

MAMÍFEROS CENOZOICOS

ROSENDO PASCUAL¹, ALFREDO A. CARLINI¹, MARIANO BOND¹ y FRANCISCO J. GOIN¹

¹ División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque, 1900 La Plata

INTRODUCCIÓN

Los mamíferos fósiles terrestres han demostrado ser paradigmáticos para conocer la evolución geobiótica del continente sudamericano durante el Cenozoico. Hasta ahora son los más fidedignos testimonios biológicos para reconocer y caracterizar significativos intervalos del lapso Cretácico tardío-Cenozoico, así como para inferir los cambios ambientales (*s.l.*) sucedidos durante ese lapso en el continente sudamericano, porque (1) son los más abundantes y mejor representados de todos los organismos fósiles conocidos; (2) su conocimiento relativo es más profundo respecto de otros vertebrados, sobre todo de aquellos caracteres anatómo-fisiológicos reconocibles por el esqueleto que indican sus exigencias ecológicas, y por ellos su distribución biogeográfica. De esta última podemos inferir las variaciones climático-ambientales sucedidas a través del Cenozoico (Pascual, 1984a, 1984b; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, 1996). La ocasional presencia de otros elementos climático-sensitivos (*sensu* Robinson, 1973) de la biota ha permitido poner a prueba esas inferencias; (3) cronológicamente son conocidos de sedimentos de la mayor parte del Cenozoico, y trascendentes hiatos como los del Cretácico tardío y Paleoceno más inferior han comenzado, recientemente, a ser llenados (Bonaparte, 1990, 1996; Pascual, 1996; 1998; en prensa; Vizcaíno *et al.*, 1998) y (4) geográficamente son conocidos desde las latitudes más septentrionales a las más australes, y desde la Cordillera de Los Andes hasta las mismas costas atlánticas (Pascual, 1984a; 1984b; Pascual *et al.*, 1996).

BIOCRONOLOGÍA DEL CENOZOICO SUDAMERICANO SEGÚN LOS MAMÍFEROS TERRESTRES

Como dijimos arriba, los mamíferos terrestres constituyen las más efectivas evidencias fósiles para reconocer y caracterizar significativos intervalos temporales del Cretácico tardío y del Cenozoico sudamericanos. Estos intervalos representan los mejores biocrones (*sensu* Williams, 1901) para delimitar unidades cronológicas, esto es biocronológicas (véase Pascual *et al.*, 1965; Woodburne, 1977), cuya unidad básica es la Edad-mamífero (*Land-mammal Age*, LMA. NALMA = *North American Land-mammal Age*; SALMA = *South American Land-mammal Age*). Siguiendo las implícitas sugerencias de Savage (1962), Pascual *et al.* (1965:170) propusieron el reconocimiento de una clasificación Biocronológica (Geobiótica para Simpson, 1971), criterio y nomenclatura posteriormente propuestos por Woodburne (1977) y desde entonces adoptada casi unánimemente por los paleontólogos de los mamíferos norteamericanos y sudamericanos. Formalmente una LMA no es una Edad ni un Piso (al respecto véase Simpson, 1971), y hasta donde conocemos no integra el *corpus jury* de ningún código estratigráfico formalizado. Pero los paleontólogos de mamíferos la han preferido a otros términos propuestos, particularmente porque no está «atada» a un estratotipo. Se basa en el «estado evolutivo» («stage of evolution» o «evolutionary grade» o «dégré de l'évolution de la faune» *sensu* Ameghino. Véase abajo) de las «comunidades» de mamíferos, criterio seguido ya por los primeros paleontólogos de los mamíferos.

Entre nosotros, el primero fue F. Ameghino (1906:30) : «...*le véritable chronomètre invariable...est celui que juge l'âge des formations selon le degré de l'évolution de la faune*». Como lo destacó Woodburne (1977:1): «*The mammal ages were intended to represent divisions of the Cenozoic based on characteristic groups of fossil mammals whose temporal relationships and overall stage of evolution were thought to be indicative of a particular interval of geologic time (...) attention was given to first and last occurrences, «index fossils» were noted, and characterizing assemblages were listed*». El grado de identidad taxonómica entre diferentes SALMAS nos advirtió que grupos de ellas muestran una mayor aproximación que otras, y a la vez que determinados grupos están más relacionados a unos que a otros por el grado de su identidad taxonómica. Así, usando una técnica del coeficiente de aproximación fue posible componer un ordenamiento jerárquico de SALMAS, que no sólo expresa cambios taxonómicos sino, principalmente, modificaciones ecológicas (véase Ortiz Jaureguizar, 1985; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, 1996), aparentemente relacionadas con cambios ambientales de distinta magnitud, ya regionales, ya globales. Cada una de las unidades resultantes fue reconocidas como **Unidad Faunística**, que de mayor a menor denominamos: **Megaciclo Faunístico**, **Superciclo Faunístico**, **Ciclo Faunístico** y **Subciclo Faunístico** (véase Figura 1, y Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990, figuras 1 y 2)

Las Unidades Faunísticas representadas en Santa Cruz. Generalidades

A pesar de que arriba destacamos que una de las bondades del registro de los mamíferos terrestres sudamericanos es que geográficamente son conocidos desde las latitudes más septentrionales a las más australes, y desde la Cordillera de Los Andes hasta las mismas costas atlánticas, en algún momento dijimos (Patterson y Pascual, 1972) que una de las grandes deficiencias del registro sudamericano era que en su mayoría provenía del extremo austral. Sin embargo, conociendo los efectos climáticos globales que tuvo la separación de la Antártida de América del Sur, especialmente sobre las regiones geográficas del continente sudamericano más próximas a la Antártida (véase Pascual, 1984a) —como es el territorio santacruzense de Patagonia— estas «deficiencias» se convierten en ventajosas para conocer la sucesión de los cambios climáticos que siguieron a ese fenómeno geográfico tan trascendente (ver más abajo). Por eso es frustrante la ausencia de afloramientos de terrenos continentales del lapso Cretácico tardío-Paleógeno en la región extra-cordillerana situada al sur del río Chico de Santa Cruz (*vide* Feruglio, 1949:73), que podrían ser portadores de mamíferos muy significativos porque el Cretácico tardío-Paleoceno fue el lapso en que se pro-

dujo la radiación evolutiva básica (Cladogénesis) de los mamíferos cenozoicos (*i.e.* «Edad de los Mamíferos»). Según Feruglio (*loc. cit.*), con toda probabilidad tal situación no es originaria sino que se debe a la degradación (*sic*). Según él, en esta región el «Patagoniense» (Formación Monte León) se asienta directamente sobre la platea porfirica, es decir que tal «degradación» habría «eliminado» las formaciones marinas Cerro Dorotea, Man-Aike, San Julián y Monte León, las que según Malumian (1999, figura 1, figura 2, figura 3 y figura 4) habrían cubierto no sólo la parte austral extra-cordillerana de Santa Cruz sino también parte de Tierra del Fuego.

Como la más antigua formación continental mamalífera expuesta en esa región del sur del río Chico es la Formación Santa Cruz, discordantemente superpuesta a la Formación Monte León (*antea* «Patagoniano»), sumado a la presunción (Feruglio, *loc. cit.*; Malumian, *loc. cit.*) de que formaciones marinas del Paleógeno allí presentes fueron borradas por la erosión, este registro parece indicar que **durante la mayor parte del lapso Cretácico tardío—Mioceno temprano toda o gran parte de la región al sur del río Chico estuvo invadida por el mar**. *Prima facie* este ambiente talasocrático aparece vinculado a la separación del continente sudamericano de la Antártida, aparentemente completada hacia los 30 Ma (véase abajo). De allí la aparente ausencia de formaciones de la primera parte del Paleógeno, que podrían ser mamalíferas. La existencia de formaciones marinas paleógenas en el pie del extremo cordillerano austral, algunas con facies terrestres intercaladas (véase Malumian, 1999), abre la posibilidad de que una búsqueda intensa allí permita el hallazgo de mamíferos terrestres paleógenos. Debe tenerse en cuenta que el relativamente reciente hallazgo de mamíferos terrestres «sudamericanos» en capas del Eoceno tardío de la península Antártica, isla Seymour, Formación La Meseta (véase Reguero *et al.*, 1998, y literatura citada) apoya la evidencia geofísica (Storey, 1995) de una más prolongada conexión de la península Antártica con el extremo austral sudamericano («Provincia Weddelliana» de Zinsmeister, 1982). Case (1988) reconoció evidencias de que esta provincia zoogeográfica marina actuó también como una provincia zoogeográfica terrestre. Los mamíferos «sudamericanos» del Eoceno tardío de la Formación La Meseta de la isla Seymour acusan endemismo, lo que también sugiere de que al menos la península Antártica fue parte del escenario donde ocurrió el trascendente proceso cladogenético básico, Cretácico tardío-Paleoceno temprano, de los mamíferos cenozoicos sudamericanos (véase Vizcaíno *et al.*, 1998). Hasta ahora no tenemos evidencia concreta alguna de que el resto del continente antártico haya sido también parte de este escenario, pero probablemente lo fue. Por lo menos hay evidencias de que la Antártida fue parte del escenario donde se produjo la cladogénesis de algunos

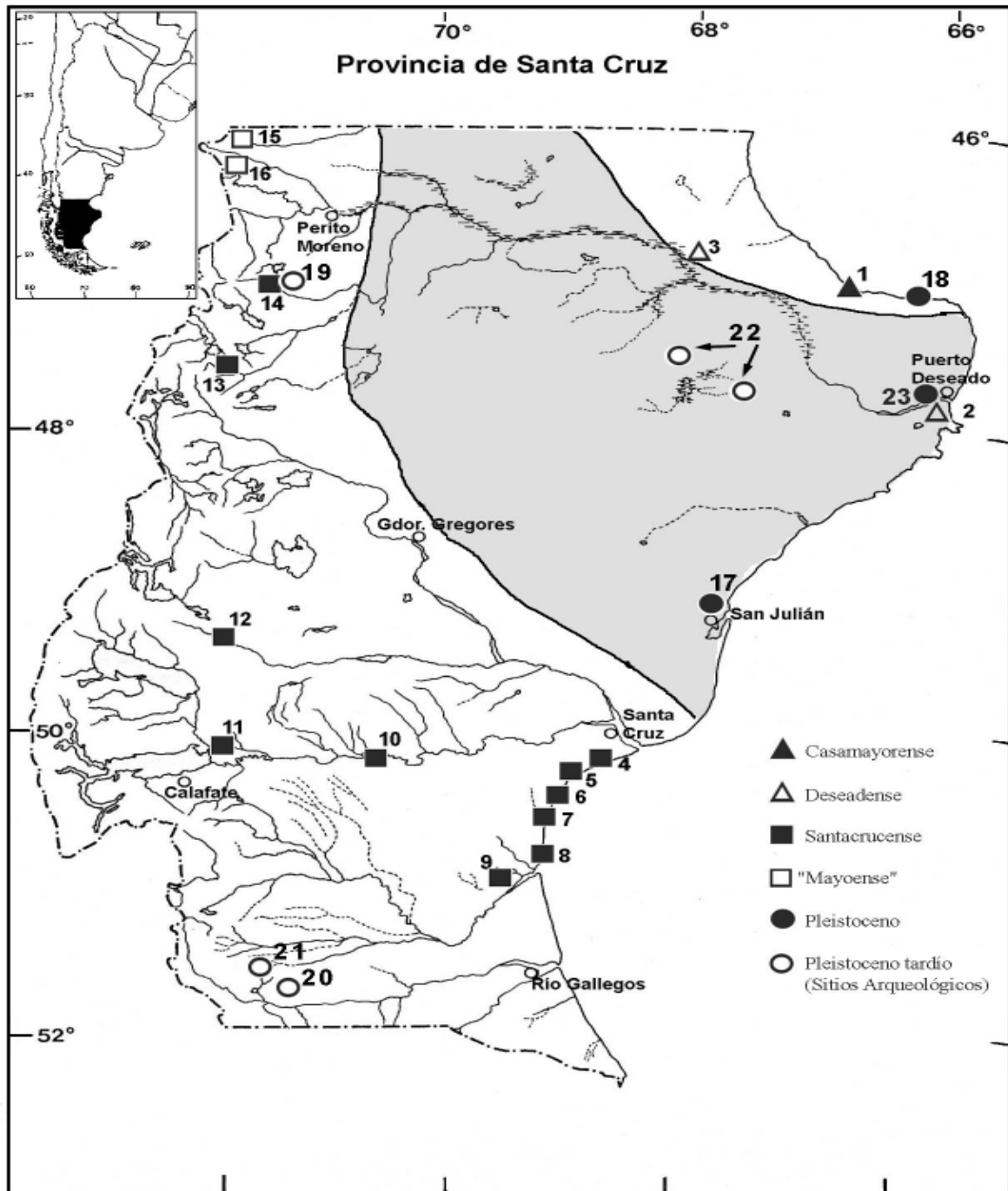


Figura 1: Ubicación aproximada de los principales yacimientos con mamíferos fósiles cenozoicos en la provincia de Santa Cruz, Argentina. 1- Punta Casamayor; 2- "La Flecha" (Cerro Ameghino); 3- Pico Truncado; 4- La Cueva; 5- Santa Cruz; 6- Monte Observación; 7- Coy Inlet (Puerto Coyle); 8- Estancia La Angelina; 9- Estancia Felton; 10- Río Santa Cruz; 11- Karaiken; 12- Río Shehuen; 13- Lago Pueyrredón; 14- Pinturas; 15- Meseta del Guenguel; 16- Río Fénix; 17- Puerto San Julián; 18- Bahía Sanguinetti; 19- corresponde a la loc. 15 de Miotti y Salemme, 1998 para *Megatherium* sp.; 20- corresponde a las loc. 2, 4, 5, 6, 7 y 8 de Miotti y Salemme, 1998, para *Myloodon* sp.; 21- corresponde a las loc. 9, 10, 12 y 13 de Miotti y Salemme, 1998 para *Lama gracilis*; 23- Puerto Deseado.

monotremados y marsupiales «australianos» (Flannery *et al.*, 1995; Goin *et al.*, 1994, 1995). Es posible pues, que en el extremo austral sudamericano —como también en la península Antártica— se puedan hallar restos de esos mamíferos cretácico-paleógenos que iniciaron el gran proceso cladogenético que llevó a la diferenciación de los mamíferos «nativos» sudamericanos, que por

largo tiempo se tuvieron como producto del aislamiento geográfico del continente durante la mayor parte del Cenozoico (v.g. Simpson, 1980 y literatura citada). En favor se encuentra el hecho de que el pasaje de Drake habría comenzado a abrirse en *ca.* 36 Ma (Woodburne and Zinsmeister, 1984; Lawver *et al.*, 1992) y habría estado abierto ya por los 30 Ma. (véase nuestra Figura 1 y

Zachos *et al.*, 2001, figura 2). Sería éste el momento en que América del Sur comenzó su aislamiento como un continente isla. Más aún, el aislamiento del continente Antártico y la consecuente conformación final de la Corriente Circumpolar Antártica significó el establecimiento de nuevas corrientes marinas frías (*e.g.* Malvinas en el Atlántico y Humboldt en el Pacífico), con decisiva influencia en el establecimiento de un nuevo patrón climático global, como se ha señalado repetidamente. Desde ese momento, el extremo sur del continente sudamericano quedó expuesto a los vientos del océano Antártico donde termina la Antártida Occidental, cuya influencia en los climas y ambientes que rigieron la evolución y distribución de los mamíferos terrestres sudamericanos fue decisiva (Pascual, 1984a, 1984b; Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990; Pascual *et al.*, 1996; Pascual, en prensa).

La mayor parte de los modelos acerca de la primera conexión geográfica interamericana favorecen el cierre del sector caribeño del Tethys por el límite Mioceno-Plioceno, hace aproximadamente 5 Ma. Durante los primeros estados de esta acreción una serie de fenómenos de segundo orden, como la formación de bloques topográficos basálticos, parecen haber creado discontinuas conexiones que permitieron el inicio (7-9 Ma) del fenómeno denominado «Gran Intercambio Biótico Americano» (Marshall *et al.*, 1979). Es decir, que el aislamiento geográfico del continente sudamericano no se extendió durante todo el Terciario (véase Simpson, 1980 y bibliografía citada), sino que se extendió entre poco más de 30 Ma y 7-9 Ma (Figura 1). Pero este aislamiento no tuvo barreras intercontinentales infranqueables ya que alrededor de los 30 Ma, aproximadamente coincidente con su separación definitiva de Antártida, se produjo el arribo de los primates platirrininos y los roedores Caviomorpha, aparentemente de África, y probablemente siguiendo una cadena de islas volcánicas transatlánticas relacionadas al rift mesoatlántico (véase Wyss *et al.*, 1993; Flynn *et al.*, 1995 y bibliografía citada en ambos). Además, hacia los 18 Ma se produjo la emigración de los Xenarthra Megalonychidae a las Antillas (Figura 1; Pascual *et al.*, 1990; McPhee e Iturralde-Vinent, 1994), y probablemente también de los roedores caviomorfos y los primates platirrininos (véase Pascual *en prensa*, figuras 2 y 7).

La ausencia aparente de formaciones mamalíferas del Paleógeno en la parte austral de Santa Cruz, parecería relacionarse también con la actividad geotectónica del Nesocratón del Deseado (Figura 1; véase De Giusto *et al.*, 1980). Tanto es así que en su borde norte aparecen bien representadas capas mamalíferas de la SALMA Deseadense (Oligoceno tardío; véase Figura 1, y Flynn y Swisher III, 1995) y poco más al norte, en el golfo de San Jorge, otras más antiguas de la SALMA

Casamayorensis, ambas de Formación Sarmiento (Bond *et al.*, 1995), cuya datación radioisotópica indica una edad eoceno tardía (Kay *et al.*, 1999)

En resumen, los mamíferos cenozoicos más antiguos hasta el momento registrados en el territorio santacrucesino son del Paleógeno, correspondientes a las SALMAs Casamayorensis (Eoceno tardío) y Deseadense (Oligoceno tardío). El Neógeno está representado por las SALMAs Santacrucesina (Mioceno medio inferior) y Mayoense (Mioceno tardío) (véase Figura 1). La SALMA Santacrucesina es la más rica en mamíferos de cuantas unidades mamalíferas se conocen en el territorio argentino y probablemente en el continente sudamericano.

En sedimentos del Mioceno más tardío, esto es, de la Formación El Pedregoso y en otras laterales correlacionables conocidas como «Estratos del Guenguel» (SALMA Mayoense, asignada al Mioceno tardío) (véase Franchi *et al.*, en prensa) se han hallado mamíferos verdaderamente transicionales del Ciclo Patagónico al Ciclo Panaraucaánico, los que manifiestan un cambio ecológico sustancial, que hemos tomado como efecto de las primeras subfases de la compleja Fase Diastrófica Quechua. En la jerga de los paleomastozoólogos argentinos se acostumbra a decir que comienzan a aparecer los «tipos premonitorios de los pampeanos» (Scillato-Yané y Carlini, 1998).

No han sido registrados mamíferos que puedan correlacionarse con aquéllos que en las regiones extrapatagónicas dieron la base al reconocimiento de las SALMAs asignadas al Plioceno.

Del Pleistoceno los restos son relativamente frecuentes, pero muy unilateralmente dominados por los que representan los últimos 10.000 años, especialmente de sitios arqueológicos que documentan su convivencia con el Hombre. Según Tonni *et al.* (1982:149), durante el Pleistoceno «...gran parte del territorio patagónico estuvo habitado por megamamíferos de las mismas especies o muy cercanamente emparentadas a las que habitaron el área pampeana». A pesar de ello, los registros de restos del Pleistoceno no vinculados con sitios arqueológicos son muy escasos.

Localidades de la SALMA Casamayorensis (Figura 1, N° 1)

Los más antiguos mamíferos del Cenozoico hasta el momento conocidos en Santa Cruz (Figura 1) provienen de Punta Casamayor, al oeste-noroeste del Cabo Blanco. Algo al sureste de este cabo, a lo largo de la costa hacia el puerto Mazaredo, en un pequeño cañadón, Tournouer con Florentino y Carlos Ameghino colectaron una serie de restos de mamíferos que fueron enviados al Museo Nacional de Historia Natural de París y estudiados por su director A. Gaudry. Ameghino

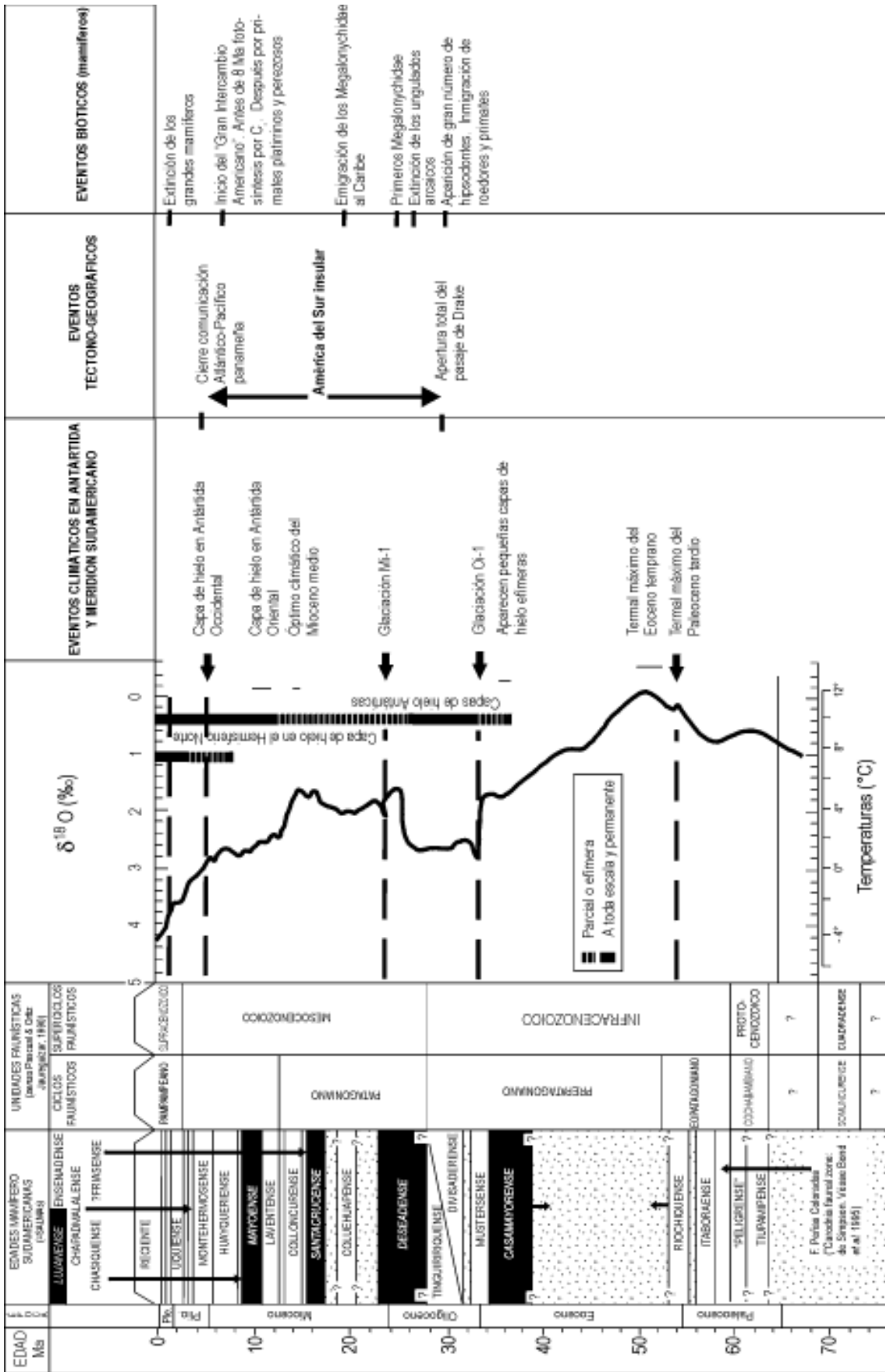


Figura 2: Para reconocer las condiciones climáticas-ambientales en que se desarrollaron las SALMAS representadas en Santa Cruz, se las confronta con la curva del registro global de isótopos del oxígeno [Escala de temperaturas. Desde el Oligoceno temprano a la actualidad mucha de la variabilidad (~70%) en el registro de δ¹⁸O refleja cambios del volumen de hielo en la Antártida y en el Hemisferio Norte] del análisis de dos comunes y longevos taxones bentónicos (Cibicoides y Nuttallides), y de más de 40 sitios (tomada de Zachos et al., 2001, figura 2). Asimismo se las confronta con los eventos climáticos antárticos (fide Zachos et al., 2001) y del meridión sudamericano, y los eventos tectónico-geográficos y bióticos (mamíferos). Nota: las SALMAS sobre fondo negro son las registradas en Santa Cruz.

(1906:100, figura 25) lo denominó «Cañadón Tournouer», localmente conocido ya como Cañadón Lobos (Figura 1). Gaudry (1904) figuró varios de esos especímenes y posteriormente Tournouer (1903) tomó a punta Casamayor como la localidad típica de su «*Étage du Casamayor à Notostylops*» equivalente al «*Étage Notostylopéen*» de F. Ameghino (1906) (*i.e.* SALMA Casamayorensis; véase la Figura 1), en ambos casos haciendo referencia a *Notostylops*, el género de mamífero notoungulado más frecuente y característico. A pesar de que Tournouer ya había colectado los mejores restos de esta antigüedad en la Gran Barranca del sur del lago Colhue Huapi de Chubut, la localidad de punta Casamayor pasó a ser conocida como típica de la «*Étage Notostylopéen*» de Ameghino. Los mamíferos colectados tanto por Tournouer como por Ameghino representan la SALMA Casamayorensis, fueron escasos respecto a aquéllos correlativos de la Gran Barranca del sur del lago Colhue Huapi (Chubut), y sólo sirvieron como testimonio de que mamíferos de esa antigüedad se registran en una localidad alejada de la Gran Barranca. La pequeña colección hecha por Tournouer y, ulteriormente por Simpson, fue descrita por este último en 1948 y 1964. Los taxones casamayorenses citados fueron *Caroloameghinia mater*, *?Utaetus buccatus*, *Notostylops murinus*, *Oldfieldthomasia* sp., *Paginula parca*, *Antepithecus wortmani* (véase también Cifelli, (1985:4-5, tabla 1). De acuerdo con Cifelli (1985:20-21, figura 10, tabla 8), a pesar de lo escaso de la fauna, sus mayores afinidades son con los mamíferos de su «*Sub-Age Barranacan*», la más moderna de las dos subedades (Subedad Vaquense y Subedad Barranquense) en que subdividió la SALMA Casamayorensis.

Localidades de la SALMA Deseadense (Figura 1, N° 2 y 3)

Durante sus séptimo y octavo viajes a la Patagonia (1893-1895), Carlos Ameghino descubrió nuevos yacimientos de mamíferos en la zona del río Deseado y el golfo de San Jorge. Esos mamíferos fueron reconocidos como más antiguos que aquéllos del Santacrucense, por lo que fundaron el «Piso Pyrotheriense» (Ameghino, 1906), así llamado por *Pyrotherium romeri*, gigantesco mamífero nativo sudamericano del Orden Pyrotheria que fue descubierto por primera vez en Neuquén por el Capitán del Ejército Argentino A. Romero, en un lugar no precisado al oeste de la confluencia del río Limay con el Neuquén, que algunos ubican en la Bajada del Agrijo.

En la zona del río Deseado, restos de mamíferos de esa antigüedad, incluyendo *Pyrotherium*, fueron hallados por C. Ameghino en una localidad identificada como La Flecha (y por otros, ulteriormente, como cerro Ameghino o cerro Morado), situada a unos 5 km al sur del río Deseado (47° 54' S, 66° 15' W) y a unos 15 a 20

km arriba de su desembocadura. El sitio fosilífero queda a unos 15 km al oeste de la estancia Ocho de Julio y el sudeste del puesto La Flecha, en el extremo más septentrional de la laguna Dulce (Figura 1).

Algunos años más tarde, el coleccionista francés A. Tournouer colectó en La Flecha una serie de restos de mamíferos estudiados por A. Gaudry, por los cuales propuso el «*Étage de Deseado*», equivalente al «*Étage Pyrotheréen*» de F. Ameghino (1895, 1897, 1906), reconocido ulteriormente como Edad Deseadense (Simpson, 1933; Feruglio, 1949; Wood y Patterson, 1959), y por Pascual *et al.* (1965) y hasta hoy, como Edad-Mamífero (SALMA) Deseadense.

Localidades de la SALMA Santacrucense, «Notohippidense» y «Pinturensis» (Figura 1, N° 4 a 14)

Los mamíferos terrestres más antiguos conocidos al sur del río Chico provienen de unidades litoestratigráficas mayormente incluidas en la Formación Santa Cruz (SALMA Santacrucense. Figuras 1 y 2). Esta formación fue originalmente reconocida por sus afloramientos en el extremo austral de la costa atlántica (Tauber, 1997) cuya datación radioisotópica ha dado una media de 16,53 Ma (Fleagle *et al.*, 1994), esto es, Mioceno medio. Con afloramientos muchas veces dispersos, esta formación se extiende por todo el territorio austral santacrucense, especialmente a lo largo de los grandes ríos que lo cruzan, como el Gallegos, Santa Cruz, Shehuen o Chalia, Chico, y hasta el mismo pie de la cordillera Patagónica Austral. Por largo tiempo sedimentos aflorantes al pie de la cordillera Patagónica Austral fueron identificados con la Formación Santa Cruz y así denominados. Por ejemplo, aquéllos ubicados en torno a la cuenca del lago Argentino fueron referidos a la Formación Santa Cruz, más por sus mamíferos fósiles que por sus características litológicas. Efectivamente sus mamíferos incluían un alto número de taxones aparentemente iguales a aquéllos de la típica Formación Santa Cruz, de la localidad costanera ubicada entre los ríos Coyle y Gallegos. Sin embargo, ya F. Ameghino (1900-1902, Lámina LIV:179-180 y 220-224) reconoció una mayor antigüedad a esos mamíferos, obtenidos por su hermano Carlos en 1889, tanto que los identificó como representantes de una unidad cronológicamente distinta, que denominó «*Étage Notohippidien*» (véase Marshall y Pascual, 1977). Recalcó que es en Karaikén, próximo al lago Argentino y poco al norte de las nacientes del río Santa Cruz (Figura 1), donde su hermano obtuvo los fósiles más representativos. En 1930 L. Kraglievich, con el adecuado propósito de dar a esta unidad un nombre geográfico, propuso reconocerlo como «horizonte Karaikense de la Formación Santacrucense», indicando su menor antigüedad dentro de la Formación

Santacruceña de Ameghino.

Otra localidad con fósiles «santacrucenses», conocida por más de un siglo, es aquélla ubicada a lo largo de los cursos que dan origen el río Pinturas, en el noroeste de la provincia (Figura 1). Siguiendo la tradición, también estos sedimentos fueron atribuidos a la Formación Santa Cruz. Los primeros mamíferos también fueron recogidos por Carlos Ameghino, y descritos por su hermano Florentino en 1906 de una localidad no dada a conocer por éste. Sin embargo, su estudio lo llevó a considerarlos como intermedios entre los algo más viejos de la SALMA Colhuehuapense y los más jóvenes de la SALMA Santacrucense. Los consideró como representando una distinta «zona», a la que denominó «*Astrapothericulense Zone*» (*sic*). En 1931 Frenguelli hizo colecciones adicionales en el arroyo Feo y concordó con Ameghino en que eran intermedios entre las faunas de Colhue Huapi y de Santa Cruz, criterio que más recientemente fue seguido por de Barrio *et al.* (1984). Pascual y Odreman Rivas (1971) consideraron que los mamíferos «pinturenses» no debían ser separados en una SALMA distinta a de la del Santacrucense (no en «...a separate fauna zone», como interpretaron Fleagle *et al.*, 1995:129). Es posible que tanto los mamíferos pinturenses como los notohippidenses del lago Argentino no tengan un grado de distinción taxonómica como ecológica tal que justifique escindirlos de la SALMA Santacrucense. Ese mismo criterio fue seguido por Patterson y Wood (1982) y Marshall (1976).

Por la aplicación del análisis multivariado de similitud entre las distintas SALMAs, tomando como unidades a éstas y como «caracteres» a las familias de mamíferos cenozoicos, se pudo reconocer una organización jerárquica de las SALMAs (véase Pascual *et al.*, 1996). Las categorías reconocidas fueron ya mencionadas. De acuerdo con este criterio el Ciclo Faunístico Patagoniano comprende el Subciclo Deseadense, más antiguo, y el Subciclo Pan-Santacrucense, más moderno. Este último comprende las SALMAs Colhuehuapense y Santacrucense (Figura 2). De tal manera, el «Notohippidense» y el «Pintureense» son parte de la SALMA Santacrucense. De acuerdo al grado evolutivo de los respectivos mamíferos, ellos representan una sucesión de comunidades muy próximas, sucesivas, que inmediatamente preceden a las comunidades de mamíferos de la Formación Santa Cruz de la costa. Oportuno es destacar que el reconocido grado de identidad taxonómica entre las comunidades del «Notohippidense» con las típicas santacrucenses de la costa, podrían explicarse porque «...el período de subsidencia del mar «Patagoniano» (= Formación Cerro Centinela en la región del lago Argentino y Formación Monte León en la costa Atlántica) haya sido más corto que en la costa actual del Atlántico, y que el movimiento regresivo haya comenzado en el Oeste para extenderse gradualmente hacia el Este» (Feruglio, 1944:99; 1949:181). «El Notohippidense» del lago Argentino (Formación Santa Cruz *auct.*) y la For-

mación Santa Cruz de la costa Atlántica representan las facies continentales que sucedieron a la regresión del mar «Patagoniano»; de allí la escasa diferencia entre los respectivos grados evolutivos de sus comunidades. A la vez, las comunidades de mamíferos que caracterizan la SALMA Colhuehuapense presentan un grado evolutivo inmediatamente precedente a aquéllas del «Notohippidense» y «Pintureense» del pie cordillerano. Las dataciones radioisotópicas acercan la edad de la Formación Colhue Huapi de la Gran Barranca, al sur del lago homónimo de Chubut (media 19 Ma *fide* Kay *et al.*, 1999), a la de la Formación Monte León de la costa Atlántica (media 19,35 Ma *fide* Fleagle *et al.*, 1995). Aunque no tenemos dataciones radioisotópicas del «Notohippidense», las dataciones medias de la Formación Santa Cruz de la costa (16,53 Ma) y del «Pintureense» del río Pinturas (17,08 Ma), explican la próxima sucesión cronológica, el grado de identidad taxonómica y la similitud composicional de las comunidades de la SALMA Colhuehuapense (19 Ma *fide* Kay *et al.*, 1999), «Pintureense» (17,08 Ma) y de la SALMA Santacrucense (16,53 Ma). Estas dos últimas dataciones medias fueron calculadas de las obtenidas por Fleagle *et al.* (1995). Los sedimentos de la SALMA Colhuehuapense de la Gran Barranca de Chubut (19 Ma), sobre el borde sur de la cuenca del lago Colhue Huapi, y aquéllos de la Formación marina Monte León, expuesta en monte Observación (media 19,35 Ma), sobre la que discordantemente se apoya la Formación Santa Cruz en la costa, parecen ser relativamente coetáneas. Esto concuerda con el grado evolutivo semejante que presentan los mamíferos del Colhuehuapense con aquéllos del «Notohippidense». Pascual *et al.* (1965:177) cuestionaron la validez de una SALMA Colhuehuapense distinta de la Santacrucense (véase Marshall *et al.*, 1983:27) porque muestran un grado evolutivo tan semejante que merecen ser más adecuadamente comparados; existe la posibilidad que prueben ser en parte contemporáneos o muy cercanos (Marshall y Pascual, 1977). Ya Simpson (1940:665) había destacado que los mamíferos de la Formación Colhue Huapi y los de la Formación Santa Cruz «...son reconociblemente diferentes, pero el promedio de esta diferencia es tan bajo que sugiere estados sucesivos muy próximos de la misma fauna general, a pesar de la intercalación de capas marinas entre ellos». Así lo infirió porque en la región de Gaiman (Chubut), por ejemplo, la Formación marina Gaiman (correlativa? de la Formación Monte León) se apoya sobre sedimentos incuestionablemente colhuehuapenses, mientras que en la región costanera sur de Santa Cruz, por ejemplo en monte Observación, la Formación Santa Cruz se apoya discordantemente sobre la Formación Monte León. Esta sucesión tan próxima de las SALMAs Colhuehuapense, «Notohippidense», «Pintureense» y Santacrucense convalida el Ciclo Patagoniano como una unidad faunística por ellas integrada.

Localidades de la SALMA Mayoense (Figura 1 N° 15 y 16)

En sedimentos del Mioceno más tardío, esto es de la Formación El Pedregoso y en otras laterales correlacionables conocidas como «Estratos del Guenguel» (SALMA Mayoense, asignada al Mioceno tardío; Franchi *et al.*, en prensa) se han hallado mamíferos verdaderamente transicionales del Ciclo Patagoniano al Ciclo Panaraucaniano, que manifiestan un cambio ecológico sustancial que hemos tomado como efecto de las primeras subfases de la compleja Fase Quechua.

Localidades del Pleistoceno no vinculadas a sitios arqueológicos (Figura 1, N° 17, 18 y 23)

Entre los primeros restos de mamíferos pleistocénicos se encuentran aquéllos recogidos por Darwin en 1834 en el puerto de San Julián, que fueron descritos por Owen en 1839 bajo el nombre de *Macrauchenia patachonica*. Aunque reconoció la semejanza con los camélidos por la gran longitud de sus vértebras cervicales —de allí su nombre genérico—, destacó que se trataba de un ungulado imparidigitado diferente de cuantos se conocían. En 1889 Ameghino propuso incluir a este curioso género, junto a otros del Neógeno, en el Orden Litopterna.

Mercerat (1897) mencionó a «*Typrotherium*» (= *Mesotherium*), un taxón «guía» de la SALMA Ensenadense, como exhumado en Shang Aiken, río Coig. Autores como Ameghino y Feruglio tomaron a esta cita como altamente dudosa.

Parodi (1930) halló restos de *Megatherium «australis» (sic)*, *Myiodon «darwini»*, *Glyptodon clavipes* y *Equus* sp. en sedimentos expuestos en bahía Sanguinetti, en el sur del golfo de San Jorge. En su conjunto estos taxones son característicos de la SALMA Lujanense.

El hallazgo de restos de *Megatherium* sp. colectados por el geólogo C.A. de Ferraris en Puerto Deseado, fue oralmente comunicado al Dr. E.P. Tonni (véase Tonni *et al.*, 1982:149).

Localidades del Pleistoceno tardío vinculadas a sitios arqueológicos (Figura 1, N° 19 a 22)

En el Pleistoceno tardío y comienzos del Holoceno se registran en Santa Cruz condiciones climático-ambientales suficientemente benignas como para que el hombre ocupara su territorio. Lo hizo acompañando a una diversidad de mamíferos relativamente grande, entre los cuales se encuentran los representantes finales de los grandes mamíferos sudamericanos extinguidos. Sitios

arqueológicos al cielo abierto, refugios o cuevas testimonian la convivencia del hombre con muchos de aquellos grandes mamíferos extinguidos, que fueron su alimento, y que fueron los actores de la denominada «*Megafaunal Extinction*» (Martin, 1986). Los taxones más representativos se mencionan a continuación con un número entre paréntesis que indica el número del sitio arqueológico donde se los registró (Figura 1): *Megatherium* sp. (15), *Myiodon* sp. (2, 4, 5, 6, 7, 8), *Hippidion* sp. (2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13), *Lama gracilis* (9, 10, 12, 13) (véase Miotti y Salemme, 1998). Desde un punto de vista ecológico la presencia en tan altas latitudes del Mylodontidae *Myiodon* resultó un tanto inexplicable porque los edentados vivientes en general, y particularmente los pilosos (e.g., perezosos, osos hormigueros y osos meleros) tienen mecanismos termoreguladores imperfectos, por lo que su vida en medios fríos o templado-fríos no sería posible. Scillato-Yáné (1976:301) propuso la siguiente explicación: «...los Mylodontidae de la subfamilia Mylodontinae vivieron durante el Período Cuaternario hasta latitudes relativamente elevadas, tanto en Norteamérica como en Sudamérica (Patagonia Austral); por lo tanto, tuvieron que soportar temperaturas que, en ese tiempo y lugares, fueron sin duda bastante bajas. Evidentemente pudieron de algún modo adaptarse a condiciones ambientales mucho más rígidas que aquéllas en las que prosperaron los Mylodontidae terciarios. Esta adaptación sólo resulta explicable si consideramos la posibilidad de que los Mylodontinae cuaternarios hayan sido mejores termoreguladores que sus predecesores. Tal hipótesis está avalada por la siguiente circunstancia: el estudio anatómico de las inserciones craneanas y mandibulares revela que se ha verificado un paulatino perfeccionamiento de la musculatura masticatoria de estos tardígrados en el transcurso del Cenozoico; dicho perfeccionamiento se ha de haber visto reflejado en una más adecuada masticación de los alimentos, que a su vez permitió un mejor aprovechamiento energético de los mismos. El metabolismo más intenso resulta imprescindible para el mantenimiento de una temperatura corporal más elevada». Esta posibilidad adaptativa pudo verse favorecida al coincidir con una de las frecuentes pulsaciones climáticas más benignas que caracterizaron el finí- y postglacial. Esto parece ratificarse porque con estos milodontes convivieron muchos otros animales, la mayoría de ellos aun vivientes en esas latitudes de Patagonia, y otros confinados hoy a las regiones intertropicales, como el jaguar («nahuel»).

**ESTADO EVOLUTIVO DE LAS
“COMUNIDADES” DE LOS MAMÍFEROS DE
LAS SALMAS REPRESENTADAS EN SANTA
CRUZ Y CARACTERÍSTICAS CLIMÁTICO-
AMBIENTALES EN QUE SE DESARROLLÓ
CADA UNA.**

Una más precisa calibración radioisotópica ha permitido distinguir ahora una más refinada correspondencia entre los cambios climáticos, reconocidos por el registro sedimentario marino del Atlántico sur, con los cambios de las comunidades de mamíferos cenozoicos de Patagonia (Zachos *et al.*, 2001, figura 2 ; Kay *et al.*, 1999:13239; véase Figura 2).

Como dijimos arriba, los mamíferos cenozoicos más antiguos al momento registrados en Santa Cruz, provienen de una localidad situada al norte del Nesocratón del Deseado, de punta Casamayor, asignable a la SALMA Casamayorensis, extendida aproximadamente entre 38 y 35 Ma. La evidencia ubica la aparición de pequeñas capas de hielo efímeras en la Antártida en poco más de 36 Ma (Zachos *et al.*, 1999, figura 2), es decir, en la segunda mitad de la SALMA Casamayorensis (Figura 2), *i.e.*, en la Subedad Barranquense de Cifelli (1985). Como lo han destacado Kay *et al.* (1999), entre la superior Subedad Barranquense (SALMA Casamayorensis) y la inmediata SALMA Deseadense representada en Santa Cruz hay un lapso aproximado de 10 Ma (Figura 2). En ese lapso, en la Patagonia hubo un cambio en la estructura en las comunidades que sugiere una marcada respuesta marcada a cambios climáticos: es el lapso entre dos grandes glaciaciones en Antártida según Zachos *et al.* (2001, véase Figura 2); al menos seis familias de arcaicos ungulados del sur sudamericano devinieron extintas. Estas familias son de especies predominantemente braquiodontas (de dientes de coronas bajas, esto es, de ramoneadores no pastadores). Pero a la vez, en «reemplazo», un gran número de taxones de ungulados hipsodontes pastadores aparecen en América del Sur después de 36 Ma y antes de 32 Ma. Precisamente este recambio coincide con el descenso de la temperatura en los océanos relacionado a la «**Glaciación Antártica Oi.1**» de Zachos *et al.* (1999). Este proceso prosigue hasta aproximadamente los 25 Ma, cuando se produce la «**Glaciación Antártica Mi-1**», cuando habría culminado la SALMA Deseadense. Precisamente, el mayor número de taxones de mamíferos hipsodontes en la parte Austral de América del Sur se han registrado durante la SALMA Deseadense, cuando muchas familias de ungulados (Notoungulata) grandes y pequeños habían adquirido molares protohipsodontes (de corona muy alta, pero aún sin raíz abierta) y euhipsodontes (de raíz totalmente abierta, *i.e.* de crecimiento continuo) (Patterson y Pascual, 1972). Se discute cual es la significación adaptativa de la hipsodoncia: es respuesta al mayor desgaste producido por el polvo que ingieren con los vegetales, o si lo es por los silicofitolitos contenidos en ellos, comúnmente desarrollados en las gramíneas. Sea por cualquiera de las dos causas, o por las dos en conjunto, lo cierto es que en la Formación Sarmiento (principalmente piroclástica) es donde se registra este proceso en

forma más acentuada. La interpretación más económica es que las comunidades de los pastizales, con abundante humedad, alternando con períodos secos y ventosos, parecen haber sido los ambientes predominantes en el lapso del Paleógeno abarcados por las SALMAS Casamayorensis y Deseadense en la mayor parte de la Patagonia extra-cordillerana. Siempre reconocimos que entre estas SALMAS hubo «momentos» trascendentes en los que debieron haber sucedido cambios climático-ambientales que afectaron la evolución y composición de las comunidades del tipo señalado arriba, muy pobremente representados en la Patagonia. Los importantes cambios composicionales que muestran los mamíferos deseadenses son correlacionables con aquéllos que en América del Norte se conocen como «*Terminal Eocene Event*» y en Europa «*La Grande Coupure*» (*e.g.*, Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990:37), tanto que fueron caracterizados como «*The First Major Change: Toward a Modernization*». Asociamos, aquí como allá, estos cambios con procesos diastróficos globales (*sensu* Pascual, 1984a:15), que en América del Sur habrían sido producto de la denominada Fase Diastrófica Incaica de fines del Eoceno y comienzos del Oligoceno.

El fenograma de asociación de las SALMAS y el Presente publicado en 1990 (Pascual y Ortiz Jaureguizar, figura 1) acercaba la SALMA Deseadense a las SALMAS Colhuehuapense, Santacrucense y Colloncurensis como para integrarlas en el Ciclo Patagoniano (*e.g.*, Pascual *et al.*, 1996). Este criterio fue seguido en este trabajo (Figura 2), pero, hallazgos pre-deseadenses recientes han ratificado que los mamíferos de la SALMA Deseadense poseen rasgos propios, que indican más la finalización de un ciclo evolutivo que la transición a un nuevo ciclo (Patagoniense). Estos recientes nuevos hallazgos en nuestro territorio, en Patagonia («*Astraponotéen le plus supérieur*» de Ameghino, véase Bond *et al.*, 1996), en el NW Argentino (Grupo Santa Bárbara y Grupo Pastos Grandes, *partim*, Pascual, 1983; Alonso y Fielding, 1986; Alonso *et al.*, 1982) y en la cordillera Principal de Chile (Wyss *et al.*, 1993; Wyss *et al.*, 1994), a los que se suman los mamíferos de la Formación Divisadero Largo de Mendoza (*cf.* Simpson *et al.*, 1962; Pascual *et al.*, 1965; Bond, 1991; Flynn y Swisher III, 1995:324), han dado con aquellos mamíferos que parcialmene llenan el hiato que se había reconocido entre las SALMAS Mustersense y Deseadense en Patagonia, y que ilustran sobre la creciente adaptación de las comunidades a ambientes más abiertos, por aumento de las comunidades de los pastizales, cuyos pastos (con fitolitos) o las piroclastitas que acompañaron su ingestión —se interpretó— favorecieron una precoz dentición hipsodonte en los herbívoros pastadores. Por ejemplo, los más primitivos «ungulados» escasean o desaparecen, y algunos grandes ungulados llegan a su fin, especialmente algunas líneas verdaderamente gigantes (Pyrotheria). Es

en este lapso, en sedimentos de Termas del Flaco (Chile), de la Formación Abanico (edad Tinguiririquense), donde se registró el más antiguo roedor sudamericano (Wyss *et al.*, 1993), emigrado del continente africano, según casi unánime consenso, junto al primer gran número de mamíferos hipsodontes.

Como puede verse en la Figura 2, después de la Glaciación Mi-1 en Antártida (Zachos *et al.*, 1999), se produce una extensa tendencia al aumento de la temperatura, que alcanza su culminación con el óptimo climático del Mioceno medio, coincidentemente con la SALMA Santacruceña. Todos los mamíferos de la SALMA Colhuehuapense hasta la SALMA Colloncureña de Patagonia se caracterizan por contar entre sus componentes a los primates platirinos, asociados a otras especies actuales intertropicales. Aunque litopterna monodáctilos equinoides testifican espacios abiertos, otras especies arborícolas, como los perezosos megaterioideos, antecesores de los vivientes perezosos arborícolas, deben reconciliarse con roedores cavadores. Como lo ha reconocido Webb (1978), tomando en cuenta la extraordinariamente rica diversidad de mamíferos de mediano a gran tamaño se impone la siguiente inferencia ambiental: óptimo balance entre los pastizales y los bosques, como los provistos por un parque-sabana. En el oeste, sobre todo, otros mamíferos como roedores y hasta marsupiales cavadores evidencian eventos climáticos más secos, o un complejo de ambientes representados por depósitos de dunas alternadas con áreas más altas de bosques húmedos (Bown y Larriestra, 1990).

Por aproximadamente los 11 Ma el desarrollo de una capa de hielo en Antártida parece haber producido un notable cambio climático, que se manifestó tanto en un cambio de la litogénesis (evidentemente asociada a una fase orogénica andina) como en un recambio en las comunidades de mamíferos (SALMA Mayoense) del sur patagónico. Este recambio inicia un nuevo ciclo faunístico, que denominamos Panaraucaniano (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990), que tuvo la región extra-patagónica norte como principal escenario (Pascual *et al.*, 1996:290-294). Los valores medios de $\delta^{18}\text{O}$ entonces continuaron subiendo suavemente en el Mioceno tardío. Es en este intervalo cuando se inicia el Gran Intercambio Biótico Americano (los «*New Island Hoppers*» de Simpson, 1950, 1980). En el Plioceno temprano o más tardío Mioceno (6 Ma) se produce un adicional enfriamiento y una suave expansión de la capa de hielo en Antártida Occidental y en el Ártico. Poco después se produjo el cierre del «*Panama Seaway*», y con él la conexión entre las Américas, que inicia el masivo intercambio de sus biotas. El Plioceno temprano está marcado por una suave tendencia al calentamiento hasta ~3,2 Ma, cuando se incrementó nuevamente el $\delta^{18}\text{O}$ reflejado en el establecimiento de una glaciación en el hemisferio norte (NHG), la cual parece haber intensificado el intercambio de mamíferos entre las Américas. Los pocos restos de mamíferos conocidos de la primera parte del Pleistoceno, son de taxones conocidos para entonces como normales habitantes de las pampas y del resto sudamericano. Por eso, no podemos reconocer por ellos las condiciones climático-ambientales prevalentes entonces en el extremo sur patagónico.

TRABAJOS CITADOS

- Alonso, R.N. y Fielding, E.J., 1986. Acerca de un nuevo yacimiento de vertebrados paleógenos en la Puna argentina (Antofagasta de la Sierra, Catamarca). Resúmenes de las 3ras- Jornadas Argentinas de Paleontología Vertebrados:5
- Alonso, R.N., Gutierrez, R., Pascual, R., y Raskowsky, M., 1982. El Grupo Pastos Grandes (Puna salteña, Argentina): mamíferos de su Formación Pozuelos y su antigüedad. Resúmenes del 3er. Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía: 3. Corrientes.
- Ameghino, F., 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. Actas de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba, 66:1-1027, + Atlas con 98 planchas.
- Ameghino, F., 1895. Première contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. Boletín del Instituto Geográfico Argentino, 15:603-660.
- Ameghino, F., 1897. Mammifères crétacés de l'Argentine (Deuxième contribution à la connaissance de la faune mammalogique des couches à *Pyrotherium*. Boletín del Instituto Geográfico Argentino, 18:406-429, 431-521.
- Ameghino, F., 1900-1902. L'âge des formations sédimentaires de Patagonia. Anales de la Sociedad Científica Argentina, 50:109-130., 145-165, 209-229 (1900); 51:20-39, 65-91 (1901); 52:189-197, 244-250 (1901), 54:161-180, 220-249, 283-342 (1902). La separata de 231 pp. fue publicada en 1903.

- Ameghino, F., 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie avec une parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, Sér. 3, 8: 1568.
- Barrio, R.E. de, Scillato-Yané, G., and Bond, M., 1984. La formación Santa Cruz en el borde occidental del macizo del Deseado (provincia de Santa Cruz) y su contenido paleontológico. *Actas del 9º Congreso Geológico Argentino* (S.C. de Bariloche, 1984), 4:539-556.
- Bonaparte, J.F., 1990. New Late Cretaceous Mammals from the Los Alamitos Formation, Northern Patagonia. *National Geographic Research*, 6(1): 63-93.
- Bonaparte, J.F., 1996. Cretaceous Tetrapods of Argentina. In: Arratia G. (Ed.): *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*, Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen, Geologie und Paläontologie (A), 30:73-130, 66 figs., 1 app.
- Bond, M., 1991. Sobre las capas de supuesta edad Divisaderense en los "Estratos de Salla", Bolivia. In: Suarez Soruco R. (Ed.). *Fósiles y Facies de Bolivia, I. Vertebrados*. *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, 12(3-4):701-705. Bolivia.
- Bond, M., Carlini, A.A., Goin, F.J., Legarreta, L., Ortiz-Jaureguizar, E., Pascual, R., and Uliana, M.A., 1995. Episodes in South American land-mammals evolution and sedimentation: testing their apparent concurrence in a Palaeocene succession from central Patagonia. 6º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Trelew, 1995). *Actas*: 45-58
- Bond, M., López, G. & Reguero, 1996. "Astrapontéen plus supérieur" of Ameghino: another interval in the Paleogene record of South America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16, Supplement to Number 3:23A
- Bown, T.M. and Larriestra, C.N., 1990. Sedimentary paleoenvironments and fossil platyrrhine localities, Miocene Pinturas Formation, Santa Cruz, Argentina. *Journal of Human Evolution*. 19:87-119.
- Case, J.A., 1988. Paleogene floras from Seymour Island, Antarctic Peninsula. *Geological Society of America, Memoir* 169:523-530.
- Cifelli, R., 1985. Biostratigraphy of the Casamayoran, Early Eocene, of Patagonia. *American Museum Novitates*, 2820:1-26.
- De Giusto, J.M., Di Persia, C.A. y Pezzi, E., 1980. Nesocratón del Deseado. In: Segundo Simposio de Geología Regional Argentina (8-11 Setiembre de 1976). *Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 2:1390-1430. Córdoba.
- Feruglio, E., 1944. Estudios geológicos y glaciológicos en la región del Lago Argentino (Patagonia). *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias en Córdoba*, 37 (1):3-255.
- Feruglio, E., 1949. Descripción Geológica de la Patagonia. *Yacimientos Petrolíferos Fiscales*, 2:73.
- Flannery, T.F., Archer, M., Rich, T.H. and Jones, R., 1995. A new family of monotremes from the Cretaceous of Australia. *Nature*, 377:418-420.
- Fleagle, J.G., Bown, T.M., and Swisher III, C.C., 1995. Age of the Pinturas and Santa Cruz Formations. *Actas 6º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Trelew, Argentina, 3-8 Abril, 1994):129-135.
- Fleagle, J.G., Bown, T.M., Swisher, C., and Buckley, G., 1995. Age of the Pinturas and Santa Cruz Formations. 6º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Trelew, 1995), *Actas*:129-135.
- Flynn, J.J., and Swisher III, C.C., 1995. Cenozoic South American Land Mammal-Ages. Correlation to Global Geochronology. In: Berggren, W.A., Kent, D.V., Aubry, Marie-Pierre, and Herdenbol, J. (Ed.): *Geochronology, Time Scales, and Global Stratigraphic Correlation*. *SEPM Special Publication*, 54.3L7-333.
- Flynn, J.J., Wyss, A.R., Charrier, R., and Swisher, C.C., 1995. An early Miocene anthropoid skull from the Chilean Andes. *Nature*, 373:603-607
- Franchi, M., Madden, R.H., Mazzoni, M.M. & Swisher, C.C. III (in press). Stratigraphy and geochronology of the mammal-bearing middle Miocene "Friasian" of Patagonia. *Journal of South American Earth Sciences*.
- Gaudry, A., 1904 Fossiles de la Patagonie. Dentition de quelques Mammifères. *Mémoires Paléontologiques de la Société Géologique de France*, 12(1), Paléontologie mémoire 31.
- Goin, F.J., Reguero, M.A., Vizcaíno, S.F., 1994. Nuevos hallazgos de "comadreas" (Marsupialia) del Eoceno medio de Antártida. 3ras. *Jornadas Antárticas* (Buenos Aires, 17-21 Octubre, 1994), *Actas*:59-61.
- Goin, F.J., Vizcaíno, S.F., Reguero, M.A., 1995. Las "comadreas" (Mammalia, Marsupialia) del Eoceno de Antártida. *Resúmenes de las 11vas Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados*: 11. Tucumán.
- Kay, R.F., Madden, R.F., Vucetich, M.G., Carlini, C.C., Mazzoni, M.M., Re, G.H., Heizler, M., and Sandeman, H., 1999. Revised geochronology of the Casamayoran South American Land Mammal Age: Climatic and biotic implications. *PNAS*, 96(23):13235-13240.
- Kraglievich, L., 1930. La Formación Friaseana del río Frías, río Fénix, Laguna Blanca, etc., y su fauna de mamíferos. *Physis*, 10(35):127-161.
- Lawver, L.A., Gahagan, L.M., and Coffin, F.M., 1992. The development of paleoseaways around Antarctica. *American Geophysical Union, Antarctic Research Series*, 65:7-30
- MacPhee, R.D.E., and Urralde-Vinent, N.A., 1994. First Tertiary land-mammal from Greater Antilles: an early Miocene sloth (*Xenarthra*, *Megalonychidae*) from Cuba. *American Museum Novitates*, 3094:1-13.
- Malumián, N., 1999. La sedimentación y el volcanismo terciarios en la Patagonia Extraandina. 1. La sedimentación en la Patagonia Extraandina. In: Caminos, R. (Ed.): *Geología Argentina*. Instituto de Geología y Recursos Minerales, *Anales* (29), 18:557- 612. Buenos Aires.
- Marshall, L.G., 1976. Fossil localities for Santacruzian (early Miocene) mammals, Santa Cruz province. *Southern Patagonia, Argentina. Journal of Paleontology*, 50(6): 1129-1142.
- Marshall, L.G., Butler, R.F., Drake, R., Curtis, G.T. and Tedford, R.H., 1979. Calibration of the Great American Interchange. *Science*, 204:272-279.
- Marshall, L.G., and Pascual, R., 1977. Nuevos marsupiales *Scaenolestidae* del "Piso Notohipidense" (SE de Santa Cruz, Patagonia) de Ameghino. Sus aportaciones a la cronología y evolución de las comunidades de mamíferos sudamericanos. *Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales de Mar del Plata*, 2(4):91-122.
- Martin, P.D., 1986. Refuting Late Pleistocene Extinction Models. In: Elliot, D.K. (Ed.): *Dynamics of Extinction*. 6:107-129. John Wiley & Sons, New York.
- Mercerat, A., 1897 Coupes géologiques de la Patagonie australe. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 2 (11):309-320.
- Miotti, L., and Salemme, M., 1998. Biodiversity, taxonomic richness and specialists-generalists during Late Pleistocene/Early Holocene times in Pampa and Patagonia (Argentina, Southern South America). *Journal of Quaternary International*, 346:1-14.
- Ortiz-Jaureguizar, E., 1986. Evolución de las comunidades de mamíferos cenozoicos sudamericanos: un estudio basado en técnicas de análisis multivariado. In: 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. 2:191-207. Mendoza.
- Parodi, L.J., 1930. Sobre nuevos restos de mamíferos de la fauna pampeana en Patagonia. *Physis*, 10:21-34.
- Pascual, R., 1983. Nuevos marsupiales paleógenos de la Formación Pozuelos (Grupo Pastos Grandes) de la Puna, Salta, Argentina. *Ameghiniana*, 20(3-4):265-280.
- 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., 1996. Late Cretaceous-Recent land mammals. An approach to South American geobiotic evolution. *Mastozoología Neotropical (SAREM)*, 3(2):133-152.
- Pascual, R. In press. South American, an island continent. In: Anderson, J. M. (Ed.): *Gondwana alive. Promoting biodiversity and Stemming the Sixth Extinction*. Pretoria, South Africa.
- Pascual, R., y Odreman Rivas, O.E., 1971. Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana*, 8 (3-4):372-412.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E.J., Gondar, D. y Tonni, E., 1965. Las Edades del Cenozoico mamífero de la Argentina, con especial atención a aquéllas del territorio bonaerense. *Anales de la Comisión Científica (Provincia de Buenos Aires)*, 6:165-193.
- Pascual, R., and Ortiz-Laureguizar, E., 1990. Evolving Climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution*, 19:23-60
- Pascual, R., Ortiz-Jaureguizar and Prado, J.L., 1996. Land-Mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. In: Arratia, G. (Ed.): *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, (A) Geologie und Paläontologie*, 30:265-319. 27 figs
- Patterson, B., and Pascual, 1972. The Fossil Mammal Fauna of South America. In: Keast, A., Erk, F.C., and Glass, B. (Eds.): *Evolution, Mammals, and Southern Continents*: pp. 247- 309. State University of New York Press. Albany
- Patterson, B., and Wood, A.E., 1982. Rodents from the Deseadan Oligocene of Bolivia. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 149:371-543.
- Reguero, M.A., Vizcaino, S.F., Goin, F.J., Marensi, S.A. y Santillana, S.N., 1998. Eocene High-latitude Terrestrial Vertebrates from Antarctica as Biogeographic Evidence. In: Casadio, S. (Ed.): *Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*: 185-198. *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 5*. Buenos Aires.
- Robinson, P.L., 1973. Palaeoclimatology and Continental Drift. In: Runcorn, S.K. (Ed.): *Implications of Continental Drift to the Earth Sciences*, 1:451-476. Academic Press.
- 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(4):53-67
- Scillato-Yané, G., 1976. Sobre algunos restos de *Myiodon (?) Listai* (Edentata, Tardigrada) procedentes de la Cueva "Las Buitreras" (Provincia de Santa Cruz, Argentina). *Relaciones*, 10 (n.s.): 309-312.
- Scillato-Yané, G., y Carlini, A.A., 1998. Nuevos Xenarthra del Friasense (Mioceno medio) de Argentina. *Studia Geologica Salamanticensis*, 34:43-67.
- Simpson, G.G., 1933. Stratigraphic nomenclature of the early Tertiary of Central Patagonia. *American Museum Novitates*, 644:1-113
- Simpson, G.G., 1940. Review of the mammal-bearing Tertiary of South America. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 83 (5):649-709.
- Simpson, G.G., 1948. The beginning of the age of mammals in South America. Part 1. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 91(1):1-232.
- Simpson, G.G., 1950. History of the Fauna of Latin America. *American Scientists*, 38: 261-389.
- Simpson, G.G., 1964. Los mamíferos casamayorenses de la Colección Tournouër. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Paleontología*, 1 (1):1-21.
- Simpson, G.G., 1971. Clasificación, terminología y nomenclatura provinciales para el Cenozoico mamífero. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 26(3):281-297.
- Simpson, G.G., 1980. *Splendid Isolation. The curious history of South American Mammals*. Yale University Press. I-IX + 266 pp. New Haven and London.
- Simpson, G.G., Minoprio, J.L. and Patterson, B., 1962. The mammalian fauna of the Divisadero Largo Formation, Mendoza, Argentina. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 127:237-293.
- Tauber, A.A., 1997. Bioestratigrafía de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana*, 34(4):413-426.
- Tonni, E.P., Politis, G.G. y Meo Guzman, 1982. La presencia de *Megatherium* en un sitio arqueológico de la pampa bonaerense (Rca. Argentina). Su relación con la problemática de las extinciones pleistocénicas. 7º Congreso Nacional de Arqueología, Colonia, Uruguay, pp.146-153.
- Tournouër, M.A., 1903. Note sur la géologie et la paléontologie de la Patagonie. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 4 (3):463-473.
- Vizcaino, S.F., Pascual, R., Reguero, M.A., and Goin, F.J., 1998. Antarctica as background for mammalian evolution. In: Casadio, S. (Ed.): *Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*, p.199-209. *Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 5*.
- Webb, S.D., 1978. A history of savanna vertebrates in the New World. Part II: South America and the Great Interchange. *Annals of the Review of Ecological Systematic*, 9:393-426.
- Williams, H.S., 1901. The discriminations of time-values in geology. *Journal of Geology*, 9:570-585.
- Wood, A.E., and Patterson, B., 1959. The rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the beginning of South American rodent evolution. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 120(3):281-428.
- Woodburne, M.O., 1977. Definition and characterization in mammalian chronostratigraphy. *Journal of Paleontology*, 51(2):220-234.
- Woodburne, M.O. and Zinsmeister, W.J., 1984. The first land-mammal from Antarctica and its biogeographic implications. *Journal of Paleontology*, 58(4):913-948.
- Wyss, A.R., Flynn, J.J., Norell, M.A., Swisher III, C.C., Charrier, R., Novacek, M.J., and McKenna, M.C., 1993. South America's earliest rodent and recognition of a new interval of mammalian evolution. *Nature*, 365:434-437
- Wyss, A.R., Flynn, J.J., Norell, Swisher, C.C. III, Novacek, M.J., McKenna, M.C., and Charrier, R., 1994. Paleogene Mammals from the Andes of Central Chile: A Preliminary Taxonomic, Biostratigraphic, and Geochronologic Assessment. *American Museum Novitates*, 3098:1-31, 4 figs., 3 tables.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K., 2001. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science*, 292 (5517):686-693
- Zinsmeister, W.J., 1982. Late Cretaceous-Early Tertiary molluscan biogeography of the Southern Circum-Pacific. *Journal of Paleontology*, 56 (1):84-102.