

CAPÍTULO 26

EL GRAN INTERCAMBIO BIÓTICO AMERICANO (GIBA)

Germán M. Gasparini y Sergio Vizcaíno

1. INTRODUCCIÓN

La identidad faunística actual del *neotrópico* se debe a varios eventos claves que sucedieron en América del Sur durante el Cenozoico. Entre ellos se encuentran, por ejemplo, el levantamiento y la formación de la cordillera de los Andes (Hoorn *et al.* 2010), la configuración de la floresta amazónica (Hoorn *et al.* 2010, Antoine *et al.* 2016), la ocurrencia de numerosos cambios climáticos (p. ej. ciclos glaciales e interglaciales; Rabassa *et al.* 2005, Coronato y Rabassa 2011), la alternancia de ambientes abiertos (p. ej. sabanas, desiertos, pastizales, pampas, estepas, páramos y punas) y cerrados (p. ej. selvas y bosques) asociados al avance y/o retroceso de las glaciaciones (Cione *et al.* 2015, Bacon *et al.* 2016, O'Dea *et al.* 2016), el establecimiento de una conexión terrestre con América del Norte y su impacto en las corrientes oceánicas y atmosféricas y, por consiguiente, en el clima y en la conformación faunística (O'Dea *et al.* 2016).

2. FORMACIÓN DEL ISTMO DE PANAMÁ: EVIDENCIAS Y CONSECUENCIAS

Un istmo es una lengua de tierra que une dos continentes o una península con un continente. Antes del establecimiento definitivo del *istmo de Pa-*

namá que une los actuales continentes de América del Sur y América del Norte, al menos por 30 Ma (Ma: millones de años) (Johnson y Kirby 2006, Kirby *et al.* 2008) existió una cadena de islas parcialmente emergidas entre el océano Pacífico y el mar Caribe (Atlántico) que se conoce como *arco de Panamá* (Fig. 1). La colisión del arco con América del Sur se inició en las profundidades hace unos 24 Ma AP (AP: antes del presente) y continúa en la Actualidad (Farris *et al.* 2011). En ese entonces, las vías marítimas entre el océano Pacífico y el océano Atlántico alcanzaban una profundidad de al menos 1.200 metros, permitiendo una abundante circulación de agua entre ambos océanos.

Luego de 15 Ma de colisión y levantamiento continuo y gradual, estos pasajes marítimos profundos se vieron interrumpidos hace 9,2 Ma AP (Newkirk y Martin, 2009, Osborne *et al.* 2014). Sin embargo, hasta hace unos 3,2 Ma AP existió flujo génico entre organismos marinos de aguas poco profundas (p. ej. peces y equinodermos) del Pacífico y el Caribe (Atlántico) a cada lado del istmo, lo cual sugiere que fuertes corrientes pasaron por los estrechos hacia el mar Caribe (Bartoli *et al.* 2005, Schneider y Schmittner 2006, O'Dea *et al.* 2016). Por lo tanto, hasta cerca de los 4 Ma AP había poca diferencia taxonómica y ecológica entre las comunidades bentónicas y nectónicas de ambos mares

(O'Dea *et al.* 2016 y bibliografía allí citada). Por otra parte, el análisis de datos químicos, como el rango medio anual de temperaturas, el peso relativo de corales versus algas coralinas, las tasas medias de acumulación de carbonatos y estimaciones de la salinidad superficial, como así también el estudio del plancton en los sedimentos oceánicos profundos, sugiere que las aguas superficiales interoceánicas se mezclaron hasta hace unos 2,76 Ma AP (O'Dea *et al.* 2016 y bibliografía allí citada). Estos eventos coinciden con las glaciaciones de Groenlandia, del Ártico euroasiático, del noreste de Asia y de Alaska (Tiedemann *et al.* 1994, Shackleton *et al.* 1995), que produjeron importantes caídas del nivel del mar.

Por consiguiente, el levantamiento del arco de Panamá, conjuntamente con la caída del nivel del mar, fueron determinantes en la formación del istmo de Panamá (Groeneveld *et al.* 2014), inactivando la circulación interoceánica de agua, aunque incrementos del nivel del mar producidos durante los eventos interglaciales pudieron haber interrumpido

temporalmente el istmo, posibilitando el potencial flujo de genes entre ambos océanos (Cronin y Dowsett 1996). Similitudes relativamente efímeras en la salinidad superficial entre el mar Caribe y el océano Pacífico sugieren que la conexión de ambos océanos pudo haber ocurrido en períodos de corta duración hasta los 2,45 Ma AP (Groeneveld *et al.* 2014).

La fauna terrestre provee otra línea de evidencia sobre la formación del istmo. La presencia de tierra emergida del arco de Panamá próxima a América del Sur coincide con la dispersión de organismos entre América del Norte y América del Sur, superando pasajes marítimos poco profundos. En particular, la dispersión de mamíferos terrestres, supuestamente mediante balsas naturales (*rafting*), habría comenzado hace unos 20 Ma AP y continuado hasta el cierre definitivo del istmo (O'Dea *et al.* 2016). Sin embargo, las fuertes corrientes interoceánicas podrían haber influido en el hecho de que pocos mamíferos terrestres se hayan dispersado con éxito a través de los pasajes

FORMACIÓN DEL ISTMO DE PANAMÁ: EVIDENCIAS

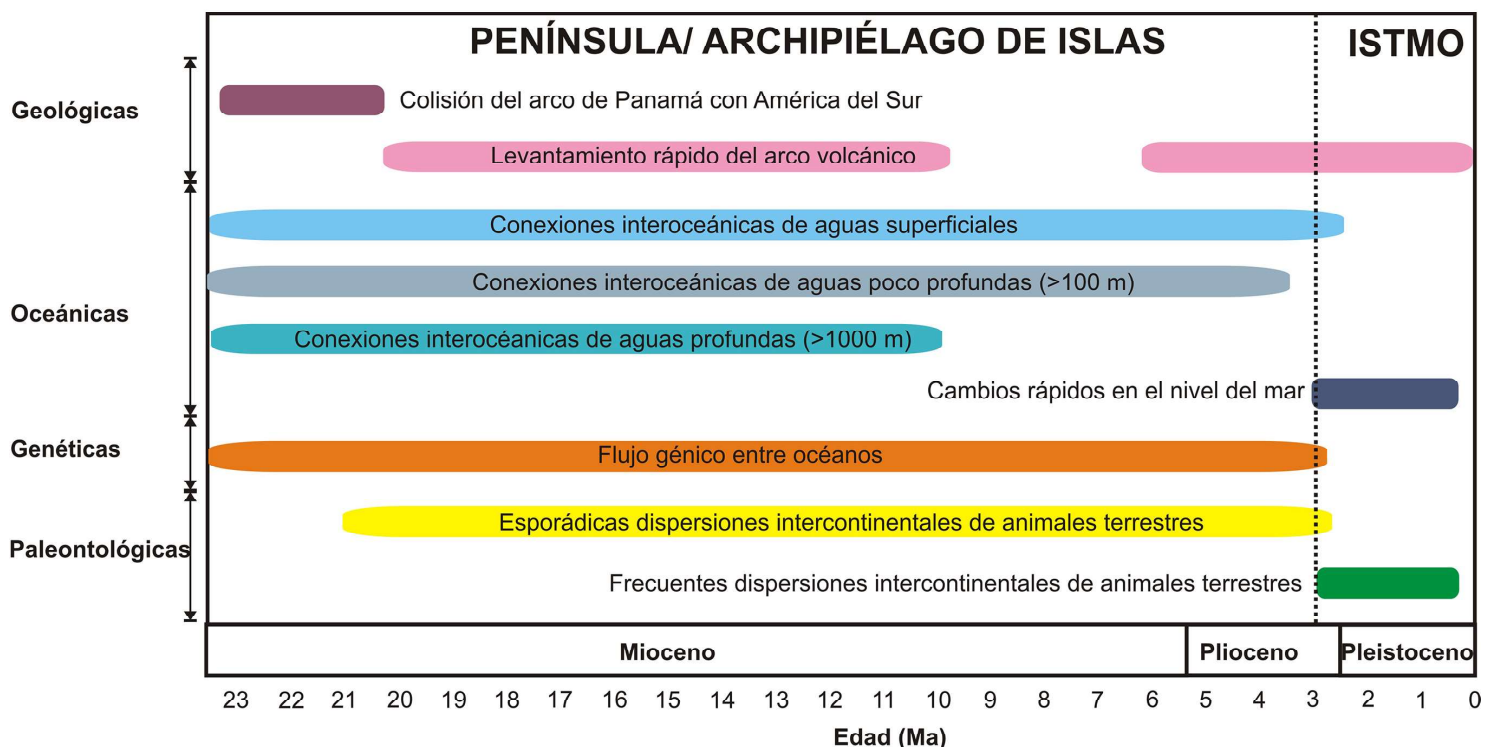


Figura 1. Formación del istmo de Panamá: evidencias geológicas, oceánicas, genéticas y paleontológicas a lo largo del tiempo. Modificado de O'Dea *et al.* 2016.

interoceánicos durante el Mioceno y el Plioceno. Asimismo, cada subcontinente “anfitrión” pudo haber presentado climas o contextos ecológicos poco adecuados para los mamíferos de su contraparte (Webb 1991, Woodburne 2010, Bloch *et al.* 2016, O’Dea *et al.* 2016). Las migraciones de mamíferos terrestres entre América del Sur y del Norte se hicieron masivas recién hace 2,7 Ma AP (Cione *et al.* 2015, O’Dea *et al.* 2016).

Recientes estudios paleontológicos, geológicos, oceánicos, ecológicos y genéticos proveen evidencia de que la antigüedad más probable del establecimiento definitivo del istmo de Panamá fue

alrededor de 2,8 Ma AP (O’Dea *et al.* 2016 y la bibliografía allí citada). Este fenómeno que trajo consigo profundas transformaciones bióticas y abióticas en los continentes y en los océanos, tanto a escala regional como global, representa uno de los mayores acontecimientos naturales de la era geológica más reciente: la Cenozoica. El establecimiento del istmo produjo dos efectos contrapuestos con consecuencias determinantes sobre los seres vivos: el aislamiento de los océanos Pacífico y Atlántico (que previamente conformaban un enorme océano que fluía entre América del Sur y América del Norte) y la conexión física de las Américas. Las biotas marinas

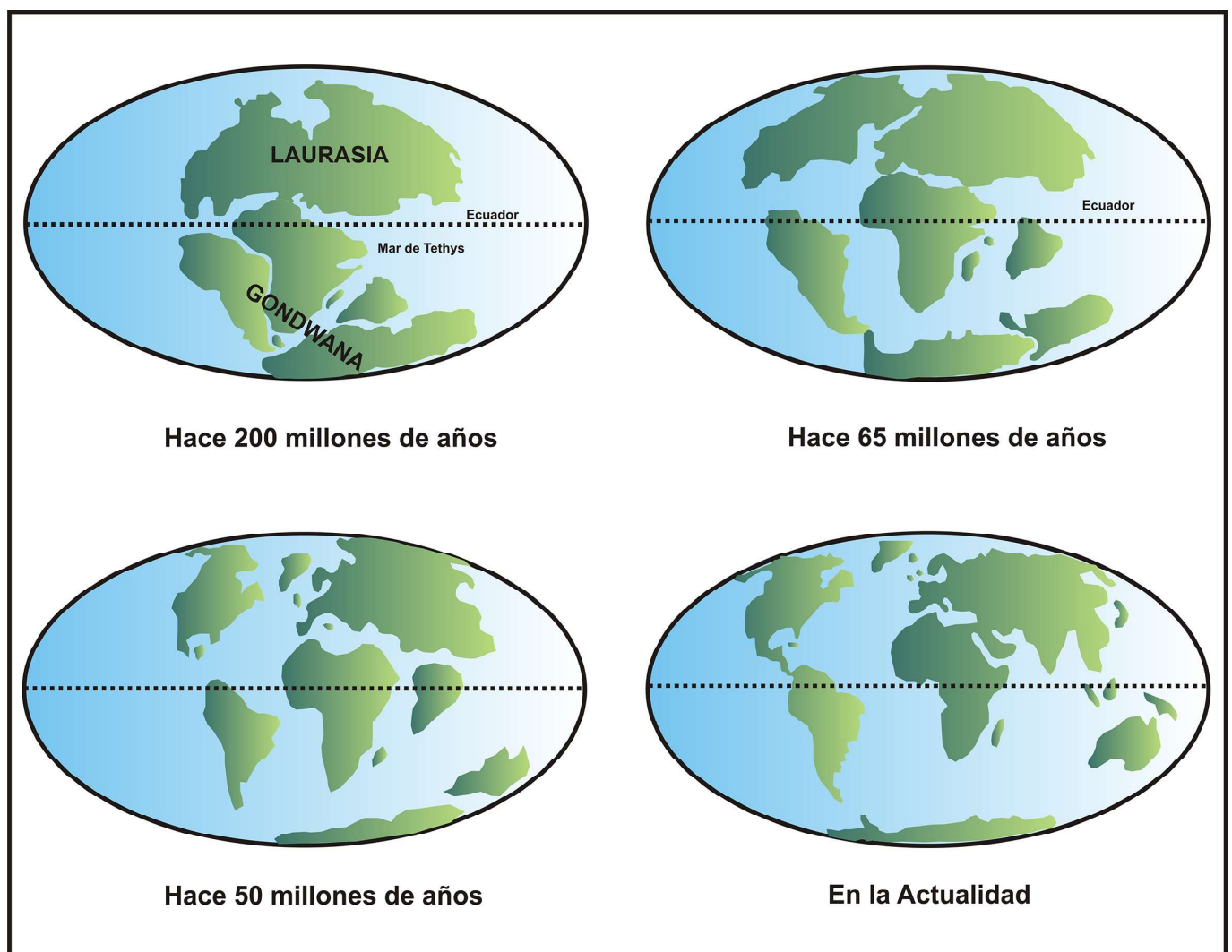


Figura 2. Disposición de las masas continentales en distintos momentos desde unos 200 millones de años atrás hasta la Actualidad. América del Sur se separó de África hace ca. 90 Ma AP, de Australia hace ca. 80 Ma AP y de la Antártida hace ca. 55 Ma AP. A partir de entonces, América del Sur fue una isla-continente durante más de 50 Ma hasta el establecimiento terrestre definitivo del istmo de Panamá hace alrededor de 2,8 Ma AP.

del Caribe y el Pacífico que previamente se mezclaban libremente, se vieron aisladas totalmente y comenzaron vías evolutivas independientes (Lessios 2008). En cambio, las biotas terrestres iniciaron un notable proceso de intercambio que es conocido como el “*Gran Intercambio Biótico Americano*” (GIBA), que constituye uno de los eventos biogeográficos más importantes del continente americano, no sólo por su influencia en el desarrollo de la fauna de mamíferos terrestres de América del Sur, sino también a una escala más general, incluyendo al resto de la fauna y la flora (Simpson 1980, Marshall *et al.* 1982, Webb 2006, Woodburne 2010, Cione *et al.* 2015).

3. VERTEBRADOS TERRESTRES DE AMÉRICA DEL SUR ANTES DEL ESTABLECIMIENTO DEFINITIVO DEL ISTMO DE PANAMÁ

Con la fragmentación de Gondwana, América del Sur se separó de África (ca. 90 Ma AP), de Australia (ca. 80 Ma AP) y, más recientemente, de la Antártida (ca. 55 Ma AP) (Veevers 2004, Ezcurra y Agnolín 2012, Reguero *et al.* 2014, Goin *et al.* 2016) (Fig. 2). Como resultado de esta fragmentación, América del Sur fue una isla-continente durante más de 50 Ma (Simpson 1980, Webb 1985, Ezcurra y Agnolín 2012, Goin *et al.* 2016) y su fauna evolucionó en aislamiento, dando origen a un conjunto particular de vertebrados continentales.

Los registros más antiguos (Paleoceno) de componentes faunísticos autóctonos en América del Sur, comprenden diversos linajes de Metatheria como los Sparassodonta (Krapovickas y Vizcaíno 2016) y los marsupiales Didelphidae (zarigüeyas; Gardner 2008) y Microbiotheria (monitos de monte; D’Elía *et al.* 2016). Los Sparassodonta son un clado extinto de mamíferos metaterios (grupo que incluye a los marsupiales vivos), mayormente carnívoros, que desde el Paleoceno hasta el Plioceno tardío (durante casi 55 millones de años) estuvieron entre los depredadores más representativos

de América del Sur, ocupando los niveles más altos de las redes tróficas (Prevosti *et al.* 2012, Goin *et al.* 2016, Prevosti y Forasiepi 2018).

Los primeros registros de mamíferos Eutheria (conocidos también como “placentarios”) en América del Sur datan del Paleoceno y Eoceno y comprenden diversos grupos de Xenarthra y de ungulados nativos (Line y Bergqvist 2005, Herrera *et al.* 2012).

Durante el Cenozoico los xenartros (clado de mamíferos endémico de la región Neotropical de América del Sur) desarrollaron una amplia variedad de formas y tamaños (Bargo 2001, 2004, Bargo y Vizcaíno 2008, Vizcaíno *et al.* 2012). Los Cingulata, se caracterizan por ser formas acorazadas, registradas por primera vez en el Paleoceno tardío de Brasil (Soibelzon 2019), que incluyen una diversidad de armadillos y los linajes extintos, Peltephilidae, Glyptodontidae y Pampatheriidae (Gaudin y Croft 2015). Por otra parte, Pilosa estuvo representado por osos hormigueros (Vermilingua: Myrmecophagidae, Cyclopedidae) y perezosos arborícolas, semiarborícolas y terrestres (Folivora: Bradypodidae, Megalonychidae, Megatheriidae, Mylodontidae, Nothrotheriidae). Durante el Oligoceno y el Pleistoceno evolucionaron formas gigantes, como gliptodontes de más de una tonelada y perezosos terrestres de más de cinco (Vizcaíno *et al.* 2006, 2008, Soibelzon *et al.* 2012).

A diferencia de los xenartros, los linajes de ungulados endémicos sudamericanos, Litopterna, Notoungulata, Pirotheria, Xenungulata y Astrapotheria (Billet 2011, Cione *et al.* 2015), evolucionaron, a partir de ancestros norteamericanos, durante el Paleoceno – Eoceno. También alcanzaron una gran abundancia y diversidad ecomorfológica durante el Oligoceno y el Mioceno (Vizcaíno *et al.* 2012 y bibliografía allí citada).

Durante el Eoceno tardío – Oligoceno temprano existieron condiciones que permitieron la dispersión de Primates Platyrrhini (monos del Nuevo Mundo) y Rodentia Caviomorpha desde África a América del Sur (Poux *et al.* 2006, De Oliveira *et al.* 2009, Antoine *et al.* 2011, Ezcurra y Agnolín 2012). Estas migraciones pudieron haber sido fa-

vorecidas por la formación de arcos insulares entre los continentes y por la dirección de las corrientes oceánicas en el Atlántico, que habrían permitido el arrastre de balsas de vegetación (*rafting*) desde las grandes cuencas fluviales de África Central y Occidental (Antoine *et al.* 2011, Bond *et al.* 2015). Los roedores caviomorfos sudamericanos alcanzaron una gran riqueza taxonómica durante el Oligoceno, desarrollando variados rasgos morfométricos y adaptaciones a diferentes condiciones ecológicas (Vizcaíno *et al.* 2012, Rinderknecht y Blanco 2015).

Además de los Sparassodonta, existieron otros linajes de depredadores endémicos de América del Sur. Entre ellos, los extintos sebécidos (Sebecidae) y los caimanes (Alligatoridae, Caimaninae). Sebecidae es una familia de Crocodyliformes terrestres, sobrevivientes de la extinción del Cretácico – Paleógeno, que se registra en el Paleógeno y Neógeno temprano de América del Sur y que constituyeron uno de los principales grupos de depredadores continentales de América del Sur (Pol y Powell 2010). Los caimanes, de hábitos anfibios, proceden del Paleoceno de Argentina (p. ej. *Eocaiman* y *Necrosuchus*), alcanzaron gran diversidad morfológica durante el Mioceno y actualmente son muy diversos y abundantes en América del Sur y América Central (Hoffmeister 2016). También se conocen serpientes constrictoras de gran tamaño. Unas muy primitivas, de la familia Madtsoiidae, tienen un registro gondwánico y estuvieron presentes en América del Sur desde el Cretácico hasta el Paleoceno Superior (Albino 2000, Caldwell *et al.* 2015). Otra, de la familia Boidae, tuvo proporciones colosales y se registra en el Paleoceno de Colombia (Head *et al.* 2009, 2013). Finalmente, existió un grupo de grandes aves caminadoras extintas, las “aves de terror” (Phorusrhacidae). Sus registros más antiguos proceden del Paleoceno tardío de Brasil (Tambussi y Noriega 1996, Mayr 2009, Hoffmeister 2016). Los forusrácidos son considerados entre los elementos más característicos de la fauna de América del Sur y los principales depredadores del subcontinente.

En suma, durante la mayor parte del Cenozoico tardío hasta el establecimiento terrestre definitivo

del istmo de Panamá (Plioceno tardío), el gremio de grandes depredadores en América del Sur estuvo representado (aunque no todos coexistieron todo el tiempo) por mamíferos metaterios, cocodrilos, grandes serpientes constrictoras y “aves de terror”.

4. GRAN INTERCAMBIO BIÓTICO AMERICANO (GIBA) (Fig. 3)

Para facilitar la lectura e interpretación de los registros de vertebrados inmigrantes en América del Sur y América del Norte durante el ProtoGIBA y GIBA (I, II, III y IV), las numerosas referencias bibliográficas correspondientes se incluyen en la Tabla 1.

4.1. ProtoGIBA

El GIBA comenzó en el Mioceno Tardío y el Plioceno, varios millones de años antes de que el istmo de Panamá se encontrara completamente emergido. Antes del establecimiento definitivo del istmo, hace unos 2,8 Ma AP, al menos ocho géneros de cuatro familias de mamíferos norteamericanos se registraron por primera vez en América del Sur. A esta etapa de escasos intercambios de fauna se la denominó ProtoGIBA (Cione *et al.* 2015) y a los taxones participantes “*New Island Hoppers*” (“Saltadores de islas”; Simpson 1950) o “*Heralds*” (“Heraldos”; Webb 1985, 2006).

El intercambio entre América del Norte y América del Sur durante el ProtoGIBA, comprende unos pocos registros de mamíferos fósiles. Los primeros mamíferos de abolengo norteamericano que se registran en América del Sur son prociónidos del género *Cyonasua* (Carnivora) (ca. 7 Ma AP), seguidos de los roedores cricétidos *Auliscomys* (ca. 5 Ma AP) y, más tarde, los artiodáctilos *Platygonus* (Tayasuidae) y *Hemiauchenia* (Camelidae; 4-3,3 Ma AP) (Fig. 4).

Existen menciones de ungulados inmigrantes norteamericanos, como los proboscídeos (Gomphotheriidae, familia holártica extinta de proboscídeos emparentada con los elefantes actuales), tapi-

	De América del Norte a América del Sur (NS)	De América del Sur a América del Norte (SN)	Referencias bibliográficas
PROTOGIBA	Procyonidae (<i>Cyonasua</i>), Cricetidae (<i>Auliscomys</i>), Tayassuidae (<i>Platygonus</i>), Camelidae (<i>Hemiauchenia</i>)	Mylodontidae (<i>Thinobadistes</i> , <i>Glossotherium</i>), Megalonychidae (<i>Pliometatanastes</i>), Pampatheriidae (<i>Plaina</i>), Caviidae (<i>Neochoerus</i>), Phorusrhacidae (<i>Titatis</i>)	(NS) Prevosti y Soibelzon 2012, Gasparini 2013, Forasiepi <i>et al.</i> 2014, O'Dea <i>et al.</i> 2016, Gasparini <i>et al.</i> 2017, Gasparini <i>et al.</i> 2021a
			(SN) Carranza-Castañeda y Miller 2004, MacFadden <i>et al.</i> 2007, Morgan 2008, Woodburne 2010, Carlini y Zurita 2010
GIBA 1	Mustelidae (<i>Stipanicia</i>), Canidae (<i>Duscicyon</i>), Equidae (<i>Hippidion</i>)	Erethizontidae (<i>Erethizon</i>), Dasypodidae (<i>Dasypus bellus</i>), Pampatheriidae (<i>Holmesina</i>), Glyptodontidae (<i>Glyptotherium</i> , <i>Pachyarmatherium</i>) y Megatheriidae (<i>Eremotherium</i>)	(NS) Yensen y Tarifa 2003, Prevosti y Soibelzon 2012, Cione <i>et al.</i> 2015, O'Dea <i>et al.</i> 2016, Cantalapiedra <i>et al.</i> 2017
			(SN) Carranza-Castañeda y Miller 2004, Webb 2006, Carlini y Zurita 2010, Woodburne 2010, Upham y Patterson 2012, Soibelzon 2019
GIBA 2	Ursidae (<i>Arctotherium</i>), Felidae (<i>Felis</i> , <i>Puma</i> , <i>Panthera</i>), Machairodontinae (<i>Smilodon</i>), Mephitidae (<i>Conepatus</i>), Mustelidae (<i>Galictis</i>), Canidae (<i>Canis</i> , <i>Procyon</i>), Tayassuidae (<i>Catagonus</i>), Tapiridae (<i>Tapirus</i>), Camelidae (<i>Lama</i>), Cervidae (<i>Epieuryceros</i> , <i>Antifer</i>), Gomphotheriidae (<i>Cuvieronius</i> y <i>Notiomastodon</i>), Cricetidae (<i>Akodon azarae</i> , <i>Lundomys</i> , <i>Scapteromys</i> , <i>Necomys</i> , <i>Calomys</i>)	Myrmecophagidae (<i>Myrmecophaga</i>)	(NS) Tonni <i>et al.</i> 1992, Soibelzon <i>et al.</i> 2005, Prevosti y Soibelzon 2012, Cione <i>et al.</i> 2015, Mothé <i>et al.</i> 2017, Gasparini 2013, Gasparini <i>et al.</i> 2017
			(SN) Morgan 2008, Woodburne 2010, O'Dea <i>et al.</i> 2016
GIBA 3	Felidae (<i>Hepailurus</i>), Cervidae (<i>Moronelephus</i> , <i>Paraceros</i>), Tayassuidae (<i>Tayassu</i> , <i>Dicotyles</i>)	Didelphidae (<i>Didelphis</i>)	(NS) Prevosti y Soibelzon 2012, Gasparini 2013, Cione <i>et al.</i> 2015, O'Dea <i>et al.</i> 2016
			(SN) Cione <i>et al.</i> 2015, O'Dea <i>et al.</i> 2016
GIBA 4	Procyonidae (<i>Nasua</i> , <i>Procyon</i>), Mustelidae (<i>Lontra</i>), Canidae (<i>Canis</i>), Felidae (<i>Leopardus</i> (<i>Oncifelis</i>)), Leporidae (<i>Sylvilagus</i>), Equidae (<i>Equus</i>), Cervidae (<i>Ozotoceros</i>), Ursidae (<i>Tremarctos</i>), Hominidae (<i>Homo sapiens</i>)	Ursidae (<i>Arctotherium</i>), Canidae (<i>Procyon</i>), Dasypodidae y Didelphidae	(NS) Carlini <i>et al.</i> 2008, Soibelzon <i>et al.</i> 2010, Pérez <i>et al.</i> 2016
			(SN) Woodburne 2010, Carlini y Zurita 2010, Cione <i>et al.</i> 2015, Schubert <i>et al.</i> 2019, Soibelzon 2019

Tabla 1. Referencias bibliográficas sobre los registros de vertebrados inmigrantes en América del Sur y América del Norte durante el ProtoGIBA y GIBA (I, II, III y IV).

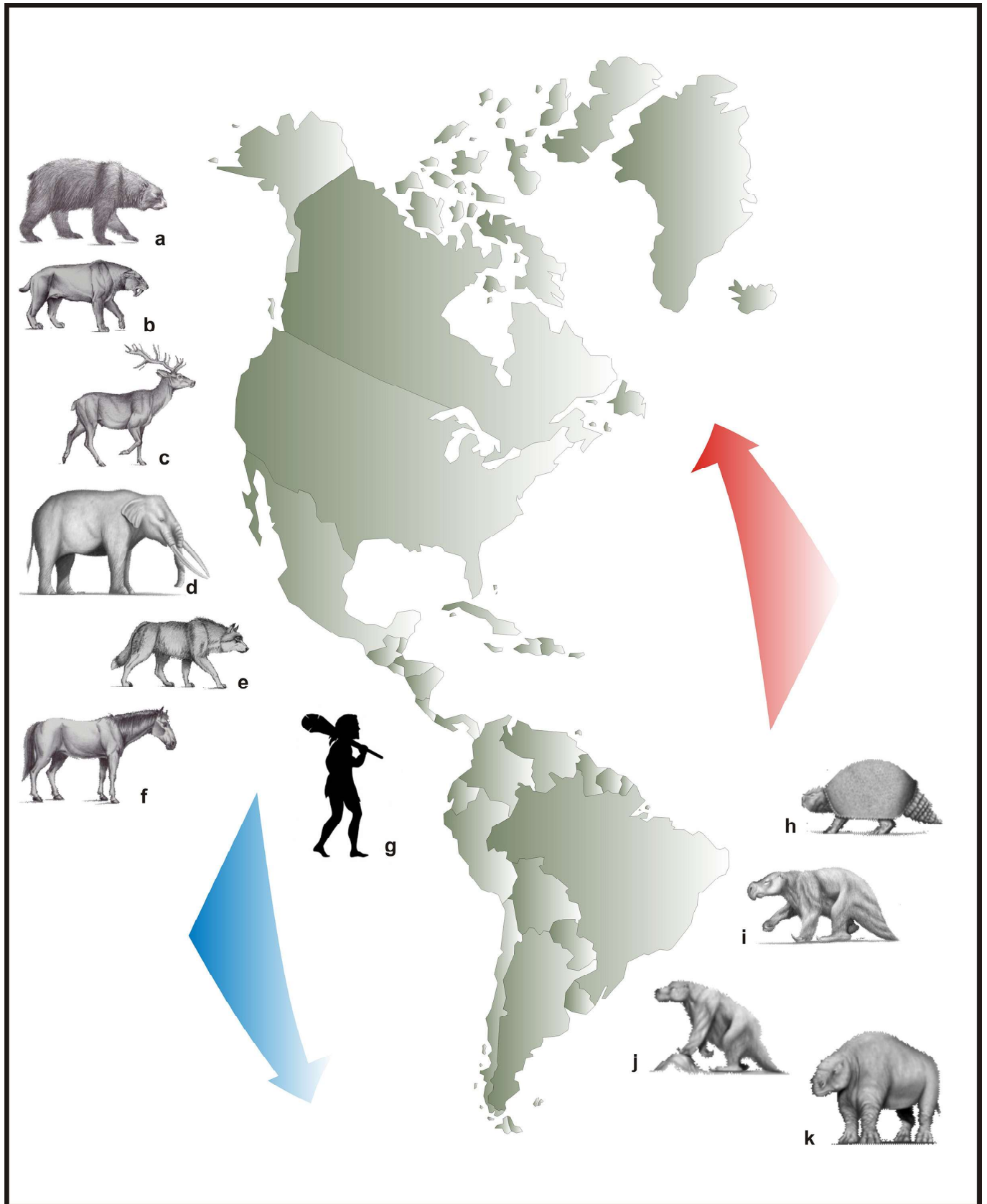


Figura 3. Representación del Gran Intercambio Biótico Americano, que ilustra ejemplos de algunos de los linajes involucrados y el sentido de la dispersión. A América del Sur llegaron, entre otros, carnívoros, artiodáctilos, perisodáctilos y proboscídeos, mientras que a América del Norte lo hicieron xenartros, marsupiales y notoungulados. a) *Arctotherium*, b) *Smilodon*, c) *Morenelaphus*, d) *Notiomastodon*, e) *Dusicyon*, f) *Equus*, g) *Homo sapiens*, h) *Glyptodon*, i) *Mylodon*, j) *Lestodon* y k) *Toxodon*. Fuente: elaboración propia con base en Soibelzon 2008

res (Tapiridae), pecaríes (Tayassuidae) y rumiantes como *Suramerix* (Dromomerycidae), en sedimentos del Mioceno Tardío (unos 9,5 Ma AP) del Amazonas de Perú (Campbell *et al.* 2000, 2010, Frailey y Campbell 2012, Prothero *et al.* 2014). Sin embargo, tanto sus asignaciones sistemáticas como la procedencia estratigráfica de los sedimentos portadores son discutidas (Prado *et al.* 2005, Mothé y Avilla 2015, Gasparini *et al.* 2021a). Los Tayassuidae son indistinguibles de pecaríes actuales (*D. tajacu* y *T. pecari*, pecarí de collar y pecarí labiado, respectivamente), que se registran por primera vez en América del Sur alrededor de 400 ka AP (400 mil años; Pleistoceno Medio). A su vez, los ejemplares asignados a un rumiante dromomerycino corresponden a un cérvido del Cuaternario (ver Gasparini *et al.* 2021a).

Los primeros registros de fauna sudamericana en América del Norte, están representados por una gran diversidad de xenartros, como *Thinobadistes* (Mylodontidae) y *Pliometanastes* (Megalonychidae; 9-8,5 Ma AP, Costa Rica), *Glossotherium* (Mylodontidae) y *Plaina* (Pampatheriidae; 4,8-4,7 Ma AP, Guanajuato, México) y *Pampatherium* (Pampatheriidae; 3,7 Ma AP, México), por *Neochoerus* (Caviidae; 3,9-3,1 Ma AP, Guanajuato, México), un género extinto de roedores estrechamente relacionado con los carpinchos actuales y por el “ave de terror” *Titanis* (Phorusrhacidae; 5,0-4,7 Ma AP, Texas).

4.2. GIBA (I, II, III y IV)

Después del establecimiento terrestre definitivo del istmo de Panamá, alrededor de los 2,7 Ma AP comenzó el intercambio masivo de fauna entre ambas Américas (GIBA 1-4 *sensu* Woodburne 2010). El registro fósil de las etapas 1 a 3 del GIBA está bien representado en sedimentos de la Región Pampeana y zonas aledañas de Argentina (Cione *et al.* 2015 y bibliografía allí citada). El correspondiente al GIBA 4, está bien documentado en afloramientos de Argentina, Brasil, Perú, Bolivia, Venezuela y Uruguay (Cione *et al.* 2015 y bibliografía allí citada).

El comienzo del GIBA 1 (Plioceno Tardío) está

marcado por el arribo a América del Sur de varios taxones de abolengo holártico, como Mustelidae (p. ej. *Stipanიცია*), Canidae (p. ej. *Dusicyon*) y Equidae (p. ej. *Hippidion*), y la llegada a América del Norte del género extinto de gliptodonte *Glyptotherium* (2,7 Ma AP, Arizona, USA) y del puercoespín arborícola Erethizontidae *Erethizon* (2,6 Ma AP). Sin embargo, análisis biogeográficos sugieren que los Erethizontidae podrían haber ingresado más tempranamente, durante el Mioceno Tardío (ver Upham y Patterson 2012). Existen menciones sobre restos dudosos de Gomphotheriidae en el Plioceno Tardío – Pleistoceno Temprano del noroeste de Argentina (López *et al.* 2001) y registros indudables recién en el Pleistoceno Temprano de la Región Pampeana (Argentina) (Cione *et al.* 2015) (Fig. 4).

Durante el GIBA 1 migraron hacia América del Norte cuatro familias de xenartros -Dasypodidae (*Dasypus bellus*; 2,7-2,2 Ma AP), Pampatheriidae (*Holmesina*), Glyptodontidae (Glyptatelinae, *Pachyarmatherium*; 2,4 Ma AP, Florida, USA) y Megatheriidae (*Eremotherium*).

Durante el GIBA 2 (Pleistoceno Temprano) ingresaron a América del Norte los osos hormigueros Myrmecophagidae (*Myrmecophaga*) y a América del Sur una gran diversidad de mamíferos carnívoros y herbívoros (Fig. 4). Entre los carnívoros: Ursidae (p. ej. *Arctotherium*), Felidae (p. ej. *Felis*, *Puma*, *Panthera*), Machairodontinae (p. ej. *Smilodon*), Mephitidae (p. ej. *Conepatus*), Mustelidae (p. ej. *Galictis*) y Canidae (p. ej. *Canis*, *Protocyon*). Entre los herbívoros: Tayassuidae (p. ej. *Catagonus*), Tapiridae (p. ej. *Tapirus*), Camelidae (p. ej. *Lama*), Cervidae (p. ej. *Epieuryceros*, *Antifer*) y, de manera fehaciente, Gomphotheriidae (p. ej. *Cuvieronius* y *Notiomastodon*). También se registran numerosos roedores holárticos, como *Akodon azarae*, *Lundomys*, *Scapteromys*, *Necromys*, *Calomys*.

Durante el GIBA 3 (Pleistoceno Medio) migraron en sentido norte-sur, félidos (p. ej. *Hepailurus*) y cérvidos (p. ej. *Morenelaphus*, *Paraceros*) y tayassuidos (p. ej. *Tayassu*, *Dicotyles*) (Fig. 4). En sentido contrario solo se registra la migración de las zarigüeyas (*Didelphis*).

El GIBA 4 se inició en el Pleistoceno Tardío

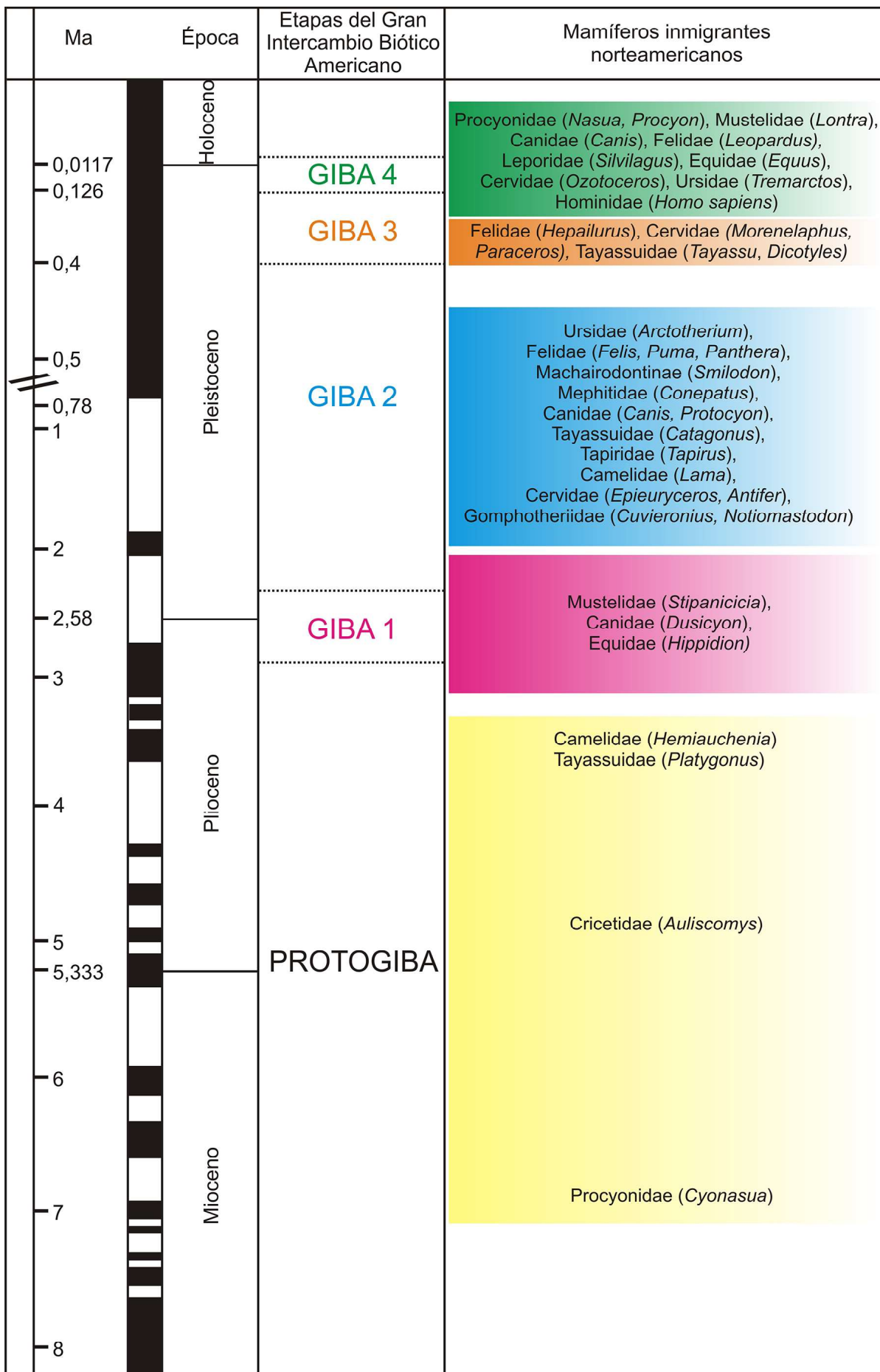


Figura 4. Esquema cronológico, etapas del Gran Intercambio Biótico Americano y primeros registros de mamíferos inmigrantes norteamericanos en América del Sur. Fuente: elaboración propia con base en Cione *et al.* 2015.

y continúa en la Actualidad. Varios mamíferos norteamericanos se dispersaron hacia América del Sur (Fig. 4), como Procyonidae (p. ej. *Nasua*, *Procyon*), Mustelidae (p. ej. *Lontra*), Canidae (p. ej. *Canis*), Felidae [p. ej. *Leopardus (Oncifelis)*], Leporidae (p. ej. *Sylvilagus*), Equidae (p. ej. *Equus*), Cervidae (p. ej. *Ozotoceros*), Ursidae (p. ej. *Tremarctos*) y Homínidae (p. ej. *Homo sapiens*). Es destacable el ingreso de *Homo sapiens* a América del Sur durante el GIBA 4, probablemente entre 18.000-15.000 años (Pérez *et al.* 2016), un componente del GIBA que impactó en la extinción de la megafauna del límite Pleistoceno tardío – Holoceno y en la conformación de la fauna actual y de los ecosistemas en general (Cione *et al.* 2015; Gasparini *et al.* 2021b). Durante el GIBA 4 migraron hacia América del Norte dos géneros de carnívoros sudamericanos, *Arctotherium* y *Procyon*, ciertos xenartros (Dasypodidae) y marsupiales (Didelphidae), entre otros.

5. CONSIDERACIONES PALEOECOLÓGICAS, EXTINCIONES E IMPACTO EN LA CONFORMACIÓN DE LA MASTOFAUNA ACTUAL DE AMÉRICA DEL SUR

La conexión entre ambos subcontinentes, primero discontinua a través de grandes islas y luego continua con la instalación de istmo, permitió que gran cantidad de especies de América del Norte, especialmente mamíferos -entre los que se incluye al ser humano-, migraran hacia América del Sur, mientras que otras lo hicieran en sentido opuesto, desde América del Sur hacia América del Norte. El intercambio masivo de fauna alteró radicalmente las comunidades de vertebrados en ambas masas continentales, produciendo eventos macroevolutivos de gran trascendencia, tales como aparición de nuevas especies y grandes extinciones (Cione *et al.* 2015, O'Dea *et al.* 2016).

Durante el ProtoGIBA, el registro fósil de América del Sur indica que los Sparassodonta sólo coexistieron con los primeros carnívoros inmigrantes norteamericanos euterios, los Procyonidae (Carnivora), y se extinguieron en el Plioceno Tardío,

antes de la llegada de otros carnívoros inmigrantes norteamericanos, como los Canidae y Mustelidae (GIBA 1) (Babot y Forasiepi 2016, Prevosti y Forasiepi 2018). Según muchos autores (p. ej. Soibelzon 2011, Babot y Forasiepi 2016, Prevosti y Forasiepi 2018), cuando los Procyonidae arribaron a América del Sur (Mioceno Tardío), los Sparassodonta ya estaban en declive y no existiría evidencia real de competencia por recursos (Tarquini *et al.* 2022). En general, los Sparassodonta incluían animales con tamaños mayores que los prociónidos, desde especies similares a una zarigüeya actual de menos de 7kg hasta otras de más de 15kg, llegando al tamaño de úrsidos actuales. Algunas especies tenían caninos hipertrofiados en “diente de sable” (Babot y Forasiepi 2016, Tarquini *et al.* 2022) y la mayoría eran hipercarnívoras, especializadas en el consumo de mamíferos y vertebrados (Prevosti y Forasiepi 2018). Por su parte, los Procyonidae tenían masas entre 6 y 25 kg (*Cyonasua*: 6-7kg; *Chapalmalania*: 25kg; Soibelzon 2011) y una dieta más omnívora, lo que indica nichos ecológicos diferentes al de los esparasodontes (Soibelzon 2011). En consecuencia, la declinación en la diversidad y abundancia de los esparasodontes desde el Mioceno Tardío estaría vinculada a diversos factores físicos (p. ej. cambios climáticos, vulcanismo) y biológicos (p. ej. dinámica de las comunidades, alteraciones en la diversidad y abundancia de vertebrados) y no con el ingreso a América del Sur de los carnívoros euterios. Así, la relación entre ambos grupos podría considerarse como un reemplazo oportunista, en el que los carnívoros euterios inmigrantes ocuparon (y ocupan en la Actualidad) el nicho ecológico dejado vacante por los ya extintos Sparassodonta en los ecosistemas terrestres de América del Sur (Babot y Forasiepi 2016).

A partir de la etapa 2 (Pleistoceno Temprano) del GIBA, el gremio de depredadores en los ecosistemas sudamericanos alcanzó una gran riqueza de taxones de abolengo norteamericano: p. ej. *Theriodictis platensis*, *Procyon scagliarum*, *P. troglodytes*, *Canis (?) gezi* (Canidae), *Smilodon populator* (Machairodontinae), *Panthera onca* y *Puma* (Felidae), y *Arctotherium angustidens* (Ursidae)

(Soibelzon y Prevosti 2008, Soibelzon *et al.* 2009, Soibelzon y Schubert 2011). El oso *A. angustidens* representó el depredador mamífero más grande y más poderoso que haya existido en los ecosistemas terrestres de América del Sur (Soibelzon *et al.* 2009, Soibelzon y Schubert 2011). Asimismo, los ecosistemas del Pleistoceno Temprano se caracterizaron por la alta frecuencia de herbívoros inmigrantes y autóctonos de gran tamaño (p. ej. *Glyptodon munizi*, *Panochthus intermedius*, *Megatherium gallardoi*, *Macrauchenopsis ensenadensis*), alcanzando el gigantismo su máxima expresión durante este período (Vizcaíno *et al.* 2012).

En este nuevo ecosistema conformado en América del Sur, ocurrieron diversos cambios paleoecológicos y/o especializaciones tanto en depredadores como en herbívoros. En el caso del gremio de los depredadores, ciertos úrsidos más omnívoros modificaron su tamaño corporal y su dieta (p. ej.

Arctotherium wingei), o bien ocurrieron extinciones, como la del prociónido *Cyonasua* en el Pleistoceno Temprano (Soibelzon *et al.* 2005, Soibelzon y Schubert 2011, Soibelzon 2011). Entre los herbívoros se produjeron modificaciones en la dieta, cambios temporales y espaciales en los patrones de alimentación y de uso del hábitat y el desarrollo de especializaciones morfológicas que disminuyeron el riesgo de depredación (Vizcaíno *et al.* 2001, 2006, Vizcaíno y Loughry 2008, Vizcaíno 2009, Zurita *et al.* 2010, Cione *et al.* 2015). Por ejemplo, algunos gliptodontes desarrollaron nuevas estructuras de protección en las regiones corporales más vulnerables (p. ej. cuello y abdomen) (Zurita *et al.* 2010).

La llegada de los representantes holárticos fue gradual (Tonni *et al.* 1992): Camelidae en el Proto-GIBA y Equidae en el GIBA 1, Cervidae, Tapiridae y Gomphotheriidae en el GIBA 2 (Cione *et al.* 2015). Por consiguiente, la diversidad, y probablemente la

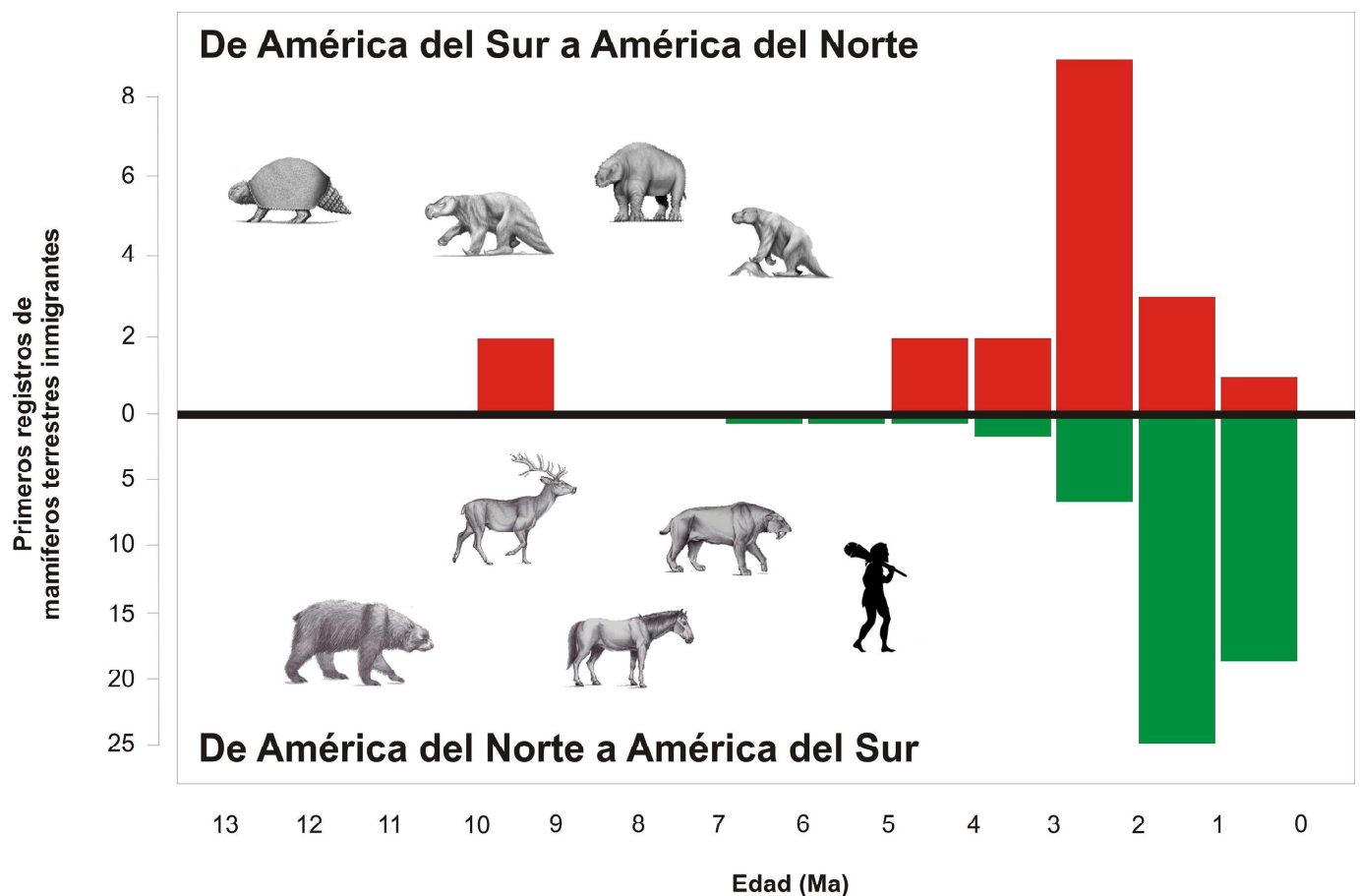


Figura 5. Frecuencias de aparición de primeros registros de mamíferos terrestres inmigrantes en América del Norte y en América del Sur. Modificado de O'Dea *et al.* (2016).

biomasa de los mamíferos herbívoros holárticos fue escasa durante el ProtoGIBA y GIBA 1. En cambio, la influencia de los mamíferos herbívoros inmigrantes resultó mucho más importante desde el Pleistoceno Temprano (GIBA 2) y, especialmente, desde el Pleistoceno tardío – Holoceno Temprano (GIBA 4), con el ingreso de nuevos herbívoros como Cervidae (*Ozotoceros*), Equidae (*Equus*) y Leporidae (*Silvilagus*). Sin embargo, es destacable que los xenartros dominaron el segmento correspondiente a los megaherbívoros (aquellos de más de una tonelada de masa corporal). La combinación del gran tamaño corporal, bajo metabolismo y otras especializaciones representaron ventajas para los xenartros con respecto a los linajes de mamíferos inmigrantes norteamericanos (Vizcaíno *et al.* 2006, Vizcaíno 2009, Vizcaíno *et al.* 2012).

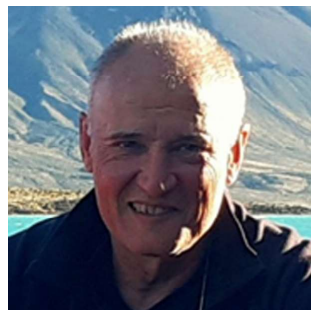
Finalmente, hacia el final del Pleistoceno y principios del Holoceno (límite en 11.700 años calibrados AP) se produjo un evento de extinción único. Durante este intervalo todos los megamamíferos (en sentido estricto, los herbívoros de más de una tonelada; Vizcaíno *et al.* 2023) y el 80% de los grandes mamíferos (de más de 45 kg; Vizcaíno *et al.* 2023) se extinguieron en el subcontinente sudamericano (Cione *et al.* 2015).

En síntesis, considerando solo a los mamífe-

ros, el GIBA resultó un evento asimétrico (Fig. 5): mientras que numerosos taxones holárticos migraron hacia América del Sur (alrededor de 45 géneros), relativamente pocos realizaron el trayecto desde América del Sur hacia América del Norte (alrededor de 13 géneros) (O'Dea *et al.* 2016). Hacia América del Norte migraron fundamentalmente xenartros, acompañados por unos pocos taxones de ungulados endémicos, marsupiales, monos platirrininos y roedores caviomorfos (Woodburne 2010). La mayoría de las especies que cruzaron el istmo hacia el norte se extinguieron; únicamente tres especies de origen sudamericano (el armadillo *Dasypus novemcinctus*, Cingulata, Xenarthra, la zarigüeya *Didelphis virginiana*, Didelphimorphia, Marsupialia, y el erizo *Erethizon dorsatum*, Hystricomorpha, Rodentia) se encuentran actualmente distribuidas y en plena expansión en América del Norte (O'Dea *et al.* 2016, Soibelzon 2019 y bibliografía allí citada). En lo que hace a la composición faunística actual de América del Sur, la relevancia evolutiva del GIBA se refleja en que más de la mitad de los géneros de mamíferos que habitan actualmente el continente tienen ancestros norteamericanos (p. ej. *Lama*, *Tapirus*, *Tayassu*, *Dicotyles*, *Puma*, *Dusicyon*, *Ozotoceros*, *Tremarctos*).



Germán M. Gasparini nació en la ciudad de La Plata (Buenos Aires). Es Licenciado en Biología con orientación en Zoología (2000) y Doctor en Ciencias Naturales (2007) por la Universidad Nacional de La Plata. Es Investigador Independiente de CONICET y Jefe de Trabajos Prácticos de Zoología III Vertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la UNLP. Trabaja en la División Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata. Sus investigaciones se enfocan en el estudio de los Ungulados inmigrantes norteamericanos, el Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA) y su impacto en la fauna sudamericana.



Sergio F. Vizcaíno nació en la ciudad de La Plata. Es Licenciado en Biología con orientación en Zoología y Doctor en Ciencias Naturales por la Universidad Nacional de La Plata. Es Investigador Superior de CONICET, Profesor Titular de Zoología III Vertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la UNLP y Jefe de la División Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata. Sus investigaciones se enfocan en la reconstrucción paleoecológica de ambientes y biotas continentales de América del Sur.