

LOS VERTEBRADOS DE LA FORMACIÓN SANTA CRUZ (MIOCENO INFERIOR-MEDIO) EN EL EXTREMO SURESTE DE LA PATAGONIA Y SU SIGNIFICADO PALEOECOLÓGICO

Adan A. TAUBER

Museo de Paleontología, Universidad Nacional de Córdoba, Av. Vélez Sársfield 249, 5000-Córdoba, República Argentina.

Tauber, A.A. 1999. Los vertebrados de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior-Medio) en el extremo sureste de la Patagonia y su significado paleoecológico. [The vertebrates from the Santa Cruz Formation (Lower-Middle Miocene) in southeasternmost Patagonia and their palaeoecological significance.] *Revista Española de Paleontología*, **14**(2), 173-182. ISSN 0213-6937.

ABSTRACT

The Santa Cruz Formation is one of the stratigraphic units of South America richest in vertebrate fossils, both in quantity and in diversity. A palaeoecological interpretation was made, based on the 21 (of 23) fossiliferous levels that contained vertebrates that could be identified at the species level. Sixty-four species are recorded belonging to 45 genera, 27 families and 12 orders of the amphibians, birds and especially mammals. Taxa indicating warm and humid conditions and the presence of a forest (Microbiotheria, Primates and the families Echimyidae and Erethizontidae of the order Rodentia) were only reported from the lower fossiliferous levels of the Estancia La Costa Member. An octodontid was found in the lower levels of the Estancia Angelina Member. It is concluded that during the deposition of the Santa Cruz Formation the climate deteriorated, especially with regard to the humidity which controlled the sedimentary environment and the composition of the fauna.

Keywords: Argentina, Patagonia, Santa Cruz Formation, Lower-Middle Miocene, palaeoecology, Vertebrate.

RESUMEN

La Formación Santa Cruz es una de las unidades estratigráficas con mayor cantidad y diversidad de vertebrados fósiles continentales de América del Sur. Se ha hecho una interpretación paleoecológica mediante la localización de 23 niveles fosilíferos, 21 de los cuales tienen restos de vertebrados determinables a nivel específico, y empleando el registro de 64 especies incluidas en 45 géneros, 26 familias y 12 órdenes, representados por anfibios, aves y principalmente mamíferos. La distribución de los taxones indicadores de condiciones cálidas y húmedas y la presencia de bosques se registraron sólo en los niveles fosilíferos inferiores del Miembro Estancia La Costa (Microbiotheria, Primates, Echimyidae y Erethizontidae). En los niveles más bajos del Miembro Estancia Angelina se registró la presencia de un Octodontidae. La principal conclusión es que durante la acumulación de la Formación Santa Cruz, se produjo un deterioro climático, especialmente en el grado de humedad, que controló el paleoambiente sedimentario y el tipo de fauna.

Palabras clave: Argentina, Patagonia, Formación Santa Cruz, Mioceno Inferior-Medio, paleoecología, Vertebrados.

INTRODUCCIÓN

La Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior-Medio), en el área de la costa atlántica entre los ríos Coyle y Gallegos, alcanza un espesor de 223,5 m y se ha propuesto formalmente la distinción de dos miembros: el inferior, llamado Miembro Estancia La Costa (120 m de potencia), donde se registraron 19 niveles fosilíferos, y el superior o Miembro Estancia Angelina (103 m de espesor), con 4 niveles fosilíferos (Tauber, 1994, 1996). En estos 23 niveles se recolectaron restos de vertebrados fósiles que representan 12 órdenes, 27 familias, 45

géneros y 64 especies. Los fósiles proceden de 7 localidades principales: Cañadón del Indio (50° 59' 27" S y 69° 06' 32,4" O), Estancia La Costa (51° 04' 58" S y 69° 08' 13" O), Cañadón Silva (51° 09' 16,6" S y 69° 04' 9,73" O), Puesto de la Estancia La Costa (= Corrigen Aike) (51° 12' 8,2" S y 69° 03' 35,6" O), Monte Tigre (51° 20' 36" S y 69° 01' 24,3" O), Cañadón Las Totoras (51° 21' 18" S y 69° 00' 35,6" O), y Cabo Buen Tiempo (51° 33' 22" S y 68° 57' 27" O) (Fig. 1). Las columnas estratigráficas parciales de estas localidades con la posición precisa de los niveles fosilíferos fueron ilustradas previamente (Tauber, 1991, 1994, 1996).

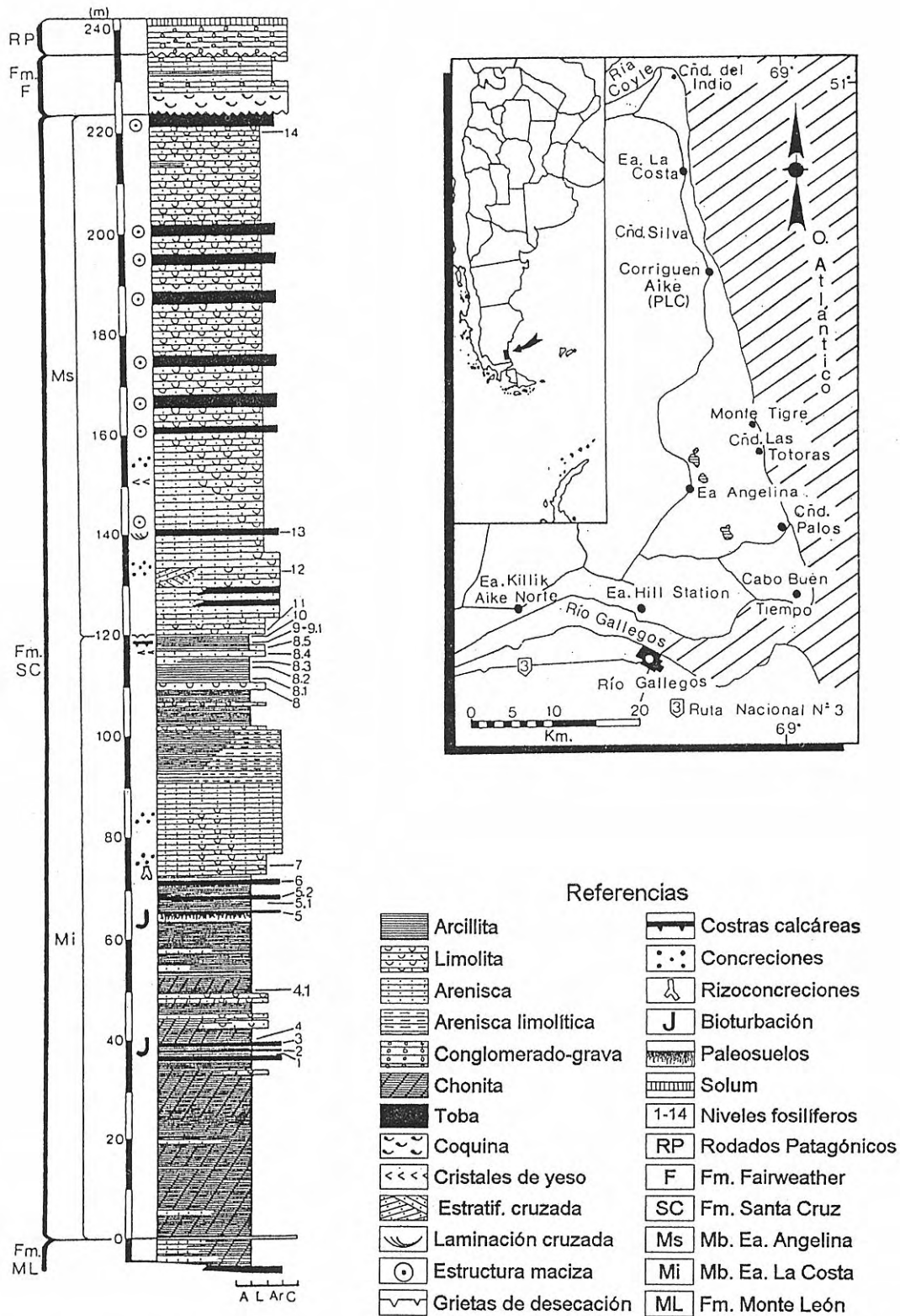


Figura 1. Mapa de ubicación de las localidades citadas en el texto y columna estratigráfica generalizada de la Formación Santa Cruz en la zona de la costa atlántica entre los ríos Coyle y Gallegos.

Sobre la base de este registro, y luego de considerar aspectos tafonómicos al definir 3 tafofacies (Tauber, 1994, 1995), se realizaron interpretaciones de los cambios ambientales y climáticos, que se habrían producido cuando se acumuló la Formación Santa Cruz.

Para obtener una visión más holística estas interpretaciones se fundamentaron en aspectos sedimentológicos (Tauber, 1994), morfológico funcionales de algunas especies de vertebrados (*e. g.*, Roger, 1980; Tauber, 1996), y estructurales del conjunto de mamíferos (*e. g.*,

variaciones porcentuales de organismos con diferentes grados de hipsodoncia por cada nivel fosilífero, Tauber, 1997b) (Método de la adaptación ecológica y Método empírico de Roger, 1980: 62-64).

El registro permitió plantear dos hipótesis. Hipótesis 1: durante la acumulación del Miembro Estancia La Costa se habría producido un deterioro climático, especialmente en el grado de humedad, variando desde condiciones estables, cálidas y húmedas a condiciones más secas y con estaciones por lluvias bien diferenciadas. Hipótesis 2: durante la acumulación del Miembro Estancia La Costa se habrían producido cambios, desde ambientes con predominio de vegetación arbórea o arbustiva a ambientes más abiertos con predominio de vegetación herbácea.

El objetivo de este trabajo es discutir diferentes aspectos vinculados con estas hipótesis, empleando principalmente el método de las afinidades taxonómicas y el método empírico (Roger, 1980: 63-64). Estos métodos son usados con frecuencia en la bibliografía existente, especialmente el primero, a pesar de la debilidad de sus fundamentos (Roger, 1980). Por último, se confrontan estos resultados con aquéllos alcanzados previamente con otros métodos.

El registro de vertebrados de la Formación Santa Cruz entre los ríos Coyle y Gallegos, se ha representado en la Tabla 1 (Tauber, 1994, 1996, 1997a, 1997b). El material fósil estudiado se halla depositado en el Museo de Paleontología de la Universidad Nacional de Córdoba, República Argentina, cuyo acrónimo es CORD-PZ (Córdoba Paleozoología). La posición de cada nivel fosilífero se ubicó en una columna estratigráfica generalizada de la Formación Santa Cruz para esta área (Fig. 1). NF significa nivel fosilífero. Las abreviaturas i, c, p y m indican los incisivos, caninos, premolares y molares inferiores respectivamente e I, C, P y M corresponden a los dientes superiores.

ANÁLISIS PALEOECOLÓGICO

De las 27 familias de vertebrados fósiles registradas, se analizarán sólo 16, de las cuales 12 tienen representantes actuales (Leptodactylidae, Cariamidae, Microbiotheriidae, Dasypodidae, Megatheriidae, Megalonychidae, Atelidae, Echimyidae, Octodontidae, Erethizontidae, Dasyproctidae y Chinchillidae). Las 4 familias restantes (Phorusrhacidae, Palaeothentidae, Eocardiidae y Cephalomyidae) no incluyen especies vivientes, sin embargo, son filogenéticamente muy próximas a familias representadas en la actualidad (Cariamidae, Caenolestidae, Caviidae y Chinchillidae, respectivamente).

AMPHIBIA, ANURA: LEPTODACTYLIDAE

En los niveles inferiores (NF 1 y 4) se registraron dos tipos de anuros diferentes, *Caudiverbera* sp. (Lám. I, figs. 10-11) y un Leptodactylidae gen. et sp. indet. (Lám. I, figs. 1-9). El género *Caudiverbera* está representado actualmente por *C. caudiverbera* (Lynch), que habita en

los ambientes de agua calma (*lentic environment*) de los bosques templados con *Nothofagus* (Báez *et al.*, 1990). El registro de *Caudiverbera* sp. en el relleno de un depósito fluvial encauzado (NF 4, Tauber, 1994), permite inferir que este cuerpo se formó en un medio de baja energía, de agua calma o de movimientos lentos, en un clima templado y húmedo y de zonas arboladas (Báez, 1986), durante la acumulación de los niveles portadores.

AVES, RALLIFORMES, CARIAMAE: CARIAMIDAE Y PHORUSRHACIDAE

Nuestro registro de aves es escaso, habiéndose recolectado algunos restos atribuidos a *Phorusrhacos longissimus* Ameghino en el nivel fosilífero 6. La presencia de estas aves cursoriales predadoras, y considerando la probable capacidad para realizar vuelos cortos de los psilopterinos como *Psilopterus australis* (Tonni y Tambussi, 1988; Tambussi y Noriega, 1996), sugiere un paleoambiente de pastizal o, al menos, un área algo más abierta que los niveles bajos (1 a 4).

De los niveles superiores (NF 10) proceden restos de un ave de gran talla del grupo de los "fororracoideos" (Pascual, Carlini, Tambussi com. pers.), recolectados en 1984 y depositados en el Museo de La Plata. Además, se registró un extremo distal de tarso metatarso de un ave de gran porte (CORD-PZ 1342) indeterminable, procedente del nivel fosilífero 10. El hallazgo de estas aves de mayor talla, comparadas con las del nivel 6, sugiere un ambiente predominantemente abierto en los niveles superiores del Miembro Estancia La Costa.

MAMMALIA, MICROBIOTHERIA: MICROBIOTHERIIDAE

Es interesante destacar el registro de *Microbiotherium patagonicum* Ameghino (Lám. I, figs. 12-17) en la misma localidad y en un estrato tan próximo (NF 1) al que procede el maxilar de *Caudiverbera* sp. (NF 4). Como se ha señalado, la especie actual de este último género habita en los bosques templados con *Nothofagus*. En los mismos bosques habita *Dromiciops gliroides* Thomas, el único Microbiotheriinae viviente (Reig *et al.*, 1987), siendo la especie más próxima a *M. patagonicum* (Marshall, 1982). Esta asociación sugiere un ambiente con predominio de bosques bajo condiciones templadas y húmedas.

PAUCITUBERCULATA: CAENOLESTOIDEA, PALAEOTHENTIDAE

En la actualidad, los únicos Caenolestoideos vivientes son los representantes de la Familia Caenolestidae. Ellos prefieren hábitats diversos con vegetación densa, lluviosos y fríos o se los encuentra en árboles achaparrados y matorrales adyacentes a las praderas (Colombia, Ecuador, Perú, Chile y Argentina) (Marshall, 1980; Bown y Fleagle, 1993; Monjeau *et al.*, 1994; Galliari *et al.*, 1996). Los Palaeothentidae se han registrado en los niveles 1 (Lám. I, fig. 18) y 11 (Lám. I, fig. 19), siendo muy escasos los materiales para fundamentar las conclusiones ambientales.

CINGULATA: DASYPODIDAE

Los Stegotheriini y otros Xenarthra fueron empleados como indicadores de condiciones cálidas y húmedas, debido a que su último registro corresponde a la "Edad Santacrucense" (Scillato Yané, 1986). La ausencia de este grupo de Cingulata en depósitos de "Edad Friasense" fue considerada como evidencia de condiciones más xéricas y frías que las de la "Edad Santacrucense" (Vizcaíno, 1994a), originándose un pensamiento circular. Además, se registraron con posterioridad dos Stegotheriini en las formaciones Río Frías y Collón Curá (Pardiñas, 1991; Vizcaíno, 1994b) ambas de "Edad Friasense", por lo que esta hipótesis climatológica debe ser replanteada, sobre todo si los fundamentos para reconocer estas dos "edades" han sido cuestionados (Tauber, 1997a). Independientemente de la discusión y de las conclusiones de este trabajo, la abundancia de rellenos de grietas de desecación y costras calcáreas en el nivel fosilífero 10 (Tauber, 1994), de donde procede *Stegotherium tessellatum* Ameghino, indica que, al menos esta especie, habría tolerado condiciones de un clima con variaciones estacionales bien marcadas.

Entre las especies registradas de *Proeutatus*, una de las diferencias más notables es que aquellas de los niveles más bajos: *P. lagena* (Ameghino) (NF 1 a 3) y *Proeutatus* cf. *deleo* (Ameghino) (NF 6), tienen una talla ligeramente mayor que la de *P. oenophorus* (Ameghino) (NF 8 a 10). Esto sugiere condiciones climático ambientales menos favorables cuando se depositaron los niveles 8 a 10 (véase McNab, 1980), considerando que estas especies habrían tenido hábitos probablemente de pacedores (Scillato Yané, 1986).

Prozaedyus exilis es un Euphractini de talla pequeña, el cual se registró en los NF 1, 8.2 y 11. Esto podría explicarse teniendo en cuenta que los Dasypodidae de pequeña talla son euritérmicos como el Euphractini *Zaedyus pichiy* (Desmarest) que habita la región central de Argentina y la región patagónica (McNab, 1980;

Vizcaíno y Bargo, 1993; Vizcaíno *et al.*, 1995; Morando y Polop, 1997).

TARDIGRADA: MEGATHERIIDAE Y MEGALONYCHIDAE

Los representantes de estas familias fueron empleados, por diversos autores, como fundamento para inferir la existencia de bosques, pues algunos de estos Tardigrada fueron probablemente arborícolas y folívoros y otros, como los Planopsinae, pudieron haber sido pacedores (Scillato Yané, 1986). Varios autores consideran que existe una estrecha relación entre los Nothrotheriinae y los Bradypodinae (*Bradypus* Linneo) (e. g., Scillato Yané *et al.*, 1987; Dozo, 1994; Galliari *et al.*, 1996). Por otro lado, los Megalonychidae, entre los que se incluye a las dos especies actuales de *Choleopus* Illiger (Dozo, 1994), también son considerados buenos indicadores de condiciones climáticas cálidas y húmedas y de la presencia de áreas boscosas (Scillato Yané, 1981).

La mayor diversidad dentro de estos dos grupos se observa en los niveles altos, especialmente en el NF 8.1. Entre las diferentes especies registradas en los niveles superiores (8.1 a 10), existen rasgos compartidos que los diferencian de *Hapalops longiceps* Scott (NF 3), *Hapalops elongatus* (Ameghino) (NF 2) y *Hapalops* cf. *elongatus* (NF 5.1), procedentes de niveles inferiores. Estas características se refieren fundamentalmente a la talla y al desarrollo del aparato masticatorio, siendo ambos aspectos altamente significativos para las interpretaciones ambientales. En efecto, *H. longiceps* es el taxón de mayor talla dentro del grupo estudiado, seguido por *Eucholoeops fronto* Ameghino y *H. elongatus*, habiendo sido ambas registradas en los niveles inferiores. Contrariamente a esto, todas las especies de Megatheriidae y Megalonychidae registradas entre los niveles 8.1 y 10 son de talla más reducida (Tabla 1).

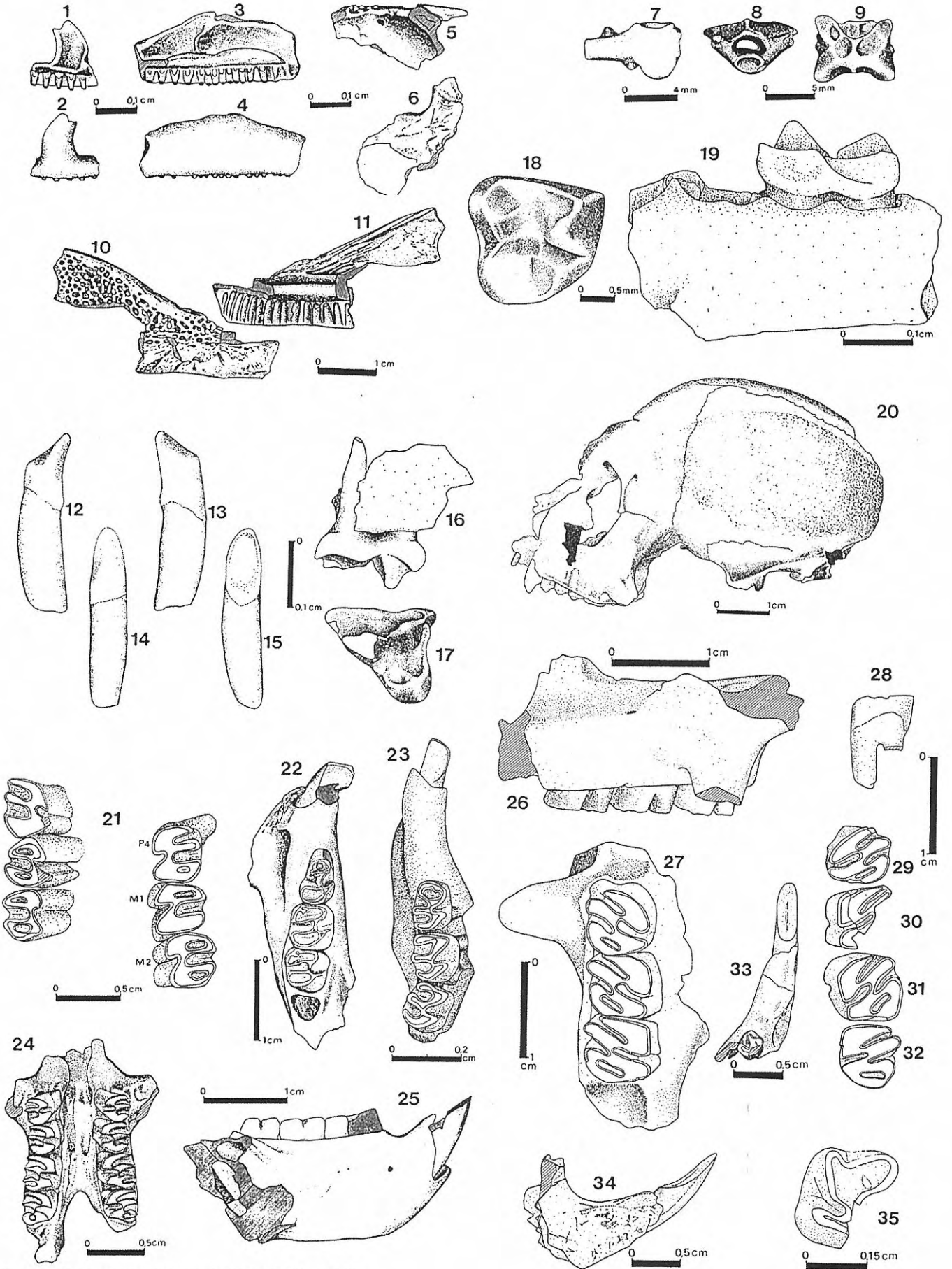
El otro aspecto destacable es el desarrollo del sistema masticatorio: en las especies *H. longiceps* y *H. elongatus*,

Lámina I.

Algunos de los restos de vertebrados registrados en la Formación Santa Cruz.

- | | |
|---|---|
| <p>1-9 Leptodactylidae gen. et sp. indet. (CORD-PZ 1230).
 1-2 Premaxilar izquierdo en vista interna y externa.
 3-4 Maxilar izquierdo en vista interna y externa. 5-6
 Frontoparietal izquierdo en vista lateral y dorsal. 7-9
 Vértebras presacras en vistas ventral, anterior y dorsal.</p> <p>10-11 <i>Caudiverbera</i> sp. (CORD-PZ 1232). Maxilar derecho en vista interna y externa.</p> <p>12-17 <i>Microbiotherium patagonicum</i> Ameghino (CORD-PZ 1230). 12-15 Canino inferior derecho en vistas lingual, labial, mesial y distal. 16-17 M2 derecho en vistas labial y oclusal.</p> <p>18 <i>Palaeothentes minutus</i> Ameghino (CORD-PZ 1229). M2 derecho en vista oclusal.</p> <p>19 <i>Palaeothentes</i> sp. (CORD-PZ 1160). m2 izquierdo en vista labial.</p> <p>20 <i>Homunculus patagonicus</i> Ameghino (CORD-PZ 1130). Cráneo en vista lateral.</p> | <p>21 <i>Acarechimys minutus</i> (Ameghino) (CORD-PZ 1339). Series P4-M2 en vista oclusal.</p> <p>22 y 25 <i>Steiromys intermedius</i> Ameghino (CORD-PZ 1138). Mandíbula en vistas oclusal y labial.</p> <p>23 <i>Acarechimys minutissimus</i> (Ameghino) (CORD-PZ 1228). Mandíbula con la serie i1-m2 en vista oclusal.</p> <p>24 <i>Spaniomys riparius</i> Ameghino (CORD-PZ 1172). Maxilares en vista oclusal.</p> <p>26-32 <i>Stichomys regularis</i> Ameghino. 26-27 (CORD-PZ 1326) Maxilar derecho con P4-M2 en vistas lateral y oclusal. 28-29 (CORD-PZ 1327) P4 vistas labial y oclusal. 30 M1 izquierdo en vista oclusal. 31 M2 izquierdo en vista oclusal. 32 M3 izquierdo en vista oclusal.</p> <p>33-35 <i>Sciamys robustus</i> Ameghino (CORD-PZ 1404). 33-34 Mandíbula en vistas dorsal y lingual. 35 p4 izquierdo en vista dorsal.</p> |
|---|---|

Lámina I



los parietales son bien convexos, en vista lateral el contorno de la calota craneana es curvado (sobre todo en la primera), la superficie de inserción del músculo temporal es lisa y los molariformes son proporcionalmente reducidos en *H. elongatus*. En *Hapalops indifferens* Ameghino y en *Megalonychotherium atavus* Scott existe una pequeña cresta sagital, la superficie de inserción de los temporales es rugosa y la parte posterior de los parietales es hundida, definiendo una cresta lambdaoidea muy ancha. Estos caracteres indican la presencia de músculos temporales desarrollados y proporcionalmente más fuertes que en las especies *H. longiceps* y *H. elongatus*, lo que estaría vinculado a una dieta constituida por vegetales más duros. Los representantes de *Hapalops gracilidens* Ameghino poseen una cresta lambdaoidea ancha, los parietales son muy convexos, la zona de inserción del músculo temporal es rugosa, aunque en menor grado que en *Hapalops indifferens* y en *Megalonychotherium atavus*.

Pseudhapalops rutimeyeri (Ameghino) y *Peleciodon cristatus* Ameghino son las especies de tallas más pequeñas. En *P. rutimeyeri*, los parietales son convexos y la zona de inserción de los músculos temporales es bastante lisa, mientras que en *P. cristatus* es ligeramente rugosa y posee una cresta sagital muy reducida. Esto sugiere un sistema de masticación más débil y consecuentemente una dieta alimenticia constituida por vegetales más blandos, con respecto a la de *H. indifferens* y *Megalonychotherium atavus*.

En síntesis, los aparatos masticatorios de *H. longiceps* y de *H. elongatus* son morfológicamente más próximos a los de *P. rutimeyeri* y *P. cristatus* (en menor grado), comparados con los de *H. indifferens* y *M. atavus*. Las cuatro primeras especies se habrían alimentado de vegetales más blandos, pero la diferencia de tallas indicaría un paleoambiente más pobre en vegetales de alto valor nutritivo (Tauber, 1997b).

PRIMATES: ATELIDAE

Homunculus patagonicus Ameghino (Lám. I, fig. 20), como otros primates patagónicos, se utilizó como indicador de condiciones cálidas y de la existencia de áreas boscosas (e. g. Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990). Esta especie ha sido vinculada filogenéticamente con los actuales representantes de la Subfamilia Pitheciinae, incluidos *Aotus* Illiger y *Callicebus* Thomas (Rosemberger *et al.*, 1990), estos últimos considerados por Fleagle (1988) como pertenecientes a la Subfamilia Aotinae. Luego se interpretó que *H. patagonicus* estaría más relacionado con *Pithecia* Desmarest que con los demás Pitheciinae y Aotinae (Tauber, 1991).

Los actuales Pitheciinae (Hershkovitz, 1977; Rosemberger *et al.*, 1990) son: *Pithecia*, *Chiropotes* Lesson y *Cacajao* Lesson; las distintas especies de estos géneros habitan los estratos bajos de la selva en la cuenca amazónica (Fleagle, 1988). *H. patagonicus* posee características morfológicas que sugieren un aparato

masticatorio más poderoso que el de los Pitheciinae actuales y fósiles y, probablemente, tuvo una dieta diferente (Tauber, 1991). Estos rasgos son la cresta alveolar en la zona de inserción del músculo bucinador y la rugosidad del área de inserción del músculo temporal. Además, es sugestivo que la mayoría de los elementos dentales que se conocen de *H. patagonicus* muestran un avanzado estado de desgaste.

Por otro lado, se interpreta que la fauna asociada a *H. patagonicus* indica condiciones ambientales distintas a las exigidas por los actuales Pitheciinae. En efecto, en este conjunto de taxones, sin tomar en cuenta los cingulados, todos poseen dientes lofodontes y la mayoría euhipsidontes, como *Eocardia perforata* Ameghino, *Perimys* cf. *erutus* Ameghino, *Perimys* sp., *Interatherium* cf. *robustum* Ameghino, *Protypotherium* cf. *attenuatum* Ameghino y *Hegetotherium mirabile* Ameghino. También hay taxones con dentición protohipsidonte: *Adinotherium* sp., y mesodonte: *Neoreomys australis* Ameghino, sugiriendo un ambiente abierto con predominio de pastizales. Además, se ha registrado en el mismo nivel y sitio la presencia de las aves mencionadas como *Phorusrhacos longissimus* y *Psilopterus australis*, estos vertebrados indican la existencia de pastizales o áreas abiertas.

Entre los Cingulata, *Proetatus* cf. *deleo* (Ameghino) y *Propalaeohoplophorinae* gen. et sp. indet. habrían tenido una dieta compuesta principalmente por hierbas (Scillato Yané, 1986). *Eucholoeops fronto* tiene dientes euhipsidontes y probablemente ha tenido hábitos folívoros por su relación con *Choleopus*, indicando la presencia de vegetación arbórea. Los restos atribuidos al Echimyidae *Acarechimys minutus* (Ameghino) proceden de un estrato cuya correlación con el nivel fosilífero 6 es tentativa, proveniente además de otro sitio.

En síntesis, el aparato masticatorio y el conjunto faunístico del nivel fosilífero 6 y del Puesto de la Estancia La Costa permite inferir que las exigencias en la dieta, ambientales y climáticas de *H. patagonicus*, en cuanto al grado de humedad, de temperatura y a la existencia de selvas, fueron inferiores a los requerimientos de los actuales Pitheciinae. Una hipótesis alternativa es que esta especie haya tenido una gran tolerancia a las variaciones climático ambientales (euroica), en comparación con los actuales Platyrrhini, pudiendo habitar en áreas más abiertas. Esto explica por qué *H. patagonicus* es el Platyrrhini con la distribución más austral y el último registrado en el extremo sur de la Patagonia.

RODENTIA: ECHIMYIDAE, ERETHIZONTIDAE, DASYROCTIDAE, EOCARDIIDAE, CEPHALOMYIDAE Y OCTODONTIDAE

Una característica del registro (Tauber, 1996) es que los taxones considerados por diversos autores como elementos que indican condiciones climáticas cálidas y húmedas (Vucetich, 1985, 1986; Pascual *et al.*, 1985;

Tabla 1. Registro paleontológico de la Formación Santa Cruz en el área de estudio. El símbolo "o" significa que es un taxón comparable a la especie citada. La lista de taxones tiene un ordenamiento filogenético por cada nivel fosilífero.

Especies	Niveles fosilíferos																						
	1	2	3	4	4.1	5	5.1	5.2	6	7	8	8.1	8.2	8.3	8.4	8.5	9	9.1	10	11	12	14	
<i>Leptodactylidae</i> gen. indet.	x																						
<i>Microbiotherium patagonicum</i>	x																						
<i>Palaeothentes minutus</i>	x																						
<i>Proeutatus lagena</i>	x	x	x																				
<i>Prozaedvus exilis</i>	x												x							x			
<i>Pronalaeophlophorus australis</i>	x																						
<i>Eucholoeops</i> sp. 1	x																						
<i>Nematherium</i> sp.	x																						
<i>Acarechimys minutissimus</i>	x																						
<i>Steironmys detentus</i>	?			x				x															
<i>Neoreomys australis</i>	x	x	x	x		x		x	o		x		x				o		x				
<i>Perimys impactus</i>	x																						
<i>Perimys</i> cf. <i>P. erutus</i>	x	x	x						x														
<i>Theosodon lallemanti</i>	x		x																				
"Protheroherium" cavum	x	x	x	o																			
<i>Licaphrium floweri</i>	x								x			x											
<i>Diadiaphorus robustus</i>	x	x	x																				
<i>Thoatherium minusculum</i>	x								o											x			
<i>Nesodon</i> sp.	x			x								x		o	o	o					x		
<i>Protypotherium praerutilum</i>	x		x	x										x									
<i>Propalaeonphorinae</i> gen. indet.		x							x													x	x
<i>Hapalops elongatus</i>		x						o															
<i>Spaniomys riparius</i>		x	x			x	x																
<i>Eocardia perforata</i>		x							x												x		
cf. <i>Theosodon</i> sp.		x																					
<i>Adinotherium</i> sp.		x								x													
<i>Interatherium robustum</i>		x							o														
<i>Hegetotherium mirabile</i>		x		x				x	x									x					
<i>Hathlacyninae</i> gen. indet.				x																			
<i>Hapalops longiceps</i>				x																			
<i>Steironmys intermedius</i>				x																			
<i>Eocardia</i> cf. <i>E. excavata</i>				x	x																		
<i>Licaphrium</i> sp.				x																			
<i>Cochilius</i> sp. nov.				x																			
<i>Interatherium</i> sp.				x								x											
<i>Protypotherium attenuatum</i>				x			x		o	x													
<i>Astrapotherium magnum</i>				x					x	x										o			
<i>Caudiverbera</i> sp.					x																		
<i>Diadiaphorus</i> sp.				x																			
<i>Adinotherium robustum</i>					o		x	x					x										
<i>Stichomys regularis</i>						x	x	x					x										
<i>Pseudhapalops rutimeveri</i>							x	x					x				x						
<i>Homalodoherium rutimeveri</i>							x	x															
<i>Astrapotherium</i> sp.							x				x									x			
<i>Eocardia</i> sp.								x															
<i>Psilopterus australis</i>										x													
<i>Phororhacos longissimus</i>										x													
<i>Stenotatus patagonicus</i>										x													
<i>Proeutatus</i> cf. <i>P. deleo</i>										x													
<i>Prozaedvus proximus</i>										x													
<i>Eucholoeops fronto</i>										x													
<i>Homunculus patagonicus</i>										x													
<i>Acarechimys minutus</i>										x													
<i>Perimys</i> sp.										x													
<i>Eocardiidae</i> gen. indet.											x		x										
<i>Proeutatus oenophorus</i>												x	x										
"Protheroherium" intermedium												x	x										
<i>Protypotherium australe</i>												x	x										
<i>Protheroheriidae</i> gen. indet.												x											
<i>Prothylacynus patagonicus</i>													x										
<i>Cochlops debilis</i>													x										
<i>Hapalops gracilidens</i>													x										
<i>Hapalops indifferens</i>													x										
<i>Pelecypodon cristatus</i>													x										
<i>Megalomychotherium atavus</i>													x										
<i>Prolagostomus obliquidens</i>													x										
<i>Adinotherium ovinum</i>													x										
<i>Eocardia montana</i>															x								
<i>Hapalops</i> sp.																							
<i>Eucholoeops</i> sp. 2																							
<i>Arctodictis munizi</i>																							
<i>Nesodon imbricatus</i>																							
<i>Hegetotherium</i> sp.																							
<i>Stegotherium tessellatum</i>																							
<i>Eucinepeltus petestatus</i>																							
<i>Eucinepeltus complicatus</i>																							
<i>Astrapotherium nanum?</i>																							
<i>Palaeothentes</i> sp.																							
<i>Sciurus robustus</i>																							
Nº de especies por nivel fosilífero	20	13	17	9	1	2	10	3	20	4	5	18	1	2	3	6	6	1	12	5	2	1	

Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Vucetich y Verzi, 1991a) están presentes sólo en los niveles inferiores (1 a 6). Estos son los roedores de la Familia Erethizontidae indicadores de condiciones cálidas y húmedas: *Steiromys intermedius* Ameghino (Lám. I, figs. 22 y 25) y *Steiromys detentus* Ameghino, los Echimyidae indicadores de condiciones cálidas: *Acarechimys minutus* (Lám. I, fig. 21), *Acarechimys minutissimus* (Ameghino) (Lám. I, fig. 23), *Spaniomys riparius* Ameghino (Lám. I, fig. 24) y *Stichomys regularis* Ameghino (Lám. I, figs. 26-32), y dentro de los Cephalomyidae (Chinchilloidea) el género *Perimys* (*Perimys impactus* Ameghino y *Perimys* cf. *erutus*).

Algunos de estos roedores indican la existencia de vegetación arbórea, como *Steiromys intermedius* y *Steiromys detentus* y probablemente *Acarechimys minutissimus* (Kay y Madden, 1995). La mayoría de los Echimyidae actuales habitan en áreas boscosas tropicales o subtropicales y habrían tenido hábitos arborícolas o semiarborícolas (Vucetich, 1984). No obstante, hay algunos representantes actuales que habitan áreas con climas cálidos en sabanas y tienen hábitos subterráneos (Vucetich y Verzi, 1991a, 1991b). La mayor diversidad taxonómica de estos ecoindicadores se observa en los NF 1 a 3 y sobre todo entre los NF 5 a 6.

Con respecto a *Perimys*, se ha interpretado (Vucetich, 1985) que es indicador de condiciones climáticas cálidas y húmedas, debido a que sus representantes son hallados conjuntamente con Echimyidae, Erethizontidae y Primates y por extinguirse después del "Santacrucense" (Vucetich, 1984). Los representantes de *Perimys* son más abundantes en los niveles inferiores (1 a 6), asociados a Echimyidae, Erethizontidae y Primates; no obstante, se registraron, en los niveles fosilíferos 6 y 11, escasos restos de una especie de *Perimys* de talla muy pequeña. Esto conduce al replanteamiento de las hipótesis sobre las exigencias climáticas de los representantes de *Perimys* (Tauber, 1994).

La especie *Perimys* cf. *erutus* fue registrada junto a *Homunculus patagonicus* en el mismo nivel y localidad. *Perimys impactus* se registró en el nivel fosilífero 1, junto a *Microbiotherium patagonicum*, *Acarechimys minutissimus* y *Steiromys detentus*?, sugiriendo que esta especie de *Perimys* y *Perimys* cf. *erutus* (también registrada en el NF 1, 2, 3 y 6), podrían ser indicadoras de condiciones climáticas templado-cálidas y húmedas. La especie *Perimys impactus* es de gran talla, siendo una de las mayores dentro del género, mientras que *Perimys* cf. *erutus* tiene un tamaño medio. Los restos hallados en el NF 6 pertenecen a un adulto de talla muy pequeña, comparable a *P. diminutus* Ameghino, y aquellos del NF 11, a un juvenil de talla pequeña, probablemente de una especie intermedia entre *P. diminutus* y *P. erutus*. La disminución de la talla desde las especies de los niveles inferiores hasta la del NF 11 podría estar vinculada con el deterioro climático planteado, sobre todo si se considera que, entre los Chinchillidae actuales, los que tienen menor talla habitan en regiones más secas o semi-desérticas. No obstante, esta idea debe ser verificada con mayor cantidad de elementos.

El único representante de la Familia Chinchillidae es *Prolagostomus obliquidens* Scott y procede del nivel fosilífero 8.1. Si bien el registro es escaso, la presencia de esta especie, por ser de talla pequeña, sugiere condiciones climáticas más secas y frías con respecto a las de los niveles inferiores. Del nivel fosilífero 11 procede *Sciamys robustus* Ameghino (Lám. I, figs. 33-35), el único representante generalizado que se registró de la Familia Octodontidae. La mayoría de los actuales Octodontinae habitan en el centro oeste de América del Sur, presentando adaptaciones para climas áridos o semiáridos (Cabrera, 1961; Reig, 1986), por lo que esta especie podría indicar condiciones climáticas más secas con relación a los niveles inferiores. Entre los Eocardiidae registrados y los representantes de *Neoreomys*, no se observaron variaciones significativas en cuanto a la morfología y tamaño, vinculadas con la distribución estratigráfica. Sin embargo, son más abundantes los restos de *Neoreomys* en los NF 6 y 3.

En síntesis, se interpreta que los agregados fósiles de los niveles inferiores, especialmente del 1 al 4, indicarían condiciones de mayor humedad y temperatura y ambientes con mayor cantidad de vegetación arbórea o arbustiva que aquéllos de los niveles 8 al 11, sugiriendo en estos la presencia de ambientes más abiertos y un clima menos favorable. Si se tienen en cuenta las dataciones realizadas por Bown y Fleagle (1993) en Monte León y Monte Observación, los cambios faunísticos observados en la Formación Santa Cruz y las modificaciones ambientales y climáticas inferidas son congruentes con dos fenómenos concurrentes. El primero es el pasaje del mayor *optimum climaticum* neógeno al enfriamiento producido en el Mioceno Medio (Guerstein *et al.*, 1995). El segundo fenómeno es un descenso del nivel del mar ocurrido entre los 16,5 M. a. y 15,5 M. a. (Haq *et al.*, 1987; Bilal *et al.*, 1988), que habría producido una continentalización del clima.

CONCLUSIONES

El registro paleontológico de la Formación Santa Cruz indica que se habrían producido, en líneas generales, los siguientes cambios faunísticos desde los niveles fosilíferos inferiores a los superiores.

1) Los taxones indicadores de condiciones cálidas o templado-cálidas y húmedas (*Caudiverbera*, Microbiotheriidae, Echimyidae, Erethizontidae, Atelidae) se registraron en los niveles fosilíferos inferiores (NF 1 a 6).

2) Los mamíferos de talla reducida que probablemente tuvieron hábitos arborícolas o semiarborícolas (*Microbiotherium patagonicum*, *Palaeothenes minutus*, *Acarechimys minutissimus*, *Steiromys intermedius*, *Steiromys detentus* y *Homunculus patagonicus*), se registraron fundamentalmente en los niveles fosilíferos inferiores 1 a 6.

3) Se registra una disminución general en la talla de los Megatheriidae y Megalonychidae registrados en los niveles superiores (8.1 a 10) con respecto a los de los niveles inferiores (2, 3 y 5.1).

4) El único Octodontidae que podría indicar condiciones climáticas secas se registró en la parte baja del Miembro Estancia Angelina (NF 11).

Sobre la base de estas características del registro se infiere que:

a) Durante la acumulación del Miembro Estancia La Costa y la parte baja del Miembro Estancia Angelina se habría producido un deterioro climático, especialmente en el grado de humedad, variando desde condiciones relativamente estables, cálidas y húmedas, a condiciones más secas con estaciones bien diferenciadas.

b) Durante la acumulación del Miembro Estancia La Costa y la parte baja del Miembro Estancia Angelina se habrían producido cambios, desde ambientes con abundante vegetación arbórea o arbustiva, a ambientes más abiertos con predominio de vegetación herbácea de tipo sabana, hasta estepa.

c) Las exigencias ambientales y climáticas de *Homunculus patagonicus*, en cuanto al grado de humedad, de temperatura y a la existencia de selvas, han sido muy inferiores a los requerimientos de los actuales Pitheciinae, pudiendo habitar en áreas más abiertas que estos primates.

d) Las interpretaciones paleoambientales y paleoclimáticas fundamentadas en aspectos morfológico funcionales de algunas especies de vertebrados (Tauber, 1996) y estructurales del conjunto de mamíferos (Tauber, 1997b) coinciden en líneas generales con las inferencias basadas en las relaciones filogenéticas de los taxones registrados.

AGRADECIMIENTOS

El autor agradece a los establecimientos ganaderos de la provincia de Santa Cruz: Ea. La Costa, Ea. Angelina y Ea. Cabo Buen Tiempo, por el apoyo prestado para la realización de este trabajo; al Dr. Mario A. Hünicken, Director del Museo de Paleontología (Universidad Nacional de Córdoba) por su asesoramiento y colaboración en las tareas de campo. A su amigo el Ing. Esteban Ibarrola y su familia por su inapreciable estímulo.

BIBLIOGRAFÍA

- Báez, A. M. 1986. El registro terciario de los anuros en territorio argentino: una reevaluación. In: *Simposio "Evolución de los vertebrados cenozoicos", 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza, 23-27 noviembre, 1986)*, 2, 107-118.
- Báez, A. M., Zamaló, M. del C. y Romero, E. J. 1990. Nuevos hallazgos de microfloras y anuros paleógenos en el noroeste de Patagonia: implicaciones paleoambientales y paleobiogeográficas. *Ameghiniana*, 27, 83-94.
- Bilal, B. U., Haq, J., Hardenbol, J. and Vail, P. R., 1988. Mesozoic and Cenozoic Chronostratigraphy and Eustatic Cycles. In: *Sea-level changes: an integrated approach* (Eds. C. K. Wilgus, B. S. Hastings, H. Posamentier, J. V. Wagoner, C. A. Ross and C. G. Kendall). Tulsa, Oklahoma, 71-108.
- Bown, T. M. and Fleagle, J. G. 1993. Systematics, biostratigraphy, and dental evolution of the Palaeothentidae, later Oligocene to early-middle Miocene (Deseadan-Santacrucian) caenolestoid marsupials of South America. *Journal of Paleontology, Memoir* 29, 67 (Supplement N° 2), 1-76.
- Cabrera, A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, *Ciencias Zoológicas*, 4, xxii, 309-732.
- Dozo, M. T. 1994. Interpretación del molde endocraneano de *Eucholoeops fronto*, un Megalonychidae (Mammalia, Xenarthra, Tardigrada) del Mioceno Temprano de Patagonia (Argentina). *Ameghiniana*, 31, 317-329.
- Fleagle, J. G. 1988. *Primate Adaptation & Evolution*. Academic Press, Londres, 1-486.
- Galliari, C. A., Pardiñas, U. F. J. y Goin, F. J. 1996. Lista comentada de los mamíferos argentinos. *Mastozoología Neotropical*, 3, 39-61.
- Guerstein, G. R., Quattrocchio, M., Deschamps, C. and Ruiz, L. 1995. Cenozoic (pre-Plioceno) paleoenvironmental trends based on Palynomorphs from the Colorado Basin, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial N° 3, Paleógeno de América del Sur*, 63-73.
- Haq, B. U., Hardenbol, J. and Vail, P. R. 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, 235, 1156-1167.
- Hershkovitz, P. 1977. *Living New World Monkeys (Platyrrhini) with an introduction to Primates*. University of Chicago Press, Chicago, 1, 135-142, 152, 233, 288.
- Kay, R. F. and Madden, R. H. 1995. Mammals and rainfall: paleoecology of the middle Miocene at La Venta (Colombia, South America). *Journal of Human Evolution*, 32, 161-199.
- Marshall, L. G. 1980. Systematics of the South American marsupial family Caenolestidae. *Fieldiana, Geology*, n. s., 5, 1-145.
- Marshall, L. G. 1982. Systematic of the South American marsupial family Microbiotheriidae. *Fieldiana, Geology*, n. s., 10, 1-75.
- McNab, B. K. 1980. Energetics and the limits to a temperate distribution in armadillos. *Journal of Mammalogy*, 61, 606-627.
- Monjeau, J. A., Bonino, N. and Saba, S. 1994. Annotated checklist of the living land mammals in Patagonia, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 1, 143-156.
- Morando, M. and Polop, J. J. 1997. Annotated checklist of mammal species of Córdoba province, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 4, 129-136.
- Pardiñas, U. F. J. 1991. Primer registro de primates y otros vertebrados para la Formación Collón Curá (Mioceno Medio) del Neuquén, Argentina. *Nota Paleontológica. Ameghiniana*, 28, 197-199.
- Pascual, R. and Ortiz Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution*, 19, 23-60.

- Pascual, R., Vucetich, M. G., Scillato Yané, G. J. and Bond, M. 1985. Main pathways mammalian diversification in South America. In: *The Great American Biotic Interchange* (Eds. F. Stehli and S. D. Webb), Chapter 8. Plenum Press, Londres, Vol. 4, Topics and Geobiology, 216-247.
- Reig, O. A. 1986. Diversity patterns and differentiation of high andean rodents. In: *High altitude tropical biogeography* (Eds. Vuilleumier, F. and Monasterio, M.), Chapter 10, Oxford University Press, 404-439.
- Reig, O. A., Kirsch, J. A. W. and Marshall, L. G. 1987. Systematic relationships of the living and Neocenoic american "opossum-like" marsupials (Suborder Didelphimorphia), with comments on the classification of these and of the Cretaceous and Paleogene new world and european metatherians. In: *Possums and opossums: studies in evolution* (Ed. M. Archer). Surrey Beatty and Sons and the Royal Zoological Society of New South Wales, pp. 1-89.
- Roger, J. 1980. *Paleoecología*. Ed. Paraninfo, Madrid, 5-203.
- Rosemberger, A. L., Setoguchi, T. and Shigehara, N. 1990. The fossil record of Callitrichine primates. *Journal of Human Evolution*, **19**, 209-236.
- Scillato Yané, G. J. 1981. Nuevos Tardigrada (Mammalia, Edentata) del "Notohippidense" (Edad Santacruzense, Mioceno Temprano) de Patagonia (Argentina). Su importancia bioestratigráfica y paleoambiental. 8° Congreso Geológico Argentino (San Luis, 20-26 setiembre, 1981), *Actas*, **4**, 679-689.
- Scillato Yané, G. J. 1986. Los Xenarthra fósiles de Argentina (Mammalia, Edentata). In: *Simposio "Evolución de los vertebrados cenozoicos", 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza, 23-27 noviembre, 1986)*, **2**, 151-155.
- Scillato Yané, G. J., Carlini, A. A. y Vizcaíno, S. 1987. Nuevo Nothotheriinae (Edentata, Tardigrada) de Edad Chasicuense (Mioceno Tardío) del sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana*, **24**, 211-215.
- Tambussi, C. P. and Noriega, J. 1996. Summary of the avian fossil record from southern South America. In: *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* (Ed. Arratia, G.), **A**, **30**, 245-264.
- Tauber, A. A. 1991. *Homunculus patagonicus* Ameghino, 1891 (Primates, Ceboidea), Mioceno Temprano, de la costa atlántica austral provincia de Santa Cruz, Argentina. *Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Miscelánea*, **82**, 1-32.
- Tauber, A. A. 1994. *Estratigrafía y vertebrados fósiles de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior) en la costa atlántica de Santa Cruz, República Argentina*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, República Argentina, pp. 1-422 (inédita).
- Tauber, A. A. 1995. Tafonomía de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior), en la costa atlántica entre las rías del Coyle y de Gallegos, provincia de Santa Cruz, República Argentina. *11° Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados (Tucumán, mayo 17-20, 1995)*, p. 20.
- Tauber, A. A. 1996. Los representantes del género *Protypotherium* (Mammalia, Notoungulata, Interatheriidae) del Mioceno Temprano del sudeste de la provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Miscelánea*, **95**, 1-29.
- Tauber, A. A. 1997a. Bioestratigrafía de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana*, **34**, 413-426.
- Tauber, A. A. 1997b. Paleoecología de la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana*, **34**, 517-529.
- Tonni, E. P. y Tambussi, C. P. 1988. Un nuevo Psilopterinae (Aves: Ralliformes) del Mioceno Tardío de la provincia de Buenos Aires, República Argentina. *Ameghiniana*, **25**, 155-160.
- Vizcaíno, S. F. 1994a. Mecánica masticatoria de *Stegotherium tessellatum* Ameghino (Mammalia, Xenarthra) del Mioceno de Santa Cruz (Argentina). Algunos aspectos paleoecológicos relacionados. *Ameghiniana*, **31**, 283-290.
- Vizcaíno, S. F., 1994b. Sistemática y anatomía de los Astegotheriini Ameghino, 1906 (nuevo rango) (Xenarthra, Dasypodidae, Dasypodinae). *Ameghiniana*, **31**, 3-13.
- Vizcaíno, S. F. y Bargo, M. S. 1993. Los armadillos (Mammalia, Dasypodidae) de La Toma (Partido de Coronel Pringles) y otros sitios arqueológicos de la provincia de Buenos Aires. Consideraciones paleoambientales. *Ameghiniana*, **30**, 435-443.
- Vizcaíno, S. F., Pardiñas, U. F. y Bargo, M. S. 1995. Distribución de los armadillos (Mammalia, Dasypodidae) en la Región Pampeana (República Argentina) durante el Holoceno. Interpretación paleoambiental. *Mastozoología Neotropical*, **2**, 149-166.
- Vucetich, M. G. 1984. Los roedores de la Edad Friasense (Mioceno Medio) de Patagonia. *Revista del Museo de la Plata, Paleontología* (n. s.), **8** (50), 47-126.
- Vucetich, M. G. 1985. *Cephalomyopsis hipselodontus* gen. et sp. nov. (Rodentia, Caviomorpha, Cephalomyidae) de la Edad Colhuehuapense (Oligoceno Tardío) de Chubut, Argentina. Nota paleontológica. *Ameghiniana*, **22**, 243-245.
- Vucetich, M. G. 1986. Historia de los roedores y primates en Argentina: su aporte al conocimiento de los cambios ambientales durante el Cenozoico. In: *Simposio "Evolución de los vertebrados cenozoicos", 4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Mendoza, noviembre 23-27, 1986)*, **2**, 157-165.
- Vucetich, M. G. y Verzi, D. H. 1991a. Un nuevo Echimyidae (Rodentia, Histicognathi) de la edad Colhuehuapense de Patagonia y consideraciones sobre la sistemática de la familia. *Ameghiniana*, **28**, 67-74.
- Vucetich, M. G. y Verzi, D. H. 1991b. Diversidad y distribución de peculiares Echimyidae (Rodentia) fósiles de ambientes abiertos. *7° Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados (La Rioja, mayo 7-9, 1991)*. *Ameghiniana*, **28**, 414.

Manuscrito recibido: 12 de enero, 1998

Manuscrito aceptado: 10 de diciembre, 1998