

PALEOBIOGEOGRAFIA Y PALEOECOLOGIA DE LOS MAMIFEROS CONTINENTALES DE AMERICA DEL SUR DURANTE EL CRETACICO TARDIO-PALEOCENO: UNA REVISION

E. Ortiz Jaureguizar *

RESUMEN

El objetivo de este trabajo es reseñar los últimos avances en el conocimiento de la paleobiogeografía y la paleoecología los mamíferos sudamericanos durante el intervalo Cretácico tardío-Paleoceno. Para ello se tomaron en cuenta dos parámetros básicos: 1) riqueza taxonómica; y 2) diversidad trófica, en ambos casos utilizando como unidades de análisis los géneros registrados en las cuatro «Edades-mamífero» (SALMAS) que representan dicho lapso, *i.e.*, Alamitense (Cretácico tardío), Tiupampense (Paleoceno temprano), Itaboraense (Paleoceno medio) y Riochiquense (Paleoceno tardío). A modo de conclusión, cabe destacar que: 1) Durante la SALMA Alamitense la composición faunística de América del Sur fue marcadamente diferente al de los continentes holárticos, debido a la presencia de una fauna compuesta exclusivamente por taxones pretribosfénicos de abolengo jurásico pangeico, aunque presentando en la mayoría de los casos un marcado grado de endemismo. 2) La fauna la SALMA Tiupampense se caracterizó básicamente por la ausencia de la casi totalidad de los grupos pretribosfénicos alamtenses (con la excepción de los «multituberculados» gondwanaterios) y la presencia de una «mezcla» de formas estrechamente vinculadas con América del Norte (*e.g.*, pantodontes) junto con otras propias de América del Sur pero de abolengo holártico (*e.g.*, marsupiales) o gondwánico oriental (*i.e.*, monotremas). 3) El mayor cambio composicional en la fauna de mamíferos de América del Sur se registró entre las SALMAS Alamitense y Tiupampense. 4) A partir de la SALMA Itaboraense la fauna sudamericana muestra nuevamente un carácter francamente endémico, particularidad que distinguirá a las faunas continentales de mamíferos sudamericanos durante la mayor parte del resto del Cenozoico. 5) Es especialmente llamativa la ausencia de xenartros en los sedimentos mamalíferos pre-itaboraienses. 6) El espectro de tipos tróficos se incrementó desde la SALMA Alamitense a la Riochiquense, como consecuencia de la paulatina ocupación de las zonas vacantes luego de la extinción de los dinosaurios y de la aparición de otras nuevas. 7) El «reparto» de los tipos tróficos observado en América del Sur a partir de la SALMA Tiupampense es radicalmente distinto al de los continentes holárticos, ya que los placentarios estuvieron restringidos a las zonas de los herbívoros, en tanto que los marsupiales cubrieron exitosamente aquellas de los carnívoros, insectívoros y rodentiformes. Esto es vincularía con la peculiar historia física del continente sudamericano, signado por prolongados períodos de aislamiento con América del Norte interrumpidos esporádicamente por breves intervalos de conexión.

Palabras clave: *Paleobiogeografía, Paleoecología, Mamíferos, Cretácico tardío, Paleoceno, Edades-mamífero, América del Sur.*

ABSTRACT

The purpose of this paper is to outline the most recent advances in the knowledge of paleobiogeography and paleoecology of the South American continental mammals during the late Cretaceous-Paleocene span. Two basic parameters were considered: (1) taxonomic richness; and (2) trophic diversity. The genera recorded in the four

Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva (LASBE), Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Paseo del Bosque, s/n. (1900) La Plata, República Argentina. E-mail: ortiz@lasbe.org.ar.

* Dirección actual: Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). José Gutiérrez Abascal, n.º 2, 28006 Madrid, España. E-mail: mcnoj90@pinar1.csic.es o mcnoj90@161.111.10.16.

«land-mammal Ages» (SALMAs) that represent the late Cretaceous-Paleocene span, *i.e.*, Alamitian (late Cretaceous), Tiupampian (early Paleocene), Itaboraian (middle Paleocene), and Riochican (late Paleocene), were used as analytical units. As conclusion, is possible to point out that: 1) During the Alamitian SALMA the faunistic composition of South America was markedly different of that of the holarctic continents, due to the exclusive presence of pre-tribosphenic taxa of pangeic jurassic ancestry, although mostly showing a marked degree of endemism. 2) The tiupampian fauna was basically characterized by the absence of most of the alamitian pre-tribosphenic groups (except the gondwanatherian «multituberculates») and by the presence of a «mix» of taxa with narrow relationships with North America (*e.g.*, pantodonts) in association with other proper of South America but with holarctic (*e.g.*, marsupials) or eastern gondwanic ancestry (*i.e.*, monotremes). 3) The most marked compositional change in the South American mammal fauna was recorded between the Alamitian and Tiupampian SALMAs. 4) Beginning to the Itaboraian SALMA, the South American mammal fauna newly shows a marked endemic character that will distinguish all the continental mammal faunas throughout the rest of the Cenozoic. 5) The absence of xenarthrans in the pre-itaboraian mammal-bearing sediments is particularly surprising. 6) The diversity of trophic types increases from Alamitian to Riochican SALMAs, because of the progressive occupation of the empty adaptive zones after the dinosaurs extinction, and the opening of new ones. 7) The «cast» of the trophic types observed in South America beginning with the Tiupampian SALMA is radically different to that recorded in the holarctic continents. The placental are restricted to the herbivorous adaptive zones, while marsupials successfully fill those of the carnivorous, insectivorous, and rodentiform ones. This South American distribution of trophic types would be related with the peculiar physical history of the continent, characterized by vast intervals of isolation with North America, sporadically interrupted by short lapses of intercontinental connection.

Keywords: *Paleobiogeography, Paleocology, Mammals, Late Cretaceous, Paleocene, Land-mammal Ages, South America.*

Introducción

La Era Cenozoica, iniciada hace 65,6 millones de años, es conocida como la «Edad de los mamíferos». Aunque los registros más antiguos se remontan a fines del Triásico, es sólo a comienzos del Cenozoico cuando los mamíferos comienzan a tornarse dominantes en las comunidades de vertebrados continentales. Este predominio, visualizado en aspectos tan disímiles como la diversidad taxonómica, el rango de tamaños corporales y, probablemente, la diversidad de los hábitats ocupados, tiene sus orígenes en la notable radiación adaptativa producida en el lapso Cretácico tardío-Paleoceno (aproximadamente entre los 75 y los 57,5 Ma). Puesto que durante este intervalo se originó más de un tercio de los órdenes cenozoicos conocidos, el estudio de este momento del tiempo se torna crucial para comprender más claramente los aspectos vinculados con el origen y la evolución de los mamíferos modernos (Krause, 1984).

Aunque estratos continentales que abarquen el intervalo Cretácico tardío-Paleoceno se han registrado en diferentes regiones del planeta, las áreas en las que se han reconocido secuencias más o menos continuas son sumamente escasas. En el caso particular de América del Sur, existe un importante hiato de unos 7 millones de años entre la más tardía fauna cretácica y la más temprana del Paleoceno (fig. 1).

Esta deficiencia en el registro, que ha impedido realizar una precisa evaluación de lo acontecido durante la transición Cretácico-Paleoceno, no ha sido sin embargo un obstáculo para conocer los lineamientos mayores de la evolución de la fauna durante este crucial intervalo. Así, de la mano de nuevos e impactantes descubrimientos, en la última década nuestro conocimiento de los orígenes y la temprana radiación de los mamíferos sudamericanos se ha incrementado notablemente, permitiéndonos contrastar empíricamente previas hipótesis y abriéndonos nuevos e inexplorados caminos de investigación. En este contexto, el objetivo de este trabajo es reseñar los últimos avances en el conocimiento de la biogeografía histórica y la paleoecología de los mamíferos sudamericanos durante el lapso Cretácico tardío-Paleoceno.

Criterios y Metodología

Los mamíferos continentales han demostrado ser las herramientas más útiles para reconocer y secuenciar los eventos geobióticos del Cenozoico sudamericano (*e.g.*, Pascual *et al.*, 1965; Pascual y Odreman Rivas, 1973; Marshall *et al.*, 1983, 1984; Pascual, 1984a, b; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990). Con este fin, se propuso un esquema temporal de validez continental sustentado en las denomi-

TIEMPO (Ma)	CRONOESTRATIGRAFIA		BIOCRONOLOGIA		CICLOS FAUNISTICOS SUDAMERICANOS	TIEMPO (Ma)
	SISTEMA	SERIE	NALMA	SALMA		
60-65	T E R C I A R I O	E O C E N O	CLA	RIO	EOPATAGONIANO	60-65
			TIF	ITA	COCHABAMBIANO	
			TOR	TIU(2)		
			PUE			
			LAN			
70-75	C	T	JUD (1)	ALA	SOMUNCURIANO	70-75
			AQU			
80-115	R E D I O	T E M P R A N O	PAL			80-115
					"AMA"	

Fig. 1.—Escala temporal absoluta (en Ma), cronoestratigrafía, biocronología (América del Norte y del Sur) y Ciclos Faunísticos sudamericanos durante el lapso Cretácico-Paleoceno (modificado de Ortiz Jaureguizar y Pascual, 1989). Referencias: Ma = millones de años; NALMA = «Edades-mamífero» norteamericanas; SALMA = «Edades-mamífero» sudamericanas; PAL = Paluxian; AQU = Aquilan; JUD = Judit-hian; LAN = Lancian; PUE = Puercan; TOR = Torrejonian; TIF = Tifanian; CLA = Clarforkian; «AMA» = «Amarguense»; ALA = Alamitense; TIU = Tiupampense; ITA = Itaboraiense; RIO = Riochiquense; 1) incluye el «Edmontonian»; 2) incluyendo la «SALMA Peligrense» (*sensu Bonaparte et al., 1993*).

nadas «Edades-mamífero» (SALMAS) (Savage, 1962; Pascual *et al., op. cit.*; Tedford, 1970; Simpson, 1971; Woodburne, 1977; Rose, 1981; Savage y Russel, 1983), que se definen como asociaciones únicas de taxones que se infiere han coexistido durante un intervalo restringido del tiempo geológico. Se reconocen por el estado evolutivo de los taxones que la integran, por las primeras y/o últimas apariciones en el registro, y por los cambios en las asociaciones a través del tiempo. Para el lapso Cretácico tardío-Paleoceno han sido reconocidas 4 SALMAS (fig. 1): Alamitense (Cretácico tardío); Tiupampense (Paleoceno temprano); Itaboraiense (Paleoceno medio); y Riochiquense (Paleoceno tardío).

Para representar gráficamente los cambios faunísti-

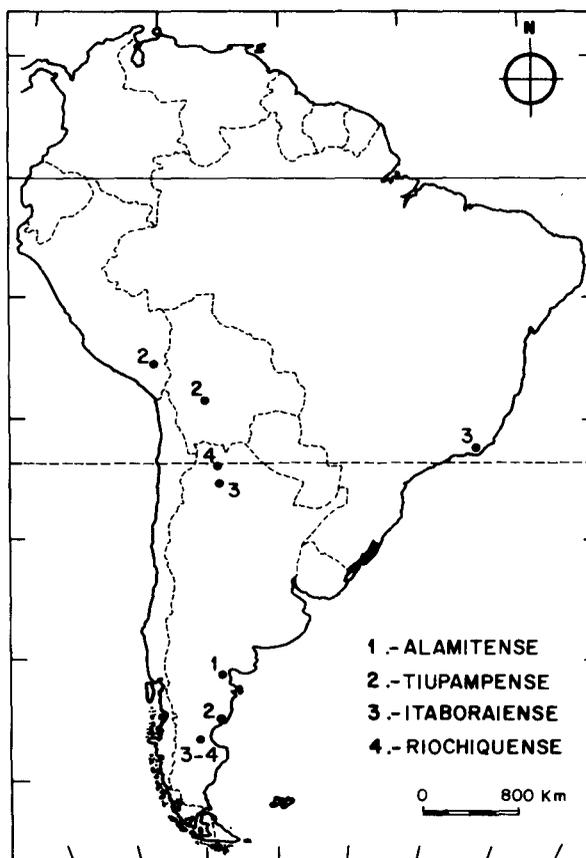


Fig. 2.—Principales localidades mamíferas sudamericanas del lapso Cretácico tardío-Paleoceno.

cos ocurridos en el lapso analizado, se tomaron en cuenta dos parámetros: 1) riqueza taxonómica; y 2) diversidad trófica. En el primer caso, los géneros registrados fueron agrupados a nivel de grandes grupos (órdenes o categorías mayores, véase tabla 1) ya que a ese nivel se registran los menores cambios en el intervalo. En el segundo, se determinaron 8 tipos tróficos sobre la base de la morfología dentaria: a) mirme-cófago-termitófagos (M-T); b) insectívoros (INS); c) frugívoros (FRU); d) omnívoros (OMN); e) ramoneadores (RAM); f) «mixed-feeders» (MIX) (*i.e.*, formas que pueden alimentarse tanto de hojas y brotes como de pasto); y g) carnívoros (CAR). En ambos casos, los datos fueron tomados de Bond *et al.* (en prensa) y Pascual *et al.* (en prensa).

Geología y Geografía Física de América del Sur durante el Cretácico tardío-Paleoceno

Una característica notable del registro fósil de los mamíferos sudamericanos es que se halla fundamentalmente restringido al extremo austral del con-

Tabla 1.—Distribución biocronológica de los mamíferos continentales sudamericanos durante el lapso Cretácico tardío-Paleoceno.

SALMAS	Taxones									
	TRI	MUL	SYM	EUP	MON	DID (a)	MIC (a)	POL (a)	SPA (a)	PER (b)
Alamitense	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
Tiupampense	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1
Itaboraiense	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
Riochiquense	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
	GAS (c)	CIN (d)	PRO	PAN	CON	NOT	LIT	NOP	AST	XEN
Alamitense	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tiupampense	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
Itaboraiense	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1
Riochiquense	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0

Referencias: TRI = Triconodontes; MUL = Multituberculados; SYM = Simetrodontes; EUP = Eupantoterios; MON = Monotremas; DID = Didelfimorfios; MIC = Microbioterios; POL = Polidolopimorfios; SPA = Sparasodontos; PER = Peradéctidos; GAS = Gashtérnidos; CIN = Cingulados; PRO = «Proteuterios»; PAN = Pantodontos; CON = «Condilartros» (incluyendo a los Peligrotéridos, *sensu* Bonaparte *et al.*, 1993); NOT = Notoungulados; LIT = Litopternos; NOP = Notopternos; AST = Astrapoteros; XEN = Xenungulados; (a) Marsupiales; (b) Marsupiales *incertae sedis*; (c) ¿Marsupiales?; (d) Xenartros; 1 = Presente; 0 = Ausente.

tinente, más precisamente a la Patagonia y las áreas ubicadas inmediatamente al norte de la misma (véase Marshall *et al.*, 1983, 1984). En el caso del lapso Cretácico tardío-Paleoceno, los sedimentos continentales portadores de mamíferos extra-patagónicos se encuentran en Bolivia, Perú, Brasil y el NO de Argentina (fig. 2). Sin embargo, es en Patagonia donde se halla una secuencia casi completa de este lapso (fig. 2), por lo que el grueso de la información geológico-geográfica se circunscribirá a dicha región.

Desde el Cretácico tardío al Paleoceno, los ambientes físicos evolucionaron en América del Sur en un contexto de relativo aislamiento y estabilidad tectónica, mientras el continente se alejaba más y más de Africa (Bond *et al.*, en prensa). Durante el lapso Maastrichtiano-Daniano, profundas intrusiones marinas ocuparon gran parte de la Patagonia y el sur de la actual región cuyana, al tiempo que otra extensa transgresión ingresó al continente por la cuenca del Salado, extendiéndose en la zona actualmente ocupada por la Llanura Pampeana y alcanzando incluso latitudes tan bajas como los 13° S en los actuales territorios de Bolivia y Perú (fig. 3). Estos extensos mares epicontinentales separaron casi completamente las zonas septentrionales y meridionales del continente sudamericano, llegando en su región austral a diferenciar extensos territorios insulares o *cuasi* insulares.

A finales del Daniano se produjo una progresiva regresión del mar, no exenta de periódicos aunque cada vez menos importantes avances marinos. En Patagonia el relieve fue escaso dado el predominio

de un régimen tectónico suave, y la mayoría de las áreas ocupadas precedentemente por el mar fueron reemplazadas por extensas planicies loésicas y grandes lagos (Uliana y Biddle, 1988). A medida que se asciende en la columna estratigráfica del Paleoceno en Patagonia, los sedimentos aluviales, lacustres y fluviales comienzan a alternarse con sedimentos piroclásticos que muestran marcados procesos edáficos. Finalmente, estos sedimentos son reemplazados por las tobas y cenizas finas del Grupo Sarmiento, que caracterizarán en Patagonia el lapso comprendido entre el Eoceno y el Mioceno medio (véase Andreis, 1972; Spalletti y Mazzoni, 1979).

Fuera del ámbito patagónico, los sedimentos mamíferos tiupampenses que se superponen a la ingresión Maastrichtiano-Daniano en Bolivia y Perú son epiclásticos, indicadores de planicies de inundación y escaso relieve (véase Suárez Soruco, 1991). Por su parte, los sedimentos itaboraienses de Brasil provienen de una cuenca calcárea constituida por varios tipos de calizas finamente estratificadas. Estas calizas están recortadas por fisuras de disolución, rellenadas por arcillas portadoras de los vertebrados itaboraienses (Brito *et al.*, 1972; Rodríguez Francisco y Souza Cunha, 1978; Muizón y Brito, 1993). Finalmente, los sedimentos de la Formación Río Loro, asignados a la Edad-mamífero Itaboraiense por Pascual *et al.* (en prensa), también poseen un origen epiclástico. El nivel fosilífero está compuesto por limolitas arenosas, con algunas concreciones calcáreas y de magnesio (Soria y Powell, 1982).

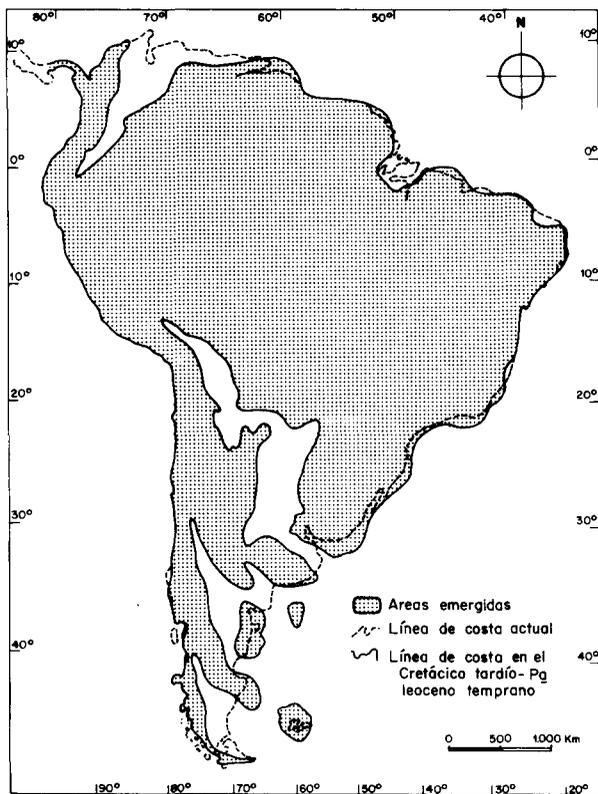


Fig. 3.—Principales áreas sudamericanas afectadas por las incursiones marinas del lapso Maastrichtiano-Daniano (basado en Pascual *et al.*, en prensa).

El patrón de cambios faunísticos durante el Cretácico tardío-Paleoceno

Hasta la fecha, los más antiguos restos óseos de un mamífero sudamericano provienen de sedimentos aflorantes al noroeste de la Patagonia y referidos al Cretácico temprano (SALMA «Amarguense», fig. 1). Los mismos han sido asignados a la especie *Vincelestes neuquenianus* Bonaparte, 1986, perteneciente a una familia endémica del extinto y cosmopolita orden mesozoico Eupantotheria (véase Lillegraven *et al.*, 1979; Bonaparte, 1986; Bonaparte y Rougier, 1987; Rougier *et al.*, 1992). Sin embargo, por tratarse de un único taxon su aporte al problema faunístico que nos ocupa es limitado. En este sentido, la presencia de un eupantoterio en el Cretácico temprano de América del Sur permite inferir que ya en ese momento existió alguna suerte de aislamiento continental, lo cual habría permitido no sólo la diferenciación de formas avanzadas como *Vincelestes*, sino la supervivencia de grupos de amplia distribución continental durante el Jurásico (Ortiz Jaureguizar y Pascual, 1989).

La única asociación incuestionada de mamíferos

del Cretácico tardío de América del Sur proviene de sedimentos aflorantes en el noreste de la Patagonia (figs. 1 y 2), biocronológicamente asignados a la SALMA Alamitense (Ortiz Jaureguizar y Pascual, 1989). Esta fauna se caracteriza por poseer una composición marcadamente diferente no sólo de aquella de las SALMAS más o menos contemporáneas de América del Norte (fig. 1) sino también de cualquiera de las subsiguientes SALMAS de América del Sur (véase Bonaparte, 1990; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1992; Pascual *et al.*, en prensa). En efecto, la fauna alamitense está compuesta exclusivamente por triconodontes, multituberculados, simetrodontes y eupantoterios, órdenes cuyos molares no alcanzan el estado tribosfénico. Si bien estos grupos son conocidos básicamente por su registro laurásico durante el Jurásico tardío (véase Lillegraven *et al.*, 1979), la mayoría de los géneros registrados pertenece a familias endémicas de América del Sur (Bonaparte, 1987, 1990).

Desde un punto de vista taxonómico la fauna alamitense se halla dominada por los simetrodontes, siguiéndoles en importancia los eupantoterios (fig. 4a). Esta composición taxonómica es marcadamente diferente a la registrada en ese mismo momento en los continentes holárticos (fig. 1), donde estos mamíferos representaban aproximadamente el 30 % de los géneros conocidos (Bonaparte, 1990). Con la única excepción de los multituberculados, estos grupos se habían extinguido o se hallaban en vías de hacerlo en América del Norte, probablemente debido a la competencia con los más evolucionados marsupiales y placentarios. La persistencia de grupos de abolengo jurásico pangeico en el Cretácico tardío sudamericano fue explicada como la resultante de un prolongado intervalo de aislamiento geográfico, hipótesis reforzada por el elevado grado de endemismo observado (Bonaparte, 1990; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1991).

Desde un punto de vista trófico predominan los tipos insectívoros, seguidos por los frugívoros (fig. 4b). Este patrón es similar al observado en las faunas coetáneas de América del Norte, donde también predominan las formas insectívoras (Bonaparte, 1990). Si se compara esta distribución de tipos tróficos con las registradas durante el Paleoceno, se observa una restricción en la diversidad durante el Cretácico, probablemente como consecuencia de la acción inhibitoria de los dinosaurios. Esta característica se refuerza si se consideran los tamaños corporales, ya que también allí los dinosaurios habrían impedido a los mamíferos «salir» de los tamaños menores (véase Archibald, 1983).

La asociación faunística que representa al Paleoceno temprano proviene de sedimentos expuestos en Perú, Bolivia y la región centro-este de la Pata-

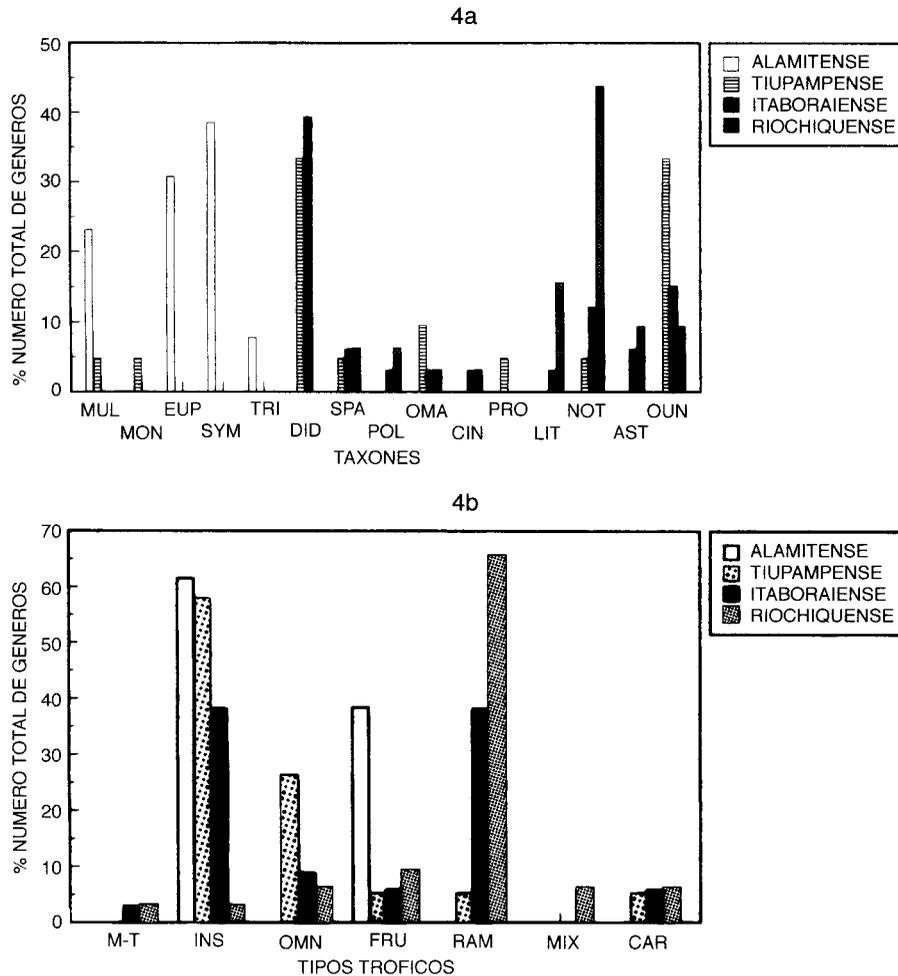


Fig. 4.—Cambios en la riqueza taxonómica a) y en la diversidad trófica b) de los mamíferos continentales sudamericanos durante el lapso Cretácico tardío-Paleoceno. Referencias: OMA = otros marsupiales; OUN = otros «ungulados» sudamericanos; M-T = mirmecófago-termitófagos; INS = insectívoros; OMN = omnívoros; FRU = frugívoros; RAM = ramoneadores; MIX = «mixed-feeders»; CAR = carnívoros. Para las restantes referencias, véase la tabla 1.

gonia (fig. 2), biocronológicamente asignados a la SALMA Tiupampense (Ortiz Jaureguizar y Pascual, 1989; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990, 1991, 1992; Pascual *et al.*, en prensa). Si bien se han propuesto interpretaciones algo diferentes, en las que se postula que la fauna del «Banco Negro inferior» (Patagonia) es ligeramente más moderna que la de Bolivia (Bonaparte *et al.*, 1993; Muizon y Brito, 1993), las mismas tienen similar grado de corroboración que las seguidas en este trabajo, ya que el mismo conjunto de datos es analizado con criterios valorativos diferentes. En este sentido, mientras Pascual y Ortiz Jaureguizar (*op. cit.*) piensan que las diferencias son de índole biogeográfica, Bonaparte *et al.* (*op. cit.*) y Muizon y Brito (*op. cit.*) estiman que las mismas indican diferencias temporales. Sea cual sea la interpretación finalmente correcta, a

los efectos de la presente revisión estas diferencias pueden obviarse, ya que todos los autores concuerdan en que estas faunas representan el Paleoceno temprano.

La fauna de la SALMA Tiupampense posee, como la alamitense, un aspecto único a pesar de estar integrada por taxones diferentes. Entre sus características más destacables cabe señalar: 1) la ausencia de familias comunes con la precedente SALMA Alamitense; 2) la casi completa ausencia de grupos pretribosfénicos (con la sola excepción de los gondwanaterios de la familia Sudamericidae en Patagonia); 3) la presencia (en Patagonia) del primer y hasta el momento único ornotorínquido no australiano (*Monotrematum sudamericanum* Pascual *et al.*, 1992b); 4) la ausencia de xenartros; y 5) la coexistencia de mamíferos estrechamente vin-

culados con formas norteamericanas (*e.g.*, «proteuterios», pantodontes) conjuntamente con otros ya exclusivos de América del Sur (*e.g.*, notoungulados, marsupiales borhienoideos) (véase Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990, 1991, 1992; Pascual *et al.*, 1992a, b, en prensa).

Desde un punto de vista taxonómico predominan los marsupiales didelfimorfios, seguidos en importancia por los «condilartros» (fig. 4a). Desde un punto de vista trófico se mantiene el predominio de los tipos insectívoros, seguidos por los omnívoros. Este último tipo, junto con los ramoneadores y carnívoros, se registra por primera vez en esta SALMA (fig. 4b). Esta mayor diversidad de tipos tróficos se observa asimismo en América del Norte durante las primeras «Edades-mamífero» (NALMAs) del Cenozoico, *i.e.*, Puercan y Torrejonian (fig. 1), donde también predominan los insectívoros (Archibald, 1983). Paralelamente se observa en ambos continentes un incremento en el tamaño corporal. Es probable que ambos fenómenos estén asociados con la ocupación de zonas adaptativas (*sensu* Van Valen, 1971) nuevas o dejadas vacantes luego de la extinción de los dinosaurios.

La muy escasa similitud existente entre las faunas de las SALMAs Tiupampense y Alamitense (un único orden en común, tabla 1, y ninguna familia compartida), esto es, entre el Cretácico tardío y el Paleoceno temprano, es una de las características que más marcadamente diferencia a América del Sur durante este intervalo. En efecto, mientras en América del Norte (y por extensión en los restantes continentes holárticos) hay una paulatina y gradual transición entre ambos períodos, en el continente sudamericano este cambio es muy drástico (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1992), aun tomando en consideración la existencia de un pronunciado hiato entre ambas SALMAs (fig. 1). Esto se pone claramente de manifiesto al considerar que ninguna de las familias alamtenses se registra en la subsiguiente SALMA Tiupampense, en tanto que de las 17 familias registradas en la primera NALMA del Terciario norteamericano (*i.e.*, Puercan, fig. 1), 13 se hallaban presentes en la última del Cretácico (*i.e.*, Lancian, fig. 1) y 7 en la inmediatamente precedente NALMA Judithian, cronológicamente correlacionable con la SALMA Alamitense (fig. 1; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1991).

Las asociaciones faunísticas que representan al Paleoceno medio provienen de sedimentos aflorantes en Brasil y Argentina, en este último caso tanto en el noroeste del país como en la zona centro-este de la Patagonia (fig. 2). Desde un punto de vista biocronológico han sido asignadas a la SALMA Itaboraiense (fig. 1). Por su parte, las asociaciones que representan al Paleoceno tardío provienen sólo del

territorio argentino, registrándose tanto en el noroeste del país como en la zona centro-este de la Patagonia (fig. 2). Han sido asignadas a la SALMA Riochiquense (fig. 1). Estas asociaciones muestran un elevado grado de identidad taxonómica, hecho que posibilitó su reunión en un mismo Ciclo Faunístico, denominado Eopatagoniano (Ortiz Jaureguizar, 1986; Ortiz Jaureguizar y Pascual, 1989; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990, 1991, 1992). Durante el tiempo abarcado por estas SALMAs, la fauna sudamericana muestra una evidente «modernización», debida a que: 1) la diversificación regional básica había sido alcanzada, al menos a nivel de órdenes (tabla 1); y 2) se había producido la extinción de los gondwanaterios, los ornitorrínquidos y la totalidad de los placentarios estrechamente vinculados con las formas norteamericanas (tabla 1; véase también Pascual *et al.*, 1985; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990, 1991, 1992). En otras palabras, se evidencia ya el carácter francamente endémico de los mamíferos sudamericanos, hecho que distinguirá al continente durante la mayor parte del Cenozoico.

Desde un punto de vista taxonómico, durante la SALMA Itaboraiense predominan los marsupiales didelfimorfios, siguiéndoles en importancia diversos grupos de «ungulados» sudamericanos. Por su parte, en la SALMA Riochiquense predominan los notoungulados, siguiéndoles los litopternos (fig. 4a). Desde un punto de vista trófico, en la SALMA Itaboraiense predominan los tipos insectívoros y los ramoneadores. En la Riochiquense los ramoneadores incrementan su importancia relativa, en tanto que los insectívoros muestran un cambio opuesto (fig. 4b). En esta SALMA se destaca la primera aparición de los «mixed-feeders», lo que señala que a partir de ese momento se instala el patrón de distribución de tipos tróficos que caracterizará una buena parte del Eógeno sudamericano, asociado con un predominio general de los bosques pero con un constante incremento de los ambientes abiertos (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, en prensa).

Es llamativo que la primera aparición de los «mixed-feeders» se produzca precisamente cuando comienzan a registrarse sedimentos piroclásticos en Patagonia. Una de las cuestiones que más ha sorprendido a los paleontólogos es la temprana aparición en América del Sur de mamíferos con dientes protohypsodontes y/o euhypsodontes (véase Patterson y Pascual, 1972). De acuerdo con las ideas vigentes, el desarrollo de este tipo de dientes en los mamíferos holárticos ha sido vinculado con la diferenciación y expansión de las gramíneas en el Mioceno (véase Stebbins, 1981). En esta hipótesis, la aparición y diversificación de grupos con dientes de

corona elevada es una respuesta al desgaste sufrido al procesar mecánicamente un alimento con un alto contenido de fitolitos silíceos en sus tejidos. Por consiguiente, la aparición tan temprana de grupos protohypsodontes en América del Sur podría ser interpretada como resultado de la también temprana diferenciación de las gramíneas en el continente.

Sin embargo, la temprana aparición de grupos con molares de corona elevada puede ser explicada por otra hipótesis. En efecto, se ha señalado que el aumento en la altura de la corona dentaria podría ser una respuesta a la ingestión de sustancias abrasivas depositadas sobre los vegetales, o que se hallan en el suelo y son incorporadas cuando el animal corta o arranca su alimento (Janis, 1988). Un ejemplo típico de este tipo de sustancias abrasivas son las cenizas volcánicas, precisamente el elemento nuevo que se incorpora a los sedimentos patagónicos riochiquenses. Consecuentemente, podría interpretarse que la presencia en el Paleoceno tardío de Patagonia de grupos con dientes protohypsodontes es una respuesta al contenido cada vez mayor de elementos piroclásticos en el ambiente. Esta hipótesis parece reforzarse si se toma en cuenta que cuando en el Paleoceno tardío y el Eoceno encontramos sedimentos mamíferos coetáneos en y fuera de Patagonia, los sedimentos patagónicos son de naturaleza piroclástica y portan mamíferos con dientes de corona elevada, en tanto que los extrapatagónicos son epiclásticos y albergan mamíferos con dientes de corona baja (véase Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990 y la fig. 2).

Evolución y Biogeografía durante el Cretácico tardío-Paleoceno

Desde hace muchos años, el problema del origen e integración de la fauna de mamíferos de América del Sur ha concitado la atención de los paleontólogos. Esto ha sido influido por el carácter singular de sus mamíferos, la mayoría de los cuales sólo han sido registrados en ese continente. A su vez, esa singularidad es la consecuencia de la peculiar historia física de América del Sur, signada por prolongados períodos de aislamiento interrumpidos por breves pero significativos momentos de conexión intercontinental (para una síntesis, véase Pascual *et al.*, en prensa).

Antes del descubrimiento de las faunas del Paleoceno temprano y del Cretácico tardío, el problema de la integración de la fauna sudamericana se circunscribía a tres «stocks» básicos: marsupiales, xenartros y «ungulados» (*i.e.*, «condilartros»), litopternos, notopternos, notoungulados, astrapoteros, piroterios y xenungulados). Sin embargo, el hallaz-

go de estas dos faunas ha introducido nuevas cuestiones al problema del origen y evolución de los mamíferos sudamericanos. Esto se fundamenta en tres razones: 1) la adición de grupos antes desconocidos (*e.g.*, eupantoterios, monotremas, «proteuterios»); 2) la ausencia de grupos que se suponía debían haber estado presentes antes del Paleoceno medio (*i.e.*, xenartros); y 3) la peculiar «mezcla» en el Paleoceno temprano de formas con un disímil grado evolutivo y con un singular «reparto» de los papeles tróficos (*e.g.*, los marsupiales diferenciados en insectívoros, insectívoro-frugívoros y carnívoros, y los placentarios en herbívoros y, parcialmente, en omnívoro-carnívoros).

La adición al registro sudamericano de grupos antes desconocidos está íntimamente relacionada con los hallazgos de las faunas almitense y tiupampense. En cuanto a la primera, se señaló que sus integrantes pertenecían mayoritariamente a familias endémicas de órdenes amplia y fundamentalmente distribuidos en Laurasia durante el Jurásico. Consecuentemente, su inesperada persistencia durante el Cretácico tardío en América del Sur se interpretó como el producto de un prolongado aislamiento continental. Por su parte, entre los grupos tiupampenses previamente insospechados, sin duda el hallazgo de un monotrema es, con mucho, el más sorprendente. Brevemente, la presencia de estos mamíferos en la Patagonia durante la SALMA Tiupampense y su ausencia en la precedente SALMA Almitense puede responder a dos causas: 1) una deficiencia en el registro; o 2) una migración postalmitense a partir de Antártida-Australia (Pascual *et al.*, 1992a, b; Flannery *et al.*, 1995). Sea cual fuese la hipótesis falsada, es innegable que la presencia de monotremas en el Paleoceno temprano, así como la de otros animales y vegetales de abo-lengo gondwánico oriental, indica claramente que en ese momento aun persistían fuertes conexiones entre la porción austral de América del Sur y la Antártida. Estas características llevaron a Pascual *et al.* (1992b, en prensa) a sostener la validez conceptual de la «Provincia Zoogeográfica Weddelliana» propuesta por Zinsmeister (1979, 1982) y Case (1988), la cual reflejaría la presencia de grupos comunes en la región comprendida por el extremo austral de América del Sur, la Antártida occidental, Nueva Zelandia y las regiones costeras al este del cratón antártico-australiano, todas ellas partes contiguas de Gondwana oriental (fig. 5).

Con respecto a los marsupiales, existía una intensa discusión sobre su lugar de origen. Así, mientras algunos autores sostenían que se habrían originado en América del Norte, otros sustentaban un origen en América del Sur, en Australia, en la Antártida o en algún sitio en la «guirnalda» conformada por

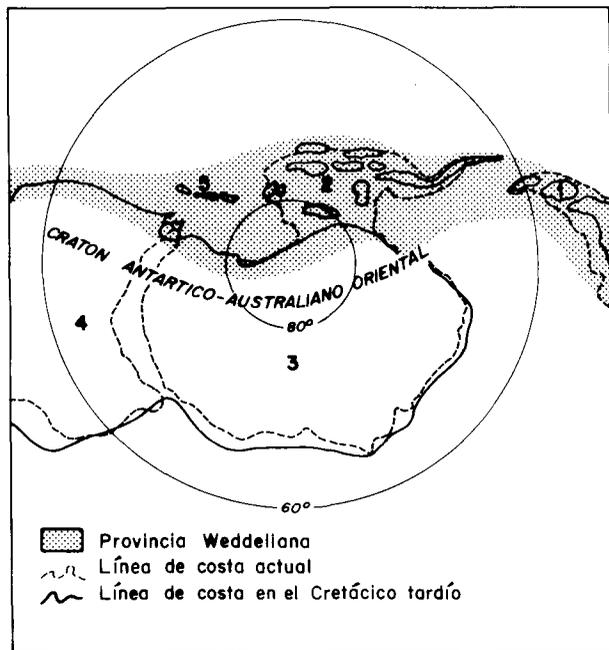


Fig. 5.—Extensión hipotética de la Provincia Zoogeográfica Weddelliana (Cretácico tardío-Paleoceno temprano). Modificado de Pascual *et al.*, 1992b).
1 = Sudamérica austral; 2 = Antártida oriental; 3 = Cratón antártico; 4 = Australia; 5 = Nueva Zelanda.

estos cuatro continentes (véase Hoffstetter, 1970; Simpson, 1978, 1980; Reig, 1981). Actualmente y sobre la base tanto de los hallazgos de los más antiguos marsupiales conocidos en el Cretácico medio de América del Norte (Cifelli y Eaton, 1987) como de la elevada diversidad alcanzada por los marsupiales en la SALMA Tiupampense, Pascual y Ortiz Jaureguizar (1992) sugirieron que la radiación adaptativa y taxonómica de los marsupiales sudamericanos se realizó *in situ* a partir de una cepa generalizada proveniente de América del Norte. Asimismo, señalaron que tal diversidad era compatible con la idea de que los marsupiales migraron hacia América del Sur antes que los placentarios. Esta hipótesis se sustenta en el hecho de que en América del Norte, donde ambos grupos coexistieron, no se produjo una diversificación comparable puesto que los marsupiales disminuyeron su diversidad luego del Cretácico. A similar conclusión arribó Muizón (1991), aunque en el caso de los marsupiales supuso el arribo sucesivo de dos o tres cepas con distinto grado de diferenciación.

En cuanto a los xenartros, se suponía que podrían haberse originado a partir de antecesores desconocidos en América Central (en esos tiempos geográfica y faunísticamente integrante de América del Norte), en Asia, en América del Sur, o en alguno de los continentes derivados de la fragmentación de Gond-

wana, probablemente Africa o Antártida (véase McKenna, 1975; Simpson, 1978, 1980; Reig, 1981; Muizón, 1991). Cualquiera que fuese la región de origen, existía un acuerdo implícito en que por el avanzado grado de diversificación observado en el primer fósil conocido (un dasipódido de la SALMA Itaboraiense) cuanto por la enorme importancia que tuvieron en las faunas subsiguientes, los xenartros debían formar parte del «stock» presente en los inicios del Cenozoico. Sin embargo, hasta el momento ningún xenartro ha sido registrado en las faunas pre-itaboraienses. Esto no ha hecho más que acrecentar la incertidumbre sobre el lugar de origen y las relaciones filogenéticas de estos mamíferos. Sobre la base de ciertas características dentarias y esqueletarias de los xenartros, recientemente Pascual y Ortiz Jaureguizar (1991) sugirieron la posibilidad de que estos mamíferos hayan compartido un antecesor común con los gondwanaterios o con algún monotrema gondwánico.

En lo que respecta a los «ungulados», parece existir consenso acerca de que se originaron en América del Norte (véase Simpson, 1978, 1980). Sin embargo, dos aspectos se mantienen aún en debate: 1) si hubo una o varias inmigraciones; y 2) si todos los grupos de «ungulados» se diferenciaron en aquel continente antes de su arribo a América del Sur, o si ciertos grupos responden a procesos cladogenéticos locales a partir de un «stock» invasor norteamericano (véase Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1991; Muizón, 1991). Independientemente de cual de estas ideas resulte falsada, es evidente que el registro de los «ungulados» tiupampenses muestra que los grupos que participaron en la radiación de las formas sudamericanas autóctonas fueron más numerosos y variados de lo supuesto previamente (*e.g.*, pantodontes, «condilartros» mioclaeninos; véase Muizón, 1991; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1991). Para Muizón (*op. cit.*) algunos de estos «ungulados» (*i.e.*, pantodontes), así como los «proteuterios», se extinguieron en la SALMA Tiupampense sin dejar descendencia, en tanto que Pascual y Ortiz Jaureguizar (1991) plantearon la posibilidad de que estos mismos grupos hayan dado origen a formas más tardías, registradas (*e.g.*, los pantodontes a los notopternos notonicópidos del Paleoceno medio) o no («proteuterios»).

Por último, y como se mencionó precedentemente, durante el Paleoceno temprano se ha registrado una peculiar «mezcla» de mamíferos con disímil grado evolutivo, los cuales se «repartieron» los principales papeles tróficos de forma muy distinta a la observada en los continentes boreales. La razón de la coexistencia de grupos con un marcado grado de diversificación y autoctonía (*i.e.*, marsupiales microbioterios, didelfimorios y esparasodontes)

junto con otros más generalizados o con estrechas relaciones con formas norteamericanas (e.g., «condilartros», «proteuterios», pantodontes) fue interpretada como la resultante de su arribo en diferentes momentos del tiempo (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1991; Muizón, 1991).

En íntima vinculación con el diacronismo en el arribo de los marsupiales y placentarios, se halla el problema del singular reparto de los tipos tróficos. Esta cuestión fue planteada originalmente por Simpson (1950), mucho antes de conocerse las faunas almitense y tiupampense. Al cotejar la fauna paleocena sudamericana con aquellas mejor conocidas de América del Norte y Europa, Simpson observó que en estos últimos continentes los placentarios ocupaban los principales papeles tróficos (sobre todo aquellos de los herbívoros y carnívoros), siendo los marsupiales poco significativos. Por su parte, en América del Sur los tipos herbívoros eran principalmente placentarios, pero los tipos insectívoros, rodentiformes y carnívoros eran marsupiales.

Sobre la base de la entonces supuesta monofilia de los primitivos placentarios carnívoros y herbívoros («ferungulate stock»), Simpson (*op. cit.*) hipotetizó que la diferencia habría obedecido al arribo previo de los marsupiales al continente sudamericano. Por esta razón, habrían podido diferenciar tipos carnívoros que inhibieron competitivamente el desarrollo de tipos depredadores entre los placentarios, arribados posteriormente (Simpson, *op. cit.*: 375-379). Actualmente, los nuevos registros tiupampenses y la descartada monofilia de los «ferungulados», llevaron a Pascual y Ortiz Jaureguizar (1991) a refutar parcialmente esta hipótesis y a formular otras alternativas. En este sentido, estos autores señalaron la posibilidad de que los grupos ancestrales a los placentarios depredadores del hemisferio norte (*i.e.*, carnívoros y creodontes, registrados en América del Norte por primera vez en las NALMAs Torrejonian y Tiffanian, respectivamente; fig. 1) no hubieran participado en la migración, o que la inmigración de los placentarios se produjese antes de que diferenciarian tipos depredadores en América del Norte (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1991: 568-569). A partir del registro norteamericano de carnívoros y creodontes y de la aceptación de los posibles tiempos de inmigración propuestos por Muizón (1991), la segunda hipótesis de Pascual y Ortiz Jaureguizar (*op. cit.*) parece más consistente.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a los doctores. R. Pascual (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata), M. T. Alberdi, L. Alcalá Martínez y J. Morales Romero (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid) la lectura crítica del manuscrito original. Las figu-

ras 1, 2, 3 y 5 fueron realizadas por el Sr. J. Arroyo (Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid). Este trabajo se ha realizado en el marco del PID 3-061500/88 del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) de la República Argentina y de la beca postdoctoral de la Comunidad Europea n.º ERBICISTGT940018 (Programa ALAMED).

Referencias

- Andreis, R. R. (1972). Paleosuelos de la Formación Musters (Eoceno medio), Laguna del Mate, Provincia de Chubut, Rep. Argentina. *Revista de la Asociación Argentina de Mineralogía, Petrología y Sedimentología*, 3, 91-97.
- Archibald, J. D. (1983). Structure of the K-T mammal radiation in North America: Speculations on turnover rates and trophic structure. *Acta Palaeontologica Polonica*, 28, 7-17.
- Bonaparte, J. F. (1986). Sobre *Mesungulatum houssayi* y nuevos mamíferos cretácicos de Patagonia, Argentina. *Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 2, 48-61. Mendoza, Argentina.
- Bonaparte, J. F. (Edit.) (1987). The Late Cretaceous Fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia»*, Paleontología, 3, 103-178.
- Bonaparte, J. F. (1990). New late Cretaceous mammals from the Los Alamitos Formation, northern Patagonia. *National Geographic Research*, 6, 63-93.
- Bonaparte, J. F. y Rougier, G. (1987). Mamíferos del Cretácico inferior de Patagonia. *Memorias del IV Congreso Latinoamericano de Paleontología*, 1, 343-359. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Bonaparte, J. F., Van Valen, L. M. y Kramartz, A. (1993). La fauna local de Punta Peligro, Paleoceno inferior de la Provincia del Chubut, Patagonia, Argentina. *Evolutionary Monographs*, 14, 1-61.
- Bond, M., Carlini, A. A., Goin, F. J., Legarreta, L., Ortiz Jaureguizar, E., Pascual, R. y Uliana, M. A. (en prensa). Episodes in South American land mammal evolution and sedimentation: Testing their apparent concurrence in a Paleogene succession from Central Patagonia. *Actas del VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Trelew.
- Brito, I. M., Franke, H. E. y Campos, D. A. (1972). Geología e petrografía da bacia de São José de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 42, 225-233.
- Case, J. A. (1988). Paleogene floras from Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Geological Society of America*, Memoir 169, 523-530.
- Cifelli, R. L. y Eaton, J. G. (1987). Marsupial for the earliest Late Cretaceous of Western US. *Nature*, 235, 520-522.
- Flannery, T. F., Archer, M., Rich, T. H. y Jones, R. (1995). A new family of monotremes from the Cretaceous of Australia. *Nature*, 377, 418-420.
- Hoffstetter, R. (1970). L'histoire biogéographique des marsupiaux et la dichotomie marsupiaux-placentaire. *Comptes Rendues de l'Academie des Sciences de Paris*, 271, 388-391.
- Janis, C. M. (1988). An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals and the correlation of these factors with dietary preferences.

- In: *Teeth Revisited* (D. E. Russell, J. P. Santoro y D. Sigogneau-Russell, edit.). International Symposium on Dental Morphology, Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., Série C (Sc. de la Terre), 53, 367-387.
- Krause, D. W. (1984). Mammalian evolution in the Paleocene: The beginning of an Era. In: *Mammals: Notes for a Short Course* (T. W. Broadhead, edit.) University of Tennessee, Tennessee, Department of Geological Sciences, Studies in Geology, 8, 87-109.
- Lillegraven, J. A., Kielan-Jaworowska, Z. y Clemens, W. A. (Edit.) (1979). *Mesozoic Mammals. The First Two-Thirds of Mammalian History*. University of California Press, Berkeley, 311 págs.
- Marshall, L. G., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O. A., Bombín, M. y Mones, A. (1984). Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the Continental Mammal-bearing Quaternary of South America. *Paleovertebrata*, Mémoire Extraordinaire 1984, 1-76.
- Marshall, L. G., Hoffstetter, R. y Pascual, R. (1983). Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the Continental Mammal-bearing Tertiary of South America. *Paleovertebrata*, Mémoire Extraordinaire 1983, 1-93.
- McKenna, M. C. (1975). Toward a phylogenetic classification of the Mammals. In: *Phylogeny of the Primates: A multidisciplinary Approach* (W. P. Luckett y F. S. Szalay, edit.) Plenum Press, New York, 21-46.
- Muizón, C. de (1991). La fauna de mamíferos de Tiupampa (Paleoceno inferior, Formación Santa Lucía), Bolivia. In: *Fósiles y Facies de Bolivia. Vol. I. Vertebrados* (R. Suárez Soruco, edit.). *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales de Bolivia*, 12, 575-624.
- Muizón, C. de y Brito, I. M. (1993). Le bassin calcaire de São José de Itaboraí (Rio de Janeiro, Brésil): ses relations fauniques avec le site de Tiupampa (Cochabamba, Bolivie). *Annales de Paléontologie*, 79, 233-269.
- Ortiz Jaureguizar, E. (1986). Evolución de las comunidades de mamíferos cenozoicos sudamericanos: un estudio basado en técnicas de análisis multivariado. *Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 2, 191-207.
- Ortiz Jaureguizar, E. y Pascual, R. (1989). South American Land-Mammal faunas during the Cretaceous-Tertiary transition: evolutionary biogeography. In: *Contribuciones de los Simposios sobre el Cretácico de América Latina. Parte A: eventos y registro sedimentario* (L. Spalletti, edit.), A231-A251.
- Pascual, R. (1984a). La sucesión de las Edades-mamífero, de los climas y del diastrofismo sudamericanos durante el Cenozoico: fenómenos concurrentes. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 36, 15-37.
- Pascual, R. (1984b). Late Tertiary mammals of southern South America as indicators of climatic deterioration. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 2, 1-30.
- Pascual, R., Archer, M., Ortiz Jaureguizar, E., Prado, J. L., Godthelp, H. y Hand, S. J. (1992a). First discovery of monotremes in South America. *Nature*, 356, 704-705.
- Pascual, R., Archer, M., Ortiz Jaureguizar, E., Prado, J. L., Godthelp, H. y Hand, S. J. (1992b). The first non-Australian monotreme: An early Paleocene South American platypus (Monotremata, Ornithorhynchidae). En: *Platypus and Echidnas* (M. L. Augee, edit.). The Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney, págs. 1-14.
- Pascual, R. y Odreman Rivas, O. (1973). Las unidades estratigráficas del terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastróficos. En: *Actas del V Congreso Geológico Argentino*, 3, 293-338.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E. J., Gondar, D. y Tonni, E. P. (1965). Las Edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires*, 6, 165-193.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E. (1990). Evolving climates and Mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution*, 19, 23-60.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E. (1991). El Ciclo Faunístico Cochabambiano (Paleoceno temprano): su incidencia en la historia biogeográfica de los mamíferos sudamericanos. En: *Fósiles y Facies de Bolivia-vol. I: Vertebrados* (R. Suárez Soruco, edit.). *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales de Bolivia*, 12, 559-574.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E. (1992). Evolutionary pattern of land mammal faunas during the Late Cretaceous and Paleocene in South America: A comparison with the North American pattern. *Annales Zoologici Fennici*, 28, 245-252.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J. L. (en prensa). Land mammals: Paradigm of Cenozoic South American Geobiotic Evolution. En: *South American Vertebrate Paleontology* (G. Arratia, edit.), Verlag Dr. Pfeil.
- Pascual, R., Vucetich, M. G., Scillato-Yané, G. J. y Bond, M. (1985). Main pathways of mammalian diversification in South America. En: *The Great American Biotic Interchange* (F. Stehli y S. D. Webb, edit.) Plenum Press, New York and London, págs. 219-247.
- Patterson, B. y Pascual, R. (1972). The fossil mammal fauna of South America. En: *Evolution, Mammals, and Southern Continents* (A. Keast, F. C. Erk y B. Glass, edit.) SUNY Press, Albany, págs. 247-309.
- Reig, O. A. (1981). Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae*, Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales «L. Scaglia» de Mar del Plata, 1, 1-162.
- Rodríguez Francisco, B. H. y Souza Cunha, F. L. de (1978). Geología e Estratigrafía da Bacia de São José, Municipio de Itaboraí, R. J. *Anais da Academia Brasileira da Ciências*, 50, 381-416.
- Rose, K. D. (1981). The Clarkforkian land-mammal age and mammalian faunal composition across the Paleocene-Eocene boundary. *University of Michigan, Papers on Paleontology*, 26, 1-189.
- Rougier, G. W., Wible, J. R. y Hopson, J. A. (1992). Reconstruction of the cranial vessels in the early Cretaceous mammal *Vincelestes neuquenianus*: Implications for the evolution of the mammalian cranial vascular system. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 12, 188-216.
- Savage, D. E. (1962). Cenozoic geochronology of the fossil mammals of the western hemisphere. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia»*, Ciencias Zoológicas, 8, 53-67.
- Savage, D. E. y Russell, D. E. (1983). *Mammalian Paleofaunas of the World*. Addison-Wesley, Reading, Massachusetts, 432 págs.

- Simpson, G. G. (1950). History of the fauna of Latin America. *American Scientist*, 38, 261-389.
- Simpson, G. G. (1971). Clasificación, terminología y nomenclatura provinciales para el Cenozoico mamífero. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 26, 281-297.
- Simpson, G. G. (1978). Early mammals in South America: Fact, controversy, and mystery. *Proceedings of the American Philosophy Society*, 122, 318-328.
- Simpson, G. G. (1980). *Splendid Isolation. The Curious History of South American Mammals*. Yale University Press, New Haven and London, 266 págs.
- Soria, M. F. y Powell, J. E. (1982). Un primitivo Astratheria (Mammalia) y la edad de la Formación Río Loro, Provincia de Tucumán, República Argentina. *Ameghiniana*, 18, 155-168.
- Spalletti, L. A. y Mazzoni, M. M. (1977). Sedimentología del Grupo Sarmiento en un perfil ubicado al sudoeste del lago Colhue Huapi, Provincia de Chubut. *Obra del Centenario del Museo de La Plata*, 4, 261-283.
- Spalletti, L. A. y Mazzoni, M. M. (1979). Estratigrafía de la Formación Sarmiento en la barranca sur del lago Colhue Huapi, Provincia de Chubut. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 34, 271-281.
- Stebbins, G. L. (1981). Coevolution of grasses and herbivores. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68, 75-86.
- Suárez Soruco, R. (Ed.) (1991). Fósiles y Facies de Bolivia. Vol. I. Vertebrados. *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales de Bolivia*, 12, Santa Cruz.
- Tedford, R. H. (1970). Principles and practices of mammalian geochronology in North America. *Proceedings of the North American Paleontological Convention*, 666-703.
- Uliana, M. A. y Biddle, K. T. (1988). Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of Southern South America. *Revista Brasileira de Geociências*, 18, 155-168.
- Van Valen, L. M. (1971). Adaptive zones and the orders of mammals. *Evolution*, 25, 420-428.
- Woodburne, M. O. (1977). Definition and characterization in mammalian chronostratigraphy. *Journal of Paleontology*, 51, 220-234.
- Zinsmeister, W. J. (1979). Biogeographic significance of the Late Mesozoic and Early Tertiary molluscan faunas of Seymour Island (Antarctic Peninsula) to the final breakup of Gondwanaland. En: *Historical Biogeography, Plate Tectonics and the Changing Environments* (J. Gray y A. Boucrot, edit.) Proceedings of the 37 th Annual Biological Colloquium and Selected Papers, Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, págs. 349-355.
- Zinsmeister, W. J. (1982). Late Cretaceous-Early Tertiary molluscan biogeography of the Southern Circum-Pacific. *Journal of Paleontology*, 56, 84-102.

Recibido el 12 de diciembre de 1995
Aceptado el 29 de enero de 1996