An. Acad. brasil. Cienc.*, 43 (supl.): 1^o Simp. brasil. Paleont. Rio, 1970: 125-144.
- HOFFSTETTER, R. (1972): «Relationships, origins and history of the ceboid monkeys and caviomorph rodents: a modern reinterpretation.» *Evol. Biol.* 6: 325-347.
- HOFFSTETTER, R. (1974): «Phylogeny and geographical deployment of the Primates.» *J. Human Evol.* 3: 327-350.
- HOFFSTETTER, R. (1975a): «Les Marsupiaux et l'histoire des Mammifères: aspects phylogéniques et chorologiques.» *In: Coll. Intern. C. N. R. S.* n.º 218 (Paris 1973): 591-610.
- HOFFSTETTER, R. (1975b): «El origen de los Caviomorpha y el problema de los Hystricognathi (Rodentia).» *Act. I. Congr. Argent. Paleont. Bioestr.* (Tucumán 1974), II: 505-528.
- HOFFSTETTER, R. (1976a): «Histoire des Mammifères et dérive des continents.» *La Recherche* 7 (64): 124-138.
- HOFFSTETTER, R. (1976b): «Introduction au Désœdian de Bolivie.» *Palaeovertebrata* 7 (3): 1-14.
- HOFFSTETTER, R. (1977a): «Primates: filogenia e historia biogeográfica.» *Studia geologica* (Salamanca) 13: 211-253.
- HOFFSTETTER, R. (1977b): «Phylogénie des Primates: confrontation des résultats obtenus par les diverses voies d'approche du problème.» *Bull. et Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 4, XIII: 327-346.
- HOFFSTETTER, R. (1979): «Controverses actuelles sur la phylogénie et la classification des Primates.» *Bull. Mém. Soc. Anthropol. Paris*, 6, XIII: 305-332.
- HOFFSTETTER, R. (1980): «Compréhension et Phylogénie des Marsupiaux du Crétacé: implications dans l'histoire biogéographique des Mammifères.» *Mém. Soc. Géol. Fr.* (n.s.) 59, Mém. 139 (Ecosystèmes continentaux du Mésozoïque): 111-115.
- HOFFSTETTER, R. (1980, en prensa): «Development of mammalian faunas in the high tropical Andes during the Plio-Pleistocene.» *In: Monasterio & Vuilleumier eds: Adaptations and evolution in biota of high tropical montane ecosystems.* Springer-Verlag, Ecolog. Series.
- KEAST, J. A. (1977): «Zoogeography and Phylogeny: the theoretical background and methodology of the analysis of mammals and bird faunas.» *In: Hecht, Goody & Hecht, eds., Major patterns in Vertebrate evolution.* New York and London (Plenum Press): 249-312.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z. (1975): «Results of the polish mongolian palaeontological expeditions, pt. VI, 1, Deltatheridiidae.» *Palaeont. Polon.* 33: 103-132.
- KIELAN-JAWOROWSKA, Z. (1978): «Relationships among Mesozoic Mammals (summary).» Preprint: *Table Ronde Ecosystèmes mésozoïques*, Paris, 1978.
- KIRSCH, J. A. W. (1977): «The comparative serology of Marsupialia, and a classification of Marsupials.» *Aust. J. Zool.* (suppl. ser.), 52: 1-152.

- KIRSCH, J. A. W. (1979): «Les Marsupiaux.» *La Recherche* 10 (97): 108-116.
- LAVOCAT, R. (1977): «Sur l'origine des faunes sud-américaines de Mammifères du Mésozoïque terminal et du Cénozoïque ancien.» *C. R. Acad. Sc. Paris*, 285 D: 1423-1426.
- MCKENNA, M. C. (1975): «Toward a phylogenetic classification of the Mammalia.» In: Luckett & Szalay eds. *Phylogeny of the Primates*. New York (Plenum Press), art. 2: 21-46.
- MARSHALL, L. G. (1978): «Evolution of the Borhyaenidae.» *Univ. Calif. Publ. Geol. Sc.* 117: vi + 89 p.
- MARSHALL, L. G., PASCUAL, R., DRAKE, R. E., & CURTIS, G. H. (1977): «South American continental geochronology.» *Science* 195: 1325-1328.
- MARSHALL, L. G., BUTLER, R. F., DRAKE, R. E., CURTIS, G. H., & TEDFORD, R. H. (1979): «Calibration of the Great American Interchange.» *Science* 204: 272-275.
- MARSHALL, L. G., HOFFSTETTER, R. & PASCUAL, R. (1980, en prensa): «Geochronology of the continental mammal bearing Tertiary of South America.» In: M. E. Woodburne, ed., *Cenozoic Mammals; their temporal record, biostratigraphy and biochronology*. Univ. Calif. Press.
- MATTHEW, W. D. (1915): «Climate and Evolution.» *Ann. New York Acad. Sc.* 24: 171-318.
- ODIN, G. S., CURTIS, G. H. & REX, D. C. (1979): «Stratigraphical data.» *Bull. Liais. Inf. I. G. C. P.*, Proj. 133, 6: 20.
- PATTERSON, B. & PASCUAL, R. (1972): «The fossil mammal fauna of South America.» In: Keast, Erk & Glass, eds: *Evolution, Mammals and Southern Continents*. New York (Albany State Univ. Press), ch. VI: 247-309.
- PAULA COUTO, C. de (1974): «Marsupial dispersion and continental drift.» *An. Acad. brasil. Cienc.* 46 (1): 103-126.
- ROBINSON, P. (1973): «Palaeoclimatology and continental drift.» In: Tarling & Runcorn eds. *Implications of continental drift to the Earth Sciences*. London & New York (Acad. Press) vol. I: 451-476.
- RIMOLI, R. (1977): «Una nueva especie de monos (Cebidae, Saimirinae, *Saimiri*) de la Hispaniola.» *Cuad. CENDIA*, Univ. Auton. Sto. Domingo, 242 (1): 1-14.
- RUSSELL, D. E. (1968): «Succession, en Europe, des faunes mammaliennes au début du Tertiaire.» *Mém. B. R. G. M.* 58 (Colloque Eocène): 291-296.
- SCOTT, W. B. (1937): «*A history of land mammals in the Western Hemisphere*,» xii + 786 p., 420 fig., New York (Macmillan).
- SIGE, E. (1972): «La faunule de Mammifères du Crétacé supérieur de Laguna Umayo (Andes péruviennes).» *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (Sc. Terre) 19: 99: 375-408.
- SIMPSON, G. G. (1950): «History of the fauna of Latin America.» *Amer. Scientist* 38: 361-389.
- SIMPSON, G. G. (1969): «South American Mammals.» In: Fittkau et al. eds.: *Biogeography and ecology in South America*. The Hague (Junk publ.): 879-909.
- SIMPSON, G. G. (1980): «*Splendid isolation, the curious history of South American mammals*.» 1 vol., ix + 266 p. New York & London (Yale Univ. Press).
- STORCH, G. (1978): «*Eomanis waldi*, ein Schuppentier aus dem Mittel-Eozän der "Grube Messel" bei Darmstadt (Mammalia: Pholidota).» *Senckenb. Lethaea* 59 (4/6): 503-529.
- TEDFORD, R. H. (1974): «Marsupials and the new paleogeography.» In: C. A. Ross ed: *Paleogeographic provinces and provinciality. Soc. Econ. Paleont. Min. Spec. Publ.* 21: 109-126.
- VAN VALEN, L. (1978): «The beginning of the Age of Mammals.» *Evol. Theory* 4: 45-80.
- VARONA, L. S. (1974): «*Catálogo de los mamíferos vivientes y extinguidos de las Antillas*.» La Habana (Acad. Cienc. Cuba) VIII + 139 p.
- WEBB, S. D. (1976): «Mammal faunal dynamics of the great American interchange.» *Paleobiology* 2 (1): 220-234.
- WEBB, S. D. (1978): «A history of savanna vertebrates in the New World, pt II: South America at the Great Interchange.» *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9: 393-426.