

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

*María Teresa ALBERDI¹, Edgardo ORTIZ JAUREGUIZAR²
y José Luis PRADO^{2,3}*

¹ Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. José Gutiérrez Abascal, 2. 28006-Madrid (España).

² Laboratorio de Sistemática y Biología Evolutiva (LASBE). Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n. 1900-La Plata (Argentina).

³ INCUAPA. Facultad Ciencias Sociales. UNC. San Martín 3060. 7400 Olavarría (Argentina)

ABSTRACT

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

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

RESUMEN

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

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

INTRODUCCIÓN

El registro de la historia de los mamíferos continentales de América del Sur es uno de los más completos del planeta, sólo superado por aquellos de América del Norte y Europa. Sin embargo, se diferencia marcadamente de ellos por estar principalmente restringido a su porción meridional y, más específicamente, al actual territorio argentino (Patterson y Pascual, 1972). Esta peculiaridad, que en principio parece limitar considerablemente la importancia del registro sudamericano, se torna extremadamente útil cuando, como en este trabajo, se intentan confrontar los cambios en la fauna de mamíferos con las principales modificaciones en las

condiciones climático-ambientales. Las razones de estas ventajas comparativas radican fundamentalmente en la peculiar geografía del extremo austral del continente, en su extensión latitudinal y longitudinal, y en su posición geográfica. En efecto, la conjunción de una gran extensión latitudinal, una mucho menor dimensión longitudinal, la cercanía con la Antártida occidental, la existencia de un activo borde de contacto con la placa Pacífica en sentido N-S y la comparativamente escasa distancia existente entre un punto cualquiera del continente y el mar, hace que una modificación del ambiente físico regional se transmita más rápidamente a la biota de la zona austral que a aquella ubicada en las regiones intertropicales del continente (Pascual, 1984; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, en

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

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

MATERIAL Y MÉTODO

Las unidades de análisis fueron las faunas de las 7 Edades mamífero (South American Land Mammal Ages = SALMA_s), reconocidas para el intervalo Mioceno tardío-Pleistoceno tardío en la provincia de Buenos Aires (Chasiquense, Huayqueriense, Montehermosense, Chapadmalalense, "Uquiense", Ensenadense y Lujanense),

más su fauna actual (Fig. 1). La lista taxonómica fue tomada de Bondesio *et al.* (1980) para la SALMA Chasiquense y de Tonni *et al.* (1992) para las restantes SALMA_s. Aunque las SALMA_s son unidades biocronológicas no reconocidas formalmente por el Código de Nomenclatura Estratigráfica, es innegable que han provisto un marco temporal adecuado para comprender la evolución de los mamíferos terrestres (Savage, 1962; Pascual *et al.*, 1965; Savage y Russell, 1983; Pascual, 1984; Woodburne, 1987a,b; entre otros).

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

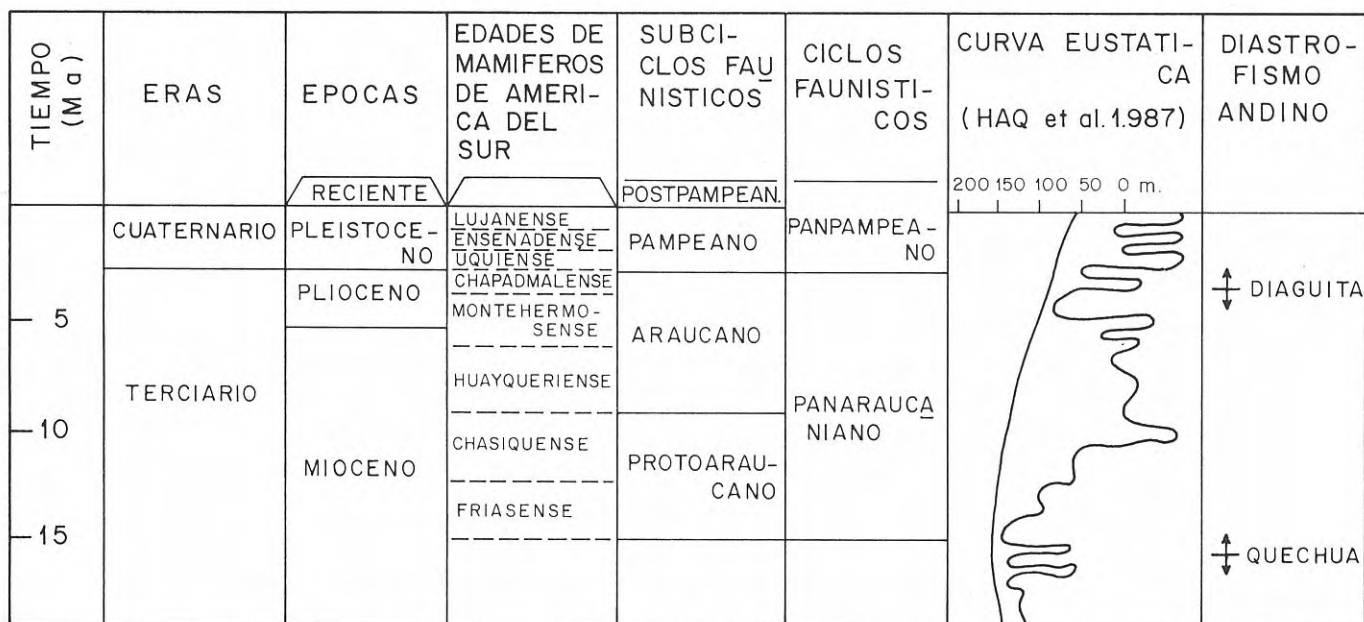


Figura 1. Cuadro de correlaciones estratigráficas del Cenozoico tardío de América del Sur modificado de Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990).

discutido los resultados obtenidos agrupándolos en los dos Ciclos Faunísticos reconocidos para el lapso Mioceño tardío-Actualidad: Panaraucaiano (Chasiquense-Chapadmalalense) y Pan-pampeano ("Uquiense"-Actualidad) (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990).

CICLO FAUNÍSTICO PANARAUCANIANO

El registro de mamíferos terrestres en la provincia de Buenos Aires comenzó con lo que Pascual y Bondesio (1982) denominaron la "Edad de las Planicies Australes". Este evento, caracterizado por el desarrollo de amplias y variadas planicies a lo largo de América del Sur, fue consecuencia de los cambios físicos que sucedieron a partir del Mioceno medio en este continente. Hasta ese momento los ambientes propicios para la preservación de los mamíferos continentales estaban prácticamente confinados a la región patagónica (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990). En ese momento, como resultado de la acción de la fase orogénica andina Quechua, los sedimentos con restos de mamíferos terrestres se depositaron principalmente en el Norte y Noroeste

de la Patagonia (Bondesio *et al.*, 1980; Pascual y Bondesio, 1982). Desde el punto de vista ambiental esta fase marcó el inicio de la desertización de la región patagónica y promovió un cambio radical en sus comunidades de mamíferos. La mayor parte de los mamíferos precedentes pansantacruccianos (Ortiz Jaureguizar, 1986), indicadores de bosques subtropicales, pasan a ser extintos, raros o ausentes en las latitudes australes de la Patagonia. En contraposición con esto, se asiste a un incremento de los grupos cursoriales y pastadores, registrándose por primera vez en la historia de los mamíferos sudamericanos un predominio de los "ungulados" pastadores. Desde un punto de vista zoogeográfico, en ese momento se establecieron las condiciones ambientales conducentes a la diferenciación de los actuales Dominios Patagónico y Austral-Cordillerano (*sensu* Ringuelet, 1961), que de este modo son los primeros en diferenciarse como tales (Pascual *et al.*, en prensa) (Fig. 2).

El desplazamiento hacia el Norte de los ambientes favorables para la preservación de restos de mamíferos aparece también relacionado con marcados cambios eustáticos en el nivel del mar. Esto se visualiza con la amplia transgresión marina ("Mar Paranense") que se extendió desde el Norte de la Patagonia al Oeste de Uruguay y el Sur de Paraguay (Camacho, 1967) en tiempos pre-Chasiquenses. La retracción de este mar dio lugar al desarrollo de extensas planicies al Norte de la Patagonia. Este período está representado en la Argentina por cuatro SALMA_S: Chasiquense, Huayqueriense, Montehermosense y Chapadmalalense, cuyo más completo registro se encuentra en la provincia de Buenos Aires. A pesar de que en estas planicies la mayoría de los mamíferos son cursoriales y pastadores (e.g. notoungulados: Xotodontinae y Mesotheriinae; roedores: Dinomyidae y Protohydrocherinae), otros vertebrados indican que existió una diferenciación regional que de algún modo anticipa las actuales regiones biogeográficas (Fig. 2). Tomando como ejemplo el territorio argentino, su región septentrional mostraba una división entre el Oeste y el Este. En esta última, representada en la actualidad por la región comprendida entre los ríos Paraná y Uruguay, conjuntamente con los mamíferos cursoriales, se registran cocodrilos, tortugas acuáticas y bóidos, ausentes en la región occidental.

Desde un punto de vista taxonómico en la SALMA Chasiquense predominaron los Notoungulata y Caviomorpha (Fig. 3). En las restantes SALMA_S de este ciclo predominan los Caviomorpha y los Cingulata. Desde un punto de vista trófico los tipos pastadores predominaron durante todo el ciclo. Se observa un incremento en la diversidad de los tipos carnívoros en las SALMA_S Huayqueriense, Montehermosense y Chapadmalalense. Es interesante destacar el recambio faunístico que se observa en los pastadores, ya que los Caviomorpha y los Cingulata reemplazaron progresivamente a los Notoungulata a partir de la SALMA Huayqueriense. Los "ungulados" quedaron representados solamente por los Litopterna y Notoungulata, a su vez representados sólo por los tipos más cursoriales y pastadores de las familias Protheroheriidae y Macraucheniiidae para los primeros y Mesotheriidae Mesotheriinae, Toxodontidae Xotodontinae y Hegetotheriidae Pachyrukinae para los segundos. Entre los roedores se diferencian formas pastadoras cursoriales de gran tamaño como los Dinomyidae, Eume-

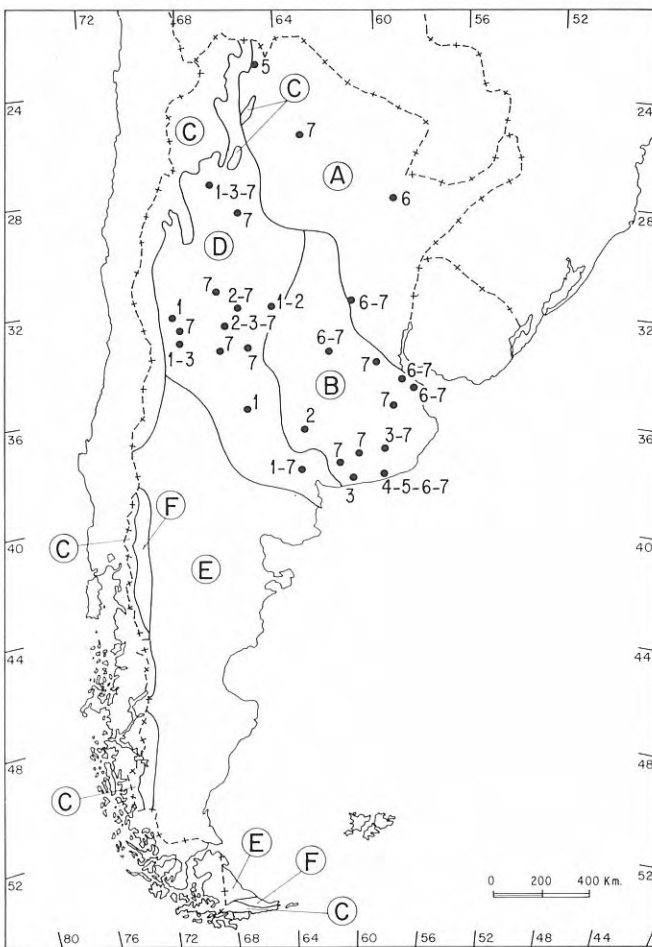


Figura 2. Dominios zoogeográficos: A = Subtropical; B = Pamásico; C = Andino; D = Central; E = Patagónico; F = Austral-Cordillerano. 1. Chasiquense; 2. Huayqueriense; 3. Montehermosense; 4. Chapadmalalense; 5. "Uquiense"; 6. Ensenadense; 7. Lujanense.

gamyidae y los Hydrochoeridae Protohydrochoerinae, simpátricos y sincrónicos. En cuanto a los Xenarthra, los Cingulata Dasypodidae y Glyptodontidae alcanzan su máxima diversidad en la SALMA Huayqueriense. En los Pilosa, las formas más terrestres representadas por algunos de los Megatheridae y Mylodontidae se tornan progresivamente más numerosos, mientras que las formas más escansoriales como los Megatheridae Nothrotheriinae y los Megalonychidae, quedaron restringidas a las zonas más cálidas, húmedas y boscosas, periféricas a la Región Pampeana, en particular a los depósitos de planicie de inundación de la Mesopotamia y del Norte de la Patagonia, en la región del río Negro (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, en prensa). Por su parte, los Vermilingua Myrmecophagidae y Cyclopidae han sido registrados fundamentalmente en las altas planicies aluviales de la región centro-oeste de Argentina. Se registran por primera y última vez los Myrmecophagidae en la región Pampeana. Entre los marsupiales, se destaca la disminución en la diversidad de los Caenolestoidea de los cuales sólo persiste en las SALMA_s, Chasiquense y Montehermosense, un género avanzado (*Pliolestes*), de la familia plesiomorfa Caenolestidae (Pascual y Herrera, 1975). Otro aspecto importante es el remplazo de los Microbiotheroidea por los Didelphoidea. Estos últimos se tornaron dominantes en el Sur de América del Sur, diferenciándose varios linajes que evolucionaron hacia un tipo carnívoro, siendo los Sparassocynidae un ejemplo paradigmático (Goin, 1991; Reig y Simpson, 1972). Paralelamente este incremento en los Didelphoidea carnívoros está inversamente correlacionado con la declinación de los Borhyaenidae carnívoros, los cuales se extinguieron a finales de este ciclo. Esta declinación fue seguida, sin embargo, por la diferenciación de un tipo muy especializado de Borhyaenoidea, los Thylacosmilidae que paralelizaron a los Felidae "diente de sable" del Hemisferio Norte (Goin y Pascual, 1987). La aparición de estos marsupia-

les está vinculada con los nuevos ecosistemas del Ciclo Panaraucaniano (Goin y Carlini, 1993). La diferenciación de los Thylacosmilidae involucra un proceso coevolutivo con los grandes herbívoros pastadores (Goin y Pascual, 1987). Finalmente, una de las más sorprendentes líneas de marsupiales, representada por los Argyrolagidae, diferencia tipos "ricochetales" adaptados a estos nuevos ecosistemas (Simpson, 1970a,b).

CICLO FAUNÍSTICO PAN-PAMPEANO

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

Desde un punto de vista faunístico, el evento más significativo es la llegada masiva de mamíferos inmigrantes provenientes de América del Norte (incluyendo América Central). Este evento, denominado "Gran Intercambio Biótico Americano" (Stehli y Webb, 1985), comienza en el ciclo anterior, en la SALMA Huayqueriense, con la entrada de los primeros colonizadores (i.e. *Cyonasua*), pero tiene su mayor manifestación en la SALMA Ensenadense (Tonni *et al.*, 1992). La SALMA "Uquiense", con la que comienza este ciclo, está reconocida sobre la base de una inferencia teórica y no en un registro incuestionable de mamíferos provenientes de su localidad tipo, Uquia, en el noroeste de la

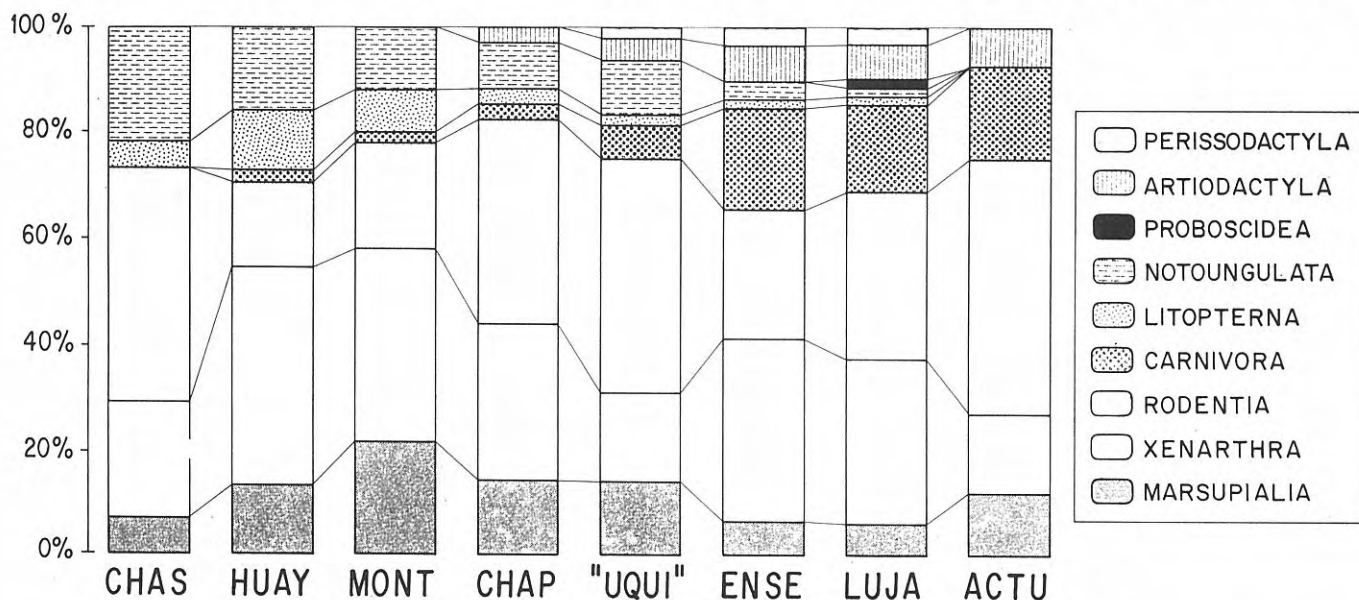


Figura 3. Composición faunística del Cenozoico tardío de la provincia de Buenos Aires (Argentina). En abscisas las Edades mamífero registradas: CHAS = Chasiquense, HUAY = Huayqueriense, MONT = Montehermosense, CHAP = Chapadmalalense, "UQUI" = "Uquiense", ENSE = Ensenadense, LUJA = Lujanense y ACTU = Actual. En ordenadas los porcentajes de géneros por Ordenes de mamíferos.

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

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

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

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

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

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

AGRADECIMIENTOS

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

BIBLIOGRAFÍA

- Alberdi, M. T., Bonadonna, F. P., Cerdeño, E., Prado, J. L., Sánchez, B. y Tonni, P. T. 1993. Recambio faunístico en el Cuaternario de Argentina. *Documents des Laboratoires de Géologie Lyon*, **125**, 17-27.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, **8**, 1-568.
- Bond, M., Cartini, A., Goin, F., Legarreta, L., Ortiz Jaureguizar, E., Pascual, R., Prado, J.L. and Uliana, M. 1994. Episodes in South American Land Mammals Evolution and sedimentation: testing their apparent concomitance in a Paleocene succession from Central Patagonia. *Abstract VI Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía*, Trelew, Abril 1994, 20.
- Bondesio, P., Laza, J. H., Scillato Yané, G. J., Tonni, E. P. y Vucetich, M. G. 1980. Estado actual del conocimiento de los vertebrados de la Formación Arroyo Chasicó (Plioceno temprano) de la Provincia de Buenos Aires. *Actas II Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Buenos Aires 1978, **3**, 101-127.
- Camacho, H. H. 1967. Las transgresiones del Cretácico superior y Terciario de la Argentina. *Revista Asociación Geológica Argentina*, **22**, 253-280.
- Cione, A. L. and Tonni, E. P. in press. Chronostratigraphy and "Land-Mammal ages" in the Cenozoic of southern South America: Principles, practices and the "Uquian" problem. *Journal of Paleontology*.
- Fidalgo, F., de Francesco, F. O. y Pascual, R. 1975. Geología superficial de la Llanura Bonaerense. In: *Geología de la provincia de Buenos Aires*, Relatorio del VI Congreso Geológico Argentino, Buenos Aires, 103-138.
- Frakes, L. A. 1979. *Climates Throughout Geological Time*. Elsevier, Amsterdam, 310 pp.
- Goin, F. J. 1991. *Los Didelphoidea (Mammalia, Marsupialia) del Cenozoico Tardío de la Región Pampeana*. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, **569**, 1-327, inédita.
- Goin, F. J. y Carlini, A. A. 1993. Un primitivo Thylacosmilidae (Marsupialia, Sparassodonta) del Mioceno medio de Patagonia. *Ameghiniana*, **30**, 107-108.
- Goin, F. J. and Pascual, R. 1987. News on the biology and taxonomy of the Marsupials Thylacosmilidae (Late Tertiary of Argentina). *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, **39**, 219-246. Buenos Aires.
- Haq, B. U., Hardenbol, J. and Vail, P. R. 1987. Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, **235**, 1156-1167.
- Kraglievich, J. L. 1952. El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar, provincia de Buenos Aires: resumen preliminar. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicionales de Mar del Plata*, **1**, 8-37.
- Kraglievich, L. 1934. *La Antigüedad Pliocena de las Faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal, Deducidas de su Comparación con las que le Precedieron y Sucplieron*. Imprenta "El Siglo Ilustrado", Montevideo, 1-136.
- Legarreta, L., Uliana, M. A. y Torres, M. A. 1990. Secuencias deposicionales cenozoicas de Patagonia Central: sus relaciones con las asociaciones de mamíferos terrestres y episodios marinos epicontinentales. Evaluación preliminar. *Actas II Simposio sobre el Terciario de Chile, Procesos y Productos de Depositación en el Ambito Andino*, Concepción, 135-176.
- Marshall, L. G., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, R., Reig, O. A., Bombín, M. and Mones, A. 1984. Mammals and Stratigraphy: Geochronology of the Continental Mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata*, Mémoire Extraordinaire 1-76.
- Marshall, L. G., Butler, R. F., Drake, R. and Curtis, G. H. 1982. Geochronology of type Uquian (Late Cenozoic) land mammal age, Argentina. *Science*, **216**, 986-989.
- Martin, P. S. and Klein, R. G. 1984 (Eds.). *Quaternary Extinctions. A Prehistoric Revolution*. The University of Arizona Press, Tucson, 892 pp.
- Olson, E. C. 1952. The evolution of a Permian vertebrate chronofauna. *Evolution*, **6**, 181-196.
- Ortiz Jaureguizar, E. 1986. Evolución de las comunidades de mamíferos cenozoicos sudamericanos: un estudio basado en técnicas de análisis multivariado. *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía*, Mendoza, **2**, 191-207.
- Ortiz Jaureguizar, E. and 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, Ed.), Buenos Aires, 231-252.
- Pascual, R. 1984. Late Tertiary mammals of southern South America as indicators of climatic deterioration. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, **2**, 1-30.
- Pascual, R. y Bondesio, P. 1982. Un roedor Cardiatheriinae (Hydrochoeridae) de la Edad Huayqueriense (Mioceno tardío) de La Pampa. Sumario de los ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. *Ameghiniana*, **19**, 19-35.
- Pascual, R. and Fidalgo, F. 1972. The problem of the Plio-Pleistocene boundary in Argentina (South America). *International Colloquium on the Problem "The Boundary between Neogene and Quaternary"*, Collection of Papers, Moscú, **2**, 1-58.
- Pascual, R. y Herrera, H. 1975. Adiciones al conocimiento de *Pliolestes tripotamicus* Reig, 1955 (Mammalia, Marsupialia, Caerolestidae) del Plioceno superior de la Argentina. Sobre la presencia de este género en el Plioceno inferior (Formación Arroyo Chasicó) del suroeste de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, **10**, 36-50.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E. J., Gondar, D. y Tonni, E. P. 1965. Las Edades del Cenozoico mamalífero de la Argentina, con especial atención a aquéllas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires*, **6**, 165-193.
- Pascual, R. and Ortiz Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and Mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution*, **19**, 23-60.
- Pascual, R. and Ortiz Jaureguizar, E. 1991. Evolutionary pattern of land mammal faunas during the Late Cretaceous and Paleocene in South America: a comparison with the

- North American pattern. *Annales Zoologica Fennici*, **28**, 245-252.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. and Prado, J. L. *in litt.* Land Mammals: Paradigm of cenozoic South American geobiotic evolution. *Revista Geológica de Chile*. 76 pp.
- Pascual, R., Vucetich, M. G., Scillato Yané, G. J. and Bond, M. 1985. Main Pathways of Mammalian Diversification in South America. *In: The Great American Biotic Interchange* (F. G. Stehli and S. D. Webb, Eds.), Plenum Press, New York and London, 219-247.
- Patterson, B. and Pascual, R. 1972. The Fossil Mammal Fauna of South America. *In: Evolution, Mammals and Southern Continents* (A. Keast, F. C. Erk and B. Glass, Eds.), University of New York Press, Albany, 247-309.
- Politis, G. G. 1984. Climatic variations during historical times in Eastern Buenos Aires Pampas, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, **9**, 133-162.
- Politis, G. G., Tonni, E. P. y Fidalgo, F. 1983. Cambios corológicos de algunos mamíferos en el área interserrana de la Provincia de Buenos Aires durante el Holoceno. *Ameghiniana*, **20**, 72-80.
- Prado, J. L., Menegaz, A. N., Tonni, E. P. y Salemme, M. C. 1988. Los mamíferos de la Fauna local Paso Otero (Pleistoceno tardío), provincia de Buenos Aires. Aspectos paleoambientales y biostratigráficos. *Ameghiniana*, **24**, 217-233.
- Reig, O. A. and Simpson, G. G. 1972. *Sparassocynus* (Marsupialia, Didelphidae), a peculiar mammal from the Late Cenozoic of Argentina. *Journal of Zoology*, London, **167**, 511-539.
- Ringuélet, R. 1961. Rasgos fundamentales de la Zoogeografía de la Argentina. *Physis*, **22**, 151-170.
- Salemme, M. C. 1983. Distribución de algunas especies de mamíferos en el Noreste de la Provincia de Buenos Aires durante el Holoceno. *Ameghiniana*, **20**, 81-94.
- 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. and Russell, D. E. 1983. *Mammalian paleofaunas of the World*. Addison-Wesley, New York, 432 pp.
- Shackleton, N. J. 1984. Oxigen Isotope evidence for Cenozoic climatic change. *In: Fossil and Climate* (P. Brenchley, Ed.), John Wiley and Sons, New York, 27-34.
- Shackleton, N. J. and Hall, M. A. 1984. Oxigen and Carbon isotope stratigraphy of Deep Sea Drilling Project - Hole 552 A: Plio-Pleistocene glacial History. *Initial Reports Deep Sea Drilling Project*, **71**, 599-609.
- Simpson, G. G. 1940. Review of the Mammal-bearing Tertiary of South America. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **83**, 649-710.
- Simpson, G. G. 1970a. The Argyrolagidae, extinct South American marsupials. *Bulletin Museum Comparative Zoology*, **139**, 1-86.
- Simpson, G. G. 1970b. Additions to knowledge of the Argyrolagidae (Mammalia, Marsupialia) from the Late Cenozoic of Argentina. *Breviora*, **362**, 1-9.
- Southam, J. R. and Hay, W. W. 1981. Global sedimentary mass balance and sea level changes. *In: The Oceanic Lithosphere* (C. Emiliani, Ed.), John Wiley and Sons, New York, 1617-1684.
- Stehli, F. G. and Webb, S. D. (Eds.) 1985. *The Great American Biotic Interchange*, Plenum Press, New York and London, 532 pp.
- Summerhayes, C. P. 1986. Sea level curves based on Seismic Stratigraphy: their chronostratigraphic significance. *In: Boundaries and events in the Paleogene* (N. J. Shackleton, Ed.), *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology*, **57**, 27-42.
- Tonni, E. P. 1985. The Quaternary climate in the Buenos Aires Province through mammals. *I Acta Geocriológica*, **3**, 114-121.
- Tonni, E. P., Alberdi, M. T., Prado, J. L., Bargo, M. S. and Cione, A. L. 1992. Changes in mammal assemblages in the pampean region (Argentina) and their relation with the Plio-Pleistocene boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **95**, 179-194.
- Tonni, E. P. y Fidalgo, F. 1978. Consideraciones sobre los cambios climáticos durante el Pleistoceno tardío-Reciente en la Provincia de Buenos Aires. Aspectos ecológicos y zoogeográficos relacionados. *Ameghiniana*, **15**, 235-253.
- Tonni, E. P. y Fidalgo, F. 1982. Geología y paleontología de los sedimentos del Pleistoceno en el área de Punta Hermengo (Miramar, Prov. de Buenos Aires, Rep. Argentina): aspectos paleoclimáticos. *Ameghiniana*, **19**, 79-108.
- Tonni, E. P. y Politis, G. G. 1980. La distribución del guanaco (Mammalia, Camelidae) en la provincia de Buenos Aires durante el Pleistoceno tardío y Holoceno. Los factores climáticos como causas de su retracción. *Ameghiniana*, **17**, 53-66.
- Vail, P. R., Mitchum, R. M. Jr. and Thompson, S. III., 1977. Seismic Stratigraphy and Global Changes of Sea Level. *In: Seismic stratigraphy Application to Hydrocarbon Exploration* (C. E. Payton, Ed.), *American Association Petroleum Geology, Memoirs*, **26**, 83-97.
- Weaver, F. M. 1973. Pliocene paleoclimatic and paleoglacial history of East Antarctica recorded in deep-sea piston cores. *Florida State University, Sedimentary Research Laboratory*, **36**, 1-142.
- Webb, S. D. 1983. The rise and fall of the late Miocene ungulate fauna in North America. *In: Coevolution* (M. H. Nitecki, Ed.), The University of Chicago Press, Chicago, 267-306.
- Webb, S. D. 1985. Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas. *In: The Great American Biotic Interchange* (F. G. Stehli and S. D. Webb, Eds.) Plenum Press, New York and London, 357-386.
- Woodburne, M. O. 1987a. Principles, classification, and recommendations. *In: Cenozoic Mammals of North America. Geochronology and Biostratigraphy* (M. O. Woodburne, Ed.), University of California Press, Berkeley, 9-17.
- Woodburne, M. O. 1987b. Mammal Ages, Stages, and Zones. *In: Cenozoic Mammals of North America. Geochronology and Biostratigraphy* (M. O. Woodburne, Ed.), University of California Press, Berkeley, 18-23.

Manuscrito recibido: 18 de febrero, 1994

Manuscrito aceptado: 17 de junio, 1994