

ANALES

ISSN 0365-1185



Tomo 77

BUENOS AIRES 2026

PALEOECOLOGÍA DE LA PATAGONIA AUSTRAL ARGENTINA DURANTE EL ÓPTIMO CLIMÁTICO DEL MIOCENO

Sergio F. Vizcaíno^{1,2}, M. Susana Bargo^{1,3}, Néstor Toledo^{1,2} y Richard F. Kay^{4,5}

1 *División Paleontología Vertebrados - Museo de La Plata. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.*

2 *Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires.*

3 *Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires, La Plata.*

4 *Department of Evolutionary Anthropology, Duke University, Durham, North Carolina, Estados Unidos.*

5 *Division of Earth and Climate Sciences, Nicholas School, Duke University, Durham, North Carolina, Estados Unidos.*

RESUMEN

El Óptimo Climático del Mioceno (OCM; registrado entre 17 y 14,7 Ma) es uno de los eventos de calentamiento global más recientes y prolongados de la Tierra y que promovió significativos cambios ecológicos en el planeta. Se presenta una síntesis de los resultados obtenidos sobre la evolución de los ecosistemas terrestres de Patagonia durante el OCM, incluyendo factores ambientales y tipos de ambientes, estudiando la biota de la Formación Santa Cruz (FSC; Mioceno Temprano-Medio). La FSC contiene el mejor registro para interpretar la diversidad biológica y las dimensiones ecológicas de las comunidades de mamíferos en Patagonia cuando América del Sur era un continente isla. Su amplia extensión areal y cronológica permite analizar variaciones geográficas y temporales en la composición taxonómica y sus proporciones. Se aplicó un enfoque ecométrico. Las comunidades de mamíferos fósiles se compararon con un conjunto de comunidades actuales de tierras bajas de América del Sur entre 8°N y 55°S de latitud, representando una gama de ambientes, desde selva tropical hasta estepa semiárida y amplios rangos de estacionalidad, precipitación anual, temperatura y altura del dosel arbóreo. Se reconstruyó la estructura de nicho mediante la identificación del número de especies no voladoras presentes, su tamaño corporal, preferencia de sustrato y locomoción y la composición de la dieta. Se calcularon la riqueza genérica y cinco índices que expresan el número de taxones dentro de un gremio en relación al número total de especies. A partir de los índices también se estimaron los

parámetros ambientales precipitación media anual (PMA), temperatura media anual (TMA), estacionalidad de precipitaciones y temperatura y la altura del dosel arbóreo. Los análisis sugieren ~1500 mm de PMA y ~21 °C de TMA, con moderada estacionalidad de la temperatura. El paleoambiente reconstruido sería de bosques semicaducifolios que se extendían hasta sabanas y bosques en galería. También se infiere estabilidad faunística y paleoambiental durante la depositación de la FSC, aunque la abundancia de taxones con dientes de corona alta, adaptados a mayor desgaste, en los niveles superiores de la FSC indicaría condiciones más áridas. Si la altura de la corona de los molares es una respuesta evolutiva a cambios en la vegetación disponible para alimentarse o al aumento de componentes abrasivos exógenos en la dieta, en forma de polvo arrastrado por el viento, requiere más investigación. Se resalta la relevancia de estudiar diferentes áreas y niveles estratigráficos para una comprensión completa de los impactos locales del cambio climático en el tiempo profundo.

Palabras clave: Forma y función, paleoecología, calentamiento global, aridización.

ABSTRACT

Paleoecology of Argentine Southern Patagonia during the Miocene Climatic Optimum. The Miocene Climatic Optimum (MCO; recorded between 17 and 14.7 Ma) is one of Earth's most recent and prolonged global warming events, which promoted significant ecological changes on the planet. This paper presents a synthesis of the results obtained on the evolution of terrestrial ecosystems in Patagonia during the MCO, including environmental factors and habitat types, by studying the biota of the Santa Cruz Formation (SCF) from the Early to Middle Miocene. The SCF contains the best record for interpreting the biological diversity and ecological dimensions of mammal communities in Patagonia when South America was an island continent. Its broad area and chronological extent allow for the analysis of geographic and temporal variations in taxonomic composition and proportions. An ecometric approach was applied. Fossil mammal communities were compared to a set of extant lowland communities in South America between 8°N and 55°S latitude, representing a range of environments from tropical rainforest to semi-arid steppe, with wide ranges of seasonality, annual precipitation, temperature, and tree canopy height. Niche structure was reconstructed by identifying the number of non-volant mammalian species present, their body size, substrate preference and locomotion, and diet composition. Generic richness and five indices expressing the number of species within a guild relative to the total number of species were calculated. From these indices, the environmental parameters mean annual precipitation (MAP), mean annual temperature (MAT), precipitation and temperature seasonality, and tree canopy height were also estimated. The analyses suggest approximately 1500 mm of mean annual precipi-

tation (MAP) and approximately 21 °C of mean annual temperature (MAT), with moderate seasonality of temperature. The paleoenvironment is reconstructed with semi-deciduous forests extending into savannas, and gallery forests. Also, faunal and inferred paleoenvironment remained generally stable throughout the deposition of the formation, although the abundance of taxa with high-crowned teeth, adapted to greater wear, in the upper levels of the FSC suggests more arid conditions. Whether cheek-tooth crown height is an evolutionary response to changes in available foraging vegetation, increased exogenous abrasive components in the diet or in the form of windblown dust, or both, requires further investigation. The importance of studying different areas and stratigraphic levels for a comprehensive understanding of the local impacts of climate change in deep time is highlighted.

Keywords: Form and function, paleoecology, global warming, aridification.

1. INTRODUCCIÓN

El Óptimo Climático del Mioceno (OCM) es uno de los eventos de calentamiento global más recientes y prolongados de la Tierra. Ha sido registrado entre aproximadamente entre 17 y 14,7 Ma y se entiende promovió uno de los más significativos cambios ecológicos en todo el planeta (Steinthorsdottir et al. 2021). La cantidad de dióxido de carbono (CO₂) estimada para esa época y su calor asociado son comparables a las proyecciones para el próximo siglo. Por ello, su estudio detallado y en base a múltiples líneas de evidencia resulta altamente significativo para comprender y predecir la respuesta de las temperaturas globales a los cambios en la cantidad de CO₂ en la atmósfera. Por ejemplo, analizando la composición química de conchas de moluscos marinos fósiles de la Patagonia, Ivany et al. (2025) encontraron que las temperaturas oceánicas de la región justo antes del OCM habrían aumentado desde ~15 °C a 20 °C, alcanzado temperaturas mucho más altas que las actuales, y que la amplitud térmica estacional también habría aumentado. Si bien existe una comprensión general de la cronología de los cambios a gran escala en los ecosistemas asociados con el OCM, los detalles específicos de su influencia en las paleocomunidades terrestres de Patagonia han permanecido poco conocidos, ya que pocos estudios han podido caracterizar en detalle, y con marcos cronológicos precisos, las respuestas de plantas y animales en el contexto del clima local a lo largo del tiempo.

En este contexto, por más de dos décadas nuestro grupo de investigación ha desarrollado un programa de investigación tendiente a proveer información para esclarecer la evolución de los ecosistemas terrestres de Patagonia durante el lapso de tiempo que implica el OCM, utilizando como unidad operativa la biota de la Formación Santa Cruz (FSC; Vizcaíno et al. 2012a; Kay et al. 2021).

La FSC es un conjunto de rocas sedimentarias de origen continental que aflora de forma discontinua en gran parte de la provincia de Santa Cruz, desde proximidades del Golfo de San Jorge hasta el Río Gallegos y desde la costa Atlántica hasta la Cordillera de los Andes (Fig. 1), siendo la más extendida y rica en vertebrados fósiles de todas formaciones terciarias continentales de Patagonia (Vizcaíno et al. 2012b).

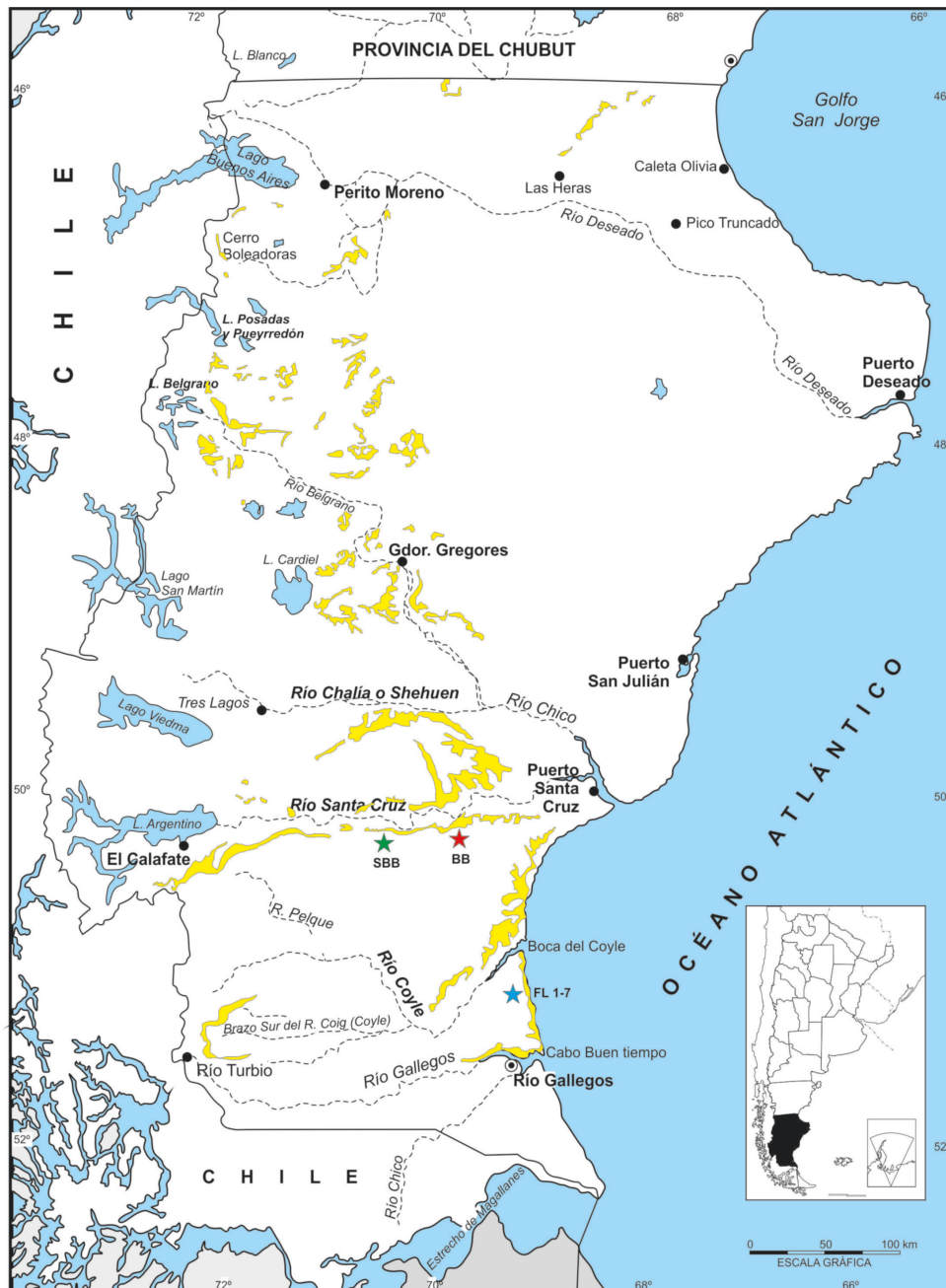


Fig. 1. Mapa de la provincia de Santa Cruz indicando la distribución de los depósitos miocenos, que en su gran mayoría corresponden a la Fm. Santa Cruz. Las estrellas indican la ubicación aproximada de las localidades sobre las que se hizo el estudio: FL1-7 (azul), Barrancas Blancas (rojo) y Segundas Barrancas Blancas (verde).



Fig. 2. A, B y C, afloramientos y trabajo de extracción de un fósil en localidades del conjunto FL 1-7. D, E y F, afloramientos y tareas de prospección y recolección de fósiles en Barrancas Blancas. G y H, afloramientos en Segundas Barrancas Blancas.

Los sedimentos de la FSC se acumularon en grandes planicies surcadas por ríos que transportaban agua desde los Andes hasta el océano Atlántico. Parte de estos sedimentos tienen origen en eventos volcánicos en los Andes que distribuyeron ceniza por la Patagonia extrandina. Las exposiciones más importantes se encuentran a lo largo de los ríos Santa Cruz y Chalia en el centro de la provincia; por el oeste en los alrededores del Lago Argentino y en proximidades del Lago Posadas al norte; por el este, entre el Río Santa Cruz y el Río Coyle y en la costa atlántica de la entre los ríos Coyle y Gallegos (Fig. 2). Estudios con isótopos radioactivos indican que la depositación de la FSC ocurrió durante el Mioceno temprano a medio, con una antigüedad aproximada que va de aproximadamente 19 a 14,5 millones de años (Cuitiño et al. 2021).

Los fósiles de la FSC han llamado la atención de los paleontólogos desde fines del siglo XIX. Entre 1887 y 1906, Florentino Ameghino describió una fauna extinguida de vertebrados, particularmente rica en mamíferos (e.g. Ameghino, 1887, 1889, 1891, 1906), muy diferente a las conocidas en otros continentes en ese momento. Sobre la base de la litología y el contenido de mamíferos fósiles, definió su “piso Santacruzeño” terrestre dentro de su “formación Santacruzeña”, la que incluía al infrayacente “piso Sub-Patagónico” marino (Ameghino, 1889: 16). Sobre la base de su fauna Pascual et al. (1965) establecieron la Edad Mamífero Santacrucense. Desde la década de 1890 hasta la de 1920, la conjunción de la calidad del registro fosilífero y el desafío intelectual que representaba, despertó un fuerte interés de parte de importantes instituciones académicas del hemisferio occidental por obtener fósiles santacrucenses para sus colecciones y exhibiciones (Vizcaíno et al. 2013). Posteriormente no hay referencias a campañas paleontológicas mayores a afloramientos santacrucenses hasta la década de 1980 y no se reporta un gran volumen de trabajos editados. Desde principios del presente siglo, el estudio de la FSC ha tomado nuevo impulso; en nuestro grupo particularmente con el objetivo de reconstruir la paleoecología de la formación en el marco del OCM.

La selección de la FSC para la realización de un programa a largo plazo de paleoecología se debe a varias razones:

1. el lapso temporal abarcado coincide con buena parte del OCM;
2. es altamente fosilífera y, particularmente en algunas áreas, la preservación de los fósiles es excelente;
3. su amplia extensión areal y cronológica permite analizar variaciones geográficas y temporales en la composición taxonómica y sus proporciones;
4. contiene el mejor registro para interpretar la diversidad biológica y las dimensiones ecológicas de las comunidades de mamíferos en Patagonia cuando América del Sur era un continente isla (Ver Marco teórico).

En este trabajo se presenta una síntesis de los resultados obtenidos en más de dos décadas de trabajo de campo y de estudio de la FSC y sus fósiles, uno de cuyos objetivos principales ha sido estimar los factores ambientales y los tipos de ambientes presentes en el Patagonia Austral durante el OCM.

2. MARCO TEÓRICO

Gastaldo et al. (1996) definen la paleoecología como la investigación de individuos, poblaciones y comunidades de organismos del pasado, sus interacciones con los cambios ambientales y sus respuestas dinámicas a ellos. Estos autores consideran a los ecosistemas modernos (un área física geográficamente definida junto con su componente biológico) como un continuo de los ecosistemas que han existido a lo largo de la historia geológica y un producto de los acontecimientos a los que se vieron sometidos los ecosistemas del pasado. Por lo tanto, la perspectiva paleoecológica constituye una visión ampliada de la ecología que considera cómo los organismos (individuos, poblaciones o comunidades) han respondido a factores bióticos y abióticos durante largos intervalos de tiempo. Para ello es necesario reconstruir la vida de organismos extintos (paleoautoecología), incluyendo sus interacciones con otros organismos y su relación con el medio ambiente (paleosinecología) a partir de los fósiles disponibles, mayormente huesos y dientes en el caso de los vertebrados.

Aunque la observación directa del comportamiento o la medición de variables fisiológicas y ecológicas es imposible en organismos extintos, sabemos que la capacidad de los organismos para realizar las tareas de su vida diaria está condicionada en gran medida por el diseño de sus sistemas mecánicos (conformados por huesos, dientes, músculos, tendones y ligamentos). Por ello, adherimos al principio de correlación forma-función que sostiene que, puesto que existe una estrecha relación entre ambos componentes, puede inferirse la función a partir de la forma (Vizcaíno y Bargo, 2021).

Basándonos en la correlación forma-función, identificamos tres atributos esenciales para hacer una caracterización paleobiológica básica de un determinado organismo: tamaño corporal, preferencia/uso de sustrato y alimentación. Llamamos a esta aproximación Protocolo Básico para Estudios Paleobiológicos. Virtualmente todas las variables biológicas (como el metabolismo, las dimensiones de los huesos, la biomecánica de la locomoción, la densidad poblacional, la organización social y la tendencia a la extinción) están influidas por el tamaño corporal. El análisis del aparato locomotor permite realizar inferencias sobre el tipo de sustrato preferido y la forma en que éste es utilizado por el organismo (e.g. el modo de locomoción). El estudio de las mandíbulas y los dientes aporta información sobre la dieta del animal.

Según Radinsky (1987: 8), la correlación forma-función implica identificar los comportamientos o funciones que se correlacionan con una forma anatómica particular en especies vivientes. Esto, a su vez, debe verse como una manera de aplicación del principio de actualismo, por el que se infieren los eventos del pasado por analogía con los procesos observables que actúan en el presente. El concepto de actualismo es un derivado del de uniformismo, que postula la constancia de las variables físicas y los procesos a lo largo de la historia de la Tierra. En conjunto, estos conceptos han estado y continúan estando entre los paradigmas más robustos de las ciencias de la Tierra. Sin embargo, limitar la comparación únicamente a organismos actuales implicaría asumir que el espectro de combinaciones forma-función presente en la actualidad es representativo de todas las posibles soluciones de diseño del pasado (ver Nieto Díaz y Rodríguez, 2003). En algunos casos puede ocurrir que la morfología del organismo extinto sea radicalmente diferente de la de cualquier organismo viviente, por lo que podría ser necesario recurrir a otro tipo de análogos; por ejemplo, mecánicos. Los conceptos hasta aquí mencionados han sido tratados de manera exhaustiva por Vizcaíno et al. (2016; 2024).

Al estudiar la paleofauna de la FSC, en muchos casos la identificación de análogos cercanos entre la fauna actual resulta complicada debido a la particular historia geológica de América del Sur y la historia evolutiva de los grupos implicados. La FSC se depositó cuando el continente era una isla, antes de la emergencia del Istmo de Panamá ocurrida hace unos 2,8 Ma (Gasparini y Vizcaíno 2024). Por ello la fauna de la FSC consistía en una compleja mezcla de descendientes de los antiguos linajes del continente (marsupiales, xenartros, astrapoterios, notoungulados y litopternos) y nuevos taxones provenientes de otras masas terrestres (primates y roedores) (Fig. 3). Mientras que para estos últimos existe una gran diversidad de formas actuales que proveen un excelente marco de comparación, los anteriores son mucho menos diversos en la actualidad (marsupiales y xenartros) o están muy distantemente relacionados con grupos actuales y pueden ser marcadamente diferentes (astrapoterios, notoungulados y litopternos).

Finalmente, para construir el puente entre la morfología y el ambiente recurrimos a la ecometría. Ésta implica el análisis de la distribución dentro de una comunidad de rasgos (como la masa corporal, las proporciones de las extremidades y la anatomía dental) o cualquier aspecto de la anatomía o fisiología que pueda medirse (Eronen et al. 2010; Vermillion et al. 2018). La econometría evalúa las interacciones, tanto bióticas como abióticas, de los organismos con su entorno, centrándose en rasgos medibles y estructuralmente relacionados con su función, y cuya función interactúa directamente con el entorno local. Una forma de analizar la distribución de esos rasgos medibles dentro de una comunidad es mediante la proporción de taxones que tienen los rasgos que permiten asignarlos a una categoría específica.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Materiales

Los ejemplares fósiles colectados en nuestras campañas pertenecen a la colección del Museo Regional Provincial Padre Manuel Jesús Molina de Río Gallegos (acrónimo MPM-PV). Otros ejemplares estudiados se encuentran depositados en las colecciones de: División Paleontología Vertebrados del Museo de La Plata (MLP-PV), La Plata, Argentina; Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia (MACN-A, Colección Nacional Ameghino), Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina; American Museum of Natural History (AMNH), New York; Field Museum of Natural History (FMNH), Chicago y Yale Peabody Museum, Vertebrate Paleontology, Princeton University Collection (YPM-VPPU), New Haven de los Estados Unidos.

3.2. Métodos

3.2.1. Trabajo de campo

El trabajo de campo se realizó con dos modalidades principales. Por un lado, la prospección para evaluar el potencial de las localidades para la investigación propuesta y la logística requerida y confeccionar los perfiles estratigráficos. Estas expediciones fueron de corta duración (siete a diez días) e implicaron un número reducido de personas (tres o cuatro), incluyendo al menos un geólogo. Por el otro, las campañas de recolección exhaustiva de fósiles con ubicación geográfica y estratigráfica precisa. Estas campañas fueron de mayor duración (20 a 30 días) y con un número convenientemente alto de colectores (en promedio ocho personas). En total se realizaron 29 campañas entre 2003 y 2024, en las que participaron alrededor de 50 personas (investigadores, tesistas y técnicos) de instituciones de nuestro país y del exterior, especialistas en sedimentología, geocronología, icnología, paleobotánica y paleontología de invertebrados y vertebrados. Entre estos últimos, participaron expertos en los distintos grupos de vertebrados.

3.2.2. Paleoautoecología

Los estudios paleoautoecológicos se llevaron a cabo fundamentalmente sobre la base de ejemplares recolectados de afloramientos de la zona intermareal de la costa atlántica entre las rías del Coyle y del Gallegos, donde se encuentran los especímenes más completos, con muchas partes asociadas o aún articuladas.

Se aplicó el Protocolo Básico para Estudios Paleobiológicos ya mencionado. Para ello se utilizaron diferentes herramientas metodológicas que se pueden aplicar separadamente o en conjunto, como peldaños del andamiaje de investigación (Currie 2015). Se realizó la estimación del tamaño corporal y análisis de correlación forma-función mediante morfología funcional, biomecánica y ecomorfología. La morfología funcional analiza cómo la forma permite o limita las funciones que puede realizar un organismo; la biomecánica analiza las relaciones entre la forma y la función de los

organismos aplicando principios físicos y de ingeniería; la ecomorfología analiza la variación de la forma en relación con el ambiente, la ontogenia y la filogenia (para un tratamiento mucho más detallado véase Vizcaíno et al. 2016; 2024).

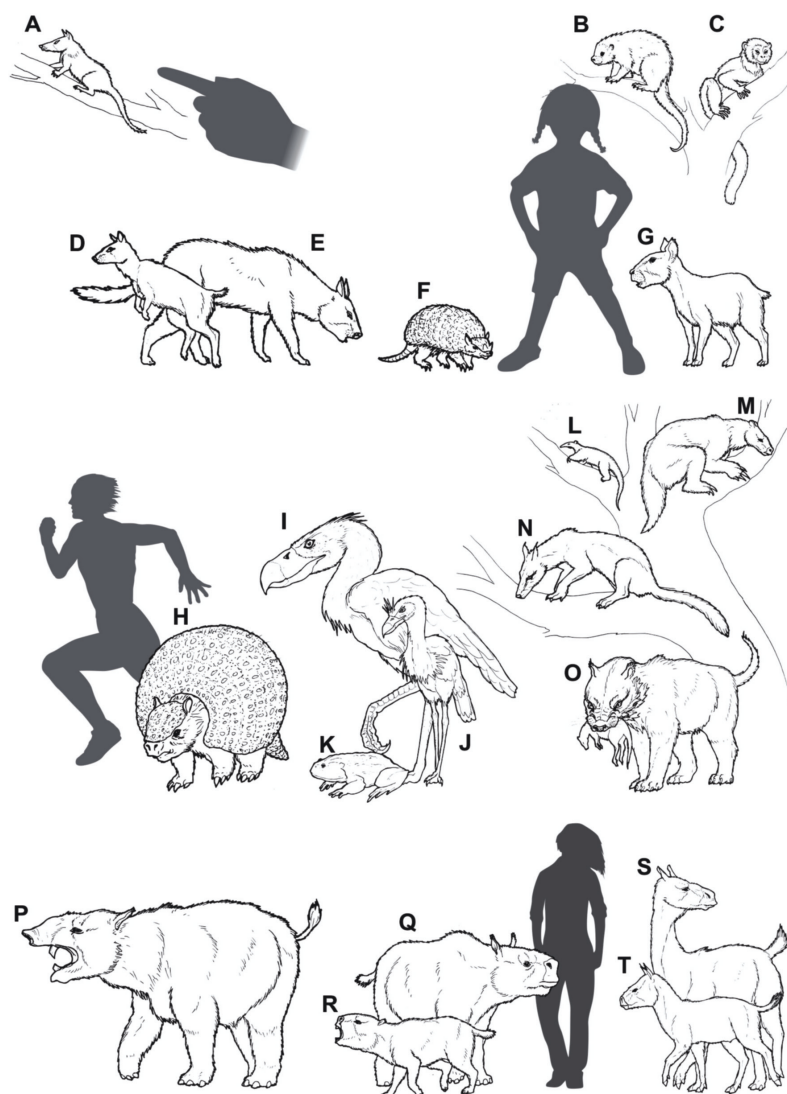


Fig. 3. Vertebrados característicos de la Fm. Santa Cruz. A, *Palaeothentes*, metaterio paucituberculado (< 1 kg); B, *Steiromys*, roedor eretizóntido (puercoespín; ~14 kg); C, *Homunculus*, primate platirrino (~2,5 kg); D, *Pachyrukhos* (~2,5 kg) y E, *Protypotherium* (~7 kg), notoungulados tipoterios; F, *Peltephilus*, cingulado (armadillo, ~10 kg); G, *Neoreomys*, roedor caviioideo (~7 kg); H, *Propalaeohoplophorus*, cingulado (gliptodonte, ~80 kg); I, *Phorusrhacos* (~90 kg) y J, *Psilopterus* (~5 kg), aves depredadoras; K, *Calyptocephalella*, anuro (rana gigante, ~5 kg); L, *Protamandua*, vermilingua (oso hormiguero, ~5 kg); M, *Hapalops*, megaterioideo basal (perezoso arborícola, ~45 kg); N, *Prothylacinus* (~30 kg) y O, *Arctodictis* (~50 kg), metaterios depredadores; P, *Astrapotherium*, astrapoterio (~900 kg); Q, *Nesodon* (~600 kg) y R, *Adinotherium* (~100 kg), notoungulados toxodóntidos; S, *Theosodon* (~120 kg), litopterno macrauquénido y T, *Diadiaphorus* (~80 kg), litopterno proterotérico.

Estos estudios implican no solamente el análisis de los fósiles, sino desarrollar los modelos basados en amplias muestras de vertebrados actuales, revisando colecciones de museos del país y del exterior. En algunos casos han sido el producto de tesis doctorales (e.g. Cassini 2011; Toledo 2012; Muñoz 2017).

La estimación de tamaño corporal generalmente se basa en la aplicación de ecuaciones alométricas que establecen relaciones entre variables fácilmente medibles (como el longitudes de huesos) y la masa corporal de los representantes de un determinado linaje. La interpretación del uso del sustrato y la dieta se efectuó mediante análisis de morfología funcional y biomecánica, incluyendo la cinemática y cinética del movimiento. Virtualmente todos los linajes estudiados requieren métodos específicos ajustados a sus características inherentes (para una descripción de cada caso particular aplicados en el estudio de los vertebrados santacruceses, ver Vizcaíno et al. 2012a). Con los datos obtenidos se clasificó a todos los vertebrados de la FSC en categorías de masa corporal, de locomoción/preferencia de sustrato y de dieta (Tabla 1).

Categoría de masa corporal	Definición	Categoría de locomoción	Definición	Categoría de dieta	Definición
1 (I)	10-100g	1: LT	terrestre grande (>1kg)	1: Vert	presas vertebrados
2 (II)	100g-1kg	2: ST	terrestre pequeño (<1kg)	2: Sc(I)	carroña e insectos
3 (III)	1-10kg	3: A	arborícola	3: Sc(Tu)	carroña y tubérculos
4 (IV)	10-100kg	4: A(T)	arborícola /terrestre (escansorial)	4: Sc(L)	carroña y hojas
5 (V)	100-500kg	5: S(Aq)	semi-acuático	5: MYR	hormigas y termitas
6 (VI)	>500kg	6: T(F)	fosorial (incluye semi-fosorial)	6: I(F)	insectos (más algo de fruta o néctar)
				7: F(I)	fruta y algo de proteína animal
				8: S	pequeñas semillas de hierbas (y otras plantas o insectos)
				9: F(L)	frutas y hojas
				10: L	hojas (ramoneo)
				11: G	tallos y hojas de gramíneas (pasto)

Tabla 1. Definiciones de las categorías ecológicas utilizadas (Kay et al. 2021). A cada género se le asigna un número para cada variable. Locomoción/preferencia de sustrato (seis categorías) según Fleming (1973) y Andrews et al. (1979). Las siglas de las categorías de dietas corresponden al uso original en inglés.

En este trabajo la unidad operacional elegida fue el género por tres razones explicadas en detalle por Kay et al. (2021): 1) la probabilidad de recuperar un alto porcentaje de las especies presentes en una comunidad fósil es menor que la de recuperar la mayoría de sus géneros; 2) el reconocimiento de especies fósiles es mucho más problemático que el de géneros; 3) los géneros son unidades taxonómicas discretas aceptadas por la mayoría de los paleontólogos y se ven menos afectadas por los problemas de evaluación de la variación intraespecífica en fósiles (Vizcaíno et al. 2012c: 82).

3.2.3. Paleosinecología

Hasta el momento, los estudios paleosinecológicos de detalle se llevaron a cabo en los afloramientos de la zona intermareal de la costa atlántica entre las rías del Coyle y del Gallegos y en las barrancas sur del Río Santa Cruz (Kay et al. 2012; 2021). Los de la costa atlántica consisten en una serie de localidades (Puesto Estancia La Costa, Cañadón Silva, Estancia La Costa) geográficas restringidas a 15 km de afloramientos; en conjunto las denominamos FL 1–7 y representan un período temporal estrecho (~17,4 – 17,5 Ma). En el Río Santa Cruz los análisis se basaron en dos localidades identificadas como Barrancas Blancas (BB), la más oriental, y Segundas Barrancas Blancas (SBB), la más occidental. Las dataciones disponibles (U-Pb) para estas localidades, en combinación con el cálculo de las tasas de sedimentación, limitan el lapso de tiempo del FSC para BB entre ~17,2 y ~16,3 Ma, y para SBB entre ~16,5 y ~15,6 Ma (Cuitiño et al. 2016, 2019) (Fig. 4).

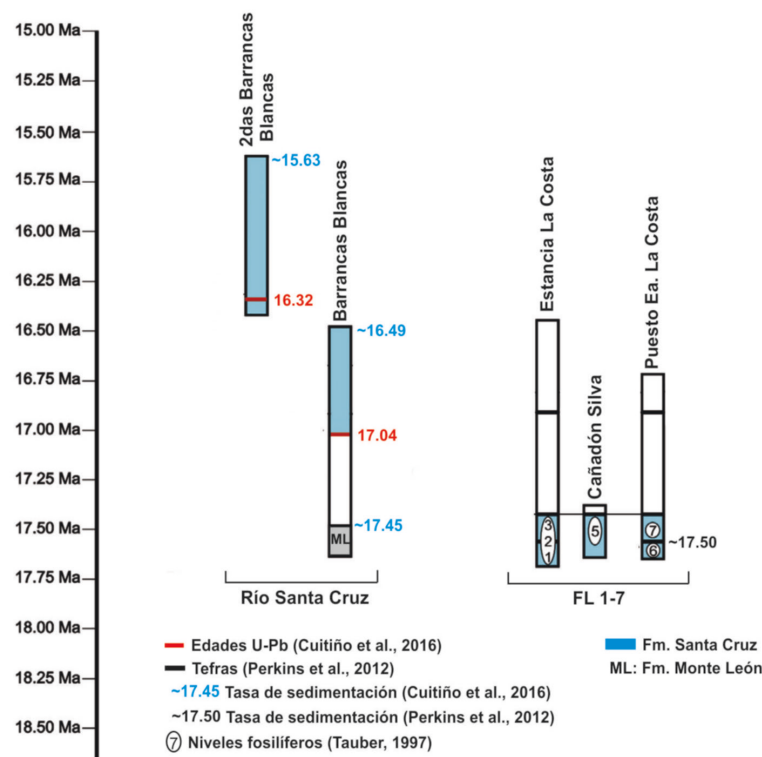


Fig. 4. Correlaciones temporales entre las localidades de la costa atlántica (FL 1-7) y las del Río Santa Cruz (Barrancas Blancas y Segundas Barrancas Blancas).

Se analizaron los fósiles colectados en FL 1–7, BB y SBB. Para comparar la composición taxonómica de las faunas se utilizó el coeficiente de similitud faunística de Simpson (IS, Simpson 1943): $100 \cdot (C/N1)$, donde C es el número de taxones en común entre dos faunas y N1 es el número total de taxones en la muestra más pequeña.

Los análisis paleosinecológicos se llevaron a cabo mediante un enfoque ecométrico, basado en el análisis de los mamíferos por ser los que están mejor representados numéricamente en nuestra muestra y por su riqueza taxonómica, diversidad y calidad de preservación.

Los datos obtenidos de los fósiles se compararon con datos extraídos de la bibliografía sobre un conjunto de comunidades de mamíferos actuales de América del Sur que representan una diversidad de localidades de tierras bajas, desde los 8°N hasta los 55°S de latitud, una gama de ambientes desde selva tropical hasta estepa semiárida y amplios rangos de estacionalidad, precipitación anual, temperatura y altura del dosel arbóreo (Kay et al. 2012; 2021).

Tanto para las comunidades fósiles como para las actuales se realizó una reconstrucción de la estructura de nicho mediante la identificación del número de taxones presentes, su tamaño corporal, locomoción y alimentación. Inicialmente, en la comparación de las faunas de las tres localidades Kay et al. (2021) calcularon la riqueza genérica y los siguientes cinco índices que expresan el número de géneros dentro de un gremio en relación al número total de géneros.

1. Índice de Frugivoría. Proporción de géneros que se alimentan principalmente de frutos del número total de especies herbívoras en una fauna:

$$100 \cdot [(F(I) + S + F(L)) / (F(I) + S + F(L) + L + G)]$$

2. Índice de Ramoneadores. Proporción de géneros que se alimentan selectivamente de hierbas y hojas de árboles y arbustos del número total de especies herbívoras en una fauna:

$$100 \cdot [(L) / (L + G)]$$

3. Índice de Arborealidad. Proporción de géneros arborícolas del número total de especies no voladoras:

$$100 \cdot [(A + 0.5A(T+)) / (\text{suma de todas las categorías})]$$

4. Cociente Depredador/Presa. Proporción de consumidores secundarios:

$$100 * [(Vert + Sc(I) + Sc(Tu) + Sc(L) + MYR + I(F))] / \text{todos los herbívoros}$$

5. Índice de tamaño. Proporción de géneros en las clases de tamaño II y III con respecto a las de las clases IV y V, donde las clases de tamaño son:

$$II = 100-1000 \text{ g}; III = 1-10 \text{ kg}; IV = 10-500 \text{ kg}; V = >500 \text{ kg};$$

$$100 * [(Clase II + Clase III)] / [Clase IV + Clase V]$$

Se realizaron regresiones de mínimos cuadrados (modelos lineales y polinomiales de segundo grado) y análisis de componentes principales (ACP; mediante una matriz de correlación), con JMP® Pro 15.0.0 para Mac.

A partir de los índices también se estimaron los parámetros ambientales precipitación media anual (PMA), temperatura media anual (TMA), estacionalidad de precipitaciones y temperatura y la altura del dosel arbóreo, utilizando dos modelos de aprendizaje automático (*machine-learning*): bosque aleatorio (*Random Forest*; RF) y regresión de proceso gaussiano (*Gaussian process regression*; GPR). Las estimaciones de error se presentan como error absoluto medio (MAE). Estos modelos de aprendizaje automático aprovechan el mismo enfoque multivariante que una regresión lineal, a la vez que incorporan relaciones entre puntos de datos geográficos estrechamente relacionados para modelar incluso relaciones no lineales entre variables (para una descripción detallada, véase Spradley et al. 2019).

4. RESULTADOS

4.1. Trabajo de campo

En las localidades exploradas a lo largo de la extensa distribución de la FSC (Fig.1) se recolectaron más de 8000 especímenes. Esto implica un aporte excepcional a la recuperación de patrimonio fosilífero de la provincia de Santa Cruz y un significativo incremento del número de piezas de la colección MPM-PV. En las localidades tratadas en este estudio, la colección de FL 1–7 registra 776 especímenes, la de BB 540 especímenes y la de SBB 1267.

4.2. Paleoautoecología

Siguiendo el protocolo básico para estudios paleobiológicos, los resultados de la estimación de masa y la determinación de la dieta y la preferencia y uso del sustrato permitieron hacer una asignación de nicho para todos los géneros de la FSC (Apéndice).

4.3. Paleosinecología

La muestra de mamíferos fósiles incluye 45 géneros de FL 1–7, 40 géneros de BB y 49 géneros de SBB (Apéndice). Estas faunas son muy similares entre sí a nivel genérico. FL 1–7 y BB comparten 31 géneros; FL 1–7 y SBB comparten 34 géneros y BB y SBB comparten 38 géneros. El IS es del 77,5 % entre FL 1–7 y BB, del 75,5 % entre FL 1–7 y SBB, y del 95 % entre BB y SBB. A pesar de su diferencia temporal las tres faunas del FSC, no difieren más de lo que cabría esperar para localidades actuales con una distancia geográfica de separación similar (Kay et al. 2021).

4.3.1. Estructura de nicho

El número medio de géneros en las localidades de la FSC es de 44,5; el Índice de Frugivoría medio es de 15, el Índice de Ramoneadores medio es del 58, el Índice de Arborealidad medio es del 14 y el Índice de Tamaño medio es de 82,2. Los valores obtenidos para cada una de estas variables en cada una de las tres localidades están expresados en la Tabla 2.

Localidad	Número de géneros	Índice de Frugivoría	Índice de Ramoneadores	Índice de Arborealidad	Cociente Depredador/Presa	Índice de tamaño
FL 1-7	45	14	63	21	57	81,81
Barrancas Blancas	40	17	56	6	27	71,42
Segundas Barrancas Blancas	49	14	55	16	31	94,12

Tabla 2. Riqueza genérica y parámetros de nicho para tres faunas de la Formación Santa Cruz.

4.3.2. Faunas actuales y variables ambientales

Los análisis de las faunas actuales (véase Kay et al. 2021) mostraron que la PMA y la TMA están significativamente correlacionadas ($p < 0,0001$) con la riqueza genérica de mamíferos no voladores y los cuatro índices faunísticos (arborealidad, frugivoría, ramoneadores y depredador-presa) (Fig. 5). El tamaño corporal no mostró ninguna tendencia notable con variables de hábitat.

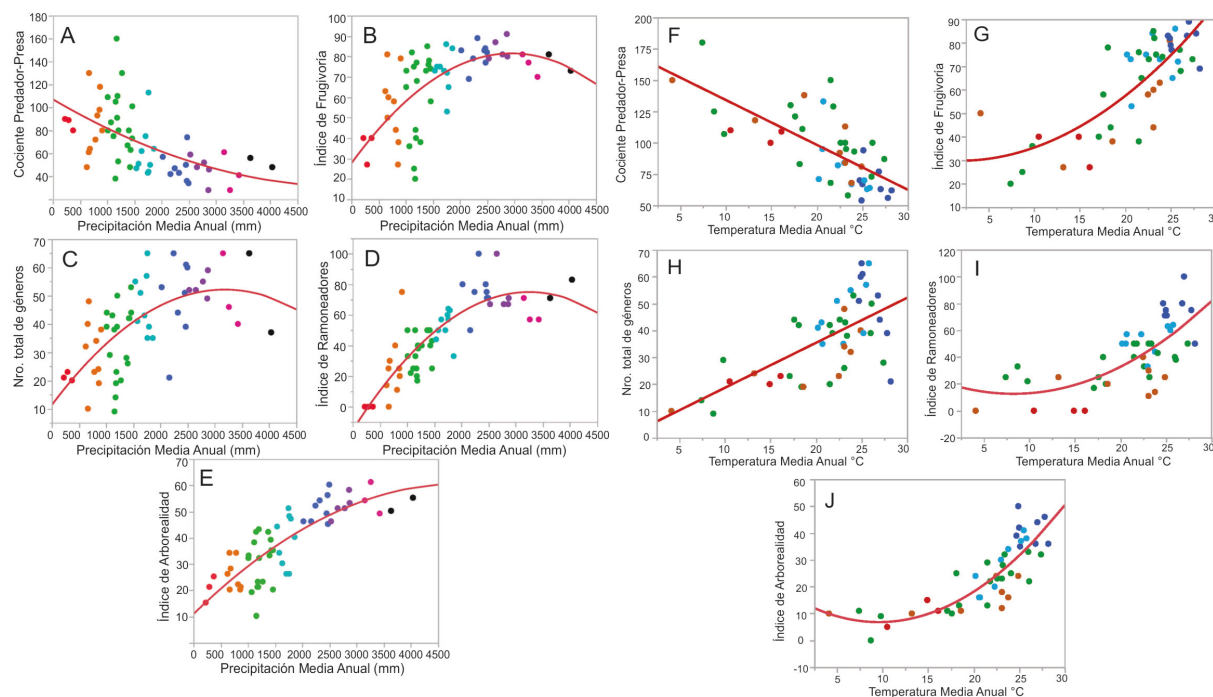


Fig 5. PMA (mm/año) TMA (°C) versus todas las métricas de nicho (todos los niveles de precipitación para todas las localidades de baja altitud). A, Cociente Depredador-Presa; B, Índice de Frugivoría; C, Riqueza Genérica; D, Índice de Ramoneadores; E, Índice de arborealidad. La línea representa el mejor ajuste del polinomio de segundo grado. Código de color de las precipitaciones por localidad: Bermellón, <500 mm; naranja, 500–1000 mm; verde, 1000–1500 mm; aguamarina, 1500–2000 mm; azul oscuro, 2000–2500 mm; morado, 2500–3000 mm; negro, >3500 mm.

La relación depredador-presa muestra una disminución constante con el aumento de las precipitaciones. Los demás índices y la riqueza genérica muestran fuertes aumentos, con un máximo de PMA en torno a los 2500 mm, por encima del cual los índices se estabilizan o disminuyen. Cabe destacar que esta curva, en forma de «palo de hockey», refleja las tendencias de la productividad primaria neta y las precipitaciones, que también se estabilizan o disminuyen por encima de los 2500 mm de precipitación (Kay et al. 2021). Cuando se eliminan las localidades con precipitaciones por encima de 2500 mm/año, el Índice de Ramoneadores es la variable más estrechamente correlacionada con la PMA y el Índice de Arborealidad es el mejor predictor de TMA. La estacionalidad de la temperatura también muestra correlaciones significativas con los cinco factores. Al igual que con la TMA, la riqueza genérica y los índices de arborealidad, frugivoría y ramoneadores disminuyen con la estacionalidad de la temperatura, mientras que el cociente Depredador-Presa aumenta.

4.3.3. Estimación de variables ambientales en la Formación Santa Cruz

4.3.3.1. Precipitaciones

Con base en el Índice de Ramoneadores, la PMA habría oscilado entre 1682 y 1860 mm/año en las faunas de la FSC, con una leve disminución, aunque no significativa, en las estimaciones medias de PMA gradualmente desde FL 1–7 a SBB. El análisis de regresión multivariante utilizando los componentes PC1 y PC2 del ACP arrojan estimaciones de PMA de 1484, 984 y 1168 mm/año para FL 1–7, BB y SBB, respectivamente. Las estimaciones de PMA mediante métodos de aprendizaje automático, basadas en la riqueza genérica y los índices de arborealidad y ramoneadores, arrojan resultados similares: 1600 mm/año para FL 1–7, 1560 para BB y 1580 para SBB. Ninguna de nuestras variables estima adecuadamente la estacionalidad de la precipitación (Tabla 3).

4.3.3.2. Temperaturas

Con base en el Índice de Arborealidad, obtenemos estimaciones de TMA de $21,5 \pm 6,6$ °C para FL 1–7, de $11,9 \pm 6,9$ °C para BB y de $18,9 \pm 6,5$ °C para SBB. Las estimaciones de TMA del Índice de Arborealidad no difieren significativamente entre FL 1–7 y SBB e indican condiciones cálidas (Tabla 3). Las estimaciones para BB son muy anómalas, probablemente como un artefacto de la aparente escasez de material genéricamente identificable de perezosos. Esta conclusión se sustenta en el ACP y en la consideración de la riqueza de herbívoros.

El ACP arroja valores de TMA de $22,6 \pm 6,1$ °C para FL 1–7, $21,7 \pm 6,1$ °C para BB y $22,9 \pm 6,1$ °C para SBB, respectivamente. Las tres faunas del SCF cuentan con 25, 26 y 32 géneros herbívoros, respectivamente, lo que arroja temperaturas previstas mucho más cálidas $-24,8$ °C (FL 1–7), $24,9 \pm 7,7$ °C (BB) y $24,3 \pm 7,7$ °C (SBB) y equivalentes a las que habitan faunas actuales a mucha más baja latitud (Fig. 6).

Las estimaciones de TMA mediante aprendizaje automático son de ~ 22 °C para FL 1–7, 16 °C para BB y 21 °C para SBB. Nuevamente, la baja estimación para BB podría deberse al muestreo limitado y al bajo recuento genérico de perezosos de BB.

Los índices de arborealidad arrojan estimaciones de estacionalidad de la temperatura que oscilan entre $3,1$ °C y $4,6$ °C, siendo la estimación más alta la de BB. Es probable que el valor de estacionalidad para BB fuera menor si tuviéramos una mejor representación de los taxones de perezosos semiarborícolas. Las estimaciones basadas en aprendizaje automático son de $3,0$ °C para FL 1–7, $3,7$ para BB y $3,4$ °C para SBB. Ninguna es significativamente diferente de las demás.

Variable	Referencia	FL 1–7 (~17.6–17.3 Ma)	Barrancas Blancas (~17.2–16.3 Ma)	Segundas Barrancas Blancas (~16.5–15.5 Ma)
PMA (mm)	Kay et al. (2012)	1250–1750 mm (4 estimaciones)	no	no
	Spradley et al. (2019)	840–1344 mm (4 estimaciones)	no	no
	Trayler et al. (2020)	~1000 ± 235 mm a los 17,4 Ma	no	no
	Kay et al. (2021)	Regresión: 1860 ± 561 Componentes Prin- cipales: 1484 ± 594 GPR: 1592 ± 415 RF: 1606 ± 279	Regresión: 1705 ± 591 Componentes Principales: 984 ± 600 GPR: 1569 ± 415 RF: 1546 ± 279	Regresión: 1682 ± 614 Componentes Prin- cipales: 1168 ± 596 GPR: 1540 ± 415 RF: 1626 ± 279
Estacionalidad de precipitaciones	Trayler et al. (2020a,b)	Cambio estacional pequeño a moderado en la precipitación y la composición de la vegetación	no	no
TMA (°C)	Kay et al. (2012)	Cálido (basado en reptiles y anfibios)	no	no
	Spradley et al. (2019)	15,0–23,4 (4 estimaciones)	no	no
	Trayler et al. (2020a,b)	20 ± 4 °C a los 17,4 Ma	no	no
	Kay et al. (2021)	Regresión: 21,5 ± 6,6 Componentes Prin- cipales: 22,6 ± 6,1 GPR: 22,6 ± 2,7 RF: 22,5 ± 2,7	Regresión: 11,9 ± 6,9 Componentes Principales: 21,7 ± 6,1 GPR: 15,4 ± 2,7 RF: 14,9 ± 2,7	Regresión: 18,9 ± 6,5 Componentes Prin- cipales: 22,9 ± 6,1 GPR: 21,0 ± 2,7 RF: 21,4 ± 2,7
Estacionalidad de temperatura (°C)	Spradley et al. (2019) Trayler et al. (2020)	3,21–4,40 (4 estimaciones)	no	no
	Kay et al. (2021)	Regresión: 3,05 ± 1,64 GPR: 3,0 ± 0,7 RF: 3,01 ± 0,8	Regresión: 4,63 ± 1,68 GPR: 3,7 ± 0,7 RF: 3,7 ± 0,8	Regresión: 3,63 ± 1,65 GPR: 3,3 ± 0,7 RF: 3,4 ± 0,8
Altura del dosel (m)	Spradley et al. (2019)	16–26 m (4 estimaciones)	no	no
	Kay et al. (2021)	GPR: 22,5 ± 6,4 RF: 24,0 ± 7,6	GPR: 28,1 ± 6,4 RF: 25,9 ± 7,6	GPR: 20,7 ± 6,4 RF: 19,3 ± 7,6

Tabla 3. Comparación de estimaciones de variables ambientales de la FSC. Para las fórmulas de los modelos de regresión véase Kay et al. (2021). GPR: Resultados estimados del modelo de regresión de proceso gaussiano. RF: Resultados del modelo de bosque aleatorio.

4.3.3.3. Altura del dosel.

Mediante aprendizaje automático, se estimó una altura del dosel de aproximadamente 23 m para FL 1–7, 27 m para BB y 20 m para SBB.

Los intervalos de confianza se superponen en todas las estimaciones (Tabla 3).

4.3.3.4. Comparación de los paleoambientes de la FSC con las localidades actuales

En el análisis de componentes principales de las variables riqueza genérica, Índice de Ramoneadores e Índice de Arborealidad, 12 localidades actuales distribuidas entre 17° y 27° S presentan valores similares a los de la FSC para los dos primeros componentes. De éstas, ocho se encuentran en el Bosque Atlántico del Alto Paraná y las ecorregiones del Chaco húmedo y seco (Olson et al. 2001). Tres de estas localidades (Fig. 7) se asemejan especialmente a las localidades de la FSC en los tres Componentes Principales: Parque Nacional Iguazú en Misiones, Argentina; Reserva Natural del Bosque Mbaracayú y Reserva de Recursos Manejados San Rafael, Paraguay.

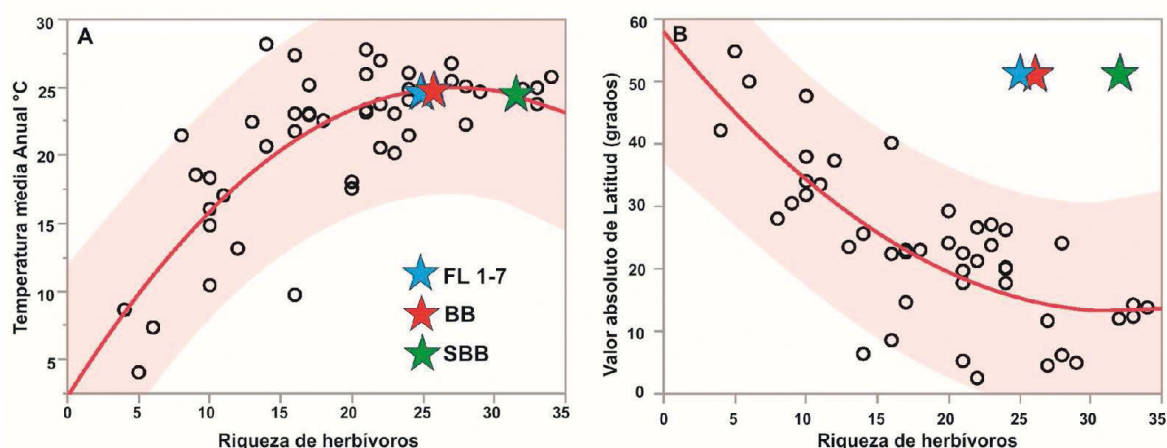


Fig. 6. Número de taxones herbívoros versus A, Temperatura Media Anual (°C) y B, Latitud (grados absolutos desde el Ecuador). La línea representa el polinomio de segundo grado que mejor se ajusta. El sombreado indica el intervalo de 95% de confianza. Las estrellas azules, rojas y verdes representan las localidades de la FSC ubicadas en la curva de localidades existentes según la paleolatitud estimada y la riqueza de herbívoros.

Estas tres localidades presentan recuentos e índices genéricos muy similares a los de las localidades de la FSC. El número promedio de géneros para las tres localidades actuales es de 44,6 (el rango para el total de las localidades es de 9 a 70 géneros); el Índice de Ramoneadores del 55% es moderado (rango 0%–100%) y el Índice de Arborealidad del 17% es relativamente bajo (rango de 0%–51%). En comparación -como ya se mencionó- el número medio de géneros en las localidades de la FSC es de 44,6 (rango:

38–47); el Índice de Ramoneadores medio es del 58% (rango: 55%–63%), y el Índice de Arborealidad medio es del 14% (rango: 6%–21%).

Los índices depredador/presa y de frugivoría podrían resultar poco fiables para estimar la PMA, la TMA y la estacionalidad de la temperatura en FL 1–7, BB y SBB. Esto se debería fundamentalmente a dos factores: 1) la escasez de las especies puede afectar de forma diferencial la proporción de los consumidores primarios frente a los secundarios al subestimar el número de taxones depredadores y, por lo tanto, la relación depredador-presa; 2) independientemente de la PMA, la sincronía en la fructificación en latitudes altas hace improbable que los mamíferos frugívoros no migratorios existan en grandes cantidades en las paleofaunas de latitudes altas. Se puede ver una explicación más detallada en Kay et al. (2021). Por lo tanto, para la FSC estimamos esos parámetros en base la riqueza genérica, Índice de Ramoneadores e Índice de Arborealidad.

5. DISCUSIÓN

5.1. Estructura de nicho

Un concepto a considerar en este tipo de estudios es que las diferencias en la composición taxonómica no implican necesariamente diferencias en la estructura de la comunidad. Según Maas y Krause (1994), una impacta en la otra cuando el cambio de taxones altera las proporciones relativas de los grupos ecológicamente definidos (como los grupos tróficos). Si la composición taxonómica cambia sin alterar las proporciones relativas de los grupos ecológicos, el resultado es la estasis de la comunidad.

En relación a la composición de las faunas de mamíferos de la FSC, encontramos que la estructura de la comunidad se mantuvo relativamente estable a lo largo del intervalo temporal representado por las tres áreas estudiadas: FL 1–7, BB y SBB, desde las más antiguas a las más recientes. Sin embargo, en SBB (que representa los niveles más jóvenes de la FSC) son abundantes tres taxones que son raros o están ausentes en las otras localidades que representan niveles más antiguos de la FSC: el tipoterio hegetoterio *Pachyrhoxos* y los roedores chinchílicos *Prolagostomus* y *Pliolagostomus* (Fig. 8). Los tres taxones tienen molares euhypsodontes, es decir son dientes de corona alta que crecen continuamente, por lo que están adaptados para procesar alimentos con partículas abrasivas (propias del alimento e existentes en el ambiente) que desgastan los molares a gran velocidad. Por lo tanto, su abundancia sugiere una tendencia al cambio en las proporciones relativas de los grupos ecológicos.

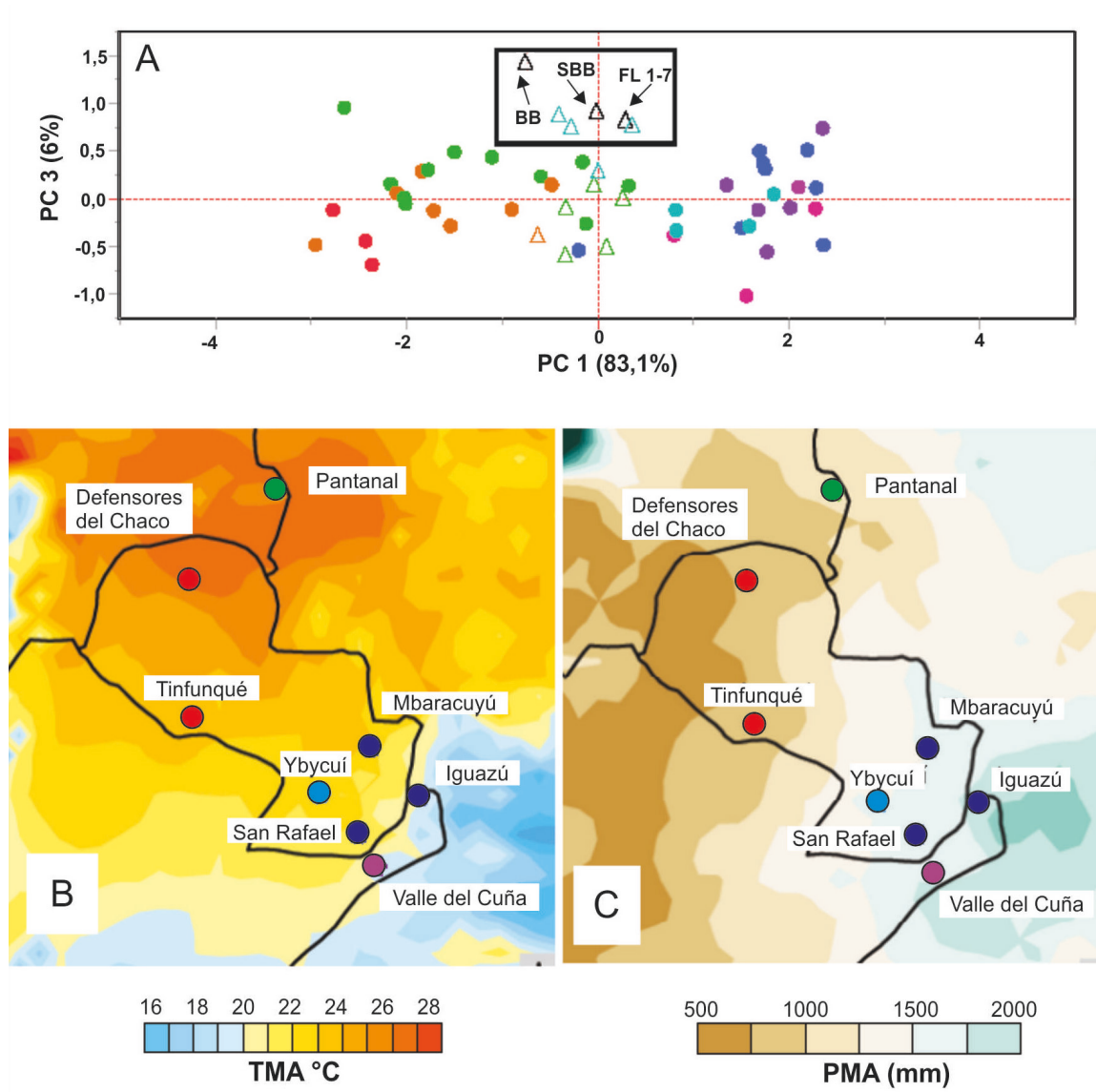


Fig. 7. A. Análisis de componentes principales (ACP) de la riqueza genérica y las variables de nicho, Índice de Ramoneadores e Índice de Arborealidad, para las localidades existentes con la posición de las tres faunas del Mioceno interpoladas a partir de las cargas factoriales. Las localidades representadas por triángulos abiertos son similares a las localidades del Mioceno en el ecoespacio definido por el primer y segundo componentes; las comprendidas por el recuadro son similares en los tres primeros componentes. B, C. Distribución de TMA y PMA en Paraguay y regiones circundantes de Brasil, Argentina y Bolivia, con localidades clave indicadas entre 19° y 29° S. Las localidades con estrella roja se encuentran en el Chaco Seco; aguamarina, en el Chaco Húmedo; verde, en el Pantanal; azul, en el Bosque Atlántico; morado, en la zona de transición entre el Bosque Atlántico y los Pastizales Mesopotámicos. Las tres localidades actuales que se asemejan estrechamente a las localidades del Mioceno en los tres PC (triángulos abiertos, comprendidos por el recuadro en la parte A) se encuentran en el bloque del Bosque Atlántico. Todas las localidades nombradas e identificadas en B y C son similares en el primer y segundo PC (los triángulos verdes en la parte A). Las ecorregiones se basan en un mapa de Cacciali (2010).

Otro ejemplo de cambio en las proporciones relativas de los grupos ecológicos puede verse entre los perezosos. Hasta el momento hemos registrado megatéridos planopinos solo en SBB. Éstos son los perezosos más grandes de la FSC, con masas corporales de entre 100 y 120 kg (Toledo et al. 2014). Otros perezosos de la FSC, como los megaterioideos basales, tienen masas corporales de ~40 a 80 kg, mientras que los milodóntidos alcanzaron ~80–90 kg. Según Toledo (2016), los megaterioideos basales de la FSC eran arborícolas y folívoros, los milodóntidos semiarborícolas consumidores de hojas, frutos y tubérculos, y los megatéridos eran los perezosos más terrestres y folívoros. El registro indica un cambio en la predominancia de perezosos desde formas más pequeñas y arborícolas en los niveles inferiores, a formas más grandes adaptadas a ambientes con menor cantidad de árboles en los niveles superiores.

5.2. Paleoclima y paleoambientes

En la literatura previa, existe un consenso general de que durante el intervalo de tiempo representado por la FSC prevalecieron condiciones templadas con suficiente precipitación y sustentaban una mezcla de ambientes boscosos y abiertos (Pascual y Ortiz-Jaureguizar, 1990), sobre la base de la presencia de taxones pertenecientes a linajes con representantes actuales que habitan áreas con esas condiciones. Así, evaluando las faunas de mamíferos de las exposiciones costeras de la FSC al sur del Río Coyle, Tauber (1997) concluyó que el clima se volvió progresivamente menos húmedo y los ambientes más abiertos, es decir con menor cobertura arbórea, durante el tiempo de depositación de la formación en el área. Por su parte, utilizando el enfoque cenográfico de Legendre (1986), Croft (2001) concluyó que no se habían producido cambios ambientales evidentes. Posteriormente, Vizcaíno et al. (2006) utilizaron armadillos como indicadores para estimar las condiciones ambientales de la FSC en la costa atlántica y sugirieron que la diversidad de estos animales es consistente con la interpretación ambiental de Tauber (1997) de vegetación abierta en condiciones relativamente secas, con marcada estacionalidad de las precipitaciones en los niveles superiores.

Kay et al. (2021) destacan la importancia de distinguir entre estimar condiciones climáticas (PMA y TMA) y el componente biótico de un área y tiempo determinados, cuestiones generalmente estrechamente relacionadas pero diferentes. Esta distinción no siempre es evidente en la literatura previa.

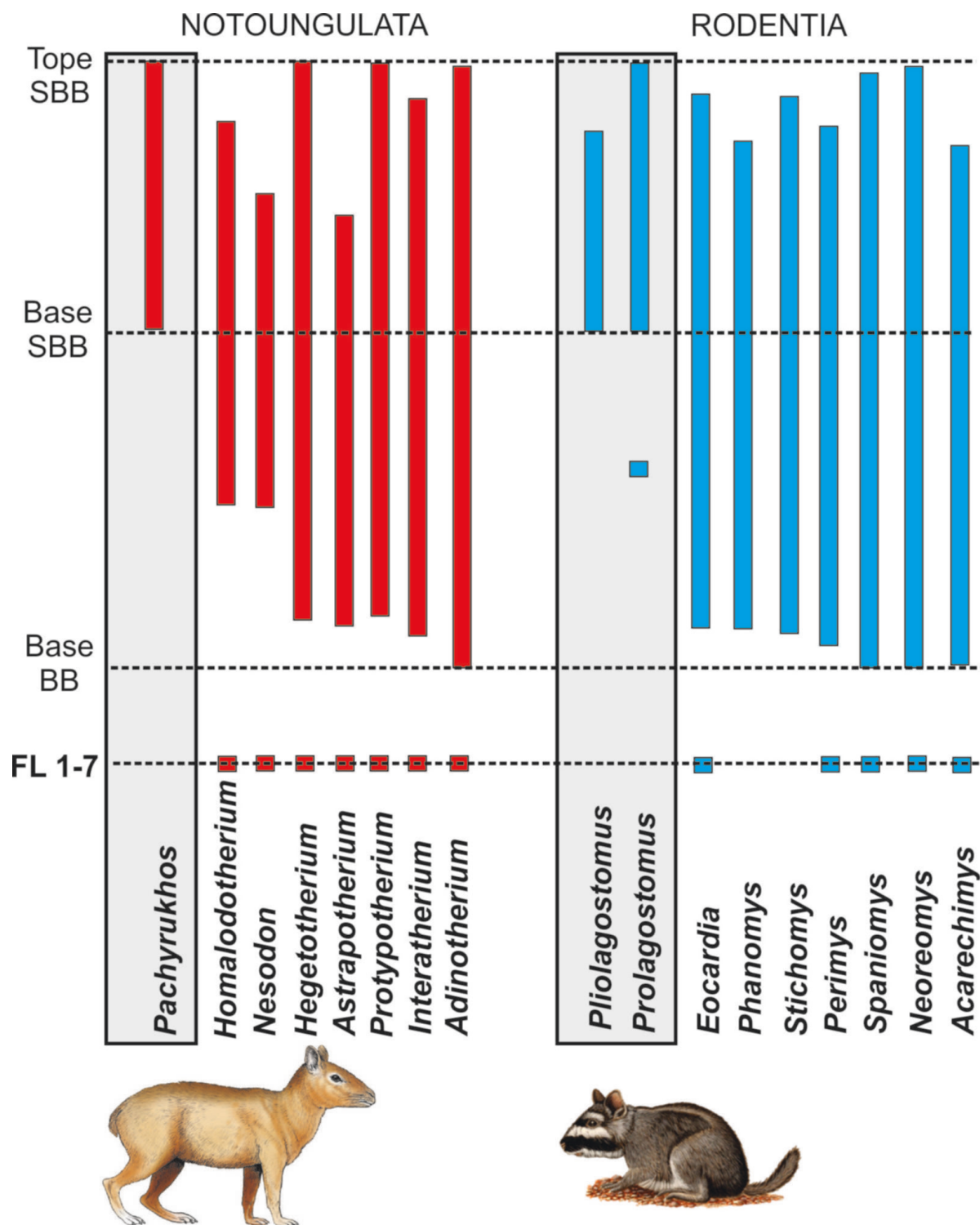


Fig. 8. Rangos estratigráficos compuestos de los géneros de notoungulados y roedores, resaltando los del tipotherio *Pachyrukhos* (~2,5 kg) y los roedores chinchílicos *Prolagostomus* y *Pliolagostomus* (~1 kg). Solo se incluyen los géneros que representan más del 5 % de los registros de especímenes.

5.2.1. Paleoclimas

En conjunto, los resultados de los distintos análisis para la FSC presentados aquí (sin considerar la localidad BB) indican valores de PMA de ~1000 y casi 2000 mm/año, aunque no permiten estimar adecuadamente la estacionalidad de la precipitación. Los valores de TMA van desde ~19 a ~25 °C, con una estacionalidad de entre ~3,0 °C a ~4,6 °C. Nuestras interpretaciones de PMA son comparables a las de Spradley et al. (2019), pero superiores a la estimación media de ~1000 de Trayler et al. (2020b), basadas en el análisis de isótopos estables dentarios, para los niveles más bajos de la FSC en Cañadón de las Vacas al norte del Río Coyle. Sin embargo, los intervalos de confianza de nuestras estimaciones y los de Trayler et al. (2020b) se superponen ampliamente. Las estimaciones de TMA son similares a las de Spradley et al. (2019) y las de Trayler et al. (2020b). Ninguna de nuestras estimaciones muestra una tendencia consistente con todos los valores superpuestos en sus intervalos de confianza del 95 %. De igual manera, no encontramos tendencias claras en la estacionalidad de la temperatura.

Como hemos señalado, la estructura del nicho de las localidades de la FSC se asemeja especialmente a la de tres localidades actuales: el Parque Nacional Iguazú, Misiones (Argentina), la Reserva Natural del Bosque Mbaracayú y la Reserva de Recursos Manejados San Rafael (ambas en Paraguay). Estas tres localidades se encuentran a baja altitud, presentan una TMA de entre 21 y 23 °C y una estacionalidad térmica de entre 2 °C y 4 °C. La PMA se sitúa entre 1600 y 1800 mm/año, con una estacionalidad de precipitación de baja a moderada, y presenta, una altura media de dosel de hasta 25 m.

5.2.2. Paleoambientes

Las localidades en cuestión, Parque Nacional Iguazú, Reserva Natural del Bosque Mbaracayú y Reserva de Recursos Manejados San Rafael, se ubican en la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná, que se extiende desde el sur de Brasil hasta el este de Paraguay y la provincia de Misiones, Argentina (Fig. 7). Se caracterizan por bosques altos subtropicales semicaducifolios, con copas cerradas que alcanzan o superan los 20 m, y que se intercalan con ambientes de sabana (Eiten 1972) y otros tipos de formaciones forestales (bosque mediano, bosque de galería; Cartes 2003). Donde la precipitación se encuentra en el límite inferior del rango, estos bosques méxicos se transforman en sabana boscosa (bioma de cerrado denso), en la que el estrato herbáceo es el componente ecológicamente predominante del ecosistema en términos de producción de biomasa; puede haber o no arbustos o árboles bajos, pero sus copas nunca forman un dosel cerrado (Huber 1987). Esta descripción es consistente con la interpretación de que el bioma en el que habitaba la fauna santacrucense consistía en un mosaico de bosques abiertos templados húmedos y semiáridos, con lagos en algunas zonas e inundaciones estacionales en otras, que promovía formación de marismas con una mezcla de pastos y hierbas (Kay et al. 2012).

5.2.3. Indicadores faunísticos específicos

Varios taxones registrados indican claramente que el clima de la FSC era mucho más cálido y húmedo que el actual y la coexistencia de ambientes boscosos y más abiertos. Entre los vertebrados no mamíferos se registran la rana chilena *Calyptocephalella* y el lagarto *Tupinambis* (*Salvator*), taxones que tienen representantes actuales. El género *Calyptocephalella* vive en lagos, estanques y arroyos tranquilos permanentes en tierras bajas de la depresión intermedia del centro de Chile y el sector costero del océano Pacífico, entre el nivel del mar y los 1200 msnm. Por lo tanto, la presencia de *Calyptocephalella* en la FSC (Fernicola y Albino 2012; Muzzopappa et al. 2019, 2025) parece indicar lagos, estanques y arroyos tranquilos permanentes en tierras bajas, posiblemente desarrollados en una zona boscosa. La presencia de cuerpos de agua también está respaldada por el registro del bivalvo de agua dulce *Diplodon* (Pérez et al. 2019). Por su parte, los lagartos del género *Tupinambis* no toleran temperaturas inferiores a 14 °C y no se distribuyen más al sur de los 40° Sur (Albino 2011; Embert et al. 2009; Brizuela 2010).

Las aves de la FSC son mucho más diversas y sugieren áreas de vegetación herbácea alternando con áreas arbustivas o boscosas (Constantino 2002; Redford 1984). El registro de ñandúes, inambúes y forusrácidos no voladores, es consistente con la inferencia de áreas abiertas debido a su capacidad cursorial terrestre, y el de un halcón reidor indica zonas arboladas. La presencia de aves acuáticas, caraus, espátulas y biguáes indicaría la existencia de sabanas temporalmente inundadas o cuerpos de agua permanentes en áreas boscosas.

Con respecto a los mamíferos, en las faunas actuales estudiadas hay al menos tres especies de xenartros especializados en alimentarse de hormigas y termitas, los osos hormigueros *Myrmecophaga* y *Tamandua* y el armadillo gigante *Priodontes*. Estos taxones mirmecófagos tienen límites de distribución meridionales similares, entre los 28° y los 34° S, al igual que las termitas más comunes de las que se alimentan (Constantino 2002; Redford 1984), cuyas distribuciones más meridionales se encuentran en el sureste de Brasil y Uruguay, entre los 27° y los 34,5° S. En la FSC, la presencia del oso hormiguero semiarbóricola *Protamandua* (al menos en la zona costera) y del armadillo estrictamente mirmecófago *Stegotherium* respaldan nuestra reconstrucción de la FSC como un ambiente subtropical y templado cálido.

El registro frecuente del puercoespín escansorial del género *Steiromys* (Erethizontidae, Rodentia; Candela et al. 2012) y la presencia del primate platirrino *Homunculus* sugiere ambientes arbolados para la FSC. Sin embargo, la presencia de *Homunculus* no necesariamente indica un bosque húmedo de dosel cerrado. Actualmente en el Gran Chaco xérico de Paraguay se registran hasta tres géneros de primates, en bos-

ques de galería cerca de ríos y en una vegetación de bosque seco de arbustos espinosos y árboles bajos (Stallings 1985).

La aparición y prevalencia en los niveles superiores de la FSC de roedores euhipsondotes, especialmente *Prolagostomus* y *Pliolagostomus*, y el tipoterio *Pachyrukhos*, sugiere un cambio desde un hábitat de dosel más cerrado hacia un entorno más parecido a la sabana, al menos en parches. El aumento de la altura de la corona de los molares de estos taxones puede ser una respuesta evolutiva a los fitolitos de sílice en las hojas de las plantas (especialmente la hierba) o al aumento de la arenilla exógena en la dieta en forma de polvo arrastrado por el viento o a ambos factores (Covert y Kay 1981; Kay et al. 1999). En muchos aspectos *Pachyrukhos* se asemeja a una liebre (*Lagomorpha*, *Leporidae*) con cola corta, extremidades dispuestas en orientación parasagital, extremidades traseras largas con el segmento proximal mucho más corto que el distal y tibia y peroné delgados y ampliamente sindesmosados (Sinclair 1908). Por ello, suele representarse como un animal terrestre ágil que se desplazaba mediante locomoción saltatoria (Fig. 8). Actualmente, el tapetí (*Sylvilagus brasiliensis*, *Leporidae*) suele ocupar zonas de transición en la periferia de la Amazonia brasileña, a menudo en la intercalación de bosques heterogéneos y sabanas (José De Sousa et al. 2005). La liebre europea introducida, *Lepus europaeus*, ocupa diversos entornos, desde las estepas arbustivas y los desiertos andinos de Bolivia y Perú hasta los bosques secos y húmedos y las sabanas boscosas de Paraguay y Brasil (Bonino et al. 2010). A su vez, *Pachyrukhos* puede compararse con la mara, *Dolichotis*, un roedor caviomorfo que presenta especializaciones postcraneales pronunciadas para una locomoción rápida (un cuerpo delgado y las extremidades relativamente más largas entre los roedores caviomorfos; Climaco das Chagas et al. 2019; Elissamburu y Vizcaíno 2004) y se encuentra en hábitats abiertos y semiabiertos en Argentina (Mares y Ojeda 1982; Patton et al. 2015).

5.2.4. Otras evidencias: geología, paleobotánica e isótopos

Los estudios sedimentológicos más recientes de la FSC en las localidades FL 1–7, BB y SBB (Cuitiño et al. 2019; Matheos y Raigemborn 2012) sugieren que la unidad se acumuló en amplias llanuras de inundación diseccionadas por redes de pequeños canales fluviales que drenan hacia el este hasta el Atlántico. Una frecuente actividad volcánica explosiva resultó en la deposición de sedimentos de ceniza que formaron horizontes de toba únicos o entremezclados con sedimentos epiclásticos (arcillas, limos, arenas) en toda la FSC. Este sistema sedimentario se mantuvo relativamente constante, mostrando pequeños cambios verticales (temporales) y experimentó una agradación constante, lo que resultó en el desarrollo de abundantes horizontes de paleosuelos poco desarrollados (Raigemborn et al. 2018a). Hasta el momento, los es-

tudios sedimentológicos realizados parecen ser insensibles a las variaciones de PMA o TMA sugeridas por otros indicadores.

Raigemborn et al. (2018b) señalan que la composición mineral de los sedimentos en FL 1-7 (ausencia de caolinita y preservación de minerales meteorizables como vidrio volcánico y feldespatos) sugiere un clima templado y subhúmedo con precipitaciones en el rango de <1000–1200 mm/año. Asimismo, Raigemborn et al. (2018b) infirieron una marcada estacionalidad de las precipitaciones (o al menos un nivel freático con fluctuaciones estacionales) a partir del desarrollo de calcretas pedogénicas y otras características de los paleosuelos que pueden formarse durante episodios de secado del suelo de larga duración.

En base a restos vegetales, incluyendo troncos y fitolitos, Brea et al. (2012; 2017) reconstruyeron la flora de la parte baja de la FSC en FL 1–7 como un rango que va desde un bosque semiárido templado abierto hasta un bosque húmedo cálido templado (templado se refiere a climas marcadamente estacionales, con estacionalidad en la temperatura y/o disponibilidad de agua). Identificaron siete familias de árboles, lo que respalda la idea de que los bosques patagónicos se extendían mucho más al este que en la actualidad, y señalaron que la mayor abundancia de pastos panicoides tropicales sugiere condiciones más cálidas y húmedas que las actuales. Un dato remarcable es el registro de fitolitos de palmeras 15° de latitud más al sur que la distribución más austral del grupo en la actualidad, lo que refuerza la idea de la prevalencia de condiciones más cálidas. Su análisis integrado de datos florísticos sugiere que el sudeste de la Patagonia experimentó niveles estacionalmente bajos de precipitación que pueden haber limitado el crecimiento de las plantas en algunas estaciones y promovido la presencia de pastos junto con arbustos y árboles. Estos autores estimaron la PMA en ~870 mm/año, aunque con un amplio rango de variación, y, basándose en características xeromórficas de la anatomía de la madera, sugirieron la presencia de una estación seca de ~7 meses. Las estimaciones de TMA varían de ~9° a ~19°C con una fluctuación de temperatura anual de ~4°C.

Los isótopos estables coinciden en general en cuanto al probable entorno biótico de la FSC. Este tipo de estudio ha sido realizado únicamente en las localidades del área de Cañadón de las Vacas y Rincón del Buque, cerca de la costa al norte del Río Coyle, a unos 50-60 km al norte de FL 1–7 (Trayler et al. 2020b). Utilizando registros de isótopos de carbono, estos autores propusieron una PMA de $\sim 1000 \pm 235$ mm/año para niveles estratigráficos de Cañadón de las Vacas contemporáneos a los de FL 1–7 (~17,4 Ma). Asimismo, reportaron una disminución de la PMA entre ~17,4 y ~16,9 Ma, de ~1000 mm/año a 525 mm/año, con una recuperación a $\sim 840 \pm 270$ mm/año hacia ~16,4 Ma. Con la resolución temporal alcanzada (17,2 a 16,3 Ma para la fauna

de BB), sería improbable detectar esta efímera disminución (geológicamente hablando) de la PMA, si ocurriera. Puesto que BB se encuentra más tierra adentro que las localidades mencionadas, probablemente a más de 150 km de la línea de costa durante el Mioceno, no necesariamente debería repetirse un patrón de precipitaciones similar en ambas regiones.

Para la estimación de temperaturas, Trayler et al. (2020b) utilizaron valores de isótopos de oxígeno, obteniendo valores de al menos 20 °C para FL 1–7. Con los registros de Cañadón de las Vacas y Rincón del Buque, estos autores reportaron una disminución de la TMA hasta un mínimo de ~17,1 Ma (~17 °C), con un repunte a 20-23 °C hacia ~17,0 Ma, y un aumento hasta un máximo de 26 °C hacia aproximadamente 16,4 Ma.

Cabe señalar que para el intervalo temporalmente equivalente, en BB estimamos una TMA de $21,6 \pm 6,1$ °C, lo que se encuentra dentro del rango estimado por Trayler et al. (2020b) una vez considerada la resolución temporal reducida. A su vez, el lapso temporal de SBB (16,5 a 15,6 Ma), para el que estimamos un ligero aumento de la TMA, representa un intervalo geológicamente más reciente no muestreado por estos autores; aunque sí reportaron un aumento de temperatura hacia el final de su registro, aproximadamente a los 16,5 Ma.

Finalmente, un análisis de la zonificación isotópica en los dientes de grandes herbívoros de la FSC en el área Cañadón de las Vacas y Rincón del Buque (Trayler et al., 2020b) basado en valores de $\delta^{13}\text{C}$, indicó un cambio estacional pequeño a moderado en la precipitación y la composición de la vegetación.

5.2.3. Los fósiles de la Formación Santa Cruz y el Optimo Climático del Mioceno

En la introducción de este trabajo señalamos la relevancia que tiene comprender los múltiples fenómenos asociados al OCM, particularmente los cambios en los paleoecosistemas. Los detalles específicos de su influencia en las paleocomunidades terrestres de Patagonia y la cronología de los cambios han permanecido poco conocidos, fundamentalmente por la falta de estudios de campo tanto extensivos como intensivos y de detalle, con marcos cronológicos precisos y un enfoque que permita interpretar las respuestas de plantas y animales en el contexto variaciones climáticas locales a lo largo del tiempo.

En este sentido, entendemos que para la caracterización ecológica de los taxones fósiles es fundamental una perspectiva que se apoye en, pero que trascienda, la taxonomía alfa y la filogenia, utilizando no sólo los taxones actuales más estrechamente relacionados como modelos funcionales, si no también taxones más distantemente relacionados, e incluso comparando con análogos mecánicos, para interpretar las aso-

ciaciones causales entre estos patrones funcionales y la biología (p. ej. tamaño corporal, dieta y preferencia y uso de sustrato).

Las circunstancias enumeradas en la introducción (superposición temporal, riqueza fosilífera, extensión areal y temporal) hacen de la FSC un escenario ideal para la interpretación de la biota del extremo austral de Patagonia durante el OCM. Mediante el estudio detallado de los vertebrados recuperados de localidades específicas pudimos reconstruir la estructura ecológica de la comunidad y compararla con comunidades actuales, lo que nos permitió estimar parámetros climáticos y ambientales con una precisión que supera las interpretaciones cualitativas tradicionales. El análisis de detalle de su distribución estratigráfica permitió detectar diferencias en la presencia y abundancia de elementos faunísticos que indicarían cambios de las condiciones climáticas y/o ambientales en los niveles superiores de la formación.

En términos generales, nuestros análisis sugieren una PMA de alrededor de 1500 mm y una TMA de $\sim 21^{\circ}\text{C}$, con una estacionalidad de la temperatura de 3°C a 4°C , e indican que el paleoambiente consistió principalmente en bosques semicaducifolios que se extendían hasta sabanas con componentes de bosque de galería. También sugieren una estasis faunística persistente durante casi todo el intervalo de tiempo de la sedimentación de la FSC. Las diferencias en la presencia y abundancia de roedores caviomorfos euhipsodontes y pequeños tipotérios entre las partes inferior y superior de la FSC podrían indicar condiciones algo más áridas en los niveles superiores. Sin embargo, si el incremento de la altura de la corona es una respuesta evolutiva a cambios en la vegetación disponible para alimentarse, al aumento de componentes abrasivos exógenos en la dieta o en forma de polvo arrastrado por el viento, o a ambos factores, aún requiere más investigación. Una calibración más precisa de la aparición de estos indicadores y de los cambios ambientales potencialmente cíclicos requiere la recolección exhaustiva de restos *in situ* de diferentes taxones de mamíferos, especialmente de mamíferos pequeños, que parecen presentar las diferencias más evidentes en la estructura de la comunidad, así como otras evidencias, a lo largo de toda la columna estratigráfica. La aplicación al estudio de la hipsodoncia de aproximaciones recientemente desarrolladas (Schap et al. 2024; Wilson y Saarinen 2024) puede perfeccionar y enriquecer nuestras interpretaciones. También será valioso recurrir a métodos para reducir el impacto en las interpretaciones de algunas diferencias entre la constitución de la fauna de la FSC y las actuales de América del Sur, como la relativa escasez de herbívoros de gran tamaño en las últimas; por ejemplo el uso de los rangos actuales naturales de Wilson y Parker (2023).

En síntesis, nuestros resultados resaltan cuán crucial es estudiar diferentes regiones y niveles estratigráficos para obtener una comprensión completa de los impactos locales del cambio climático en el tiempo profundo.

AGRADECIMIENTOS

A la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales por su tarea por el desarrollo, progreso y difusión de la ciencia en Argentina. A Oscar Wilson y un revisor anónimo por los comentarios que mejoraron esta contribución. Los trabajos de investigación desarrollados en la provincia de Santa Cruz desde el año 2003 hasta la actualidad han sido financiados por la Universidad Nacional de La Plata, el CONICET y la ANPCyT de Argentina y por *National Science Foundation*, *Leakey Foundation* y *National Geographic Society* de EEUU. A la Dirección de Patrimonio Cultural, Secretaría de Estado de Cultura de la provincia de Santa Cruz por otorgarnos los permisos para realizar los trabajos de campo y los préstamos de los fósiles colectados para su estudio; al Museo Regional Provincial P.M.J. Molina por su apoyo y colaboración. A los propietarios y encargados de numerosas estancias de la provincia por permitirnos trabajar en sus campos y por su hospitalidad a aquellos que generosamente nos alojaron en sus instalaciones. A todos los colegas, estudiantes y técnicos que han participado en los trabajos de campo y en el estudio de aspectos específicos que hacen a este programa de investigación.

REFERENCIAS

- Albino, A.M. 2011. Evolution of the Squamata reptiles in Patagonia based on the fossil record. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103:441-457.
- Ameghino, F. 1887. Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo La Plata. *Boletín del Museo de La Plata*, 1:1-26.
- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 6:1-1027.
- Ameghino, F. 1891. Nuevos restos de mamíferos fósiles descubiertos por Carlos Ameghino en el Eoceno inferior de la Patagonia Austral. *Especies nuevas, adiciones y correcciones. Revista Argentina de Historia Natural*, 1:286-328.
- 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 Buenos Aires*, 15:1-568.
- Andrews, P., Lord, J.M. y Nesbit-Evans, E.M. 1979. Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. *Biological Journal of the Linnean Society*, 11:177-205.

- Bonino, N., Cossíos, D. y Menegheti, J. 2010. Dispersal of the European hare, *Lepus europaeus* in South America. *Journal of Vertebrate Biology*, 59:9-15.
- Brea, M., Zucol, A.F. e Iglesias, A. 2012. Fossil plant studies from late Early Miocene of the Santa Cruz Formation: paleoecology and paleoclimatology at the passive margin of Patagonia, Argentina. En: Vizcaíno SF, Kay RF, Bargo MS (eds.) *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, Cambridge University Press, p. 104-128, Cambridge (Reino Unido).
- Brea, M., Zucol, A.F., Bargo, M.S., Fernicola, J.C. y Vizcaíno, S.F. 2017. First Miocene record of Akaniaceae in Patagonia (Argentina): a fossil wood from the early Miocene Santa Cruz formation and its palaeobiogeographical Implications. *Botanical Journal of the Linnean Society* 183:334-347.
- Brizuela, S. 2010. Los lagartos continentales fósiles de la Argentina (excepto Iguania). Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de La Plata (Argentina), pp, 1-408.
- Candela, A.M., Rasia, L.L. y Pérez, M.E. 2012. Paleobiology of Santacrucian caviomorph rodents: a morphofunctional approach. En: Vizcaíno SF, Kay RF, Bargo MS (eds.) *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, Cambridge University Press, Cambridge (Reino Unido), pp. 287-305.
- Cartes, J.L. 2003. Brief history of conservation in the Interior Atlantic Forest. *The Atlantic Forest of South America*: 269-287
- Cacciali, P. 2010. Chromatic variation in populations of *Xenodon merremi*. (Serpentes: Dipsadidae) in Paraguay. *Acta Herpetologica* 5: 107-112.
- Cassini, G.H. 2011. Paleobiología de ungulados de la Formación Santa Cruz (Mioceno temprano-medio), Patagonia, Argentina. Una aproximación morfométrica y morfofuncional al estudio del aparato masticatorio. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de La Plata (Argentina), p. 1-345.
- Climaco Das Chagas, K.S., Vassallo, A.I., Becerra, F., Echeverría, A., Fiuza de Castro Loguercio, M. y Rocha-Barbosa, O. 2019. Locomoción en el roedor más veloz, la mara *Dolichotis patagonum* (Caviomorpha; Caviidae; Dolichotinae). *Mastozoología Neotropical* 26: 65-79.
- Constantino, R. 2002. The pest termites of South America: taxonomy, distribution and status. *Journal of Applied Entomology* 126: 355-365.
- Covert, H.H. y Kay, R.F. 1981. Dental microwear and diet: implications for determining the feeding behaviors of extinct primates, with a comment on the dietary pattern of *Sivapithecus*. *American Journal of Physical Anthropology* 55: 331-336.
- Croft, D.A. 2001. Cenozoic environmental change in South America as indicated by mammalian body size distributions (cenograms). *Diversity and Distributions* 7: 271-287.
- Cuitiño, J.I., Fernicola, J.C., Kohn, M.J., Trayler, R., Naipauer, M., Bargo, M.S. y Kay, R.F., Vizcaíno, S.F. 2016. U-Pb geochronology of the Santa Cruz Formation (early

- Miocene) at the Río Bote and Río Santa Cruz (southernmost Patagonia, Argentina): Implications for the correlation of fossil vertebrate localities. *Journal of South American Earth Sciences* 70: 198–210.
- Cuitiño, J.I., Fernicola, J.C., Raigemborn, M.S. y Krapovickas, V. 2019. Stratigraphy and depositional environments of the Santa Cruz Formation (Early–Middle Miocene) along the Río Santa Cruz, Southern Patagonia, Argentina. En: Fernicola JC, Bargo MS, Vizcaíno SF, Kay RF (eds.) Early–Middle Miocene Paleontology of the Santa Cruz Formation at the Río Santa Cruz, Southern Patagonia, Argentina. 130 years since Ameghino, 1887. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 19: 14-33.
- Cuitiño, J.I., Raigemborn, M.S., Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F., Muñoz, N.A., Kohn, M.J. y Kay, R.F. 2021. Insights on the controls on floodplain-dominated fluvial successions: a perspective from the early-middle Miocene Santa Cruz Formation in Río Chalía (Patagonia, Argentina). *Journal of the Geological Society* 178(4): jgs2020-188. <https://doi.org/10.1144/jgs2020-188>
- Currie, A. 2015. Marsupial lions and methodological omnivory: function, success and reconstruction in paleobiology. *Biology and Philosophy* 30: 187-209.
- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review*, 38: 201-341.
- Elissamburu, A. y Vizcaíno, S.F. 2004. Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). *Journal of Zoology* 262: 145-159.
- Embert, D., Fitzgerald, L. y Waldez, F. 2009. *Tupinambis merianae*. IUCN Red List of Threatened Species, version 2011.1.
- Eronen, J.T., Polly, P.D., Fred, M., Damuth, J., Frank, D.C., Mosbrugger, V., Scheidegger, C., Stenseth, N.C. y Fortelius, M. 2010. Ecometrics: The traits that bind the past and present together. *Integrative Zoology*, 5: 88101.
- Fernicola, J.C. y Albino, A. 2012. Amphibians and squamate reptiles from the Santa Cruz Formation (late Early Miocene), Santa Cruz Province, Argentina: paleoenvironmental and paleobiological considerations. En Vizcaíno, S.F., Kay, R.F. y Bargo, M.S. (eds.) *Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation*, Cambridge University Press, p. 129-137, Cambridge (Reino Unido).
- Fleming, T.H. 1973. Numbers of mammalian species in north and central american forest communities. *Ecology* 54: 555-563.
- Gasparini, G.M. y Vizcaíno, S.F. 2024. Gran Intercambio Biótico Americano. En: Casal GA, Navarrete C.R (eds) *Libro de Geología. Un aporte a la Educación Pública Nacional. Publicación Especial. Editorial Universitaria de la Patagonia*, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, p. 377-389, Comodoro Rivadavia.
- Gastaldo, R.A., Savrda, C.E. y Lewis, R.D. 1996. *Deciphering Earth History: A Laboratory Manual with Internet Exercises*. Contemporary Publishing Company, p 1-250.

- Huber, O. 1987. Neotropical savannas: their flora and vegetation. *Trends in Ecology and Evolution*, 2:67-71, Raleigh.
- Ivany, L.C., del Río, C.J., Alvarez, M.J., Acosta, P.R., Lohmann, K.C. y Raigemborn, M.S. 2025. Approaching the Miocene Climatic Optimum in Patagonia (Southern Argentina): Temperature Seasonality and a Potential Role for the Opening Drake Passage. *Paleoceanography and Paleoclimatology* 40:e2025PA005100.
- José De Sousa, E., Oliveira, J.A., Dias, P.A. y De Oliveira, T.G. 2005. Update on the geographical distribution and habitat of the tapiti (*Sylvilagus brasiliensis*: Lagomorpha, Leporidae) in the Brazilian Amazon. *Mammalia* 69: 245-250.
- Kay RF, Madden RM, Vucetich MG, Carlini AA, Mazzoni MM, Ré GH, Heizler M, Sandeman H (1999) Revised age of the Casamayoran South American land Mammals 'Age'. Climatic and biotic implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 96:13235-13240.
- Kay, R.F., Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Spradley, J.P. y Cuitiño, J.I. 2021. Paleoenvironments and Paleocology of the Santa Cruz Formation (Early-Middle Miocene) along the Río Santa Cruz, Patagonia (Argentina). En Palazzesi, L., Barreda, V. y Vizcaíno, S.F. (eds.) Special Issue Cenozoic ecosystems from Patagonia on the basis of multiple independent proxy records. *Journal of South American Earth Sciences* 109: 103296.
- Kay, R.F., Vizcaíno, S.F. y Bargo, M.S. 2012. A review of the paleoenvironment and paleocology of the Miocene Santa Cruz Formation. En Vizcaíno, S.F., Kay, R.F. y Bargo, M.S. (eds.) Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation. Cambridge University Press, p. 331-365, Cambridge.
- Legendre, S. 1986. Analysis of mammalian communities from the late Eocene and Oligocene of southern France. *Palaeovertebrata* 16: 191-212.
- Maas, M.C., Krause, D.W. 1994. Mammalian turnover and community structure in the Paleocene of North America. *Historical Biology* 8: 91-128.
- Matheos, S.D. y Raigemborn, M.S. 2012. Sedimentology and paleoenvironment of the Santa Cruz formation. En Vizcaíno, S.F., Kay, R.F. y Bargo M.S. (eds.) Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation. Cambridge University Press, p. 59-82, Cambridge.
- Mares, M.A. y Ojeda, R.A. 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American hystricognath rodents. En Mares, M.A. y Genoways, H.H. (eds.) *Mammalian Biology in South America*, University of Pittsburgh, p. 393-432, Pittsburgh.
- Muñoz, N.A. 2017. Esqueleto apendicular de tipoterios (Notoungulata) y caviomorfos (Rodentia) de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior alto). Implicancias paleoecológicas. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de La Plata, p. 1-290.
- Muzzopappa, P. 2019. *Calyptocephalella* (Anura, Australobatrachia) remains from the Río Santa Cruz (Early-Middle Miocene, Santa Cruz Formation), Santa Cruz Pro-

- vince, Argentina. En Fernicola, J.C., Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F. y Kay, R.F. (eds.) Early–Middle Miocene Paleontology of the Santa Cruz Formation at the Río Santa Cruz, Southern Patagonia, Argentina. 130 years since Ameghino, 1887. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 19: 48-54.
- Muzzopappa, P., Bargo, M.S. y Vizcaíno, S.F. 2025. Anurans from the early–middle Miocene Santa Cruz Formation at Río Chalia (Patagonia, Argentina), and a revision of the fossil Calyptocephalellidae (Anura, Australobatrachia). *Journal of Systematic Palaeontology* 23: 2456622.
- Nieto Díaz, M. y Rodríguez, J. 2003. Inferencia paleoecológica en mamíferos cenozoicos: limitaciones metodológicas. *Coloquios de Paleontología* 1: 459-474.
- Olson, D.M., Dinerstein, E., Wikramanayake, N.D., Burgess, G.V.N., Powell, E.C., Underwood, J.A., D'amico, II., Strand, H.E., Morrison, J.C., Loucks, C.J., Allnutt, T.F., Ricketts, T.H., Kura, Y., Lamoreux, J.F., Wettengel, W.W., Hedao, P. y Kassem, K.R. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *BioScience* 51: 933-938.
- Pascual, R., Ortega Hinojosa, E.J., Gondar, D. y Tonni, E. 1965. Las edades del Cenozoico mamífero de la Argentina, con especial atención a aquellas del territorio Bonaerense. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires* 6: 165-193.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal fauna in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23-60.
- Patton, J.L., Pardiñas, U.F. y D'Elia, G. 2015. Mammals of South America, Volume 2: Rodents. University of Chicago Press, p. 1-1136, Chicago.
- Perkins, M.E., Fleagle, J.G., Heizler, M.T., Nash, B., Bown, T.M., Tauber, A.A. y Dozo, M.T. 2012. Tephrochronology of the Miocene Santa Cruz and Pinturas Formations, Argentina. En Vizcaíno, S.F., Kay, R.F. y Bargo, M.S. (eds.) Early Miocene Paleobiology in Patagonia: High-Latitude Paleocommunities of the Santa Cruz Formation. Cambridge University Press, p. 23-40, Cambridge.
- Pérez, L.M., Cuitiño, J.I., Varela, A.N., Muñoz, N.A. 2019. *Diplodon cf. colhuapiensis* (Bivalvia, Hyriidae) in the Santa Cruz Formation (Early–Middle Miocene) at the Río Santa Cruz, Patagonia, Argentina. Stratigraphic and paleoenvironmental considerations. En Fernicola, J.C., Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F. y Kay, R.F. (eds.) Early–Middle Miocene Paleontology of the Santa Cruz Formation at the Río Santa Cruz, Southern Patagonia, Argentina. 130 years since Ameghino, 1887. Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina 19: 34-47.
- Radinsky, L.B. 1987. The Evolution of Vertebrate Design. The University of Chicago Press, p. 1-195, Chicago.
- Raigemborn, M.S., Krapovickas, V., Zucol, A.F., Zapata, L.M., Beilinson, E., Toledo, N., Perry, J.M.G., Lizzoli, S., Martegani, L., Tineo, D.E. y Passegi, E. 2018a.

- Paleosols and related soil-biota of the Early Miocene Santa Cruz Formation (Austral-Magallanes Basin, Argentina): a multidisciplinary approach to reconstructing ancient terrestrial landscapes. *Latin American Journal of Sedimentology and Basin Analysis* 25: 117-148.
- Raigemborn, M.S., Krapovickas, V., Beilinson, E., Gómez Peral, L.E., Zucol, A.F., Zapata, L.M., Kay, R.F., Bargo, M.S., Vizcaíno, S.F. y Sial, A. 2018b. Pedogenic calcretes in South Patagonia and the putative record of Miocene mangroves: a multiproxy approach from the Santa Cruz Formation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 500: 1-23.
- Redford, K.H. 1984. The termitaria of *Cornitermes cumulans* (Isoptera, Termitidae) and their role in determining a potential keystone species. *Biotropica* 16: 112-119.
- Schap, J.A., McGuire, J.L., Lawin, A.M., Manthi, F.K. y Short, R.A. 2024. Ecometric models of small mammal hypsodonty can estimate paleoprecipitation across eastern Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 643: 112181.
- Sinclair, W.J. 1908. The Santa Cruz Typotheria. *Proceedings of the American Philosophical Society* 47: 64-78
- Spradley, J.P., Glazer, B. y Kay, R.F. 2019. Mammalian Faunas, Ecological Indices, and Machine-Learning Regression for the Purpose of Paleoenvironment Reconstruction in the Miocene of South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 518: 155-171.
- Stallings, J.R. 1985. Distribution and status of Primates in Paraguay. *Primate Conservation* 6: 51-58.
- Steinhorsdottir, M., Coxall, H.K., De Boer, A.M., Huber, M., Barbolini, N., Bradshaw, C.D. et al. 2021. The Miocene: The future of the past. *Paleoceanography and Paleoclimatology* 36:e2020PA004037.
- Tauber, A.A. 1997. Bioestratigrafía de la Formación Santa Cruz (Mioceno inferior) en el extremo sudeste de la Patagonia. *Ameghiniana* 34: 413-426.
- Toledo, N. 2012. El aparato locomotor de los perezosos (Xenarthra, Folivora) santacruceses (Mioceno Temprano): implicancias paleoecológicas. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de La Plata, p. 1-411.
- Toledo, N. 2016. Paleobiological Integration of Santacrucean Sloths (Early Miocene of Patagonia). *Ameghiniana* 53: 100-141.
- Toledo, N., Cassini, G.H., Vizcaíno, S.F. y Bargo, M.S. 2014. Mass estimation in Santacrucean sloths from the Early Miocene Santa Cruz Formation of Patagonia, Argentina. *Acta Paleontologica Polonica* 59:267-280.
- Trayler, R.B., Schmitz, M.D., Cuitiño, J.I., Kohn, M.J., Bargo, M.S., Kay, R.F., Strömberg, C.A.E. y Vizcaíno, S.F. .2020a. An Improved Approach to Age-Modeling in Deep Time: Implications for the Santa Cruz Formation, Argentina. *GSA Bulletin* 132: 233–244.

- Trayler, R.B., Kohn, M.J., Bargo, M.S., Cuitiño, J.I., Kay, R.F., Strömberg, C.A.E. y Vizcaíno, S.F. 2020b. Patagonian Aridification at the Onset of the mid-Miocene Climatic Optimum. *Paleoceanography and Paleoclimatology* 35:e2020PA003956.
- Vermillion, W.A., Polly, P.D., Head, J.J., Eronen, J.T. y Lawing, A.M. 2018. *Ecometrics: a trait-based approach to paleoclimate and paleoenvironmental reconstruction*, Methods in paleoecology. Springer, p. 373-394, Nueva York.
- Vizcaíno, S.F. y Bargo, M.S. 2021. Views on the Form-Function Correlation y Biological Design. *Journal of Mammalian Evolution* 28: 15–22.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S. y Fernicola, J.C. 2013. Expediciones paleontológicas durante los siglos XIX y XX a la Formación Santa Cruz (Mioceno Inferior, Patagonia) y destino de los fósiles. *Actas III Congreso Argentino de Historia de la Geología*: 231-246.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Kay, R.F. y Milne, N. 2006 The armadillos (Mammalia, Xenarthra) of the Santa Cruz Formation (Early-Middle Miocene). An approach to their paleobiology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 237: 255-269.
- Vizcaíno, S.F., Kay, R.F. y Bargo, M.S. (eds.) 2012a. Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation. Cambridge University Press, p. 1- 392, Cambridge.
- Vizcaíno, S.F., Kay, R.F. y Bargo, M.S. 2012b. Background for a paleoecological study of the Santa Cruz Formation (late Early Miocene) on the Atlantic Coast of Patagonia. En Vizcaíno, S.F., Kay, R.F. y Bargo, M.S. (eds.) Early Miocene Paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation. Cambridge University Press, p. 1-22, Cambridge.
- Vizcaíno, S.F., Cassini G.H., Toledo, N. y Bargo, M.S. 2012c. On the evolution of large size in mammalian herbivores of Cenozoic faunas of Southern South America. En: Patterson B, Costa L (eds.) *Bones, Clones and Biomes: An 80-million Year History of Recent Neotropical Mammals*. University of Chicago Press, p. 76-101, Chicago.
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Cassini, G.H. y Toledo, N. 2016. Forma y función en paleobiología de vertebrados. Editorial Universidad Nacional de La Plata (Edulp), p. 1-268. <http://sedici.unlp.edu.ar/hyle/10915/55101>
- Vizcaíno, S.F., Bargo, M.S., Cassini, G.H., Toledo, N. y De Iuliis, G. 2024. *Vertebrate Paleobiology: A Form and Function approach*. Indiana University Press, p. 1-312, Indiana.
- Wilson, O.E. y Parker, A.K. 202). Low predator competition indicates occupation of macro-predatory niches by giant Miocene reptiles at La Venta, Colombia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 632: 111843. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2023.111843>
- Wilson, O.E. y Saarinen, J. 2024. Application of Kurténian theories to non-analogue communities: dental traits in South America. *Annales Zoologici Fennici* 61: 433-454. <https://doi.org/10.5735/086.061.0126>

APÉNDICE

Asignaciones de nicho de los géneros de mamíferos de la Formación Santa Cruz.

TAXON		PRESENCIA / AUSENCIA			NICHOS ASIGNADO						NICHOS ASIGNADO (Número-- ver Tabla1)		
Clasificación jerárquica superior	Género	FL 1-7	BB	SBB	Masa corporal (MC) - kg	Categoría MC	Dieta	Categoría de dieta	Locomoción	Preferencia de sustrato	MC	Locomoción	Dieta primaria
MERIDIOLESTIDA, Necrolestidae	<i>Necrolestes</i> Ameghino, 1891	1	0	0	Muy pequeño	I	insectívoro	I(F)	fosorial	T(F)	1	6	6
SPARASSODONTA, Hathliacnidae	<i>Cladosictis</i> Ameghino, 1887	1	0	1	6.60	III	hipercarnívoro	V	¿escansorial?	A(T)	3	4	1
	<i>Sipalacyn</i> Ameghino, 1887	1	1	1	2.11	III	hipercarnívoro	V	escansorial	A(T)	3	4	1
	<i>Peratheretes</i> Ameghino, 1891	1	0	1	1.00	II	hipercarnívoro	V	¿escansorial?	A(T)	2	4	1
Borhyaenoidea	<i>Prothylacynus</i> Ameghino, 1891	1	0	0	31.79	IV	hipercarnívoro	V	escansorial	A(T)	4	4	1
	<i>Lycopsis</i> Cabrera, 1927	1	0	0	20.07	IV	hipercarnívoro	V	escansorial	A(T)	4	4	1
Borhyaenidae	<i>Arctodictis</i> Mercerat 1891	1	0	0	50.00	IV	hipercarnívoro / carroñero	V	el más terrestre	T(A)	4	1	1
	<i>Borhyaena</i> Ameghino, 1887	1	1	1	36.40	IV	hipercarnívoro / carroñero	V	el más terrestre	T(C)	4	1	1
	<i>Acrocyon</i> Ameghino, 1887	1	0	0	11.49	IV	hipercarnívoro	V	escansorial	A(T)	4	4	1
PAUCITUBERCULATA, Palaeothentidae	<i>Palaeothentes</i> Ameghino, 1887	1	1	1	0.082	I	insectívoro	I(F)	terrestre / cursorial / saltador	T(A)	1	2	6
	<i>Abderites</i> Ameghino, 1887	1	1	1	0.487	II	frugívoro	F(I)	¿?	¿?	2	?	7
	<i>Acdestis</i> Ameghino, 1887	1	1	1	0.344	II	frugívoro	F(I)	¿?	¿?	2	?	7
Microbiotheriidae	<i>Microbiotherium</i> Ameghino, 1887	1	0	1	0.061	I	insectívoro	I(F)	arborícola	A	1	3	6
CINGULATA, Peltephilidae	<i>Peltephilus</i> Ameghino, 1887	1	1	1	11.00	IV	herbívoros: raíces, tubérculos ¿carroñeros?	S(Tu)	terrestre / cavador	T(F)	4	6	3
Dasypodidae	<i>Proeutatus</i> Ameghino, 1891	1	1	1	15.00	IV	omnívoros / herbívoros	S(L)	terrestre / cavador	T(F)	4	6	4
	<i>Stegotherium</i> Ameghino, 1887	0	1	0	11.5	IV	mirmecófago	MYR	cavador	T(F)	4	6	5
	<i>Stenotatus</i> Ameghino, 1891	1	1	1	4.00	III	omnívoros / insectívoro	S(I)	terrestre / cavador	T(F)	3	6	2
	<i>Prozoedus</i> Ameghino, 1891	1	1	1	1.00	II	omnívoros / insectívoro	S(I)	terrestre / cavador	T(F)	2	6	2
Propalaeohoploridae	<i>Cochlops</i> Ameghino, 1889	1	1	0	82.99	IV	ramoneador selectivo	L	terrestre ambulatorio	T(A)	4	1	10
	<i>Propalaeohoplorus</i> Ameghino, 1887	1	0	0	81.64	IV	selective browser	L	terrestre ambulatorio	T(A)	4	1	10
	<i>Eucinepeltus</i> Ameghino, 1891	0	1	1	115 kg	V	ramoneador selectivo	L	terrestre ambulatorio	T(A)	5	1	10
VERMILINGUA, Myrmecophagidae	<i>Protamandua</i> Ameghino, 1904	1	0	0	4.00-5.00	III	mirmecófago	MYR	terrestre semiarborícola	A(T)	3	4	5
FOLIVORA, Megatherioidea	<i>Hapalops</i> Ameghino 1887	1	1	1	46.29	IV	herbívoros folívoros	L	terrestre semiarborícola	A(T)	4	4	10
	<i>Peltecydon</i> Ameghino 1891	1	0	0	50.00	IV	herbívoros Folivorous	L	terrestre semiarborícola	A(T)	4	4	10
	<i>Hyperleptus</i> Ameghino 1891	1	0	0		IV	herbívoros folívoros	L	terrestre semiarborícola	A(T)	4	4	10
Megalonychidae	<i>Eucholoops</i> Ameghino, 1887	1	0	0	78.00	IV	herbívoros folivorous	L	terrestre semiarborícola	A(T)	4	4	10
Mylodontidae	<i>Nematherium</i> Ameghino 1887	1	0	1	95.02	IV	herbívoros, tubérculos, raíces	G	terrestre semiarborícola	A(T)	4	4	11
	<i>Schismotherium</i> Ameghino, 1887	0	0	1	37.99	IV	herbívoros folívoros	L	terrestre semiarborícola	A(T)	4	4	10
	<i>Xyophorus</i> Ameghino 1887	0	0	1		IV	herbívoros folívoros	L	terrestre semiarborícola	A(T)	4	4	10
Megatheriidae	Planopinae	0	0	1	108	V	herbívoros folivorous	L	terrestre	T	5		10
ASTRAPTERIA, Astrapteriidae	<i>Astrapterium</i> Burmeister, 1879	1	1	1	921.32	VI	ramoneador / alimentador mixto / ambientes cerrados	L- G	ambulatorio ¿semiacuático?	T(A)	4	5	11
TYPOTHERIA, Inthertheriidae	<i>Interatherium</i> Ameghino 1887	1	1	1	2.38	III	pastador / ambientes abiertos	G	cursorial / semifosorial / ¿semiacuático?	T(C)	3	5	11
	<i>Protypotherium</i> Ameghino, 1885	1	1	1	7.73	III	pastador / ambientes abiertos	G	cursorial	T(C)	3	1	11

Hegetotheriidae	<i>Hegetotherium</i> Ameghino, 1887	1	1	1	7,71	III	pastador / ambientes abiertos	G	cursorial / semifosorial	T(C)	3	1	11
	<i>Pachyrhukhos</i> Ameghino, 1885	0	0	1	2,5	III	pastos y hojas (nota 1)	G/L	ambientes abiertos / cursorial	T(C)	3	1	11
TOXODONTIA, Homalodotheriidae	<i>Homalodotherium</i> Flower, 1873	1	1	1	405,08	V	ramoneador	L	ambulatorio	T(A)	5	1	10
Toxodontidae	<i>Adinotherium</i> Ameghino, 1887	1	1	1	100,29	V	pastador / ambientes abiertos	G	ambulatorio	T(A)	5	1	11
	<i>Nesodon</i> Owen, 1847	1	1	1	637,51	VI	Intermedio entre pastador y ramoneador (nota 2)	G/L	ambulatorio	T(A)	6	1	11
LITOPTERNA, Proterotheriidae	<i>Diadiaphorus</i> Ameghino, 1887	1	1	1	82,05	IV	ramoneador / ambiente cerrado	L	cursorial	T(C)	4	1	10
	<i>Tetramerorhinus</i> Ameghino, 1894	1	1	1	35,06	IV	ramoneador / ambiente cerrado	L	cursorial	T(C)	4	1	10
	<i>Thoatherium</i> Ameghino, 1887	1	1	1	24,20	IV	ramoneador / ambiente cerrado	L	cursorial	T(C)	4	1	10
	<i>Anisolophus</i> Burmeister, 1885	0	1	1	36,61	IV	ramoneador / ambiente cerrado	L	cursorial	T(C)	?	?	10
Macrauchenidae	<i>Theosodon</i> Ameghino, 1887	1	1	1	121,55	V	ramoneador / ambiente cerrado	L	cursorial	T(C)	5	1	10
CHINCHILLOIDEA, Neopiplemidae	<i>Perimys</i> Ameghino, 1887	1	1	1	0,32	I	mixto pastador / ramoneador (nota 3)	G/L	cursorial	T(C)	1	2	11
Chinchillidae	<i>Pliolagostomus</i> Ameghino, 1887	0	0	1		100-1000	¿pastos? (nota 4)	G/L	terrestre / cavador	T(C)	2	2	11
	<i>Prolagostomus</i> Ameghino, 1887	0	1	1		100-1000	¿pastos? (nota 4)	G/L	terrestre / cavador	T(C)	2	2	11
Dinomyidae	<i>Scleromys</i> Ameghino, 1887	0	1	1	~5 kg (III)	III	ramoneador (nota 5)	L(F)	¿?	¿?	3	?	10
CAVIOIDEA, Dasyproctidae	<i>Neoreomys</i> Ameghino, 1887	1	1	1	7,12	III	brotes, hojas, frutos, semillas (nota 6)	L(F)	cursorial	T(C)	3	2	10
Eocardiidae	<i>Eocardia</i> Ameghino, 1887	1	1	1	1,4	III	Pastos, hierbas, hojas de arbustos y árboles (más abrasivas que las formas actuales) (nota 7)	G	cursorial	T(C)	3	2	11
	<i>"Eocardia" excavata</i> Ameghino, 1891	1	1	1	1,5	III	Pastos, hierbas, hojas de arbustos y árboles (más abrasivas que las formas actuales) (nota 7)	G	cursorial	T(C)	3	2	11
	<i>Phanomys</i> Ameghino, 1887	0	1	1	0,80	II	Fígerous plants (note 8)	L	ambientes abierots ¿cursorial?	T(C)	2	2	10
	<i>Schistomys</i> Ameghino, 1887	0	0	1	~1kg	II/III	pastador	G/L	cursorial	T(C)	2	2	11
OCTODONTOIDEA	<i>Stichomys</i> Ameghino, 1887	0	1	1	0,79	Arnal: 100gr-1kg	Browser, fed on plants somewhat more fibrous than the brachiodont taxa (note 9)	L(F)	¿?	¿?	2	¿?	10
	<i>Prospaniomys</i> Ameghino, 1902	0	1	1		I (by analogy with Spaniomys)	frugívoro / insectívoro (note 7)	F(I)	terrestre / cavador	T(F)	1	6	7
	<i>Spaniomys</i> Ameghino, 1887	1	1	1	0,65	Arnal: 100gr-1kg	Plantas (nota 10)	F(L)	¿?	¿?	2	¿?	7
	<i>Dudumus</i> Arnal et al., 2014	0	0	1		I (by analogy with Spaniomys)	frugívoro / insectívoro (nota 11)	F(I)	¿?	¿?	1	¿?	6
Acaremyidae	<i>Acarechimys</i> Patterson in Kraglievich, 1965	1	1	1		100-1000gr, except for A. minutissimus (smaller)	frugívoro / insectívoro	F(I)	T(F)	T(F)	1	6	7
	<i>Acaremys</i> Ameghino, 1887	0	1	1	?	I	L(F)	L(F)	¿?	¿?		¿?	¿?
	<i>Sciamys</i> Ameghino, 1887	1	1	1		I	L(F)	L(F)		¿?	1	?	10
ERETHIZONTOIDEA, Erethizontidae	<i>Steiromys</i> Ameghino, 1887	1	1	1	14,17	IV	corteza, hojas y semillas de coníferas	L	semiarbóricola	A(T)	4	4	10
PRIMATES, Homunculidae	<i>Homunculus</i> Ameghino, 1891	1	1	1	2,70	II	frugívoro / folívoro	F(L)	arbóricola	A	2	3	9