EVOLUCIÓN DE LAS COMUNIDADES DE MAMÍFEROS CONTINENTALES DEL CENOZOICO SUPERIOR DE LA PROVINCIA DE BUENOS AIRES, ARGENTINA

María Teresa ALBERDI 1, Edgardo ORTIZ JAUREGUIZAR 2 y José Luis PRADO 1,3

1 Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. José Gutiérrez Abascal, 2. 28006-Madrid (España).
3 INCUAPA. Facultad Ciencias Sociales. UNC. San Martín 3060. 7400 Olavarría (Argentina)

ABSTRACT

Since the late Miocene, some transcendentally physical and biological events occurred in South America: glaciations; diastrophism and marine transgressions and regressions; marked changes of distribution and quality of the extensive southern plains; geographical connection with North America; the interamerican biotic exchange; the “Late Pleistocene Megafaunal Extinction” and Recent mammal dispersion in South America of North American emigrants. These events modified the landscape and scenery of the continent, and strongly influenced its present status. In this paper, we analyze the evolution of the land mammal diversity in southern South America throughout the late Miocene to the present using the up-to-date record. We have constrained our analysis to the mammals recorded from Buenos Aires province (Argentina). This restriction is due to the fact that they come from the most complete geological and paleontological southern South American mammal-bearing deposits.

Keywords: Mammalia, Late Cenozoic, Argentina, South America.

RESUMEN

En América del Sur tuvieron lugar, desde el Mioceno superior hasta la actualidad, algunos acontecimientos físicos y biológicos transcendentales, como: glaciaci iones; diastrofismo y transgresiones y regresiones marinas; marcados cambios en la distribución de las amplias y variadas planicies australes; conexión geográfica con América del Norte y el consecuente intercambio biótico interamericano; la extinción de los grandes mamíferos en el Pleistoceno superior y una nueva dispersión de los mamíferos inmigrantes de América del Norte, en América del Sur. Estos acontecimientos trajeron consigo una modificación del paisaje en el continente austral e influyeron fuertemente en su estatus actual. En este trabajo, nosotros analizamos la diversidad de los mamíferos terrestres en América del Sur desde el Mioceno superior hasta la actualidad usando el registro conocido actualmente. Hemos restringido este análisis al registro de mamíferos de la provincia de Buenos Aires (Argentina), por ser éste el más completo y desde un punto de vista geológico y paleontológico el mejor conocido de la región austral.

Palabras claves: Mamíferos, Cenozoico superior, Argentina, América del Sur.

INTRODUCCIÓN

El registro de la historia de los mamíferos continentales de América del Sur es uno de los más completos del planeta, sólo superado por aquellos de América del Norte y Europa. Sin embargo, se diferencia marcadamente de ellos por estar principalmente restringido a su porción meridional y, más específicamente, al actual territorio argentino (Patterson y Pascual, 1972). Esta peculiaridad, que en principio parece limitar considerablemente la importancia del registro sudamericano, se torna extremadamente útil cuando, como en este trabajo, se intentan confrontar los cambios en la fauna de mamíferos con las principales modificaciones en las condiciones climático-ambientales. Las razones de estas ventajas comparativas radican fundamentalmente en la peculiar geografía del extremo austral del continente, en su extensión latitudinal y longitudinal, y en su posición geográfica. En efecto, la conjunción de una gran extensión latitudinal, una mucho menor dimensión longitudinal, la cercanía con la Antártida occidental, la existencia de un activo borde de contacto con la placa Pacífica en sentido N-S y la comparativamente escasa distancia existente entre un punto cualquiera del continente y el mar, hace que una modificación del ambiente físico regional se transmita más rápidamente a la biota de la zona austral que a aquella ubicada en las regiones intertropicales del continente (Pascual, 1984; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pascual et al., en

https://doi.org/10.7203/sjp.24085
prensa). De acuerdo con las evidencias disponibles, a lo largo del Terciario, los ambientes propicios para la vida y/o la preservación de los animales, ya sean continentales o marinos, fueron desplazándose de S a N y de O a E (Pascual et al., 1985). Este patrón, vinculado principalmente con el choque entre las placas Sudamericana y Pacífica y la consecuente subducción de esta última, explica por qué en la región pampeana el registro de la historia de los mamíferos comenzó en el Mioceno tardío (Pascual et al., en prensa). Este registro posee características que lo tornan ideal para realizar estudios de evolución faunística: suficiente extensión temporal, escasa diferencia latitudinal y longitudinal entre los yacimientos, adecuado conocimiento de los taxones presentes y un buen control estratigráfico de los mismos (Alberdi et al., 1993).

Por las razones arriba mencionadas, hemos elegido el registro del actual territorio de la provincia de Buenos Aires como modelo para comprender los principales cambios en la evolución de la fauna de mamíferos del extremo austral de América del Sur durante el lapso Mioceno tardío-Actualidad. Más específicamente, los objetivos de este trabajo son: (1) describir el patrón de cambios faunísticos durante dicho lapso; y (2) interpretar este patrón a la luz de las principales modificaciones en el ambiente físico y biológico de los mamíferos continentales.

**MATERIAL Y MÉTODO**

Las unidades de análisis fueron las faunas de las 7 Edades mamífero (South American Land Mammal Ages = SALMAs), reconocidas para el intervalo Mioceno tardío-Pleistoceno tardío en la provincia de Buenos Aires (Chasiquense, Huayquerienense, Montethermosense, Chapaqualense, “Uquiense”, Ensenadense y Lujanense), más su fauna actual (Fig. 1). La lista taxonómica fue tomada de Bondesio et al. (1980) para la SALMA Chasiquense y de Tonni et al. (1992) para las restantes SALMAs. Aunque las SALMAs son unidades biocronológicas no reconocidas formalmente por el Código de Nomenclatura Estratigráfica, es innegable que han provisto un marco temporal adecuado para comprender la evolución de los mamíferos terrestres (Savage, 1962; Pascual et al., 1965; Savage y Russell, 1983; Pascual, 1984; Woodbume, 1987a;b; entre otros).

Desde comienzos de este siglo, diversos autores destacaron la estrecha vinculación entre los cambios climáticos en la composición de la fauna de mamíferos de América del Sur y los eventos físicos que afectaron al paisaje y los ambientes del continente durante el Cenozoico. Más aún, autores como Ameghino (1906), Kraglievich (1934) y Simpson (1940) propusieron representar esta vinculación a partir del agrupamiento de las sucesivas faunas de mamíferos en distintas categorías de nivel jerárquico creciente (e.g., “Fauna”-“Ciclo Faunístico”, sensu Kraglievich, 1934). Más tarde, Ortiz Jaureguiz (1986) y posteriormente Ortiz Jauregui y Pascual (1989) y Pascual y Ortiz Jaureguiz (1990, 1991), analizando las relaciones de similitud entre las faunas reunidas en cada una de las SALMAs Cretácico-Cenozoicas por medio de técnicas de análisis multivariado, propusieron un esquema más complejo y explicativo, integrado por Subciclos, Ciclos, Superciclos y Megaciclos Faunísticos. De acuerdo con estos autores, los Subciclos y Ciclos faunísticos, que representan verdaderos cronogramas (sensu Olson, 1952 y Webb, 1983), estarían principalmente vinculados a cambios físicos de escala regional, en tanto que los Superciclos y Megaciclos Faunísticos estarían básicamente relacionados con cambios físicos de escala global (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pascual et al., en prensa). Esta relación faun-gea parece verse corroborada por recientes estudios de geología secuencial regional (Lagarrata et al., 1990; Bond et al., 1994). Por estas razones, hemos

**Figura 1.** Cuadro de correlaciones estratigráficas del Cenozoico tardío de América del Sur modificado de Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990.

**CICLO FAUNÍSTICO PANARAUCAÑIANO**

El registro de mamíferos terrestres en la provincia de Buenos Aires comenzó con lo Pascual y Bonde-sio (1982) denominaron la “Edad de las Planicies Aus-trales”. Este evento, caracterizado por el desarrollo de amplias y variadas planicies a lo largo de América del Sur, fue consecuencia de los cambios físicos que sucedieron a partir del Mioceno medio en este continente. Hasta ese momento los ambientes propicios para la preservación de los mamíferos continentales estaban prácticamente confinados a la región patagónica (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990). En ese momento, como resultado de la acción de la fase orogénica andina Quecha, los sedimentos con restos de mamíferos terrestres se depositaron principalmente en el Norte y Noroeste de la Patagonia (Bonde-sio et al., 1980; Pascual y Bonde-si, 1982). Desde el punto de vista ambiental esta fase marcó el inicio de la desertización de la región patagónica y promovió un cambio radical en sus comunidades de mamíferos. La mayor parte de los mamíferos precedentes pantsandacrucanos (Ortiz Jaureguizar, 1986), indicadores de bosques subtropicales, pasan a ser extintos, raros o ausentes en las latitudes australes de la Patagonia. En contraposición con esto, se asiste a un incremento de los grupos cursoriales y pastores, registrándose por primera vez en la historia de los mamíferos sudamericanos un predominio de los “ungulados” pastores. Desde un punto de vista zoogeográfico, en ese momento se establecieron las condiciones ambientales conducentes a la diferenciación de los actuales Domí-nios Patagónico y Austral-Cordillerano (sensu Ringuelet, 1961), que de este modo son los primeros de diferenciarse como tales (Pascual et al., en prensa) (Fig. 2).

El desplazamiento hacia el Norte de los ambientes favorables para la preservación de restos de mamíferos aparece también relacionado con marcados cambios eustáticos en el nivel del mar. Esto se visualiza con la amplia transgresión marina (“Mar Paranaense”) que se extendió desde el Norte de la Patagonia al Oeste de Uruguay y el Sur de Paraguay (Camacho, 1967) en tiempos pre-Chasiquenses. La retracción de este mar dio lugar al desarrollo de extensas planicies al Norte de la Patagonia. Este período está representado en la Argentina por cuatro SALMA: Chasiquense, Huayqueriense, Montehermosense y Chapadmalalense, cuyo más completo registro se encuentra en la provincia de Buenos Aires. A pesar de que en estas planicies la mayoría de los mamíferos son cursoriales y pastores (e.g. notoungulados: Xodontodonta y Mesotheriinae; roedores: Dinomyidae y Protobohyriderinae), otros vertebrados indican que existió una diferenciación regional que de algún modo anticipa las actuales regiones biogeográficas (Fig. 2).

Tomando como ejemplo el territorio argentino, su región septentrional mostraba una división entre el Oeste y el Este. En esta última, representada en la actualidad por la región comprendida entre los ríos Paraná y Uruguay, conjuntamente con los mamíferos cursoriales, se registran cocodrilos, tortugas acuáticas y bóvidos, ausentes en la región occidental.

Desde un punto de vista taxonómico en la SAL-MA Chasiquense predominaron los Notoungulata y Cavi-omorpha (Fig. 3). En las restantes SALMA, de este ciclo predominan los Caviomorpha y los Cingulata. Desde un punto de vista trófico los tipos pastores predominaron durante todo el ciclo. Se observa un incremento en la diversidad de los tipos carnívoros en las SALMA, Huayqueriense, Montehermosense y Chapadmalalense. Es interesante destacar el recambio faunístico que se observa en los pastores ya que los Caviomorpha y los Cingulata reemplazaron progresivamente a los Notoungulata a partir de la SALMA Huayqueriense. Los “ungula-dos” quedaron representados solamente a los Litoterna y Notoungulata, a su vez representados sólo por los tipos más cursoriales y pastores de las familias Proterotheriidae y Macrauchenidae para los primeros y Mesotheriidae Mesotheriinae, Xoto-dontidae Xotodonto- nae y Hegetotheriidae Pachyrhizinae para los segundos. Entre los roedores se diferencian formas pastadoras cursoriales de gran tamaño como los Dinomiyidae, Eume-
gamyidae y los Hydrochoeridae Protohydrochoerinae, simpátricos y sincóronicos. En cuanto a los Xenarthra, los Cingulata Dasypodidae y Glyptodontidae alcanzan su máxima diversidad en la SALMA Huayqueriense. En los Pilosa, las formas más terrestres representadas por algunos de los Megatheriidae y Mylodontidae se tornan progresivamente más numerosas, mientras que las formas más escasorurales como los Megatheriidae Nothotheriinae y los Megalonychidae, quedaron restringidas a las zonas más cálidas, húmedas y boscosas, periféricas a la Región Pampeana, en particular a los depósitos de planicie de inundación de la Mesopotamia y del Norte de la Patagonia, en la región del río Negro (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pascual et al., en prensa). Por su parte, los Vermilingua Myrmecophagidae y Cyclopidae se han registrado fundamentalmente en las altas planicies aluviales de la región centro-oeste de Argentina. Se registran por primera vez los Myrmecophagidae en la región Pampeana. Entre los marsupiales, se destaca la disminución en la diversidad de los Cenolestoidea de los cuales sólo persiste en las SALMA8, Chasiquense y Montehermosense, un género avanzado (Pliolestes), de la familia plesiomorfa Cenolestidae (Pascual y Herrera, 1975). Otro aspecto importante es el replazo de los Microbiotherioidea por los Didelphoidea. Estos últimos se tornaron dominantes en el Sur de América del Sur, diferenciándose varios linajes que evolucionaron hacia un tipo carnívoro, siendo los Sparassocynidae un ejemplo paradigmático (Goin, 1991; Reig y Simpson, 1972). Paralelamente este incremento en los Didelphoidea carnívoros está inversamente correlacionado con la declinación de los Borhyaenidae carnívoros, los cuales se extinguieron a finales de este ciclo. Esta declinación fue seguida, sin embargo, por la diferenciación de un tipo muy especializado de Borhyaenoidae, los Thylacosmilidae que paralelizaron a los Felidae “diente de sable” del Hemisferio Norte (Goin y Pascual, 1987). La aparición de estos marsupiales está vinculada con los nuevos ecosistemas del Ciclo Panaraucauciano (Goin y Carlín, 1993). La diferenciación de los Thylacosmilidae involucra un proceso ecológico con los grandes herbívoros pastadores (Goin y Pascual, 1987). Finalmente, una de las más sorprendentes líneas de marsupiales, representada por los Argyrolagidae, diferencia tipos “ricochetales” adaptados a estos nuevos ecosistemas (Simpson, 1970a,b).

**CICLO FAUNÍSTICO PAN-PAMPEANO**

El comienzo de este ciclo está marcado por un cambio en los espacios como resultado de la fase orogénica Diagua, causante de la elevación de las Sierras Pampeanas. Esto tuvo como consecuencia el establecimiento de la división ambiental que se observa actualmente en el Sur de América del Sur; semidesiertos de altura en la región occidental y la húmeda planicie Chacopampeana en la oriental. Biocronológicamente este ciclo está representado por tres SALMA6: “Uquienense”, Ensenadense y Lujanense, más el registro actual (Ortiz Jaureguizar, 1986; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990).

Desde un punto de vista faunístico, el evento más significativo es la llegada masiva de mamíferos inmigrantes provenientes de América del Norte (incluyendo América Central). Este evento, denominado “Gran Intercambio Biótico Americano” (Stehli y Webb, 1985), comienza en el ciclo anterior, en la SALMA Huayqueriense, con la entrada de los primeros colonizadores (i.e. *Cyonacanthus*), pero tiene su mayor manifestación en la SALMA Ensenadense (Tonni et al., 1992). La SALMA “Uquienense”, con la que comienza este ciclo, está reconocida sobre la base de una inferencia teórica y no en un registro incuestionable de mamíferos provenientes de su localidad tipo, Uquia, en el noroeste de la Argentina. En esta fase, las especies del orden de los Perissodactyla, artiodactyla, proboscidea, notoungulata, litopterna, carnívora, rodentia, xenarthra y marsupialia, en descenso en el registro faunístico, aparecen con un enigmático cambio a una mayor frecuencia y diversidad. Un análisis de los caracteres morfológicos e inferencias sobre la importancia funcional que podrían tener los cambios faunísticos, generales y específicos, es esencial para la comprensión del proceso evolutivo y adaptativo en el Cenozoico tardío de la provincia de Buenos Aires (Argentina). En las Edades primarias registradas: CHAS = Chasiquense, HUAY = Huayqueriense, MONT = Montehermosense, CHAP = Chapadmalense, “UQUI” = “Uquienense”, ENSE = Ensenadense, LUJA = Lujanense y ACTU = Actual. En ordenadas los porcentajes de géneros por Ordenes de mamíferos.

Argentina (Pascual et al., 1965). En efecto, los registros procedentes de esta localidad “llenan” el hiato en la evolución de los mamíferos sudamericanos, que Ameghino reconoció entre las faunas provenientes de sus “pisos” Chapadmalalense y Ensenadense en los acantilados costeros del sureste de la provincia de Buenos Aires. Este hiato era muy importante para Ameghino, ya que representaba el límite entre sus “formaciones” Araucana y Pampeana, que autores posteriores utilizaron para señalar el límite Plio-Pleistoceno en Argentina (Pascual y Fidalgo, 1972; Fidalgo et al., 1975; Marshall et al., 1984; Pascual 1984). Ante la imposibilidad de establecer fehacientemente la procedencia estratigráfica de los mamíferos, Tonni et al. (1992) señalaron que los mamíferos uguenses de Uquia debían ser excluidos de dicha SALMA, la cual debería ser caracterizada por los registros de las “formaciones” Barranca de Los Lobos, Vorohuéy y San Andrés (Kraglievich, 1952), que se intercalan entre los sedimentos chapadmalalenses y ensenadenses, en la región costera de la provincia de Buenos Aires. Sobre la base de estas unidades, Cione y Tonni (en prensa) han propuesto el estratotipo del Piso/Edad Marplatense.

Durante este ciclo se produjo un incremento en el número de inmigrantes norteamericanos paralelamente con un descenso en el número de grupos nativos. El incremento en las formas inmigrantes obedece tanto a la aparición de géneros diferenciados en América del Norte, esto es inmigrantes primarios como *Hippidion*, *Tapirus* y *Felis*, como por la diferenciación en América del Sur de grupos nativos pero pertenecientes a familias norteamericanas, estos es “inmigrantes secundarios” como *Stegomastodon* y *Lama* (Marshall et al., 1982; Webb, 1985). Entre los grupos inmigrantes, los que experimentaron una mayor diversificación son los carnívoros y los ungulados. Estos últimos disminuyeron marcadamente desde la SALMA Lujanense hasta la actualidad. Por su parte, los Cricetidos incrementaron notablemente su diversidad. Durante todo el ciclo predominaron los Caviomorpha y Cingulata. Desde un punto de vista trófico persistió el predominio de los tipos pastadores, aunque su diversidad descendió progresivamente desde la SALMA “Uquienes” a la actualidad. En segundo lugar se encontraban los carnívoros. Es notable la caída brusca de los “mixed-feeders” en la actualidad, un lento incremento de los ramoneadores en el lupo “Uquienes”: Lujanense y un fuerte incremento de insectívoros en la fauna actual.

El final del Ciclo Faunístico Pan-pampeano coincide con la extinción de la megafauna pleistocena (véase Martín y Klein, 1984). En este momento, en América del Sur se extinguieron los grandes herbívoros nativos (e.g. Megalonychidae, Mylodontidae, Megatheriidae, Glyptodontidae, Macrochoeridae, Toxodontidae), los descendientes de inmigrantes norteamericanos (e.g. félidos Machairodontinae, Gomphotheriidae, Equidae y los géneros de mayor talla de las familias Ursidae, Camelidae, Cervidae). A continuación, o probablemente antes de finalizar esta extinción, se verifica un nuevo evento inmigratorio desde América del Norte, esta vez protagonizado por tres familias de roedores (Heteromyidae, Geomyidae y Sciuridae), dos especies de Lagomorpha Leporidae y un insectívoros de la familia Soricidae (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990).

El registro que se conoce de este ciclo proviene principalmente de la llanura chacopampeana (Fig. 2). Estas faunas indican que el clima fluctuó marcadamente durante este lapso. Por ejemplo, los mamíferos señalan que las condiciones climáticas a comienzos de este ciclo no habrían sido muy diferentes de las que prevalecieron durante la última parte del ciclo anterior. En efecto, a comienzos del Ciclo Faunístico Pan-pampeano, todavía persisten algunos mamíferos chapadmalalenses indicadores de sabanas cálidas o templado-cálidas. Las evidencias más significativas las aportarían algunos peculiares grupos de marsupiales, como los carnívoros Sparassocynidae y los “ricochetales” Argyrolopidagidae, los Notoungulata Hegetotheriidae y varias formas de roedores.

Por otra parte, la mayoría de los mamíferos intervinieron en el “Gran Intercambio Biótico Americano”, son formas adaptadas a ambientes de sabana, que migraron desde latitudes templadas en el Norte hacia el Sur y en dirección opuesta. Esto presupone la presencia de un corredor continuo de hábitats abiertos (Webb, 1985).

Sin embargo, este corredor de sabanas Plio-pleistocenas no concide con las extensas selvas y bosques tropicales que bloquean actualmente el paso de los organismos de ambientes abiertos entre ambos continentes. Webb (1985) ha sugerido que debieron existir intervalos durante los cuales se desarrollaron corredores de sabanas entre las dos Américas, como consecuencia de las fluctuaciones climáticas globales reconocidas durante el Plioceno y Pleistoceno (véase Frakes, 1979; Shackleton, 1984; Shackleton y Hall, 1984). En efecto, se han documentado fluctuaciones en el nivel del mar durante el Plioceno tardío y el Pleistoceno como consecuencia de los cambios en el volumen global de los casquetes polares (Vail et al., 1977; Southam y Hay, 1981; Summerhayes, 1986). Se han postulado condiciones cálidas en la Antártida alrededor de 3,5 Ma que se correlacionan con un nivel alto del mar en ese momento (Haq et al., 1987). Asimismo, el registro isotópico indica un intervalo frío entre 3,2 y 2,7 Ma coincidente con la expansión del casquete antártico (Weaver, 1973). En suma, estas oscilaciones del nivel del mar soportarían la hipótesis de Webb sobre un corrimiento en mosaico de los ambientes abiertos durante los últimos 2,5 Ma. Por su parte, el registro de mamíferos terrestres evidencia que el corredor de sabanas que atravesaba los trópicos se mantuvo abierto durante gran parte de este ciclo. Las faunas de SALMA Ensenadense representarían el climax de este intercambio. En la provincia de Buenos Aires, los mamíferos indican la alternancia durante este lapso de condiciones cálido-húmedas con frío-áridas o semiáridas (Tonni y Fidalgo, 1982; Tonni et al., 1992). Por su parte, los mamíferos lujaneses indicarían un predominio de las condiciones semiáridas a áridas hasta latitudes medias (Tonni y Fidalgo, 1978, 1982; Tonni y Politis, 1980; Prado et al., 1988). Asimismo este registro señala que las alternancias en las condiciones climáticas ambientales continuaron durante el Holoceno (Politis et al., 1983; Politis, 1984; Salemne, 1983; Tonni, 1985), verificándose una progresiva invasión de elementos brasileños en la actual “Pampa Húmeda”, probablemente siguiendo los ríos que desembocan en el Río de La Plata.
AGRADECIMIENTOS

Los gráficos se deben a J. Arroyo, del Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. Este trabajo se ha realizado en el marco de los proyectos: PB91-0082 de la DGICYT, CII*-CT90-0862 de la CE y el convenio bilateral CSIC-CONICET.

BIBLIOGRÁFÍA


Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicionales de Mar del Plata, 1, 8-37.


Pascual, R. 1984. Late Tertiary mammals of southern South America as indicators of climatic deterioration. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 2, 1-30.


Pascual, R. and Ortiz Ja reguizar, E. 1991. Evolutionary pattern of land mammal faunas during the Late Cretaceous and Paleocene in South America: a comparison with the


*Manuscrito recibido: 18 de febrero, 1994*  
*Manuscrito aceptado: 17 de junio, 1994*