

Nº 1
NO SE
PRESTA

2
3
3
[CAJA]

Monografíe Naturae

15826

2-3-3
(CAJA)

PUBLICADAS POR EL
MUSEO MUNICIPAL
DE CIENCIAS NATURALES
"LORENZO SCAGLIA"

Plaza España 7600 Mar del Plata
Número 1 Octubre de 1981
ISSN 0325 - 8929



ROSAVALDO A. REIG

Teoría del origen y desarrollo
de la fauna de mamíferos
de América del Sur



BIBLIOTECA

13 ABR. 1982

Diseño y Realización
Impresos del Plata
San Juan 1130 - Mar del Plata - Argentina

Toda correspondencia relacionada con esta revista debe enviarse a:
All letters related with this journal must be addressed to:

MUSEO MUNICIPAL DE CIENCIAS NATURALES LORENZO SCAGLIA
C.C. 1207 - CORREO CENTRAL - 7600 MAR DEL PLATA
ARGENTINA



BIBLIOTECA

13 ABR. 1982

TEORIA DEL ORIGEN Y DESARROLLO DE LA FAUNA
DE MAMIFEROS DE AMERICA DEL SUR
OSVALDO REIG

Departamento de Estudios Ambientales
Universidad Simón Bolívar
Apartado 80.659
Caracas 108
Venezuela

MUSEO MUNICIPAL DE CIENCIAS NATURALES LORENZO SCAGLIA
MAR DEL PLATA (ARGENTINA)

1981

*Dedico este trabajo a Estela,
quien sabe ser esposa, amiga y
compañera, todo eso entrañablemente,
desde hace ya más de veinte años
de mi vida.*

I. INTRODUCCION

El problema de origen y del desarrollo histórico de la fauna de mamíferos de América del Sur se destaca entre los temas que más han motivado la atención de los paleontólogos y biólogos evolucionistas contemporáneos. Esta atención, lejos de haber decaído en los tres últimos lustros, ha encontrado renovados cultores durante este último período, particularmente luego de la consolidación de la teoría de las traslaciones continentales por las hipótesis geofísicas de la tectónica de las placas. Esta teoría dio nueva actualidad a interpretaciones que parecían sepultadas por la racionalidad crítica de la escuela biogeográfica de Matthew, tan bien representada en cuanto al problema que nos ocupa por las diversas aportaciones de George G. Simpson y de sus continuadores.

Este problema es, intrínsecamente, un problema de biohistoria íntimamente relacionado con un problema de geohistoria. En él, las hipótesis explicativas tratan de dar cuenta de la descripción de acontecimientos acaecidos a lo largo del tiempo geológico, protagonizados por un conjunto de linajes en interacción evolutiva en el marco de un determinado espacio geográfico. La adecuada delimitación de esos linajes y, sobre todo, la precisa elucidación de sus relaciones de parentesco, es asunto de primera importancia para asentar la validez de las respectivas hipótesis explicativas. Y las características del *explicandum* son totalmente distintas si el espacio geográfico se postula como fundamentalmente invariante, como lo hace la escuela de Matthew, o si se lo toma como una variable dinámica y móvil, con conexiones y desconexiones sucesivas durante el lapso en que se suceden los acontecimientos pertinentes, como lo interpreta la moderna teoría de la tectónica de las placas.

En su primera versión wegeneriana, la teoría de la deriva continental se basó principalmente en datos biogeográficos, en inferencias sobre relaciones continentales basadas en las afinidades faunísticas existentes o supuestas entre masas continentales del Hemisferio Sur del presente, actualmente separadas. No cabe duda que los biogeógrafos de inspiración wegeneriana aportaron datos de verdadera significación para fundamentar sus conclusiones, como lo demuestra la abrumadora casuística recopilada en el clásico trabajo de Wittmann (1934). Se puede reconocer que la inspiración teórica de los cultores de esta escuela los llevó a cometer abusos de falsa analogía en parte de las filaciones entre linajes que utilizaron para defender sus conclusiones. Pero no es menos cierto que, como contraparte, los partidarios de la teoría de la estabilidad de las masas continentales se esforzaron en destruir hipótesis bien fundamentadas sobre relaciones de parentesco entre grupos de distribución austral, y en buscar relaciones filogenéticas forzadas entre linajes australes y holárticos. En ambos casos, el respaldo de determinadas hipótesis sobre las relaciones de parentesco entre los taxa involucrados era requerido para fortalecer teorías paleogeográficas alternativas y antinómicas, por el hecho de que estas teorías incluían muchas hipótesis estrictamente paleogeográficas.

ficas de insuficiente confirmación. Nada hay de ilegítimo en el procedimiento, pero se abre el interrogante sobre el rigor de la hipótesis filogenéticas si éstas pueden cambiar tan fácilmente de signo para servir de apoyo a teorías paleogeográficas excluyentes.

Cabe admitir que cuando se trata de establecer vinculaciones filogenéticas entre linajes sólo conocidos por restos fósiles fragmentarios, las hipótesis pertinentes tienen un grado de verosimilitud relativamente bajo, existiendo entonces un campo amplio para la formulación de hipótesis alternativas de equiparable credibilidad. Los autores se inclinan por una de ellas cuando mejor se ajusta al esquema teórico de su preferencia, en nuestro caso a una determinada teoría paleogeográfica. Como, al mismo tiempo, se trata de fundamentar esta teoría con los casos de las filogenias escogidas, el esquema demostrativo se torna profundamente viciado por la circularidad argumental. El crecimiento de la teoría de la biogeografía histórica se encuentra en un verdadero callejón sin salida en estas circunstancias, situación que se agrava porque las mismas favorecen el surgimiento de opiniones de escuela, teñidas de francas tonalidades emocionales que poca relación guardan con la objetividad crítica del razonamiento científico.

Pero haciendo honor a la verdad, debe señalarse que en muchos casos ha existido la posibilidad de establecer hipótesis filogenéticas sólidas, basadas en datos paleontológicos relativamente completos y fortalecidas por otras fuentes relevantes de información, como la anatomía comparada de los representantes vivientes de los respectivos linajes y datos de índole no morfológica, que hubiesen permitido romper, hace ya varios años, con la circularidad argumental señalada. El hecho de que a pesar de que esas hipótesis más sólidas fueron formuladas, y que sin embargo subsistan hipótesis alternativas sin un respaldo equivalente, es peculiar. Y sólo puede explicarse admitiendo que la adhesión a postulados de escuela ha llegado en algunos casos a perturbar la objetividad científica.

Afortunadamente, el señalado callejón sin salida de la biogeografía histórica ha sido sustituido por un sendero teóricamente fértil luego de que el surgimiento de la teoría de la tectónica de las placas permitió a la paleogeografía independizarse del apoyo de los datos de la distribución de los organismos. Esta teoría, se basa principalmente en el estudio de la distribución de las áreas sísmicas del globo, pero se enriqueció notablemente con investigaciones paleomagnéticas complementarias (ver síntesis en Coulomb, 1969, y en Jardine & McKenzie, 1972). Ella brinda los fundamentos para reconstruir con gran precisión espacial y temporal la posición de las masas continentales en el pasado geológico y confirmó sólidamente las teorías previas sobre la deriva de los continentes y la expansión de los fondos marinos. Sus conclusiones son suficientemente autónomas y documentadas como para que ya no se justifique que los biogeógrafos especulen sobre las antiguas conexiones continentales sobre la base de la distribución de los organismos. Antes bien, se hace necesario ahora reevaluar las hipótesis biogeográficas y las hipótesis filogenéticas concomitantes, a la luz de las reconstrucciones paleogeográficas proporcionadas por una teoría vigorosa de la historia de la corteza terrestre.

Puede decirse, utilizando las ideas de Kuhn para describir el desarrollo de las ciencias, que el afianzamiento de la teoría de la tectónica de placas durante la década del 60, está promoviendo el advenimiento de una revolución

científica en el desarrollo de la biogeografía histórica, cuyas primeras manifestaciones ya han producido una profunda conmoción en una teoría biogeográfica normal dominada durante cincuenta años por los paradigmas, inicialmente fértiles, incluidos en las cinco tesis formuladas por W. D. Matthew en su clásica obra "Climate and Evolution" (1915) (ver resumen en Reig, 1968).

Pero al mismo tiempo, y para el caso particular que nos preocupa, los últimos años han sido testigos de movimientos de ideas precursores de un cambio revolucionario en el cuerpo de teoría existente sobre las relaciones entre los distintos linajes de los mamíferos. Esta teoría ha tenido durante treinta años una versión paradigmática en la clasificación propuesta por G. G. Simpson en su obra "The principles of classification and a classification of Mammals" (1945). La evaluación crítica de la información acumulada en los últimos años a la luz de la teoría taxonómica de Willie Hennig ha hecho surgir a través de McKenna (1975) una proposición totalmente novedosa sobre las interrelaciones entre los órdenes de mamíferos, cuyas consecuencias para la teoría biogeográfica son de gran significación. Otra proposición menos radical y de fundamento teórico más elástico, como la de Minkoff (1976) tiene también consecuencias biogeográficas importantes. La prudencia exige considerar a estos intentos como hipótesis de trabajo todavía distantes de una confirmación satisfactoria. Pero no cabe duda que ellas testimonian la existencia de un "Zeitgeist" renovador en la teoría de las interrelaciones entre los grupos de mamíferos que ha liberalizado a los investigadores para permitirles avanzar en un terreno que parecía anteriormente obstaculizado por el peso de la autoridad científica.

Inspirados por estos aires renovadores, queremos investigar en lo que sigue el problema de la biogeografía histórica de los mamíferos sudamericanos. Nuestra investigación no pretende ser exhaustiva ni sistemáticamente analítica, pues no lo permiten así los límites de este trabajo ni el estado en que se encuentra el desarrollo de la teoría biogeográfica. Cabe reconocer, a este último respecto, que el tratamiento de los problemas de la cenogenia, como hemos propuesto denominar (Reig, 1968) a ese capítulo de la biogeografía que trata de los problemas de los orígenes y del desarrollo histórico de las integraciones faunísticas y florísticas, todavía se plantean en un contexto teórico relativamente débil, en el que no se manifestaron hasta ahora los beneficios de modelos y técnicas cuantitativas como las desarrolladas por McArthur y Wilson (1967) para el análisis del poblamiento insular. Quizás una verdadera revolución en la teoría de la cenogenia sólo será posible cuando se desarrolle en su campo una aproximación equivalente. Mientras tanto, puede coadyuvar al proceso el esclarecimiento de lo acaecido en la historia de una fauna continental.

II. BREVE SINTESIS HISTORICA

Desde que, a partir de la octava década del siglo pasado, los descubrimientos paleontológicos de los hermanos Ameghino dieron a conocer la originalidad y el carácter distintivo de las sucesivas faunas de mamíferos fósiles de América del Sur, el problema del origen y desarrollo histórico de la fauna teriológica sudamericana ha sido asunto de interés ininterrumpido. Este interés se manifestó en la producción de una copiosa literatura en la que participaron científicos sudamericanos, norteamericanos y europeos. A través de ella se fueron perfilando las posiciones de distintas escuelas, influidas por las corrientes del debate teórico en torno a los problemas generales de la biogeografía histórica.

Durante la última década del siglo pasado y los primeros tres lustros del presente prevaleció en el tratamiento de los problemas que nos ocupan, una corriente de pensamiento que tuvo fuerte influencia de lo que bien puede denominarse la biogeografía trascendente especulativa, tan bien caracterizada por Jablonski (1950). Cuando la geofísica moderna todavía no había nacido, los biogeógrafos de esta corriente trataban de fundamentar científicamente los viejos mitos de los continentes desaparecidos, y es así que el *Archelénis* de Hering (1907) aparece como versión de la Atlántida. Es también la época de los puentes continentales, que se construyen por doquier, tan pronto como lo exige un hecho real o supuesto de afinidades biogeográficas transcontinentales. La fantasía especulativa alimentaba la reconstrucción de acontecimientos biográficos espectaculares, y el investigador se dirigía a sus datos con el ánimo tormentoso y creador de un romántico, subestimando los requisitos de su análisis objetivo, y forzándolos para adecuarlos a sus interpretaciones trascendentes. Es dentro de este *Zeitgeist* que surge la primera teoría propiamente dicha (ver 3. I.) sobre la cenogénesis de los mamíferos sudamericanos debida a la contribución de Florentino Ameghino.

Las ideas de F. Ameghino sobre el origen y el desarrollo geohistórico de la fauna teriológica sudamericana constituyen un conjunto de hipótesis estructuradas, con apoyo empírico y con adecuada convalidación teórica, por lo menos de parte de la teoría preponderante en su época. Estas ideas están expresadas en distintas publicaciones (Ameghino, 1891, 1893, 1897 a, 1897 b, 1900-1903, 1906), pero son desarrolladas en extensión y sistemáticamente en su trabajo sobre el *Tetraprothomo* (Ameghino, 1907). La teoría de Ameghino puede ser catalogada como un "australismo" a ultranza, ya que propicia que todas las faunas de mamíferos que han habitado la superficie terrestre a partir del Cretácico superior han tomado su origen en antiguas faunas de mamíferos patagónicos. A partir de este postulado inicial, Ameghino explica el desarrollo de las faunas de mamíferos de todo el mundo, incluyendo por supuesto América del Sur, a través del reconocimiento de cuatro grandes procesos migratorios. Una primera migración cretácica unidireccional desde Patagonia hacia Australia habría llevado los antecesores sudamericanos de los diferentes grupos de marsupiales hacia ese continente. Una segunda migración acaecida en el Cretácico y el Eoceno, también unidireccional, pero esta vez desde América del Sur hacia el África y a través del *Archelénis*, habría dado

origen a los elementos característicos de la fauna africana (prosimios, proto-ungulados, perisodáctilos, proboscídeos, hiracoideos, condilartros, creodontes, roedores y desdentados primitivos). Una tercera migración habría tenido lugar en el Oligo-mioceno desde América del Sur hacia África y desde África a América del Sur, utilizando como ruta de dispersión los restos insulares del *Archelenis*. Esta migración habría sido responsable de la incorporación a la fauna sudamericana de algunos grupos de mamíferos originados en África a partir de las cepas de la segunda corriente migratoria: algunos creodontes (carnívoros primitivos, actualmente considerados marsupiales borhyenoideos), cánidos, úrsidos, artiodáctilos primitivos y listriodontes (actualmente considerados tayassuideos). Finalmente, una cuarta migración en doble sentido involucró a América del Norte y habría tenido lugar desde el Mioceno hasta el Pleistoceno, siendo responsable de la incorporación a América del Sur de los mastodontes, los tapires, los camélidos, los cérvidos, los équidos y la mayor parte de los carnívoros que pueblan actualmente este continente. De más está decir que los marsupiales, los roedores, los primates y los desdentados sudamericanos, son considerados por Ameghino como estrictamente autóctonos.

El tratamiento moderno de los problemas de la cenogénesis teriológica sudamericana casi no hace mención de esta colosal construcción teórica debida a un autor sudamericano. Y no hay justicia en ello, pues si bien es cierto que las explicaciones ameghinianas sobre el origen y las migraciones de los mamíferos no pueden sostenerse actualmente en la mayoría de sus puntos, no es menos cierto que se encuentran en sus ideas elementos principalísimos de los desarrollos actuales de la teoría pertinente. Hay que destacar, en primer lugar, que la teoría es válida en cuanto a señalar que en la formación de las sucesivas faunas de mamíferos de América del Sur participaron elementos autóctonos, y que en dicha formación también intervinieron elementos originados en otros continentes. Hay que reivindicar también para dicha teoría la riqueza y el rigor de la teorización, sobre la base de interpretaciones bien fundamentadas para su época, por más que el desarrollo científico haya aconsejado mejores alternativas. Debe destacarse que la construcción teórica de Ameghino no fue una fantasía, como lo han querido algunos de sus detractores, sino una elaboración hipotético-deductiva basada en las teorías fuertes de su época y en una evidencia empírica seriamente analizada, por más que se basaba en dos premisas —la contemporaneidad de los dinosaurios con los mamíferos en los depósitos fosilíferos más antiguas de Patagonia, y la teoría cuatritubercular de la evolución de los molares de los mamíferos— que eran ciertamente falsas. Pero que fueron falsificadas solo luego del crecimiento teórico de las disciplinas pertinentes (ver Reig, 1968:236-237). En este sentido, y haciendo valer los fueros de una apreciación objetiva, la aportación de F. Ameghino a la biogeografía histórica de los mamíferos sudamericanos, debe calificarse como una teoría precursora en cuanto a algunas de sus premisas e hipótesis de mayor generalidad, aunque falsificada en la mayor parte de sus hipótesis particulares y en desacuerdo con las teorías subsidiarias modernas y con los hechos, tal como se los interpreta actualmente.

Puede aceptarse que el tratamiento científico moderno del problema del origen y el desarrollo geohistórico de las faunas teriológicas sudamericanas comienza con los trabajos de G. G. Simpson de la década del 40 (Simpson, 1940 a, 1940 b, 1940 c, 1943, 1948, 1949), que alcanzan su expresión más explícita en el trabajo de este autor sobre el tema preciso de la historia de la fauna de América Latina (Simpson, 1950). Esas contribuciones estuvieron

directamente influidas por la fundamental obra de Matthew "Climate and Evolution" (1915), que repercutió también en los trabajos biogeográficos sobre reptiles de Dunn (1931) y sobre batracios anuros de Noble (1925). Pero correspondió particularmente a la obra de Simpson desarrollar el pensamiento matthewiano hacia el estudio de la biogeografía histórica de los mamíferos en general, y de los sudamericanos en particular, en una teoría coherente e integrada que fijó pautas en el desarrollo de este tipo de investigación.

En un ensayo aparecido hace más de dos lustros (Reig, 1968), nos hemos detenido en el análisis de la aportación de Simpson a la biogeografía sudamericana. Tanto a Simpson, como a su predecesor Matthew, y a su contemporáneo Darlington (1957), los hemos ubicado en una corriente a la que hemos llamado "holartista", por el énfasis que sus partidarios ponen en el origen holártico de los vertebrados sudamericanos. Los postulados principales de esta corriente consisten en sostener la fundamental permanencia de los grandes rasgos de la actual distribución de los continentes y de los mares a lo largo de la historia geológica del planeta; el papel de los trópicos o de las regiones templadas del Viejo Mundo, como principales centros generadores de grupos de organismos, y el papel biogeográfico relativamente secundario y pasivo de los continentes del Hemisferio Sur.

En su adaptación a los mamíferos y a América del Sur, Simpson sostiene que la fauna teriológica sudamericana se constituyó a lo largo del Cenozoico como resultado de tres grandes episodios migratorios que poblaron sucesivamente al continente de distintas cepas de mamíferos, seguidos por la maduración *in situ* (con las correspondientes etapas de diversificación autóctona y de sucesivas extinciones) de la fauna así integrada. El proceso de maduración *in situ*, de las distintas cepas migratorias, estuvo determinado en su peculiaridad, por el aislamiento insular de América del Sur durante todo el Terciario, que al restringir los intercambios faunísticos favoreció el desarrollo de radiaciones particulares. Estas se vieron sometidas a verdaderas revoluciones faunísticas cuando los episodios migratorios rompían el equilibrio en la distribución de roles ecológicos logrado anteriormente. El elenco inicial (o primer estrato faunístico) estaba formado por marsupiales, desdentados y diversos grupos de ungulados, para todos los cuales se sostiene, con mayor o menor firmeza, que provienen de antecesores neárticos. El segundo episodio migratorio sucedió durante la época de aislamiento, en el Oligoceno, y determinó la incorporación de roedores histicognatos y de monos ceboideos, a los que también Simpson se inclina por atribuir origen norteamericano. Finalmente, el tercer aporte migratorio acaeció en el Plio-Pleistoceno, y consistió en la irrupción masiva de artiodáctilos, perisodáctilos, proboscídeos, carnívoros, roedores cricétidos, heterómidos y esciúridos, lagomorfos e insectívoros, todos ellos de origen norteamericano. (*Vide infra*: 5.1.).

En una posición equidistante entre el holartismo de la escuela matthewiana y el australismo ad-hoc de varios biogeógrafos de ecléctica filiación, pero en reconocimiento explícito de los aciertos metodológicos de la primera escuela, desarrollamos en el trabajo arriba mencionado, los enunciados de una teoría integracionista de la historia biogeográfica de los vertebrados de América del Sur, que parte del reconocimiento de que este continente ha tenido, como cualquier otra área geográfica equiparable, el privilegio de ser lugar de origen y de diversificación de varios grupos de vertebrados, así como también, área de inmigración de grupos de vertebrados de diverso origen

geográfico. Una teoría sintética muy coincidente con la nuestra había sido sostenida por Halffter (1964 a, 1964 b, 1965) para explicar el origen de los coleópteros de la familia Scarabaeidae, y fue desarrollada por este mismo autor con mayor alcance en un trabajo mucho más reciente (Halffter, 1974). Rapoport (1968) y Udvardy (1969) coincidieron también en proposiciones sintéticas similares. En lo que respecta a los mamíferos, nuestra teoría rescató alguno de los postulados principales de la aportación de Simpson, enfatizando el carácter pre-cenozoico, y por ende anterior a la época de la principal radiación de los mamíferos, de los acontecimientos biogeográficos no coincidentes con la posición holartística. Pero señalaba varios aspectos de la interpretación simpsoniana que merecían reconsideración a la luz de nuevas teorías y de interpretaciones alternativas de los hechos. Se señaló el problema del origen geográfico de varios componentes del "elenco inicial", como los marsupiales, los xenartros y los notungulados, así como también de los dos grupos que componen el segundo estrato faunístico de Simpson, los roedores caviomorfos y los monos platirinos, como particularmente críticos dentro de esta necesaria reconsideración.

Nuestro trabajo coincidió con el comienzo de la aparición masiva de nuevas contribuciones paleogeográficas que trastocaron el postulado holartístico de la constancia de la distribución actual de las áreas continentales, y que dieron nueva actualidad a las explicaciones de la escuela wegeneriana de las traslaciones continentales, a través de la confluencia de nuevos hechos e interpretaciones que fueron constituyendo la nueva teoría de la tectónica de las placas. Con el surgimiento de esta teoría, el sedicente mito wegeneriano, amparado originalmente en un cúmulo de datos biogeográficos, pero en dudosa evidencia geológica y geofísica, dejó de ser tal y de necesitar de auxilios extraños a la geofísica para su fundamentación, para convertirse en una teoría paleogeográfica vigorosa, que no sólo debía ser tenida en cuenta, sino que debía enarbolarse como premisa para la comprensión y la explicación de los acontecimientos de la distribución de los organismos en el pasado.

Pero debe advertirse que la caducidad del postulado holartístico de la invariancia geográfica de las masas continentales no afecta necesariamente en su totalidad a la explicación simpsoniana de la cenogénesis de los mamíferos sudamericanos. Esto se debe a que los acontecimientos de la historia de dichos mamíferos tuvieron principalmente lugar en un lapso del tiempo geológico —el transcurso del Cenozoico— en que América del Sur ya podía considerarse como un continente suficientemente aislado de los otros miembros de la Gondwana original, como para que en ellos no tuvieran significación importante las vinculaciones faunísticas transatlánticas. En este sentido, cabe reconocer que las principales hipótesis de la explicación simpsoniana son coherentes *malgré lui*, con la paleogeografía de la tectónica de las placas. Pero es también necesario destacar que la nueva luz aportada por la paleogeografía moderna ha fortalecido aquellas necesidades de reconsideración de aspectos del panorama interpretativo de Simpson, que habíamos señalado en nuestro trabajo citado.

Esta reconsideración se ha visto también exigida por otros desarrollos teóricos, surgidos en los dos últimos lustros para interpretar nuevos descubrimientos, y de reinterpretaciones de datos previamente conocidos. Es así que mientas relativos a la historia paleontológica de algunos de los linajes involucrados el casi unánime consenso que tuvo la explicación simpsoniana de la historia

biogeográfica de los mamíferos sudamericanos durante más de tres lustros, y que se reeditó con enriquecimientos oportunos en una versión reciente de la teoría debida a el propio Simpson (1969) y al fundamental trabajo de Patterson y Pascual (1968 b), se ha ido opacando por crecientes voces disonantes. Hershkovitz (1966 b, 1969, 1972), ha presentado una crítica aguda a la posición simpsoniana en lo que se refiere al carácter y a la datación de los intercambios faunísticos neocenoicos y una posición menos drástica, pero igualmente discordante en cuanto al mismo aspecto ha sido desarrollado recientemente por J. M. Savage (1974). Por otra parte, Hoffstetter (1969, 1970 a, 1971 a, 1972, 1973, 1974 a, 1974 b, 1974 c), Hoffstetter y Lavocat (1970) y Lavocat (1969, 1971, 1973, 1974), han contribuido con una sólida argumentación y con nuevos hechos a debilitar una de las hipótesis más importantes de la teoría de Simpson: la del origen holártico de los monos ceboideos y roedores caviomorfos. Al mismo tiempo, el problema del origen de los marsupiales, componentes del "elenco inicial", ha merecido una serie de contribuciones recientes que ofrecen interpretaciones alternativas a las sostenidas por Simpson (Clemens, 1968; Cox, 1970; Fooden, 1972; Hoffstetter, 1970 b, 1971 a, 1973, 1975; Jardine and McKenzie, 1972; Lillengraven, 1974; Martin, 1970; Sigé, 1971, 1973; Tedford, 1974; Thenius, 1971). Además, el problema del origen y la antigüedad de los ericétidos sudamericanos, que constituyen un sector muy importante de la fauna viviente de América del Sur, ha sido explicado en base a premisas muy distintas a las de Simpson y Patterson y Pascual, por Hershkovitz (1966 b, 1968), por el presente autor (Reig, 1972, 1975, 1978, 1980) y por J. M. Savage (1974). Finalmente, una nueva síntesis interpretativa de la historia de la biota Sudamericana, de neta inspiración en los principios de la tectónica de placas y que aporta una alternativa francamente diferente a la simpsoniana, ha sido publicada recientemente por Raven y Axelrod (1975).

Todos estos antecedentes indican la oportunidad de tratar de realizar un esfuerzo de integración teórica que proporcione una explicación actualizada de la cenogénesis de los mamíferos sudamericanos. Pero antes de hacerlo, nos parece imprescindible tratar de formular y esclarecer algunas cuestiones de método que no han sido suficientemente explícitas en la elaboración de las teorías biogeográficas.

III. PUNTOS DE PARTIDA TEORICOS Y METODOLOGICOS

La teoría de la cenogénesis de los mamíferos sudamericanos ha venido manifestando un tipo de crecimiento en superficie o baconiano (Bunge, 1972) caracterizado por la primacía de la descripción y la sistematización sobre la teorización, y por el descuido de los problemas de método y de filosofía científica que rigen a la indagación teórica.

Los indicios que hemos señalado en la introducción del advenimiento de un período revolucionario en el desarrollo de la teoría biogeográfica, obligan a recibir este cambio —y a facilitarlo— poniendo en orden y explicitando el aparato conceptual subyacente a la construcción de teorías en proceso de maduración. Esta tarea es, sin embargo, demasiado extensa para ser llevada a cabo exhaustivamente en los límites de este trabajo, por lo que nos deberemos concretar a enunciar brevemente algunas premisas epistemológicas básicas y a elucidar algunos de los conceptos y diseños de análisis que son relevantes al asunto que nos preocupa.

A.1. Requerimientos de una teoría científica

Una teoría no es ni una hipótesis confirmada, como todavía se suele pensar en ciertos medios científicos, ni una conjetura que todavía no merece el status de conocimiento cierto, como pueden sostener los partidarios del infalibilismo científico. Para la teoría moderna de la ciencia, todo el conocimiento científico es hipotético, en el sentido de ser un sistema de hipótesis perfectibles. Un sistema de hipótesis relacionadas por relaciones lógicas de deductibilidad entre algunas de ellas, que permite explicar un tópico determinado, o mejor dicho, un determinado sector de la realidad, constituye una teoría científica. Es decir, una teoría científica es un sistema organizado de hipótesis —y de leyes, entendiendo que las leyes constituyen una categoría especial de hipótesis corroboradas— que dan cuenta de un problema o conjunto de problemas determinados de la realidad. La organización de tal sistema consiste en las relaciones de deductibilidad entre los distintos niveles hipotéticos, por lo que una teoría merece calificarse como un sistema hipotético-deductivo (Bunge, 1961, 1967).

Las condiciones necesarias mínimas que debe satisfacer una teoría científica son las de ser corroborable y de tener valor explicativo (Hempel, 1966). Otros requerimientos de las teorías científicas han sido explicitados extensamente por Bunge (1967). Este autor describe hasta 20 criterios para evaluar una teoría, agrupables en criterios formales, semánticos, epistemológicos, metodológicos y metafísicos. Mencionaremos aquí algunos de los criterios que resaltan como de mayor importancia, aplicándolos al ámbito que nos preocupa.

A. Epistemológicos

- A. 1. **Consistencia externa:** La teoría debe ser compatible con otras teorías relacionadas. Ej. La teoría biogeográfica debe ser consistente con la teoría paleogeográfica corroborada: la teoría de la tectónica de placas, y con la teoría moderna de la evolución.
- A. 2. **Capacidad explicativa (alcance):** La teoría debe ser capaz de explicar de la manera más exacta posible los problemas planteados por los hechos conocidos de la distribución actual y pasada de los mamíferos de América del Sur.
- A. 3. **Capacidad unificadora:** La teoría debe ser capaz de expandirse para abarcar ámbitos hasta el momento aislados. Ej. Debe ser capaz de ser aplicable a todos los mamíferos y cualquier grupo de organismos con una historia evolutiva similar a la de los mamíferos.
- A. 4. **Estabilidad:** La teoría debe ser capaz de desarrollarse —no de negarse— a la luz de nuevos datos descubiertos por la indagación ulterior. Ej. Si se descubren ricas faunas de mamíferos en el Cretácico o Jurásico sudamericano, estos descubrimientos deben poder ser explicados por la teoría.
- A. 5. **Fecundidad o valor heurístico:** La teoría debe tener la propiedad de guiar y desencadenar nuevas investigaciones. Debe p. ej. plantear la necesidad de reinvestigar las relaciones entre grupos de mamíferos que parecen actualmente aislados en las clasificaciones pero cuya distribución sugiere afinidades filogenéticas, o debe conducir nuevas búsquedas de restos fósiles en áreas o en edades poco documentadas.

B. Metodológicos

- B. 1. **Contrastabilidad:** Todos los elementos constituyentes de una teoría deben ser susceptibles de ser examinados críticamente y de ser sometidos a confirmación o a falsificación. Por ej., la explicación de que la fauna de mamíferos sudamericana se originó de un "stock" inicial que llegó en una nave extraterrestre de un planeta de otra galaxia, no es aceptable porque no es ni confirmable ni refutable.

C. Semánticos

- C. 1. **Exactitud lingüística:** Los términos y conceptos teóricos que se utilicen en la teoría deben estar despojados de ambigüedad y de vaguedad. Esto es, deben ser dilucidados y precisamente definidos a la luz de la teoría. Por ej., la teoría no debe seguir usando un término vago como el de "nativo", sino los más precisos y adecuadamente definidos de "autóctono" y "endémico". (Cf. Simpson, 1953).

Pero si se es consecuente con el pensamiento crítico de la ciencia, también se debe estar advertido de que la adhesión incondicional y exclusiva a una teoría que satisfaga todos estos requerimientos puede llevar a una nueva forma de dogmatismo metafísico, como ha sucedido durante varios lustros con la teoría simpsoniana del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. En este sentido, es imprescindible que el científico acepte

y desarrolle el principio del pluralismo teórico, propiciado por Feyerabend (1963), como un método para la evaluación de las teorías. El científico debe estar siempre dispuesto a considerar y a elaborar teorías alternativas que permitan trascender el mero empirismo de la convalidación de la teoría por su confrontación con un determinado conjunto de hechos. Las teorías alternativas, entonces, no deben tomarse como ideas enemigas a las que se destruye con la acumulación de nuevos "hechos probatorios", o a las que se ignora olímpicamente, sino como aliados insustituibles en el proceso de enriquecimiento de las explicaciones científicas.

3. 2. Fundamento y contrastación de las hipótesis

La discusión en torno a la explicación de los acontecimientos de la cenogénesis de la fauna de mamíferos de sudamérica se ha regido por lo que Hempel (1966) llama la "concepción inductivista estrecha de la indagación científica". De acuerdo con esta concepción, las hipótesis que intervienen en dicha explicación surgen de la observación, el análisis y la clasificación de datos empíricos, por inducción directa, y son corroboradas por la contrastación con nuevos datos. Todas las hipótesis científicas serían generalizaciones inductivas que se forman a partir de la evidencia empírica, y como las contrastaciones empíricas son las únicas posibles, las hipótesis se considerarían confirmadas cuando cuentan con un gran número de casos favorables. Es fácil encontrar en la literatura sobre la historia biogeográfica de los mamíferos sudamericanos ejemplos de autores que dedicaron buena parte de su vida a acarrear nuevos datos confirmatorios de su hipótesis original, como si la verosimilitud de la misma solo pudiese establecerse decisivamente mediante la acumulación de casos confirmatorios.

En realidad el empirismo inductivista a ultranza representa una manera primitiva de concebir el origen y la contrastación de las hipótesis, y caracteriza una etapa poco elaborada de la indagación científica. La epistemología moderna ha demostrado que las hipótesis no surgen de los hechos por generación espontánea, sino que son sugeridas por el cuerpo de conocimientos previos para dar cuenta de un conjunto de hechos particulares, y que las contrastaciones empíricas son significativas, pero constituyen solo una parte, aunque muy importante por cierto, de un conjunto de procedimientos de contrastación de las hipótesis, cuya satisfacción múltiple es la que determina su convalidación decisiva. (Ver a este respecto, Barker, 1957; Hempel, 1966; Bunge, 1967.)

El hecho de que las hipótesis, por ser sugeridas por el conocimiento previo, contienen entidades inobservables y términos teóricos que las hacen inconfirmables por la mera inducción, implica que un criterio importante de fundamentación de las mismas surge de su coherencia con el cuerpo de conocimiento teórico acumulado. Las hipótesis reciben, entonces, su apoyo también "por arriba", es decir "a través de otras hipótesis o teorías de mayor campo de acción que las implican, y que tiene un apoyo independiente en los hechos" (Hempel, 1966:38). Pero esta convalidación teórica no es concluyente, y una hipótesis solo fundamentada en el conocimiento previo será plausible, pero no convalidada (Bunge, 1967:5.5). La convalidación plena presupone mecanismos de convalidación empírica, de los cuales el más eficiente y más patrocinado en la ciencia moderna es el "método de la hipótesis" (Barker,

op. cit.) o método hipotético-deductivo. Dicho método consiste en deducir consecuencias o predicciones de una hipótesis, y luego someter estas predicciones a contrastación empírica. Pero con mayor frecuencia, esta convalidación empírica solo se realiza mediante la contrastación directa con los hechos, dependiendo del número, la variedad y la precisión de hechos que le otorgan apoyo empírico su grado de confirmación (Hempel, 1966: 4.1.). Una hipótesis empíricamente convalidada, pero que carece de fundamento teórico, constituye una hipótesis empírica (Bunge, 1967).

Lo anterior nos lleva a distinguir distintos niveles de convalidación de las hipótesis que serán de utilidad en la evaluación de los distintos componentes de la teoría de la cenogénesis de los mamíferos sudamericanos, y nos permite también diseñar procedimientos para el afinamiento epistémico de la teoría. Desarrollando la clasificación de los niveles de convalidación de las hipótesis propuesto por Bunge (1969:283-284), podemos considerar en dicha teoría se podrán encontrar los siguientes tipos de enunciados hipotéticos:

1. **Conjeturas:** Enunciados hipotéticos que no han alcanzado un fundamento teórico adecuado, y que también carecen de contrastación empírica. Su existencia es sugerida vagamente del conocimiento anterior y de hechos nuevos que requieren explicación, pero no están suficientemente convalidadas ni por la teoría ni por la experiencia empírica. Ej.: Los polidolópodos representan un grupo de marsupiales que ingresó a América del Sur desde Australia, luego de la diferenciación de los diprotodontes en ese continente.
2. **Hipótesis empíricas:** Son enunciados hipotéticos empíricamente convalidados, pero que no han encontrado una fundamentación teórica concluyente y que, por lo tanto, se encuentran relativamente aislados en el contexto de la teoría. Por ejemplo, la hipótesis de que los borhiénidos se extinguieron por la competencia con los carnívoros placentarios está convalidada por el registro fósil, que indica que los marsupiales carnívoros dejan de estar representados en las secuencias faunísticas del Neocenoico justamente antes de la irrupción masiva de los carnívoros a América del Sur, pero no obtiene una fundamentación en ninguna teoría que explique convincentemente porque los marsupiales deberían ser competitivamente inferiores a los placentarios. Así también, la hipótesis de que los roedores cricétidos comenzaron su historia evolutiva en América del Sur en el Plioceno, está convalidada empíricamente por el hecho de que los primeros muroideos fósiles sudamericanos conocidos fueron hallados en depósitos pliocénicos de Argentina, pero esta hipótesis es meramente empírica, pues no está fundamentada por una teoría filogenética que haya identificado la cepa ancestral inmediata de los cricétidos sudamericanos en el Plioceno de otras partes del mundo, ni que explique adecuadamente las razones de la aceleración del ritmo evolutivo de estos mamíferos para originar la actual enorme diversidad de sus representantes.
3. **Hipótesis plausibles:** Son enunciados hipotéticos que están teóricamente bien fundamentados, pero que no han encontrado todavía suficiente convalidación empírica. Así por ejemplo, la hipótesis alternativa sobre el origen de los cricétidos sudamericanos que postula que su actual diversificación presupone que la colonización del grupo debió haberse operado en el Oligo-Mioceno, está fundamentada en conocimientos más generales sobre la correlación entre el grado de diversificación y la antigüedad de un

grupo, pero no tiene una convalidación empírica concluyente al no haberse encontrado fósiles de cricétidos en el Oligo-Mioceno sudamericano. Igualmente, la hipótesis de que en el Jurásico y el Cretácico inferior debieron existir grupos de mamíferos autóctonos sudamericanos, está fundamentada en los conocimientos sobre el origen de los mamíferos en los teriodontes avanzados y en la presencia de estos teriodontes en el Triásico de Brasil y Argentina, pero no tiene convalidación empírica por no haberse encontrado fósiles de mamíferos jurásico-cretácicos en América del Sur.

4. **Hipótesis convalidadas:** Son enunciados hipotéticos que guardan coherencia con el conocimiento teórico pertinente, y que han recibido también adecuada confirmación empírica. Así por ejemplo, la hipótesis de que los camélidos sudamericanos se han originado en América del Norte y que han irrumpido a América del Sur luego del establecimiento del puente panameño a finales del Neocenoico, está teóricamente confirmada por los conocimientos sobre la filogenia de los tilópodos y sobre las relaciones paleogeográficas entre Norte y Sur América, y encuentra su soporte empírico en el hecho de que los camélidos aparecen por vez primera en el registro fósil sudamericano en depósitos del Pleistoceno inferior, conjuntamente con otros grupos de artiodáctilos, perisodáctilos, carnívoros, proboscídeos, etc. de origen norteamericano. Las hipótesis convalidadas siempre deben guardar coherencia con el cuerpo de teoría relevante y tener confirmación empírica, pero no constituyen una categoría rígida, y, como todo el conocimiento científico, son susceptibles de perfeccionamiento y de refutación. Cabe reconocer, entonces, que se puede pensar en una gradación de verosimilitud en las hipótesis convalidadas conforme con la fortaleza de sus fundamentos teóricos y empíricos. La hipótesis mencionada sobre la cenogénesis de los camélidos estaría en un extremo de alto grado de convalidación. La hipótesis de que los marsupiales sudamericanos se originaron de los didélidos del Cretácico sudamericano, es también coherente con las teorías actualmente aceptadas sobre la filogenia de los terios y la paleogeografía, y está apoyada empíricamente por los hechos del registro fósil de los didélidos. Pero la correspondiente teoría filogenética no está exenta de explicaciones alternativas, y los hechos pueden modificarse por nuevos descubrimientos en depósitos de América del Sur que todavía no han sido adecuadamente explotados desde el punto de vista paleontológico. De manera que podemos considerar que esta hipótesis tiene un grado de verosimilitud menor que la anterior, o que se trata de una hipótesis parcialmente convalidada. Lo mismo puede argumentarse con respecto a los niveles anteriores de convalidación de las hipótesis. Habrá así conjeturas más o menos verosímiles, hipótesis empíricas con distinto grado de contrastación e hipótesis plausibles con mayor o menor correspondencia con teorías generales que las incluyen. Se podrá argumentar que estamos en presencia de un *continuum* de profundidad epistémica de las hipótesis, argumento este que aceptamos de buen grado, pero que no excluye la oportunidad de contar con una escala evaluativa que nos permita sopesar el valor relativo de las distintas hipótesis que intervienen en la teoría, aunque más no sea que para alertar sobre las pretensiones de certeza que matizan la actitud de muchos defensores enconados de las hipótesis biogeográficas de su preferencia. En consecuencia, utilizaremos la tipología analizada para evaluar los distintos enunciados que intervienen en nuestra teoría, conforme con la siguiente escala y sus símbolos abreviados: 1º) Conjeturas (CN); 2º) Hipótesis empíricas (HE); 3º) Hipótesis plausibles (HP); 4º) Hipótesis parcialmente convalidadas (HPC), y 5º) Hipótesis altamente convalidadas (HAC).

3.3. Niveles hipotéticos

Las hipótesis que constituyen la teoría no solo podrán diferenciarse por su distinto grado de contrastación, sino que también lo serán por su grado de generalidad dentro de un sistema vinculado por relaciones deductivas. El ordenamiento final de las hipótesis de una teoría implica la reconstrucción lógica o formalización de la misma, *desideratum* que representa una etapa de afinamiento teórico raramente alcanzado por los sistemas hipotéticos de las ciencias naturales.

Pero se necesita cierto grado de ordenamiento de las hipótesis de la teoría para que la misma satisfaga los requerimientos mínimos de sistematicidad y constituya algo más que un conjunto de generalizaciones y conceptos des-coordinados. Al mismo tiempo, este ordenamiento nos permitirá apreciar las relaciones de deductibilidad que existen entre las mismas y ejemplificar los principios de contrastabilidad empírica y de fundamentación teórica que tratamos en el párrafo anterior. Bastará para nuestra finalidad actual disponer a las hipótesis en una pirámide de niveles (Woodger, 1952), en cuyo ápice colocaremos a las hipótesis de nivel más alto (de mayor generalidad) a las que llamaremos premisas iniciales o postulados (Bunge, 1967) y simbolizaremos por H-I. De estas hipótesis derivan deductivamente hipótesis de nivel intermedio (H-II) que dan cuenta de conjuntos de hechos o acontecimientos de menor generalidad. Estas, a su vez, relacionan entre sí a hipótesis de bajo nivel (H-III) que se fundamentan teóricamente en las H-II, y que se refieren a hechos y acontecimientos particulares que constituyen la casuística básica de la teoría, expresada en fórmulas o enunciados observacionales. Para ejemplificar este ordenamiento consideremos a los siguientes enunciados:

a) La fauna de mamíferos de América del Sur se constituyó mediante el desarrollo evolutivo de taxones autóctonos y de taxones alóctonos irruptores.

b) Durante el Cenozoico, diversos grupos de mamíferos alóctonos se incorporaron a la fauna sudamericana luego de un proceso de dispersión y de colonización.

c) Los roedores caviomorfos constituyen un grupo alóctono incorporado a la fauna sudamericana durante o antes del Oligoceno.

d1) Se han encontrado caviomorfos fósiles en depósitos sudamericanos del Oligoceno.

d2) No se han encontrado antecesores potenciales de los caviomorfos en estratos pre-oligocenos de América del Sur.

Está claro que los enunciados d1) y d2) no constituyen una hipótesis, pues no generalizan ni explican, sino que solo describen situaciones fácticas. Se trata entonces de protocolos observacionales, formulaciones descriptivas surgidas de la observación. Pero c) sí es una hipótesis que se apoya empíricamente en los enunciados observacionales d1) y d2) y que encuentra su fundamento teórico en b) (se deriva deductivamente de b). El enunciado c) es una H-III que da cuenta de un acontecimiento particular de la cenogénesis de los

mamíferos sudamericanos. En cuanto a b), se trata de una hipótesis de mayor nivel inmediato (H-II), pues da cuenta no solo de lo acaecido con los roedores caviomorfos, sino con todos los taxones que están en su mismo caso. Esta hipótesis se contrasta fácticamente con todos esos casos y, a su vez, está fundamentada en (y es deducible de) a). Este último enunciado constituye una hipótesis de nivel muy general que da cuenta de todos los taxones que contribuyeron a la constitución de la fauna sudamericana y, como para el problema planteado, no es concebible una hipótesis de mayor generalidad, puede considerarse como H-I, una premisa inicial de la teoría.

Pero volviendo al enunciado c), es interesante advertir que el mismo no se deriva necesariamente de los enunciados protocolares d1) y d2). Podría ser que d2) solo indicase un defecto del registro fósil. La verosimilitud de c) está reforzada por su deductibilidad de b), que es una hipótesis más general fortalecida por varios otros conjuntos de hechos que confirman que muchos grupos de mamíferos sudamericanos son alóctonos. Al mismo tiempo c) está también fortalecida por una hipótesis sistemática auxiliar, que postula que los caviomorfos son parientes cercanos de los fiomorfos africanos, y que sugiere que estos dos grupos son vicariantes y deben haber tenido un antecesor común extrasudamericano (*vide infra*: 4.1.4.1.).

Por cierto que las hipótesis de la teoría pueden ordenarse en un mayor número de niveles, y el ejemplo también nos advierte del papel de las hipótesis auxiliares que no pertenecen necesariamente a la misma teoría, pero que contribuyen al proceso de contrastación de la misma. Pero este esquema será suficiente para nuestro intento de presentar una teoría preliminarmente sistematizada.

3.4. Dilucidación de términos y conceptos teóricos

Los ejemplos proporcionados en el párrafo anterior utilizan un lenguaje teórico, que es distinto del lenguaje coloquial común. Es que el afinamiento de una teoría requiere la construcción de un determinado lenguaje (ver Reig, 1968), a la par que dotar de un significado preciso a términos tomados del lenguaje común. La exigencia semántica de exactitud lingüística (ver 2.1.) prescribe eliminar al máximo la ambigüedad y la vaguedad en los términos que se refieren al metalenguaje de la teoría por lo que se requiere que precisemos el significado de los términos que se utilizan, y que hagamos un intento de dilucidar los conceptos pertinentes.

Abolengo (Ringuelet, 1957, 1961; Reig, 1963): Afinidad entre grupos de organismos o taxones determinada por su comunidad de origen geográfico y su común historia evolutiva durante un período original de su evolución biogeográfica. La afinidad por abolengo es independiente de la actual distribución de los grupos pertinentes. Por ej.: los camélidos y los tapíridos son de abolengo neártico, a pesar de que no existen actualmente en la Región Neártica.

Alóctono: Aplicable al taxón cuyos antecesores se diferenciaron en un área geográfica distinta a la que se considera. Por ej.: la familia Heteromyidae es alóctona de América del Sur. Los taxones alóctonos pueden estar representados en una determinada fauna por taxones de rango inferior que sean autóctonos secundarios (ver bajo este acápite) en dicha fauna. Por ej.: la familia

Cricetidae es alóctona de América del Sur, pero está representada en este continente por la subfamilia Sigmodontinae, que es autóctona secundaria (aparte de la subfamilia Neotominae, que es también alóctona).

Area: Porción de la superficie de la tierra ocupada por una entidad biológica determinada (Cabrera y Willink, 1973). Esta definición es, por cierto, muy general. La entidad biológica puede ser un taxón determinado (una especie, un género, una familia, etc.), y entonces se hablará del área o área de distribución de dicho taxón, representable en un mapa por el conjunto de localidades que ocupa dicho taxón. Pero también el término de área se aplica a entidades biológicas más complejas, como comunidades, biomas, faunas, floras o regiones o subregiones biogeográficas. (Para un tratamiento moderno y original de la areografía, véase Rapoport, 1973).

Area nuclear o área de congruencia ("Arealkerne", Reinig, 1950): Es el área en la que se solapan o se sobreponen las áreas de distribución de distintos taxones. Muchos autores (ver De Lattin, 1957; Müller, 1973) consideran a las áreas nucleares como el fundamento empírico para inferir el emplazamiento de "centros de dispersión".

Autóctono: Aplicable al taxón originado en el área que se considera, en su rango específico (un género originado en tanto género, una familia en tanto familia, etc.). Distinguimos dos niveles de autoctonía: *Autóctonos primarios* son aquellos taxones cuyas taxones ancestrales de su mismo rango o de un rango inmediatamente superior también son autóctonos. Por ej.: los roedores de la familia Echimyidae son autóctonos primarios de América del Sur porque derivan de una cepa de la superfamilia Octodontoidea que se diferenció en este continente. *Autóctonos secundarios* son aquellos taxones originados *in situ* en su propio rango, pero cuyos antecesores inmediatos del mismo rango o de un rango superior son alóctonos. Por ej.: el género *Cyonasua* se puede postular como un taxón autóctono secundario de América del Sur, ya que el registro paleontológico y el cuerpo de teoría disponible indica que se ha originado *in situ* en este continente, pero a partir de un representante de la familia Procyonidae, que es alóctona. Pero la hipótesis de la autoctonía secundaria de *Cyonasua* es una hipótesis plausible con soporte empírico débil, ya que no se ha identificado al antecesor inmediato de *Cyonasua* dentro de los prociónidos. Si se llegase a descubrir otro prociónido exclusivamente sudamericano que reúna los requisitos de ancestralidad de *Cyonasua*, dicha hipótesis debería ser sustituida por una que postula que *Cyonasua* es autóctono primario en América del Sur. Y solo cuando se identifique entre los prociónidos fósiles norteamericanos uno que reúna esos requisitos de ancestralidad, se confirmará fehacientemente que *Cyonasua* es autóctono secundario en América del Sur (pero véase lo adelantado en el párrafo 5.3.2.4. sobre los últimos descubrimientos de O. J. Linares a este respecto).

Biocenosis: Este término, originalmente propuesto por Möbius y perteneciente al contexto específico de la ecología, ha sido objeto de muy diversas interpretaciones. La definición que aquí adoptamos, inspirada en Margalef (1974:388), nos interesa por que interrelaciona el dominio de la ecología con el de la biogeografía. "Una biocenosis es un sistema o subsistema de animales y plantas que se condicionan mutuamente dentro de un ambiente físico determinado que la delimita espacialmente y de cuyas condiciones depende, y que es relativamente independiente de los organismos exteriores a ella."

Biocoro: Ver "Centro de distribución".

Bioma: Unidad biogeográfica diferenciada por el tipo de vegetación y la forma de vida de los animales que la componen, y cuyos límites están establecidos principalmente por el clima. "Los distintos biomas son especificados por la forma de la vegetación o de la forma de vida que los caracteriza; por ej.: bioma de la tundra, bioma del pastizal, bioma de pelecípodos y anélidos, etc." (Kendeigh, 1974:29).

Biota: Conjunto de todas las especies animales y vegetales que se encuentran en una determinada área o región geográfica. La biota está formada por la suma de la flora y la fauna de una determinada región.

Cenocrón (Reig, 1962): Conjunto de taxones inmigrantes que se incorporan a un área determinada sincrónicamente, dentro de límites precisos de tiempo geológico. Halffter (1974) redefinió este término homologándolo con el de horofauna, pero se trata de conceptos distintos. Cenocrón se propuso originalmente para distinguir al proceso de la dispersión y la consiguiente implantación relativamente sincrónica en una fauna de un grupo de organismos irruptores alóctonos. Como el de horofauna, el concepto de cenocrón se refiere no a elementos individuales de una fauna, sino a grupos de dichos elementos, pero en el segundo caso los referentes son grupos de organismos irruptores, de abolengo distinto al de la horofauna a la que se incorporan, cuya dispersión coetánea responde a cierto acontecimiento paleogeográfico que la hace posible, como el establecimiento de una nueva ruta de dispersión. La nueva definición que aquí proponemos ayuda a superar el equívoco.

Cenogénesis: Término introducido por Sukatchev (1958) en el contexto de la fitocenología, para denotar "el desarrollo de las asociaciones a través del tiempo geológico", y adoptado por Reig (1968). En su acepción actual corresponde al "proceso de la integración y del desarrollo histórico de las biotas o de sus componentes (faunas o floras), a lo largo del tiempo geológico". La cenogénesis se refiere a un proceso biogeográfico de integración y desarrollo de faunas y floras, en cuanto proceso evolutivo general y de larga duración. Este proceso incluye el fenómeno del reemplazo de una comunidad por otra, para el que debe restringirse el concepto de sucesión dentro de un enfoque preponderantemente ecológico. El término de cenogénesis se utiliza también, en una acepción totalmente diferente, en el dominio de la morfología evolucionista para denotar el proceso de la adaptación embrionaria (Severtzov, 1939). Yáblokov-Khnzorian (1972) lo aplica en forma adjetivada como "camino cenogénico de la evolución" para denotar un tipo de proceso evolutivo "propio de aquellas poblaciones que conservaron, por lo menos parcialmente, su área original de distribución adaptándose a condiciones ambientales nuevas y cambiando su biotopo en correspondencia" (op. cit.: 162, traducción del presente autor).

Cenogenia (Cénogénie, Reig, 1968). Parte de la biogeografía que estudia la cenogénesis.

Centro de distribución: Región central o zona nuclear del área de distribución de una especie o de un taxón de mayor rango, en el que se optimiza la adaptación de dicho taxón a su ambiente. El centro de distribución se trans-

forma en un refugio en las épocas en que el ambiente cambia desfavorablemente. Este concepto está emparentado con el de *biocoro*, introducido por Tischler (1955) para denotar la zona dentro de una determinada región en la que se concentran los organismos de una determinada especie.

Centro de origen: Área geográfica limitada en la que surgió originalmente un taxón determinado. El centro de origen de un taxón es considerado por diversos autores (cf. Udvardy, 1969:7; Kendeigh, 1974:285) también como el centro a partir del cual se inició la dispersión del respectivo taxón. Müller (1972, 1974), sostiene que ambos conceptos deben distinguirse, ya que no existe necesariamente identidad entre el lugar de origen y el centro de dispersión de los taxones. Por *centro de dispersión* debe entenderse "el lugar desde el cual se produce la difusión geográfica de un determinado taxón". Está claro que el centro de origen siempre representa el punto de partida del cual comenzó el proceso de la dispersión inicial de un taxón, pero a partir de uno de los puntos alcanzados en esa dispersión inicial, puede comenzar un proceso de dispersión masiva que es el responsable de la distribución actual de ese taxón, y para el cual debe restringirse el concepto de centro de dispersión. El concepto de centro de origen es antiguo y forma parte de los conceptos biogeográficos fundamentales de Darwin. Existe una extensa literatura sobre los criterios para determinar el centro de origen de los taxones (Ver por ej.: D. E. Savage, 1958), y el tema ha merecido severos recaudos críticos (Cain, 1943). Recientemente (Croizat, 1973; Croizat, Nelson & Rosen, 1974) Croizat y sus partidarios han sostenido que debe rechazarse el concepto de centro de origen y dispersión como modelos conceptuales de aplicación general en la biogeografía por ser incompatible con el principio de la subdivisión de los taxones y las biotas (vicarianza) en respuesta a los cambios geográficos. Para nosotros es evidente que la dispersión implica fenómenos distintos, entre los cuales la subdivisión geográfica y su consecuencia, la formación de taxones vicarios, se complementan con procesos de desplazamiento y de expansión y retracción areal para los cuales siguen siendo válidos los conceptos de centro de origen y de centro de dispersión.

Colonización: Fenómeno de la implantación y el establecimiento de un taxón alóctono en el área del desarrollo evolutivo de una fauna, o de una flora, luego de su dispersión hacia dicha área. La colonización es así una consecuencia de la dispersión por desplazamiento irruptivo, pero solo se aplica a aquellos acontecimientos de dispersión que son exitosos en cuanto a la integración del taxón irruptor en la correspondiente comunidad en evolución. Colonización es el término biogeográfico correspondiente a la écesis en la sucesión. *Ecesis* fue propuesto originalmente por F. E. Clemens (1916) dentro del contexto de su teoría de la sucesión, pero fue extendido en su denotación por Kendeigh (1974) para referirse al fenómeno de la implantación de nuevos organismos en un área geográfica determinada. Preferimos seguir utilizando el término "colonización" en el contexto biogeográfico.

Dispersión: Cambio en la distribución espacial de las poblaciones o taxones originado ya sea 1) en un desplazamiento del área de distribución; 2) en la retracción o expansión de dicha área con respecto al centro de distribución (*biocoro*), o 3) en la separación geográfica de un área originalmente continua. Esta definición, inspirada parcialmente en Schwerdtfeger (1968), da cuenta del carácter múltiple de los procesos dispersivos, y permite advertir la unilateralidad de la crítica de Croizat al concepto de centro de origen. La dispersión

por desplazamiento del área implica necesariamente la existencia de un punto de partida, que es el centro de dispersión y que puede o no ser coincidente con el centro de origen. En el caso de la dispersión por retracción o expansión areal a partir del centro de distribución, se engloban, en una aproximación microevolutiva, los cambios en la distribución de las poblaciones por fluctuaciones en la abundancia y, en una aproximación macroevolutiva, los cambios que se operan en la distribución de las especies o conjuntos de especies como consecuencia de los cambios climáticos. Es solo en este caso que tiene sentido la homologación que propone De Lattin (1957) entre centros de dispersión y refugios. El tercer caso es el único en que tiene aplicación la crítica de Croizat, Nelson & Rosen (1974) al concepto de centro de origen, y es el que determina el fenómeno de la vicarianza.

Ecesis: Ver Colonización.

Elemento: Grupo de taxones que, en el proceso de la cenogénesis, se distinguen como una unidad discreta, ya sea por su comunidad de origen o historia geográfico-evolutiva (*abolengo*), como por su pertenencia a un determinado cenocrón, o por su carácter autóctono o alóctono. Dunn (1931) utiliza este término solo para referirse a grupos que comparten comunidad de origen y evolución geográfica, que es lo que nosotros denominamos "estirpe".

Endémico: Grupo de organismos (taxón) que se encuentra exclusivamente en una determinada área. Los taxones endémicos lo son por ser autóctonos y no haberse dispersado, o por pertenecer a un grupo alóctono extinguido en su área de origen.

Estirpe: Adoptamos este término introducido por Ringuelet (1961) para denotar a un grupo de organismos determinado que constituyen un elemento discreto de una fauna por su comunidad de origen y de historia geográfico-evolutiva (*abolengo*). El concepto de "estirpe" corresponde a lo que Savage denomina "historical source units" (J. M. Savage, 1973), o "historical components" (J. M. Savage, 1974).

Fauna: Conjunto de las especies de un taxón animal de rango superior o de todos los taxones animales que existen en una región determinada y en una determinada época geológica, como resultado de la cenogénesis y de las condiciones ecológicas. Se habla así de la fauna de mamíferos actuales de América del Sur, o de la fauna de cinodontes del Triásico de Argentina. Las faunas se constituyen a lo largo de la cenogénesis por la filocenogénesis, la implantación de cenocrones y las sucesivas colonizaciones que determinan la transformación de las horofaunas.

Filocenogénesis: Término propuesto por Sukachev (1958) para denotar el proceso de la radiación y evolución *in situ* de grupos de organismos autóctonos dentro del proceso general de la cenogénesis. Corresponde a lo que Cain denominó (1944) "evolución de los troncos filéticos".

Horofauna (Smith, 1949): Utilizamos una modificación de la redefinición de este término propuesta por Halffter (1974): "El conjunto de las especies de un grupo determinado o de todos los grupos de animales que coexisten y se diversifican en un área determinada durante un lapso prolongado del tiempo

geológico y que, por esta razón, representan una unidad biogeográfica perdurable". Como aquí lo entendemos, una horofauna constituye una etapa en el proceso de la cenogénesis, de la misma manera que un *sere* constituye una etapa en el proceso de la sucesión. Una horofauna es sustituida por otra por modificaciones drásticas de las condiciones paleogeográficas que determinan la constitución de nuevas unidades espaciales de evolución biótica y la subdivisión de las biotas, o por fenómenos de irrupción masiva de elementos alóctonos (implantación de cenocrones).

Patrón de distribución ("Track" en la terminología de Croizat, 1958): Utilizamos aquí este término como ha sido aplicado recientemente por J. M. Savage (1973) y por Halffter (1974), pero precisando su definición conforme con el concepto de 'generalized track' recientemente dilucidado por Croizat, Nelson & Rosen (1974). Un patrón de distribución "es la forma coincidente que adoptan las áreas de distribución de un conjunto de taxones (grupos monofiléticos) como consecuencia de su historia biogeográfica común". La distribución actual, o en cualquier otro momento del tiempo geológico, de los taxones involucrados puede estar repartida en distintas faunas (en distintas biotas) por la subdivisión (vicarianza) de las biotas ancestrales. En este sentido, los patrones de distribución permiten estimar la composición y la distribución de las faunas ancestrales (Croizat, Nelson & Rosen, 1974: 265).

Vicarianza: Proceso de la subdivisión y ulterior diversificación de un taxón (grupo monofilético) por el advenimiento de una barrera producida por cambios geográficos. Se trata aquí de una acepción biogeográfica de este término, similar a la utilizada por Croizat, Nelson & Rosen (op. cit.). El término se aplica también al fenómeno de la similitud ecológica entre taxones geográficamente separados, independientemente de su afinidad patristica, y para la distinción ecológica entre taxones (especies) que habitan una misma región, y estos casos son solo algunas de las múltiples acepciones que ha adquirido en el uso biológico (ver Udvardy, 1969: 265). Lo restringimos aquí a la definición anotada. Un resultado de la vicarianza es la existencia de taxones vicarios o vicariantes, es decir, grupos de organismos emparentados por su origen, pero que están distribuidos en regiones separadas de un mismo continente, o en distintos continentes. P. ej., los disiúridos australianos y los didélfidos sudamericanos son grupos vicariantes.

3. 5. Diseño analítico

Las características y la composición de una determinada biota en un momento dado del tiempo geológico son el resultado de la interacción compleja entre distintos factores que han intervenido en el proceso de su cenogénesis. El marco general subyacente a los procesos biológicos acaecidos a lo largo de la cenogénesis es el entorno paleogeográfico y paleoclimático. Los cambios paleogeográficos son los principales responsables de la determinación de la accesibilidad o del aislamiento, absoluto o relativo, del área geográfica de la biota, y los cambios fisiográficos acaecidos a lo largo del tiempo geológico determinan también los patrones de vicarianza interbióticos o intrabióticos. Estos mismos cambios, en conjunto con los cambios paleoclimáticos, determinan las grandes unidades de vegetación, los biomas, fundamento ecológico en el que se implantan las sucesiones consecutivas que intervienen en la maduración de las biotas. Esta se va determinando por la historia evolutiva de los distintos linajes que se van diversificando a través de la interacción de los troncos filéticos previamente existentes, con los taxones colonizadores,

interacción que se registra en la forma de sucesivas cladogénesis, extinciones parciales o masivas e implantaciones exitosas de nuevos linajes. En su conjunto, el proceso de la cenogénesis es la manifestación de una creciente madurez y complejidad ecológica, y representa un equivalente, para la gran dimensión temporal y espacial de la historia de una biota continental o de una gran región biogeográfica, al proceso de la sucesión ecológica en los límites de tiempo y de espacio más restringidos de una comunidad específica.

El análisis cenogenético, si pudiese ser completo, debería incluir el estudio de cada uno de los factores intervinientes en ese proceso de macroevolución global. Tal propósito resulta por ahora un *desideratum* que debe quedar postergado para un futuro en el que los caudales de información y de teoría estén mucho más enriquecidos, por lo que, sin perder la perspectiva del carácter y de la complejidad del tema a explicar, debemos restringirnos a dilucidar aspectos parciales del mismo.

Desde ya el tema de la fauna de mamíferos de una determinada biota nos delimita. Y lo poco que se sabe sobre la evolución de los biomas y los climas pasados en los que se desarrolló la historia de esa fauna, nos exige de tratar aquí esos aspectos y nos obliga a conformarnos con explicaciones de "caja negra". Las mismas tratarán de dar cuenta de lo acaecido, pero los mecanismos responsables de esos acontecimientos seguirán siendo un secreto guardado en la caja de nuestra metáfora hasta que el enriquecimiento ulterior de los conocimientos paleoecológicos y evolutivos permitan sustituir esta teoría por otra de mayor profundidad explicativa. Y lo que aconteció en el desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur es una historia de linajes autóctonos y alóctonos, de diferentes estirpes que se interrelacionan en complementación o competencia para integrarse en faunas sucesivas hasta llegar a la del presente, en la que el hombre aparece como principal protagonista, detentor de la mayor biomasa mamífera y primordial innovador ecológico. Pero nuestra historia se detendrá antes de que la especie humana haya alcanzado su señorío actual sobre el continente sudamericano. Y esta historia requiere, para ser reconstruida fehacientemente, recursos analíticos que nos permitan dilucidar los procesos faunísticos que intervinieron en ella.

El análisis de los procesos intervinientes en el desarrollo histórico de las faunas ha sido tratado por Simpson (1950, 1953), Mayr (1965) y Reig (1968). Para nuestro propósito actual, una descripción de los acontecimientos que tuvieron lugar en esa historia debe partir de la siguiente discriminación analítica:

1. Dilucidación de los linajes intervinientes.
 - 1.1. Inventario de los taxones intervinientes.
 - 1.2. Dilucidación de las relaciones de parentesco de los taxones intervinientes.
 - 1.3. Inventario del registro fósil de los taxones intervinientes.
2. Discriminación de los elementos intervinientes.
 - 2.1. Diferenciación de las estirpes intervinientes.
 - 2.2. Determinación de las colonizaciones.
 - 2.3. Determinación del origen geográfico de los linajes colonizadores.
 - 2.4. Determinación de las épocas de implantación de los linajes colonizadores.
 - 2.5. Determinación de los cenocrones.

3. Determinación de los grandes patrones de cambio en la composición de las faunas sucesivas.

3.1. Delimitación de las horofaunas.

Seguiremos este diseño analítico para exponer nuestra teoría. No insistiremos en el texto en la fundamentación del marco de referencia paleogeográfico general de esta historia, la que ha sido objeto de adecuados trabajos modernos de síntesis y discusión (Ver, por ej., Tedford, 1974; Valencio et al., 1971).

IV. DILUCIDACION DE LOS LINAJES INTERVINIENTES

Nuestra consideración no se extiende a los mamíferos marinos que pueblan las costas y la plataforma continental de América del Sur, pues ellos son habitantes primordiales de los océanos, y no forman parte de la biota continental sudamericana propiamente dicha. Esto excluye de nuestro análisis a los distintos representantes del orden de los Cetacea (delfines, ballenas y cachalotes) y a los grupos marinos del orden Carnívora (Phocidae, Otariidae, Odobenidae) que hasta hace poco se agrupaban en el suborden Pinnipedia. Tampoco consideraremos aquí a grupos secundariamente dulceacuícolas que habitan los grandes ríos sudamericanos, como los Platanistidae (= Iniidae), entre los delfines.

4.1. Inventario de los taxones intervinientes

Si no tenemos en cuenta las familias representadas por especies introducidas por el hombre, la fauna de mamíferos continentales vivientes de América del Sur comprende 47 familias (Tabla 6). Pero el total de las familias que han intervenido en la historia de las faunas sudamericanas de mamíferos desde el Cretácico superior hasta el Reciente, asciende a 91 familias, pues el registro fósil ilustra la existencia de 44 familias sudamericanas extinguidas (Tabla 1, Tabla 6).

En lo que sigue nos limitaremos a caracterizar brevemente a cada uno de esos linajes. El lector podrá encontrar en Simpson (1950, 1969), Thaenius (1964), Patterson y Pascual (1968 b, 1972) y en Hershkovitz (1969 b, 1972) ilustraciones de representantes de la mayoría de estos taxones.

1. **Didelphidae.** (Zarigüeyas o rabipelados, achocayas, cuicas, etc.). Familia de marsupiales de tamaño pequeño a mediano, principalmente arborícolas, pero también terrícolas y ocasionalmente semiacuáticos. Insectívoros, frugívoros, omnívoros o carnívoros de presas pequeñas. Muy probablemente autóctonos de América del Sur, están representados por 13 géneros vivientes y por alrededor de 20 géneros fósiles en este continente, agrupables en su mayoría en dos subfamilias: Didelphinae (*Didelphis*, *Marmosa*, *Monodelphis*, *Lutreolina*, etc) y Caluromyinae (*Caluromys*, *Glironia*, *Caluromysiops*), conocidas desde el Paleoceno y el Oligoceno, respectivamente. Otra subfamilia extinguida. Peradectinae, tiene un representante sudamericano en el Cretácico superior (*vide infra*: 4.2.1.).

2. **Caroloameghiniidae.** Familia monotípica de pequeños marsupiales extinguidos parecidos a los didélfidos (y a veces considerados como una mera subfamilia de éstos), de dentición bunodonte y alimentación presumiblemente omnívora. El único género conocido (*Caroloameghinia*) es exclusivo del Eoceno de Patagonia.

- 3.† **Pediomyidae**. Familia de marsupiales didelfoideos extinguidos, de tamaño pequeño a mediano, presumiblemente insectívoros. Considerados hasta hace poco exclusivos de América del Norte, su presencia probable en el Cretácico superior de Perú ha sido señalada recientemente (Sigé, 1972; ver también Crochet, 1978).
4. **Microbiotheriidae**. (Monitos del monte). Familia de pequeños marsupiales arborícolas insectívoros, autóctonos y endémicos de América del Sur. Representada en la actualidad solo por *Dromiciops*, de la selva templada de *Notofagus*, se los conoce como fósiles desde el Eoceno (*Coöna*) y son abundantes en el Mioceno (*Microbiotherium*). Durante un tiempo se los consideró como una subfamilia de los Didelphidae (vide infra: 4.2.1.).
- 5.† **Sparassocynidae**. Familia de marsupiales didelfoideos extinguidos de tamaño mediano a pequeño, con dentición carnívora especializada y peculiaridades muy distintivas en la región auditiva, convergentes con dasiúridos australianos como *Dasyrcus* y *Dasyuroides*. Considerados previamente como una subfamilia de Didelphidae (Reig y Simpson, 1972), se los conoce a través de un solo género, *Sparassocynus*, encontrado en el Mioceno y el Plioceno de Argentina.
- 6.† **Borhyaenidae**. Familia de marsupiales extinguidos autóctonos y endémicos de América del Sur. Comprende alrededor de 25 géneros que se distribuyen desde el Paleoceno hasta el Plioceno superior, entre los que se cuentan omnívoros o carnívoros de tamaño pequeño a mediano (Hathlyacyninae: *Cladosictis*, *Chasicostylus*, *Notocynus*), grandes omnívoros terrestres (algunos Prothylacininae: *Stylocynus*) y grandes carnívoros terrestres (Proborhyaeninae: *Arminiheringia*, Borhyaeninae: *Borhyaena*, *Pharsophorus*, etc., algunos Prothylacyninae: *Lycopsis*). (Ver Marshall, 1978).
- 7.† **Thylacosmilidae**. Marsupiales extinguidos autóctonos y endémicos de América del Sur, comprenden 3 ó 4 géneros de tamaño moderadamente grande de depredadores especializados, con caninos en forma de sable, convergentes con los macairodontinos. Exclusivos del Mioceno y Plioceno de Argentina, su status como familia plena fue propuesto recientemente por Marshall (1976).
8. **Coenolestidae**. (Ratones runchos). Familia de pequeños marsupiales insectívoros, de aspecto ratonil, autóctonos y endémicos de América del Sur. Representados en la fauna viviente por dos géneros, *Coenolestes* y *Rhyncholestes*, de los páramos y selvas andinas, que pertenecen a la subfamilia Coenolestinae, conocida desde el Oligoceno superior (*Stilotherium*, *Pseudohalmarhipus*, *Pliolestes*). En el Oligoceno y Mioceno existieron otras dos subfamilias de tamaño algo mayor y denticiones especializadas: Palaeotheninae y Abderitinae. (Marshall y Pascual, 1977).
- 9.† **Polydolopidae**. Familia de marsupiales extinguidos, autóctonos y endémicos de América del Sur, del Paleoceno y Eoceno. Con dentición especializada de tipo rodentiforme, convergen con los Burramyidae de Australia. Se conocen unos seis géneros (*Polydolops*, *Epidolops*, *Prepidolops*, etc.), restringidos a Argentina y al centro-este del Brasil. (Ver Pascual, 1979).

- 10.† **Bonapartheriidae**. Familia monotípica de marsupiales extinguidos del Eoceno inferior del Norte de Argentina (*Bonapartherium*). Animales del tamaño de una zarigüeya, de dentición bunodonte, emparentados con los Polydolopidae. (Ver Pascual, 1980).
- 11.† **Microtragulidae** (= Argyrolagidae). Familia de mamíferos extinguidos del tamaño de una ardilla, de afinidades inciertas (considerados generalmente como marsupiales). Se conocen solo desde el Mioceno superior al Pleistoceno inferior de Argentina y Bolivia. Eran muy especializados en su locomoción (saltadores o ricochetes, como los canguros) y en su dentición, de tipo vegetariano y similar a la de los lagomorfos. (Ver Simpson, 1971).
- 12.† **Crocebiidae**. Familia de pequeños mamíferos, exclusivos del Oligoceno de Argentina. Pobrementemente conocidos, tienen cráneo y dentición especializados, de tipo rodentiforme. Sus afinidades son inciertas, aunque se los ha descrito, sin fundamento convincente, como marsupiales. (Ver Simpson, 1970).
- 13.† **Necrolestidae**. Familia de mamíferos extinguidos del Mioceno inferior de Argentina. De relaciones dudosas, parecen haber sido cavadores y omnívoros, del tamaño de una mulita o cachicamo (*Dasypus*). Se los ha considerado, sin mucho fundamento, como relacionados con los Chrysochloridae africanos y con los marsupiales.
14. **Dasypodidae** (Peludos, mulitas, cupas, cachicamos, armadillos). Familia de mamíferos xenartros (Cingulata), autóctonos de América del Sur, acorazados, de tamaño mediano a moderadamente grande, insectívoros, omnívoros o necrófagos, de hábitos terrestres y cavadores. Representados en la actualidad por unos nueve géneros agrupados en tres subfamilias: Euphractinae (*Chaetophractus*, *Euphractus*, *Zaedyus*, etc.), *Dasypodinae* (*Dasypus*, *Cabassous*, *Priodontes*, etc.) y Chlamyphorinae (*Chlamyphorus*, *Burmeisteria*). Cada una de estas subfamilias está representada por varios géneros fósiles (*Chorobates*, *Eutatus*, etc.), uno de los cuales se remonta al Paleoceno (*Utaetus*). Existió, además, una subfamilia totalmente extinguida, del Eoceno al Mioceno inferior, los Stegotheriinae (*Astegotherium*, *Stegotherium*, etc.), y otra que agrupó a animales de tamaño bastante grande, los Pampatheriinae, que se extendió desde el Oligoceno hasta el Pleistoceno (*Pampatherium*, *Kraglievichia*), y alguno de cuyos representantes invadieron América del Norte.
- 15.† **Peltephilidae**. Grupo de mamíferos xenartros (Cingulata) extinguidos, endémicos de América del Sur, similares a los dasipódidos. Se diferenciaban de ellos por poseer una dentición peculiar y cuernos en el escudo cefálico. Son exclusivos del Oligoceno y Mioceno de Patagonia y Bolivia. (*Peltephilus*, *Peltocoelus*, etc.).
- 16.† **Glyptodontidae** (Glyptodontes). Gran familia de mamíferos xenartros extinguidos (Cingulata), autóctonos de América del Sur, de tamaño mediano a grande, acorazados con una caparazón ósea espesa y rígida, y con dentición especializada para la dieta herbívora. Desempeñaron el papel de grandes herbívoros terrestres durante todo el Cenozoico sudamericano, e in-

vadieron América Central y del Norte en el Pleistoceno (*Brachyostracon*). Se han descripto más de 35 géneros, agrupados en cuatro subfamilias: Propalaeohoplophorinae (gliptodontes primitivos del Eoceno superior al Mioceno medio: *Glyptatelus*, *Asterostemma*, etc.), Sclerocalyptinae (gliptodontes de tamaño mediano, del Mioceno medio al Pleistoceno superior, con estuche caudal faliforme: *Sclerocalyptus*, *Neuryurus*, *Lomaphorus*, etc.), Doedicurinae (grandes gliptodontes del Mioceno superior al Pleistoceno superior, con estuche caudal distalmente ensanchado y con clavos: *Doedicurus*, *Panochtus*, etc.), y Glyptodontinae (gliptodontes medianos a grandes, del Plioceno y del Pleistoceno, con estuche caudal formado por varias piezas imbricadas: *Glyptodon*, *Paraglyptodon*, etc.).

17.† **Palaeopeltidae**. Familia poco conocida de mamíferos xenartros acorazados, de tamaño mediano, exclusivos del Eoceno superior y del Oligoceno de Patagonia (*Palaeopeltis*, *Pseudorophodon* ?).

18.† **Megalonychidae**. Familia de mamíferos xenartros (Tardigrada) autóctonos de América del Sur, que comprende a grandes y medianos herbívoros terrestres, con los molariformes anteriores caniniformes o incisiviformes. Comprende varios géneros que van desde el Mioceno al Pleistoceno de América del Sur, y un conjunto de géneros que se constituyeron en América del Norte y en Las Antillas, donde están representados en depósitos del Mioceno superior, el Plioceno y el Pleistoceno. Los géneros sudamericanos se agrupan en tres subfamilias: *Ortotheriinae* (*Ortotherium*, *Pliomorphus*), *Megalonychinae* (*Megalonychops*, *Valgipes*) y *Ocnopodinae* (*Ocnopus*).

19.† **Megatheriidae** (Megaterios, notroterios). Familia de grandes mamíferos xenartros (Tardigrada) extinguidos, autóctonos de América del Sur. Animales pesados, herbívoros y terrestres, desempeñaron, desde el Mioceno hasta fines del Pleistoceno, pero principalmente durante este último, el papel de grandes herbívoros ramoneadores y probablemente folívoros. Las formas más generalizadas se agrupan en la subfamilia *Nothrotheriinae* (*Nothrotherium*, *Hapalops*, *Nothropus*), que invadió América del Norte durante el Pleistoceno, y que se conoce desde el Oligoceno. Las formas más primitivas de los notroterinos pudieron haber sido arborícolas. Otra subfamilia del Mioceno inferior, *Planopsinae* (*Planops*), parece vincular a los anteriores con la tercera subfamilia reconocida, los *Megatheriinae* (*Megatherium*, *Eremotherium*, *Megathericulus*, etc.), que agrupa a 7 u 8 géneros de gran tamaño, conocidos desde el Mioceno hasta el Pleistoceno más superior.

20.† **Mylodontidae** (Milodontes, lestodontes). Familia de grandes mamíferos xenartros (Tardigrada) extinguidos, autóctonos de América del Sur. Están emparentados con los megaloníquidos y los megatéridos. Fueron bestias robustas, cuadrúpedas y herbívoras, con dientes caniniformes bien desarrollados. Se reconocen más de doce géneros. Los más primitivos, del Mioceno inferior, se agrupan en la subfamilia *Nematheriinae* (*Nematherium*, *Analcitherium*, etc.). Otras tres subfamilias se diferencian a partir del Mioceno medio y superior: *Scelidotheriinae* (*Neonematherium*, *Scelidotherrium*); *Mylodontinae* (*Glossotherium*, *Lestodon*, *Oreomyodon*, etc.), y *Octomyodontinae* (*Octomyodon*). (Ver Scillato Yané, 1977).

21.† **Orophodontidae**. Familia de mamíferos xenartros (Tardigrada) extinguidos

exclusivos del Oligoceno y del Mioceno de América del Sur. Están emparentados con los milodóntidos, con los que compartían muchas semejanzas. Se los conoce fragmentariamente a través de tres géneros, *Orophodon*, *Octodontotherium* y *Chubutherium*, que pueden asignarse a tres subfamilias monotípicas. (Ver Hoffstetter, 1956, 1969; Scillato Yané, 1977).

22.† **Entelopsidae**. Familia poco conocida de mamíferos xenartros (Tardigrada), exclusivos del Mioceno de Patagonia, de tamaño mediano y de hábitos herbívoros. Se conoce un solo género: *Entelops* (ver Pascual, 1960).

23. **Bradypodidae**. (Perezas de tres dedos). Familia monotípica de mamíferos xenartros (Tardigrada) de tamaño mediano, folívoros y arborícolas estrictos. Se conoce un solo género viviente (*Bradypus*) endémico de Neotropica, y no se han encontrado representantes extinguidos. Se los considera derivados de los megatéridos notroterinos.

24. **Choloepodidae**. (Perezas de dos dedos). Familia monotípica de mamíferos xenartros (Tardigrada), muy similares a los bradipódidos, con los que se los agrupaba hasta hace poco. Se conoce un solo género viviente (*Choloepus*) y no se han encontrado como fósiles. Su distinción como una familia independiente ha sido sugerida por Patterson (1967) y propuesta formalmente por Hoffstetter (1969), en razón de vinculación filogenética con los megaloníquidos ortoterinos.

25. **Myrmecophagidae**. (Tamandúas, osos hormigueros). Familia de mamíferos xenartros (Vermilingua) de tamaño mediano a moderadamente grande, terrícolas y semiarborícolas, de hábitos alimentarios especializados para comer termitas y hormigas. Autóctonos de América del Sur, están representados en la actualidad por dos géneros, *Myrmecophaga* y *Tamandua*, y se los conoce en el Mioceno y en el Plioceno a través de otros dos o tres géneros extinguidos (*Protamandua*, *Neotamandua*, *Nuñezia*).

26. **Cyclopidae**. (Ositos meleros). Familia monotípica de mamíferos xenartros (Vermilingua) del tamaño de una ardilla, estrictamente arborícolas, insectívoros y melívoros. Representados en la actualidad por un único género (*Cyclopes*) endémico de Neotrópica, se conoce otro género fósil en el Mioceno superior de Argentina (*Palaeomyrmidon*). Considerados hasta hace poco dentro de los Myrmecophagidae, Hirschfeld (1976) dio razones convincentes para considerarlos una familia independiente, aunque relacionada con los anteriores.

27. **Leporidae**. (Liebres, conejos). Familia de mamíferos (Lagomorpha) terrestres, herbívoros, corredores, de tamaño mediano. Grupo alóctono en América del Sur, donde está solo representado por el género *Sylvilagus*, aparte de la liebre europea (*Lepus*) y del conejo europeo (*Oryctolagus*), introducidos por el hombre.

28. **Soricidae**. (Musarañas). Mamíferos terrestres insectívoros, muy pequeños y de hábitos crípticos. Grupo cosmopolita, en América del Sur está limitado a un solo género (*Cryptotis*), de distribución marginal en el norte del continente.

29. **Canidae.** (Zorros, lobos, perros). Mamíferos terrestres carnívoros a omnívoros, de tamaño mediano a moderadamente grande. Grupo cosmopolita, está representado en América del Sur solo desde el Pleistoceno (época en la que vivieron grandes lobos extinguidos, como *Protocyon*, *Theriodictis*, *Aenocyon*), en la fauna actual por un conjunto de géneros relativamente primitivos (*Dusicyon*, *Cerdocyon*, *Chrysocyon*, *Lycalopex*, *Atelocynus*, *Speothos*) y endémicos, y por el género norteamericano *Urocyon*, de distribución marginal en el norte del continente.
30. **Ursidae.** (Osos propiamente dichos). Mamíferos terrestres de omnívoros a carnívoros, de tamaño moderadamente grande a grande. Grupo cosmopolita y alóctono para América del Sur, donde está representado en la fauna actual por el oso de anteojos (*Tremarctus*), y tuvo representantes extinguidos en el Pleistoceno, de gran tamaño (*Arctotherium*, *Arctodus*).
31. **Procyonidae.** (Coatíes, mapaches, cuchi-cuchis). Familia de mamíferos terrestres o arborícolas, de tamaño mediano. Grupo cosmopolita, alóctono en América del Sur, donde están representados por una sola subfamilia viviente, los Procyoninae (*Procyon*, *Nasua*, *Nasuella*, *Potos*, *Bassaricyon*). En el Mioceno y Plioceno sudamericanos vivieron dos géneros endémicos, *Cyonasua* y *Chapalmalania*, el último de los cuales alcanzó gran tamaño y aspecto ursiforme.
32. **Mephitidae** (Zorrinos, mapurites). Mamíferos terrestres de tamaño mediano, terrestres, omnívoros, característicos por su coloración aposemática y su secreción fétida defensiva. Generalmente considerados como una subfamilia de Mustelidae, Linares (1978) demostró que están más relacionados con los prociónidos que con los mustélidos y que merecen status familiar pleno. Alóctonos de América del Sur, están representados por el género *Conepatus* en este continente, con un fósil en el Plioceno superior (Reig, 1952).
33. **Felidae.** (Gatos, tigres, jaguares, ocelotes o cunagueros). Mamíferos estrictamente carnívoros, de tamaño mediano a moderadamente grandes, terrestres o semiarborícolas. Grupo cosmopolita, es alóctono en América del Sur, donde está representado por varios géneros o subgéneros vivientes de la subfamilia Felinae, algunos de los cuales son de amplia distribución panamericana (*Puma*, *Leopardus*, *Jaguaris*) y otros son endémicos (*Noctifelis*, *Herpailurus*, *Lyncailurus*). Los Felinae se han encontrado fósiles en el Pleistoceno, época en que también estuvo representada en América del Sur la subfamilia Machairodontinae (*Smilodon*).
34. **Mustelidae.** (Hurones, lobitos de río, eiras). Mamíferos de tamaño mediano a relativamente pequeño, terrestres, semiarborícolas o semiacuáticos, preponderantemente carnívoros. Grupo cosmopolita, es alóctono de América del Sur, donde están representados por las subfamilias Galictinae, Lutrinae y Mustelinae. Los galictinos, representados por los géneros vivientes *Galictis*, *Lyncodon* y *Eira* y por el fósil *Stipanიცია*, son endémicos, aunque no autóctonos de América del Sur, y se los conoce desde el Pleistoceno inferior (Reig, 1957). *Lutra* y *Pteronura* están entre los lutrinos vivientes, y el primero se conoce desde el Pleistoceno medio. Los mustelinos (*Mus-tela* y *Grammogale*) son invasores más recientes y tienen una distribución más limitada.
35. **Emballonuridae.** (Murciélagos de sacos alares). Familia de murciélagos pequeños, insectívoros, muy primitivos, pantropicales, representada por 10 géneros endémicos de América del Sur y Central.
36. **Noctilionidae.** (Murciélagos pescadores). Murciélagos de tamaño mediano a grande, insectívoros y piscívoros. Solo conocidos por un género (*Noctilio*) exclusivo de América tropical.
37. **Mormoopidae.** (Murciélagos de bigote). Pequeño grupo de murciélagos endémicos y probablemente autóctonos de la Región Neotropical, de tamaño pequeño, insectívoros estrictos, representado por dos géneros (*Mormoops*, *Pteronotus*). Hasta hace poco se los consideraba como una subfamilia (*Chilonycterinae*) de los *Phyllostomatidae*. (Ver Smith, 1972).
38. **Phyllostomatidae.** (Falsos vampiros, vampiros). Gran familia de murciélagos neotropicales endémicos, representada en la fauna viviente por más de treinta géneros, que acusan gran diversidad ecológica y que se distribuyen en las siguientes subfamilias: *Phyllostomatinae*, *Glossophaginae*, *Caroliinae*, *Stenoderminae*, *Phyllonycterinae* y *Desmodontinae* (Jones y Carter, 1976). Los hay insectívoros (varios *Phyllostomatinae*) y hasta carnívoros (*Vampyrus*), nectarívoros y polívoros (*Glossophaginae*), frugívoros (*Stenoderminae* y algunos *Phyllostomatinae*) y hematófagos (*Desmodontinae*). Estos últimos eran hasta hace poco considerados como una familia aparte, pero la información anatómica, cariológica, parasitológica y bioquímica ha sido concluyente para reubicarlos en los filostomátidos (Forman, Baker y Gerber, 1968; Straney et al., 1979). Esta es la única familia de quirópteros representada en el registro fósil terciario de América del Sur (*Notonycteris*, del Mioceno de Colombia, ver Savage, 1951), y varios de sus miembros han sido encontrados como fósiles en depósitos pleistocenos (ver revisión en Smith, 1976).
39. **Natalidae.** (Murciélagos de las cavernas). Pequeño grupo de murciélagos insectívoros de tamaño reducido, primitivos, endémicos de América tropical y de Las Antillas, representado solo por *Natalus* en América del Sur.
40. **Furipteridae.** (Murciélagos ahumados). Pequeña familia monotípica de murciélagos primitivos, insectívoros, endémicos de América tropical.
41. **Thyropteridae.** Familia monotípica de murciélagos neotropicales, representados por el género *Thyroptera*, cuyas especies se distribuyen desde el estado de Sao Paulo, en Brasil, hasta Honduras. Son de aspecto similar a los Natalidae, de los que se distinguen por poseer discos adhesivos en los pies.
42. **Molossidae.** (Murciélagos de cola de ratón). Grupo cosmopolita de murciélagos insectívoros de tamaño mediano a pequeño, representados en América del Sur por un género de amplia distribución (*Tadarida*), por géneros neotropicales endémicos (*Eumops*, *Molossus*, *Molossops*) y por un género endémico de este continente (*Neoplaticonycteris*).

43. **Vespertilionidae**. (Murciélagos de oreja de ratón). Grupo cosmopolita de murciélagos insectívoros, representados en América del Sur por géneros de amplia distribución (*Myotis*, *Eptesicus*), por algunos géneros panamericanos (*Lasiurus*, *Rhogessa*), y por una subfamilia endémica (Tomopeatinae). *Lasiurus* se conoce fósil en el Pleistoceno de Bolivia (Linares, com. pers.).
44. **Callithricidae** (= Hapalidae) (Titíes, saguims). Grupo de monos primitivos (ceboideos o platirinos), arborícolas, principalmente insectívoros, de tamaño relativamente pequeño. Casi exclusivamente endémicos de América del Sur, solo uno de los ocho géneros reconocidos alcanza hasta Costa Rica (*Oedipomidas*). *Callimico*, que presenta caracteres intermedios con la familia siguiente, se ubica a veces en una familia propia, Callimiconidae.
45. **Cebidae**. (Monos frontinos, marimondas, monos aulladores o araguatos, monos arañas, etc.). Grupo de monos ceboideos o platirinos, arborícolas, insectívoros, frugívoros u omnívoros, de tamaño pequeño a mediano, autóctonos secundarios de América del Sur, y endémicos de América Tropical. Se reconocen generalmente 11 géneros vivientes, agrupables en por lo menos dos subfamilias distintas claramente definidas, los Pithecinae (con *Pithecia*, *Chiropotes* y *Cacajao* como miembros típicos) y los Ateolinae (incluyendo típicamente a *Ateles*, *Lagothrix* y *Brachyteles*). Otras subdivisiones subfamiliares parecen menos claras, como los Aotinae (*Aotus*), Callicebinae (*Callicebus*), Alouattinae (*Alouatta*) y los Cebinae (*Cebus*, *Saimiri*). Varios géneros fósiles sudamericanos han sido referidos a una u otra de estas subfamilias (*Homunculus*, *Dolichocebus*, *Stirtonia*, *Neosaimiri*, *Cebupithecia*), o no han merecido asignación subfamiliar (*Branisella*). Recientemente, Hershkovitz (1974) describió un nuevo género, *Tremacebus* del Oligoceno superior, que ubica en una subfamilia propia (ver Thorington, 1975).
46. **Hominidae**. (Hombres). Grupo de primates bípedos y de piel desnuda, de organización social compleja y, por lo menos en el caso de la especie viviente, *Homo sapiens*, dotados de lenguaje articulado y de razonamiento abstracto. Por lo que se puede atestiguar, la única especie viviente se incorporó tardíamente a la fauna sudamericana, quizás en el Pleistoceno terminal.
47. **Sciuridae**. (Ardillas). Grupo de roedores arborícolas, de tamaño mediano a pequeño, principalmente herbívoros. Las ardillas son un elemento secundario y relativamente reciente de la fauna sudamericana, pero existe por lo menos un género de afinidades inciertas (*Sciurillus*) que es endémico de América del Sur. Otros autores reconocen a *Syntheosciurus* y *Guerlinguetus* como géneros endémicos de Neotrópica y atribuyen a la familia mayor antigüedad en el continente.
48. **Heteromyidae**. (Ratones mochileros). Grupo de roedores herbívoros, de tamaño pequeño, autóctono de América del Norte. De distribución marginal en América del Sur, están representados por un solo género (*Heteromys*) con escasa diferenciación y distribución.
49. **Cricetidae**. (Ratones, pericotes, ratas de agua, etc.). Grupo muy diverso de roedores muroideos, generalmente terrícolas, pero también arborícolas, semiacuáticos y subterráneos; de hábitos alimentarios insectívoros, omnívoros

- o herbívoros. En la fauna sudamericana el subgrupo principal lo constituyen los Sigmodontinae, subfamilia autóctona de América del Sur, representada por 48 géneros, de los cuales 43 son endémicos. Estos géneros se distribuyen en varias tribus bien distinguibles: Oryzomyini (*Oryzomys*, *Thomasomys*, *Rhipidomys*, etc.), Akodontini (*Akodon*, *Bolomys*, *Oxymycterus*, etc.), Phyllotini (*Phyllotis*, *Calomys*, *Graomys*, *Reithrodon*, etc.), Sigmodontini (*Sigmodon*, *Holochilus*), Ichthyomyini (*Daptomys*, *Ichthyomys*, etc.), Scapteromyini (*Bibimys*, *Scapteromys*, *Kunsia*) y Wiedomyini (*Wiedomys*), pero existen tres géneros no asignables a ninguna de ellas (*Punomys*, *Zygodontomys*, *Rhagomys*). Se conocen sigmodontinos fósiles en el Plioceno superior y en el Pleistoceno, entre los que se cuentan los géneros extinguidos *Dankomys* y *Cholomys* (Reig, 1978, 1980). La otra subfamilia de cricétidos que habitan América del Sur son los neotominos, representados aquí por tres géneros (*Tylomys*, *Aporodon* y *Reithrodontomys*) alóctonos y de distribución marginal en el extremo noroeste del continente.
50. **Octodontidae**. (Degú, chozchorí, coruros, tuco-tucos). Familia de roedores caviomorfos autóctonos y endémicos de América del Sur, principalmente herbívoros, de tamaño mediano, terrestres o subterráneos. Representados en la actualidad por dos subfamilias, Octodontinae (*Octodon*, *Octodontomys*, *Tympanoctomys*, *Spalacopus*, *Aconaemys*) con varios representantes fósiles del Mioceno y del Plio-Pleistoceno (*Phthoramys*, *Pseudoplateaemys*, *Pithanotomys*), y Ctenomyinae, con el género viviente *Ctenomys* y que también tiene varios representantes extinguidos en el Mioceno, el Plioceno y el Pleistoceno (*Proctenomys*, *Eucoelophorus*, *Actenomys*, etc.).
51. **Echimyidae**. (Casiraguas, ratas espinosas, ratas de las tacuaras). Gran familia de roedores caviomorfos endémicos de América del Sur, pero con distribución marginal en América Central y Las Antillas. Principalmente herbívoros, terrestres, arborícolas o subterráneos, son de tamaño mediano a relativamente grande y están representados en la fauna viviente por unos 13 géneros, a los que se agrupa generalmente en tres subfamilias: Heteropsomyinae (*Proechimys*, *Hoplomys*, *Trichomys*, *Euryzygomatomys*, etc.), de hábitos terrestres o subterráneos; Echimyinae (*Echimyus*, *Isothrix*, *Diplomys*, etc.), de hábitos arborícolas y de tamaño moderado, y Dactylomyinae (*Dactylomys*, *Kannabateomys*, *Thrinacodus*), de mayor tamaño y también arborícolas. Las dos primeras tienen representantes desde el Oligoceno superior. Una subfamilia totalmente extinguida, Adelphomyinae (*Adelphomys*, *Stichomys*, etc.), se conoce desde el Oligoceno inferior hasta el Mioceno superior.
52. **Abrocomidae**. (Boris, ratas chinchillas). Familia monotípica de roedores caviomorfos endémicos de los Andes meridionales, emparentados con los octodóntidos. Parcialmente arborícolas, de tamaño mediano, herbívoros, comprende el género *Abrocoma*, con representantes fósiles del Mioceno superior, Plioceno y Pleistoceno de Argentina.
53. **Chinchillidae**. (Vizcachas, chinchillas). Familia de roedores caviomorfos de tamaño relativamente grande, endémicos de las pampas y de los Andes. Son herbívoros estrictos, terrestres y cavadores y están representados en la fauna viviente por tres géneros: *Lagostomus*, *Lagidium* y *Chinchilla*. El primero se agrupa en la subfamilia Lagostominae, que también tiene representantes extinguidos como *Prolagostomus* del Mioceno inferior y

Lagostomopsis, del Plioceno. La subfamilia Chinchillinae, agrupa a los dos géneros vivientes restantes, cuyos habitats son estrictamente andinos. (Bondesio, Pascual y Vucetich, 1975).

- 54.† **Neoepiblemidae**. Familia extinguida de roedores, emparentada con los chinchillidos, que agrupa a animales herbívoros, de tamaño mediano a bastante grande, en la que se agrupan los géneros Pliocenos *Neoepiblema* y *Dabbenaea* y también dos géneros del Oligoceno y Mioceno inferior anteriormente considerados chinchillidos: *Perimys* y *Scotaeumys* (Bondesio, Pascual y Vucetich, 1975).

55. **Dinomyidae**. (Pacaranas). Familia de roedores caviomorfos endémicos y autóctonos de América del Sur, de tamaño medianamente grande a muy grande, terrestres y herbívoros. Representados en la actualidad por un solo género viviente de la subfamilia Dinomyinae (*Dinomys*), se conocen desde el Oligoceno superior a través de una subfamilia, Potamarchinae, que perdura hasta el Plioceno (*Scleromys*, *Olenopsis*, etc.). Pero el auge de la familia se manifestó a través de otra subfamilia extinguida, los Eumegamyinae que vivió desde el Mioceno medio hasta el Plioceno superior, cuyos representantes adquirieron tamaño gigantesco, siendo los roedores de mayor tamaño que hayan existido (*Phoberomys*, *Eumegamys*, *Telicomys*). (Ver Fields, 1957; Pascual y Díaz de Gamero, 1969).

56. **Capromyidae**. (Coipos o nutrias, hutías). Familia de roedores caviomorfos de tamaño relativamente grande, principalmente herbívoros, acuáticos o terrestres, endémicos de Neotrópica. En la fauna viviente sudamericana están representados solo por la subfamilia Myocastorinae (*Myocastor*), que algunos autores consideran como una familia aparte y otros ubican, sin razones convincentes, en la familia Echimyidae, y que tiene representantes fósiles ciertos desde el Plioceno (*Isomyopotamus*). La otra subfamilia Capromyinae, está limitada actualmente a las Antillas, pero muy probablemente pertenecen a ellas varias formas del Mioceno de Argentina (*Neoreomys*, *Scleromys*), que algunos autores clasifican entre los Dasyproctidae.

57. **Dasyproctidae**. (Agutíes, picures). Grupo de roedores caviomorfos endémicos y autóctonos de Neotrópica, de tamaño mediano, terrestres corredores herbívoros. Se conocen dos géneros vivientes en América del Sur (*Dasyprocta* y *Myoprocta*), pero la asignación de géneros fósiles a esta familia es asunto controversial por los momentos.

58. **Agoutidae** (= Cuniculidae). (Pacas, lapas). Familia de roedores caviomorfos endémicos y autóctonos de Neotrópica, de tamaño relativamente grande, herbívoros a frugívoros, terrestres. Algunos autores consideran que los dos géneros vivientes (*Agouti*, *Stictomys*), representan solo una subfamilia de los Dasyproctidae. No se conocen fósiles pre-pleistocenos.

- 59.† **Eocardiidae**. Grupo de roedores caviomorfos extinguidos del Oligoceno y Mioceno sudamericanos, de tamaño mediano, herbívoros, terrestres, antecesores de los Caviidae. Se distinguen dos subfamilias: Luantinae (*Luantus*) y Eocardiinae (*Chubutomys*, *Eocardia*, etc.).

60. **Caviidae**. (Cuises, cobayos, maras, acures). Familia de roedores caviomorfos endémicos y autóctonos de América del Sur, de tamaño mediano a pequeño, herbívoros, semicavadores o corredores. Representados en la actualidad por seis géneros agrupados en dos subfamilias: Caviinae (*Cavia*, *Galea*, *Microcavia*, *Kerodon*) y Dolichotinae (*Pediolagus*, *Dolichotis*), ambas conocidas desde el Mioceno y con varios géneros extinguidos. Una subfamilia extinguida del Mio-Plioceno, Cardiomyinae, contenía géneros de mayor especialización dentaria (*Cardiomyis*, *Caviodon*).

61. **Hydrochoeridae**. (Carpinchos, capibaras, chigüires). Familia de grandes roedores caviomorfos de gran tamaño, terrestres, semiacuáticos o corredores, típicamente herbívoros pastoreadores, autóctonos de América del Sur. El único género viviente (*Hydrochoerus*) pertenece a la subfamilia Hydrochoerinae, que está representada por géneros fósiles del Plioceno más superior y del Pleistoceno (*Nechoerus*, *Hydrochoeropsis*, etc., el primero de los cuales se expandió hacia América del Norte). Se conocen dos subfamilias extinguidas: Cardiatheriinae, del Mioceno superior y del Plioceno (*Cardiatherium*, *Anchimys*, *Kiyutherium*, etc.), que es ancestral de los anteriores y de la otra subfamilia fósil, Protohydrochoerinae, que agrupa a grandes carpinchos corredores del Plioceno (*Chapalmalania*, *Protohydrochoerus*). (Ver Mones, 1975).

62. **Erethizontidae**. (Puerco espines, coendúes). Grupo de roedores caviomorfos arborícolas y herbívoros, autóctonos de América del Sur, pero también distribuidos actualmente en América Central y del Norte (*Erethizon*). Existen tres géneros vivientes sudamericanos, agrupados en dos subfamilias, Erethizontinae (*Coendou*, *Echinoprocta*) y Chaetomyinae (*Chaetomys*), la primera de las cuales se conoce desde el Oligoceno (*Protosteiomys*, *Steiomys*, etc.).

63. **Tayassuidae**. (Pecariés, báquiros). Ungulados artiodáctilos terrestres, omnívoros, de tamaño mediano a moderadamente grande. Autóctonos de América del Norte. Generalmente se reconocían dos géneros vivientes en América del Sur, *Pecari* y *Tayassu* que Woodburne (1968) reubica en un solo género *Dicotyles*, pero recientemente (Wetzel, 1977; Wetzel et al., 1975), se reconoció como viviente un género que se había considerado exclusivamente fósil, *Catagonus*, representado por una especie de la región Chaqueña (*C. wagneri*). El presente autor sospecha que esa especie pertenece, en realidad a otro género, *Brasiliochoerus*, conocido como subfósil en las cavernas del Pleistoceno superior de Lagoa Santa, Brasil. *Argyrohyus* (= *Selenogonus*?) del Plioceno superior, es el artiodáctilo más antiguo de América del Sur. Otro género, extinguido del Plioceno superior y del Pleistoceno es *Platygonus*, y también se ha citado la presencia de *Mylohyus* y de *Prothennops*, géneros norteamericanos dudosamente existentes en América del Sur.

64. **Camelidae**. (Llamas, huanacos vicuñas). Ungulados artiodáctilos terrestres, herbívoros, de tamaño grande. Autóctonos de América del Norte, están representados en América del Sur por una tribu endémica pero alóctona, los Lamini, con dos géneros vivientes (*Lama*, *Vicugna*) y algunos extinguidos del Pleistoceno (*Hemiauchenia*, *Palaeolama*, etc.) (ver Webb, 1974).

65. **Cervidae**. (Ciervos, venados, pudú, huemul). Ungulados artiodáctilos terrestres, herbívoros, de tamaño mediano a grande. Autóctonos de América del Norte, están representados en América del Sur por una sola subfa-

milia, *Odocoileinae*, con un género panamericano (*Odocoileus*), 5 géneros endémicos (*Pudu*, *Hippocamelus*, *Mazama*, *Blastocerus*, *Ozotoceros*), y algunos géneros extinguidos del Pleistoceno (*Antifer*, *Morenelaphus*, etc.).

66.† **Macraucheniidae**. (Macrauquenias). Meridiungulados litopternos extinguidos, terrestres y herbívoros, de aspecto similar al de camellos y que alcanzaron su tamaño, provistos de una corta proboscis. Autóctonos y endémicos de América del Sur, representados por alrededor de 12 géneros conocidos desde el Paleoceno superior y el Eoceno (*Victorlemoinea*, *Ernestohaeckelia*) hasta el Pleistoceno (*Macrauchenia*).

67.† **Adianthidae**. Pequeño grupo de meridiungulados litopternos, terrestres y herbívoros, restringido a tres géneros exclusivos del Oligoceno y del Mioceno inferior (*Adianthus*, *Proadianthus*, *Proheptoconus*). Emparentados con los macrauquénidos, algunos autores los consideran una mera subfamilia de los anteriores.

68.† **Proterotheriidae**. (Proteroterios). Meridiungulados litopternos extinguidos terrestres y herbívoros, de aspecto similar al de pequeños caballos y convergentes con los équidos en la reducción de los dedos y la adaptación a la carrera. Autóctonos y endémicos de América del Sur, están representados en el registro fósil por alrededor de 25 géneros, repartidos en dos subfamilias: *Polymorphinae*, del Paleoceno superior y Eoceno (*Wainka*, *Polymorphis*, *Anisolambda*, etc.) y *Proterotheriinae*, que se conoce desde el Oligoceno hasta el Plioceno superior (*Proterotherium*, *Thoatherium*, *Brachytherium*, etc.).

69.† **Henricosborniidae**. Grupo de meridiungulados notoungulados del suborden Notioprogonia, muy primitivos, del tamaño de un conejo, exclusivos del Paleoceno superior y del Eoceno inferior. Posiblemente omnívoros o herbívoros no especializados, se reconocen tres géneros (*Henricosbornia*, *Othnielmarshia*, *Peripantostylops*).

70.† **Notostylopidae**. Grupo de meridiungulados notoungulados (Notioprogonia) primitivos, del tamaño de un zorro, herbívoros y rodentiformes, probablemente terrestres. Muy similares en el cráneo a los hiracoideos africanos, están restringidos al Paleoceno superior y al Eoceno (*Notostylops*, *Homalostylops*, *Otronia*).

71.† **Isotemnidae**. Grupo de meridiungulados notoungulados (Toxodonta) terrestres, del tamaño de un cordero, cuadrúpedos digitígrados, robustos, herbívoros a omnívoros. Exclusivos del Paleoceno superior y del Eoceno de América del Sur, están representados por unos diez géneros (*Pleurostydon*, *Thomashuxleya*, etc.). Es posible que hayan llegado hasta el Mioceno en Colombia.

72.† **Notohippidae**. Grupo de meridiungulados notoungulados (Toxodonta) terrestres, de tamaño moderado, herbívoros, especializados de dentición hipso-donte convergente con la de los équidos, por lo que se los considera como uno de los grupos más antiguos de pastoreadores. Se conocen unos diez géneros agrupados en dos subfamilias: *Rhynchippinae*, limitada al Eoceno

superior y al Oligoceno inferior (*Rhynchippus*, *Pseudostylops*, etc.) y *Notohippidinae*, que va desde el Eoceno superior hasta el Mioceno inferior (*Notohippus*, *Argyrohippus*, etc.).

73.† **Leontiniidae**. Grupo de meridiungulados notoungulados (Toxodonta) terrestres, de gran tamaño y de aspecto pesado, herbívoros. Se conocen unos cuatro géneros del Oligoceno de Patagonia (*Scarritia*, *Leontinia*, etc.); pero se sabe que han sobrevivido hasta el Mioceno, por restos encontrados en Colombia.

74.† **Toxodontidae**. (Toxodontes, xotodontes, nesodontes). Grupo de meridiungulados notoungulados (Toxodonta) terrestres, de gran tamaño a tamaño mediano y de aspecto de rinocerontes, herbívoros, posiblemente algunos géneros eran semiacuáticos. Autóctonos y endémicos de América del Sur, se han descripto más de veinte géneros, agrupados en cuatro subfamilias: *Nesodontinae*, del Oligoceno inferior al Mioceno medio (*Nesodon*, *Adinotherium*); *Toxodontinae*, del Mioceno medio al Pleistoceno superior (*Toxodon*, *Mixotoxodon*, *Gyrinodon*, *Ocnerotherium*, etc., el primero, y posiblemente el segundo de los cuales, invadió América Central en el Pleistoceno), *Xotodontinae*, del Mioceno y Plioceno (*Xotodon*, *Nonotherium*) y *Haplodontheriinae*, del Mioceno medio al Plioceno, entre los que se cuentan géneros portadores de cuernos, como *Trigodon*.

75.† **Homalodotheriidae**. Grupo de meridiungulados notoungulados (Toxodonta) terrestres, de gran tamaño y aspecto pesado, plantígrados y poseedores de una pequeña trompa. Herbívoros y posiblemente semiacuáticos. Se conocen unos pocos géneros del Oligoceno y del Mioceno (*Homalodotherium*, *Chasicotherium*, *Asmodeus*).

76.† **Oldfieldthomasiidae**. Grupo de meridiungulados notoungulados (Typotheria) primitivos, terrestres, herbívoros a omnívoros, del tamaño de un conejo. Conocidos por 5 ó 6 géneros del Paleoceno superior y del Eoceno (*Oldfieldthomasia*, *Tsamnichoria*, *Kibenikhoria*, *Colbertia*).

77.† **Archaeopithecidae**. Pequeño grupo de meridiungulados notoungulados (Typotheria) primitivos, terrestres, herbívoros, del tamaño de un conejo. Restringidos al Eoceno inferior (*Archaeopithecus*, *Acropithecus*).

78.† **Interatheriidae**. Grupo de meridiungulados notoungulados (Typotheria) terrestres, herbívoros, del tamaño y aspecto de liebres. Se han descripto una docena de géneros, todos sudamericanos, agrupados en dos subfamilias: *Notopithecinae*, propia del Eoceno (*Notopithecus*, *Guilielmoscottia*), e *Interatheriinae*, más numerosa (*Interatherium*, *Cochilius*, *Miocochilius*, etc.), que va desde el Oligoceno inferior al Mioceno.

79.† **Mesotheriidae** (= **Typotheriidae**). (Tipoterios). Grupo de meridiungulados notoungulados (Typotheria) terrestres, herbívoros, del tamaño de una oveja y de dentición rodentiforme. Exclusivos de América del Sur, se han descripto alrededor de una docena de géneros, agrupados en dos subfamilias: *Trachytheriinae*, exclusivos del Oligoceno (*Trachytherus*, *Proedrium*) y *Mesotheriinae*, que es la más numerosa y la que alcanzó mayor expansión, con géneros que van desde el Mioceno (*Acrotypotherium*, *Typotheriops*) hasta el Pleistoceno medio (*Mesotherium*) (ver Villarroel, 1974).

- 80.† **Archaeohyracidae**. Grupo de meridiungulados notoungulados (Hegetotheria) terrestres, de tamaño moderado, herbívoros, con dentición muy especializada, posiblemente pastoreadores. Se han descrito unos cinco géneros, propios del Paleoceno superior al Oligoceno de América del Sur (*Degonia*, *Archaeohyrax*, etc.).
- 81.† **Hegetotheriidae** (Paquirucos, hegetoterios). Grupo de meridiungulados notoungulados (Hegetotheria) terrestres, de tamaño relativamente pequeño a moderado, herbívoros y rodentiformes, caminadores o corredores, con una marcada convergencia hacia los lagomorfos. Se ha descrito más de una docena de géneros, todos endémicos sudamericanos, agrupados en tres distintas subfamilias. Los Hegetotheriinae van del Eoceno superior al Mioceno superior (*Eohegetotherium*, *Hegetotherium*, etc.). Los Pachyrukhinae, llegan desde el Eoceno superior hasta el Pleistoceno inferior, y están representados por numerosos géneros, algunos de ellos muy abundantes (*Pachyrukhos*, *Paedotherium*, *Raulringueletia*, *Tremacyllus*). Los Muñizinae están representados por un solo género (*Muñizia*) del Mioceno.
- 82.† **Astrapotheriidae**. (Astrapoterios). Grupo de grandes meridiungulados extinguidos del orden Astrapotheria, autóctonos y endémicos de América del Sur. Herbívoros del tamaño de un buey, macizos y de patas columnares (graviportales), poseían una trompa de mediano tamaño y colmillos sobresalientes. Dos géneros primitivos (*Scaglia*, *Astroponotus*) son propios del Eoceno, mientras que los Astrapotheriidae más típicos, de mayor tamaño (*Parastrapotherium*, *Astrapotherium*, *Xenastrapotherium*, etc.) se encuentran en depósitos del Oligoceno y del Mioceno.
- 83.† **Trigonostylopidae**. Grupo de meridiungulados del orden Trigonostilopoidea, autóctonos y endémicos de América del Sur. Herbívoros ramoneadores del tamaño de una oveja, con fuertes colmillos, fueron exclusivos del Paleoceno superior y del Eoceno (*Trigonostylops*, *Albertogaudria*).
- 84.† **Pyrotheriidae** (Piroterios). Grupo de grandes meridiungulados, según Patterson del suborden Pyrotheria de notoungulados, considerados previamente como un orden independiente. Fueron grandes mamíferos de patas cortas y columnares, de cuerpo parecido al de un rinoceronte, pero con cabeza similar a la de algunos proboscídeos, con una trompa corta y con incisivos agrandados en forma de colmillos. Eran herbívoros, probablemente ramoneadores. Característicos del Oligoceno, donde están típicamente representados por *Pyrotherium*, tienen representantes más primitivos en el Eoceno, como *Carolozittelia*, que algunos autores consideran dentro de una familia particular (ver Patterson, 1978).
- 85.† **Colombitheriidae**. Familia de notoungulados piroterios primitivos de tamaño moderado, conocida por solo dos géneros, uno del Paleoceno o Eoceno inferior de Venezuela (*Proticia*) y otro del Eoceno de Colombia (*Colombitherium*). (Ver Hoffstetter, 1970, Patterson, 1978).
- 86.† **Carodniidae**. Familia de meridiungulados especializados (Xenungulata), autóctonos y endémicos de América del Sur. Herbívoros posiblemente ramoneadores, del tamaño de un buey, de patas relativamente cortas y digitigradas. Conocidos solo en el Paleoceno de Brasil y Patagonia (*Carodnia*).

- 87.† **Didolodontidae**. Grupo, posiblemente complejo, de pequeños a medianos ungulados primitivos, endémicos de América del Sur. Considerados condilartros o litopternos ancestrales, son de dentición bunodonte, y *Didolodus*, el género más abundante, fue del tamaño de un zorro. Posiblemente omnívoros, parecen haber sido la cepa ancestral de los Litopterna, y algunos autores los consideran la cepa ancestral de todos los meridiungulados. Se los conoce principalmente en el Paleoceno y Eoceno de Patagonia y de Brasil (*Ernestokokenia*, *Didolodus*, *Lamegoia*, *Oxybunotherium*, etc.), pero en el norte de América del Sur llegaron hasta el Mioceno, como lo demuestra el hallazgo de *Megadolodus* en Colombia (ver McKenna, 1956).
88. **Equidae**. (Caballos, asnos, cebras). Familia de mamíferos ungulados perisodáctilos, de tamaño mediano a grande, herbívoros pastoreadores y corredores en sus géneros más avanzados. Autóctonos de América del Norte, se los conoce en América del Sur desde el Pleistoceno inferior a través del género cosmopolita *Equus* y de tres géneros endémicos extinguidos: *Hippidion*, *Onhippidion* y *Parahypparion*.
89. **Tapiridae**. (Tapires, dantas). Familia de mamíferos ungulados perisodáctilos de tamaño moderadamente grande, herbívoros ramoneadores digitigrados, provistos de una corta proboscis. Autóctonos de Eurasia, se los conoce en América del Sur a través del género viviente *Tapirus*. Una forma más pequeña, *Tapirella*, suele ser distinguida como un género o subgénero distinto. *Tapirus* se encuentra como fósil desde el Pleistoceno inferior.
90. **Gomphotheriidae**. (Mastodontes). Familia de grandes ungulados herbívoros (Proboscidea), ramoneadores de dientes lofodontes, con grandes defensas superiores y larga proboscis. Autóctonos de África, pero casi totalmente cosmopolitas, están representados en América del Sur por géneros extinguidos, que se conocen desde el Pleistoceno inferior, y que se agrupan en dos subfamilias: Anancinae (*Stegomastodon*) y Cuvieroniinae, esta última con dos géneros: uno común con América del Norte (*Cuvieronius*), y otro (*Notiomastodon*), endémico de América del Sur.
91. **Trichechidae**. (Manatíes). Grupo de ungulados (Sirenia) herbívoros, exclusivamente acuáticos, principalmente dulceacuícolas, probablemente autóctonos de América del Sur, donde se los conoce con seguridad desde el Mioceno (*Potamosiren*), y probablemente desde el Oligoceno inferior (*Lophiodolodus*). En la fauna viviente están representados por *Trichechus*, un género de amplia distribución.

4.3. Clasificación y relaciones de parentesco de los taxones intervinientes

La clasificación de los mamíferos se encuentra atravesando una etapa de profunda renovación, como consecuencia de la acumulación de nuevos hechos y de reinterpretaciones, tanto con respecto a las formas extinguidas, como a las relaciones entre taxones vivientes y extinguidos. Estas reinterpretaciones han sido influidas, o han sido consecuencia, de desarrollos modernos de la teoría taxonómica, dentro de los cuales cabe reconocer el valor heurístico de las ideas de la escuela cladística, inspirada por Willi Henning (1968).

Esta renovación está trastocando muchas ideas profundamente establecidas sobre las relaciones de parentesco entre los distintos grupos de mamíferos, ideas que habían adquirido su expresión más autorizada en la monumental síntesis clasificatoria de la clase Mammalia de G. G. Simpson (1945). Son muchas las contribuciones recientes que han contribuido a replantear aspectos parciales de la sistemática de los mamíferos, y es posible que todavía no nos hallemos cerca de una nueva síntesis que logre la aceptación general y que posea el valor normativo de la clasificación de Simpson. Sin embargo, la clasificación recientemente propuesta por M. McKenna (1975) significa un esfuerzo unificador encomiable, y puede considerarse un nuevo punto de partida, provocativo y fecundo, para alcanzar una necesaria reestructuración del cuadro de las relaciones de parentesco de los órdenes de mamíferos, que conlleve a una deseable amplia aceptación de los especialistas.

La clasificación filogenética propuesta por McKenna está estructurada sobre la base de una fiel aplicación de los principios hennigianos de la taxonomía cladista. Estos principios son de gran utilidad para analizar objetivamente las relaciones filogenéticas, pero su aplicación estricta a la construcción de una clasificación exige una excesiva proliferación de niveles jerárquicos en el ordenamiento de los taxones. En el estudio que desarrollaremos a continuación de las relaciones de parentesco entre los distintos linajes que intervinieron en la constitución de la fauna teriológica sudamericana, tomaremos como marco de referencia la clasificación mencionada, sin que esto signifique que estamos postulando convencidamente la necesidad de adoptarla en todas sus partes, sobre todo en la aceptación final del crecido número de taxones de rango superior. Pero independiente de su oportunidad como estructura clasificatoria formal, las relaciones de parentesco elucidadas a través de esta clasificación resultan en muchos casos muy convincentes, y algunas de ellas tienen implicaciones directas para la interpretación de la cenogénesis de los mamíferos sudamericanos. Como hemos dicho en la introducción, la precisa dilucidación de las relaciones filogenéticas entre los linajes que intervienen en la historia de una fauna, es asunto de primera importancia para asentar la validez de las hipótesis que tienden a explicar los acontecimientos de esa historia.

En la Tabla I desarrollamos el esquema clasificatorio de las familias vivientes y extinguidas de mamíferos de América del Sur, siguiendo los lineamientos principales de la clasificación de McKenna, pero introduciendo algunas modificaciones secundarias que nos parecen pertinentes. Los fundamentos de esta clasificación podrán consultarse en el trabajo mencionado de McKenna. Comentaremos aquí algunos de los aspectos más significativos para el asunto que nos preocupa, y proporcionaremos las principales justificaciones de las innovaciones que hemos introducido, particularmente en los ordenamientos infraordinales.

Clase MAMMALIA

Subclase THERIA

Infraclass TRIBOSPHEMIDA

Supercohorta METATHERIA (MARSUPIATA) ⁽¹⁾

Superorden MARSUPIALIA

Orden MASUPICARNIVORA (= POLYPROTODONTA)

Suborden *Didelphiomorpha*

Superfamilia Didelphoidea

Familia Didelphidae

Familia Microbiotheriidae ⁽²⁾

Familia Caroloameghiniidae

Familia Sparassocynidae ⁽²⁾

Familia Pardiomyidae

Suborden *Sparassodonta*Superfamilia Borhyaenoidea ⁽³⁾

Familia Borhyaenidae

Familia Thylacosmilidae

Orden PAUCITUBERCULATA (CAENOLESTIDIA)

Superfamilia Caenolestoidea

Familia Caenolestidae

Orden DIPROTODONTA (?)

Superfamilia Polydolopoidea ⁽⁴⁾

Familia Polydolopidae

Familia Bonaparthiidae ⁽⁴⁾

Supercohorta EUTHERIA

Cohorte PARATHERIA (= EDENTATA) ⁽⁵⁾

Grandorden XENARTHRA

Orden CINGULATA

Superfamilia Dasypodoidea

Familia Dasypodidae

Familia Peltephilidae

Superfamilia Glyptodontidae

Familia Glyptodontidae

Cingulata *inc. sedis*

Familia Palaeopeltidae

(1) Prefiero propiciar continuar utilizando el nombre Metatheria para este taxón, para mantener la difundida contraposición Metatheria-Eutheria en la subclase Theria. McKenna utiliza Marsupialia para esta supercohorta, término que, siguiendo a Kirsch (1977), considero apropiado para designar al superorden que agrupa a los cuatro órdenes actualmente reconocidos de metaterios. Ver la discusión sobre la clasificación ordinal y subordinal de los marsupiales en el texto (4.2.1.).

(2) Los Microbiotheriidae y los Sparassocynidae son considerados subfamilias de Didelphidae en la mayoría de las clasificaciones previas. Las razones para su distinción como familias plenas se dan en el texto (4.2.1.). Es posible que los Pardiomyidae deban incluirse en Microbiotheriidae.

(3) Siguiendo a Archer (1976a), incluyo aquí a los Thylacinidae de Australia y, de acuerdo con Marshall (1976), quien no coincide con lo anterior (Marshall, 1977), considero a los Thylacosmilidae como una familia plena.

(4) La inclusión de los Polydolopoidea entre los Diprotodontia es una alternativa conjetural tan verosímil como su ubicación entre los Paucituberculata. Ver discusión en el texto (4.2.1.). Sobre los Bonaparthiidae, ver Pascual, 1979.

(5) Por razones de uniformidad nomenclatorial, y siguiendo a Minkoff (1976), prefiero denominar a este taxón Paratheria y no Edentata, como lo propone McKenna, rescatando un término eufónico y apropiado propuesto por Thomas (1887). Incluyo en la Cohorte Paratheria también al orden Pholidota, al que agrupo en un Grandorden

Nomarthra. Siguiendo a Emry (1970), incluyo a los Palaeonodonta en los Pholidota.

- Orden TARDIGRADA ⁽⁶⁾
 - Superfamilia Megalonychoidea
 - Familia Megalonychidae
 - Familia Choloepodidae ⁽⁷⁾
 - Familia Megatheriidae
 - Familia Bradypodidae ⁽⁷⁾
 - Superfamilia Mylodontoidea ⁽⁸⁾
 - Familia Mylodontidae
 - Familia Orophodontidae
 - Superfamilia Entelopsoidae ⁽⁹⁾
 - Familia Entelopsidae
- Orden VERMILINGUA ⁽¹⁰⁾
 - Superfamilia Myrmecophagoidea
 - Familia Myrmecophagidae
 - Familia Cyclopidae ⁽¹¹⁾
- Cohorte EPITHERIA
 - Magnorden ERNOTHERIA
 - Superorden LEPTICIDA
 - Grandorden ANAGALIDA
 - Orden LAGOMORPHA
 - Familia Leporidae
 - Magnorden PREPTOTHERIA
 - Superorden TOKOTHERIA
 - Grandorden FERAEE
 - Orden CARNÍVORA
 - Superfamilia Canoidea
 - Familia Canidae
 - Superfamilia Procyonoidea ⁽¹²⁾
 - Familia Procyonidae

- ⁽⁶⁾ Prefiero para este orden de Xenarthra el uso del término Tardigrada, y no Pilosa, como lo hace McKenna. La razón está en que el segundo fue propuesto por Flower para incluir también a los mirmecofagoideos, que, convencido como estoy que constituyen un grupo independiente, me inclino a considerarlos como un orden separado. En este uso del término Tardigrada, sigo a Hoffstetter (1969).
- ⁽⁷⁾ Parece ahora suficientemente demostrado (ver Hoffstetter, 1969) que las perezas de dos dedos (*Choloepus*) derivan de megaloníquidos primitivos (Ortotheriinae), mientras que las de tres dedos (*Bradypus*) están más relacionados con los megatéridos primitivos (Nothrotheriinae). La familia Bradypodidae y la superfamilia Bradypodoidea constituyen, entonces, un taxón polifilético. Bradypodidae debe restringirse para las perezas de tres dedos, y *Choloepus* debe ubicarse en una familia propia, denominada por Hoffstetter Choloepodidae. Ambas familias se ubicarían, entonces, en la superfamilia Megalonychoidea, con lo que quedaría suprimida la superfamilia Bradypodoidea.
- ⁽⁸⁾ Reivindico aquí la superfamilia Mylodontoidea de Kraglievich (1931), en acuerdo con la reciente propuesta de Scillato Yané (1977), y sigo también a este último autor en la clasificación familiar y subfamiliar de los milodontoides.
- ⁽⁹⁾ Con respecto a esta superfamilia monotípica, y a la familia, también monotípica, Entelopsidae, véase Pascual (1960).
- ⁽¹⁰⁾ Coincido con Hoffstetter (1969) en la conveniencia de una clasificación tripartita de los Xenarthra, elevando a la categoría de orden a Vermilingua, conforme con el rango otorgado a Cingulata y Tardigrada.
- ⁽¹¹⁾ Con respecto a la separación de *Cyclopes* en una familia propia, sigo lo sugerido por Hirschfeld (1976), cuyos argumentos me resultan muy convincentes.
- ⁽¹²⁾ La clasificación de los carnívoros ha sufrido grandes cambios desde la aparición del sistema de Simpson (1945). Los Creodonta se han separado como un orden aparte, y la vieja división en Fissipeda y Pinnipedia ha quedado disuelta al demostrarse que los últimos son un taxón polifilético. La organización suprafamiliar del orden Carnívora reconoce ahora mayor número de taxones de ese rango que lo que proponía Simpson y otros autores. Savage (1977) agrupa a las familias vivientes en Canoidea

- Familia Mephitidae ⁽¹³⁾
- Superfamilia Ursoidea ⁽¹²⁾
 - Familia Ursidae
- Superfamilia Feloidea
 - Familia Felidae
- Superfamilia Musteloidea ⁽¹²⁾
 - Familia Mustelidae
- Grandorden INSECTÍVORA
 - Orden SORICOMORPHA
 - Familia Soricidae
- Grandorden ARCHONTA
 - Orden CHIROPTERA
 - Suborden *Microchiroptera*
 - Superfamilia Emballonuroidea
 - Familia Emballonuridae
 - Familia Noctilionidae
 - Superfamilia Phyllostomatoidea
 - Familia Phyllostomatidae
 - Familia Mormoopidae ⁽¹⁴⁾
 - Superfamilia Vespertilionoidea
 - Familia Natalidae
 - Familia Furipteridae
 - Familia Thyropteridae
 - Familia Vespertilionidae
 - Familia Molossidae
 - Orden PRIMATES
 - Suborden *Haplorhini*
 - Infraorden Simiiformes
 - Sección Platyrrhini
 - Superfamilia Ceboidea
 - Familia Callithricidae
 - Familia Cebidae
 - Sección Catarrhini
 - Superfamilia Hominoidea
 - Familia Hominidae

(Canidae, Ursidae, Procyonidae, Otariidae), Musteloidea (Mustelidae, Phocidae), Viverroidea (Viverridae, Hyaenidae) y Feloidea (Felidae). Linares (1978), sobre la base de un prolijo y detallado estudio de la anatomía basicraneana y auditiva, encuentra razones convincentes para reconocer las superfamilias Canoidea (Canidae), Procyonoidea (Procyonidae, Phocidae, Mephitidae, Leptarctidae), Ursoidea (Ursidae, Ailuroidae), y Musteloidea (Mustelidae), aparte de los Feloideos y Viverroideos, que no trata en su monografía. Esta proliferación suprafamiliar no parece constituir un exceso arbitrario de una tendencia demasiado divisionista, sino la adecuada representación clasificatoria de relaciones filogenéticas bien documentadas por la anatomía comparada y la paleontología.

⁽¹³⁾ Los zorrinos o mapurites (*Conepatus*, *Mephitis*, *Spilogale*), han sido considerados tradicionalmente como una subfamilia Mephitinae de los Mustelidae. Linares (1978) encuentra convincentes razones para separarlos de estos últimos y vincularlos con los Procyonidae, lo que torna necesario reconocerlos como una familia plena de Procyonoidea.

⁽¹⁴⁾ Son los Phyllostomatidae Chilonycterinae de la clasificación de Simpson (1945). Su distinción como una familia plena y la substitución del nombre familiar por Mormoopidae, han sido demostrados por Smith, 1972.

Grandorden GLIRES⁽¹⁵⁾

Orden RODENTIA

Suborden *Sciurognathi*⁽¹⁶⁾

Infraorden Sciuromorpha

Superfamilia Sciuroidea

Familia Sciuridae

Superfamilia Geomyoidea

Familia Heteromyidae

Infraorden Myomorpha

Superfamilia Muroidea

Familia Cricetidae

Suborden *Hystricognathi*

Infraorden Caviomorpha

Superfamilia Octodontoidea

Familia Echimyidae

Familia Octodontidae

Familia Abrocomidae

Familia Capromyidae

Superfamilia Chinchilloidea

Familia Chinchillidae

Familia Neoepiblemidae

Superfamilia Dinomyoidea

Familia Dinomyidae

Superfamilia Cavoidea

Familia Eocardiidae

Familia Caviidae

Familia Hydrochoeridae

Superfamilia Erethizontoidea

Familia Erethizontidae

Caviomorpha *incertae sedis*⁽¹⁷⁾

Familia Dasyproctidae

Familia Agoutidae

Grandorden UNGULATA

Mirorden EPARTOCYONA

Orden ARTIODACTYLA

Suborden *Suiformes*

Infraorden Suina

Superfamilia Suoidea

Familia Tayassuidae

(15) Este Grandorden no está incluido en la clasificación de McKenna, quien ubica a los Rodentia como Epitheria *incertae sedis*. Al no estar claro si los roedores se diferenciaron dentro de la cladogénesis de los Ferae o de los Archonta, parece justificado considerarlos como uno de los grandes clados de la diferenciación inicial de los Tokotheria. Puede resultar objetable utilizar el nombre linneano de Glires para este Grandorden, pues Linneo lo aplicó tanto para los roedores como para los lagomorfos, como lo hace también Simpson (1945). Creo, con todo, que no entraña mayor confusión proponerlo con la restricción consabida. Una alternativa sería la de utilizar el nombre de Tullberg "Simplicidentata" para el Grandorden.

(16) En cuanto a la clasificación dicotómica del orden Rodentia en dos subórdenes, Sciurognatha e Hystricognatha, sigo a Woods, 1976.

(17) Los dasipróctidos y los agútidos suelen ubicarse en una familia única, Dasyproctidae, como dos subfamilias. Yo no encuentro razones para concluir que están estrechamente emparentados, por lo que mantengo su separación en dos familias distintas. En cuanto a sus relaciones superfamiliares, prefiero considerar a ambas familias como *incertae sedis*, aunque me inclino a pensar que están más relacionados con los chinchilloideos que con los cavioides, en contra de la posición adoptada por Simpson (1945).

Suborden *Tylopoda*

Familia Camelidae

Suborden *Ruminantia*

Infraorden Pecora

Superfamilia Cervoidea

Familia Cervidae

Mirorden MERIDIUNGULATA

Orden LITOPTERNA

Familia Macraucheniiidae

Familia Adiantidae

Familia Protheroetheriidae

Orden NOTOUNGULATA

Suborden *Notioprogonia*

Familia Henricosborniidae

Familia Notostylopidae

Suborden *Toxodonta*

Familia Isotemnidae

Familia Notohippidae

Familia Homalodotheriidae

Familia Leontiniidae

Familia Toxodontidae

Suborden *Hegetotheria*

Familia Archeopithecidae

Familia Archaeohyracidae

Familia Mesotheriidae

Suborden *Typotheria*

Familia Oldfieldthomasiidae

Familia Interatheriidae

Familia Hegetotheriidae

Suborden *Pyrotheria*⁽¹⁸⁾

Familia Pyrotheriidae

Familia Colombitheriidae

Orden ASTRAPOTHERIA

Familia Astrapotheriidae

Orden TRIGONOSTYLOPOIDEA

Familia Trigonostylopidae

Orden XENUNGULATA⁽¹⁹⁾

Familia Carodniidae

(18) Los Pyrotheria son considerados comúnmente como un orden aparte. Patterson (1977) proporciona buenas razones para que se los considere como un mero suborden de los Notoungulata, y yo me limito aquí a seguir su criterio. Los Pyrotheria comprenderían solo dos familias, Colombitheriidae (ver Hoffstetter, 1970 b) y Pyrotheriidae, esta última incluyendo a *Carolozittellia*, que se solía considerar como parte de una familia independiente.

(19) Seguimos aquí estrictamente el criterio de McKenna de mantener a los Xenungulata dentro de los Meridiungulata. Recientemente, Van Valen (1978) los excluyó de este último taxón para ubicarlos entre los Protoungulata. Este criterio parece estar en contradicción con las mismas filogenias propuestas por Van Valen, ya que según él, los distintos órdenes de meridiungulados y los xenungulados tomarían su origen en los Didolodontidae, mientras que él hace derivar a los Pantodonta y los Dinocerata, que también ubica entre los Protoungulata, de dos subfamilias distintas de Arctocyoniidae.

- Meridiungulata *incertae sedis*
 Familia Didolodontidae ⁽²⁰⁾
 Mirorden PHENACODONTA
 Orden PERISSODACTYLA
 Suborden *Hippomorpha*
 Superfamilia Equoidea
 Familia Equidae
 Suborden *Ceratomorpha*
 Superfamilia Tapiroidea
 Familia Tapiridae
 Mirorden TETHYTHERIA
 Orden PROBOSCIDEA
 Suborden *Elephantoidea*
 Familia Gomphotheriidae
 Orden SIRENIA
 Familia Trichechidae
 TRIBOSPHENIDA *incertae sedis* ⁽²¹⁾
 Familia Microtragulidae (= Argyrolagidae)
 Familia Groeberidae
 Familia Necrolestidae

⁽²⁰⁾ Los Didolodontidae son considerados por Simpson (1948), y la mayor parte de los autores subsiguientes, miembros del orden Condylarthra, que McKenna ubica en el Mirorden Phenacodonta. Sin embargo, es mucho más probable que representen el linaje ancestral de todos los Meridiungulata, como lo sostiene explícitamente Van Valen (1978). En el mismo trabajo, este autor separa a *Perutherium* Thaler en una nueva subfamilia Perutheriinae, que ubica en la familia Peritychidae del orden Condylarthra. Yo prefiero considerar a los Perutheriinae, en todo caso, como una subfamilia de los Didolodontidae, pues de lo contrario habría que postular dos distintas migraciones de ungulados primitivos a América del Sur. El carácter fragmentario de los restos de *Perutherium* no parece justificar una conclusión clasificatoria de consecuencias biogeográficas tan improbables. Volviendo a la ubicación ordinal de los Didolodontidae, es probable que se justifique agruparlos en un orden propio ancestral de todos los meridiungulados, para el que existe ya un nombre, Didolodia, propuesto por Roth (ver Simpson, 1948: 95).

⁽²¹⁾ Las tres familias siguientes son consideradas habitualmente como marsupiales, los Necrolestidae como Marsupicarnivora y los Microtragulidae y Groeberidae dentro de sendas superfamilias monotípicas de Paucituberculata (Kirsch, 1977). Sin embargo, no hemos encontrado razones convincentes para considerarlos marsupiales. Los Necrolestidae podrían ser paraterios, y las otras dos familias podrían representar órdenes particulares de Eutheria. (Ver discusión en 4.2.1. y 4.2.2.)

TABLA I. Cuadro clasificatorio de las familias de mamíferos vivientes y extinguidos de América del Sur. El agrupamiento de los órdenes se basa fundamentalmente en McKenna, 1975.

4.2.1. Metatheria.

Nuestra clasificación de los metaterios o marsupiales se basa en la aceptación de las ideas de Kirsch (1968, 1977) y Ride (1964, 1970) de la multiplicidad ordinal de estos mamíferos, que han merecido amplio respaldo por parte de los especialistas contemporáneos. Como se advierte en el cuadro clasificatorio (Tabla I), reconocemos dos órdenes, Marsupicarnivora y Paucituberculata, y probablemente un tercero, Diprotodonta, en la fauna sudamericana.

Preferimos propiciar el uso de Marsupicarnivora, ampliamente difundido luego de su proposición por Ride, en lugar de Polyprotodonta, que es favorecido por Kirsch y que, aunque es más antiguo, se utilizó siempre dentro de una concepción clasificatoria diferente de la que prevalece en la actualidad. Los Marsupicarnivora son diversos, y son susceptibles de ser subdivididos en varios agrupamientos suprafamiliares, que todavía no gozan de acuerdo completo entre los marsupialólogos. Kirsch (1977) agrupa a los didelfoideos y a los borhienoides en un suborden Didelphimorphia, rescatando un viejo nombre de Gill, mientras que separa a los dasyuroideos australianos en un suborden distinto, Dasyuromorphia, también revalidando un nombre debido a Gill. Esta conclusión parece contradecirse con la complacencia con que Kirsch considera las pruebas aportadas por Archer (1976 a) de la existencia de una estrecha afinidad en la dentición entre los dasiúridos australianos y los didélfidos sudamericanos. Pero esas pruebas se han visto fortalecidas por el descubrimiento, en el Mioceno de Australia (Archer, 1976 b), de dos géneros, *Ankotarinja* y *Keeuna*, que parecen ser verdaderos intermediarios entre ambas familias. De modo que las relaciones entre didelfoideos y dasyuroideos parecen ser mucho más estrechas de lo que se admite generalmente. Por otra parte, la separación de los borhienoides es muy antigua, pues en el Paleoceno ya están representados por géneros especializados, como *Nemolestes* y *Patene* (Marshall, 1978). Descartando la idea de Simpson (1970 a) de que los Borhyaenidae son una mera subfamilia de los Didelphidae, Marshall (op. cit., 1976) no solo reconoce su rango superfamiliar pleno, sino que demuestra la existencia de sublinajes de antigua separación y la conveniencia de reconocer a los marsupiales de diente de sable, como una familia plena, los Thylacosmilidae. El conjunto de estos hechos sugiere que Dasyuroidea y Didelphoidea deben reconocerse como grupos hermanos vicariantes, más afines entre sí que lo que cualquiera de ellos lo está con respecto a los Boryaenoidea. Tanto dentro de los cánones de la taxonomía cladística como de la taxonomía evolucionista, se hace necesario entonces dividir a los Marsupicarnivora en dos grandes subórdenes, uno para los didelfoideos + dasyuroideos, y otro para los borhienoides. Para el primero propongo utilizar el nombre de Gill Didelphimorphia, aunque, obviamente, con un contenido distinto del que propone Kirsch (1977). Para el segundo, me parece de justicia revalidar el antiguo nombre "Sparassodonta" propuesto hace más de ochenta años por Ameghino (1894). La ubicación de los lobos marsupiales (Thylacinidae) de Australia dentro de estos subórdenes, se vincula con la vieja controversia sobre sus afinidades con los borhienoides o con los dasyuroideos (ver síntesis de la misma en Marshall, 1977). Recientemente, Archer (1976 a, 1976 d) volvió a actualizar las ideas de Bensley, Sinclair y Wood de la estrecha relación entre thilacínidos y borhiénidos, fortaleciéndolas con un prolijo análisis comparativo de la dentición. Paleontológicamente, los thilacínidos se conocen desde el Mioceno (Cheltenhamiense) de Australia, y estaban en esa época perfectamente diferenciados de los dasiúridos, que para entonces eran casi indistinguibles de los didélfidos. Esto indi-

caría que no puede considerarse a los lobos marsupiales derivados de los dasiúridos. En cuanto a la morfología de la región basicraneana, los thilacínidos difieren tanto de los dasiúridos como de los borhiénidos, y son más afines a los didélfidos (Archer, 1976 d). Archer se inclina a pensar que los thilacínidos y los borhiénidos tuvieron un antecesor común de dientes tilacini-formes, pero de basicranio didelfiforme (Archer, 1976 a:31). De conformidad con el punto de vista adelantado más arriba de la existencia de una dicotomía básica de los Marsupicarnívora entre Didelphiomorpha y Sparassodonta, los hechos analizados por Archer me harían concluir que los thilacínidos deben considerarse dentro de este último suborden. Marshall (1977) no concuerda con las conclusiones de Archer, y no refrendaría entonces mi conclusión. Sin embargo, sus argumentos no me han parecido suficientemente fuertes y no me han convencido, por lo que en definitiva, propongo formalmente reconocer, aunque sea como una hipótesis empírica todavía no suficientemente convalidada, el carácter esparasodonte de los lobos marsupiales australianos (Tabla II).

Con respecto a los Didelphoidea, sus relaciones intergenéricas son objeto de una extensa revisión en un trabajo en avanzado estado de preparación que estoy escribiendo con Kirsch y Marshall. Esta revisión incorpora la información cariológica y serológica existente en cuanto a los representantes vivientes de la superfamilia y se detiene en el análisis comparativo de la anatomía de los taxones vivientes y extinguidos de América del Sur. Algunos de los resultados de este trabajo han sido adelantados por Kirsch (1977), y en lo que sigue incluyo algunas de nuestras conclusiones más importantes, adelantando también algunos puntos de vista personales.

Los didelfoideos constituyen el grupo más generalizado y más antiguo de marsupiales, y siempre se los ha considerado como la cepa ancestral de la cual han derivado los distintos linajes de metaterios (Tedford, 1974). Descartando *Holoclemensia*, los didelfoideos indiscutibles se conocen desde el Cretácico superior (Campaniense y Maastrichtense) de América del Norte, y de estratos globalmente coetáneos (Vilquechiquense) del Perú (Clemens, 1966, 1968; Fox 1971; Sigé, 1971). Pero su distinción es posiblemente mucho más antigua, y es probable que se remonte al Cretácico inferior. Entre otras razones, esta conclusión está justificada por el hecho de que en el Cretácico superior ya están diferenciados tres linajes de rango familiar pleno: los Stagodontidae (= Thlaeodontidae, Sarcodontidae), los Pediomyidae y los Didelphidae (Clemens, 1966). Además, en el Paleoceno de Patagonia *Caroloameghinia* representa otro linaje distinto, y manifiesta diferencias suficientes con los otros didelfoideos sudamericanos como para justificar el criterio de Ameghino (1901) y el de Simpson (1945, 1948) de separarlo en un taxón de rango familiar pleno, *Caroloameghiniidae*. Otra familia diferenciable ya desde el Eoceno (*Coöna*) en Patagonia es la de los Microbiotheriidae, cuya distinción como familia merece algunos comentarios.

La familia Microbiotheriidae fue creada por Ameghino (1887) sobre la base del género del Mioceno inferior (Santacrucense) *Microbiotherium*, descrito ulteriormente en detalle por Sinclair (1906). Simpson, en su importante revisión de los didélfidos fósiles de 1929, degrada el rango de los microbiotheriidos, considerándolos una mera subfamilia de Didelphidae, posición que han mantenido los diversos autores desde entonces. Nosotros consideramos

que es necesario volver a reivindicar el status familiar pleno de los microbiotherios, como ha sido adelantado por Kirsch (1977). Esta conclusión se basa sobre el descubrimiento de microbiotherios vivientes (Reig, 1955) que han permitido estudiar en mayor detalle la anatomía y las relaciones serológicas de este taxón. En el trabajo citado, expresé mi opinión de que los microbiotherios, considerados totalmente extinguidos hasta entonces, estaban representados en la actualidad por *Dromiciops*, de las selvas australes de Chile y Argentina. Sugeri también que los géneros tropicales *Caluromys*, *Caluromysiops* y *Glironia*, estrechamente emparentados entre sí, también podrían ser considerados microbiotherinos. Pero trabajos ulteriores basados en el estudio de la región auditiva (Regal, 1969) y en la serología comparada (Kirsch, 1970, 1977), indicaron que estos tres últimos géneros difieren notablemente de *Dromiciops*, por lo menos por lo que se puede inferir de uno de ellos, *Caluromys*, acercándose más a los didélfidos típicos. Pero los resultados del estudio serológico indicaron también que *Dromiciops* está muy lejanamente emparentado con los didélfidos vivientes, lo que concide con su morfología peculiar en la región auditiva y en la dentición. Todo indica, entonces, que los microbiotherios constituyen un linaje independiente dentro de la radiación de los didelfoideos sudamericanos, suficientemente distintivo y diferenciado en su anatomía como para ser considerados como una familia independiente.

Otro linaje que merece ser separado de la familia Didelphidae es el representado por el peculiar género mio-plioceno *Sparassocynus*. Se trata de un didelfoideo de dentición sumamente especializada y de singular organización en la región basicraneana por la presencia de senos epitimpánicos y de una gran ampolla auditiva constituida exclusivamente por el aliesfenoides. En una reciente revisión del género (Reig y Simpson, 1972) compartí mi punto de vista previo (Reig, 1958) de considerar a *Sparassocynus* como miembro de una subfamilia Sparassocyninae de Didelphidae. Los estudios comparativos más detallados que emprendimos ulteriormente de su morfología craneana y de su dentición, han acentuado la imagen de distinción y singularidad de *Sparassocynus*, que presenta notables convergencias con algunos dasiúridos australianos, como para aconsejar elevar el rango de su subfamilia a status familiar pleno.

En cuanto a los Didelphidae propiamente dichos, aunque subsisten ciertas dudas sobre la ubicación dentro de la familia de algunas formas extinguidas, los datos actuales de índole anatómica, cariológica y serológica permiten precisar las interrelaciones de los géneros vivientes y del Cenozoico con un grado avanzado de confiabilidad. Las dudas se refieren a las formas más antiguas, del Cretácico superior, y al conjunto de géneros del Paleoceno al Mioceno de América del Norte y de Europa. En cuanto a los primeros, parece plenamente justificado distinguir a *Glasbius*, que presenta especializaciones marcadas en su dentición, que es derivadamente bunodonte, sugiriendo una dieta omnívora. Como lo propone Clemens (1966), esta distinción se reflejaría adecuadamente estableciendo una subfamilia particular, Glasbiinae, para dicho género. Existe consenso en considerar a *Alphadon*, del Cretácico superior de América del Norte, como un didélfido muy generalizado y ancestral (Clemens, 1968), que tendría como pariente muy cercano a *Albertatherium*, del Campaniense de Canadá (Fox, 1971). Es corriente también que se clasifique a ambos géneros dentro de la subfamilia Didelphinae que, conforme con la original definición de Simpson (1927) agruparía también tanto al conjunto de los didélfidos actuales y extinguidos de América del Sur con excepción de los microbiotherios,

como a una serie de géneros del Cenozoico de América del Norte y de Europa. Pero esta subfamilia, en tanto que tipificada por *Didelphis* y otros géneros actuales y fósiles que le son afines, es bastante más avanzada en su morfología dentaria que *Alphadon*. Este último género, junto con *Albertatherium* y *Peradectes* (ver Crochet, 1978), poseen cónulos bien desarrollados y una dilambodancia incipiente, por lo que Crochet (op. cit.) propone separarlos de los restantes Didelphinae en una tribu particular, Peradectini. Al mismo tiempo, Archer (1976 c) encuentra sugestivas afinidades entre los molares de *Alphadon* y los de los dasiúridos fósiles *Ankotarinja* y *Keeuna*, lo que sugeriría que el taxón que agrupa a *Alphadon* y sus parientes cercanos, representa un grupo ancestral para el conjunto de los Didelphimorphia. Nuestra evaluación de la significación de la distinción morfológica de los peradectinos, unida a nuestra convicción de la oportunidad de establecer una jerarquía en la agrupación supragenérica de los didelfinos vivientes en distintas tribus, nos inclina a proponer rango subfamiliar a los Peradictini de Crochet, que constituyen, en la clasificación que proponemos, la subfamilia Peradictinae (nuevo rango), cepa ancestral dentro de los didélfidos y de los didelfoideos en general, en la cual es posible que se encuentren los antecesores comunes, por un lado de la amplia cohorte de los didelfoideos sudamericanos y posiblemente de los dasiúridos, y por otro lado de los distintos géneros de didélfidos que se conocen desde el Eoceno hasta el Mioceno en América del Norte y en Europa (*Herpetotherium*, *Peratherium*, *Amphiperatherium*, ver Crochet, 1977, 1978). Estos últimos tres géneros, tienen que haber derivado de los Peradictinae directamente, y, si bien ya presentan la dilambodancia típica de los didelfinos vivientes (Crochet, 1978), mantienen rasgos primitivos en su dentición, como la presencia de cónulos. Por estas razones, y aunque cabe reconocer que su definición exigiría estudios comparativos más extensos, parecería justificado diferenciar a dichos tres géneros en una subfamilia independiente, distinta de los típicos didelfinos sudamericanos. Para dicho taxón existe ya disponible el nombre *Herpetotheriinae*, propuesto por Trouessart en 1879 (fide Simpson, 1945: 42).

Aparte de didelfinos típicos, microbiotéridos, caroloameghínidos, didélfidos emparentados con *Caluromys* (vide infra) y esparasocínidos, en América del Sur han existido casi seguramente Peradictinae, y probablemente pediómidos y Glasbiinae. Los primeros están representados por *Alphadon antracinus* (Sigé, 1971, 1972) del depósito supracretácico (Vilquechiquense) de Laguna Umayo, en el Perú. Crochet (1978) encontró razones convincentes para ubicar a dicha especie dentro del género *Peradectes*. Los pediómidos¹ están representados posiblemente por algunos fragmentos de la misma procedencia referidos por Sigé (1972) a un “?pediomyidé indet.”. Este mismo autor sugirió también la presencia de Glasbiinae en el Cretácico superior o el Paleoceno de nuestro continente. Crochet (1978) refuerza esta sugerencia proponiendo la posibilidad de que el género *Protodidelphis* del Paleoceno superior del Brasil (Paula Cout, 1952), deba ubicarse dentro de dicha subfamilia de didélfidos.

Pasemos ahora a considerar los didélfidos sudamericanos representados en la fauna viviente y a sus parientes extinguidos más cercanos. Existen buenas razones para sostener la conveniencia de distinguir a los didélfidos vivientes de

(¹) Estudios muy recientes que llevé a cabo con Kirsh, parecerían indicar, también, que los *Pediomyidae* podrían ser inseparables a nivel familiar, de los *Microbiotheriidae*.

este continente en dos subfamilias distintas. La primera correspondería a *Caluromys* y a sus parientes cercanos *Caluromysiops* y *Glironia*, cuya distinción de los restantes didélfidos vivientes es neta, tanto en morfología dentaria y craneana, como en separación serológica (Kirsch, 1970, 1977). El género *sulhuahuapiense* (Oligoceno superior) *Pachybiotherium*, considerado como un microbioterio, es mucho más afín a *Caluromys* en dentición y en anatomía mandibular (datos inéditos del autor), lo que indica que este grupo de géneros acusa una diferenciación temprana dentro de la cladogénesis de los didélfidos sudamericanos. Su distinción morfológica y serológica y su antigüedad filogenética coinciden entonces en justificar que se erija para ellos una subfamilia *Caluromyinae*, cuya propuesta ya fue adelantada por Kirsch (1977:111, 119).

Los restantes géneros de didélfidos vivientes son más afines entre sí en anatomía craneana y en dentición, y en cuanto a sus relaciones serológicas, que cualquiera de ellos con respecto a los *Caluromyinae*, por lo que representan la segunda subfamilia de didélfidos sudamericanos vivientes: *Didelphinae*. Empero, esta subfamilia así restringida es susceptible de una ulterior subdivisión en tribus. Los resultados de investigaciones citogenéticas (Reig et al., 1970), serológicas (Kirsch, 1970, 1977) y morfológicas (Reig, Kirsch & Marshall, in prep.) recientes, indican un patrón de relaciones internas dentro de los *Didelphinae*, que justifica no solo la oportunidad del reconocimiento de esas agrupaciones tribales, sino también la revalidación de dos géneros que se incluían normalmente dentro de *Marmosa*: *Thylamys* y *Micoures*.

El grupo constituido por los géneros de mayor tamaño, *Didelphis*, *Chirosestes*, *Philander* y *Lutreolina*, presenta en común la condición sinapomorfa de ser los únicos didélfidos poseedores del cariotipo derivado de $2N = 22$ cromosomas, y por lo menos los tres primeros (*Lutreolina* es desconocida a este respecto) poseen una estrecha afinidad serológica. Ellos representan la tribu *Didelphini*, trib. nov., dentro de la cual deben ubicarse también el género mio-plioceno *Hyperdidelphis* (= *Paradidelphis*) (¹) y el género supraplioceno *Thylophorops* (ver Reig, 1952 b, 1958). *Marmosa*, *Micoures* y *Thylamys* presentan en común el cariotipo plesiomórfico de $2N = 14$ cromosomas, y son afines en caracteres dentarios y basicraneanos. *Lestodelphis*, que no se conoce cromosómicamente, es muy afín a *Thylamys* en dentición y en la región auditiva. *Monodelphis*, que se distingue por poseer $2N = 18$ cromosomas, presenta afinidades estrechas en serología con *Marmosa*, y está más emparentado morfológicamente con los anteriores que con los *Didelphini*. Proponemos distinguir a ese conjunto de géneros en una tribu propia, *Marmosini*, nov. trib., en la cual debe ubicarse también el género fósil *Thylatheridium* (ver Reig, 1952 b, 1958). *Metachirus* es peculiar por mantener un cariotipo primitivo de $2N = 14$ cromosomas y una dentición y anatomía craneana bastante similar a la de *Philander*, del que difiere en su postura y en el tamaño relativo de sus miembros. Además, está relativamente aislado de todos los demás didelfinos vivientes en sus relaciones serológicas. Esta curiosa combinación de caracteres aconseja considerarlo el representante de una tribu monotípica, *Metachirini*, nov. trib. En cuanto a *Hondadelphis* (Marshall, 1976 a), su inclusión en las tres tribus anteriores es todavía problemática. Aunque es posible que pertenezca a una tribu extin-

(¹) El tipo de *Hyperdidelphis acutidens* fue redescubierto recientemente por L. Marshall y es inseparable de *Paradidelphis inexpectata*, especie tipo de *Paradidelphis*, por lo que este último género debe pasar a la sinonimia de *Hyperdidelphis*.

guida propia, preferimos por ahora considerarlo como un *Didelphinae incertae sedis*. Crochet (1978: 66) apunta la posibilidad de que inclusive no pertenezca a los *Didelphinae*.

En cuanto a los géneros descriptos por Paula Couto (1952, 1962, 1970) para el Paleoceno superior de San José de Itaboraí (Brasil) ellos manifiestan un alto grado de diversidad morfológica, que sugiere que representan distintas subfamilias y tribus de *Didelphidae*. Su comparación con la diversidad de los didelfidos vivos y extinguidos se ha realizado hasta ahora sólo de una manera muy preliminar, por lo que resultó prematuro fijar con precisión mayor sus relaciones. *Protodidelphis*, como hemos visto, puede ser un miembro de la subfamilia *Galsbiinae*, y Crochet (op. cit.: 67) también sugiere la posibilidad de que *Bobbschaefferia* pertenezca a la subfamilia *Peradectinae* (tribu *Peradectini* para dicho autor). Pero los restantes géneros (*Derorhynchus*, *Didelphopsis*, *Gaylordia*, *Guggenheimia*, *Marmosopsis*, *Minusculodelphis*, *Mirandatherium*, *Monodelphopsis*, *Sternbergia*, *Xenodelphis*) son todavía de relaciones muy dudosas, y aunque es posible que algunos de ellos pertenezcan a la subfamilia *Didelphinae* y a algunas de las tribus que aquí hemos reconocido dentro de dicha subfamilia, nos parece aconsejable por ahora ubicarlos como *Didelphidae incertae sedis*. En la Tabla II sintetizo nuestras conclusiones sobre las relaciones entre los didelfoideos.

Otro grupo que se suele ubicar entre los *Marsupicarnívoros* es el de los *Necrolestidae*, particularmente luego del trabajo de Patterson (1958). Kirsch (1977) los ubica dentro de los *Borhyaenoidea* con algunas reservas, e incluso expresa sus dudas de que se trate de un marsupial. Yo no creo que haya razones valederas para ubicar a los *Necrolestidae* en los *Marsupicarnívoros*, ni, en general, entre los marsupiales. Se trata de un grupo altamente especializado de relaciones en realidad muy inciertas, cuyas afinidades con los marsupiales son meramente teóricas y no pueden apoyarse en un análisis objetivo de su morfología. Quizás una de las pocas razones para considerarlos marsupiales es la comparación con los *Notoryctidae*, que sugieren que los marsupiales pueden producir un tipo adaptativo similar. Pero en realidad, las distintas hipótesis sobre sus relaciones (ver Reig, 1968) son todas meras conjeturas (*vide supra*, 3.2.). Dentro de este terreno conjetural, yo pienso que las alternativas de mayor probabilidad sobre sus relaciones de parentesco son las que postulan su raigambre insectívora (en el sentido clásico de este término) o su vinculación con los *Paratheria*. Otra alternativa es que se trate de un ramal aislado de los *Ernotheria* de McKenna. Pero, como no quiero descartar *a priori* la alternativa que considero mucho menos probable, de que se trate de un grupo de marsupiales, prefiero clasificarlos aquí como una familia *incertae sedis*, dentro de los *Tribosphenida* (Tabla I). En todo caso, si se demostrara que *Necrolestes* es un marsupial, no veo sentido en ubicarlo entre los borhyaenoideos, y pienso que más bien habría que erigir para este género y su familia un suborden particular, por las mismas razones que encuentra Kirsch para fundar el suborden *Notoryctemorphia* (Kirsch, 1977).

En cuanto a los *Caenolestidae*, es ésta la única familia que considero a ciencia cierta como miembro del orden *Paucituberculata* de Ameghino, reivindicado por Ride (1964) y por Kirsch (1966, 1977). A la familia extinguida de los *Polydolopidae*, muy especializada en su dentición "plagiaulacoide" (Simpson, 1933) se la considera estrechamente emparentada con los cenóles-

tidos, incluyéndosela en la misma superfamilia *Caenolestoidea*, desde que así lo propuso Simpson (1928). Kirsch (1977), sin embargo, los mantiene entre los *Paucituberculata*, pero en una superfamilia propia, *Polydolopoidea*. Recientemente, Pascual (1980), describió una nueva familia monotípica, *Bonaparthetidae* para el nuevo género del Eógeno de la formación Lumbra de Salta (norte de Argentina): *Bonaparthetium* y describió de ese mismo yacimiento un nuevo género *Prepidolops* que asigna a la familia *Polydolopidae*. Los bonaparthetidos serían una familia de polidolopoideos y *Prepidolops* tendría caracteres dentarios que acusarían una descendencia cercana de los polidolopoideos con respecto a los didelfoideos. El estudio de este material es todavía preliminar en cuanto a las necesarias comparaciones de detalle, y el propio Pascual es cauto en cuanto a sus conclusiones. En realidad, los polidolopoideos presentan una estrecha afinidad fenética con algunos diprotodontes australianos, particularmente con los *Burramyidae* (ver Ride, 1956, 1964), y no hay razones teóricas concluyentes para descartar que, en realidad, deban agruparse en el orden Clase MAMMALIA Linnaeus, 1758

Subclase THERIA Parker et Haswell, 1897

Infraclass TRIBOSPHEINIDA McKenna, 1975

Supercohorte METATHERIA Huxley, 1880

Superorden MARSUPIALIA Illiger, 1811

Orden MARSUPICARNIVORA Ride, 1964

Suborden DIDELPHIMORPHIA Gill, 1872

Superfamilia *Didelphoidea* Osborn, 1910

Familia *Didelphidae* Gray, 1821

Subfamilia *Peradectinae* Crochet, 1978 (nuevo rango)

Subfamilia *Didelphinae* Simpson, 1927

Tribu *Didelphini* Reig, Kirsch et Marshall, 1980, *nov. trib.*

Tribu *Marmosini* Reig, Kirsch et Marshall, 1980, *nov. trib.*

Tribu *Metachirini* Reig, Kirsch et Marshall, 1980, *nov. trib.*

Subfamilia *Caluromyinae*, Kirsch et Reig, 1977
(in Kirsch, 1977).

Subfamilia *Herpetotheriinae*, Trouessart, 1879

Subfamilia *Glasbiinae* Clemens, 1966

Familia *Sparassocynidae* Reig, 1958 (nuevo rango)

Familia *Stagodontidae* Marsch, 1889

Familia *Pediomyidae* (Simpson) 1927

Familia *Microbiotheriidae* Ameghino, 1887

Familia *Caroloameghiniidae* Ameghino, 1901

Superfamilia *Dasyuroidea* Simpson, 1930

Familia *Dasyuridae* Waterhouse, 1838

Familia *Myrmecobiidae* Gill, 1872

Suborden SPARASSODONTA Ameghino, 1894

Superfamilia *Borhyaenoidea* Simpson, 1930

Familia *Borhyaenidae* Ameghino, 1894

Subfamilia *Hathlyacyninae* Marshall, 1977

Subfamilia *Proborhyaeninae* Trouessart, 1898

Subfamilia *Prothylacyninae* Trouessart, 1898

Subfamilia *Borhyaeninae* Cabrera, 1927

Familia *Thylacomyidae* Marshall, 1976

Familia *Thylacinidae* Bonaparte, 1838

Tabla II. Cuadro clasificatorio de los *Marsupicarnívoros*. Ver discusión en el texto.

Diprotodonta, como lo sugirieron Pascual y Herrera (1973, 1975), y que carezcan de relaciones cercanas con los Paucituberculata. Yo me inclino a rescatar la alternativa de la pertenencia de los Polydolopoidea a los Diprotodonta como una hipótesis empírica (*vide supra*, 3.2.), todavía no suficientemente confirmada. La transicionalidad posible de *Prepidolops* hacia los didelfoideos no es incompatible con esta alternativa.

4.2.2. Otros supuestos metaterios

Es también en la cercanía de los Coenolestidae que se acostumbra a ubicar a los peculiares mamíferos fósiles sudamericanos de los géneros *Microtragulus*, *Argyrolagus* y *Groeberia*. Los dos primeros constituyen la familia Microtragulidae que es, por prioridad, el nombre que corresponde utilizar en lugar de Argyrolagidae (ver Reig, 1958; Hoffstetter y Villarroel, 1974). Simpson (1970a, 1970b) ha revisado el grupo y subraya su originalidad, proponiendo para ellos una superfamilia *ad hoc*, Argyrolagoidea, dentro de los marsupiales lo que sugeriría, dentro de la concepción multiordinal actual de estos mamíferos, erigir un orden pleno para ellos. Kirsch (1977), que sugiere esta posibilidad, se inclina, sin embargo, por considerarlos provisionalmente entre los Paucituberculata respetando su distinción superfamiliar.

El registro fósil de los Microtragulidae comienza abruptamente en el Huayqueriense (Mioceno superior, ver Tabla VI), y desde su primera aparición son mamíferos muy especializados, de andares ricochetes y dentición y cráneo peculiares, que muestran convergencias con varios grupos de mamíferos, como los Dipodidae y el heterómido *Dipodomys* entre los roedores, los Macroscelididae entre los Anagalida y los Macropodidae y Peramelidae entre los marsupiales australianos. En realidad, el carácter altamente especializado de los microtragúlidos, y la incompletez de su registro fósil (pues su primera aparición en el Mioceno superior sugiere una larga historia anterior indocumentada), hace que sus relaciones sean muy oscuras y que, en rigor, su supuesta raigambre metateriana no sea más que una conjetura o a lo sumo, una hipótesis plausible pero sin suficiente convalidación empírica. Una alternativa digna de ser seriamente investigada, pero no menos conjetural, es la de que representen un grupo particular dentro del Granorden Anagalida. En una u otra forma, me parece aconsejable que nos inclinemos a pensar que los Microtragulidae deberán terminar por clasificarse en un orden propio, para el cual el nombre Argyrolagida puede resultar adecuado. Si este orden terminará por ubicarse entre los Metatheria o entre los Eutheria, sólo podrá decidirse luego de realizar investigaciones comparativas más prolijas, o de que el registro fósil nos revele las etapas primitivas de su evolución.

Igualmente oscuras son las relaciones de los Groeberiidae (Patterson, 1952; Simpson, 1970c), pequeños mamíferos rodentiformes del Oligoceno (Divisaderoense) sólo conocidos por fragmentos craneanos y mandibulares. Simpson (1970a) los ubica entre los Caenolestoideos, mientras que Patterson (*op. cit.*) había creado para ubicar a esta familia una superfamilia Groeberioidea particular, criterio que es el que sigue Kirsch (1977), quien coloca a esta superfamilia entre los Paucituberculata. En realidad, no existe ninguna evidencia empírica que justifique sostener las relaciones de los groeberíidos con ningún grupo de marsupiales. La principal razón para haberlos considerado cenolestoideos, lo mismo que para considerar metaterios a los microtragúlidos, es teórica, y proviene de postular un número limitado de cepas placentarias originales en el comienzo

de la formación de la fauna sudamericana, y de atribuir a los cenolestoideos la potencialidad de haberse diversificado en una extensísima radiación, fundamentalmente desconocida. El hecho de ser consistente con esta concepción teórica, tornaría a la hipótesis de la naturaleza marsupial o cenolestoidea de los groeberíidos en una hipótesis plausible sin adecuada convalidación empírica. Pero ninguna de dichas premisas teóricas está lo suficientemente respaldada, ni son necesarias dentro de la nueva concepción de la cenogénesis de los mamíferos sudamericanos que aquí propicio. En ausencia de respaldos empíricos adecuados para sostenerla, la hipótesis se torna una conjetura sin mayor fundamento. La hipótesis alternativa de que se trate de placentarios de afinidades inciertas, es por lo menos una conjetura de peso equivalente, aunque ella guarda, por cierto, mayor valor heurístico. Resulta legítimo, entonces, considerar por ahora tanto a los Groeberiidae como a los Microtragulidae, como familias *incertae sedis* dentro de la infraclass de los Tribosphenida.

4.2.3. Relaciones de los Xenarthra

Los xenartros o desdentados sudamericanos poseen una combinación curiosa de caracteres que determinaron que, desde la época de John Ray, se los considerase mamíferos anómalos de posición relativamente independiente dentro del conjunto de la clase Mammalia (ver discusión en Gregory, 1910, y Minkoff, 1976), incluso con el carácter de una subclase particular compartida con otros taxones presuntamente emparentados, como los pangolines y los oricterópodos. Ameghino (1908) sostuvo que los desdentados, juntamente con los monotremas y los cetáceos formaban un grupo particular, los "Homalodonta", originado directamente en una cepa reptiliana a través del grupo hipotético de los "Archaeopelta", y Parker (1886) también sugirió que estuvieron conectados por su origen con los monotremas. En una posición menos extrema, Thomas (1887), los ubica en un taxón Paratheria, del mismo rango que Metatheria y Eutheria. Pero los desdentados son verdaderos placentarios en su anatomía y fisiología reproductiva, por lo que se requiere ubicarlos dentro de los Eutheria. Gregory (*op. cit.*) subraya su originalidad dentro de los placentarios clasificándolos en un superorden particular y considerando que su diferenciación es previa a la de los insectívoros, creodontes y ungulados. Sin embargo, la opinión preponderante a partir de la clasificación de Simpson (1945) es que su diferenciación es parte de la diversificación del conjunto de los ungulados, posición que también comparte Minkoff (1976) aunque reconociendo un superorden propio para xenartros y pangolines. En rigor, la hipótesis más difundida sobre el origen y las relaciones de los desdentados sudamericanos se remonta a la monografía que Simpson (1931) dedicó a la descripción de *Metacheiromys* y a las relaciones de los Palaeonodontes con los desdentados. Desarrollando las ideas de Matthew, Simpson sostuvo que los Palaeonodonta norteamericanos y los Xenarthra sudamericanos constituyen dos subórdenes de un mismo orden Edentata, y que los segundos derivaron de los primeros, los que a su vez sirven de nexo entre los xenartros y la cepa placentaria insectívora original. Esta hipótesis se ha visto afectada por un reciente trabajo de Emry (1970) en el que este autor demuestra que los Palaeonodonta son en realidad Pholidota, y que no pueden ser antecesores de los Xenarthra. Sin embargo, y sin aportar argumentos adicionales, Patterson y Pascual (1972) siguen sosteniendo el origen paleonodonte de los xenartros.

Nosotros creemos que la hipótesis más compatible con la evidencia morfológica y con la actual teoría filogenética es la que sostiene McKenna (1975), para quien los desdentados representan uno de los términos de la dicotomía

inicial de los euterios, dicotomía que tuvo lugar probablemente en el Cretácico, luego de la diferenciación de metaterios y euterios. McKenna no incluye dentro de los desdentados, sin embargo, a los pangolines, y en esto preferimos coincidir con Minkoff (1976). En rigor, pangolines y xenartros poseen en común varios caracteres sinapomorfos, como la ausencia de interparietal, la complejidad del etmoides, el gran tamaño de los senos epitimpánicos y varios caracteres musculares señalados clásicamente por Windle y Parsons (1899) y más recientemente por Shrivastava (1963). Estas sinapomorfias nos indicarían un origen común, de la misma manera que el conjunto de caracteres autapomorfos que distinguen a ambos grupos, los están señalando como dos taxones vicarios. Si aceptamos, siguiendo con modificaciones a McKenna como lo propongo en la Tabla 1, el carácter ordinal de la distinción entre Cingulata, Tardigrada y Vermilingua, estos dos taxones vicarios deben tener rango supraordinal. Siendo Xenarthra el nombre disponible para el superorden de los desdentados sudamericanos, propongo revalidar *Nomarthra* Gill, 1910 (*nec* Gill, 1884) para agrupar al orden único de los Pholidota.

4. 2. 4. Roedores

Los representantes del orden Rodentia son los más abundantes y variados mamíferos de la fauna viviente de América del Sur (Fig. 1) y han tenido gran significación en la historia de las faunas sudamericanas desde el Oligoceno hasta el Reciente (Tabla 6). En nuestra clasificación nos diferenciamos de McKenna en ubicarlos como un grandorden particular para el que seguimos utilizando el nombre Glires de Linnaeus, tal como lo hace Minkoff, aunque él los clasifica con rango de superorden de su cohorte Unguiculata (Minkoff, 1976). Woods (1976) ha demostrado recientemente que se justifica considerar que los histicognatos y los esciurognatos representan una dicotomía inicial de los roedores tal como lo sostuvo Tullberg (1899) y adoptamos aquí esta proposición para su clasificación subordinal. En cuanto a las relaciones filogenéticas de los representantes sudamericanos del orden, dos problemas son especialmente relevantes para la interpretación biogeográfica: las relaciones de los caviomorfos y la de los cricétidos sudamericanos.

4. 2. 4. 1 Caviomorfos

Desde que, en 1855, Brandt erigió el taxón Hystricomorpha, la mayoría de los autores han aceptado la unión en un mismo suborden de los puerco espines del Viejo Mundo, las ratas de los bambúes (*Thyomyidae*) y las ratas topas (*Bathyergidae*) de Africa y los coendúes, cuises, vizcachas, casiraguas, tucu-tucos, etc., de América del Sur. Todos estos roedores comparten en mayor o menor grado, una singular estructura en la miología y la osteología craneana que caracterizan a la condición "histicomorfa": un canal infraorbital muy agrandado por el que pasa un haz profundo del músculo masetero. Esta estructura está acompañada en casi todos los casos, por especializaciones mandibulares: extroversión lateral de la región angular, desarrollo de un proceso postcondilar y reducción del proceso coronoideo, que caracterizan a la condición "histicognata", por oposición a la condición "esciurognata" propia de todos los restantes roedores (Tullberg, 1899).

La mencionada posesión en común de la condición histicomorfa e histicognata fue considerada clásicamente como un signo de ancestralidad común

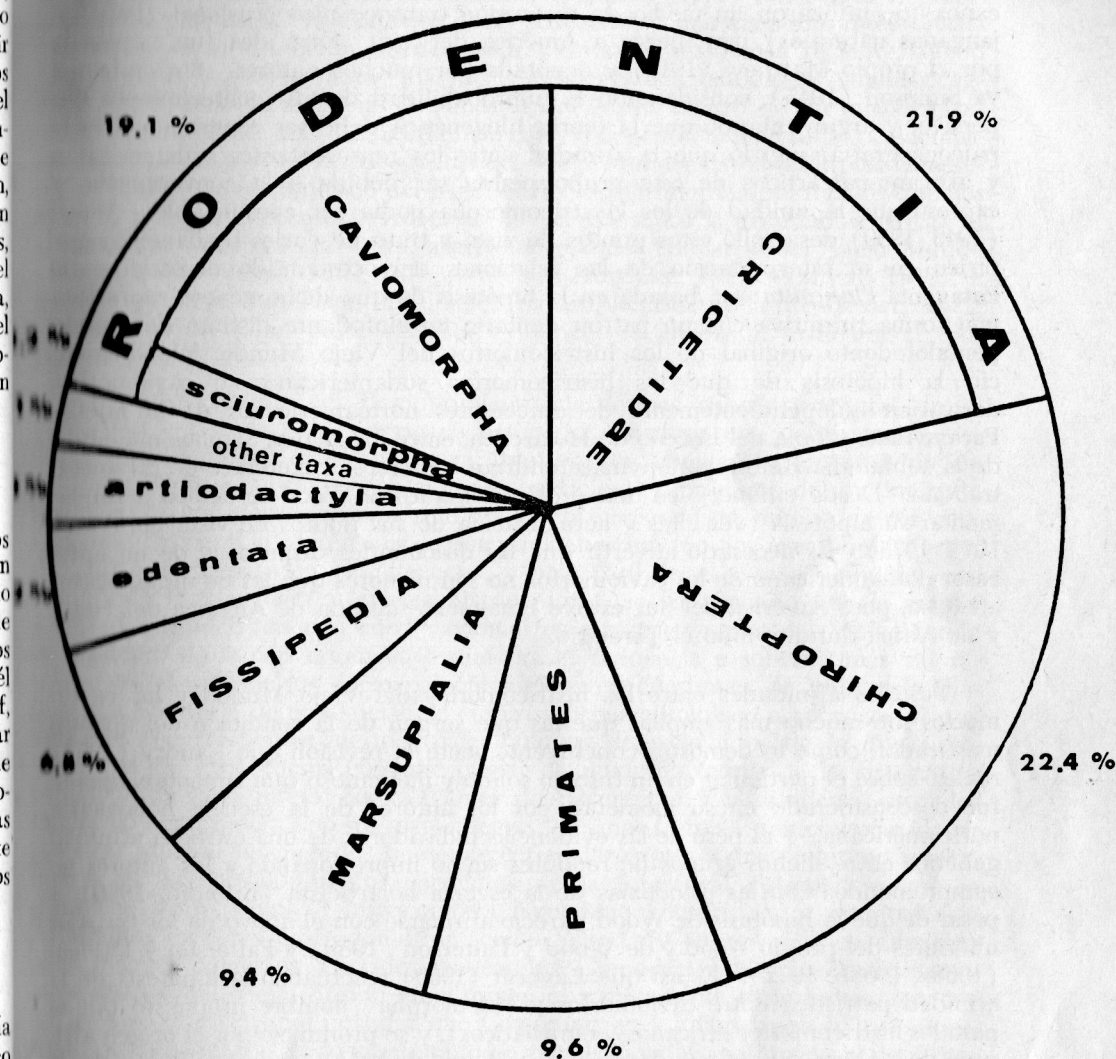


Fig. 1 — Gráfico de área de la frecuencia de los principales taxones de mamíferos continentales de la fauna viviente de América del Sur. La frecuencia está dada como el porcentaje del número de especies correspondientes a cada taxón con respecto al número total de especies de mamíferos del continente. Los datos originales están tomados fundamentalmente de Angel Cabrera (Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. "B. Rivadavia" Zool. 4:1-732, 1957-1961), modificados según diversas actualizaciones.

de los histricomorfos sudamericanos y del Viejo Mundo, y sugerencia de que los miembros sudamericanos del grupo habrían descendido de antecesores africanos que utilizaron un medio de dispersión transoceánico ocasional (balsas o jangadas naturales) para llegar a América del Sur. Esta idea fue expresada por el propio Matthew (1915) y aceptada por muchos autores. Sin embargo, ya Simpson (1945), considerando la improbabilidad de tal acontecimiento dispersivo, y argumentando que la teoría filogenética debe ser congruente con la paleogeografía, sugirió que la afinidad entre los representantes sudamericanos y africano-paleárticos de este grupo podría ser debida a la convergencia, y expresó que la unidad de los Hystricomorpha podía ser cuestionable. Wood (1949, 1950) desarrolló estos puntos de vista y trató de darles fundamento empírico en su interpretación de las relaciones del octodóntido deseádense de Patagonia *Platypittamys*, basada en la hipótesis de que dicho género representa una forma primitiva con un patrón dentario tetralofodonte distinto del patrón pentalofofodonte original de los histricomorfos del Viejo Mundo. Wood enunció la hipótesis de que los histricomorfos sudamericanos, o caviomorfos, derivarían independientemente de antecesores norteamericanos de la familia Paramyidae, propia del Eoceno de Holarctica, entre los cuales, algunos miembros de la subfamilia Reithroparamyinae tendrían caracteres sugerentes de tal ancestralidad. Desde entonces, en una proficua literatura, Wood se dedicó a fundamentar su hipótesis (ver citas y actualización de sus puntos de vista en Wood, 1974, 1975). Es necesario advertir que las dificultades dispersivas de un antecesor norteamericano de los caviomorfos no son menores que las de un antecesor africano, pues América del Sur estuvo igualmente aislada de América del Norte y de África durante todo el Terciario.

Pero las afinidades entre los histricomorfos del Viejo Mundo y los caviomorfos son mucho más amplias que las que surgen de la condición del aparato masticador, como lo demostró concluyentemente la revisión que Landry (1957) realizó sobre el particular en un trabajo sólido y meticuloso que lamentablemente fue desconsiderado en su momento por los autores de la escuela holartística norteamericana. Y el peso de las evidencias indicadoras de una estrecha afinidad genética entre dichos grupos de roedores siguió impresionando a los autores no comprometidos con las ortodoxias de la escuela holartística (Brundin, 1966), a pesar de que la hipótesis de Wood pareció afirmarse con el apoyo de los trabajos ulteriores del propio Wood y de Wood y Patterson (1959) y Patterson y Pascual (1968a, 1968b, 1972). Es así que Lavocat (1969) reactualizó la hipótesis de la afinidad patrística entre caviomorfos y Phiomorpha (nombre propuesto por él para los histricomorfos africanos y eurasiáticos), y se pronunció por el origen africano de los histricomorfos sudamericanos (Lavocat, 1971), posición filogenética y biogeográfica que fue fortalecida empíricamente por nuevos descubrimientos realizados en depósitos deseádenses de Bolivia (Hoffstetter y Lavocat, 1970, Hartemberger, 1975) y por un estudio comparativo de los fiomorfos del Mioceno africano (Lavocat, 1973).

Y es entonces a principios de la década del 70 que la polémica entre estas dos hipótesis alternativas sobre el origen y las afinidades de los histricomorfos se revitaliza sobre la base, fundamentalmente, del esfuerzo por afirmarlas empíricamente a través de la acumulación de pruebas fácticas. Wood, en 1972, enarbola triunfalmente lo que considera una prueba definitiva del origen norteamericano e independiente de los Caviomorpha: una mandíbula de un posible Sciuravidae histricognato del Eoceno de Tejas que, en un trabajo ulterior (Wood, 1973) describe como *Prolapsus sibilatoris*. En ese mismo año, Black y Stephens (1973)

describen otro género del Paleoceno de México, *Guanajuatomys*, sobre la base de una mandíbula también histricognata, y Wahlert (1973) redescubre el protomorfismo supraeceno *Protoptychus* como poseedor de una abertura anteorbitaria indicadora de la condición histricomorfa. En un trabajo más reciente, Wood (1975) ubica a esos géneros, más otros roedores con tendencias subhistricognatas del Eoceno y Paleoceno de América del Norte, dentro de un nuevo infrorden Framimorpha, del que habrían surgido, independientemente, los caviomorfos sudamericanos y los histricognatos del Viejo Mundo, cuyos múltiples caracteres en común serían resultado del paralelismo. Al mismo tiempo, nuevos trabajos aportan a las ya existentes, evidencias novedosas sobre la afinidad fenética, ya abrumadora, que vincula a los histricomorfos del Nuevo y del Viejo Mundo (Bugge, 1971; Woods, 1972, 1975; Woods y Howland, 1977; Wahlert, 1968), a las que se unen sugestivas afinidades parasitológicas (Durette-Desset, 1971; Quentin, 1973). Gran parte de esta evidencia es analizada críticamente por Hoffstetter (1974).

A primer examen, el descubrimiento de formas subhistricognatas en el Paleoceno y Eoceno norteamericano parecería constituir una confirmación decisiva de la hipótesis de Wood, cuya anterior fundamentación empírica podría ser juzgada por un crítico objetivo como insuficiente o producto de una interpretación unilateral. Pero creemos que esa confirmación dista mucho de ser concluyente. En rigor, la pretensión de que por haber hallado dos mandíbulas fósiles de tipo histricognato en el Paleoceno, y otro fósil en el Eoceno superior con mandíbula histricognata y cráneo histricomorfo, se ha probado que la amplia y variada afinidad fenética entre caviomorfos e histricomorfos del Viejo Mundo es producto de la convergencia, testimonia la tendencia a sobreestimar valorativamente el peso de los datos paleontológicos en cuestiones de inferencia filogenética. Se trata de una suerte de empirismo paleontológico a ultranza, al que adhieren con frecuencia algunos paleontólogos desprevenidos de la diversidad y riqueza de los recursos con que cuenta la moderna teoría de la sistemática evolucionista para inferir las relaciones de parentesco y la filogenia entre los linajes de organismos. En este caso, además, estamos frente a una singular inconsistencia general de método, pues parecería claro que es más legítimo inferir, dentro de los procedimientos corrientes de la inferencia sistemática, que la condición histricognata e histricomorfa haya sido adquirida por convergencia en algunos roedores protrogomorfos (como Wood, 1974, no vacila en admitirlo para taxones como los Theridomyoidea, los Ctenodactylidae, los Pedetidae y otros grupos del Viejo Mundo cuyo origen él sostiene que es independiente de los Hystricognathi), que postular que Caviomorpha y Phiomorpha hayan adquirido por convergencia todo el conjunto de peculiaridades anatómicas y de rasgos de afinidad no-morfológica que les confieren un alto grado de similitud fenética.

Recientemente se ha producido información proveniente de la sistemática macromolecular que proporciona un apoyo sustancial a la conclusión de que la diversa y múltiple afinidad fenética entre caviomorfos y fiomorfos testimonia la afinidad patrística entre estos taxones. Cronin y Sarich (en prensa) calcularon las distancias inmunológicas entre las albúminas de distintos grupos de roedores, y encontraron no sólo que los histricomorfos africanos y sudamericanos constituyen un grupo monofilético, con considerable mayor afinidad serológica entre sí que cada uno de ellos con respecto a los Myomorpha, Geomyoideos o Sciuroideos, sino también que el patrón de relaciones entre distintas familias africanas y sudamericanas de Hystricognathi no confirmaría la interpretación de que fiomorfos y caviomorfos son grupos hermanos de origen común, sino que existen dos grupos básicos de afinidad serológica que son independientes de la distri-

bución actual de las familias. Uno de estos grupos está representado por un clado unitario en el que se agrupan los Erethizontoidea, Caviodea y Chinchilloidea (los Dinomyidae no están incluidos en este estudio). El otro clado estaría constituido por los Octodontoidea más los Bathyergidae, Petromidae y Thryonomyidae africanos. Es interesante destacar aquí que Woods, estudiando la anatomía comparada de la región hioidea, encontró similitudes especiales dentro de este mismo grupo, concluyendo: "The morphological similarity of bathyergids with Ctenomys, Petromus and Thryonomys in spite of the very different habits of these species indicates that all are more closely related to each other than to other forms investigated" (Woods, 1975:249). Cronin y Sarich (op. cit.) interpretan la existencia de estos dos grandes clados de parentesco serológico como una indicación de que los Hystricognathi experimentaron en Africa su radiación básica, y que desde allí proveyeron por lo menos dos linajes distintos que emigraron a América del Sur en una época en que los dos continentes estaban todavía muy próximos entre sí.

Se desprende de lo anterior que existen sobradas razones para reconocer la naturaleza patristica de la afinidad entre los Hystricognathi sudamericanos y los africanos. Esta hipótesis tiene un fuerte fundamento empírico, proveniente de una amplia gama de caracteres morfológicos así como de datos de la parasitología y evidencias de índole macromolecular. Por otra parte, esta hipótesis es más sencilla, ya que no obliga a forzar la interpretación filogenética con diversas presuposiciones sobre el surgimiento paralelo de un gran número de caracteres en común. Tiene, por otra parte, el apoyo teórico de otros casos de parentesco estrecho entre formas sudamericanas y africanas, como es el caso de los primates Simiiformes (*vide infra*: 4.2.5) y el de varios otros grupos de vertebrados, como los anuros pipoideos, los peces cíclidos y siluroideos, etc. Se trata, entonces, de una hipótesis lo suficientemente confirmada como para que la debamos preferir sin vacilación ante la alternativa de menor apoyo empírico y de problemático respaldo teórico, que representa la hipótesis de Wood.

Pero esta conclusión no elude que debamos reconocer que todavía quedan muchos puntos oscuros por resolver en cuanto a las relaciones internas entre los Hystricognathi. Como hemos visto, los resultados de la sistemática macromolecular obtenidos por Cronin y Sarich no parecen concordar con la idea de que existe una dicotomía básica entre los Hystricognathi que permita reconocer a Phiomorpha y Caviomorpha como dos taxones monofiléticos. No debe excluirse la posibilidad de que si mantenemos el uso de estas dos subdivisiones de los Hystricognathi, debamos reorganizar la distribución de las familias dentro de estos dos infraórdenes, incluyendo, por ejemplo, a los Octodontoidea dentro de los Phiomorpha para ser conherentes con la información sobre la evolución molecular, que posiblemente encuentre respaldo en muchas similitudes morfológicas que se reflejan en los estudios de diversos autores. De ser así, el concepto de Caviomorpha debería restringirse para las superfamilias Caviodea, Chinchilloidea, Dinomyoidea y, posiblemente, Erethizontoidea. Y digo posiblemente porque merecen ser tenidas en cuenta las diferencias encontradas por Woods (1972) entre estos últimos y los restantes hystricognatos sudamericanos, que encuentran un respaldo también en los datos cromosómicos (George & Weir, 1974), y que pueden recomendar la erección de un infraorden particular para los puerco espines del Nuevo Mundo. Otros asuntos pendientes se refieren a la ubicación suprafamiliar de algunas familias problemáticas, como la de los Dasyproctidae y los Agoutidae (=Cuniculidae) entre las representadas en la fauna viviente, y los Heptaxodontidae y Neoepiblemididae, entre las extinguidas. En un trabajo reciente, Bondesio, Pascual y Vucetich (1975), reivindican a la familia Neoepiblemididae y la ubican entre los Chinchilloideos, conclusión que aceptamos

en este trabajo. Los Heptaxodontidae parecen independientes de los Dinomyidae (Pascual y Días de Gamero, 1969), pero algunos autores consideran que ambas familias no deben separarse. Los dasipróctidos y los agútidos son considerados muy relacionados por algunos autores, mientras que otros vinculan a los primeros con los caviodeos y a los segundos con los chinchilloideos. La información cromosómica (George y Weir, 1974), parecen confirmar esta última conclusión, y los resultados serológicos de Cronin y Sarich (op. cit.) si bien indican una relativa cercanía de dasipróctidos y caviodeos, los ubican más cercanamente con respecto a los chinchilloideos y eretizodontideos. En vista de estos resultados todavía no muy concluyentes, hemos preferido clasificar a Dasyproctidae y Agoutidae como Caviomorpha *incertae sedis* (Tabla 1). Otra cuestión controversial es la relacionada con la independencia de las familias Capromyidae y Myocastoridae. Yo he preferido aquí tener en cuenta los resultados del trabajo cromosómico de George y Weir (op. cit.) y las conclusiones recientes de índole anatómica de Woods y Howland (1979) para sostener la idea de la íntima relación de las hutías y los coypos, que se expresa en el reconocimiento de una única familia Capromyidae, en la cual puede ser conveniente reconocer tres subfamilias: Capromyinae (*Capromys, Mysateles, Mesocapromys, Geocapromys*, ver Kratochvil, Rodríguez y Barus, 1978), Plagiodontinae (*Plagiodontia*) y Myocastorinae (*Myocastor*).

4.2.4.2. Cricétidos

En la clasificación de Simpson (1945), los Cricetidae se consideran como una familia de la superfamilia Muroidea de roedores miomorfos, distinta de las familias Muridae, Spalacidae y Rhizomyidae (estos últimos parece que no son verdaderos muroideos). La distinción de los cricétidos en un taxón de rango familiar pleno está ampliamente justificada por razones fenéticas y filogenéticas, por lo que la persistencia de algunos autores contemporáneos en considerarlos como una mera subfamilia Cricetinae de la familia Muridae, representa la supervivencia, ya anacrónica, de una etapa superada del conocimiento de la diversidad de los muroideos. (ver Reig, 1980).

Tradicionalmente, los cricétidos sudamericanos se unen a los norteamericanos en un mismo taxón, Hesperomyinae o Hesperomyini según las clasificaciones, y este uso se mantiene todavía en trabajos modernos (ver Mein y Freudenthal, 1971; Chaline, Mein y Petter, 1977). Sin embargo, Hershkovitz había sostenido convincentemente (1966b:746) que el uso de esos nombres era inapropiado, ya que *Hesperomys* es un mero sinónimo de *Calomys*, y que Murray había identificado incorrectamente a *Hesperomys*, género que tipifica ese nombre familiar. Aunque el primer argumento no es suficiente para invalidar el uso de Hesperomyinae, el segundo sí lo es, aunque esta invalidación para tener status legal debería ser decidida por la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica. Pero adicionalmente, puede demostrarse que el nombre Hesperomyinae Murray 1866 es un sinónimo de Sigmodontinae (Wagner) 1843, por lo que todo indica la conveniencia de adoptar este último nombre.

Hershkovitz también adelantó en la obra citada la idea de que los cricétidos norteamericanos deberían distinguirse taxonómicamente de los sudamericanos, proponiendo reservar el nombre Sigmodontini (como tribu) para los últimos y adoptando el nombre tribal Peromiscini para los primeros, dentro de su criterio de que los cricétidos son una mera subfamilia de la familia Muridae. En un trabajo ulterior (Hershkovitz, 1969), este autor se decidió formalmente a pro-

Clase MAMMALIA Linnaeus 1758

Subclase THERIA Parker et Haswell 1897

Infraclasse TRIBOSPHENIDA McKenna 1975

Supercohorte EUTHERIA Gill, 1972

Cohorte EPITHERIA, McKenna 1975

Magnorden PREPTOTHERIA Mc Kenna, 1975

Grandorden GLIRES Linnaeus 1758

Orden RODENTIA Bowdich 1821

Suborden *Sciurognathi*

Infraorden Myomorpha Brandt 1855

Superfamilia Muroidea Miller et Gidley 1918

Familia Cricetidae Rochebrune 1883

Subfamilia Simimyinae Reig 1980, subf. nov. ⁽¹⁾Subfamilia Cricetodontinae Stehlin et Schaub 1951 ⁽²⁾Tribu Eucricetodontini Mein et Freudenthal 1972
(nuevo rango, como Eucricetodontinae in Mein et Freudenthal, 1972. Incluyendo Paracricetodontinae, Mein et Freudenthal, 1972)

Tribu Cricetodontini Simpson 1945 (Incl. Megacricetodontini y Fahlbuschini Mein et Freudenthal 1972)

Tribu Cricetopini Simpson 1945

Tribu Eumyini Simpson 1945 ⁽³⁾

Tribu? Afrocricetodontini Lavocat 1973 (nuevo rango, como Afrocricetodontinae in Lavocat 1973)

Subfamilia Melissiodontinae Stehlin et Schaub 1951

Subfamilia Platacanthomyinae Alston 1876

⁽¹⁾ *Simimys*, del Eoceno superior y del Oligoceno inferior de América del Norte, ha sido considerado tanto como un dipodoideo ancestral (Wood, 1937, Stehlin y Schaub, 1951) aliado a los Zapodidae, o como un cricétido o muroideo ancestral (Lindsay, 1968). Recientemente, el género fue revisado por Lillegraven y Wilson (1975), quienes expresando dudas sobre sus relaciones, se inclinan por ubicarlo entre los Zapodidae. Pero Lindsay (1977) ha aportado información, que a mí me parece concluyente para inclinar la decisión en favor de las más estrechas afinidades de *Simimys* con los Cricetidae. Creo que efectivamente la mejor hipótesis es la de considerar a *Simimys* como un cricétido ancestral, que debe estar muy cerca del punto de bifurcación de la dicotomía entre Muroidea y Dipodoidea. Sin embargo, las peculiaridades de su región cigomasetérica y la marcada primitividad de su dentición no permiten ubicar a este género en ninguna de las subfamilias de Cricetidae, así como tampoco cabería en ninguno de los taxones supragenéricos reconocidos de los dipodoideos. La decisión necesaria es la de proponer para *Simimys* una subfamilia propia, Simimyinae, nov. subfam., dentro de la familia Cricetidae. Como alternativa, podría considerarse la conveniencia de elevar el rango de la misma al de familia plena, y ubicarlo como familia ancestral del conjunto de los Muroidea.

⁽²⁾ La clasificación que aquí propongo de los Cricetodontinae debe considerarse solamente como un intento provisional. Ella se basa en que considero oportuno mantener la unidad de los cricetodontinos oligo-miocenos como una ancestral de todos los cricétidos, como expresión de un equilibrio general en la clasificación de la familia. Mein y Freudenthal (1971) proponen varias subfamilias, subdivididas a su vez en tribus, en un intento que me parece demasiado divisionista para el conocimiento que se tiene de estos roedores. Chaline, Mein y Petter (1977) también los descomponen en varias subfamilias y Larry D. Martin (com. pers.), que ha revisado las formas norteamericanas, favorece igualmente un criterio más divisionista.

⁽³⁾ Esta tribu se restringe al género *Eumys*, el que a su vez ha sido restringido (Alker, 1967) a *Eumys elegans* y otras pocas especies afines. Alker (op. cit.) y L. D. Martin

Subfamilia Cricetinae Murray 1866

Tribu Cricetini Simpson 1945

Tribu Mystriomyini Vorontzov 1956 ⁽⁴⁾Subfamilia Neotominae Merriam 1894 ⁽⁵⁾ (Equivalente de Peromiscini Hershkovitz, 1966)

Tribu Neotomini Vorontzov 1959

Tribu Reithrodontomyini Vorontzov 1959

Tribu Onychomyini Vorontzov 1959

Subfamilia Sigmodontinae (Wagner) 1943 (Como Sigmodontes Wagner 1843, Baird 1857, Cowes 1877 Sigmodontinae es usada por primera vez por Thomas en 1897. Equivalente a Sigmodontini Hershkovitz 1966, y parcialmente equivalente a Hesperomyinae Murray 1866).

Tribu Orizomyini Vorontzov 1959 (= Oryzomyine group + Thomasomyine group in Hershkovitz, 1966)

Tribu Ichthyomyini Vorontzov 1959

Tribu Wiedomyini Reig 1980

Tribu Akodontini Vorontzov 1959 (= Akodont or Akodontine group + Oxymycterine group in Hershkovitz 1962, 1966)

Tribu Scapteromyini Reig 1980 (= Scapteromyine group in Hershkovitz 1966)

Tribu Sigmodontini Vorontzov 1959 (*nec* Hershkovitz 1966; *partim* "Sigmodont rodents" Hershkovitz 1955)Tribu Phyllotini Vorontzov 1959 (incluyendo Reithrodontini Vorontzov 1959; *partim* Phyllotine group, Hershkovitz, 1962.

Subfamilia Myospalacinae Lilljeborg 1866

Subfamilia Nesomyinae Major 1897

Subfamilia Dendromurinae Lavocat 1859

Subfamilia Cricetomyinae Roberts 1951

(com. pers.) han ubicado a otras especies de *Eumys*, particularmente a *E. vetus* y *E. exiguus* en otros géneros. Alker los refiere a *Paracricetodon*, pero Martin prefirió crear para ellos un nuevo género. *Eumys* propiamente dicho es un género especializado, y representa un linaje particular, Eumyini. Las otras especies se ubican en los Eucricetodontini de nuestra clasificación actual, lo mismo que otros géneros del Oligoceno y Mioceno norteamericanos, como *Leidymys*, *Scottimys* y *Pacculus*. Un tercer grupo de cricetodontinos norteamericanos estaría constituido por *Nonomys* y *Subsumus*, para los que Martin crea una subfamilia propia, que, según el criterio que aquí sostenemos, debería tener el rango de tribu de Cricetodontinae. Curiosamente, parece probable que ninguno de estos grupos de cricetodontinos norteamericanos sean los antecesores de los actuales cricétidos de ese continente (los Neotominae), ya que ellos parecen haber derivado, a través de *Copemys*, de un Cricetodontini eurasiático emigrante. Pero es muy probable que los antecesores de los Sigmodontinae se encuentren entre los Eucricetodontini norteamericanos.

⁽⁴⁾ El reconocimiento de *Mystromys*, género viviente del Africa, como un miembro de la subfamilia Cricetinae diferenciable en una tribu propia, fue propuesto con muy buenos argumentos por Vorontzov (1966).

⁽⁵⁾ En un trabajo reciente (Reig, 1980) demostré que Neotominae Merriam 1894 es el nombre más apropiado para los cricétidos norteamericanos que Hershkovitz (1966 b, 1972) distingue como Peromiscini. La clasificación tribal de los cricétidos norteamericanos que aquí incluyó es la propuesta por Vorontzov, y debe considerarse como provisional.

- Familia Lophomyidae Milne Edwards 1867⁽⁶⁾
 Familia Arvicolidae Gray 1821 (= Microtidae Cope 1891,
 equivalente a Microtinae Miller 1896)⁽⁷⁾
 Familia Gerbillidae Stehlin et Schaub 1951
 Familia Spalacidae Gray 1821⁽⁸⁾
 Subfamilia Tachyoryctoidinae Schaub 1958
 Subfamilia Anomalomyinae Stehlin et Schaub 1951
 Subfamilia Prospalacinae Topachevsky, 1969
 Subfamilia Spalacinae Gray 1821
 Familia Muridae Gray 1821 (= Rattidae Burnet 1830)
 Subfamilia Murinae Murray 1866 (incluyendo Pseudo-
 myinae Simpson 1961, Phlaeomyinae Alston
 1876)
 Subfamilia Hydromyinae Alston 1876
 Subfamilia Rhynchomyinae Thomas 1897
 Subfamilia Otomyinae Thomas 1897⁽⁹⁾

- (6) *Lophomys*, peculiar muroideo viviente en Africa, se ubica generalmente como una subfamilia de Cricetidae. Sin embargo, Vorontzov (1967 b), luego de estudiar en detalle su anatomía, concluyó que se trata de un género muy divergente, con un sistema digestivo muy especializado, por lo que propuso revalidar el criterio original de Milne Edwards de considerarlo como el único representante de una familia plena, Lophomyidae.
- (7) La distinción de los "microtinos" como una familia plena está mereciendo apoyo creciente por parte de los autores europeos, y me parece completamente justificada dentro de la teoría de la sistemática evolucionista, que evalúa la tasa de diferenciación morfológica y no sobre la divergencia evolutiva. El nombre prioritario para esta familia es obviamente Arvicolidae, que tiene prioridad sobre Microtidae. No incluimos aquí las divisiones infrafamiliares y supragenéricas de los arvicolidos, por no sentirnos autorizados para decidir ante algunos problemas controversiales que existen al respecto. El intento más acabado a este respecto parece ser el de Gromov (1972), y posiblemente habría que adoptar su clasificación, elevando en un punto el rango de sus subtribus y tribus.
- (8) Para la clasificación de los Tachyoryctoidinae y los Anomalomyinae dentro de los Spalacidae, hemos seguido a Fejfar (1972). Siguiendo a este mismo autor, hemos excluido a los Rhynchomyidae de los Muroidea, pero nuestra posición a este respecto está lejos de representar una firme convicción. En cuanto a la clasificación de los Spalacidae vivientes, hemos seguido a Topachevskii (1969).
- (9) Los Otomyinae son considerados como una subfamilia de Cricetidae por Dieterlen (1970), siendo que tradicionalmente se los consideró como una subfamilia de Muridae (Simpson, 1945). Lavocat (1973), siguiendo criterios filogenéticos originales, los ubica como una subfamilia de su familia Nesomyidae, opinión que comparten Chaline, Mein y Petter (1977). Sin embargo, el reciente descubrimiento de *Eurytomys* en el Plioceno de Langebaanweg (Africa del Sur), un muroideo con caracteres dentarios intermedios entre los murinos y *Otomys* (Pocock, 1976), parece aportar pruebas concluyentes en favor de la inclusión de los Otomyinae entre los Muridae.

TABLA III. Cuadro clasificatorio de los Muroidea, vivientes y extinguidos del mundo, incluyendo hasta el rango de las tribus.

poner su anterior sugerencia. Recientemente (Reig, 1980) he apoyado decididamente la distinción taxonómica entre los cricétidos norte y sudamericanos pero, invocando la necesidad de guardar equilibrio en el sistema global de los Muroidea, y sobre la base de la alta probabilidad de que los dos grupos hayan divergido tempranamente entre sí (vide infra, 5. 3. 2. 3.) propuse acordar rango subfamiliar pleno a dichos dos taxones (ver Tabla III). Pero creo también haber demostrado que, tanto como el nombre que corresponde adoptar para el grupo de géneros preponderantemente sudamericanos es el de Sigmodontinae, razones de prioridad aconsejan utilizar el nombre Neotominae Merriam 1894 para el taxón de los cricétidos de principal distribución en América del Norte. (Reig, 1980).

La sugerencia original de la separación de los cricétidos norteamericanos y sudamericanos proviene de los estudios de Hooper y Hooper y Musser (ver principalmente Hooper y Musser, 1964, y la revisión y crítica en Hershkovitz, 1966a). Estos trabajos demostraron fehacientemente que el conjunto de los cricétidos sudamericanos se caracteriza por poseer un tipo de pene complejo, con un báculo tridigitado, mientras que su contraparte norteamericana se caracteriza por poseer un pene de tipo simple, con un báculo indiviso y alargado. Los estudios comparativos demuestran que el tipo complejo es el primitivo, y el simple el derivado. Otra fuente de diferencias la proporcionan las glándulas accesorias del aparato genital masculino, estudiadas por Arata (1964). Aquí también se demuestra que los cricétidos sudamericanos retienen el conjunto completo de las glándulas accesorias, condición primitiva compartida por los múridos, los cricétidos eurasiáticos y los arvicolidos, mientras que los cricétidos norteamericanos muestran la pérdida de una u otra de dichas glándulas. Estos trabajos han actualizado las conclusiones de los estudios miológicos de Rinker (1954), que demostraron que *Sigmodon* y *Oryzomys* son mucho más afines entre sí en su musculatura que cualquiera de ellos con respecto a los géneros norteamericanos *Neotoma* y *Peromyscus*, los que presentan también un alto grado de afinidad miológica entre sí. Más recientemente Carleton (1973), estudiando la anatomía del estómago entre los cricétidos del Nuevo Mundo, concluyó que debía reconocerse una dicotomía fundamental entre los géneros sudamericanos y los norteamericanos, siendo que los primeros exhiben una condición ancestral unilocular-hemiglandular en su estómago, mientras que la mayor parte de los neotominos-peromiscinos norteamericanos presentan la condición derivada bilocular-discoglandular.

En un estudio reciente lamentablemente inédito, Stewart y Goerlich (1972, MS), llegaron también a la misma conclusión en base al estudio del patrón de escamación del pelo, estudiado en 36 especies pertenecientes a 4 géneros de neotominos, 8 géneros de sigmodontinos y 6 géneros de arvicolidos (microtinos). Encontraron estos autores que los sigmodontinos poseen en común un patrón de escamación muy particular y característico, que difiere nítidamente del patrón que presentan los neotominos mientras que los arvicolidos también presentan un patrón peculiar, igualmente distintos del de cada uno de los otros grupos. Estos resultados concuerdan con las ideas anticipadas por Hibbard (1968:33), quien advirtió que en las Américas deberían distinguirse tres principales grupos filéticos de roedores muroideos: los microtinos (= arvicolidos), los cricetinos sudamericanos (= Sigmodontinae) y los neotominos-peromiscinos (= nuestra subfamilia Neotominae), y que cada uno de ellos debían tener el mismo rango y estar emparentados con similar distancia con respecto a los cricétidos del Viejo Mundo y a los Muridae. Las ideas de este autor sobre el rango relativo de cada uno de estos taxones no parecen dignas de ser mantenidas en la actualidad, pero deben considerarse un anticipo interesante de las ideas que

nosotros expresamos aquí para lo concerniente a los cricétidos del Hemisferio Occidental. También debe destacarse que Wenzel y Tipton (1966) encontraron que los Sigmodontinae están parasitados por pulgas y ácaros de relaciones esencialmente sudamericanas y que difieren netamente de los ectoparásitos de los mismos tipos de los Neotominae.

El origen de los Neotominae parece bien establecido, y la hipótesis más firme parece ser la que sostiene que se diferenciaron de un antecesor similar a *Copemys* durante el Mioceno temprano, el que a su vez habría derivado de algún miembro de las cepas cricetodontinas existentes en el Oligoceno de América del Norte (Clark, Dawson, y Wood, 1964; Alker, 1967), o de una cepa cricetodontina emigrante de Eurasia (Falbusch, 1967; Lindsay, 1972). En cuanto a los Sigmodontinae, su diferenciación debió ser anterior a la de los peromiscinos, ya que sus representantes vivientes más primitivos, los Oryzomyini (ver Tablas III, IV) son más primitivos en anatomía dentaria que *Copemys*, poseyendo un estadio evolutivo muy similar al de los Cricetodontinae oligocenos de América del Norte y de Eurasia (Fig. 2). En vista a su neta distinción morfológica, y a su mayor primitividad general con respecto a los Neotominae, la hipótesis más verosímil es que ellos se diferenciaron directamente a partir de una cepa oligocena de Cricetodontinae norteamericanos, y que evolucionaron en aislamiento en América del Sur, luego de haber alcanzado ese continente por un medio de dispersión pasivo, posiblemente a principios del Mioceno (Reig, 1972, 1975, 1978, 1980). Esta conclusión coincide con los puntos de vista de Hershkovitz (1966, 1969, 1972) y fue también anticipada por Hibbard (1968), quien sostuvo que si los cricétidos norteamericanos y sudamericanos descendían en realidad de un antecesor común, su separación debió haber tenido lugar en el Oligoceno o en el Mioceno más antiguo (ver también más adelante, 5.3.2.3.).

Tanto los Sigmodontinae como los Neotominae muestran una diferenciación jerárquica supragenérica en su diversidad interna. Ello exige el establecimiento de agrupamientos taxonómicos supragenéricos que han sido designados de manera relativamente informal, como "grupos" de géneros (véase Hershkovitz, 1966a, 1969, 1972; Hooper, 1968; Hooper y Musser, 1964; Gardner y Patton, 1976). Sin embargo, Vorontzov (1959, 1967a) había propuesto formalmente nombres de tribus para la mayor parte de ellos, proposición que lamentablemente no fue atendida hasta hace poco por los autores occidentales, quizás porque la literatura científica en idioma ruso escapa frecuentemente de la atención de dichos investigadores. Yo he incorporado buena parte de las proposiciones nomenclatorias de Vorontzov a la clasificación de los cricétidos (Reig, 1972, 1980), y en la Tabla III formulo la clasificación tribal de los Neotominae y Sigmodontinae, así como también mi proposición sobre la clasificación general de los Muroidea. En la Tabla IV ilustro el contenido genérico y la diversidad de especies de cada una de las tribus que reconozco dentro de los cricétidos sudamericanos, y que resulta de mis propias investigaciones, en su mayoría todavía inéditas (Reig, 1972) y de los últimos avances que se han producido en el estudio de la diversidad de estos roedores. Cabe advertir que el mero hecho de que los neotominos y los sigmodontinos presentan un patrón de diversidad interna que merezca expresarse en el reconocimiento de agrupamientos tribales discretos, exige el reconocimiento de rango subfamiliar pleno para cada uno de ambos grupos de cricétidos.

En conclusión, la separación de los "hesperominos" de la clasificación de Simpson en dos taxones de rango subfamiliar, los Neotominae y los Sigmodontinae, se fundamenta en la neta distinción fenética entre ambos grupos, la que está señalada con caracteres morfológicos provenientes de distintos sistemas de

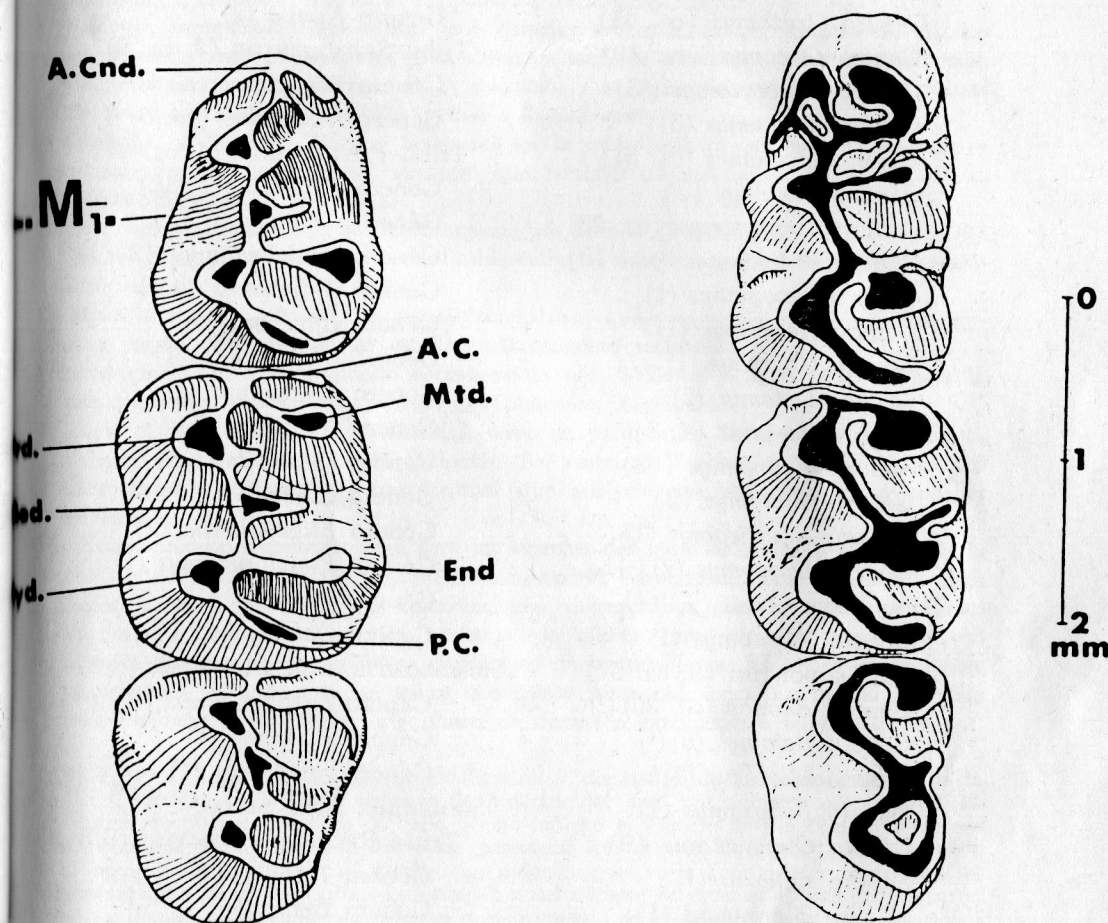


Fig. 2 — Series de molariformes inferiores izquierdos, en vista oclusal de un Cricetodontinae (derecha: "*Cricetodon*" *gergovianus*, Gervais, Basel Museum QU 792) y de un Sigmodontinae Oryzomyini (*Oryzomys angouya* Fischer, Sapucay, Paraguay, B. M. N. H. 4.1.5.16.). A. C. cíngulo anterior; A. Cnd., anteroconúlido; Hyd., hipocónido; L. M. 1, primer molar inferior izquierdo; Med., mesocónido; Mtd., metacónido; Prd., protocónido.

Familia CRICETIDAE

Subfamilia SIGMODONTINAE

Tribu ORYZOMYINI (12, ca. 105)

Género *Oryzomys* (ca. 45)Género *Oecomys* (ca. 10)Género *Nesoryzomys* (3)Género *Neacomys* (3)Género *Nectomys* (ca. 5) ⁽¹⁾Género *Scolomys* (1)Género *Thomasomys* (ca. 23)Género *Rhipidomys* (ca. 10)Género *Phaenomys* (1)Género *Aepeomys* (1)Género *Chilomys* (1)Género *Delomys* (2)

Tribu ICTHYOMYINI (4, 8)

Género *Ichthyomys* (3)Género *Anotomys* (2)Género *Neusticomys* (1)Género *Daptomys* (2) ⁽²⁾

Tribu WIEDOMYINI (1,1)

Género *Wiedomys* (1)

Tribu AKODONTINI (9, ca. 57)

Género *Akodon* (ca. 30) ⁽³⁾Género *Bolomys* (6) ⁽⁴⁾Género *Microxus* (3)Género *Podoxymys* (1)Género *Oxymycterus* (9)Género *Lenoxus* (1)Género *Blarinomys* (1)Género *Chelemys* (4) ⁽⁵⁾Género *Notiomys* (2) ⁽⁵⁾

Tribu SCAPTEROMYINI (3,5)

Género *Bibimys* (1) ⁽⁶⁾Género *Scapteromys* (2)Género *Kunsia* (2)

Tribu SIGMODONTINI (2, ca. 9)

Género *Sigmodon* (ca. 4)Género *Holochilus* (ca. 5) ⁽⁷⁾

Tribu PHYLLOMYINI (14, ca. 44)

Género *Phyllotis* (ca. 12)Género *Graomys* (3)Género *Andalgalomys* (2) ⁽⁸⁾Género *Auliscornys* (4)Género *Euneomys* (5)Género *Chinchillula* (1)Género *Andinomys* (1)Género *Neotomys* (1)Género *Reithrodontomys* (1) ⁽⁹⁾Género *Calomys* (ca. 10)Género *Eligmodontia* (2)Género *Pseudoryzomys* (1)Género *Irenomys* (1)Género *Galenomys* (1)

SIGMODONTINAE incertae sedis (3, 5)

Género *Zygodontomys* (3) ⁽¹⁰⁾Género *Punomys* (1)Género *Rhagomys* (1)

Subfamilia NEOTOMINAE

Tribu REITHRODONTOMYINI (3, 3)

Género *Tylomys* (1)Género *Aporodon* (1)Género *Reithrodontomys* (1)

⁽¹⁾ Estudios cromosómicos recientes demuestran que *Nectomys squamipes* es una especie complexiva, que comprende varias especies crípticas.

⁽²⁾ Musser y Gardner (1974) han descrito una nueva especie, *Daptomys peruviansis*, la que se agrega a la única especie conocida anteriormente, *Daptomys venezuelae*.

⁽³⁾ Incluimos en *Akodon* como subgéneros, a los siguientes taxones: *Akodon*, *Abrothrix*, *Chroeomys*, *Deltamys*, *Hypsimys*, *Thaptomys* y *Thalpomys*.

⁽⁴⁾ *Bolomys*, representado típicamente por *Bolomys amoenus*, es tan distinto de *Akodon* como puede serlo *Oxymycterus*, y se distingue también netamente por sus cromosomas. *Cabreromys* Massoia y Fornes, es un sinónimo, y se incluyen también aquí las formas de Brasil que Hershkovitz (1962) refirió a *Zygodontomys*.

⁽⁵⁾ *Chelemys* y *Notiomys* difieren netamente en la morfología de sus molares, paladar y cráneo. Pearson (com. pers.) encontró que también difieren en la morfología de su sistema digestivo.

⁽⁶⁾ Este nuevo género, propuesto recientemente por Masoia (*Physis* 38 (Nr. 95):1-7; 1979) parece digno de reconocerse y clasificable entre los Scapteromyini, dentro de los cuales ocuparía una posición ancestral.

⁽⁷⁾ *Holochilus brasiliensis* es una especie complexiva, que comprende varias especies crípticas, según se desprende de estudios cromosómicos recientes.

⁽⁸⁾ Este género ha sido propuesto recientemente por Williams y Mares (1978) para la nueva especie *Andalgalomys olrogi*, de Catamarca, Argentina.

⁽⁹⁾ *Reithrodontomys* es considerado clásicamente como un pariente de *Sigmodon*, y por lo tanto, debería ubicarse en la tribu Sigmodontini. Sin embargo, Pearson y Patton (1976) han dado buenas razones para convencernos que sus mayores relaciones están con los Phyllotini.

⁽¹⁰⁾ *Zygodontomys*, restringido aquí para las especies del norte de América del Sur de la revisión de Hershkovitz (1962), y tipificado por *Z. brevicauda*, es un género de afinidades inciertas, que comparte caracteres con varias tribus, como los Akodontini, los Phyllotini y los Oryzomyini. Su cariotipo, de número muy alto de cromosomas, es también original. Hasta que no se estudien en mayor detalle sus relaciones, es preferible no asignarlo a ninguna de las tribus que hemos reconocido aquí. Lo mismo es válido para *Punomys* y *Rhagomys*, este último de dentición braquiodonte muy primitiva.

TABLA IV. Cuadro sinóptico de la clasificación y diversidad de los representantes de la familia Cricetidae en la fauna viviente de América del Sur. Los números entre paréntesis que siguen después del nombre de cada género indican el número de especies aquí reconocidas. El número en bastardilla entre los paréntesis que siguen al nombre de cada tribu es el número de géneros, y el número en redonda que va a continuación representa el número de especies de cada tribu. La estimación del número de especies es una aproximación tentativa. Tanto dicha estimación como el reconocimiento de los géneros se basa en revisiones de Gardner y Patton (1976) y de Pearson y Patton (1976), así como también en los resultados de revisiones inéditas en proceso de desarrollo del propio autor (ver adelantos en Reig, 1978, 1980).

órganos. La misma es requerida también por la organización jerárquica de la diversidad interna de cada grupo, y se ve respaldada por datos parasitológicos adicionales. También se apoya teóricamente en la inferencia de una historia evolutiva independiente para ambos grupos. Los Neotominae deben ser considerados un grupo distinguible por autapomorfia, tanto de los Cricetodontinae como de los Sigmodontinae.

4. 2. 5. Primates

Los monos sudamericanos se agrupan en una superfamilia particular, Ceboidea, distinta de la de sus vicarios, los monos del Viejo Mundo, que constituyen la superfamilia Cercopithecoidea. Con estos últimos se vincula el linaje que conduce al hombre y a otras familias emparentadas, que constituyen la superfamilia Hominoidea. Cercopitecoideos y hominoideos se asemejan por la estructura de su aparato nasal, por lo que se los suele reunir en un taxón agrupante de ambos, los Catarrhini, mientras que los ceboideos se ubican, en consecuencia, en el grupo distinto de los Platyrrhini. Clásicamente se ha considerado que Platyrrhini y Catarrhini son grupos emparentados, que comparten muchos caracteres comunes que los distinguen de los restantes primates, que se suelen distinguir como Prosimii, en un suborden distinto. En la clasificación de Simpson (1945) platirrinos y catarrinos están unidos en un único taxón de rango subordinal, el suborden Anthropeoidea, para el que Gill (1957) propone usar el término más apropiado de Pithecoidea. Por razones de uniformidad de nomenclatura, Hoffstetter (1974c) sugiere sustituir estos dos últimos nombres por el de Simiiformes.

La clasificación de los primates ha sufrido cambios considerables desde la propuesta de Simpson. Una de las versiones más autorizadas y de mayor fundamento se debe a Hoffstetter, y en ella se reconocen tres subórdenes y varios infraórdenes y superfamilias, a saber (Hofstetter, 1977):

Orden PRIMATES

Suborden *Plesiadapiformes* (= *Paromomyiformes*)

Superfamilia Paramomyoidea

Superfamilia Plesiadapoidea

Suborden *Strepsirhini*

Infraorden *Lemuriformes* (Inc. *Lorisiformes*)

Superfamilia Adapoidea

Superfamilia Lemuroidea

Superfamilia Daubentonioidea

Superfamilia Lorisioidea

Suborden *Haplorhini*

Infraorden *Tarsiiformes*

Superfamilia Tarsioidea

Infraorden *Simiiformes*

Platyrrhini

Superfamilia Ceboidea

Catarrhini

Superfamilia Cercopithecoidea

Superfamilia Hominoidea

Los Siimiformes constituyen un grupo natural por la posesión en común de un conjunto de caracteres derivados (sinapomorfía) de la osteología craneana, las características de las uñas, el tipo de placenta, el número y la posición de las mamas, etc. El carácter patrístico de estas relaciones se refleja también en los datos de la sistemática macromolecular, medidas por distintas técnicas, todas las cuales revelan la existencia de una mayor afinidad serológica entre sus miembros que entre cualquiera de ellos y el resto de los primates (Sarich, 1970, Sarich y Cronin, 1976; Goodman, 1963, 1973; Kohne, Chiscon y Hoyer, 1972, etc.). Estas relaciones también encuentran apoyo adicional en los datos parasitológicos (Cameron, 1960, pero véase el comentario crítico de Hoffstetter, 1972). El grupo de primates más afines a los Simiiformes lo constituyen los Tarsiiformes, prosimios primitivos que viven actualmente en Asia, y que están representados como fósiles en el Eoceno y Oligoceno inferior de América del Norte y de Europa (Omomyidae). Estos primates son, empero, demasiado alejados de los Simiiformes como para que se los pueda postular como sus antecesores inmediatos. La hipótesis más verosímil es, entonces, la que sostiene el carácter patrístico de la afinidad entre platirrinos y catarrinos, y su origen común en una cepa de monos primitivos africanos, de los cuales habrían derivado, por un lado los cercopitecoideos y a través de ellos los hominoideos, y por el otro lado los ceboideos sudamericanos, estos últimos transportados a América del Sur desde el África por dispersión transoceánica.

Sin embargo, los autores de la corriente holartística consideran improbable un origen común de los platirrinos y los catarrinos en un grupo de simiiformes africanos primitivos, destacando las dificultades biogeográficas que acarrearía tal hipótesis, y postulan un origen independiente de cada uno de estos taxones en una cepa prosimia del Eoceno de Laurasia. Como en el caso de los roedores caviomorfos, nos encontramos aquí con el rechazo de una hipótesis filogenética bien fundamentada en hechos probatorios de afinidad patrística, y su sustitución por una alternativa que exige forzar la teoría con el presupuesto del surgimiento paralelo de gran número de caracteres en común, y cuyo apoyo empírico resulta por lo menos discutible. Hoffstetter (1974c) ha sostenido que la hipótesis que hace derivar a los ceboideos de los Lemuriformes (Notharctinae) norteamericanos, planteada originalmente por Gidley y resucitada recientemente por Gingerich (1973), o la alternativa más verosímil que postula su origen en los Omomyidae norteamericanos (Gazin, 1958, McKenna, 1967), presentan más dificultades que la que sostiene el origen común de catarrinos y platirrinos en un grupo de simiiformes primitivos del Eoceno de África. Esta última hipótesis se ha visto robustecida por la presencia de caracteres primitivos, compatibles con los requeridos para la ancestralidad de los ceboideos, en la fórmula dentaria y en la morfología de la región auditiva de los Simiiformes más antiguos encontrados en el Oligoceno inferior (estratos de Fayum) de Egipto (Simons, 1967; Hoffstetter, 1974b). Sin embargo, las recientes investigaciones de Szalay (1975) parecen fortalecer la idea de un origen común de los Simiiformes en los Tarsiiformes norteamericanos, y la interpretación de este autor no requiere suponer un origen separado para los catarrinos y los platirrinos (ver más adelante, 5. 3. 2. 5.).

4. 2. 6. Meridiungulados

Una importante novedad introducida en la reciente clasificación de los mamíferos de McKenna (1975) es la unión del conjunto de los órdenes de ungulados fósiles sudamericanos en un taxón único, el mirorden Meridiungulata.

McKenna reúne en este taxón a Litopterna, Notoungulata, Astrapotheria, Trigonostilopoidea, Xenungulata y Pyrotheria. Estos seis órdenes (que deberemos restringir a cinco, luego de la evidencia aportada por Patterson, 1977, en el sentido de que los Pyrotheria no son más que un grupo bien diferenciado dentro del orden Notoungulata) son considerados por este autor (McKenna, 1975:39) como el resultado de una única cladogénesis, desarrollada exclusivamente en América del Sur, a partir de un antecesor presente en este continente antes del fin del Cretácico, afín a los didolodóntidos. Este punto de vista unificador representa una alternativa de gran interés con respecto a las ideas preponderantes anteriormente. Estas ideas admitían la vinculación supraordinal de Litopterna, Notoungulata, Astrapotheria y Trigonostilopoidea en un superorden Protoungulata en el que se ubicarían también los Condylarthra (Simpson, 1945; Minckoff, 1976), mientras que los Xenungulata y los Pyrotheria estarían filogenéticamente desglosados del resto de los ungulados sudamericanos, para ubicarse en la cercanía de los proboscídeos en un superorden Paenungulata (Simpson, 1945), o como subórdenes del orden Amblypoda (Romer, 1966) al que Minckoff (op. cit.) da categoría de superorden para rescatar el rango ordinal de sus miembros.

En un trabajo reciente, Van Valen (1978) adopta el concepto de Meridiungulata, pero excluye de este taxón al orden Xenungulata, al que ubica en un superorden Protoungulata en el que también incluye a los Condylarthra, los Pantodonta, los Dinocerata y probablemente a los Tubulidentata. Al mismo tiempo sugiere que los Trigonostilopoidea deberían incluirse en el orden Astrapotheria. Este criterio implica un necesario difiletismo para los ungulados sudamericanos, propuesta no inverosímil, pero a la que se debe reconocer mayor dificultad teórica que a la alternativa de suponer que la cladogénesis de los ungulados sudamericanos tuvo un origen monofilético en una cepa inmigrante única. Al mismo tiempo, este criterio parece estar en contradicción con el esquema de interpretación filogenética que propone el mismo Van Valen, (op. cit., fig. 4), quien ubica a los Didolodontidae como la familia ancestral tanto de Litopterna, Astrapotheria y Notoungulata como de Xenungulata, mientras que en la Fig. 2 hace derivar a los Pantodonta de los Arctocyoniidae Oxycloeninae, y en la Fig. 3 postula el origen de los Dinocerata en su nueva subfamilia Loxolophinae también referida a Arctocyoniidae. De manera que aún cuando aceptemos que la aplicación estricta de un criterio monofilético absoluto u holofilético puede introducir desarmonías poco prácticas en la clasificación, no parece prudente desglosar a los Xenungulata de los Meridiungulata cuando se está aceptando el enraizamiento filético de los primeros con los otros órdenes que se incluyen en dicho superorden, y menos para ubicarlo en un taxón, los Protoungulata, para lo que se postula claramente un origen polifilético.

Yo creo si bien queda mucho por conocerse en cuanto a las relaciones entre los órdenes de ungulados autóctonos de América del Sur y, en general, sobre las relaciones y los orígenes de los distintos grupos de ungulados del mundo (vide infra: 5.3.1.5.), conviene mantener la hipótesis de que Litopternos, Notoungulados, Astrapoterios, Trigonostilopoideos y Xenungulados deben reconocerse como un clado unitario, originado monofiléticamente en un único linaje inmigrante. El descubrimiento de *Perutherium altiplanense*, atribuido a los Didolodontidae en el Cretácico superior de Laguna Umayo, Perú, en asociación con didelfoideos peradectinos y presuntos pediómidos de neta raigambre supracretácica (Grambast et al., 1967; Sigé, 1972), es consistente con esa idea y permitiría considerar al proceso de la diferenciación de los distintos órdenes de meridiungulados como una radiación antigua y autóctona. Sin embargo, algunos autores expresaron dudas sobre la atribución de *Perutherium* a los didolodóntidos. Hoffstet-

ter (1970a) plantea la posibilidad de que se trate de un marsupial bunodontoide, y esta alternativa ha sido considerada con imparcialidad por algunos otros autores (ver Pascual, 1979). Yo creo que esta posibilidad es altamente improbable, ya que presupone un grado de especialización de los marsupiales en el supracretácico incompatible con los conocimientos bien establecidos sobre las tasas de evolución morfológicas en los marsupiales cretácicos. Una discrepancia menor, drástica que la anterior es la que sostiene Van Valen, que excluye a *Perutherium* de los Didolodontidae, para hacer de ese género el fundamento de una nueva subfamilia, Perutheriinae, a la que ubica en la familia Peripitychidae del orden Condylarthra. A mí me parece más sensato considerar a *Perutherium*, y si cabe a la subfamilia Perutheriinae, dentro de los Didolodontidae, pues de lo contrario se requeriría postular dos distintas migraciones de ungulados primitivos a América del Sur, siendo que el carácter fragmentario de los restos del único fósil del supracretácico del Perú no parecería justificar una conclusión clasificatoria de consecuencias tan complejas para la teoría biogeográfica.

A pesar de que el conocimiento de los Didolodontidae se basa todavía sobre materiales fragmentarios, se sabe que en el Paleoceno y el Eoceno estuvieron bastante diversificados, y que fuera de Patagonia tuvieron una diferenciación que nos es prácticamente desconocida, pero que se desarrolló en tiempos posteriores, como lo demuestra el descubrimiento de sus representantes en el Mioceno de Colombia (McKenna, 1956). De manera que no es ilegítimo suponer que a partir del Cretácico superior y durante el Paleoceno inferior y medio, se originaron de esta cepa los distintos linajes de la diferenciación de los Meridiungulados. Un problema posiblemente más controversial es el de la ubicación ordinal de los Didolodontidae. La opinión convencional más generalizada es que los Didolodontidae pertenecen al orden Condylarthra, punto de vista que ha sido reiterado recientemente por Van Valen (1978). Sin embargo, una lectura cuidadosa de la descripción monográfica de los didolodóntidos de Patagonia contenida en la obra de Simpson (1948), revela que las razones para atribuir los didolodóntidos a los condilartros no son concluyentes y que ha sido dictada más por razones teóricas —la reconocida ancestralidad de los condilartros para el conjunto de los órdenes de ungulados— que por fidelidad a los hechos morfológicos. Alternativamente, la relación de los didolodóntidos con los Litopternos ha sido sostenida por muchos autores desde que fue propuesta por Scott (1913, ver discusión en Simpson, op. cit.: 95-96), y el mismo Simpson admite que: *In a comparison of the Didolodontidae with other South American ungulates, the closest resemblance is with certain rather atypical or primitive litopterns. Indeed, on the basis of the imperfect specimens usually available, it is very difficult to draw a clear-cut line between didolodontids, which are probably condylarthrans, and certain other forms which are primitive litopternans*" (Simpson, 1948:97). Siendo así, y atendiendo a que la definición holofilética de un taxon exige incluir a su linaje ancestral dentro del mismo taxón, parecería más razonable incluir a los Didolodontidae dentro del orden Litopterna. Otra alternativa sería la de agrupar a los Didolodontidae en un orden *ad hoc*, del cual habrían surgido los distintos linajes de Meridiungulados, orden para el cual existiría disponible el nombre Didolodia, propuesto por Roth en 1927 (ver Simpson, 1948:95). Ante estas dos alternativas difíciles de resolver en el estado actual de los conocimientos, yo prefiero clasificar a los Didolodontidae como Meridiungulata *incertae sedis*. Sus similitudes con los condilartros, que en la clasificación de McKenna (1975) se ubican en el mirorden de los Phenacodonta, sólo parecerían basarse en simplesiomorfias y, por lo tanto, no indicarían necesariamente afinidad patristica. Las relaciones entre Phenacodonta (donde McKenna incluye a condilartros, perisodáctilos e hiracoideos) y Meridiungulata pueden ser la de dos

grupos hermanos surgidos de una cepa tokoteria común en el Cretácico superior antiguo, ya que en el Cretácico terminal cada mirorden tiene su propio representante: *Protungulatum* (Sloan y Van Valen, 1965), un fenacodonte de América del Norte, y *Perutherium*, un meridiungulado sudamericano.

Entre los meridiungulados parece posible distinguir una dicotomía básica: los Notoungulata por un lado, y el conjunto de los Litopterna, Trigonostilopidae, Astrapoteria y posiblemente Xenungulata por el otro. Simpson (1948:143) sostuvo que el antecesor común de estos grupos debió ser muy remoto, y a manera de conjetura, podríamos proponer ahora que debería buscarse entre los Perutheriinae. Pero por el momento este tipo de conjetura y otras alternativas son indemostrables, y las relaciones entre estos distintos órdenes sólo se verán dilucidadas por futuros avances en la documentación paleontológica.

En cuanto al problema del origen de los meridiungulados y las relaciones de los notoungulados, es interesante examinar la cuestión de las vinculaciones de los Hyracoidea africanos y de los Meniscotheriidae del Paleoceno de Europa y de América del Norte, todavía no suficientemente esclarecidas.

Los primeros, que se ha querido relacionar con la ancestralidad de los proboscídeos, poseen muchos caracteres en común con los notoungulados, señalados originalmente por Ameghino, y reivindicados por Stromer (1926). Gregory (1910) da una lista de los caracteres en común que comparten hiracoideos y hegetoterios, y comentando la conclusión de Sinclair que consideró que esas similitudes son secundarias, concluye que "*the resemblances between Hyrax (=Procavia) and Protypotherium are so extraordinary that one can scarcely help feeling that they may after all outweigh the well marked differences above cited*" (op. cit.:363). Similitudes elocuentes se encuentran también entre los meniscotéridos y los hiracoideos (Gregory, op. cit.: 362), y entre aquellos y algunos meridiungulados como *Trigonostylops* (Gregory, op. cit.: 356). Es interesante recordar también que en su discusión de las relaciones de los hiracoideos, Simpson había señalado que "*no one has ever fully examined and logically interpreted numerous resemblances, probably but not surely superficial, notably to the meniscotheres and the notoungulates*" (Simpson, 1945:350). Es probable que cuando se examinen estas similitudes y, sobre todo, cuando se conozcan mejor las faunas preoligocenas del África y del Paleoceno y Cretácico superior de América del Sur, surjan nuevos datos que permitan fundamentar hipótesis sobre las relaciones entre estos grupos que ahora nos parecerían muy poco verosímiles. Mientras tanto, vale la pena tener en cuenta que los hiracoideos podrían representar los descendientes de una cepa que dio también origen a los notoungulados.

4. 2. 7 Disgresión: la dicotomía Henotherida-Neotherida

Retomando con modificaciones una interpretación heterodoxa sobre las relaciones entre los distintos grupos de placentarios debida a Robert Broom, Hoffstetter (1970a, 1971a, 1972, 1973), ha sugerido que la radiación inicial de los mamíferos euterios se manifestó a través de la separación de dos superórdenes, los Henotherida y los Neotherida. Estos taxones se distinguirían por la presencia en los primeros de la condición primitiva de poseer tres elementos óseos en el eje de la base craneana, y, en los segundos, de la condición derivada de poseer cuatro elementos basicraneanos axiales. Entre los Henotherida se ubicarían los órdenes Xenarthra, Artiodactyla, Perissodactyla, Proboscidea, Sirenia y los insectívoros Chrysochloroidea.

Entre los Neotherida se agruparían los restantes insectívoros, Chiroptera, Primates, Carnivora, Lagomorpha, Rodentia, Hyracoidea, Pholidota y Tubulidentata. La posición de algunos de estos órdenes no es totalmente clara, y Hoffstetter admite para algunos de ellos la regresión secundaria a una condición henotérica (Hoffstetter, 1973:24).

Este autor señala que el grupo de los Neotherida estuvo ausente del fondo inicial de las faunas sudamericanas, mientras que los Henotherida se encontraron representados en ese fondo directamente o por medio de sus antecesores (condilartros) o sus parientes estrechos (piroterios, xenungulados, astrapoterios, trigonostilopídeos, notoungulados). Lo contrario tiene lugar con las faunas teriológicas norteamericanas, que desde el Cretácico superior están representadas por órdenes de henotéridos, mientras que en esa época no existen neotéridos en ellas. Estos hechos sugieren, según Hoffstetter, la existencia de una dicotomía esencial en el origen y la dispersión de los primeros placentarios. El poblamiento de América del Sur por estos mamíferos euterios se habría producido, antes de la diversificación de los Neotherida en el Hemisferio Norte, a partir de un ancestro henotérico que habría dado lugar a la diversificación de los xenartros, los condilartros, los notoungulados y los restantes linajes de ungulados sudamericanos. Es así que los condilartros se habrían originado en América del Sur, para migrar luego a América del Norte en "un estado anagenético", dando lugar allí a la radiación de sus descendientes: distintos grupos de ungulados "*dont le succès dépassera en ampleur celui de leurs cousins néotropicaux*" (Hoffstetter, 1971: 136).

No puede menos que reconocerse que esta teoría es original y que tiene valor explicativo, pues satisface algunos problemas, como el del origen de los xenartros, la alta antigüedad y la gran diversidad inicial de los ungulados en América del Sur y la presencia marginal de notoungulados en América del Norte y en Asia. Sin embargo, su fundamento empírico es endeble, y es difícil dar crédito a la idea de una escisión inicial de todos los placentarios, sobre la base de un solo carácter, el número de huesos axiales de la base del cráneo, que se manifiesta en dos estados: trimérico y tetramérico, que el mismo autor admite que pueden variar y manifestar regresiones secundarias. Por otra parte, esta teoría es inconsistente con los avances modernos de la teoría de las interrelaciones de los placentarios debida a McKenna (1975), y fundamentada en un mayor número de datos anatómicos y filogenéticos.

La teoría de la dicotomía henotéridos-neotéridos debe archivar, pues, y justipreciarse como un intento superado, pero de innegable valor heurístico, por romper los cerrojos herrumbrados que encerraron durante varios lustros a las ideas creativas en el campo de las relaciones filogenéticas entre los mamíferos. Quizás el mismo Hoffstetter debe haber llegado a la misma conclusión, como lo indica el hecho de que esta teoría no se menciona en su trabajo más reciente sobre el tema (Hoffstetter, 1976).

4. 3. El registro fósil de los taxones intervinientes y las características de la secuencia litoestratigráfica sudamericana portadora de mamíferos

El registro de la historia de los mamíferos sudamericanos está contenido en una secuencia de formaciones sedimentarias, cuyo conocimiento inicial se debe

a los trabajos de F. Ameghino. Esta secuencia fue correlacionada por dicho autor con las secuencias clásicas de Europa estableciendo equiparaciones cronológicas que, en general, envejecieron en una época a los estratos sudamericanos con respecto a las correlaciones que actualmente se dan como más probables, particularmente luego del clásico trabajo de revisión de Simpson (1940). En estos últimos años, parece haberse llegado a cierto consenso sobre la edad relativa de las unidades litoestratigráficas que constituyen la secuencia clásica de Argentina, que por extensión se considera típica de la secuencia de edades geocronológicas provinciales aplicables a toda América del Sur (Pascual et al., 1965; Patterson y Pascual, 1968b, 1972; Pascual, 1970; Pascual y Odreman Rivas, 1971, 1973; Simpson, 1971a). Sin embargo, debe admitirse, como lo indican Pascual y Odreman Rivas (1973:294), que la ubicación de las unidades litoestratigráficas portadoras de mamíferos y de sus edades con respecto a la escala geocronológica mundial típica, es todavía convencional y sujeta a ulteriores modificaciones. Ultimamente, la acumulación de datos sobre dataciones absolutas (Pascual y Odreman Rivas, op. cit., Marshall et al., 1977, 1979) han permitido precisar una escala radiométrica para el Terciario medio y superior, pero no han permitido evitar el carácter convencional de las correlaciones de las formaciones más antiguas, que hasta ahora no han proporcionado rocas adecuadas para la realización de dataciones radioisotópicas (¹).

El cuadro de la Tabla V proporciona el esquema cronoestratigráfico de las edades provinciales del Cenozoico y del Cretácico superior de América del Sur, referido a aquellas formaciones que son portadoras de restos de mamíferos, y sus equiparaciones más probables con la secuencia equivalente de América del Norte y con los clásicos estadios marinos de Europa, de acuerdo con las investigaciones más recientes. Hemos adoptado la convención de Berggren y Van Couvering (1974) para el establecimiento de los límites de las épocas del Cenozoico. Las correlaciones que aquí se proponen se basan en lo fundamental en las equivalencias cronoestratigráficas surgidas de los recientes datos radioisotópicos de Marshall et al. (1977, 1979).

Queremos destacar aquí una de las peculiaridades importantes del registro de la historia de los mamíferos sudamericanos, cuyas consecuencias no siempre han merecido debida atención. A pesar de que la secuencia geocronológica sudamericana portadora de mamíferos es satisfactoriamente completa en cuanto a la sucesión temporal, ella no lo es en cuanto a su representación geográfica. La gran mayoría de los yacimientos corresponden al extremo meridional de América del Sur, a la Argentina y aún allí el Eógeno y el Neógeno están desigualmente representados arealmente (ver Pascual y Odreman Rivas, 1973). Con excepción del rico yacimiento paleoceno de Itaboraí, y de unos pocos hallazgos poco menos que aislados de Brasil (ver Paula Couto, 1970), de la incompleta pero relativamente rica sucesión de Colombia (ver Hoffstetter, 1971b) y de los nuevos yacimientos deseandenses y neocenoicos de Bolivia (Hoffstetter, 1968; et al., 1972) el terciario portador de mamíferos de la América del Sur extra-argentina sólo se manifiesta por unos pocos yacimientos aislados de Venezuela (Pascual y Díaz de Gamero, 1969; Patterson, 1976), Perú (Hoffstetter, 1970d) y Ecuador (Hoffstetter, 1970c), que han brindado uno que otro hallazgo, pero no faunas significativas. Y en una superficie continua que cubre casi todo el Brasil, el Paraguay, las Guayanas y las regiones amazónicas de Bolivia, Colombia y Venezuela, representando aproximadamente los dos tercios de la superficie del continente, no se conoce un solo yacimiento que registre los episodios de la historia de los mamíferos.

(¹) Luego de la redacción de estas líneas apareció un trabajo de Marshall, Butler y Curtis (*Science* 212:43 - 45, 1981) en el que se calibra la datación de rocas del Riochiquense por determinaciones de potasio - argón y datos de polaridad paleomagnética, asignándole una edad máxima de 61.0 ± 5.0 millones de años, correlacionando la edad Riochiquense con el lapso Paleoceno medio - Paleoceno superior (Torrejoniense - Tifaniense).

Escala geocronológica radiométrica en millones de años	Epocas		Estadios marinos de la secuencia clásica de Europa	Secuencia de edades basadas en depósitos portadores de mamíferos	
				América del Norte	América del Sur
0	PLEISTOCENO		Versiliense Tirreniense Calabriense	Rancholabrense Irvingtoniense	Lujanense Ensenadense Uquense
5		PLIOCENO	Piacensense Zanclense	Blanquense	Chapadmalalense Montehermosense
10	MIOCENO	SUPER.	Messiniense	Hemphilliense	Huayqueriense
			Tortonense		Chasicense
15		MEDIO	Serravalliense	Clarendoniense	
			Langense	Barstoviense	Friasense
20		INFER.	Burdigaliense	Hemingfordiense	Santacrucense
			Aquitaniense		
25	OLIGOCENO	SUPER.		Arikareense	Fción. Monte León (marina) Colhuehuapiense
			Chatfense		
30		MEDIO		Whitneyense	
				Orellense	
35		INFER.	Rupeliense	Chadroniense	Duseadense
			Latorfiense		
40	EOCENO	SUPER.	Bartoniense	Uintense	Divisaderense
			Priaboniense		
45		MEDIO			Mustersense
			Luteciense	Bridgeriense	
50		INFER.	Ypresiense (Españaciense)	Wasatchense	Casamayoreense
55	PALEOCENO	SUPER.	Thanetiense	Clarkforkense	Riochiquense
				Tiffaniense	
60		MEDIO		Torrejonense	
			Danense	Dragonense	Salamanquense (marino)
65		INFER.		Puerquense	
70	CRETACICO	SUPER.	Maastrichtense		Vitquechiquense
			Campaniense		

TABLA V. Cuadro de las edades del Cenozoico y del Cretácico de América del Sur, portadoras de mamíferos (Ver nota de la página anterior).

feros en esa extensísima área por más de 60 millones de años (Ver Patterson y Pascual, 1972, Fig. 1 y la reciente revisión de las faunas de vertebrados cenozoicos de Ferrusquía-Villafranca, 1978).

El registro de la historia de los mamíferos sudamericanos es, entonces, un registro notablemente fragmentario, que sólo documenta una pequeña porción de los acontecimientos que tuvieron lugar en un tercio de la extensión del continente, y que casi nada nos dice sobre lo acaecido en esa gigantesca región amazónica y sus periferias. Por lo tanto, la cenogénesis de las faunas teriológicas sudamericanas debe reconstruirse teniendo en cuenta este registro, pero complementándolo por inferencias que surjan de evidencias no paleontológicas. Deberá tenerse particularmente en cuenta que los biocrones de los distintos linajes, conocidos a través de la documentación fósil, son susceptibles de modificación ante un nuevo descubrimiento feliz en un área todavía poco explorada. Baste recordar el caso de los Isotemnidae y de los Didolodontidae que, sobre la base del registro patagónico, se creían extinguidos en el Deseadense, hasta que se los descubrió en pleno Mioceno superior de Colombia (McKenna, 1956). Una verdad de Perogrullo, no siempre tenida en cuenta en las discusiones paleobiogeográficas, nos dice que la documentación de la existencia de un linaje en una formación de una edad y de un área determinada, nos muestra que ese linaje estuvo representado allí y entonces, pero no nos dice que no estuvo representado antes o después en otra área. Pretender lo contrario es tan absurdo como sostener que no existen monos en la fauna actual de América del Sur, porque no se los encuentra en Patagonia, donde prosperaron hasta el Mioceno. Mal se puede entonces, extraer conclusiones de la llamada "evidencia negativa" y tratar de rebatir inferencias bien fundadas sobre la mayor antigüedad de un linaje invocando que su primera aparición en el registro conocido es menos antigua, como lo hacen Patterson y Pascual en el caso de los cricétidos sudamericanos (1972: 294): "Sólo podemos repetir nuevamente que el registro fósil está en contradicción", dicen estos autores para rebatir la hipótesis de Hershkovitz de una antigüedad miocena de estos roedores en América del Sur. Pero el registro fósil es altamente fragmentario y lo que nos dice fehacientemente es que ignoramos los detalles de la historia de los mamíferos en las dos terceras partes del continente. Tal tipo de empirismo a ultranza en manos de los paleontólogos representa un vicio metodológico que entraña la paradoja de objetar la inferencia científica bien fundamentada a través de una invocación a la ignorancia.

El cuadro de la Tabla VI proporciona la información conocida sobre los biocrones de los distintos linajes intervinientes en la historia de la fauna teriológica sudamericana desde el Cretácico superior hasta el Reciente. No existe documentación directa de la existencia de mamíferos en estratos más antiguos aunque, como veremos, es muy posible que América del Sur haya estado poblada por cepas de mamíferos mesozoicos a partir del Triásico más superior. Estos biocrones se basan en la documentación fósil tal como se la conoce por hallazgos paleontológicos concretos, pero también hemos consignado la extensión temporal inferible para varios linajes intervinientes para los cuales la documentación paleontológica es incompleta, sobre la base de criterios que serán discutidos más adelante. Hemos completado también en líneas de puntos la representación temporal de aquellos linajes que carecen de documentación en edades intermedias, pero que seguramente estuvieron presentes en ellas, por estarlo antes y después en el registro continental.

EDADES		TAXONES																
		VILQUECHUENSE	RIOCHUENSE	CASAMAYORENSE	MUSTERENSE	DIVISADERENSE	DESEADENSE	COLIHUEHUAPIENSE	SANTACRUCENSE	FRIASENSE	CHASICOENSE	HUAYQUERIENSE	MONTEHERMOSENSE	CHAPADMALALENSE	UQUIENSE	ENSENADENSE	LUJANENSE	RECIENTE
MARSUPICARNIVORA																		
	Didelphidae																	
+	Pediomyidae	- ? -																
	Microbiotheriidae																	
+	Caroloameghiniidae																	
+	Sparassocynidae																	
+	Borhyaenidae																	
+	Thylacosmilidae																	
PAUCITUBERCULATA																		
	Caenolestidae				- ? - ? -													
DIPROTODONTA (?)																		
+	Polydolopidae																	
+	Bonaparteriidae																	
INCERTAE SEDIS																		
	Microtragulidae																	
	Necrolestidae																	
	Groeberiidae																	
CINGULATA																		
	Dasypodidae																	
	Peltephilidae																	
+	Palaeopeltidae																	
	Glyptodontidae																	
TARDIGRADA																		
	Megalonychidae																	
	Choloepodidae																	
	Megatheriidae																	
	Bradypodidae																	
	Mylodontidae																	
	Orophodontidae																	
	Entelonsidae																	

EDADES	TAXONES	RECIENTE											
		LUJANENSE	ENSENADENSE	UQUENSE	CHAPADMALALENSE	MONTHERMOSENSE	HUAYQUERIENSE	CHASICOENSE	FRIASENSE	SANTACRUCENSE	COLIHUEHUAPIENSE	DESEADENSE	DIVISADERENSE
VERMILINGUA	Myrmecophagidae												
	Cyclopidae												
INCERTAE SEDIS	Didolodontidae												
LITOPTERNA	Macrauchenidae												
	Adiantidae												
NOTOUNGULATA	Proterotheriidae												
NOTOUNGULATA	Henricosborniidae												
	Notostylopidae												
NOTOUNGULATA	Isotemnidae												
	Notohippidae												
NOTOUNGULATA	Homalodotheriidae												
	Leontiniidae												
NOTOUNGULATA	Toxodontidae												
NOTOUNGULATA	Oldfieldthomasiidae												
	Archaeopithecidae												
NOTOUNGULATA	Interatheriidae												
	Mesotheriidae												
NOTOUNGULATA	Archaeohyracidae												
	Hegetotheriidae												
NOTOUNGULATA	Pyrotheriidae												
	Colombitheriidae												
ASTRAPOTHERIA	Astrapotheriidae												
TRIGONOSTYLOPOIDEA	Trigonostylopidae												
XENUNGULATA	Carodniidae												
SIRENIA	Trichechidae												

EDADES	TAXONES	RECIENTE											
		LUJANENSE	ENSENADENSE	UQUENSE	CHAPADMALALENSE	MONTHERMOSENSE	HUAYQUERIENSE	CHASICOENSE	FRIASENSE	SANTACRUCENSE	COLIHUEHUAPIENSE	DESEADENSE	DIVISADERENSE
RODENTIA	Octodontidae												
	Echimyidae												
RODENTIA	Abrocomidae												
	Capromyidae												
RODENTIA	Chinchillidae												
	Neopiblemidae												
RODENTIA	Dinomyidae												
	Eocardiidae												
RODENTIA	Caviidae												
	Hydrochoeridae												
RODENTIA	Dasyproctidae												
	Agoutidae												
RODENTIA	Erethizontidae												
	Cricetidae												
RODENTIA	Sciuridae												
	Heteromyidae												
LAGOMORPHA	Leporidae												
SORICOMORPHA	Soricidae												
PRIMATES	Callithricidae												
	Cebidae												
PRIMATES	Hominidae												
CHIROPTERA	Emballonuridae												
	Noctilionidae												
CHIROPTERA	Mormoopidae												
	Phyllostomatidae												
CHIROPTERA	Natalidae												

EDADES TAXONES																
	VILQUECHIQUENSE	RIOCHIQUENSE	CASAPAYORENSE	MUSTERENSE	DIVISADERENSE	DESEADERENSE	COLIHUEHUPIENSE	SANTACRUCENSE	FRIASENSE	CHASICOENSE	HUAYQUERIENSE	MONTEHERMOSENSE	CHAPADMALALENSE	UCUIENSE	ENSENADERENSE	LUJANENSE
Furipteridae																
Thyropteridae																
Vespertilionidae																
Molossidae																
CARNIVORA																
Canidae																
Ursidae																
Procyonidae																
Mephitidae																
Mustelidae																
Felidae																
ARTIODACTYLA																
Tayassuidae																
Camelidae																
Cervidae																
PERISSODACTYLA																
Equidae																
Tapiridae																
PROBOSCIDEA																
Gomphotheriidae																
Número estimado de familias por edad	3	15	21	20	21	35	33	41	44	40	42	42	43	48	49	47

TABLA 6. Distribución cronoestratigráfica conocida y presumida de las familias de mamíferos no marinos de América del Sur, actuales y extinguidas.

V. DISCRIMINACION DE LOS ELEMENTOS INTERVINIENTES

5.1. El problema de los estratos faunísticos

Uno de los intentos más elaborados de discriminar los elementos intervinientes en la integración de las faunas teriológicas sudamericanas es la distinción debida a Simpson, de los distintos "estratos faunísticos" que habrían intervenido en dicho proceso. El concepto de la estratificación faunística parte de la premisa de considerar a América del Sur un continente despoblado de mamíferos hasta el comienzo del Paleoceno. Sus sucesivas faunas teriológicas se habrían constituido por la agregación de grupos alóctonos que irrumpieron en el continente en tres episodios, constituyendo sendos "estratos faunísticos". Un primer estrato, el de "los antiguos inmigrantes" habría llegado alrededor del Paleoceno Antiguo poblando a América del Sur de las cepas ancestrales de los marsupiales, desdentados y ungulados autóctonos. Un segundo estrato, el de "los antiguos saltadores de islas" habría irrumpido en el Oligoceno aportando los monos ceboideos y los roedores caviomorfos. Finalmente, el tercer estrato de "los últimos saltadores de islas e inmigrantes" correspondería a la irrupción masiva de carnívoros, artiodáctilos, perisodáctilos, roedores cricétidos y mastodontes que se produjo luego del establecimiento del istmo panameño, en el Plio-pleistoceno (Simpson, 1950). Una versión previa de la teoría de la estratificación de la fauna de mamíferos de América del Sur se encuentra en Arldt (1907), quien distinguió un "estrato de los monotremas", un "estrato de los Sparassodonta" y un "estrato de los Edentata", en un contexto de información que ya no tiene ninguna actualidad.

En trabajos anteriores (Reig, 1962, 1968) hemos tratado de desarrollar la cuestión de los núcleos intervinientes en la constitución de la fauna de vertebrados de América del Sur, sobre la base de la diferenciación de los elementos por su origen geográfico y por su tiempo de colonización. Dentro de esa preocupación propusimos el término de "cenocrón" para la distinción de los grupos irruptores dentro de la variable temporal, aclarando que este concepto equivale al de "estrato faunístico" si a este último se lo restringe a la distinción de núcleos colonizadores conforme, exclusivamente, al tiempo de su irrupción. Pero, además, en el concepto de cenocrón se destaca el carácter complejo, biocenótico, de los acontecimientos migratorios y, en el intento de introducir una dimensión ecológica en el análisis de los acontecimientos biogeográficos, se subvalora el papel de carácter aislado, individual, que pueden tener muchas migraciones exitosas de carácter accidental, cuya significación ha sido puesta de relieve por las investigaciones analíticas sobre el poblamiento insular (McArthur y Wilson, 1967).

Pero, ya sea dentro del concepto de estratos faunísticos o de cenocrones, lo que es digno de ser esclarecido es si realmente se pueden distinguir, en la constitución de la fauna de mamíferos de América del Sur, tres episodios equivalentes en su individualidad temporal y en su importancia relativa. A este respecto, todo parece indicar que dicha distinción ha sido exagerada. El único acontecimiento

de irrupción alóctona múltiple y fundamentalmente coetánea, adecuadamente documentado y consistente con acontecimientos paleogeográficos desencadenantes, parece haber sido la invasión de mamíferos norteamericanos que tuvo lugar por vía terrestre, luego del establecimiento del puente panameño. Y este acontecimiento debe restringirse a la migración propiamente dicha a través de dicho puente continental ya que, como veremos, por lo menos la colonización previa de los prociónidos "cyonasuinos" dentro de lo que Simpson llama "modernos saltadores de islas" puede suponerse como la última manifestación de una sucesión de episodios de colonización ocasional que se sucedieron quizás durante todo el período de aislamiento del continente sudamericano.

En cuanto al primer estrato faunístico de Simpson, su existencia como acontecimiento migratorio unitario sólo parece haber sido inferida de un artificio del registro fósil. Es cierto que en los yacimientos del Paleoceno superior de Patagonia y Brasil aparecen masivamente representantes de 15 familias de mamíferos, y que hasta hace poco, esas eran las faunas más antiguas conocidas en América del Sur. Pero esas faunas eran las más antiguas conocidas, y no necesariamente las más antiguas que hayan existido en este continente. La notable diferenciación de ese elenco primitivo impuso a varios autores (Darlington, 1957; Patterson y Pascual, 1968b; Simpson, 1969) la conclusión de que era probable que dichas faunas hayan estado precedidas por faunas sudamericanas más antiguas. Y el descubrimiento, relativamente reciente, de una faunula supracretácica en Laguna Umayo (Perú) (Grambast *et al.*, 1967; Sigé, 1973) con representantes de tres distintas familias de mamíferos, han confirmado esas presunciones. Todo parece indicar que las primeras faunas que se registran en los yacimientos conocidos de nuestro continente son el producto de una larga historia local y que en su constitución han intervenido, con toda probabilidad, antiguos linajes autóctonos surgidos *in situ*, más integrantes de algunas aportaciones migratorias que pueden haber llegado al continente en diversos momentos dentro del extenso lapso geológico comprendido entre el Jurásico y el Paleoceno. Suponer que dichas faunas son el resultado de un único acontecimiento biogeográfico, y que por lo tanto constituyen un estrato faunístico discreto, no está respaldado ni por las inferencias más sensatas, ni por los propios hechos conocidos (ver 5.3.1.2.).

En cuanto al segundo estrato, es cierto que los monos y los roedores caviomorfos aparecen en el registro fósil coetáneamente, y que todo parece indicar que se trata de grupos colonizadores alóctonos. Sin embargo, el primer primate conocido, *Branisella*, del Deseadense de Bolivia es un cébido muy primitivo que bien puede indicar el comienzo de la radiación de los monos sudamericanos. En cambio, en el Deseadense de Patagonia y de Bolivia aparecen súbitamente seis familias de caviomorfos. Y como esta diversificación tiene que haber requerido su tiempo, se infiere como lo más probable que la cepa común de esos roedores debe haber precedido, en su implantación, a la fecha de la primera aparición de esas diversas familias en el registro fósil. Es legítimo concluir, entonces, que si bien los monos pueden haber llegado en el Deseadense, la colonización de los caviomorfos debió haberse producido antes, por lo menos en el Eoceno superior (Wood y Patterson, 1959; Patterson y Pascual, 1968a). De manera que difícilmente se podría alegar que estas dos colonizaciones representan un solo acontecimiento migratorio, asignable a un estrato faunístico único.

De modo que tampoco podríamos individualizar un segundo estrato faunístico discreto en la constitución de las faunas de mamíferos de América del Sur. Antes bien, los hechos indicarían que durante la larga época de aislamiento

geográfico que experimentó este continente desde el Cretácico hasta fines del Cenozoico, distintos grupos de mamíferos de diverso origen protagonizaron sucesivas colonizaciones que se incorporaron en distintos momentos, representando acontecimientos aislados, individuales y alocrónicos. Los datos paleogeográficos modernos indican que, desde el Cretácico inferior, América del Sur estuvo separada de América del Norte por una barrera marina considerable (Freeland & Dietz, 1971) y que su separación con respecto a la porción africana del bloque gondwánico se completó en el Cretácico medio (Funnel & Smith, 1968). De modo que dichas colonizaciones tienen que haber sido, necesariamente, transoceánicas. Y este hecho confirma la conclusión de que se debe haber tratado de acontecimientos ocasionales individuales, más bien que de episodios de invasión colectiva. La probabilidad del establecimiento de colonizaciones exitosas a través de medios de dispersión transoceánicos ocasionales se ha visto bien comprobada por todos los casos conocidos de poblamiento insular y por la documentación de la existencia de jangadas o balsas naturales en el océano, muy alejadas de la costa. Powers (1911) registró una de estas balsas, con una superficies de 305 m² y conteniendo árboles de hasta 10 metros de altura, en pleno Atlántico, a 1.600 Kms. de la costa, y Prescott (1959) encontró otra ocupada por una liebre, a 63 Kms. de la costa.

Durante los 80 millones de años que duró aproximadamente el aislamiento insular de América del Sur, el número de estas sucesivas colonizaciones accidentales puede haber sido considerable. Es posible que durante el Cretácico y el Paleoceno algunos linajes alóctonos hayan colonizado América del Sur de esa forma, aunque parece más probable suponer el origen autóctono de los marsupiales, xenartros y meridiungulados que se registran en las primeras faunas sudamericanas. Pero el Eoceno señala la implantación de los roedores caviomorfos, que podrían haber llegado en por lo menos dos tandas distintas si admitimos la existencia de una dicotomía básica entre los histricognatos, y también, una diferenciación temprana entre los erethizodóntidos y los restantes histricognatos sudamericanos (*vide supra*: 4.2.4.1.). Todo parece indicar que en el Oligoceno inferior llegaron los primates ceboideos. El Mioceno inferior o el Oligoceno superior parece haber sido la datación más probable de la colonización de los antecesores de los cricétidos sigmodontinos (*vide infra*: 5.3.2.2.). El Mioceno superior marca la fecha de la llegada de los prociónidos, que irrumpieron casi seguramente antes del establecimiento del puente continental panameño. La colonización de los pecaríes del grupo de *Platygonus* y de los zorrinos o mapurites (Mephitidae) es probable que se haya producido luego del establecimiento de dicho puente, pues ellos aparecen en el registro en el Plioceno superior, siendo que los datos actuales indican una antigüedad de -5.7×10^6 años para el levantamiento del puente terrestre centroamericano (Emiliani *et al.*, 1972; *vide infra*: 5.3.3.1.).

Es así que pueden distinguirse por lo menos cinco colonizaciones independientes durante la época de aislamiento, protagonizadas por inmigrantes fortuitos ("waif immigrants") que llegaron al continente sorteando accidentalmente barreras marinas. Y es de suponer que sólo han quedado pruebas de las colonizaciones exitosas en escala continental y que el número de las irrupciones de ese tipo que fracasaron en su implantación, o que tuvieron un éxito meramente temporario en regiones marginales, debe haber sido mayor. Si tuviésemos que continuar hablando de estratos faunísticos, deberíamos individualizar a cada acontecimiento de colonización exitosa como un estrato particular, con lo cual es difícil que contribuyésemos a simplificar el panorama interpretativo de la historia de nuestra fauna de mamíferos.

En rigor, si se busca deslindar acontecimientos de gran magnitud y de carácter muy general en dicha historia, correspondería distinguir dos fenómenos principales. El primero es el gradual y continuo proceso de integración y maduración de las horofaunas sudamericanas autóctonas, constituidas durante parte del Mesozoico y la casi totalidad del Terciario por la diferenciación evolutiva de cepas originadas *in situ* y de sucesivas implantaciones exitosas de cepas alóctonas. El segundo es la irrupción masiva, relativamente súbita, de linajes neárticos que se expandieron en el continente luego del establecimiento del puente panameño. Como bien lo ha señalado Simpson (1950, 1969), las consecuencias de esa migración fueron dramáticas y determinaron una verdadera revolución faunística. A este fenómeno corresponde aplicar el concepto de cenocrón, tal como lo hemos definido en 3.4. (*vide infra*: 6.1.4.).

Herskovitz (1966b, 1969) criticó ácidamente la idea de una irrupción masiva de mamíferos luego de la desaparición de la barrera marina que existió durante el Terciario en la región panameña (el geosinclinal de Bolívar). Su argumento parte de dos premisas. La primera es la de aceptar la posibilidad de que dicha barrera acuática pueda haber sido cruzada fácil y rutinariamente por variados grupos de mamíferos: "manadas de mastodontes, tapires, caballos, pecaríes, camellos y ciervos" (cf. Herskovitz, 1966b:730). Dicha posibilidad no parece avalada en absoluto por lo que se conoce de los hábitos de los representantes actuales de esos taxones. Resulta difícil admitir, por otra parte, que si proboscídeos, perisodáctilos y artiodáctilos hubiesen llegado antes que la época de la clausura de la barrera, ellos hayan estado tan evidentemente ausentes en todas las faunas pre-pleistocenas de América del Sur. La segunda premisa se fundamenta en una aserción paleogeográfica de Nygren, superada por las investigaciones ulteriores (cf. Patterson y Pascual, 1968b:415; J. M. Savage, 1974:12) que sostiene la discontinuidad temporal del brazo de mar en la región del geosinclinal de Bolívar. Esa discontinuidad habría permitido migraciones por tierra firme en distintos momentos entre el Cretácico superior y el Mioceno. Ambas premisas que se complementan en sus consecuencias, son inconsistentes con los conocimientos bien fundados. Por otra parte, ambas sostendrían la predicción, obviamente no confirmada, de la existencia de intercambios faunísticos normales y casi continuos entre Norte y Sur América, a lo largo de casi todo el Terciario. (Ver Ferrusquía Villafranca, 1978).

En esos mismos trabajos Herskovitz desarrolla una nueva versión del concepto de la estratificación de la fauna de mamíferos de América del Sur, que tiende a explicar el origen de los grupos que intervienen en la constitución, también, de las faunas centroamericana y antillana. Este autor diferencia cinco estratos, dos de ellos con dos subestratos, y asigna taxones específicos a cada uno de ellos. Nuestra conclusión anterior de la ausencia de valor explicativo de la diferenciación de estratos faunísticos, nos exime de tratar en detalle esta interpretación.

5.2. Diferenciación de las estirpes intervinientes

Si bien no resulta sostenible en la actualidad proceder a mantener la diferenciación de estratos faunísticos que postula la interpretación simpsoniana de la composición de la fauna teriológica sudamericana, es evidente que en el proceso de la cenogénesis de dicha fauna han participado componentes de distinto abolengo, individualizables por la antigüedad de su pertenencia a la fauna continental y por su origen geográfico. Estos componentes así caracterizados,

son denominados aquí "estirpes", conforme con la definición de este término dada en 3.4., y corresponden a lo que J. M. Savage (1974) denominó "historical components".

La individualización de estas estirpes se basa tanto en los registros de observación provistos por la documentación fósil (Tabla VI), como en inferencias surgidas del grado de autoctonía y endemismo y del grado de diferenciación taxonómica de los linajes correspondientes, completadas con inferencias extraídas de los patrones de distribución de los grupos vicarios. En este sentido, nos alejamos del empirismo paleontológico estricto que ha prevalecido en el tratamiento de estas cuestiones. Este procedimiento nos ha llevado a distinguir tres estirpes fundamentales en la composición de las sucesivas faunas teriológicas sudamericanas:

I. Estirpe de antiguo abolengo sudamericano

Linajes autóctonos descendientes de cepas primitivas gondwánicas o laurásicas que ya se encontraban en territorio sudamericano en el Cretácico medio, al completarse las barreras marinas que aislaron al continente.

II. Estirpe sudamericana de abolengo alóctono

Linajes autóctonos secundarios incorporados a la fauna sudamericana en distintas colonizaciones acaecidas durante la época de aislamiento a partir de distintos centros geográficos y que han evolucionado *in situ* lo bastante como para diferenciarse en familias, subfamilias o tribus autóctonas.

III. Estirpe norteamericana invasora

Linajes alóctonos o autóctonos secundarios incorporados a la fauna sudamericana luego del establecimiento del puente panameño, desde la región tropical o templada de América del Norte, incluyendo América Central nuclear.

Nuestra clasificación de las estirpes coincide en muchos aspectos con los "componentes faunísticos" reconocidos para la fauna de mamíferos de la región Neotropical por Savage (1974). La principal diferencia radica en que este autor se refiere al conjunto de la fauna neotropical, mientras que nosotros, por considerarlo históricamente más apropiado, nos limitamos en nuestro análisis a la fauna sudamericana. En rigor, la existencia de una fauna neotropical es un acontecimiento secundario y relativamente reciente, ocurrido fundamentalmente luego de los intercambios faunísticos que tuvieron lugar entre Norte y Sur América a partir del Plioceno. Nuestras estirpes I y II coinciden en lo fundamental con los componentes IA y IB de Savage (Complejo Sudamericano y Complejo Meridional Joven), aunque nosotros diferimos en cuanto a la atribución de algunos linajes particulares a estas entidades. Nuestra estirpe III corresponde con el componente II de Savage (Elemento Septentrional: "Northern Element"), que nosotros no subdividimos en dos complejos, como él lo hace, en esta etapa de nuestro análisis.

La atribución de los distintos linajes a cada una de estas tres estirpes es un acto equivalente al enunciado de sendas hipótesis. Estas hipótesis difieren entre sí en cuanto a su grado de convalidación, por lo que resultará conveniente que

las calificuemos de acuerdo con la gradación que hemos establecido en 3.2., utilizando los símbolos abreviados, allí introducidos, como se lo hace en la Tabla VII.

5.3. Dilucidación de la antigüedad y origen de las estirpes

5.3.1. Estirpe de antiguo abolengo sudamericano

5.3.1.1. Distintas hipótesis sobre la antigüedad y el origen de los mamíferos sudamericanos

Como ya hemos señalado (parágrafo 2), Ameghino sostuvo que el núcleo original de la fauna de mamíferos de América del Sur era estrictamente autóctono. Más aún, América del Sur, y particularmente Patagonia, habría sido la cuna de los mamíferos de todo el mundo y el centro de partida de sucesivas migraciones que poblaron los restantes continentes. Grupos de origen sudamericano primigenio, pero diferenciados en África y América del Norte, habrían reinvadido América del Sur para integrarse con los descendientes de las antiguas cepas de origen patagónico. Dicha teoría no soportó a sus críticos, y rápidamente pasó al olvido. El auge ulterior y el mayor rigor metodológico de las ideas de Matthew y de sus seguidores, sustituyó la teoría ameghiniana por una alternativa drásticamente opuesta sobre el papel biogeográfico de América del Sur con respecto a los mamíferos.

La teoría matthewiana postulaba que los continentes del hemisferio sur representaron meras áreas de invasión de linajes que se originaron en las masas continentales del hemisferio norte. Como consecuencia, América del Sur debía considerarse como un continente ajeno a los episodios iniciales del origen y la diversificación de los grandes grupos de mamíferos, y deshabitada por esos vertebrados hasta que, hacia fines del Cretácico o comienzos del Paleoceno, recibe la aportación inicial de marsupiales, desdentados y ungulados primitivos (condilartros) de los que habrían partido radiaciones ulteriores, que dieron lugar a las cuarenta y dos familias que ahora hemos reconocido y ubicado en nuestra estirpe de antiguo abolengo sudamericano (ver Tabla VII).

Dentro de este esquema, Simpson (1950) sostuvo que los antecesores de los marsupiales, los desdentados y los ungulados sudamericanos invadieron el continente en el Paleoceno desde América del Norte por un puente continental posteriormente desaparecido. Darlington (1957) y Patterson y Pascual (1968b) apoyaron esta misma interpretación, aunque dentro de la variante de sostener que la dispersión de esta cepa original no tuvo lugar por un puente continental, sino por dispersión transoceánica, ya que la evidencia paleogeográfica indica que América del Norte y del Sur habían perdido sus conexiones continentales tempranamente en el Cretácico. Más recientemente, Simpson (1969:895) también se inclina por esta alternativa. Aunque los autores de la escuela simpsoniana continúan manteniendo este esquema interpretativo, ellos se han inclinado posteriormente a admitir la alternativa de un origen autóctono por lo menos para algunos de los grupos de esta estirpe. Es así que Simpson sostiene que "the possibility cannot be excluded that one, two, or all of the three basic groups arose in South America and hence spread to the north" (1965:895). Patterson y Pascual expresan en la última versión de su revisión de la fauna de mamíferos

Estirpe de antiguo abolengo sudamericano	Estirpe sudamericana de abolengo alóctono	Estirpe norteamericana invasora
<p>Didelphidae (HPC) + Pediomyidae (HP) Microbiotheriidae (HPC) + Caroloameghiniidae (HPC) + Sparassocynidae (HPC) + Borhyaenidae (HPC) + Thylacosmilidae (HAC) Caenolestidae (HAC) + Polydolopidae (HPC) + Bonaparteriidae (HPC) + Microtragulidae (HP) + Groeberiidae (HP) + Necrolestidae (HP) Dasypodidae (HAC) + Peltephilidae (HAC) + Glyptodontidae (HAC) + Palaeopeltidae (HAC) + Megalonychiidae (HAC) Choloepodidae (HAC) + Megatheriidae (HAC) Bradypodidae (HAC) + Mylodontidae (HAC) + Orophodontidae (HAC) + Entelopsidae (HAC) Myrmecophagidae Cyclopidae</p>	<p>+ Didelodontidae (HPC) + Macraucheniididae (HAC) + Adiantidae (HAC) + Protheriidae (HAC) + Henricobornidae (HAC) + Notostylopidae (HAC) + Isotemnidae (HAC) + Notorhynchidae (HAC) + Homalodotheriidae (HAC) + Leontiniidae (HAC) + Toxodontidae (HAC) + Oldfieldthomasiidae (HAC) + Archaeopithecidae (HAC) + Interatheriidae (HAC) + Mesotheriidae (HAC) + Archaeohyracidae (HAC) + Hegetotheriidae (HAC) + Pyrotheriidae (HAC) + Colombitheriidae (HAC) + Trigonostylopidae (HAC) + Carodniidae (HAC) + Astrapotheriidae (HAC)</p>	<p>Soricidae (HPC) Sciuridae (HPC) Heteromyidae (HPC) Hominidae (HAC) Leporidae (HPC) Canidae (HAC) Ursidae (HAC) Mustelidae (HAC) Mephitidae (HAC) Felidae (HAC) Vespertilionidae (HP) Molossidae (HP) Tayassuidae (HAC) Camelidae (HAC) Cervidae (HAC) Tapiridae (HAC) Equidae (HAC) + Gomphotheriidae (HAC) Neotominae (HAC)</p>

TABLA VII. Linajes de rango familiar de las sucesivas horofaunas de mamíferos sudamericanos, agrupados en las tres estirpes reconocidas. Las siglas entre paréntesis que continúan a cada linaje indican el grado de contracción de la hipótesis de su atribución a dicho linaje. HAC: hipótesis altamente confirmada; HE: hipótesis empírica; HP: hipótesis plausible; HPC: hipótesis parcialmente confirmada (Ver parágrafo 3.2.).

fósiles de América del Sur: "The hypothesis we adopt is not the only one possible, of course. Eutherian and metatherian mammals may have been in existence throughout the latter half of the Cretaceous..., and some of them could have reached South America quite early. It is thus just conceivable that, for example, edentates and notoungulates arose there and reached North America as walf immigrants from the south" (Patterson & Pascual, 1972:260).

En rigor, la idea de que un gran continente que en su extensión areal cubre tanta diversidad de latitudes y de climas, y que ha mantenido conexiones hasta el Cretácico con otras grandes masas continentales del mundo, haya estado desprovista de mamíferos hasta la llegada de colonizaciones septentrionales, es teóricamente indefendible y, por lo que veremos, contraria a las inferencias más probables de los hechos conocidos. La inverosimilitud de esta tesis fue claramente expresada por Hoffstetter cuando dijo: "As far as mammals are concerned, there is little probability that South America was an empty continent until the latest Cretaceous. Indeed, some presently unknown (or unpublished) Theria, and non-Theria as well, may have inhabited it before this time. Strictly indigenous faunas may have existed originally. Moreover, one or several migrations have probably brought allochthonous elements which have undergone local differentiation and may have eliminated some indigenous forms. Therefore, it seems better, when mentioning the known portion of this ancient stock, to avoid such usual terms as "initial stock", "first faunal stratum", "ancient immigrants", and "cenochron", some of these terms denying the possible existence of previous faunas, others postulating a single biogeographical history for all the constituent elements" (Hoffstetter, 1972:326). En cuanto al origen de los placentarios y marsupiales que componen los primeros elementos conocidos de la fauna sudamericana, Hoffstetter considera que los primeros constituyen una migración de antiguos henotéridos (*vide supra*: 4.1.7.) de origen asiático llegados tempranamente a América del Sur desde América del Norte, sugiriendo que los condilartros se habrían diferenciado en América del Sur para invadir posteriormente América del Norte. En cuanto a los marsupiales, considera que ellos son autóctonos de América, sin expedirse sobre un origen norte o sudamericano (Hoffstetter, 1975:605). Una alternativa radical en cuanto al origen de estos grupos se debe a Fooden (1972). Este autor sostiene que las faunas de mamíferos de Australasia (Australia + Nueva Guinea), América del Sur y Madagascar representan relictos de sucesivas faunas mundiales, aisladas en sus áreas respectivas por la fragmentación de la Antigua Pangea. La cepa de marsupiales y placentarios antiguos de América del Sur sería un relicto de la fauna del sector occidental del Continente de Gownwana, aislada en América del Sur luego de su separación de África en el Cretácico medio. A pesar de que esta hipótesis alberga ciertas inconsistencias que fueron señaladas por Hoffstetter (1975: 600), ella es plausible para lo que respecta a la fauna sudamericana, e introduce, muy acertadamente, la consideración de un abolengo gondwánico para las stirpes antiguas de la fauna sudamericana, que, como veremos, resulta muy probable para algunos o todos los linajes intervinientes. Para examinar esta posibilidad, conviene que analicemos la eventual existencia de cepas de mamíferos o proto-mamíferos en el Mesozoico sudamericano.

5.3.1.2. Taxones mamiferoides de la América del Sur gondwánica

América del Sud estuvo unida con otras masas continentales australes formando un continente único, Godwana, durante el Paleozoico, el Triásico y el

Jurásico. La disgregación de este continente se inició con la separación de una gran subunidad Antártico-australiana y la consiguiente formación del Océano Índico, que se completó en el Jurásico medio. La separación de América del Sur con respecto al África parece haber sido un acontecimiento ulterior, iniciado en el Jurásico y completado en el Cretácico medio, época en que se termina de abrir el Atlántico Sur (Funnel & Smith, 1968; Dietz & Holden, 1970; Tedford, 1974; Cox, 1974). De modo que América del Sur y África formaron una única unidad continental durante el Triásico y estuvieron unidas parcialmente durante el Jurásico y el Cretácico inferior, manteniéndose cierto tipo de unión terrestre intercontinental aparentemente hasta el Turoniense (Reyment, 1969). Resulta necesario, entonces, considerar a las faunas africanas y sudamericanas de esa época como parte de una única unidad faunística continental gondwánica. Esta unidad tenía como contraparte, en el hemisferio norte a otra gran unidad vicaria en Laurasia.

Las faunas triásicas de África se conocen a un nivel muy satisfactorio, y la riqueza de reptiles mamiferoides del grupo de los Theriodontia, entre los cuales se encuentran los antecesores directos de los mamíferos, está registrada en todos los libros de texto (véase Romer, 1966). Más aún, en el Triásico superior de Lesotho se han encontrado mamíferos incuestionables de la familia Morganucodontidae ((orden Triconodonta) de dos distintos géneros: *Erythrotherium* y *Megazostrodon* (Crompton, 1964, 1974; Crompton y Jenkins, 1967). Estos morganucodóntidos son, en verdad, mamíferos de la subclase Prototheria, solamente representada en la actualidad por los monotremas, y no pueden adjudicarse a la ancestralidad de los verdaderos terios. Pero atestiguan fehacientemente la existencia de stirpes mamiferoides en el Triásico gondwánico. Clemens (1970: 358) sostiene que, en vista a la gran similitud que existe entre las faunas supratríasicas del África y de América del Sur, la ausencia de morganucodóntidos en el Triásico superior de este último continente sólo podría deberse a que allí se ha recolectado insuficientemente.

Pero aparte de esta conjetura, descubrimientos recientes tornan difícil el seguir sosteniendo que las regiones que constituyen actualmente el continente sudamericano hayan sido ajenas a los episodios iniciales de la diferenciación de los mamíferos, concebidos estos en toda su extensión. La extraordinaria serie de faunas triásicas de la región precordillerana de Argentina dadas a conocer en los últimos años (ver Bonaparte, 1970, 1978), y nuevos hallazgos y revisiones de las faunas triásicas previamente conocidas de Brasil (Romer, 1969; Barberena, 1974) han demostrado que América del Sur albergó una variada y abundante fauna de reptiles terápsidos avanzados, entre los cuales existieron formas muy cercanas a los mamíferos, sino ya decididamente ubicables en esa clase. Y digno de destacarse es que estas formas transicionales se encuentran en la secuencia gondwánica sudamericana ya en el Triásico medio.

Particularmente significativo en este último sentido es el caso de la familia Probainognathidae (Romer, 1973), del Triásico medio de Chañares, La Rioja, que deriva probablemente de cinodontes galeosáuridos, como los representados en el Triásico inferior de Mendoza por *Cromptodon* (Bonaparte, 1972). *Probainognathus* (Romer, 1970), el único género conocido de probainognátidos, poseía la articulación directa dentario-escamoso propia de los mamíferos, lo mismo que el ictidosaurio africano supratríasico *Diarthrognathus* y, según Romer, estaría muy avanzado en la línea directa de la ancestralidad de los mamíferos. Pero todavía mucho más mamiferóide, sino directamente asignable a los mamí-

feros, es el género del Triásico medio de Brasil recientemente descrito por Bonaparte y Barberena (1975). Este singular descubrimiento se basa en un cráneo incompleto y fragmentos de la mandíbula, más buena parte del esqueleto post-craneano, lamentablemente aún no descrito, de un animal mamiferoide que estos autores llaman significativamente *Therioherpeton cagnini*, y que ubican en una familia *ad hoc*. *Therioherpetontidae*, del infraorden Cynodontia.

A juzgar por este hallazgo, los terioherpetontidos del Triásico medio de América del Sur poseían dientes postcaninos de tipo triconodonte con incipiente bifurcación de las raíces y la mayoría de los caracteres craneanos propios de los mamíferos. Los únicos caracteres que excluyen la asignación de *Therioherpeton* a la clase Mammalia son, según sus autores, el tipo de reemplazamiento dentario, que es alternado, como en los cinodontes, y la probable ausencia de una articulación dentario-escamosa típicamente mamiferoide, condición ésta que es de dudosa observación en el fósil. Pero el examen de la suma de caracteres propios de los mamíferos que presenta *Therioherpeton*, y que no se presentan en esa extensión en ningún otro teriodonte avanzado conocido, sugiere que su atribución a los Cynodontia es una alternativa relativamente convencional, basada principalmente en atribuir un peso decisivo a la difiodoncia en la definición de la clase Mammalia. No se puede descartar la alternativa de que se trate de un verdadero mamífero, sobre todo si se admite la conveniencia de definir políticamente (Reig, 1970) a los taxones transicionales, en vez de utilizar el procedimiento tipológico de basar la distinción de esta clase en la elección de uno sólo o unos pocos de los muchos caracteres que cambian gradualmente de estado en la transición Theriodonta-Mammalia.

Pero ya sea que se trate de un cinodonte casi mamiferoide o de un verdadero mamífero, el descubrimiento de *Therioherpeton* aporta una adición decisiva a la creciente evidencia de la existencia, en el Triásico sudamericano, de antecesores virtuales de la clase Mammalia. Estos no sólo estuvieron presentes en América del Sur, sino que ya en el Triásico medio estaban representados por tres linajes protomamiferoides: los chiniquodontidos (Romer, 1969), los probainognátidos y los terioherpetontidos, sin contar los dos linajes de cinodontes gonfodontes avanzados, *Traversodontidae*-*Tritylodontidae* y *Gomphodontosuchidae* (Barberena, 1974) que parecen no estar vinculados con la ancestralidad directa de los mamíferos.

Si en el Triásico de América del Sur y del África tuvieron amplia representación los terápsidos avanzados, y si ya en el Triásico medio existieron en la porción sudamericana de Gondwana linajes que se habían internado decididamente en la zona de transición hacia la clase Mammalia, es predecible que a partir del Triásico superior haya tenido lugar en el sector occidental del continente de Gondwana una particular diferenciación de varios linajes de mamíferos. Entre ellos puede postularse la existencia de cepas que no dejaron descendencia y de otras que pueden haber sido los antecesores potenciales de algunos de los grupos de mamíferos sudamericanos y africanos que aparecen constituyendo las primeras faunas teriológicas conocidas de esos continentes. Por otra parte, el sector occidental de Gondwana mantuvo conexiones continentales con Laurasia durante el Triásico y el Jurásico (Dietz & Holden, 1970; Cox, 1974), de manera que pueden haber colonizado ese sector cepas de mamíferos primitivos originadas en otras partes del mundo, y que se mantuvieron allí dando lugar al surgimiento de otros linajes gondwánicos autóctonos. Lamentablemente, la documentación paleontológica del Triásico superior y del Jurásico gondwánico es

muy fragmentaria, pero lo poco que se sabe permite confirmar parcialmente algunas de esas predicciones. Un caso lo constituye la presencia, ya mencionada, de morganucodóntidos en Lesotho, grupo de mamíferos eoterios primitivos que quizás estuvieron relacionados con la ancestralidad de los monotremas (Mills, 1971). El otro caso es el de *Brancatherulum*, un verdadero terio del Jurásico superior de Tanzania (Dietrich, 1927), relacionado con los paurodóntidos del Jurásico de América del Norte y Europa y por ende, vinculado con la probable cepa ancestral de los Tribosphenida (*Metatheria*-*Eutheria*), que McKenna (1975) denomina la infraclass Peramura de su sublegión Zatheria. Finalmente, están las improntas que Casamiquela (1961) atribuyó a un mamífero bajo el nombre de *Ameghinichnus* y que provienen de depósitos del Jurásico medio o superior de Patagonia. Estas improntas indican a un vertebrado que se desplazaba no solo en un andar caminado sino también en un andar galopado, que solo se encuentra en algunos mamíferos avanzados. Parece indiscutible que estos restos pertenecen realmente a un mamífero, y la peculiaridad de la organización que se desprende de sus andares, indicaría que estaríamos en presencia de un anticipo evolutivo con respecto a los andares que se manifiestan sólo en mamíferos geológicamente muy posteriores y, en todo caso, de un linaje desvinculado del tronco mayor de la evolución conocida de los terios.

La trascendencia biogeográfica del descubrimiento de *Ameghinichnus* no puede desconocerse, y así lo reconoce Bonaparte cuando dice, refiriéndose a estas huellas: "La presencia de mamíferos en el Jurásico de América del Sur es de extrema importancia para comprender mejor su historia biogeográfica y actualizar los viejos enunciados sobre el poblamiento de mamíferos de esta parte de América en los que se postula su llegada masiva desde América del Norte a principios del Terciario. En la actualidad, ante evidencias surgidas en los últimos años se tiende a interpretar que América del Sur por su gran extensión geográfica y las conexiones paleogeográficas mantenidas durante casi todo el Mesozoico, ha sido una gran región en donde se habrían producido e ingresado grupos de vertebrados en forma comparable a lo acontecido en cualquier otra masa continental" (Bonaparte, 1978:453).

La conclusión se impone, entonces, de que aunque sus características y su diversidad nos están todavía ocultas en rocas mesozoicas que aún no han revelado más que mínimamente sus secretos, existió una verdadera fauna de mamíferos en el Mesozoico medio y superior de la América gondwánica a la que llamaremos "protohorofauna godwánica" (*vide infra*: 6.1.1.) y entre cuyos componentes es plausible que se hayan encontrado los antecesores de todos o de algunos de los linajes que aparecen en las primeras faunas conocidas de América del Sur. Es útil examinar, por lo tanto, hasta qué punto es posible postular a algunos de esos linajes como derivados de los componentes de dicha protohorofauna.

5.3.1.3. El problema del origen de los marsupiales

Que los marsupiales constituyen parte de la estirpe de antiguo abolengo sudamericano, tal como hemos definido a esta estirpe en 5.2., es una hipótesis parcialmente comprobada, apoyada teóricamente en el tiempo necesario para que haya tenido lugar la gran diversificación de los metaterios que aparece en las faunas riochiquenses (Paula Couto, 1970), y empíricamente respaldada por el descubrimiento de didélfidos peradectinos y de posibles pediómidos en el Cretácico superior de Perú (Sigé, 1972). Pero esta hipótesis no se expide en cuanto al lugar de origen primario del grupo ni precisa la cuestión de si se trata de un linaje godwánico o laurásico.

Estos últimos problemas han suscitado viejas discrepancias entre paleontólogos y zoogeógrafos, alrededor de las cuales se ha escrito una proficua literatura que sería muy largo resumir aquí (ver la mención y revisión de la literatura clásica en Reig, en 1968 y Hoffstetter, 1975). Y en lo que va de la década del 70, se han acumulado una serie de contribuciones sobre el tema (Butler & Kielan-Jaworowska, 1973; Clemens, 1970, 1971; Cox, 1970, 1973, 1974; Crochet, 1978; Fooden, 1972; Hoffstetter, 1970, 1971a, 1973, 1975, 1976; Jardine & McKenzie, 1972; Lillengraven, 1974; Martin, 1970; Patterson y Pascual, 1972; Savage, 1974; Sigé, 1971, 1972, 1973; Simpson, 1971b; Tedford, 1974; Thenius, 1971; Van Valen, 1974), cuya sola mención nos indica también la imposibilidad de que la analicemos aquí de manera detallada.

Sólo queremos mencionar que el consenso de la gran mayoría de estas contribuciones ha acordado desestimar la hipótesis simpsoniana de que los marsupiales, originados en el Cretácico norteamericano, habrían poblado América del Sur, y Australia por dos sendas migratorias independientes: una directa hacia América del Sur, y otra hacia Australia a través del Asia⁽¹⁾. Es así que el origen sudamericano de la fauna australiana de marsupiales, es apoyado por Cox, Hoffstetter, Jardine & McKenzie, Lillengraven, Martin (fide Hoffstetter, 1975), Ride (1968), Tedford y Thenius. Las discrepancias se mantienen, empero, sobre el punto de si los marsupiales tuvieron su primer origen en América del Norte o América del Sur. A favor de la primera alternativa se mantienen Clemens, Jardine & McKenzie, Lillengraven, Patterson y Pascual y Simpson. Cox, Hoffstetter, Sigé y Savage no se expiden francamente sobre este punto, aunque de una manera u otra favorecen la idea del origen sudamericano. Y Thenius y Tedford se colocan claramente entre los que postulan un origen autóctono. La posición de Fooden es también autoctonista, aunque dentro de una concepción particular ya que este autor, coincidiendo en ello con las ideas expresadas por Croizat, Nelson y Rosen (1974) no habla de centro de origen ni de rutas de dispersión, sino de la fragmentación de las biotas. De manera que no existe una clara definición mayoritaria en la opinión de los autores, sobre si los marsupiales constituyen un grupo de origen godwánico o laurásico.

Aunque admito que no existe suficiente evidencia para fortalecer claramente este punto de vista ni la alternativa opuesta, quiero sumarme aquí a la posición autoctonista. Y lo hago porque desde el punto de vista del razonamiento teórico, los argumentos de Tedford me parecen muy convincentes. Este autor ha rebatido teórica y fácticamente la conclusión de que los marsupiales tienen su más antiguo registro fósil en América del Norte, pues argumenta convincentemente que *Holoclemensia* (Slaughter, 1968, 1971), el supuesto más antiguo y norteamericano marsupial conocido, no debe considerarse necesariamente ni un didélido ni un marsupial, sino un terio de grado metaterio-euterio. Conclusión parecida es la expresada por Turnbull (1971), quien propone agrupar a los terios de las arenas albianas de Trinity (entre los que se cuenta *Holoclemensia*, *Kermackia*, y el supuesto euterio *Pappotherium*), al mamífero tribosfénico del Wealdense de Inglaterra *Aeagialodon* y a *Peramus*, en un orden particular Tribosphenida del que se habrían diferenciado, independientemente, los euterios y los metaterios. De manera que si compartimos la proposición de estos autores, los verdaderos marsupiales propiamente dichos

(1) El poblamiento australiano de marsupiales a través del Asia exigiría la presencia de marsupiales en este último continente, cosa que nunca se ha comprobado. Este problema ha sido replanteado ante la eventualidad de que *Deltatheridium*, del Cretácico superior de Mongolia, sea un marsupial (Butler y Kielan-Jaworowska, 1973; Van Valen, 1974). Esta eventualidad, empero, ha sido descartada últimamente (Kielan-Jaworowska, 1975; McKenna, 1975).

aparecerían en América del Norte en el Campaniense (Fox, 1971 y citas en ese trabajo) y, casi simultáneamente, en el Cretácico superior de América del Sur (Sigé, 1972). Y como la amplitud de la diversificación de los metaterios en el Paleoceno de América del Sur es mucho mayor que la que estos mamíferos ofrecen en las edades equivalentes de América del Norte, es plausible la hipótesis de que su presencia en este último continente sea secundaria y, por ende, que su centro de origen y diversificación sea sudamericano o, en un sentido más amplio, gondwánico.

Air *et al.* (1971) han estimado sobre la base de los cambios en la secuencia de amino-ácidos en las moléculas de hemoglobina y de mioglobina, un promedio de -130×16^6 años como la fecha de la divergencia entre los mamíferos euterios y los metaterios. Esa datación corresponde con la edad absoluta del Valanginiense, es decir, a pleno Cretácico inferior, (Fig. 4). De manera que en base a dicha estimación, los metaterios bien pueden haber compartido un territorio gondwánico en su origen, en el cual la presencia de *Brancatherulum* en el Jurásico superior de Tanzania denuncia la existencia de una cepa peramuroide potencialmente ancestral de los Tribosphenida (*sensu* McKenna). No es improbable, entonces, que los metaterios representen un elemento godwánico, diferenciado en tierras australes y que, como lo quería Rüttimeyer (1867) haya existido una bipolaridad en la evolución inicial de las faunas de mamíferos, los marsupiales teniendo su principal centro de origen en el sur, y los placentarios en el norte. Dentro de esta consideración, la distribución actual de los marsupiales en Australia y América del Sur puede explicarse como resultado de la fragmentación de la biota gondwánica, y la presencia de marsupicarnívoros en el Cretácico superior y Paleoceno-Oligoceno de América del Norte y en el Eoceno de Europa, por un proceso dispersivo de América del Sur a Euramérica (Cox, 1974) en el Cretácico medio.

Adquiere, entonces, carácter plausible la hipótesis de Fooden (1972) de que la fauna australiana es un relicto de una fauna de prototerios y metaterios aislada cuando el sector oriental de Gondwana se separó del sector occidental. Es cierto que en el Jurásico y Cretácico inferior de África y de América del Sur no se han encontrado metaterios fósiles, pero su origen es probable en esas tierras ya que en África existieron peramuros, y en cuanto a los prototerios, estos estuvieron representados en África en el Triásico superior en la forma de Morganucodóntidos. Es interesante advertir que si partimos de esta hipótesis, no se requiere postular un proceso dispersivo para explicar el poblamiento marsupial de Australia. Los antecesores de los marsupiales australianos no se habrían dispersado por las tierras australes sino con esas tierras, acompañando en su movimiento a las placas continentales en desplazamiento.

Sin embargo, si bien es verosímil que esto sea lo ocurrido en cuanto a los acontecimientos originales de la dispersión de los marsupiales, es también verosímil que hayan existido intercambios faunísticos entre América del Sur y Australia por una ruta antártica entre linajes autóctonos de cada una de esas regiones. Es posible que debamos reconocer la existencia de una dicotomía inicial en la evolución de los marsupiales entre marsupicarnívoros y sus descendientes cenolestoides por un lado y perameloides y diprotodontes por el otro, y que por lo tanto debamos diferenciar dos grandes superórdenes hermanos, uno diferenciado principalmente en América del Sur (y en África) y otro en Antártica-Australia. Conforme con evidencias recientes, los Diprodonta habrían derivado directamente de los Peramelina (Archer, 1976c) y existe un acuerdo generalizado en considerar a los Paucituberculata como descendientes de los

marsupicarnívoros. Y es interesante apuntar aquí que la más antigua fauna conocida de marsupiales australianos, recientemente mencionada para el Oligoceno superior de Tasmania (Tedford et al., 1975), contiene falangéridos y burramidos de aspecto moderno. Dentro de esta concepción puede hipotetizarse que el poblamiento de marsupicarnívoros en Australia fue un acontecimiento posterior a esta primera diferenciación. El parentesco entre borhiénidos y tilacínidos, vuelto a reafirmar últimamente como resultado de prolijos estudios morfológicos (Archer, 1976a, 1976c) sugiere que una cepa de esparasodontes diferenciada en América del Sur o en Antártica, llegó a Australia en algún momento del Cretácico superior. Por otra parte, la extraordinaria afinidad con los didélfidos que presentan los más antiguos dasiúridos conocidos, *Ankotarinja*, y *Keeuna* del Mioceno inferior del Sud Australia (Archer, 1976b), podría ser interpretada como una indicación de que los dasiuroideos se diferenciaron tardíamente de los didelfoideos, y que llegaron a Australia como consecuencia de un acontecimiento dispersivo ulterior a la primera diferenciación de los metaterios. Es interesante destacar, para confirmar este punto de vista, la extraordinaria similitud cromosómica que existe entre los Coenolestidae, Microbiotheriidae, Caluromyinae, Didelphinae Marmosini y los Dasyuridae (Hayman & Martín, 1974; Reig et al., 1976). Pero también hay que destacar que los resultados de las investigaciones serológicas de Kirsch (1968) indican que el conjunto de los marsupiales australianos (excluidos los tilacínidos) son más afines entre sí que con cualquier otro taxón de marsupiales sudamericanos vivientes, por lo que se requiere el examen de nuevos caracteres a la luz de la sistemática moderna, para esclarecer el problema del grado de relación entre dasiuroideos y didelfoideos. Dentro del mismo esquema argumental, existe la posibilidad de que la estrecha similitud fenética que existe entre los burramidos y otros falangeroideos y los polidolópodos deba interpretarse como signo de una estrecha afinidad filogenética y, en ese caso se puede conjeturar que estos últimos representan un linaje diprotodonte que migró a América del Sur desde Australia en el Paleoceno, utilizando en sentido contrario la misma ruta de dispersión que transitaban los antecesores de los tilacínidos y, eventualmente, de los dasiúridos. Está claro, sin embargo, que para los detalles de las relaciones biogeográficas entre marsupiales australianos y sudamericanos, los argumentos se desarrollan todavía en un contexto conjetural o de insuficiente convalidación empírica y que se requiere profundizar más en el estudio sistemático de estos animales para poder enunciar hipótesis suficientemente comprobadas. La hipótesis del origen sudamericano o gondwánico de los marsupiales es una HPC (ver 3.2.), de nivel H-III (Ver 3.3.), y las hipótesis que hemos enunciado en relación con el poblamiento de Australia por tilacínidos por un lado y dasiúridos por el otro, y en relación con el origen diprotodonte de los polidolópodos, pueden clasificarse, las dos primeras como HP y la última como CN. Pero es importante destacar, en cuanto a esta última, que otras proposiciones alternativas, como la que sostiene un origen cenolestideo de los polidolópodos, o una temprana diferenciación en América del Sur de los diprotodontes australianos, son igualmente conjeturales.

5.3.1.4. El probable origen de Necrolestidae, Groeberiidae y Microtragulidae

Estos tres linajes, que aparecen súbitamente en el registro fósil con un grado de especialización avanzado, es altamente plausible que representen cepas de antiguo abolengo sudamericano. Los Necrolestidae pueden quizás vincularse con los paraterios (McDowell, 1958) y pertenecer entonces a un tronco derivado probablemente de la protohorofauna gondwánica. Otra alternativa es que sus similitudes con los crisocloroideos africanos reflejen afinidad patristica, y que ambos grupos sean los remanentes de una antigua cepa god-

wánica de placentarios epiterios (McKenna, 1975).

Los Microtragulidae representan un problema complejo en cuanto a la delimitación de su abolengo original. La completa ausencia de formas intermedias con cualquier otro grupo de mamíferos hace que las inferencias sobre sus relaciones sean meramente conjeturales (vide supra: 4.2.2.). Es una conjetura, no descartable, pero no comprobada, que representen un grupo especializado de metaterios. Es igualmente posible postular que se trata de un linaje enraizado con los Anagalida, y que sean los representantes tardíos de un grupo hermano de los Macroscelidea africanos. En uno u otro caso, la hipótesis de su origen gondwánico resulta plausible. En cuanto a los Groeberiidae, sólo podemos decir que nada sabemos sobre su posible origen y sus relaciones de parentesco.

5.3.1.5. El probable origen de los Xenarthra

Hemos discutido en 4.2.3. el problema de las relaciones de los Xenarthra. Se trata evidentemente de un taxón autóctono. Es también muy plausible que representen una cepa gondwánica. El patrón de dispersión de los Paratheria vivientes es indicativo de la original pertenencia de este grupo a la protohorofauna gondwánica y, de la separación de dos grupos hermanos, Xenarthra en América del Sur y Nomarthra en África, como consecuencia de la fragmentación de la biota gondwánica original. La presencia de pangolines en el Terciario antiguo de Europa y de paleonodontes en el Paleoceno norteamericano, puede explicarse por una dispersión ulterior de la cepa nomarthra original. La presencia de xenartros fuera de América del Sur es descartable, si exceptuamos los resultados del intercambio neocenoico entre América del Sur y del Norte. McKenna (1975) ha sostenido que la presunta presencia de xenartros en el Eoceno de Wyoming sugerida por Robinson (1963) es sumamente dudosa. Igualmente, Hoffstetter (1971) ha observado que *Chugchienia*, el presunto xenartro del Eoceno de China (Chow, 1963) es muy verosímilmente un teniodonte⁽¹⁾.

5.3.1.6. El probable origen de los Meridiungulata

Como hemos visto en 4.2.6. la hipótesis de que los ungulados sudamericanos constituyen un taxón discreto, el mirorden Meridiungulata (McKenna, 1975), es teóricamente plausible y está amparada empíricamente por la presencia de posibles didolodóntidos en el Cretácico superior de Perú. En la misma época se encuentra *Protoungulatum* en Montana, (Sloan y Van Valen, 1965), un condilartro arctociónido. *Perutherium* en América del Sur y *Protoungulatum* en América del Norte se hallan ya decididamente en la dirección de sus descendientes, meridiungulados por un lado y fenacodontios por el otro, de modo que debemos remontarnos teóricamente por lo menos hasta el Campaniense para ubicar la época de la subdivisión cladística de los ungulados. El lugar donde se produjo esta diferenciación sólo puede ser asunto de conjeturas. Pero en este terreno, podemos hacer algunas deducciones que parecen, por lo menos, razonables.

(1) Después de haber escrito este párrafo, me llegó el notable trabajo de Ding en el que describe *Ernanodon antelios*, un presunto xenartro del Paleoceno Superior del Sur de China. La atribución de *Ernanodon* a los xenartros parece plausible, aunque no debe descartarse que sus similitudes sean convergentes. Su presencia en el Paleoceno de China no es contradictoria, sin embargo, con la idea del origen gondwánico de los Paratheria, aunque la predicción sería de que sus afinidades deberían ser más cercanas con los Nomarthra. Se requieren estudios comparativos más prolijos para resolver estas alternativas (ver Ding, Sun-yin: *Vertebrata Palasiatica*, 17: 57-64; 1979).

En el contexto de la clasificación filogenética de McKenna (1975) el Grandorden Ungulata, dentro del cual se ubican los Meridiungulata como uno de cinco mirordenes, resulta de la cladogénesis del superorden Tokotheria el que, junto con su grupo hermano Deltatheridia, constituye el Magnorden Preptotheria. Estos últimos son el grupo hermano del Magnorden Ernotheria, donde se agrupan lagomorfos, macroscelídidos, anagálidos, leptícidos, palaeoryctinos y formas cretácicas como *Kennalestes*, *Asioryctes* y *Zalambdalestes* (Fig. 3). Y siendo que los ernoterios y los deltateridios son un grupo principalmente asiático, parece lógico suponer que la radiación inicial de los tokoterios fue un acontecimiento primordiallymente laurásico. En cuanto al tiempo de estas sucesivas divisiones cládicas, es interesante advertir que *Kennalestes*, *Zalambdalestes* y los deltatheridios *Deltatheroides* y *Deltatheridium*, se conocen en el Coniaciense o Santoniense (Formación Dyadokhta) de Mongolia, y que McKenna (1975:32) adelantó la existencia de una forma afín a *Kennalestes*, pero que Kielan-Jaworowska (1975) indica como relacionada a Deltatheridiidae y a *Aegialodon*, en el Cretácico inferior (Albiense) de la fauna de Khovboor, también en Mongolia. De manera que a estar con estas informaciones, la escisión de los Preptotheria podría haber tenido lugar a finales del Cretácico inferior, por lo que no es descartable que la cladogénesis de los Tokotheria haya sido un acontecimiento acaecido en las edades antiguas del Cretácico superior.

La cepa ancestral de los meridiungulados, por lo tanto, debe haber tenido su primer origen en Laurasia. En cuanto a su llegada a América del Sur, existen dos posibles alternativas. Una es suponer que antecesores fenacodontios de los didolodóntidos hayan llegado a América del Sur desde América del Norte por transporte pasivo a través de la barrera marina que separó ambos continentes desde el Jurásico superior. Otra es suponer una diferenciación de la cepa protomeridiungulata antes de la individualización de los Phenacodontia (en épocas precampanienses), y que esa cepa se haya establecido en los remanentes de Gondwana occidental. Al terminar la fragmentación de ese continente esa cepa habría quedado dividida en dos, una cepa proto-hiracoidea en África y los Didolodontidae en América del Sur. Esta última hipótesis, sin dejar de ser conjetural, permitiría explicar las afinidades señaladas entre Hyracoideos y Notoungulados (ver 4.1.5.).

Queda en pie el problema de explicar la distribución de los notoungulados extrasudamericanos, los Arctostylopidae, representados por *Palaeostylops* en el Paleoceno superior de Asia, y *Arctostylops* en el Eoceno inferior de América del Norte. Las similitudes que ostentan estos dos géneros con los notioprogonios son demasiado estrechas como para suponer que representan una familia desvinculada de los notoungulados y convergente hacia los notioprogonios (Simpson, 1968:896). A este respecto, la explicación más verosímil la proporciona el propio Simpson: "some probably middle to late Paleocene branch of the Notoungulata, originating in South America, reached North America by waif dispersal and hence spread to Asia" (Simpson, op. cit. 897).

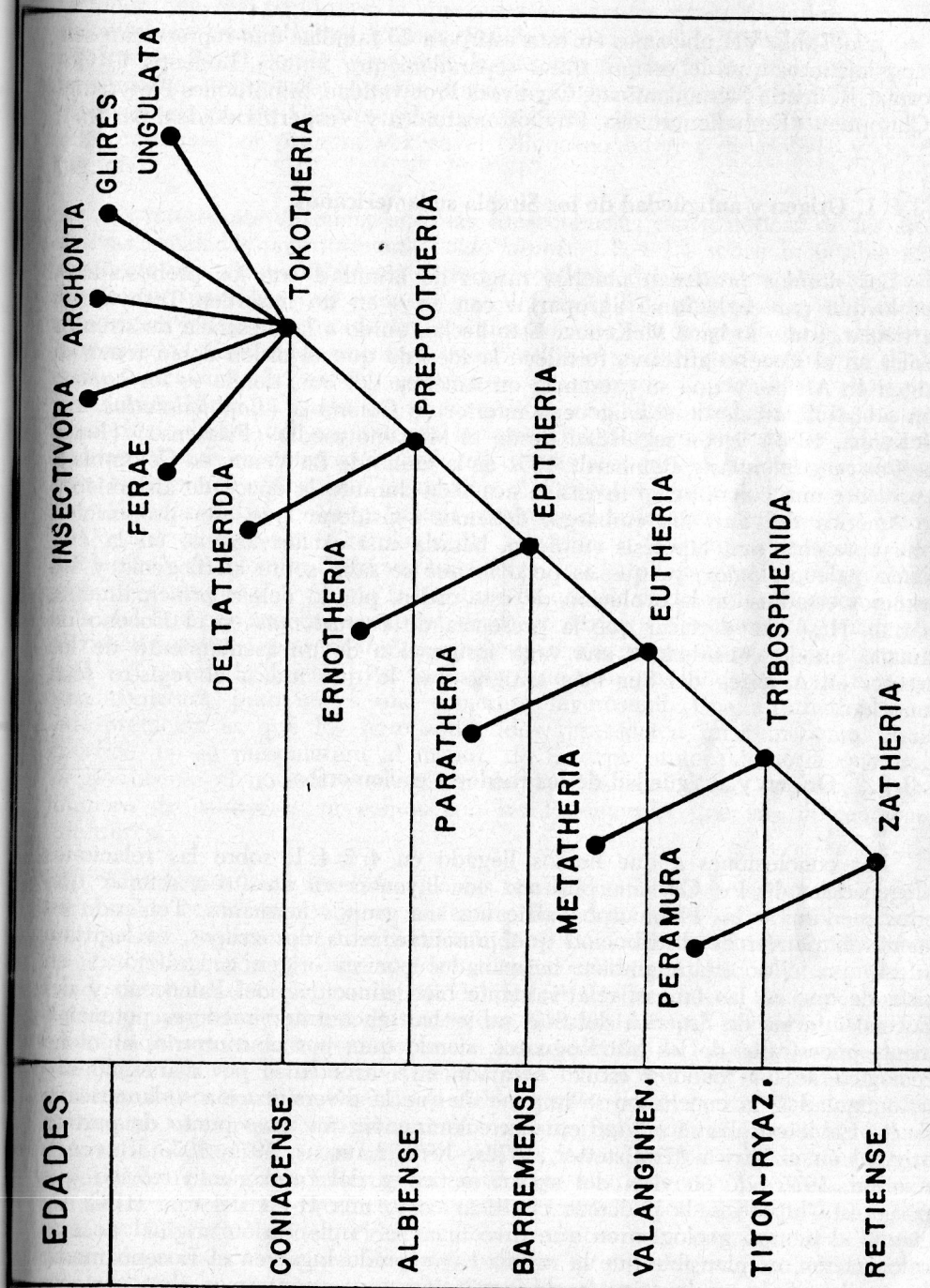


Fig. 3. Cladograma y estimación conjetural de la probable época de la divergencia de los principales clados de mamíferos de la subclase Zatheria (Subclase Theria). Basado en la clasificación cladista de la Clase Mammalia propuesta por McKenna (1975).

5.3.2. Estirpes sudamericanas de abolengo alóctono

En la Tabla VII ubicamos en esta estirpe a 25 familias que representan seis grupos distintos que deberemos tratar separadamente: Sirenia, Rodentia Caviomorpha, Rodentia Sigmodontinae, Carnivora Procyonidae, Simiiformes Platyrrhini y Chiroptera (Emballonuroidea, Phyllostomatoidea y Vespertilioides, partim).

5.3.2.1. Origen y antigüedad de los Sirenia sudamericanos

Los sirenios presentan muchos rasgos de afinidad con los proboscídeos, por lo que parece legítimo agruparlos con éstos en un mirorden Tethytheria particular, como lo hace McKenna. Este hecho, unido a la presencia de sirenios fósiles en el Eoceno africano, fortalece la idea de que el orden debió tener su origen en África, y que su presencia en América del Sur, donde se los conoce con probabilidad desde el Oligoceno inferior de Colombia (*Lophiodolodus*, ver McKenna, 1956) y con seguridad desde el Mioceno medio (Friasense) (*Potamosiren magdalenensis*, Reinhardt, 1951 de la fauna de La Venta, en Colombia), represente una colonización marítima acaecida durante la época de aislamiento de América del Sur. Sin embargo, debemos considerar que esta proposición sólo representa una hipótesis empírica, basada casi exclusivamente en la evidencia paleontológica, ya que es poco lo que se sabe sobre la filogenia y los primeros estadios de la evolución de este orden, por lo demás principalmente marino. Hay que destacar que la presencia de *Prorastomus* en el Eoceno de Jamaica puede considerarse una vaga insinuación de un asentamiento de los sirenios en América del Sur más antiguo que lo que indica el registro fósil conocido.

5.3.2.2. Origen y antigüedad de los roedores caviomorfos

Las conclusiones a que hemos llegado en 4.2.4.1. sobre las relaciones filogenéticas de los Caviomorpha son concluyentes en cuanto a señalar que estos roedores y los Phiomorpha africanos son grupos hermanos. Teniendo en cuenta el patrón de distribución que presentan estos dos grupos, es legítimo inferir que ellos están también hermanados por su origen geográfico. Y en vista de que en las faunas, relativamente bien conocidas, del Paleoceno y del Eoceno inferior de América del Sur, no se han encontrado roedores potencialmente ancestrales de los histricognatos, siendo que, por el contrario, el nicho ecológico de los roedores estuvo ocupado en esas edades por marsupiales o notoungulados, la conclusión se impone de que la diversificación sudamericana de los Caviomorpha se originó en una colonización que tuvo punto de partida original en el África (Hoffstetter, 1974a, 1976; Lavocat, 1971, 1973; Raven y Axelrod, 1975). Y en vista del apoyo fáctico y del fundamento teórico que posee esta hipótesis, la podemos clasificar como una H-III del tipo HPC. En cuanto al tiempo geológico en que tuvo lugar la implantación original de esta colonización, es plausible que la misma haya tenido lugar en el Eoceno medio o superior, pues así lo exige la diferenciación que encontramos abruptamente entre los caviomorfos en el momento de su primera aparición en el registro fósil (Tabla V). Si tenemos en cuenta que en el Terciario antiguo, la menor distancia entre América del Sur y África se encontraba entre el África nor-occidental

y N.E. del Brasil (Sclater & McKenzie, 1973; Cox, 1974, Fig. 9) es de suponer que esa región es la que ofrecía mayores probabilidades para una colonización transatlántica exitosa. Por lo tanto, resulta plausible que fue el noreste de Brasil donde se produjo la primera implantación de la cepa protocaviomorfa, y que allí tuvieron lugar también los episodios de la primera cladogénesis de los Caviomorpha, cuyos descendientes son las formas que se nos presentan por primera vez en el Oligoceno inferior de Bolivia y de Patagonia.

Es interesante examinar aquí las consecuencias cenogenéticas de las alternativas señaladas anteriormente (*vide supra*: 4.2.4.1.) sobre la posible existencia de una dicotomía básica entre los roedores del suborden Hystricognathi. En primer lugar, hay que recordar que Woods (1972) planteó la posibilidad de un origen independiente de los erethizontoideos con respecto a los restantes caviomorfos. Este autor encontró que *Erethizon* se distingue netamente de los restantes caviomorfos en su musculatura, presentando 17 caracteres miológicos peculiares, 12 de los cuales no se encuentran en ningún otro género de "histricomorfos" dentro del conjunto de los que él incluyó en su estudio. Al mismo tiempo, Woods encontró que *Erethizon* es más afín en sus caracteres miológicos con los géneros africanos *Thryonomys* y *Petromus* que con los equímidos u octodóntidos sudamericanos. Woods recuerda conclusiones similares de Moody y Doniger basadas en la serología, de Vanzolini y Guimaraes de índole parasitológica y de Wood y Patterson basadas en la morfología y en la paleontología, para concluir que si se acepta la hipótesis de que los caviomorfos llegaron a América del Sur por una balsa natural desde el África, "the possibility exists that the erethizontids represent the descendants of a separate invasion via a separate raft" (Woods, 1972:191). Por supuesto que esta posibilidad no es más que una conjetura, pero no es una conjetura inverosímil. Una alternativa a esa interpretación es que los heretizodóntidos representen un remanente plesiomórfico, en su musculatura al menos, de la cepa protocaviomorfa que llegó originalmente al noreste de América del Sur, la cual debió conservar mayor número de caracteres en común con los Phiomorpha que sus descendientes posteriores.

Pero hemos visto también que los resultados de las investigaciones en el terreno de la sistemática macromolecular llevadas a cabo por Cronin y Sarich (en prensa) indican que Erethizodontoideos, Cavioides y Chinchilloideos (con la posible inclusión de Dinomyoideos, Dasipróctidos y Agútidos), formarían un clado de afinidad serológica distinto del de los Octodontoideos, los cuales presentarían mayor afinidad con Bathyergidae, Petromidae y Thryomyidae. Esta conclusión no coincide plenamente con los resultados de los estudios miológicos de Woods, ya que estos últimos señalan una mayor afinidad en la anatomía de la musculatura entre los Erethizodóntidos, los Petromidae y los Thryomyidae, que entre los primeros y los restantes "caviomorfos" sudamericanos. Pero apuntan también hacia la sugerencia de que los "caviomorfos" sudamericanos son posiblemente un grupo heterogéneo en cuanto a su origen, y no necesariamente un taxón monofilético producto de la cladogénesis autóctona de un único grupo invasor de posible origen africano. Cabe reconocer, sin embargo, que estamos ante sugerencias de origen empírico todavía muy parciales y en cierta forma contradictorias, pero que tienen la virtud de estimular nuevas direcciones de investigación cuyo desarrollo en el futuro probablemente permitirá dilucidar la cuestión, todavía oscura, de si hubo uno o más de un acontecimiento en la colonización original de los histricognatos sudamericanos.

5.3.2.3. Origen y antigüedad de los Cricetidae Sigmodontinae

En 4.2.4.2. hemos adelantado nuestra conclusión de que la hipótesis más verosímil sobre el origen y la antigüedad de los Sigmodontinae es la que postula que ellos se diferenciaron a partir de una cepa de Cricetodontinae oligocenos norteamericanos, y que la diversificación tribal y genérica de la subfamilia tuvo lugar en América del Sur luego de que dicha cepa hubiera alcanzado este continente por un medio de transporte pasivo, durante su época de aislamiento. En esta hipótesis no se incluyó una discusión detallada de la datación precisa de la implantación de la cepa proto-sigmodontina invasora. Trataremos aquí más pormenorizadamente este asunto, para referirnos luego con mayor extensión al problema del lugar de origen de dicha cepa.

La cuestión de la antigüedad de los cricétidos sudamericanos ha sido tratada clásicamente, y todavía lo sigue siendo, dentro del contexto argumental del más típico empiricismo paleontologista, actitud que fundamenta la hipótesis empírica de que los cricétidos llegaron a América del Sur en el momento en que sus restos aparecen en el registro fósil, esto es, en lo que se consideraba hasta hace poco el Plioceno más superior. En trabajos recientes (Reig, 1978, 1980) he tratado de demostrar que ese recurso unilateral a la evidencia paleontológica se encuentra en contradicción con inferencias legítimas provenientes de otras fuentes empíricas y teóricas, y también que la propia documentación del registro fósil favorece, en coincidencia con dichas fuentes, la hipótesis alternativa de que los Sigmodontinae constituyen un taxón que debió incorporarse a América del Sur mucho antes de lo que indican los restos fósiles hasta ahora conocidos, y que el Mioceno inferior es la datación más probable para fijar el tiempo de su incorporación.

En rigor, las faunas más antiguas conocidas que incluyen cricétidos fósiles en América del Sur, son las de Monte Hermoso y Chapadmalal que, sobre la base de los registros radiométricos aceptados en la actualidad, cubren la totalidad del Plioceno (Marshall et al., 1979). En la fauna más moderna del Chapadmalalense se conocía desde hace tiempo la existencia del género de filotinos (Pearson y Patton, 1976) vivientes *Reithrodon*, descrito por Ameghino (1908b) como un género distinto (*Proreithrodon*) que Rovereto (1914) demostró que es indiferenciable del viviente. Y para la misma fauna habíamos citado (Reig y Linares, 1966), la presencia de un representante del género viviente *Akodon*. Mis últimas investigaciones sobre estos roedores me han permitido estudiar todo el material existente de cricétidos neocenoicos argentinos (Reig, 1978), cuya lista es la siguiente:

Montehermosense (Plioceno inferior)

Phyllotini

Auliscomys formosus Reig 1978

Akodontini

Bolomys bonapartei Reig, 1978

Chapadmalalense (Plioceno superior)

Phyllotini

Reithrodon auritus Fischer 1814*Graomys doriae* Reig 1978

Akodontini

Akodon (Abrothrix) kermacki Reig 1978*Dankomys simpsoni* Reig, 1978

No se encuentran en esas faunas ni *Zygodontomys* ni *Oryzomys*, como lo señalan Patterson y Pascual (1968b, 1972) y Hershkovits (1969:22), seguramente por una mala interpretación de una comunicación verbal que transmitió en 1967 a Bryan Patterson. Lo característico de estos cricétidos pliocenos es su alto grado de evolución. No se encuentran aquí formas primitivas de Sigmodontinae, sino representantes de las tribus avanzadas de los Phyllotini y Akodontini, y tampoco dentro de ellos se trata de filotinos u akodontinos primitivos, sino de formas de géneros vivientes de dichas tribus que no presentan características particularmente primitivas, y de una especie de un género extinguido altamente especializado dentro de los akodontinos. Inclusive, la faunula chapadmalalense incluye una especie viviente, *Reithrodon auritus*. De manera que estas primeras faunulas conocidas de cricétidos pampeanos, lejos de indicar el comienzo de la radiación de los Sigmodontinae sudamericanos, nos están señalando que ya en el Plioceno estos roedores habían alcanzado un grado de evolución y de diferenciación bien elevado, prácticamente equiparable al de las faunas vivientes de la misma región. Surge entonces necesariamente la conclusión de que se debe suponer que los Sigmodontinae comenzaron su diferenciación en el continente en épocas muy anteriores al comienzo del Plioceno.

Esta conclusión había sido alcanzada por Hershkovitz (1966b, 1969, 1972) sobre la base del alto grado de diferenciación local y de endemismo que presentan los representantes vivientes de los Sigmodontinae sudamericanos. Postuló este autor que los antecesores de estos roedores habían llegado a América del Sur "desde el Mioceno en adelante", atravesando la barrera marina que la separaba de América Central, donde habría tenido lugar, durante el Oligoceno, la primera diferenciación de sus antecesores. Wenzel y Tipton (1966) habían contribuido con evidencias parasitológicas a fundamentar la idea de un antiguo establecimiento de los Sigmodontinae en este continente. Savage (1973) llegó también a conclusiones similares.

La hipótesis de una implantación relativamente antigua, miocénica, de los cricétidos en América del Sur no ha prevalecido, sin embargo, en la aceptación de los especialistas (ver Simpson, 1969, Patterson y Pascual, 1968, 1972; Vorontzov, 1968; Mares, 1975, 1976; Baskin, 1978; Webb, 1978). Estos autores sostienen que los cricétidos constituyen un elemento joven en la fauna sudamericana, que emigró hacia América del Sur por una ruta dispersiva terrestre desde América del Norte, después del establecimiento del puente panameño, que se solía datar como un acontecimiento ocurrido en el Plioceno más superior, pero que ahora debemos ubicar en el límite mio-plioceno (*vide infra*: 5.3.3.1.). Para explicar la amplia y diversa diferenciación taxonómica de estos supuestos inmigrantes modernos se han ofrecido dos alternativas. Simpson y Vorontzov sugirieron la rápida diferenciación local de una cepa invasora generalizada, mientras que Hooper (1949), Patterson y Pascual (*op. cit.*) y Baskin (1978) favorecieron la idea de que la mayoría de los géneros se originaron en las regiones tropicales de América del Norte, para expandirse desde allí a América del Sur como un grupo complejo y diversificado.

Yo estoy convencido de que existen poderosas razones para sostener que la hipótesis que postula que los sigmodontinos son un elemento joven en la fauna sudamericana es más débil que la que sostiene que un "stock" protosigmodontino indiferenciado entró en América del Sur durante su época de aislamiento, aproximadamente en el Mioceno inferior, y que desde entonces sufrió un proceso gradual de divergencia local como consecuencia de la sucesiva colo-

nización de nuevas regiones y de la adaptación a nuevos nichos ecológicos. Se ha insistido, sin embargo, que la hipótesis "joven" es la única que está respaldada por los hechos conocidos, mientras que a la hipótesis "antigua" se la ha pretendido desacreditar como una mera especulación que está en contradicción con la evidencia disponible. Debe advertirse, sin embargo, que los "hechos" y "evidencias" que se tienen en cuenta para amparar este argumento, son sólo los provenientes del registro fósil, como si ellos fueran la única fuente confiable de pruebas empíricas que se pueden utilizar en la indagación sobre los orígenes biogeográficos de un determinado linaje. En realidad, para que una hipótesis biogeográfica pueda caracterizarse como una hipótesis empíricamente convalidada, ella no sólo debe ser consistente con los datos paleontológicos, sino también con los datos de la distribución geográfica de las formas vivientes, con el patrón de diversificación interna del taxón respectivo, con los datos de la anatomía comparada, la cariología comparada, la serología comparada, etc. de las formas vivientes. No tiene sentido metodológico suponer que estos datos no paleontológicos son menos "fácticos" que los que proporciona el registro fósil. Además, la corroboración de una hipótesis científica no tiene por que ser exclusivamente empírica, ya que el método científico moderno también requiere que las hipótesis tengan respaldo teórico, es decir, que concuerden con teorías corroboradas que sean pertinentes a su asunto.

Recientemente (Reig, 1980) me ocupé de desarrollar en detalle los argumentos en favor de la hipótesis "antigua", analizando las diversas fuentes de datos que la confirman y destacando su congruencia con otros aspectos de la teoría biogeográfica y de la teoría evolucionista. Insistiré aquí en algunos de dichos argumentos para favorecer la discusión del problema entre los científicos de habla hispana.

Patterson y Pascual (1968b, 1972) han realizado un ataque frontal contra la hipótesis "antigua", recurriendo a un argumento empiricista y tratando de falsificar algunas predicciones que dedujeron de dicha hipótesis. El argumento empiricista recurre, típicamente, a la invocación del registro fósil: *All this would be plausible if knowledge of the past were a blank. As matters stand we can only repeat once again that the fossil record is in contradiction. Had something like Oryzomys inhabited South America in the Miocene, cricetines would have appeared in deposits of that age and later...* (Patterson & Pascual, 1972:294). Este argumento es fácilmente refutable recordando que el registro fósil sudamericano es incompleto, en rigor "a blank" para una parte muy considerable del territorio sudamericano (*vide supra*: 4.3.). Al mismo tiempo, se lo refuta señalando que de lo que de él se conoce, lejos de estar en contradicción con una antigüedad por lo menos miocénica para el comienzo de la diferenciación *in situ* de los Sigmodontinae, exige antes bien esa antigüedad para explicar el grado de diversificación y el carácter muy moderno de las faunas conocidas del Monte Hermosense y del Chapadmalalense. En cuanto a la falsificación deductiva de la hipótesis "antigua", ella se basa en las siguientes predicciones: 1) si hubiesen existido cricétidos en el Mioceno, los caviomorfos no habrían tenido una expansión tan notable en América del Sur (*...the caviomorphs would not have had things all their own way during the later Tertiary...*, *op. cit.*: 294), y 2) si hubiesen existido cricétidos en el Mioceno, ellos se habrían diferenciado más allá del nivel de los grupos de géneros (*...and cricetine radiation on the continent would surely have gone beyond the generic group stage.* *op. cit.*: 294). Tácitamente se supone que como ninguna de estas predicciones se cumple, la hipótesis habría quedado falsificada, aunque Patterson y Pascual no hacen explícita la estructura hipotético-deductiva de su argumento.

En rigor, dichas predicciones están muy lejos de resultar empíricamente falsificadas. En cuanto a la primera, sencillamente no existen hechos que demuestren que cricétidos y caviomorfos experimenten una general exclusión ecológica. Los caviomorfos pueden haber prosperado felizmente en el Mioceno en presencia de cricétidos, como lo hacen en la actualidad en la mayoría de los biomas sudamericanos, en los que conviven exitosamente representantes de ambos grupos de roedores: *Octodon* y *Phyllotis* en el centro de Chile, *Octodontomys* y *Eligmodontia* en el bioma del Monte, *Ctenomys* y *Reithrodon*, *Cavia* y *Akodon*, en la Región Pampeana, *Holochilus* y *Myocastor*, *Chinchilla* y *Andinomys*, para no citar más que algunos ejemplos. En rigor, los cricétidos y los caviomorfos pueden visualizarse como grupos cuyas especies explotan el ambiente conforme con estrategias alternativas no excluyentes, correspondiendo para los primeros la caracterización general de "estrategas r", y para los segundos la de "estrategas K" (Southwood, 1976). En cuanto a la segunda predicción, ella no sólo no está tampoco empíricamente falsificada, sino que los hechos la confirman. Los cricétidos sigmodontinos vivos, tomando en su conjunto sus representantes sudamericanos, centroamericanos y norteamericanos, comprenden alrededor de 245 especies distribuidas en 51 géneros distintos. De ellos, 49 géneros y alrededor de 225 especies viven en América del Sur, siendo endémicos de este continente 42 géneros y cerca de 210 especies (ver Tabla IV). El grado de diferenciación de los Sigmodontinae es muy alto si se lo compara con la diversificación de otras subfamilias de Cricetidae. Las otras subfamilias conocidas evolucionaron desde el Mioceno sin alcanzar la amplitud de diferenciación genérica y tribal que manifiestan los sigmodontinos. Como lo hemos indicado en 4.2.4.2., los 51 géneros vivos se agrupan naturalmente en siete tribus distintas, las que poseen límites muy definidos. Estas tribus representan distintas ramas de una radiación adaptativa que surgió como respuesta de la creciente especialización evolutiva de los sigmodontinos sudamericanos para conquistar diferentes nichos ecológicos. Dentro de esa diversificación, los Oryzomyini constituyen un grupo de ratones primitivos y bastante diversificados, pero que son principalmente selváticos e insectívoros. Ellos pueden postularse como la cepa central que dio lugar a los restantes grupos tribales, que representan distintos grados de especialización. Los Ichthyomyini son acuáticos e insectívoros; los Akodontini son terrestres o subterráneos, de insectívoros a omnívoros; los Sigmodontini son hervívoros pastoreadores, terrestres o semiacuáticos; los Scapteromyini subterráneos o semiacuáticos, de insectívoros a omnívoros, mientras que los Phyllotini (y aparentemente también los Wiedomyini) representan la forma de vida adaptada a las praderas y a las regiones semidesérticas, de dieta herbívora-granívora (Hershkovitz, 1962; Vorontsov, 1960b, 1967b). Además, las tres tribus principales por su diversidad, Oryzomyini, Akodontini y Phyllotini, representan tres grados evolutivos sucesivos, desde una situación primitiva selvática-insectívora hacia la forma de vida vegetariana y de praderas, siendo que cada grado experimentó una cladogénesis amplia y significativa. Este patrón de diferenciación es típico de un taxón que se diversifica gradualmente luego de invadir un área geográfica de gran magnitud y diversidad ambiental, previamente desocupada por organismos de ese tipo. Se trata entonces de una gran radiación, una radiación de un orden de magnitud bastante mayor que la alcanzada, por ejemplo, por los muridos australianos, para los que Simpson (1961) no vacila en postular una antigüedad miocena. Por otra parte, no se puede pretender que los sigmodontinos se deberían haber diversificado desde el Mioceno en taxones de rango superior al de tribus, sencillamente una mayor diferenciación taxonómica no corresponde con el patrón evolutivo de los muroideos. En estos roedores, la diferenciación taxonómica se produce dentro de los límites de una familia, y el tiempo de la diferenciación familiar de los muroideos acaeció desde el Oligoceno inferior en el caso de los representantes eurasiáticos, cuya filogenia se conoce de manera bastante satisfactoria.

Patterson y Pascual reconocen, a pesar de que consideran que el grado de diferenciación de los sigmodontinos es inferior a la previsible si tuviesen una antigüedad miocénica, que estos roedores presentan una diversificación apreciable. Y tratan de explicarla, como hemos dicho, apelando a la conjetura de que la diferenciación original de los Sigmodontinae se produjo en América Central, desde donde los distintos géneros habrían poblado el continente austral a partir del momento del establecimiento del puente panameño, experimentando cierto grado de diferenciación local ulteriormente. Este argumento encuentra la dificultad inicial de que la diversificación actual de los cricétidos mesoamericanos es demasiado pequeña, y a todas luces resultante de una migración secundaria de formas diferenciadas en América del Sur. Por lo demás, las faunas conocidas del Mioceno de América Central (ver revisión en Ferrusquía Villafranca, 1978) no acusan la presencia de sigmodontinos que debería esperarse dentro de dicha concepción. Y por otra parte, el patrón de distribución geográfica de los distintos grupos de sigmodontinos es consistente con la interpretación de que cada una de las tres grandes tribus, Oryzomyini, Akodontini y Phyllotini, tuvieron su genocentro en regiones sucesivamente más meridionales en una secuencia temporal que se desarrolló a lo largo de la Cordillera de los Andes (Bianchi et al., 1971; Reig, 1979).

Recientemente, Baskin (1978) pretendió fundamentar la hipótesis de que la diferenciación original de los sigmodontinos se produjo en los trópicos de América del Norte, mediante la atribución al género *Calomys*, de restos de cricétidos norteamericanos referidos a *Bensonomys*, al que ubica como un subgénero de *Calomys* y como indicador del comienzo de la diferenciación de los filotinos. Creo haber demostrado concluyentemente (Reig, 1980), que la atribución a *Calomys* de las especies de *Bensonomys* del Mioceno norteamericano es errónea empíricamente, ya que se basa en ciertas convergencias morfológicas y no tiene en cuenta otras diferencias morfológicas significativas en la estructura de los molares. Pero también, que razones de índole filogenética y otras surgidas de una sistemática pluralista en cuanto a la diversidad de los caracteres utilizados, tornan completamente inconsistente el pretendido carácter filotino de *Bensonomys*. Este último género es un descendiente directo de *Copemys*, el cual se reconoce, conforme con evidencias bien documentadas, que es el ancestro de *Peromyscus*. De manera que de ser cierta la estrecha relación de *Bensonomys* con *Calomys*, este último debería estar muy relacionado con *Peromyscus*, lo cual no concuerda con varias fuentes de evidencia sistemática, incluyendo la cariológica (Gardner y Patton, 1976; Pearson y Patton, 1976).

De modo que no existen razones consistentes para refutar la hipótesis "antigua" del origen de los Sigmodontinae. Esta hipótesis, por otra parte, no está en contradicción sino que es sugerida por el registro fósil, es la que mejor explica la gran diversificación autóctona y el patrón de distribución de los cricétidos sudamericanos de la fauna viviente, coincide con la neta distinción y la mayor primitividad general de los Sigmodontinae con respecto a los Neotominae, y es consistente con el carácter primitivo de la tribu más generalizada de los sigmodontinos, los Oryzomyini, y a su estrecha vinculación con los Cricetodontinae. La debemos considerar una buena hipótesis bien respaldada empírica y teóricamente, pero a la que atribuimos por ahora el carácter de una HPC, a la espera que el descubrimiento, que no dudamos que se efectuará en los próximos años, de cricétidos miocénicos en algún lugar de América del Sur, la tornen finalmente en una HAC, una hipótesis altamente confirmada.

En cuanto al problema del lugar de origen de la cepa de sigmodontinos colonizantes, todo nuestro argumento ha girado en torno a reconocer que lo más verosímil es que ese lugar haya sido América del Norte, donde en el Oligoceno prosperaron una diversidad de Cricetodontinae, entre los cuales se encuentran algunos Eucricetodontini cuyo carácter generalizado y la morfología primitiva de cuyos molares, los tornan en antecesores potenciales de los Oryzomyini. Sin embargo, Hershkovitz (1972) planteó la alternativa de que la cepa original de los Sigmodontinae haya provenido del África, desde donde se hubiera desplazado por transporte pasivo, de la misma manera que lo que se postula para los monos ceboideos y los roedores caviomorfos. En rigor, se conocen cricetodontinos en el Mioceno africano (Lavocat, 1973), y estos roedores tuvieron probablemente una mayor antigüedad en ese continente, como lo demuestra la gran diversidad que experimentaron sus descendientes en la Región Etiópica. Y como no se ha individualizado una cepa ancestral definida para los Sigmodontinae entre los cricetodontinos norteamericanos, esta alternativa no es empíricamente deseable. En ambos casos estamos en presencia de sendas hipótesis plausibles. Pero yo prefiero inclinarme por un origen norteamericano por dos razones. La primera es la presencia documentada de cricetodontinos potencialmente ancestrales de los Sigmodontinae en el Oligoceno de América del Norte, mientras que hasta ahora no se ha encontrado una cepa equivalente en el Oligoceno del África, aunque su presencia puede inferirse deductivamente. La segunda es que el centro de la mayor diversificación de la tribu más primitiva de los Sigmodontinae, los Oryzomyini, está ubicado en la región noroccidental de América del Sur, precisamente en los Andes de Colombia y Ecuador. Tal emplazamiento del centro de diferenciación de los Sigmodontinae más primitivos es consistente con la idea de una colonización norteamericana a través de América Central.

5.3.2.4. Origen y antigüedad de los Procyonidae del grupo de *Cyonasua*

La familia Procyonidae constituye un linaje de carnívoros de franco abolen-go norteamericano. Esta familia tiene su más antigua representación en el registro fósil sudamericano en los géneros *Cyonasua* y *Chapalmalania*, que aparecen súbitamente en el Huayqueriense (Mioceno superior), y que también se encuentran en el Montehermosense y el Chapalmalense de Argentina. Se trata de dos géneros íntimamente relacionados (Kraglievich y Olazábal, 1959), de los que el primero puede considerarse ancestral del segundo, que alcanzó mucho mayor tamaño y caracteres convergentes con los de los osos. Los dos géneros son autóctonos (la reciente mención de *Cyonasua* como un género norteamericano en Raven & Axelrod, 1975:421, proviene seguramente de un error de información), y hasta hace poco su enraizamiento filogenético con los procionoides norteamericanos era muy oscura. Pero recientemente Linares (1978), mediante el descubrimiento de una nueva especie de *Cyonasua* de las Huayquerías de Mendoza, que resulta ser más pequeña y primitiva que todas las anteriormente descritas, y mediante el descubrimiento de un nuevo género de Procyonidae en el Mioceno norteamericano, que reúne todos los caracteres requeridos para satisfacer la ancestralidad de *Cyonasua*, aclaró sustancialmente este problema. La similitud del nuevo género norteamericano con la nueva especie mendocina es tan grande, que en mi opinión personal, podría llegar a demostrarse que esta segunda deba ubicarse, en realidad, en dicho nuevo género. El trabajo de Linares demuestra también que *Cyonasua* es un procionino, estrechamente emparentado con *Procyon*. Es improbable, sin embargo, que otros procioninos sudamericanos como *Procyon*, *Nasua* y *Nasuella* hayan descendido de *Cyonasua*, por lo que ese grupo de géneros debe representar un segundo acontecimiento

migratorio, muy probablemente acaecido durante el Pleistoceno. En cualquier forma, resulta ahora plenamente confirmado que los Procyonidae del grupo de *Cyonasua* constituyen un linaje de origen norteamericano que migró a América del Sur a comienzos del Mioceno superior.

5.3.2.5. Origen y antigüedad de los monos platirrininos

Como hemos visto en 4.2.5. los platirrininos constituyen el grupo hermano de los catarrinos del Viejo Mundo, y la hipótesis más probable sobre su origen es la que postula que derivaron de una cepa simiiforme primitiva africana que colonizó América del Sur por transporte pasivo transatlántico (Hoffstetter, 1974c, 1976; Raven y Axelrod, 1975). El registro fósil de los platirrininos comienza con *Branisella* en el Deseadiense de Bolivia (Hoffstetter, 1969). En Patagonia se conoce *Dolichocebus* y *Tremacebus* del Colhuehuapiense y *Homunculus* del Santacrucense (Rusconi, 1935; J. L. Kraglievich, 1951; Hershkovitz, 1974), mientras que en el Friasense de Colombia se registran *Cebupithecia*, *Neosaimiri* y *Stirtonia* (Stirton, 19551; Hershkovitz, 1970). Aparentemente, todos estos géneros fósiles merecen ubicarse en la familia Cebidae (véase Hershkovitz, 1970) y tienen relaciones más o menos difusas con géneros vivientes, siendo posible que algunos representen linajes extinguidos dentro de esa familia. *Branisella*, el más antiguo de estos géneros fósiles, presenta signos de gran primitividad y puede justificar, según la opinión de su autor, la erección de una familia o subfamilia propia. Dada la primitividad de este primer platirrino conocido, se puede inferir que la implantación de la colonización de los primates en América del Sur no debió ser más antigua que el Oligoceno inferior o el Eoceno más superior. Esta inferencia está respaldada por los resultados de las investigaciones serológicas que Sarich (1970), que estima entre -35 y -40×10^6 años la antigüedad de la separación de los catarrinos y los platirrininos, siendo que el límite Eoceno-Oligoceno se coloca en los -38×10^6 años.

No podemos dejar de mencionar y comentar aquí dos recientes hipótesis sobre el origen de los Simiiformes, pertinentes al problema del origen de los monos sudamericanos. Walker (1972) sostiene que es probable que desde el Cretácico superior al Paleoceno medio la mayor parte de los continentes (con excepción de Australia y Antártica) estuvieron poblados por una cepa de primates primitivos, y que durante el Paleoceno superior y el Eoceno inferior los lemuroideos y los Omomyidae se encontrarían distribuidos en todas las Américas y en todos los continentes del Viejo Mundo. Los primeros se habrían extinguido en América del Sur, pero los Omomyidae habrían persistido tanto en América del Sur como en África en el Eoceno superior, dando lugar en cada uno de estos continentes a platirrininos y catarrinos, respectivamente. Gran parte de estos argumentos son meramente conjeturales y escandalizarían a los partidarios del empiricismo paleontológico a ultranza. Sin embargo, algunas de estas conjeturas parecen razonables y no deberían rechazarse a priori por la falta de documentación paleontológica. El origen en común de todos los simiiformes, tanto africanos como sudamericanos, en los Omomyidae coincide con el carácter patristico, altamente probable, que tienen las afinidades entre catarrinos y platirrininos. Y si bien es muy poco probable que terminen por encontrarse primates primitivos en las faunas del Paleoceno superior y del Eoceno de Patagonia y del Brasil, que están bastante bien conocidas, no se puede descartar la posibilidad de que descubrimientos futuros demuestren la presencia de primates en terrenos de esa edad de otras regiones de América del Sur.

La otra hipótesis se debe a Szalay (1975). Este autor supone que los platirrininos se habrían diferenciado de una cepa tarsiforme de origen norteamericano, postulando la migración de los Omomyidae desde ese continente a América del Sur en el Eoceno superior, donde habrían dado origen a los Platyrrhini. Estos, a su vez, habrían migrado al África por transporte pasivo, dando lugar allí al origen de los Catarrhini. Szalay sugiere que la misma dirección dispersiva podría explicar el origen de los fímorfos africanos a partir de una cepa histicognata sudamericana de origen último en América del Norte. En rigor, esta hipótesis representa una alternativa muy interesante y no presenta dificultades teóricas, ya que es consistente con todas las evidencias indicadoras de una estrecha afinidad sistemática entre los grupos involucrados.

5.3.2.6. Origen y antigüedad de las familias sudamericanas de quirópteros

Los quirópteros no han sido considerados generalmente en la discusión de los elementos intervinientes en la historia de la fauna de mamíferos de América del Sur, particularmente porque su escasa representación en el registro fósil los hace un grupo poco familiar para los paleontólogos. Se trata de una omisión seria, ya que los murciélagos representan el 22,4% de las especies de mamíferos vivientes de América del Sur (Fig. 1). En verdad, el registro fósil de estos mamíferos es escasísimo en este continente, y aparte de restos del cuaternario superior de Brasil, de Venezuela y de Bolivia, (Linares, com. pers.), el único fósil terciario conocido es un filostomátido del Friasense de Colombia: *Notonycteris* (D. E. Savage - 1951). Pero utilizando los datos de la distribución actual y del grado de endemismo y diferenciación local, más los datos conocidos del registro fósil, se pueden enunciar hipótesis plausibles, y hasta hipótesis suficientemente comprobadas sobre la historia biogeográfica de los quirópteros sudamericanos.

Para comenzar con el grupo que presenta menos dificultades, la superfamilia Phyllostomatoidea es candidato natural para ubicarse en la estirpe que estamos considerando. Cerca de treinta géneros de Phyllostomidae son casi estrictamente neotropicales y sólo unos pocos de ellos alcanzan marginalmente las regiones templadas de América del Norte. Intimamente relacionada con los filostomátidos están los mormoopidos, que agrupan a géneros preponderantemente sudamericanos. Estos datos de distribución y diversidad, unidos al hallazgo de *Notonycteris* en el Mioceno colombiano, confirman la hipótesis de que los filostomatoideos son un grupo autóctono de América del Sur, que se diversificó fundamentalmente en este continente durante su época de aislamiento. Su origen es sin duda laurásico, pues es en Europa y América del Norte donde se encuentran los más antiguos quirópteros conocidos, a partir del Eoceno inferior. Y también porque los Chiroptera se relacionan con los primates y los dermópteros en el grandorden Archonta, cuyo origen es muy verosímilmente laurásico. De manera que todos los quirópteros para la fauna sudamericana deben considerarse un grupo alóctono en su origen, que colonizó el continente, utilizando el medio de dispersión aéreo que caracteriza al orden, durante su época de aislamiento. El momento de la colonización de los filostomatoideos sólo puede deducirse como anterior al Mioceno superior, siendo plausible que haya sido en el Oligoceno, o incluso en el Eoceno, a juzgar por la extraordinaria diferenciación de sus representantes vivientes.

Los Emballonuroideos representan un problema distinto, pues constituyen un grupo pantropical, con un representante fósil en el Eoceno superior de Europa

(*Vespertiliavus*, Schlosser, 1887). Dentro de esta superfamilia se cuentan los Noctilionidae, familia monotípica exclusivamente neotropical, predominante sudamericana, que es seguramente autóctona secundaria de América del Sur. En cuanto a la familia Emballonuridae, ella comprende 12 géneros vivientes, de los cuales 9 son neotropicales o sudamericanos y los restantes del África, Región Oriental y Australia. Todo indica que la familia tuvo una larga evolución en América del Sur, aunque, a juzgar por el grado de su diferenciación, no tan larga como la de los filostomatoideos. Resulta plausible hipotetizar, entonces, que representan una colonización que pudo haber venido del África o del Pacífico, y que se implantó en América del Sur alrededor del Mioceno.

Similar hipótesis puede postularse como plausible para las pequeñas familias de Vespertilionoideos Natalidae, Furipteridae y Thyropteridae. La primera comprende un solo género, exclusivamente neotropical; la segunda, dos géneros endémicos de la región tropical de América del Sur, y la tercera un solo género, también endémico de América del Sur. Como la gran mayoría de los restantes vespertilionoideos son cosmopolitas y tienen representantes fósiles en el Eoceno superior de Europa, se justifica inferir que estas tres familias son autóctonas de América del Sur, pero de origen alóctono, y que resultaron de una colonización antigua de vespertilionoideos que se implantaron también alrededor del Mioceno y cuyo origen es incierto, pudiendo haber migrado de América del Norte, África o Asia.

5.3.3. Estirpe norteamericana invasora

De las 47 familias de mamíferos vivientes de América del Sur, 16 corresponden a linajes que aparecen gradualmente en el registro fósil a partir del Chapadmalalense de la Pampasia, y que son en su totalidad de origen norteamericano. Otras 2 familias de ese origen que aparecen en el Uquiense, los équidos y los mastodontes (Gomphoteriidae), se extinguen antes de llegar al Reciente (ver Tabla VI). Y la época que transcurre desde fines del Chapadmalalense hasta fines del Lujanense, fue testigo de la extinción de 11 familias de mamíferos sudamericanos autóctonos. Es evidente que desde el Plioceno superior en adelante, la fauna de mamíferos sudamericana experimentó un drástico cambio en su composición, que Simpson no vaciló en denominar una "revolución faunística". El hecho de que durante el mismo período hayan poblado América Central los representantes de 24 familias de mamíferos de neto abolengo sudamericano, de las que 12 llegaron a las regiones templadas de América del Norte (Savage, 1974), indica que hubo un verdadero intercambio de faunas entre América del Sur y América del Norte (incluyendo la "península" centroamericana) a partir del Plioceno superior. Este hecho es particularmente notable si tenemos en cuenta las condiciones de aislamiento que la paleobiogeografía y la paleogeografía indican para ambos continentes desde el Cretácico inferior hasta el momento de la iniciación de ese intercambio, y sólo se explica admitiendo el establecimiento de un puente continental que actuó como una ruta de dispersión terrestre, rompiendo la efectividad de una barrera marina que llegó a tener casi 1.000 Kms. de ancho (Malfait & Dinkelman, 1972).

Este acontecimiento determinó la colonización de América del Sur por los linajes integrantes de la estirpe norteamericana invasora, correspondiente a lo que

Simpson denominó el "tercer estrato faunístico" y que nosotros denominamos "cenocrón plio-pleistoceno" (Reig, 1962). Como ya lo hemos indicado, (ver 5.1.) esta migración masiva y más o menos contemporánea, condice con el concepto de cenocrón. Las consecuencias faunísticas y ecológicas de este fenómeno de irrupción masiva de elementos norteamericanos en la fauna sudamericana, han sido analizadas con bastante detalles por Simpson (1950, 1969), Patterson y Pascual (1968b, 1972), Savage (1974), Webb (1977) y nosotros no nos extenderemos aquí en su examen pormenorizado. Sólo nos queremos detener en el análisis de dos problemas que son pertinentes a nuestro propósito general: la edad y la contemporaneidad de la implantación de los distintos linajes colonizadores.

5.3.3.1. El problema de la edad del establecimiento del puente continental interamericano

El problema del momento en que quedó establecido un puente continental, el istmo de Panamá, entre Norte y Sur América, que permitiera la dispersión masiva de mamíferos de norte a sur y de sur a norte, sigue siendo asunto de discusión. Como hemos visto, Hershkovitz (1966b, 1969) sostiene que la época del establecimiento de esa conexión correspondió al Plioceno inferior, y que sus efectos en los intercambios faunísticos fueron mínimos, ya que la mayor parte de estos tuvieron lugar por dispersión transacuática. Estas ideas se oponen al punto de vista clásicamente sostenido por Simpson (1950, 1969), de que el establecimiento del puente panameño fue un acontecimiento ocurrido a principios del Pleistoceno, o en el límite plio-pleistoceno, y que tuvo consecuencias decisivas para los intercambios faunísticos. Patterson y Pascual (1968b) han defendido vigorosamente el punto de vista de Simpson, con argumentos muy convincentes basados en la evidencia paleogeográfica existente hasta ese momento, y en el significado de las faunas fósiles conocidas. Estos autores han defendido el mismo punto de vista en la versión más reciente (1972) del mismo trabajo, y la posición de Simpson fue también apoyada por Hoffstetter (1954, 1971) y por Reig (1962, 1968).

La idea de que el establecimiento del puente panameño es un acontecimiento que acaeció en el límite plio-pleistoceno, se basa fundamentalmente en el hecho de que la primera presencia masiva de elementos neárticos en la fauna sudamericana se atestigua a partir del Pleistoceno más inferior. Anteriormente se suponía que los primeros mamíferos norteamericanos aparecen súbitamente en el Chapadmalalense y así lo indica Ameghino (1908) al señalar la presencia de équidos, úrsidos, tayassúideos y cánidos, elenco que los trabajos ulteriores de Rusconi y L. Kraglievich completan con camélidos y félidos. Pero como lo hemos señalado oportunamente (Reig, 1952) y se acepta en la actualidad (Pascual, 1970; Patterson y Pascual, 1968b, 1972), la mayor parte de estas menciones corresponden a las faunas uquienses superpuestas a la Formación Chapadmalal, siendo que los únicos elementos neárticos del Chapadmalalense, sin considerar a los prociónidos del grupo *Cyonasua* y a los sigmodontinos que forman parte de la estirpe sudamericana, son un Mephitidae (*Conepatus altiramus*, Reig, 1952a) y un pecarí del grupo *Platygonus* (*Argyrohyus chapadmalensis*), (ver Reig, 1952b, J. L. Kraglievich, 1959). El otro único elemento neártico suprapliocénico conocido hasta el presente es el pecarí *Selenogonus nariñoensis* (Stirton, 1946), curiosamente muy similar a *Argyrohyus* como para hacer sospechar que puedan ser congénéricos. Este pecarí proviene de Cocha Verde (Nariño), Colombia, donde fue encontrado en sedimentos suprapliocénicos o eopleistocénicos. Por

lo demás, es recién en las distintas faunas uquienses de Argentina (Uquía, "Puelchense", Barranca Lobos, Vorohué, San Andrés) que aparecen los cánidos, úrsidos, mustélidos galictinos, félidos, gonfotéridos, équidos, tapíridos, camélidos y cérvidos (ver Pascual, 1970). Los pecaríes y mefitidos del Chapadmalense representarían elementos llegados previamente al establecimiento del puente, por transporte pasivo.

Otro apoyo de la idea de la antigüedad plio-pleistocénica del establecimiento del puente panameño proviene de correlacionar ese acontecimiento con episodios diastróficos. A este respecto, nosotros habíamos insinuado (Reig, 1968:252) que la constitución de una unión terrestre entre Norte y Sur América podía relacionarse con la fase principal del tercer movimiento de la orogenia andina de Groeber (1951) que coincidiría, según ese autor, con el límite plio-pleistoceno. Pascual y Odreman Rivas (1973) señalan que los sedimentos pliocénicos portadores de mamíferos del Area Occidental de Argentina se encuentran plegados y manifiestan una discordancia angular con las formaciones pleistocénicas suprayuestas señalando: "No puede ser fortuita la circunstancia de que en los sedimentos que cronológicamente suceden aparecen los representantes de los mamíferos holárticos que inician el masivo poblamiento de nuestro continente (op. cit.: 325). A este respecto es interesante destacar la reciente revisión B. B. Simpson (1975) que indica que la cordillera de los Andes está compuesta por distintas unidades estructurales que se han comportado diferentemente en cuanto a los fenómenos diastróficos responsables de su levantamiento. Sin embargo, esta autora llega a la conclusión de que el mayor levantamiento de las distintas cadenas de los Andes tropicales tuvo lugar a finales del Plioceno, lo que coincidiría con lo previsto por el registro fósil de mamíferos y con las observaciones anotadas.

Debe reconocerse, sin embargo, que la existencia de una correlación entre los fenómenos diastróficos andinos y el establecimiento del puente panameño no es obligatoria. Por otra parte, debe reconocerse que la aparición relativamente súbita de nueve familias o subfamilias de mamíferos norteamericanos en el Uquiense de Argentina (ver Tabla) no debe necesariamente interpretarse como una indicación de la época precisa de la implantación de ese cenocrón en el noroeste de Colombia, que tiene que haber sido el lugar de las primeras tierras invadidas por los linajes norteamericanos. Desde el yacimiento uquiense más septentrional del noroeste de Argentina (Uquia) hasta la región de Medellín median alrededor de 3.200 Kms., y por más que se sabe que los procesos de dispersión pueden ser muy rápidos en algunos mamíferos (Elton, 1958), es de suponer que la dispersión conjunta de esos nueve taxones irruptores del Uquiense debe haber exigido un apreciable lapso. Por otra parte, están también *Conepatus* y *Argyrophys* en el Chapadmalense, y *Selenogonus* en capas coetáneas de Colombia, sugiriendo que el proceso migratorio pudo haber tenido lugar en pleno Plioceno.

Teniendo en cuenta algunos de estos razonamientos, datos de tipo geológico, evidencias proporcionadas por los invertebrados de agua dulce y marinos, y sus propias conclusiones sobre la historia de las herpetofaunas, Savage (1974) vuelve a rescatar el punto de vista de Hershkovitz en cuanto a la antigüedad infrapliocénica de la erección del puente panameño. Pero a diferencia de este autor, Savage considera que el portal panameño, como denomina a la principal barrera acuática que separó ambas Américas desde el Cretácico inferior hasta el Mioceno superior, fue un factor decisivo en la biogeografía de los mamíferos sudamericanos. Basándose en las conclusiones de Whitmore y Stewart (1965), Savage sostiene que la conexión ístmica emergió entre ambas Américas en el

Mioceno, pero que en esa época el Pacífico y el Caribe quedaron interconectados por tres estrechos: el de Nicaragua, el de Panamá y el de Bolívar, que se fueron cerrando a lo largo del istmo de NW a SE, correspondiendo al Plioceno más antiguo la datación del cierre del último brazo de mar, el geosinclinal de Bolívar.

Una predicción de esta hipótesis es que las faunas pliocénicas de América del Sur y de América Central y Norteamérica deben atestiguar la presencia de mamíferos invasores, neárticos y sudamericanos, desde el Plioceno inferior. Lamentablemente poco se sabe de las faunas del Plioceno sudamericano en otras regiones que las del área meridional del Cono Sur. Pero lo que indican las faunas pliocenas ricamente conocidas de esa área es concluyente en cuanto a la total ausencia de elementos norteamericanos en el Plioceno inferior, con la sola excepción de *Cyonasua* y *Chapalmalania*. Igualmente, las faunas pliocenas conocidas de Honduras y de México (Patterson y Pascual, 1968b, 1972, Ferrusquía-Villafraña, 1978) carecen completamente de elementos sudamericanos. Puede argumentarse, sin embargo, que esta falsificación empírica de la predicción se basa en un registro fósil demasiado incompleto, particularmente pobre en el área crítica del noroeste de América del Sur, y no debe excluirse que descubrimientos futuros demuestren la presencia de elementos norteamericanos en las faunas pliocénicas de Colombia o Venezuela.

Malfait y Dinkelman (1972), sobre la base de estudios tectónicos y volcánicos de la historia de la placa del Caribe, han concluido que el puente terrestre panameño se completó en el Plioceno medio (Mioceno superior según la convención de Evernden *et al.*, 1964). Esta conclusión se ve respaldada por los resultados de la investigación de Emiliani *et al.* (1972), quienes concluyeron que los microfósiles de los sedimentos del fondo oceánico del Caribe indican que la comunicación entre el Pacífico y el Atlántico se cerró hace 5.7×10^6 años, una edad absoluta que nos ubica, a estar con las últimas dataciones del Neocenoico, (Evernden *et al.*, 1964) en las postrimerías del Henfiliense, es decir, en una edad equivalente a la que se postula para el Huayqueriense superior (Tabla V). Esta última datación es consistente con el registro fósil, y permite formular la hipótesis empírica de que el establecimiento del puente panameño tuvo lugar al finalizar el Henfiliense-Huayqueriense, es decir, cerca del límite mio-plioceno. Entonces, los intercambios faunísticos entre ambos continentes por tierra firme comenzaron a partir de esa época o en el Plioceno más inferior (Montehermosense). Dentro de esta hipótesis, la aparición de pecaríes en el Plioceno superior de Colombia y Argentina y de carnívoros mefitidos en las mismas capas de Chapadmalal, puede explicarse sin recurrir a la hipótesis de los "nuevos saltadores de islas" (Simpson, 1950), sino como indicando a los primeros representantes de esa migración masiva que, utilizando la ruta de dispersión terrestre establecida al completarse el levantamiento del istmo de Panamá, constituye el cenocrón que implantó una nueva estirpe norteamericana en la cenogénesis de la fauna sudamericana. Conclusiones similares fueron alcanzadas recientemente por Marshall *et al.* (1979).

Años desde el Reciente		- 3 x 10 ⁶		- 1,8 x 10 ⁶		0		
Edades y subedades	Linajes	CHAPADMALALENSE	UQUIENSE		ENSENA-DENSE	LUJANENSE		RECIENTE
			UQUIENSE S. S.	VORO HUENSE		BONAE-RENSE	LUJA-NENSE	
	Soricidae							
	Vespertilionidae							
	Molossidae							
	Leporidae							
	Sciuridae							
	Heteromyidae							
	Neotominae							
	Hominidae							
	Canidae							
	Ursidae							
	Procyonidae (excl "Cyonasuinos")							
	Mephitidae							
	Galictinae							
	Lutrinae							
	Mustelinae							
	Machairodontinae							
	Felinae							
	Tapiridae							
	Equidae (excl. Equus)							
	Equus (Amerhippus)							
	Tayassuidae							
	Camelidae							
	Cervidae							
	Gomphotheriidae							

Tabla Nº 8 Cuadro ilustrativo del biocrón de los distintos linajes de mamíferos de la estirpe norteamericana, tal como lo documenta el registro fósil en el cono sur de América del Sur.

5.3.3.2. La implantación sucesiva de los elementos de la estirpe norteamericana

Es importante discutir el problema de si la implantación del cenocrón plio-pleistocénico fue un acontecimiento único y fundamentalmente coetáneo, o si tuvo lugar por sucesivos episodios de colonización. Simpson (1950:379-381) reconoció que su tercer estrato faunístico no irrumpió todo de una vez en una única oleada migratoria, sino que al principio hubo un intercambio de faunas relativamente limitado y que el punto álgido de la intermigración ("the full surge") tuvo lugar posteriormente, en tiempos francamente pleistocénicos. Lamentablemente, el registro sudamericano de las faunas eo y mesopleistocénicas es muy incompleto fuera de Argentina, por lo que debemos basarnos fundamentalmente en la secuencia faunística de ese país para analizar la sucesión temporal de la implantación de los linajes norteamericanos en las etapas críticas de ese proceso de colonización. En el cuadro de la Tabla VIII, resumimos la información existente sobre el biocrón de los distintos linajes invasores, sobre la base principalmente de la secuencia argentina (ver Reig, 1952a, 1957; Kraglievich, 1952; Pascual, 1970).

El análisis taxonómico más pormenorizado que hemos realizado en este cuadro al diferenciar linajes infrafamiliares para los casos en que la documentación es suficiente, permite apreciar en mejor detalle la información del registro fósil, que lleva a conclusiones distintas si limitamos el análisis a las familias en su extensión global. Este cuadro nos indica que, por lo menos para el Cono Sur de América del Sur, la implantación de los linajes norteamericanos tuvo un carácter episódico, pero que ese proceso tuvo su momento decisivo en el Pleistoceno más inferior, el Uquiense s. s. Como hemos visto, en el Chapadmalense hacen su primera aparición los Tayassuidae (*Argyrohyus*) y los mefitidos (*Conepatus*). El primero es un pecarí especializado del grupo *Platygonus*, género éste que ya es conocido en el Henfiliense de Estados Unidos. *Conepatus* es autóctono de América del Sur, y su enraizamiento con los mefitidos norteamericanos (*Spilogale*, *Mephitis*, *Brachyprotoma*) se remonta al Mioceno superior (*Martinogale*, *Pliogale*), por lo que puede suponerse que su diferenciación tuvo lugar en el Plioceno medio de América Central.

En el Uquiense inferior ("Puelchense", Formación Uquía, Fción. Barranca

Lobos), hacen su primera aparición los úrsidos, a juzgar por los restos de *Arctotherium* (= *Arctodus*) descubiertos por Rusconi en las arenas "Puelchenses", los Tapiridae (restos de *Tapirus* del "Puelchense"), los Equidae (*Hippidium*, *Hypohippidium*, *Onohippidium*, de la Fción. Uquía y del Puelchense), los Camelidae Lamini (*Hemiauchenia*, ver Webb, 1974), los mastodontes (? *Stegomastodon* del Puelchense) y los cérvidos (a juzgar por restos fragmentarios del Puelchense). Esto hace un total de 6 nuevos linajes incorporados en esta subedad. En el Vorohuense (Vorohué, San Andrés), que debe diferenciarse como una subedad distinta al Uquiense s. s., aparecen por primera vez los carnívoros depredadores propiamente dichos: Canidae (*Procyon*, *Dusicyon* y *Canis*, ver J. L. Kraglievich, 1952), Felidae Machairodontinae (*Smilodontidion* = *Smilodon*) y Mustelidae Galictinae (*Galictis*, *Stipanicia*, ver Reig, 1956, 1957). En el Ensenadense aparecen los primeros prociónidos de la subfamilia Potosinae (*Brachynasua*), los primeros Mustelidae Lutrinae (*Lutra*) y los primeros felinos propiamente dichos (*Panthera*: *Felis propuma*, *Felis proplatensis*) (ver Rusconi, 1936; Pascual, 1970). Finalmente, en el Bonarense, que nosotros separamos como una subedad de la edad Lujanense, hace su primera aparición el género *Equus* (*Amerhippus*, ver Hoffstetter, 1952) dentro de la familia Equidae, que

representa posiblemente una implantación independiente de la de los équidos del grupo *Hippidium* que se encuentran en capas más antiguas. En cuanto al Pleistoceno más superior, o Lujanense s.s., se registran aquí por primera vez Leporidae, Sciuridae, Molossidae y Vespertilionidae, a juzgar por el registro conocido en las cavernas de Lagoa Santa. Finalmente, los Heteromyidae (*Heteromys*), Neotominae, (*Reithrodontomys*, *Aporodon*, *Tylomys*), Soricidae (*Cryptotis*) y Mustelidae Mustelinae (*Mustela frenata*, *Grammogale africana*), desconocidos al estado fósil en América del Sur, y con distribución marginal en el norte de este continente, deben representar una implantación mucho más reciente, ocurrida durante el Holoceno.

La inclusión dentro de la estirpe norteamericana de los murciélagos molosidos y vespertilionidos merece una aclaración. Al incluirlos en esta estirpe, hemos seguido a J. M. Savage (1974). Se trata de familias de quirópteros cosmopolitas con escaso endemismo en América del Sur. Los Vespertilionidae están representados por *Myotis*, *Histiotus* y *Eptesicus*, que son géneros de amplia distribución, por géneros panamericanos como *Lasiurus* y *Rhogeessa* y por un género *Tomopeas*, endémico del Perú, que algunos autores ubican en una subfamilia aparte. Este último hecho, unido a que *Lasiurus* se ha encontrado fósil en Bolivia en sedimentos quizás equiparables al Bonaerense (O. J. Linares, com. pers.), podría indicar un emplazamiento más antiguo que el Lujanense s.s. para esta familia. En cuanto a los Molossidae, se encuentran representados en América del Sur por un género cosmopolita y con fósiles en el Oligoceno de Europa (*Tadarida*), tres géneros panamericanos (*Eumops*, *Molossus* y *Molossops*) y un género endémico (*Neoplaticomys*). Este patrón de diversificación y de distribución es compatible con la idea de que se trata de una familia incorporada tardíamente a la fauna sudamericana desde América del Norte.

Es previsible que el carácter episódico de la implantación de los linajes norteamericanos que atestigua el registro fósil argentino, sea también un reflejo de la incorporación gradual de los mismos linajes en su área inicial de invasión del noroeste de América del Sur. Pero debemos admitir que ese proceso tiene que haber sido mucho más complejo que lo que nos enseña la documentación fósil disponible. Esto se hace evidente si tenemos en cuenta que esos datos representan lo acaecido en un área templada y subtropical relativamente marginal del continente, cuando el escenario fundamental del intercambio debió manifestarse entre América Central tropical y la región tropical de América del Sur, donde no existe prácticamente registro alguno de la historia de las faunas de mamíferos del Plioceno superior y del Pleistoceno inferior. Si tomamos conciencia de esta realidad, debemos llegar a reconocer que buena parte de las generalizaciones que se realizan sobre estos acontecimientos tienen un carácter francamente endeble. Quizás sea necesario suspender el argumento interpretativo hasta el momento en que se disponga de una mejor documentación en el área señalada como el escenario fundamental de la colonización de la estirpe norteamericana.

VI. LOS GRANDES PATRONES DE LOS CAMBIOS EN LA COMPOSICION DE LAS FAUNAS SUCESIVAS DE MAMIFEROS SUDAMERICANOS

El análisis de los distintos linajes intervinientes en la historia de las faunas teriológicas sudamericanas y de sus relaciones de parentesco que hemos realizado en IV, y la diferenciación de estirpes, colonizaciones y cenocrones que hemos realizado en V, nos conduce a plantearnos la reconstrucción de los principales patrones del proceso evolutivo que tuvo lugar en dicha historia.

Ese proceso puede ser descripto como una secuencia de acontecimientos de evolución adaptativa de distintos linajes en interacción, que tienden a maximizar la explotación de los recursos disponibles y a alcanzar una etapa de madurez faunística. Esta etapa se puede concebir como aquella en que se logra un equilibrio en la diversidad por el hecho de que el taxón correspondiente (en nuestro caso los mamíferos) cubrió todos los nichos y las zonas de vida en los cuales puede expandirse (todos los nichos y formas de vida que pueden ser ocupados por los mamíferos), y por el hecho de que en esa etapa la tasa de extinción de los linajes autóctonos y la tasa de colonización de los linajes alóctonos se encuentran balanceadas (McArthur y Wilson, 1967; McArthur, 1969; Rosenzweig, 1975).

Un hecho importante a tener en cuenta en los atributos que hemos adjudicado al concepto "etapa de madurez" es que la diversidad de nichos y formas de vida que pueden haber cubierto los mamíferos varió a lo largo de la historia evolutiva de la Clase Mammalia. Los primeros mamíferos mesozoicos apenas si se insinuaron en comunidades terrestres que estaban dominadas principalmente por los reptiles arcosaurios. Y los mamíferos del Cenozoico antiguo no habían alcanzado todavía el perfeccionamiento y la capacidad adaptativa concomitante, de sus descendientes del Oligoceno en adelante. De manera que la madurez y la estabilidad de las faunas de mamíferos debe evaluarse también en relación con el proceso de perfeccionamiento biológico que se operó en el seno de la propia clase Mammalia, que en su evolución fue ocupando los espacios ecológicos anteriormente usufructuados por otros grupos de vertebrados.

El análisis afinado del problema de la madurez y de la estabilidad de la diversidad en las sucesivas faunas de mamíferos sudamericanos es posiblemente prematuro, pues disponemos de un registro demasiado parcial, taxonómica y geográficamente, como para permitir un examen como el que realiza Webb (1969) de las faunas neocenoicas norteamericanas. En la etapa actual de nuestros conocimientos adquiere sentido, sin embargo, intentar un examen menos afinados, que nos permita delimitar las principales etapas que tuvieron lugar en la cenogénesis de la fauna teriológica sudamericana. Proponemos incluir en ese análisis la individualización de cuatro complejos faunísticos sucesivos, cada uno de los cuales homologamos con una determinada horofauna.

6.1. Caracterización de las horofaunas sucesivas

El concepto de horofauna ha sido ya introducido en 3.4. Nuestro análisis anterior nos permite distinguir cuatro horofaunas sucesivas en la cenogénesis de la fauna teriológica sudamericana. Cada una de ellas se distingue por los linajes que la componen, el abolengo de los mismos y la distribución de roles ecológicos entre ellos. Desde el más antiguo hasta el más moderno, son estos los nombres que proponemos para estos cuatro sucesivos complejos faunísticos:

1. Protohorofauna gondwánica
2. Paleohorofauna sudamericana
3. Cenohorofauna sudamericana
4. Neohorofauna neotropical

6.1.1. Protohorofauna gondwánica

La protohorofauna gondwánica está constituida por aquellos linajes de mamíferos y de protomamíferos (terápsidos teriodontes por definición convencional, pero ubicados en el límite o más allá del límite de la transición Theriodontia-Mammalia) que habitaron la porción sudamericana de Gondwanian Occidental entre el Triásico medio y la parte inferior del Cretácico superior (Turonense). En 5.3.1.2. hemos discutido los protomamíferos y los mamíferos primitivos que existieron en Gondwanian Occidental y en tierras gondwánicas que ahora pertenecen a América del Sur. Los taxones mamiferoides constatados en estas últimas son los siguientes:

Traversodontidae
Tritylodontidae
Gomphodontosuchidae
Chiniquodontidae

Probainognathidae
Therioherpetontidae
Ameghinichnidae

De esta lista, sólo los dos últimos linajes pueden postularse como mamíferos propiamente dichos, y los terioherpetontidos pueden también adscribirse convencionalmente a los Cynodontia, como lo proponen sus autores. Los ameghinichnidos, por otra parte, sólo se conocen por improntas y, por lo demás, sus relaciones precisas son todavía problemáticas.

Pero la presencia de Triconodonta (Morganucodontidae) y de verdaderos terios (*Brancatherulum*) en la porción africana de Gondwana Occidental, unida a la legítima inferencia de que probainognátidos, chiniquodóntidos y terioherpetontidos pueden haber culminado su evolución transformándose en mamíferos propiamente dichos, permite suponer que en la América del Sur gondwánica prosperaron varios linajes de prototerios y de terios, aparte del taxón peculiar y problemático representado por las improntas de *Ameghinicnus*. Estos prototerios todavía conjeturales y los ameghinichnidos, se extinguieron seguramente sin dejar descendencia en la horofauna subsiguiente, y quizás representen los únicos elementos que por ahora podemos atisbar de una radiación extinguida y exploratoria de mamíferos primigenios. Pero si han existido verdaderos terios como el peramuro *Brancatherulum*, es legítimo suponer que en esa cepa pudieron haber tomado su origen algunos linajes que aparecen súbitamente en el registro fósil en las faunas más antiguas de la paleohorofauna sudamericana.

En cualquier forma, los taxones que pueden suponerse en esta protohorofauna deben haber vivido en comunidades cuyas principales zonas de vida estaban ocupadas por los reptiles arcosaurios. En esas comunidades, sólo les puede haber cabido el papel de "insinuadores" (Patterson y Pascual, 1963) que fueron ocupando gradualmente nichos no accesibles al tipo de organización de los dinosaurios. Exceptuando a los cinodontes "gonfodontes" (Traversodontidae, Gomphodontosuchidae) y a sus parientes tritilodontes que representaron un primer experimento de ocupación, por parte de los cinodontes, de la zona de vida de los consumidores primarios, y que posiblemente se extinguieron sin dejar descendencia mamífera propiamente dicha, los otros linajes conocidos o hipotéticos de esta protohorofauna deben haber pertenecido al nivel trófico correspondiente a los pequeños insectívoros.

Gran parte de lo que podemos decir sobre la composición y la estructura ecológica de esta horofauna es conjetural, y lo fundamental del conocimiento empírico de estos atributos está reservado a descubrimientos que todavía no han sido realizados. Pero la existencia de este complejo faunístico de protomamíferos y mamíferos mesozoicos constituye una hipótesis convalidada que, por su nivel de generalidad, es uno de los puntos de partida de la construcción del argumento de nuestra teoría.

6.1.2. Paleohorofauna sudamericana

La Paleohorofauna sudamericana está constituida por los linajes de nuestra estirpe sudamericana autóctona que prosperaran entre el Cretácico superior (Santonense, quizás desde el Coniacense) y el Eoceno superior (Divisaderense). Todos sus componentes son mamíferos terios de la infraclass Tribosphenida y de sus grandes agrupamientos Metatheria, Paratheria y Epitheria (McKenna, 1975, ver también Tabla I). Las familias que constituyen esta horofauna son las siguientes:

Didelphidae
Pediomyidae
Microbiotheriidae
Caroloameghinidae
Borhyaenidae
Caenolestidae (?)
Polidolopidae
Bonaparthiidae
Groeberiidae
Dasypodidae
Peltephilidae (?)
Glyptodontidae
Megalonychidae
Mylodontidae (?)
Didolodontidae
Macrauchiidae
Proterotheriidae
Adiantidae

Henricosbornidae
Notostylopidae
Isotemnidae
Notohippidae
Homalodotheriidae (?)
Toxodontidae (?)
Interatheriidae
Oldfieldthomasiidae
Archaeopithecidae
Mesotheriidae
Archaeohyracidae
Hegetotheriidae
Astrapotheriidae
Trigonostylopidae
Pyrotheriidae
Colombitheriidae
Carodniidae

Esta horofauna representa la radiación adaptativa *in situ* de una cepa inicial de didélfidos, xenartros, didolodóntidos y notoungulados primitivos (henricosbórnidos?) que según nuestra teoría, tomó su origen en elementos de la protohorofauna gadwánica y/o en elementos laurásicos llegados a Gondwanía Occidental antes de la separación de Sud América y África. Esta cepa inicial dejó sus restos en la faúna de Vilquechico del Cretácico superior de Perú, y posiblemente inició en el Campanense (Fig. 4) el proceso de diferenciación adaptativa que culminó en alrededor de 21 familias en el Eoceno. Puede postularse que el comienzo de esta radiación tuvo concomitancia con el momento en que se inicia la dominancia de las angiospermas y de la fauna de insectos coadaptada con estas plantas. Las angiospermas, conocidas desde el Cretácico inferior (Krassilov, 1973), comenzaron a ser plantas dominantes en Cretácico superior (Barnard, 1973).

La pobreza de la única faúna supracretácica conocida y la total ausencia de faúnas del Paleoceno inferior, determinan que no tengamos casi testimonios de la primera etapa de la diferenciación de esta horofauna primitiva. Los didélfidos y el posible didolodóntido del Vilquechiquense indican que en el Maastrichtense se había ya iniciado la conquista de la zona de vida de los consumidores primarios, y que se mantenía el papel primitivo de los consumidores de insectos.

La diversificación de esta horofauna se encuentra ya avanzada en el Paleoceno medio a superior, como puede inferirse de las dos faúnas riochiquenses conocidas, la de Itaboraí, en Brasil, y la de Río Chico en Chubut (Patagonia). Considerando estas dos faúnas en su conjunto y adscribiendo a la misma edad el reciente descubrimiento de un colombitérido en Venezuela (Patterson, 1977) se tienen 15 familias que aparecen súbitamente en el Riochiquense, el grado de evolución de mucha de las cuales presupone una larga historia evolutiva previa. Una de estas familias, Carodniidae, que representa el orden particular y monotípico de meridiungulados: Xenungulata, se extingue sin dejar descendencia. Las restantes pasarán a las edades sucesivas y se diversificarán en ellas en nuevos taxones. El Casamayorense registra la aparición de seis nuevos linajes. En el Mutersense hacen su primera aparición otros cuatro, pero hasta esa edad no llegan tres de los linajes anteriores. Finalmente, en el Divisaderense aparecen por primera vez cuatro familias, pero hasta esta edad no llegan tres linajes presentes en el Mutersense. Estos datos toscos sobre la tasa de extinción y la tasa de primera aparición de familias parecen sugerir que la paleohorofauna sudamericana todavía no había alcanzado en el Eoceno un estado de equilibrio en la diversidad. Y esta impresión se fortalece si tenemos en cuenta que cuatro familias, (Caenolestidae, Mylodontidae, Homalodotheriidae y Toxodontidae) que no aparecen en las faunas eocenas, pueden postularse como pertenecientes a esas faunas por el grado de divergencia que presentan cuando aparecen por primera vez en los registros ulteriores.

En cuanto a la explotación de nichos ecológicos, esta horofauna es rica y diversificada. Desde el Riochiquense se conocen diversos grupos de herbívoros ramoneadores o fructívoros de tamaño considerable (Carodniidae, Colombitheriidae, Trigonostylopidae, Macrauchenidae) que comparten los nichos tróficos de la zona de vida de los consumidores primarios con otros herbívoros de tamaño mediano o pequeño (Protherotheriidae, Didolodontidae, Bonaparthiidae, Henricosbornidae, Notostylopidae, Isotemnidae, Interatheriidae, Oldfieldthomasiidae). En el Eoceno aparecen verdaderos herbívoros pastoreadores de dentición hipsodonte (Archaeohyracidae, Notohippidae, Glyptodontidae, Megalonychidae,

Mylodontidae). La particular zona de vida de los herbívoros rodentiformes está asumida por Notostylopidae, Hegetotheriidae, Polydclopidae y Groeberiidae. Los Astrapotheriidae y los Pyrotheriidae pueden haber sido ramoneadores acuáticos, y también los Toxodontidae y los Homalodotheriidae, si existieron en el Eoceno. Esta revista de la diversidad de las formas herbívoras indica una amplia radiación de los consumidores primarios, que en muchos aspectos anticipó evolutivamente a los herbívoros de las faunas neárticas y paleárticas. Pero lo que resulta notable es que no encontramos una representación acorde de los consumidores secundarios. Es cierto que ya en el Riochiquense aparecen borhiénidos de talla respetable que pueden haber depredado exitosamente a los herbívoros de tamaño mediano y pequeño, y es también cierto que la enorme diversidad de los didélfidos atestiguada en la faúna de Itaboraí y en mucha menor escala en las de Patagonia, indican que los insectívoros y los depredadores de pequeños vertebrados estaban muy bien representados. Pero en las faunas eógenas de América del Sur faltan grandes mamíferos depredadores capaces de dar cuenta de los herbívoros de talla grande. Es muy posible que este papel ecológico lo hayan asumido los reptiles, y en este sentido, la temprana presencia de grandes cocodrilos de dentición similar a la de los dinosaurios carnosaurios (Sebecidae) puede considerarse una prueba afirmativa.

Podemos concluir, entonces, que la paleohorofauna sudamericana, si bien experimentó una radiación floreciente y se manifestó con gran riqueza de diversidad, fue una horofauna relativamente desbalanceada, tanto por no haber alcanzado un estado de equilibrio entre la tasa de extinción y la tasa de generación (Rosenzweig, 1975), como por no haber completado su expansión en todos los nichos y formas de vida disponibles para los mamíferos en las comunidades del continente. Posiblemente la explicación de esto deba buscarse en razones biogeográficas (el aislamiento y las dificultades para la incorporación de taxones inmigrantes que contribuyan al enriquecimiento faunístico) y ecológicas (competencia de los cocodrilos carnívoros).

6.1.3. Cenohorofauna sudamericana

Esta horofauna está constituida por los linajes de la estirpe sudamericana autóctona que prosperaron desde el Deseadense hasta el Montehermosense, y por los linajes sudamericanos de origen alóctono que se incorporaron en sucesivas colonizaciones, dentro de ese período. Las familias que protagonizaron los acontecimientos evolutivos de este complejo faunístico son las siguientes:

Didelphidae	Orophodontidae	Mesotheriidae	Hydrochaeridae
Microbiotheriidae	Entelopsidae	Archaeohyracidae	Dasyproctidae
Sparassocynidae	Bradypodidae	Hegetotheriidae	Agoutidae
Borhyaenidae	Myrmecophagidae	Astrapotheriidae	Erethizontidae
Thylacosmilidae	Cyclopidae	Pyrotheriidae	Sigmodontinae
Caenolestidae	Didolodontidae	Trichechidae	Callithricidae
Microtragulidae	Macrauchenidae	Octodontidae	Cebidae
Necrolestidae	Protherotheriidae	Abrocomidae	Procyonidae
Dasypodidae	Adiantidae	Echimyidae	(grupo de <i>Cyonasua</i>)
Peltephilidae	Isotemnidae	Capromyidae	Emballonuridae
Glyptodontidae	Notohippidae	Chichillidae	Noctilionidae
Megalonychidae	Homalodotheriidae	Neopiblemidae	Mormoopidae
Megatheriidae	Leontiniidae	Dinomyidae	Phyllostomatidae
Choloepodidae	Toxodontidae	Eocardiidae	Furipteridae
Mylodontidae	Interatheriidae	Cavidae	Thyropteridae

En la faunula de la formación Deseado de Patagonia y en la faunula coetánea de Salla, en Bolivia, aparecen súbitamente los representantes de 8 linajes desconocidos en formaciones anteriores, que se hacen 9 si consideramos al posible triquéuido *Lophidolophus* de la Formación Chaparral de Colombia. Siete de estos 9 linajes corresponden a roedores caviomorfos, que, como hemos visto en 5.3.2.3., es posible que se hayan incorporado bastante antes del Deseadense en un área no representada en el registro fósil. Y apartando al presunto triquéuido colombiano, el linaje restante es un mono platirrino primitivo, posiblemente un cébido.

Estos hechos nos demuestran que ya en el Oligoceno inferior, pero como parte de un proceso que por lo menos para los roedores caviomorfos debió haber comenzado en edades coetáneas al Mustersense o al Divisaderense, la aportación migratoria alóctona contribuye a enriquecer a la horofauna parcialmente desequilibrada del eógeno sudamericano con nuevos elementos insinuadores y competidores (Patterson y Pascual, 1963). En la primera categoría debemos ubicar a los monos y a roedores como los eretizóntidos, que ocuparon el nicho omnívoro-frugívoro arborícola que posiblemente no había sido invadido por los linajes de la paleohorofauna sudamericana previa. Y también a los triquéuidos, que representan una adaptación extrema a la explotación de los recursos alimentarios primarios de las aguas dulces. En la segunda categoría debemos ubicar a los restantes roedores caviomorfos que compitieron con groebéridos, polidolópodos y algunos grupos de notoungulados, suplantándolos total o parcialmente con el tiempo, en la explotación de la zona de vida herbívora-omnívora peculiar de los mamíferos rodentiformes.

Aunque no está representado en el registro fósil desde entonces, es posible que en el Deseadense se haya implantado en América del Sur la cepa primitiva de los filostomatoideos. Y poco después, la de los embalonuroideos y vespertilioideos del linaje sudamericano. Con estas implantaciones se inicia la invasión por los mamíferos sudamericanos de una nueva zona adaptativa regulada por la locomoción aérea y que permite ampliar el espectro de explotación de los recursos disponibles, con el consumo de insectos en vuelo, un mayor acceso a las fructificaciones vegetales y a productos especializados como el néctar y el polen. Es decir, entonces, que a partir del Deseadense se produce un cambio sustancial en la madurez de la fauna teriológica sudamericana que, mediante la aportación migratoria, comienza a invadir plenamente la diversidad del ambiente disponible para la expansión de los mamíferos. Es así que parece legítimo ubicar en el Deseadense el momento decisivo de la iniciación de una nueva integración faunística, la cenohorofauna sudamericana, que con toda probabilidad se inició en edades mustersenses o divisaderenses en regiones tropicales no representadas en el registro fósil, pero que adquirió en esta edad su carácter de novedad cualitativa en escala continental.

Esta integración se completó, posiblemente a partir del Santacrucense más inferior, con la incorporación de los Cricétidos sigmodontinos, que se deben haber implantado al principio en el área noroccidental tropical de América del Sur en la forma de Orizomyini fundamentalmente selváticos e insectívoros terrestres, pero que fueron llenando gradualmente brechas no totalmente ocupadas de la

diversidad ambiental de las comunidades sudamericanas, progresando desde niveles tróficos terciarios hacia la explotación directa de los recursos vegetales (Sigmodontini, Phyllotini). El proceso se completa en el Mioceno superior, con la incorporación de los prociónidos del grupo de *Cyonasua*, carnívoros-omnívoros, casi seguramente terrestres, que comienzan a colmar la zona adaptativa de los depredadores de tamaño mediano y grande, actuando entonces como insinuadores y parcialmente competidores con respecto a los borhiénidos y posiblemente a las grandes aves forusracoideas del orden Ralliformes (Phorusrhacidae, Bronornithidae Psilopteridae, ver Tonni, 1980) que contribuyen con los anteriores a cumplimentar el papel de consumidores secundarios (Fig. 4).

Es interesante destacar que estas aportaciones migratorias se realizan permitiendo el mantenimiento por parte de los meridiungulados derivados de la horofauna anterior, de los principales papeles ecológicos de los consumidores primarios terrestres de tamaño mediano y grande. Es de suponer que cierto grado de competencia se estableció entre los caviomorfos y los hegetoterios, en la explotación de los recursos vegetales por animales pequeños, la que parece haberse resuelto en especializaciones que llevaron a la parcial exclusión de nichos entre representantes de ambos grupos (como la que se ejemplifica en la fauna viviente entre dolicotinos y *Lagostomus*, o entre lepóridos y equímidos). Pero los grandes herbívoros sudamericanos (litopternos, tipoterios, astrapoterios, megaloníquidos, milodóntidos, megatéridos, gliptodontes y toxodontes) mantuvieron su preeminencia como consumidores primarios y alcanzaron en el Mioceno y Plioceno su máxima expansión, manteniendo incluso su dominancia, avanzando ya el Pleistoceno, hasta su desaparición definitiva luego del gran episodio de extinción del Pleistoceno más superior.

En cuanto a la maduración ecológica de los elementos de la estirpe sudamericana, es necesario destacar que con los microtragúlidos, que aparecen súbitamente en el Huayqueriense pero que seguramente son anteriores, se perfila un tipo ecológico peculiar, el de los herbívoros de pequeño tamaño con especializaciones desérticas, similares a los jerbos y ratas-canguros, que no tendrá parangón en las faunas sudamericanas ulteriores. Al mismo tiempo, debe indicarse que la explotación de la zona adaptativa de los consumidores de herbívoros se manifestó durante esta horofauna por un creciente perfeccionamiento y diversificación de los borhienoides, que alcanzaron un tamaño considerable en formas como *Borhyaena* y un alto grado de especialización en los tilacosmíidos mio-pliocénicos. Sin embargo es de suponer que los borhiénidos no colmaron las posibilidades de esta zona adaptativa, pues prosperaron durante todo este período las gigantescas aves carnívoras y corredoras del grupo de los forusracoideos, compitiendo con los mamíferos en la explotación de los recursos alimentarios ofrecidos por una amplia representación de xenartros y meridiungulados herbívoros.

Es así que la peculiaridad distintiva de esta horofauna consiste en la integración de marsupiales, xenartros y meridiungulados provenientes de la paleohorofauna sudamericana, con roedores caviomorfos, cricétidos, monos platirrininos, quirópteros y sirenios de procedencia alóctona, para constituir un elenco de linajes autóctonos que alcanzó un alto grado de madurez faunística. Esta madurez se puede medir tanto por el examen de la amplitud de los nichos y las

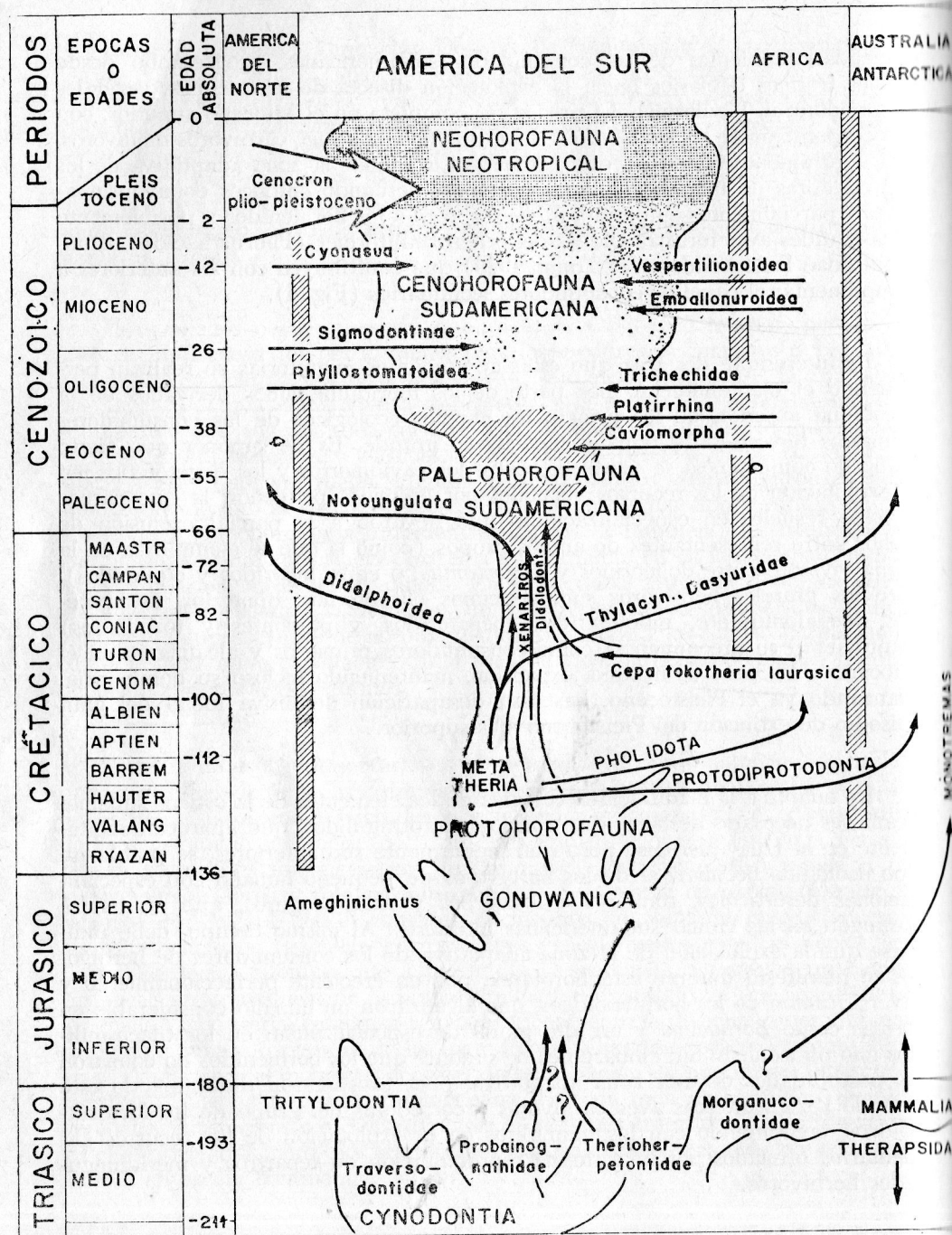


Fig. 4. Diagrama representativo de las sucesivas horofaunas constituyentes de la cenogénesis de la fauna de mamíferos de América del Sur, con indicación de las distintas colonizaciones intervinientes. El ancho de las horofaunas desde el Paleoceno en adelante es proporcional al número de familias estimadas en las edades sucesivas (ver Tabla VI). En cuanto al sector mesozoico del diagrama, el ancho de la correspondiente horofauna es conjetural.

zonas adaptativas cubiertos, como por el grado de equilibrio en la diversidad alcanzado, pues desde el Deseadense hasta el Montehermosense los datos de diversidad efectivamente comprobada o inferida de las distintas familias tienen un margen de oscilación muy estrecho alrededor de las 40 familias por edad (Tabla VI).

6.1.4. Neohorofauna neotropical

La cenohorofauna sudamericana se transformó en una nueva formación, la neohorofauna neotropical, a partir del Chapadmalalense. Ya hemos visto en 5.3.3.1. que debe ubicarse en el Henfiliense-Huayqueriense la datación más probable del evento paleogeográfico, el establecimiento del puente panameño, que permitió el inicio de intercambios faunísticos considerables entre América del Sur y América del Norte. Como consecuencia de ese acontecimiento, los elementos de la estirpe norteamericana invasora comienzan a establecerse en América del Sur y en América Central, y buena parte de los elementos de la estirpe de antiguo abolengo sudamericano y de la estirpe sudamericana de abolengo alóctono invaden la América Central y las regiones tropicales y templadas de América del Norte. Hemos visto también en 5.3.3.2. el probable carácter episódico de la implantación del cenocrón plio-pleistoceno en el Cono Sur del continente.

Como resultado de esos acontecimientos intermigratorios, no solamente cambió la composición y se completó la distribución de los papeles ecológicos entre los distintos linajes de la fauna sudamericana, sino que ésta, como unidad zoogeográfica, amplió sus límites para extenderse hacia América Central y el sur de México (Subregión Centroamericana) dentro de los márgenes relativamente imprecisos, de la Región Neotropical de la zoogeografía descriptiva del Reciente (ver Rapoport, 1968) ⁽¹⁾. La Subregión Centroamericana posee, sin embargo, ciertas particularidades faunísticas (presencia de geómidos, arvícolidos, neotominos, etc., que no son compartidas con el resto de la Región Neotropical y que obedecen a una mayor influencia neártica y a su carácter de zona de transición. El análisis que va a continuación se limita a la porción sudamericana de Neotropical.

Las familias que protagonizaron los cambios faunísticos que culminaron con la constitución de la neohorofauna neotropical del Reciente, se mencionan en la siguiente lista. En ella hemos distinguido con P a los elementos provenientes de la estirpe de antiguo abolengo sudamericano, con C a los de la estirpe sudamericana de abolengo alóctono, con N a los elementos que constituyen la estirpe norteamericana invasora, y con R a los que llegan hasta la fauna del Reciente:

⁽¹⁾ La Región Neotropical también comprende la Sub-región Antillana, cuya historia biogeográfica es peculiar (véase Simpson, 1956).

Didelphidae (PR)	Trichechidae (CR)	Canidae (NR)
Sparassocynidae (P)	Octodontidae (CR)	Procyonidae (CR)
Microbiotheriidae (PR)	Abrocomidae (CR)	Mephitidae (NR)
Borhyaenidae (P)	Echimyidae (CR)	Ursidae (NR)
Thylacosmilidae (P)	Capromyidae (CR)	Mustelidae (NR)
Caenolestidae (PR)	Chinchillidae (CR)	Felidae (NR)
Microtragulidae (P)	Neoepiblemidae (C)	Emballonuridae (CR)
Dasypodidae (PR)	Dinomyidae (CR)	Noctilionidae (CR)
Glyptodontidae (P)	Caviidae (CR)	Mormoopidae (CR)
Megalonychidae (P)	Hydrochoeridae (CR)	Phyllostomatidae (CR)
Megatheriidae (P)	Dasyproctidae (CR)	Natalidae (CR)
Choloepodidae (PR)	Agoutidae (CR)	Furipteridae (CR)
Mylodontidae (P)	Erethizontidae (CR)	Thyropteridae (CR)
Bradypodidae (PR)	Cricetidae (CR)	Vespertilionidae (NR)
Myrmecophagidae (PR)	Sciuridae (NR)	Molossidae (NR)
Cyclopidae (PR)	Heteromyidae (NR)	Tayassuidae (NR)
Macrauchenidae (P)	Callithricidae (CR)	Camelidae (NR)
Protheriidae (P)	Cebidae (CR)	Cervidae (NR)
Toxodontidae (P)	Hominidae (NR)	Equidae (N)
Mesotheriidae (P)	Leporidae (NR)	Tapiridae (NR)
Hegetotheriidae (P)	Soricidae (NR)	Gomphotheriidae (N)

Estos linajes fueron los protagonistas de un proceso de cambio profundo aunque bastante gradual, acaecido a lo largo de todo el período comprendido entre el Plioceno superior y el Reciente, en un lapso de aproximadamente 3 millones de años (Marshall et al., 1979). Durante ese proceso se extinguen 11 de las 16 familias de antiguo abolengo sudamericano que llegan hasta el Montehermosense, y 2 familias norteamericanas invasoras (Equidae y Gomphoteriidae). Pero, al mismo tiempo 18 familias de abolengo norteamericano se incorporan a la fauna sudamericana, de las que 16 persistirán hasta el Reciente. De modo que la neohorofauna neotropical comienza en el Chapadmalalense con 43 familias (entre las constatadas y estimadas) de las que sólo dos son de la estirpe norteamericana invasora, estando constituida en la actualidad por 47 familias de las que 16 pertenecen a dicha estirpe. Dentro de las 31 familias restantes de la fauna viviente, sólo 8 representan sobrevivientes de la paleohorofauna sudamericana, perteneciendo las otras 23 a elementos de la estirpe sudamericana de abolengo alóctono.

De manera que la neohorofauna neotropical experimentó una tasa de recambio muy alta, transformando considerablemente su composición a lo largo, principalmente, del Pleistoceno. El análisis de los factores intervinientes en este recambio se encuentra en sus preliminares, aunque Patterson y Pascual (ver 1972:290-294) han realizado un excelente planteo del problema. Y todavía se carece de un conocimiento adecuado de los hechos como para avanzar aquí más allá de lo intentado por esos autores. Los que se desprende de la consideración de Patterson y Pascual es que no debe darse por establecido que la competencia y el desplazamiento ecológico desempeñaron un papel preponderante en esos cambios. Esos factores fueron destacados por Simpson cuando dice, por ejemplo: "*Older South American carnivores (marsupials) and ungulates were entirely replaced in all environments by more versatile North American groups*" (Simpson, 1968:906). Es probable que la competencia y el desplazamiento puedan haber desempeñado su papel en algunos casos. Los borhiénidos pueden haberse extinguido por el advenimiento de cánidos y félidos, *Sparassocynus* por la colonización de los mustélidos galictinos, *Chapalmalania* por *Arc-*

todus, *Thylacosmylus* por *Smilodon*. Pero aún en estos casos la hipótesis del desplazamiento ecológico dista mucho de ser más que una conjetura. La convivencia en muchas comunidades sudamericanas de *Galictis* y *Lutreolina*, para dar sólo un ejemplo, nos advierte de los resguardos con que hay que tomar a dicha hipótesis. Los herbívoros de abolengo sudamericano (gravígrados, gliptodontes, notoungulados, litopternos) convivieron durante la mayor parte del Pleistoceno con los mastodontes, artiodáctilos y perisodáctilos invasores, los que parecen haber actuado mucho más como insinuadores que como verdaderos competidores. Esos hechos parecen indicar, más bien, que la neohorofauna neotropical se enriqueció considerablemente durante el Pleistoceno por la aportación neártica. Esto se advierte si computamos el número de familias consignadas o inferidas en las sucesivas edades del Pleistoceno, conforme con los datos de la table VI. Vemos así que la cifra de 43 familias del Chapadmalalense, aumenta a 47 en el Uquiense, a 49 en el Ensenadense, para alcanzar una cifra máxima de 50 en el Lujanense. El examen de esa tabla nos indica también que la tasa de extinción alcanzó una expresión considerable a finales del Pleistoceno, con la desaparición de 8 familias al terminar el Lujanense, entre las que se cuentan linajes muy característicos de las faunas sudamericanas previas y que alcanzaron en ellas considerable diversidad y biomasa, como los gliptodontes, megaterios, milodontes, megalonícidos, macraucheníidos y toxodontes, y dos familias invasoras, la de los mastodontes y la de los caballos. Esta extinción masiva de grandes herbívoros a finales del Pleistoceno fue un fenómeno prácticamente universal, que todavía resulta de muy difícil explicación (ver Martin y Wright, 1967; Patterson y Pascual, 1972:298-300). El fenómeno se torna bastante paradójico si tenemos en cuenta que el resultado de esa extinción fue, para la fauna sudamericana, un empobrecimiento considerable en el nivel de los consumidores primarios. Las praderas y sabanas de América del Sur son comparativamente muy pobres en mamíferos herbívoros de talla grande (si exceptuamos, obviamente, los vacunos, los équidos y los ovinos introducidos por el hombre civilizado), que solo se encuentran relativamente bien representados en las regiones semidesérticas de la Subregión Andino Patagónica (camélidos laminos) y que apenas si están ejemplificados en las sabanas tropicales y subtropicales por hidroquéridos y cérvidos.

VII. CONCLUSIONES

La discusión de los distintos tópicos tratados en este trabajo es una muestra de la peculiaridad y de las dificultades que caracterizan a uno de los tipos de explicación de las ciencias biológicas. La naturaleza de los problemas que hemos examinado los ubica dentro de la categoría de aquellos que son dilucidados por las explicaciones históricas. Este tipo de explicaciones no poseen los atributos de precisión de las explicaciones deductivo-nomológicas, o de las explicaciones probabilísticas (Hempel, 1966). Las hipótesis en que se basan las explicaciones históricas poseen, empero, un alto grado de credibilidad si están amparadas por criterios de confirmación surgidos de hechos de fundamentación variados y adecuadamente analizados, de la verificación de sus predicciones y del acuerdo que ellas guardan con respecto a teorías pertinentes confirmadas.

Hemos visto en 3. 2. y 3. 3. que una teoría sobre la cenogénesis de la fauna de mamíferos de América del Sur contiene hipótesis de distinto grado de verosimilitud y de distinto grado de generalidad. A lo largo de la discusión hemos ido enunciando las hipótesis de nuestra teoría presente y las hemos tratado de ubicar conforme con dichas gradaciones. Nos corresponde ahora, a manera de conclusión, tratar de explicitar y ordenar este conjunto de hipótesis en un primer intento de alcanzar cierta sistematicidad en nuestra construcción teórica.

El punto de partida de nuestro argumento teórico está constituido por cuatro premisas o hipótesis de nivel I:

- H. I. 1. La fauna de mamíferos de América del Sur se constituyó mediante el desarrollo evolutivo de taxones autóctonos y de taxones colonizadores alóctonos.
- H. I. 2. Desde el Triásico más superior hasta el Cretácico medio prosperó en América del Sur una protohorofauna mamiferoide de abolengo godwánico.
- H. I. 3. Desde el Cretácico medio hasta fines del Mioceno superior se desarrollaron en condiciones de semiaislamiento faunístico dos horofaunas sucesivas de mamíferos terios: la palehorofauna sudamericana y la cenohorofauna sudamericana (Fig. 4).
- H. I. 4. A partir del Plioceno inferior el establecimiento del puente panameño permitió el desarrollo de intercambios migratorios por tierra firme entre Norte y Sur América.

Estas cuatro hipótesis están ampliamente respaldadas por los hechos pertinentes y bien fundamentadas por las teorías paleogeográficas correspondientes, por lo que consideramos que las tres merecen evaluarse como HAC.

De H. I. 1. y de H. I. 2. podemos derivar deductivamente, con el auxilio de los hechos conocidos, el siguiente enunciado, que corresponde a una hipótesis de segundo nivel:

- H. II. 1. Entre los linajes de la protohorofauna godwánica existieron grupos de mamíferos terios (Peramura) potencialmente ancestrales de algunos de los elementos de la paleohorofauna sudamericana. Se trata de una hipótesis plausible (HP) por sus consistencia con H. I. 2., y por el hallazgo en Gondwana occidental de un "eupantoterio", *Brancatherulum*, perteneciente a un grupo teóricamente ancestral de metaterios y euterios (*vide supra*, 5. 3. 1. 2.).

Las dos siguientes hipótesis de nivel III derivan de H. II. 1. y de los protocolos observacionales pertinentes:

- H. III. 1. Los marsupiales sudamericanos constituyen un grupo autóctono, derivado de una cepa peramura godwánica (HPC, *vide supra*: 5. 3. 1. 3.).

- H. III. 2. Los Xenarthra constituyen un grupo autóctono, derivados de una cepa euteria originada en Godwana Occidental. (HP, *vide supra*: 5. 3. 1. 5.).

Otra hipótesis de segundo nivel respaldada por H. I. 1. y H. I. 2., y por hipótesis paleogeográficas auxiliares que indican la existencia de conexiones continentales entre Gondwana Occidental y Laurasia es la siguiente:

- H. II. 2. Gondwana Occidental fue poblada durante el Cretácico medio, por linajes de tokoterios de origen laurásico (*vide supra*: 5. 3. 1. 6.).

Se trata de una hipótesis plausible, respaldada por los conocimientos más probables sobre el centro de la diversificación de los tokoterios. Ella da respaldo teórico a la siguiente hipótesis:

- H. III. 3. Los Meridiungulata tomaron su origen en una cepa de ungulados primitivos de origen laurásico, implantados en Godwana occidental al principio del Cretácico superior (HP, *vide supra*: 5. 3. 1. 6.).

Estas tres hipótesis de nivel III se complementan con una cuarta que da cuenta de las características de la paleohorofauna sudamericana; y que también se fundamenta teóricamente en H. I. 3.

- H. III. 4. La paleohorofauna sudamericana se constituyó mediante la diversificación de marsupiales, xenartros y meridiungulados en condiciones de aislamiento, y no llegó a alcanzar condiciones de equilibrio faunístico (HAC, *vide supra*: 6. 1. 2.).

Las premisas H. I. 1. y H. I. 3. dan fundamento a la siguiente hipótesis de segundo nivel.

- H. II. 3. Desde el Eoceno hasta el Plioceno inferior diversos grupos de mamíferos alóctonos colonizaron América del Sur luego de un proceso de dispersión transoceánico, contribuyendo a constituir la cenohorofauna sudamericana (HAC).

Las siguientes hipótesis, fundamentadas en H. II. 3. y en los protocolos de observación e hipótesis taxonómicas pertinentes, dan cuenta de los taxones colonizantes, su tiempo de implantación y su origen geográfico:

- H. III. 5. Los roedores caviomorfos colonizaron América del Sur desde el Africa, implantándose originalmente en el noroeste del continente en el Eoceno medio o superior, quizás como dos acontecimientos migratorios sucesivos (HPC, *vide supra*: 4. 2. 4. 1. y 5. 3. 2. 2.).

- H. III. 6. Los monos ceboideos colonizaron América del Sur desde el Africa, implantándose originalmente en el noreste del continente en el Oligoceno inferior o Eoceno más superior (HPC *vide supra*: 4,2,5. y 5.3.2.5.)¹

- H. III. 7. Los cricétidos Sigmodontinae colonizaron América del Sur desde América del Norte, implantándose originalmente en el noroeste del continente en el Mioceno más inferior u Oligoceno más superior (HP, *vide supra*: 4. 2. 4. 2. y 5. 3. 2. 3.).

- H. III. 8. Los murciélagos Phyllostomatoidea colonizaron América del Sur posiblemente desde América del Norte, correspondiendo la época de su implantación a tiempos pre-miocénicos, probablemente oligocénicos (HPC, *vide supra*: 5. 3. 2. 6.).

- H. III. 9. Una cepa de murciélagos Emballonuroidea colonizó América del Sur, quizás desde el Africa, implantándose alrededor del Mioceno (HP, *vide supra*: 5. 3. 2. 6.).

(¹) No puede menos que formularse a este respecto, la hipótesis alternativa H.III.6: Los monos ceboideos se originaron en América del Sur a partir de una cepa Omomyidae de origen norteamericano implantada en América del Sur, de la cual se originaron a su vez los Cercopithecoidea africanos por migración transoceánica (H. P., *vide supra* 5.3.2.5).

- H. III. 10. Una cepa de murciélagos *Verpertilionioidea* de origen incierto, colonizó América del Sur alrededor del Mioceno (HP., ver 5. 3. 2. 6.).
- H. III. 11. Los *Trichechidae* colonizaron las costas y las aguas interiores de América del Sur, probablemente desde el África, siendo su época de implantación anterior al Mioceno, y posiblemente el Oligoceno inferior (HE, ver 5. 3. 2. 1.).
- H. III. 12. Una cepa de prociónidos de origen norteamericano colonizó América del Sur en el Mioceno superior, constituyendo el grupo *Cyonasua-Chapalmaliana*. (HE, ver 5. 3. 2. 3.).

La explicación de las características de la cenohorofauna sudamericana requiere el enunciado de otra hipótesis de nivel II.

- H. II. 4. La cenohorofauna sudamericana fue avanzando en su madurez desde el Oligoceno inferior hasta transformarse en una fauna relativamente equilibrada, mediante la distribución de los papeles ecológicos entre los elementos de la estirpe de antiguo abolengo sudamericano y la estirpe sudamericana de abolengo alóctono (HAC, ver 6. 1. 3.).

Podemos ahora enunciar, fundamentándonos en H. I. 1., H. I. 3. y H. I. 4., la hipótesis que da cuenta del surgimiento de la Neohorofauna neotropical:

- H. II. 5. Como resultado de la implantación del puente panameño, irrumpen en América del Sur los elementos que constituyen la estirpe norteamericana invasora y que van determinando las características de la Neohorofauna Neotropical. (HAC., ver 5. 3. 3. 1. y 6. 1. 4.).

Las características y peculiaridades que tuvo este proceso son, como hemos visto en 6. 1. 4., todavía relativamente oscuras y buena parte de lo que se puede decir al respecto se limita al Cono Sur del continente. Las siguientes hipótesis pueden dar cuenta de los rasgos fundamentales de ese proceso:

- H. III. 13. Por lo menos para lo que respecta al Cono Sur del continente, el proceso de colonización por los elementos de la estirpe norteamericana fue gradual y continuo, desde el Plioceno superior (*Chapadmalense*) hasta el Pleistoceno superior (HE, ver 5. 3. 3. 2.).
- H. III. 14. La neohorofauna neotropical se enriqueció considerablemente durante el Pleistoceno, aparentemente por el predominio de la ocupación de nichos previamente vacíos por parte de los elementos invasores, sobre el desplazamiento competitivo. (HP).

- H. III. 15. A fines del Pleistoceno se produce la extinción masiva de grandes ungulados pertenecientes a 6 familias de abolengo sudamericano y 2 de abolengo norteamericano, resultando una fauna actual desbalanceada en cuanto a los consumidores primarios (HE, ver 6. 1. 4.).
- H. III. 16. Algunos de los elementos de la estirpe norteamericana son inmigrantes relativamente recientes y sólo alcanzaron una distribución marginal en el norte de América del Sur (*Neotominae*, *Heteromyidae*, *Soricidae*). (HE, ver 5. 3. 3. 2.).

Llegamos así a enunciar y a organizar las hipótesis de una teoría de la cenogénesis de los mamíferos sudamericanos que parte de 4 premisas, contiene 5 hipótesis de segundo nivel y se completa con 16 hipótesis de tercer nivel. La misma se complementa, como hemos visto a lo largo del trabajo, con una serie de enunciados protocolares y de hipótesis auxiliares de carácter sistemático y paleogeográfico. Un intento más avanzado de sistematizar nuestra teoría obligaría a explicitar nuevamente todos los enunciados observacionales y las hipótesis auxiliares en una construcción más sistemática, y a formular con mayor precisión formal las relaciones de deducción lógica entre sus términos. Creemos que en esta etapa del desarrollo de la teoría biogeográfica ese intento es prematuro, entre otras cosas porque tal grado de formalización requiere de técnicas todavía no elaboradas, y porque las teorías paralelas, de carácter evolutivo, paleogeográfico, y taxonómico todavía no han alcanzado suficiente grado de estructuración.

Por otra parte, este ordenamiento sistemático de nuestra teoría no es completo, ya que no se incluyen varios de los teoremas o hipótesis de más bajo nivel, que dan cuenta de varios linajes específicos, que son tratados y discutidos, sin embargo, a lo largo del texto. Hemos querido limitarnos, en este primer intento de ordenamiento del sistema hipotético-deductivo que constituye nuestra teoría, a precisar la significación de las hipótesis más importantes y a facilitar su contrastabilidad. Al hacerlo, he pretendido contribuir a que el lector reconozca que el progreso de la ciencia "no consiste en amontonar sin criterio crítico generalizaciones aisladas, y aún menos datos sueltos" (Bunge, 1969: 415).

Finalmente, es necesario volver a insistir (*vide supra*: 3.5.) en que nuestra teoría solo cubre aspectos parciales de ese proceso de macroevolución global que constituye la cenogénesis de una fauna continental. En rigor, se trata de una teoría fenomenológica, o de "caja negra" que sólo da cuenta de los acontecimientos que fueron protagonizados por una serie de linajes en interacción evolutiva. Los mecanismos determinantes de esas interacciones, y que competen al ámbito de las estrategias genético-ecológicas en la coevolución de los mamíferos con los otros organismos de los distintos biomas, y como respuesta a las cambiantes condiciones físicas del medio, apenas si pueden ser oscuramente vislumbrados en la actualidad. Su esclarecimiento constituye, sin duda, un entusiasmante desafío que debe estimular a los cultores de la paleobiología de América del Sur.

VIII - RESUMEN

Se propone una teoría de la cenogénesis (proceso del origen, desarrollo e integración de una determinada fauna o biota) de la fauna de mamíferos de América del Sur en la que se integran: 1) la teoría de la tectónica de placas, 2) los avances más recientes sobre las relaciones filogenéticas y la sistemática de los grandes grupos de mamíferos y 3) las hipótesis mejor confirmadas sobre el origen y las relaciones sistemáticas y biogeográficas de los linajes intervinientes en la composición de las faunas teriológicas sudamericanas. El desarrollo de esta teoría está precedido por una consideración epistemológica sobre los requerimientos y la estructura de las teorías científicas, el fundamento y la convalidación de las hipótesis, la jerarquía de los niveles hipotéticos y la dilucidación semántica de los términos usados en el metalenguaje de la teoría biogeográfica. Se establece y se aplica conforme con M. Bunge, una jerarquía para la evaluación de las hipótesis, diferenciando, en orden creciente de grado de verosimilitud, conjeturas, hipótesis empíricas, hipótesis plausibles, hipótesis parcialmente confirmadas e hipótesis altamente confirmadas, insistiéndose en el carácter de sistema hipotético-deductivo de la teoría. Luego de realizar un inventario y de registrar la distribución geocronológica de los taxones (a nivel familiar) que intervinieron en la cenogénesis de la fauna de mamíferos de América del Sur, se distinguen en ella tres estirpes: 1) Estirpe de antiguo abolengo sudamericano (constituida por metaterios, xenartros y meridiungulados, más las familias de posición incierta Necrolestidae, Groeberiidae y Microtragulidae); 2) Estirpe sudamericana de abolengo alóctono (roedores caviomorfos y cricétidos, primates ceboideos, sirenios, murciélagos filostomatoides y grupos sudamericanos de los embalonuroideos y verspertilionoideos, y prociónidos del grupo *Cyonasua*), y 3) Estirpe norteamericana invasora (varias familias de Carnivora, Artiodactyla y Perissodactyla, Gomphotheriidae, Soricidae, Heteromyidae, Sciuridae, Leporidae, Hominidae, Neotominae, murciélagos molóssidos y verspertiliónidos). Estas tres estirpes participaron en la cenogénesis de una fauna continental cuyas posibilidades de interacción con otras faunas estuvieron limitadas por acontecimientos paleogeográficos determinantes: la unión de América del Sur con el África hasta principios del Cretácico Superior en una unidad Gondwánica, la separación de América del Sur con respecto a América del Norte desde el Jurásico más superior hasta el Mioceno superior (época más probable de la erección del puente panameño) y la unión de América del Sur con la unidad gondwánica Antártica-Australia hasta el Cretácico medio-superior. Dentro de ese contexto paleogeográfico, se considera que la fauna de mamíferos de América del Sur se fue desarrollando en la forma de cuatro horofaunas sucesivas: 1) Protohorofauna gondwánica, constituida por reptiles semi-mamíferos y mamíferos propiamente dichos que prosperaron en Sur América-Africa desde el Triásico más superior hasta el comienzo del Cretácico superior. Aparte de cinodontes cuasi-mamíferos (sino ya verdaderos mamíferos como los probainognatidos y los terioherpetontidos de América del Sur y los tritilodontes sudamericanos y africanos) grupos de verdaderos mamíferos como los peramuros (constatados en África) y los ameghinícnidos (conocidos por improntas halladas en el Jurásico de Patagonia) testimonian una radiación de mamíferos mesozoicos gondwánicos algunos de cuyos linajes pudo haber dejado descendencia en la horofauna subsiguiente. 2) Paleohorofauna sudamericana, constituido por metaterios, paraterios (xenartros) y tokoterios

autóctonos de América del Sur, los dos primeros probablemente descendientes directos de peramuros de la protohorofauna gondwánica, y los tokoterios, representados por los meridiungulados, posiblemente descendientes de invasores laurásicos de Gondwanía Occidental. A estas tres cepas hay que añadir los Microtragulidae, de afinidades inciertas, quizás eroterios o metaterios, los Necrolestidae supuestamente paraterios y los Groeberiidae de afinidades muy oscuras. Esta horofauna constituyó un conjunto relativamente desbalanceado desde el punto de vista del equilibrio faunístico. 3) Cenohorofauna sudamericana, constituida por los descendientes de la horofauna anterior y la incorporación sucesiva de linajes alóctonos colonizadores que utilizaron medios de dispersión transoceánicos. Los linajes colonizadores y su más probable origen y época de implantación son los siguientes: roedores caviomorfos (África, Eoceno) monos ceboideos (África, Oligoceno inferior); murciélagos Phyllostomatoidea (América del Norte, Oligoceno); sirenios Trichechidae (África, Oligoceno); roedores cricétidos Sigmodontinae (América del Norte, Mioceno inferior); murciélagos Emballonuroidea (África, Mioceno); murciélagos Vespertilionoideos (origen incierto, Mioceno); prociónidos del grupo *Cyonasua* (América del Norte, Mioceno superior). Esta horofauna alcanzó aparentemente un grado de madurez faunística y de equilibrio ecológico relativamente avanzado. 3) Neohorofauna neotropical, constituida por la mezcla de faunas surgida de la incorporación a la horofauna anterior de los elementos de la estirpe norteamericana invasora, por dispersión terrestre a través del puente panameño, establecido con toda probabilidad en el Plioceno medio. Los siguientes elementos de esta estirpe se incorporaron sucesivamente, por lo menos en el cono sur del continente: mefitidos, pecaríes, mastodontes, camélidos, tapíridos, úrsidos, équidos, cérvidos, cánidos, mustélidos galictinos, maquerodontinos, felinos, prociónidos (distintos de los del grupo *Cyonasua*), mustélidos lutrininos, vespertiliónidos, molósidos, lepóridos, Sciuridae y Hominidae. Llegaron como inmigrantes tradíos y sólo se expandieron parcialmente en el continente: mustélidos Mustelinae, cricétidos neotominos, Heteromyidae y Soricidae. Esta horofauna alcanzó un nivel de gran madurez ecológica, y posiblemente de saturación faunística, durante el Pleistoceno, época en la que parece haber preponderado la convivencia sobre la competencia entre los linajes de las distintas estirpes. A fines del Pleistoceno, un proceso masivo de extinción afectó preponderantemente a los herbívoros, particularmente a los de abolengo sudamericano, determinando las características de la fauna actual, en la que se observa un desbalance por la particular rareza de grandes consumidores primarios. Se adelantan también, en este trabajo, nuevas proposiciones sobre la clasificación de los Marsupicarnivora y de los Cricetidae, y algunas ideas preliminares sobre las relaciones biogeográficas entre los marsupiales sudamericanos y australianos.

IX - ABSTRACT

A theory is proposed for the coenogenesis (a name proposed for the process of the origin, development and historical integration of a fauna or a biota), of the mammalian fauna of South America. This theory incorporates: 1) plate tectonics theory, 2) the most recent interpretations of phylogenetic relationships of the major taxa of mammals, and 3) several recent hypotheses on the origin and the systematic and biogeographical relationships of critical lineages intervening in the development of the South American mammalian fauna. New proposals are advanced in this paper on the classification of the Marsupicarnivora and the Cricetidae, as well as preliminary hypotheses on the biogeographical relationship between South American and Australian marsupials. Some metascientific notions on the nature and requirements of scientific theories, the foundations and kinds of corroboration of hypotheses, the levels of the different hypotheses within a theory, are discussed and applied. Additionally, many of the terms used in the metalanguage of biogeographical theory are commented and clarified. In accordance with M. Bunge, a hierarchy of levels of hypothesis validation is established and applied, recognizing, in increasing order of verosimilitude: conjectures (reasonable guesses), empirical hypotheses, plausible hypotheses, partially corroborated hypotheses, and highly corroborated hypotheses. The hypothetic-deductive character of the theory is emphasized.

A survey is made of the family level taxa which took part in the coenogenesis of the South American mammalian fauna, and their geochronological distribution is examined. These taxa are assigned to three historical source units: 1) an Ancient Autochthonous South American Stock (consisting of metatherians, xenarthrans and meridiungulates, plus three families: the Necrolestidae, Groeberiidae and Microtragulidae, the all three of obscure relationships; 2) a South American Allochthonous Stock (caviomorph and sigmodontine rodents, ceboid primates, sirenians, phyllostomastoid bats, South American groups of emballonuroid and vespertilionoid bats, and *Cyonasua*-like procyonids, and, 3) an Invading North American Stock (comprising several families of carnivorans, artiodactyls and perissodactyls, the Gomphotheriidae, Soricidae, Heteromyidae, Sciuridae, Leporidae, Hominidae, Neotominae, molossid and vespertilionid bats). These different stocks contributed to the coenogenesis of a continental fauna the interactions of which with other such faunal being determined by the following paleogeographical framework: South America and Africa were united into a single Western Gondwanian continent through permanent terrestrial links up to the beginning of Upper Cretaceous; South America and North America were separated by a major sea-way from the Upper Jurassic to the uppermost Miocene (the most probable timing of the emergence of the Panamanian link); and, South America was connected with the Antarctica-Australian Gondwanian unit until the Middle-Upper Cretaceous.

Within this palaeogeographic context, the mammalian fauna of South America developed as four consecutive horofaunas: 1) Gondwanian Protohorofauna, made up of mammal-like reptiles at or very close to the reptil-mammal boundary, and true mammals which thrived in the South America-African Western Gondwanian continental unit from the Middle Triassic to the beginning of Upper

Cretaceous, Beside cynodonts very close, it not beyond, the reptil-mammal boundary, as the probainognathids and the therioherpetontids found in South America, and the tritylodonts found both in South America and Africa, true mammals occurred in this horofauna, namely peramuran therians, which have been found in Africa, as well as the Patagonian ameghinichnids. These group of taxa indicate a Gondwanian radiation of Mesozoic mammals, from which some of the lineages of the following horofauna might have taken their origin. 2) The South American Palaeohorofauna, which consisted of South American autochthonous metatherians, paratherians (xenarthans) and meridiungulates, plus some families of uncertain affinities. The first two taxa were probably descendants of peramurans of the Gondwanian Protohorofauna. The meridiungulates are still of very dubious origin; among other alternatives, they might have derived from a Laurasian stock which migrated to Western Gondwana. Other members of this horofauna are the Necrolestidae, which are likely to be paratherians, and the Groeberidae, the relationships of which are quite uncertain. The Microtragulidae may also belong here; they are also of uncertain affinities, and they may be either peculiar metatherians or eutherians of primitive ancestry (Anagalida?). From the point of view of fauna equilibrium, this faunal assemblage is likely to have been a relatively unbalanced unit. 3) The South America Cenohorofauna, evolved from descendants of the former horofauna and from new lineages of allochthonous origin that arrived by overwater dispersal. These colonizing lineages and their probable place of origin and time of arrival are: caviomorph rodents (Africa, Eocene); ceboid monkeys (Africa, lower Oligocene); phyllostomatoid bats (North America, Oligocene); trichechid sirenians (Africa, Oligocene); sigmodontine cricetid rodents (North America, Lower Miocene); emballonurid bats (Africa, Miocene); Vespertilionid bats (uncertain origin, Miocene); *Cyonosua*-like procyonids (North America, Upper Miocene). This horofauna probably reached a moderate level of faunal maturity and ecological equilibrium. 4) The Neotropical Neohorofauna, is a mixture resulting from the incorporation into de previous horofauna of elements of the Invading North American Stock. These taxa arrived by terrestrial dispersal via the Panamian link, which emerged during the Middle Pliocene. As far as the Southern Cone of the South American continent is concerned, there is evidence of the gradual and successive incorporation of the following elements of this stock: mephitids (skunks), peccaries, mastodonts, camelids, tapirids, ursids, equids, cervids, canids, galictine mustelids, machairodontines, felines, procyonids (other than *Cyonosua* and relatives), lutrine mustelids, vespertilionid and molossid bats, leporids, sciurids and hominids. Arriving later, and only dispersing in the northern half of the continent, were the true weasels, the neotomine mice, the heteromyids and the shrews (Soricidae). During the Pleistocene, this horofauna gained a high level of ecological maturity, and may have reached oversaturation. During these times, lineages within the different stocks managed to subdivide among themselves the different ecological roles, rather than compete directly, although a moderate degree of competition seems to have taken place. At the end of the Pleistocene, a massive extinction occurred, affecting mainly the herbivores of South American ancestry. This process determined the characteristics of the present fauna, in which a disequilibrium is noticeable in the scarcity of large primary consumers.

X - AGRADECIMIENTOS

La mayor parte de las ideas desarrolladas en este trabajo son el resultado de varios años de elaboración, durante los cuales me beneficié con los comentarios y sugerencias de muchos colegas, cuya enumeración completa me resulta ahora casi imposible de reconstruir. Debo, pues, excusarme por omitir la mención de algunas personas que me han ilustrado y enriquecido con sus puntos de vista. Pero no por ello quiero dejar de mencionar a aquellos que más han influido en el desarrollo de las ideas aquí expuestas, sin pretender que ellos participen de las mismas. A pesar de discrepancias en interpretaciones parciales o de fondo, que siempre fueron fértiles, debo agradecer en primer lugar a mi desaparecido amigo Alfred S. Romer, y a mis colegas George Gaylord Simpson, Robert Hoffstetter, Rosendo Pascual, John A. W. Kirsch y Larry Marshall, los cuales han leído y comentado, total o parcialmente una primera versión de este trabajo. Ernest Williams, Richard Estes, James L. Patton, Oliver P. Pearson, Eduardo Rapoport, René Lavocat, Kenneth Kermack, Guillermo Sarmiento, Francois Vuilleumier, Rui Cerqueira, Néstor O. Bianchi y William Lidicker deben ser mencionados entre aquellos que a través de la correspondencia, las conversaciones y sus comentarios, han contribuido a la discusión y a la gestación de las ideas que el lector puede encontrar en este trabajo, aunque se les debe eximir de toda responsabilidad sobre mis errores. Mi amigo Mario Bunge, y mi esposa Estela Santilli, han tenido particular influencia en estimular mis intentos en el campo de la epistemología, aunque seguramente no estarán satisfechos de lo poco que he logrado en este terreno. Finalmente, mi amigo Galileo J. Scaglia ha sido el mayor apoyo a mis preocupaciones paleobiológicas, y mis colegas y discípulos Ana María Báez, Fernando Kravetz, Angel Spotorno, Omar Linares, Milton Gallardo, Luz González, Gloria de Villafañe y Oscar Donadio, merecen mi reconocimiento por su confianza y su constante estímulo. Gran parte de los borradores previos de este trabajo se realizaron mientras me beneficié con las facilidades de dos becas Guggenheim, por lo que la John Simon Guggenheim Memorial Foundation es también depositaria de mi gratitud. La versión definitiva de esta obra la realicé dentro de las tareas de investigación propias de mi cargo como Profesor del Departamento de Estudios Ambientales de la Universidad Simón Bolívar, donde mis colegas Moritz Benado, Marisol Aguilera y Michael Robinson, y mis alumnos María Gloria Basáñez, Gisela García y Antonio Pérez, contribuyeron con sus comentarios y con su estímulo al desarrollo de este ensayo. Finalmente, quiero dejar constancia de mi agradecimiento a Roberto Vétère y a Carlos Velázquez, del Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia" de Mar del Plata, por sus esfuerzos en la edición de este trabajo.

BIBLIOGRAFIA

- Air, G. M., E. O. P. Thompson, B. J. Richardson, and G. B. Sharman (1971). Amino-acid sequences of kangaroo myoglobin and haemoglobin and date of marsupial-eutherian divergence. *Nature* 229:391-394.
- Alker, J. (1967). *Review of the North American fossil cricetine rodents (Muridae: Mammalia)*. 1-301. University Microfilms Inc., Ann Arbor, Mich.
- 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 de La Plata. *Bol. Mus. La Plata* 1:1-26.
- (1891). Determinación de algunos jalones para la restauración de las antiguas conexiones del continente Sudamericano. *Rev. Arg. Hist. Nat.* 1:282-288.
- (1893). Les premiers mammifères. Relation entre les mammifères diprotodontes éocènes de l'Amérique du Nord et ceux de la République Argentine. *Rev. Gen. Sc. Pures et Appliq.* 11:77-81.
- (1894). Énumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba* 13:259-445.
- (1897a). Notes on the geology and paleontology of Argentina. *Geol. Mag.* 4(391):4-23.
- (1897b). South America as the source of the Tertiary Mammalia. *Hist. Science* 11:256-264.
- (1900-1903). L'âge des formations sédimentaires de Patagonie. *An. Soc. Cient. Argentina* 50:109-130, 145-165, 209-229; 51:20-39, 65-91; 52:189-197, 244-250; 54:161-180, 200-249, 283-342.
- (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. *Anal. Mus. Nac. Buenos Aires* (3)8:1-568.
- (1907). Notas preliminares sobre el *Tetraprothomo argentinus*. Un precursor del hombre del Mioceno superior de Monte Hermoso. *Anal. Mus. Nac. Buenos Aires* (3)9:105-242.
- (1908a). El arco escapular de los Edentados y Monotremas y el origen reptiliano de estos dos grupos de mamíferos. *Anal. Mus. Nac. Buenos Aires*, (3)10:1-91.
- (1908b). Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapadmalal. *Anal. Mus. Nac. Buenos Aires* 10:343.
- Arata, A. A. (1964). The anatomy and taxonomic significance of the male accessory reproductive glands of Muroid rodent. *Bull. Florida State Mus. (Biol.)* 9:1-42.
- Archer, M. (1976a). The dasyurid dentition and its relationships to that of Didelphids, Thylacynids, Borhyaenids (Marsupicarnivora) and Peramelids (Peramelina: Marsupialia). *Austr.*
- (1976 b). Miocene marsupicarnivores (Marsupialia) from Central Australia, *Ankotarinja tirarensis* Gen. et sp. nov., *Keeuna woodburnei* Gen. et sp. nov., and their significance in terms of early marsupial radiations. *Trans. Roy. Soc. South Austr.* 100(2):53-73.
- (1976 c). Phascolarctid origins and the potential of the selenodont molar in the evolution of Diprotodont marsupials. *Mem. Qd. Mus.* 17:367-371.
- (1976d). The basicranial region of marsupicarnivores (Marsupialia), interrelationships of carnivorous marsupials and affinities of the insectivorous marsupial peramelids. *Zool. Jour. Linnean Soc. London* (in press).
- Aldt, T. (1907). *Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt*. Leipzig.
- Barberena, M. C. (1974). *Contribuição ao conhecimento dos cinodontes gonfodontes (Cynodontia, Tritylodontoidea) do Brasil*. Univ. Fed. Rio Grande do Sul, Ministerio Educação e Cultura. Porto Alegre, Brasil.
- Barker, S. F. (1957). *Induction and hypothesis. A study of the logic of confirmation*. Cornell Univ. Press, New York. (Traducido al español: S. F. Barker, 1963, *Inducción e hipótesis*. EUDEBA, Edit. Univ. de Buenos Aires).
- Barnard, P. D. W. (1973). Mesozoic floras. In N. F. Hughes (edit) *Organisms and continents through time. Spec. Pap. Palaeont.* 12:175-187.
- Baskin, J. A. (1978). *Bensonomys*, *Calomys*, and the origin of the phyllotine group of Neotropical cricetines (Rodentia, Cricetidae). *J. Mammal.* 59:125-135.
- Bianchi, N. O., O. A. Reig, O. J. Molina and F. N. Dulout (1971). Cytogenetics of the South American akodont rodents (Cricetidae). I. A progress-report of Argentinian and Venezuelan forms. *Evolution* 25:724-736.
- Black, C. C., and J. J. Stephens (1973). Rodents from the Paleocene at Guanajuato, México. *Occas. Pap. Mus. Texas Tech. Univ.* 14:1-10.
- Bonaparte, J. F. (1970). Annotated list of the South American Triassic tetrapods. *Proc. and Papers of Symposium on Gondwana Stratigraphy* 2:665-682. Council Sci. Ind. Research, Pretoria.
- (1972). *Cromptodon mamiferoides* Gen. et sp. nov., Galesauridae de la formación Río Mendoza, Argentina (Therapsida, Cynodontia). *Ameghiniana* 9:343-353.
- (1978). El Mesozoico de América del Sur y sus tetrápodos. *Opera Lilloana* 26:1-596.
- Bonaparte, J. F., and M. C. Costa Barberena. (1975). A possible mammalian ancestor from the Middle Triassic of Brazil (Therapsida, Cynodontia). *J. Paleont.* 49:931-936.

- Bondesio, P., R. Pascual y M. G. Vucetich. (1975). Los Neopiblemidae (Rodentia, Caviomorpha): Su caracterización y sus relaciones filogenéticas con los Chinchillidae. *Actas 1er. Congr. Argent. Paleont. y Bioestrat.* (Tucumán, Argentina, 1974) 2:431-447.
- Brundin, L. (1966). Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by Chironomid midges. *K. Svenska Vetensk. Skad. Handl.* (4)11(1):1-472.
- Bugge, J. (1971). The cephalic arterial system in New and Old World Hystricomorphs, and in Bathyergoids, with special reference of the systematic classification of rodents. *Acta Anat.* 80:516-536.
- Bunge, M. (1961). The weight of simplicity in the construction of scientific theories. *Philosophy of Science* 28:120. (Traducido al español: M. Bunge, 1972, *Teoría y Realidad*. Ed. Ariel, Barcelona).
- (1967). *Scientific Research*, 2 vols. Springer Verlag, New York (Traducido al español: M. Bunge, 1969, *La Investigación Científica*. Ed. Ariel, Barcelona).
- (1968). The maturation of science. In I. Lakatos and A. Musgrave (eds.) *Problems in the Philosophy of Science*, North Holland Publ. Co., Amsterdam (Traducido al español: M. Bunge, 1972, *Teoría y Realidad*, Ed. Ariel, Barcelona).
- Butler, P. M., and Z. Kielan-Jaworowka (1973). Is *Deltatheridium* a marsupial? *Nature* 245:105-106.
- Cabrera, A. L. and A. Willink (1973). *Biogeografía de América Latina*. Programa Regional Desarrollo Cient. y Tecnol. Dept. Asuntos Cient. O.E.A., Washington.
- Cain, S. A. (1943). Criteria for the indication of centers of origin in plant biogeographical studies. *Torreyia* 43:132-154.
- (1944). *Foundations of plant geography*. Harper and Brothers, New York and London.
- Cameron, T. W. M. (1960). Southern intercontinental connections and the origin of the southern mammals. In *Evolution: Its Science and Doctrine* (Symp. Roy Soc. Canada 1959), pp. 79-89 Univ. Toronto Press.
- Carleton, M. D. (1973). A survey of gross stomach morphology in New World Cricetinae (Rodentia, Muridae), with comments on functional interpretations. *Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan* 146:1-43.
- Casamiquela, R. M. (1961). Sobre la presencia de un mamífero en el primer elenco (icnológico) de vertebrados del Jurásico de la Patagonia. *Physis* 22:225-233.
- (1970). Los vertebrados cenozoicos de Chile. *Actas IV Congr. Latinoamer. Zool.*, Caracas, 10-16 Nov., 1968 2:891-905.
- Clark, J. B., M. R. Dawson, and A. E. Wood (1964). Fossil mammals from the lower Pliocene of Fish Lake Valley, Nevada. *Bull. Bus. Comp. Zool. Harvard* 131(2):27-63.
- Clemens, F. E. (1916). Plant succession, an analysis of the development of vegetation. *Carnegie Inst. of Washington Publ.* 242:1-512.
- Clemens, W. A. (1968). Origin and early evolution of marsupials. *Evolution* 22:1-18.
- (1970). Mesozoic mammalian evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1:357-390.
- (1971). Mammalian evolution in the Cretaceous. In D. M. Kermack and K. A. Kermack (eds.) *Early Mammals*. *Zool. Jour. Linnean Soc., Suppl.* 1 50:165-180.
- Coulomb, W. A. (1969). *L'expansion des fonds océaniques et la derive des continents*. Presses Univ. Frances, Paris.
- Cox, C. B. (1970). Migrating marsupials and drifting continents. *Nature* 226:767-770.
- (1973). Systematics and plate tectonics in the spread of marsupials. In N. F. Hughes (ed.), *Organisms and Continents through Time. Spec. Pap. Palaeont.* 12:113-119.
- (1974). Vertebrate palaeodistributional patterns and continental drift. *Jour. Biogeography* 1:75-94.
- Croizat, L. (1973). La "panbiogeografía" in breve. *Webbia* 28:189-226.
- G. Nelson, and D. E. Rosen (1974). Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.* 23(2):265-287.
- Crompton, A. W. (1964). A preliminary description of a new mammal from the Upper Triassic of South Africa. *Proc. Zool. Soc. London* 142:441-452.
- (1974). The dentitions and relationships of the southern African Triassic mammals, *Erythrotherium parringtoni* and *Megazostrodon rudnerae*. *Bull. British Mus. (Nat. Hist.)* 24:397-437.
- and F. A. Jenkins (1967). American Jurassic symmetrodonts and Rhaetic "pantotheres". *Science* 155:1006-1009.
- Cronin, J. E. and V. M. Sarich (en prensa) South American mammal molecular systematics, evolutionary clocks, and continental drift (pp. 1-17).
- Crochet, J. Y. (1977). Les Didelphidae (Marsupicarnivora, Marsupialia) holarctiques tertiaires. *C. R. Acad. Sc. Paris* 284 (Série D) :357-360.
- (1978). *Les marsupiaux du Tertiaire d'Europe*. Acad. de Montpellier, Univ. des Sc. et Techn. du Languedoc. These., Vol. 1:1-360; Vol. 2: Figures et annexes.

- Chaline, J., P. Mein et F. Petter. (1977). Les grandes lignées d'une classification évolutive des Muroidea. *Mammalia* 41:245-252.
- Chow, M. C. (1963). A xenarthran-like mammal from the Eocene of Honan. *Scientia Sinica* 12:1889-1894.
- Darlington, P. J. (1957). *Zoogeography*. John Wiley, New York.
- Dengo, G. (1973). *Estructura geológica, historia, tectónica y morfología de América Central*. 2ª Edic., Central Regional de Ayuda Técnica, A. I. D., México.
- Dietrich, W. O. (1927). *Brancatherulum* n. g., ein Proplacentalier aus dem obersten Jura des Tendaguru in Deutsch-Ostafrika. *Zentralb. Min. Geol. Paläont. Stuttgart (Abt. B)* 1927:423-426.
- Dietz, R. S., and J. C. Holden (1970). Reconstruction of Pangaea: Breakup and dispersion of continents, Permian to present. *Jour. Geophys. Res.* 75:4939-4956.
- Dunn, E. R. (1931). The herpetological fauna of the Americas. *Copeia* 3:105-119.
- Duret-Desset, M. C. (1971). Essai de classification des Nématodes Héligmosomes. Corrélation avec la paléobiogéographie des hôtes. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris* A(69): 1-226.
- Elton, C. S. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. Methuen, London.
- Emiliani, C., S. Gaertner, and B. Lidz (1972). Neogene sedimentation on the Blake Plateau and the emergence of the Central American isthmus. *Palaeogeography, Palaeoclimat., Palaeoecol.* 11:1-10.
- Emry, R. J. (1970). A North American Oligocene pangolin and other additions to the Pholidota. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 142:455-510.
- Evernden, J. F., D. E. Savage, G. H. Curtis, and G. T. James (1964). Potassium-argon dates and the Cenozoic mammalian chronology of North America. *Amer. Jour. Sci.* 262:145-198.
- Fahlbusch, V. (1967). Die Beziehungen zwischen einigen Cricetidae (Mamm. Rodentia) des nordamerikanischen und europäischen Jungtertiärs. *Palaont. Z.* 41:154-164.
- Ferrusquia-Villafranca, I. (1978). Distribution of Cenozoic Vertebrate faunas in Middle America and problems of migration between North and South America. *Bol. Inst. Geol., Univ. Nac. Auton. Mexico*. 101:193-321.
- Feyerabend, P. K. (1963). How to be a good empiricist. A plea for tolerance in matters epistemological. In B. Baumrin (edit.) *Philosophy of Science, The Delaware Seminar*. Interscience Publishers 2:3-39.
- Fields, R. W. (1957). Hystricomorph rodents from the late Miocene of Colombia, South America. *Univ. Cal. Publ. Geol. Sc.* 32:273-404.
- Fejfar, O. (1972). Ein neuer Vertreter der Gattung *Anomalomys* Gaillard, 1900 (Rodentia, Mammalia) aus dem europäischen Miozän (Karpát). *N. Jb. Geol. Palaont. Abh.* 141: 168-193.
- Fooden, J. (1972). Breakup of Pangaea and isolation of relict mammals in Australia, South America, and Madagascar. *Science* 175:894-898.
- Forman, G. L., R. J. Baker, and J. D. Gerber (1968). Comments on the systematic status of vampire bats (family Desmodontidae). *Syst. Zool.* 17:417-425.
- Fox, R. C. (1971). Marsupial mammals from the early Campanian Milk River Formation, Alberta, Canada. In D. M. Kermack and K. A. Kermack (edit.) *Early Mammals*. *Zool. Jour. Linnean Soc., Suppl.* 1 50:145-164.
- Freeland, G. L. and R. S. Dietz (1971). Plate tectonic evolution of Caribbean-Gulf of Mexico region. *Nature* 232:20-23.
- Funnel, B. M. and A. G. Smith (1968). Opening of the Atlantic Ocean. *Nature* 219:1328-1333.
- Gardner, A. L. and J. L. Patton (1976). Karyotypic variation in oryzomyine rodents (Cricetinae) with comments on chromosomal evolution in Neotropical cricetine complex. *Ocas. Pap. Mus. Zool. Louisiana St. Univ.* 49:1-48.
- Gazin, C. L. (1958). A review of the Middle and Upper Eocene Primates of North America. *Smithson. Misc. Collect.* 136(1): 1-112.
- George, W., and B. J. Weir. (1974). Hystricomorph chromosomes. *Symp. Zool. Soc. London* Nr. 34:79-108.
- Gill, T. (1910). Classification of the edentates. *Science (New Series)* 32(810):56.
- Cill, W. C. O. (1957). *Primates. Comparative anatomy and taxonomy. III Pithecoidea, Platyrrhini*. Edinburgh Univ. Press.
- Gingerich, P. D. (1973). Anatomy of the temporal bone in the Oligocene Anthropoid *Apidium* and the origin of the Anthropoidea. *Folia Primatologica* 19:329-337.
- Goodman, M. (1963). Man's place in the phylogeny of the primates as reflected in serum proteins. In *Classification and Human Evolution* (S. L. Washburn, edit.). Chicago: Aldine.
- (1973). The cronicle of primate phylogeny contained in proteins. *Symp. Zool. Soc. London* Nr. 33:339-375.

- Grambast, L., M. Martínez, M. Mattauer and L. Thaler (1967). *Perutherium altiplanense*, nov. gen., nov. sp., premier mammifère Mésozoïque de l'Amérique du Sud. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* 264:707-710.
- Gregory, W. K. (1910). The orders of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 27:1-518.
- Groeber, P. (1951). La alta cordillera entre las latitudes 34° y 29°30'. *Rev. Inst. Nac. Inv. Cienc. Nat. (Cienc. Geol.)* 1(5):235-352.
- Gromov, I. M. (1972). Nadvidovye sistemáticheskie kategorii y podsemeistvo polevok (Microtinae) i ikh veroiatnye rodstvennye svyazi. *Sborn. Trud. Zool. Muzeia M. G. U.*, 13:8-32.
- Hallfetter, G. (1964a). La entomofauna americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entom. Mexicana* 6:1-108.
- (1964b). Las regiones neártica y neotropical desde el punto de vista de su entomofauna. *An. 2º Congr. Lat. Amer. Zool.*, São Paulo 1:51-61.
- (1965). Algunas ideas acerca de la zoogeografía de América. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 26:1-16.
- (1974). Elements anciens de l'entomofaune neotropical: ses implications biogéographiques. *Quaestiones Entomol.* 10:223-262.
- Hartenberger, J. L. (1925). Nouvelles découvertes de rongeurs dans le Déséadien (Oligocène inférieur) de Salla Luribay (Bolivie). *C. R. Acad. Sci. Paris (D)* 280(4):427-430.
- Hayman, D. L. and P. G. Martin (1974). Mammalia I: Monotremata and Marsupialia. In B. John (edit.) *Animal Cytogenetics*, 4, Chordata 4:1-110.
- Hempel, C. G. (1966). *Philosophy of Natural Science*. Prentice Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey.
- Hennig, W. (1968). *Elementos de una sistemática filogenética*. Manuales EUDEBA, Editorial Universitaria de Buenos Aires (Traducción de una nueva versión de W. Hennig, 1950. *Grünzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutsche Zentralverlag Berlin. Una versión en lengua inglesa de esta nueva edición apareció en 1968 bajo el título *Phylogenetic Systematics*, University of Illinois Press).
- Hershkovitz, P. (1966a). South American swamp and fossorial rats of the Scapteromyine group (Cricetinae, Muridae) with comments on the glans penis in Murid taxonomy. *Z. f. Säugetierkunde* 31(2):81-149.
- (1966b). Mice, land bridges and Latin American faunal interchange. In R. L. Wenzel and V. J. Tipton (eds.). *Ectoparasites of Panama*: 725-751 *Field Mus. Nat. Hist.*, Chicago.
- (1969). The recent mammals of the Neotropical region: A zoogeographical and ecological review. *Quart. Rev. Biol.* 44:1-70.
- (1970). Notes on Tertiary platyrrhine monkeys and description of a new genus from the late Miocene of Colombia. *Folia Primatol.* 12:1-37.
- Hershkovitz, P. (1972). The recent mammals of the Neotropical Region: a zoogeographic and ecological review. In *Evolution, Mammals and southern continents*: 311-431. (Keast, a., F. Erk and B. Glass, eds.). Albany: State Univ. N. York Press.
- (1974). A new genus of late Oligocene monkey (Cebidae, Platyrrhini) with notes on postorbital closure and platyrrhine evolution. *Folia Primatol.* 21:1-35.
- Hibbard, C. W. (1968). Paleontology. In J. A. King (edit.). *Biology of Peromyscus (Rodentia)*: 6-26, Spec. Publ. N° 2, Amer. Soc. Mammalogists.
- Hirschfeld, S. E. (1976). A new fossil anteater (Edentata, Mammalia) from Colombia, S. A. and evolution of the Vermilingua. *J. Paleont.* 50:919-932.
- Hoffstetter, R. (1952). Les mammifères pleistocènes de la République de l'Equateur. *Mem. Soc. Geol. France* 31:1-391.
- (1954). Les mammifères fossiles de l'Amérique du Sud et la biogéographie. *Rev. Gen. Sc.* 51:348-378.
- (1968). Un gisement de mammifères déséadiens (Oligocène inférieur) en Bolivie. *C. R. Acad. Sci. Paris (D)* 267:1095-1097.
- (1969a). Remarques sur la phylogénie et la classification des édentés xénarthres (Mammifères) actuels et fossils. *Bull. Mus. Hist. Nat.* (2)41:91-103.
- (1969b). Un primate de l'Oligocène inférieur Sud-Américain: *Branisella boliviana* gen. et sp. nov. *C. R. Acad. Sc. Paris (D)* 269:434-437.
- (1970a). Radiation initiale des mammifères placentaires et biogéographie. *C. R. Acad. Sci. Paris (D)* 270:3027-3030.
- (1970b). L'histoire biogéographique des marsupiaux et la dichotomie marsupiaux-placentaire. *C. R. Acad. Sci. Paris (D)* 271:388-391.
- (1970c). Vertebrados cenozoicos del Ecuador. *Actos IV Congr. Latinoamer. Zool.*, Caracas, 10-16 Nov., 1968 2:955-969.
- (1970d). Vertebrados cenozoicos y mamíferos cretácicos del Perú. *Actos IV Congr. Latinoamer. Zool.* Caracas 10-16 Nov., 1968, 2:971-983.

- (1970e). *Colombitherium tolimense*, pyrothérien nouveau de la formation Gualanday (Colombie). *Annales de Paleont., Vertébrés* 56(2):147-169.
- (1971a). Le peuplement mammalien de l'Amérique du Sud. Rôle des continents austraux comme centres d'origine, de diversification et de dispersion pour certains groupes mammaliens. *An. Acad. brasil. Cienc.*, Supl. 43:125-144.
- (1971b). Los vertebrados cenozoicos de Colombia: Yacimientos, faunas, problemas planteados. *Geología Colombiana* 8:37-62.
- (1972). Relationships, origins and history of the ceboid monkeys and caviomorph rodents: A modern reinterpretation. In T. Dobzhansky, M. K. Hecht, and W. C. Steere (edit.). *Evolutionary Biology*, Appleton Century Crofts. New York 6:323-346.
- (1973). Origine, compréhension et signification des taxons de rang supérieur: Quelques enseignements tirés de l'histoire des mammifères. *Ann. Paleont., Vertébrés* 59:135-169.
- (1974a). El origen de los Caviomorpha y el problema de los Hystricognathi (Rodentia). *I. Congr. Arg. Paleont. y Bioestrat.*, Tucumán, Agosto, 1974 (mimeo).
- (1974b). Apidium et l'origine des simiiformes (=Anthropoidea). *C. R. Acad. Sci. Paris (D)* 278:1715-1717.
- (1974c). Phylogeny and geographical deployment of the primates. *Jour. Hum. Evolution* 3:327-350.
- (1975). Les marsupiaux et l'histoire des mammifères: Aspects phylogéniques et chorologiques. *Colloque Intern. C. N. R. S.*, N° 218, Paris, 4-9 Juin, 1973 *Probl. Act. Paléont.-Evol. Vertébrés*: 591-610.
- (1976). Histoire des mammifères et dérive des continents. *La Recherche* 7(64):124-138.
- (1977). Primates: Filogenia e historia biogeográfica. *Studia Geologica* 13:211-153.
- el R. Lavocat (1970). Découverte dans le déséadien de Bolivie de genres pentalophodontes appuyant les affinités africaines des rongeurs caviomorphes. *C. R. Acad. Sci. Paris (D)* 271:172-175.
- C. Martínez el P. Tomasi (1972). Nouveaux gisements de mammifères néogènes dans les couches rouges de l'altiplano bolivien. *C. R. Acad. Sci. Paris (D)* 275:739-742.
- et C. Villarreal (1974). Découverte d'un marsupial Microtragulidé (=Argyrolagidé) dans le Pliocène de l'altiplano bolivien. *C. R. Acad. Sci. Paris (D)* 278:1947-1950.
- Hooper, E. T. (1949). Faunal relationships of recent North American rodents. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* Nr. 72:1-28.
- (1968). Classification. In I. A. King (edit.) *Biology of Peromyscus (Rodentia)*. *Amer. Soc. Mammalogists, Spec. Publ.* 2:27-74.
- and G. G. Musser (1964). The glans penis in Neotropical Cricetines (family Muridae) with comments on classification of Muroid rodents. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* 123:1-57.
- Janssens, E. (1950). Classification et zoogéographie. *Bull. Inst. Roy. Sc. Nat. Belg.* 26(51):1-18.
- Jardine, N. and D. McKenzie (1972). Continental drift and the dispersal and evolution of organisms. *Nature* 235:20-24.
- Jhering, H. von (1907). *Archelenis und Archinotis*. Leipzig.
- Jones, J. K., Jr. and D. C. Carter (1976). Annotated checklist, with keys to subfamilies and genera. In *Biology of bats of the New World family Phyllostomatidae*. Part. I:7-38 (R. J. Baker, J. K. Jones Jr. and D. C. Carter eds.). Special Publ. Mus. Texas Tech Univ., Nr. 10.
- Kendeigh, S. C. (1974). *Ecology with special reference to animals and man*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- Kielan-Jaworowska, Z. (1975). Evolution and migrations of the late Cretaceous Asian mammals. In *Problèmes actuels de Paléontologie evolution des Vertébrés. Colloque Intern. C. N. R. S.*, N° 218, Paris, 4-9 Juin, 1973: 573-584.
- Kirsch, J. A. W. (1968). Prodrómus of the comparative serology of Marsupialia. *Nature* 217:418-420.
- (1970). Serological affinities of six genera of Didelphidae: Significance for the phylogeny of American and Australian marsupials. *Actas IV Congr. Latinoamer. Zool.*, Caracas, 10-16 Nov., 1968, 1:117-128.
- (1977) The comparative serology of Marsupialia, and a classification of marsupials. *Austr. J. Zool.*, Suppl. Ser., Nr. 52:1-152.
- Kohne, D. E., J. A. Chiscon and B. H. Hoyer (1972). Evolution of primate DNA sequence. *J. Human Evol.* 1:627-644.

- Kraglievich, J. L. (1951). Contribución al conocimiento de los primates fósiles de la Patagonia. I. Diagnósis previa de un nuevo primate fósil del Oligoceno superior (Colluehuapiano) de Gaimán, Chubut. *Com. Mus. Arg. Cienc. Nat.* 2:55-82.
- (1959). Rectificación acerca de los supuestos "molares humanos fósiles" de Miramar (Prov. de Buenos Aires). *Rev. Inst. Antrop. Fac. Filos. y Letras Univ. Nac. Litoral* 1:223-236.
- y A. G. Olazábal (1959). Los procionidos extinguidos del género *Chapalmalania* Amegh. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.* 6:1-59.
- Krassilov, V. (1973). Mesozoic plants and the problem of angiosperm ancestry. *Lethaia* 6:163-178.
- Kratochvil, J., L. Rodrigues and V. Barus (1978). Capromyinae (Rodentia) of Cuba, I. *Acta Scient. Natur. Acad. Scient. Bohem., Brno* 12(11):1-60.
- Landry, S. O. (1957). The interrelationships of the New and Old World hystricomorph rodents. *Univ. Calif. Publ. Zool.* 56:1-118.
- Lattin, G. de (1957). Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt. *Verhdl. Dtsch. Zool. Ges. Hamburg*.
- Lavocat, R. (1969). La systématique des rongeurs hystricomorphes et la derive des continents. *C. R. Acad. Sci. Paris (D)* 269:1496-1497.
- (1971). Affinités systematiques des Caviomorphes et des Phiomorphes et origine africaine des caviomorphes. *An. Acad. bras. Cienc., Suppl.* 43:515-522.
- (1973). Les rongeurs du Miocène d'Afrique orientale. *Mém. et Trav. Inst. Montpellier, E. P. H. E.* (1):2 vol.:1-284.
- (1974). What is a hystricomorph? In I. W. Rowlands (edit.) *The biology of hystricomorph rodents*. Symp. Zool. Soc., London 34:7-20.
- Lillegraven, J. A. (1974). Biogeographical considerations of the marsupial-placental dichotomy. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 5:263-283.
- and R. W. Wilson (1975). Analysis of *Simimys simplex*, an Eocene rodent (Zapodidae?). *J. Paleont.* 49:856-874.
- Linares, O. J. (1978). *The South American procyonids and their relationships with other carnivora: Evidence from the basicranium and ear region*. Ph. D. Thesis, University of Bristol, pp.: 1-177.
- Lindsay, E. (1968). Rodents from the Hartman Ranch local fauna. *PaleoBios* Nr. 6:1-22.
- (1972). Small mammal fossils from the Barstow formation, California. *Univ. Cal. Publ. Geol. Sci.*, 93:1-104.
- (1977). *Simimys* and origin of the Cricetidae (Rodentia: Muroidea). *Géobios* 10:597-623.
- Lloyd, J. J. (1963). Tectonic history of the south Central America origin. In O. E. Childs and B. W. Beebe (edit.) *Backbone of the Americas*. *Am. Assoc. Pet. Geologists Mem.* 2:88-100.
- MacArthur, R. H. (1969). Pattern of communities in the tropics. *Biol. Jour. Linnean Soc.* 1:19-30.
- and E. O. Wilson (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Malfait, B. T., and M. G. Dinkelman (1972). Circum-Caribbean tectonic and igneous activity and the evolution of the Caribbean plate. *Bull. Geol. Soc. Amer.* 83:251-272.
- Mares, M. A. (1975). South American mammal zoogeography: Evidence from convergent evolution in desert rodents. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 72:1702-1706.
- Margalef, R. (1974). *Ecología*. Ed. Omega, S. A., Barcelona.
- Marshall, L. G. (1976). Evolution of the Thylacomyidae, extinct saber-tooth marsupials of South America. *PaleoBios* Nr. 23:1-30.
- (1977). Cladistic analysis of borhyaenoid, dasyuroid, didelphoid, and thylacinid (Marsupialia: Mammalia) affinity. *Syst. Zool.* 26:411-425.
- (1978). Evolution of the Borhyaenidae, extinct South American predaceous marsupials. *Univ. Cal. Publ. Geol. Sci.*, 117:1-89.
- R. F. Butler, R. E. Drake, G. H. Curtis and R. H. Tedford (1979). Calibration of the Great American Interchange. *Science* 204:272-279.
- and R. Pascual. (1977). Nuevos marsupiales Caenolestidae del "piso Notohipidense" (SW de Santa Cruz, Patagonia) de Ameghino. Sus aportaciones a la cronología y evolución de las comunidades de mamíferos sudamericanos. *Publ. Mus. Munic. C. Nat. Mar del Plata "Lorenzo Scaglia"* 2:91-122.
- R. Pascual, G. H. Curtis and R. E. Drake (1977) South American geochronology: radio-metric time scale for middle to late Tertiary mammal-bearing horizons in Patagonia. *Science* 195:1325-1328.

- Martin, P. G. (1970). The Darwin Rise hypothesis of the biogeographical dispersal of marsupials. *Nature* 225:197-198.
- Massoia, E. (1979). Descripción de un género y especie nuevos: *Bibimys torresi* (Mammalia-Rodentia-Cricetidae-Sigmodontinae - Scapteromyini). *Physis Sección C*, 38 (Nr. 95): 1-7.
- Matthew, W. D. (1915). Climate and Evolution. *Ann. New York Acad. Sci.* 24:171-318.
- Mayr, E. (1965). What is a fauna? *Zool. Jb. Syst.* 92:473-486.
- Mc Dowell, Jr., S. B. (1958). The Greater Antillean insectivores. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 95:113-214.
- McKenna, M. (1956). Survival of primitive Notoungulates and Condylarthrs into the Miocene of Colombia. *Amer. Jour. Sci.* 254:736-743.
- McKenna, M. C. (1967). Classification, range and deployment of the Prosimian Primates. *Colloques Int. C. N. R. S. N° 163, Problèmes actuels de Paléont.* C. N. R. S., Paris: 603-610.
- (1975). Towards a phylogenetic classification of the Mammalia. In W. P. Luckett and F. S. Szalay (edit.). *Phylogeny of the Primates*, Plenum Publ. Co., New York: 21-46.
- J. S. Mellet, and F. S. Szalay (1971). Relationships of the Cretaceous mammal *Deltaitheridium*. *J. Paleontol.* 45:441-442.
- Mein, P., et M. Freudenthal (1971). Une nouvelle classification des Cretetidae (Mammalia, Rodentia) du Tertiaire de l'Europe. *Scripta Geol.* 2:1-37.
- Mills, J. R. E. (1971). The dentition of *Morganucodon*. In D. M. Kermack and K. A. Kermack (edit.) *Early Mammals*. *Zool. Jour. Linnean Soc., Suppl* 1 50:29-63.
- Minkoff, E. C. (1976). Mammalian superorders. *Zool. J. Linn. Soc.* 58:147-158.
- Mones, A. (1975). Estudios sobre la familia Hydrochoeridae (Rodentia). V. Revalidación de sus caracteres morfológicos dentarios con algunas consideraciones sobre la filogenia del grupo. *Act. Prim. Congr. Arg. Paleont. Bioestrat. (Tucumán, Argentina, 1974)* 2:463-476.
- Müller, P. (1972). Centres of dispersal and evolution in the Neotropical Region. *Studies on the Neotropical Fauna* 7:173-185.
- (1973). *The dispersal centres of terrestrial Vertebrates in the Neotropical realm*. *Biogeographica*, vol. 2. Dr. W. Junk N. V., Publ., The Hague.
- Musser, G. G., and A. L. Gardner (1974). A new species of the ichthyomyine *Daptomys* from Perú. *Amer. Mus. Novitates* Nr. 2537:1-23.
- Noble, G. K. (1925). The evolution and dispersal of frogs. *Amer. Nat.* 59:265-271.
- Parker, W. K. (1886). On the structure and development of the skull in the Mammalia. Part II. Edentata, Part III. Insectivora. *Philos. Trans. Roy. Soc.* 1885, 177, T:1-275.
- Pascual, R. (1960). Una nueva familia "Entelopsidae". Descripción de la nueva especie *Entelops parodi*. *Acta Geol. Lilloana* 3:127-176.
- (1970). Evolución de comunidades, cambios faunísticos e integraciones biocenóticas de los vertebrados cenozoicos de Argentina. *Actas IV Cong. Latinoamer. Zool.*, Caracas, 10-16 Nov. 1968 2:991-1088.
- (1979). Nuevos y singulares tipos ecológicos de marsupiales extinguidos de América del Sur (Paleoceno tardío u Eoceno temprano) del Noroeste argentino. *Act. II Congr. Arg. Paleont. y Bioestr.*, y I Congr. Latinoamer. Paleont. (Buenos Aires). (en prensa).
- y M. L. Díaz de Gamero (1969). Sobre la presencia del género *Eumegamys* (Rodentia, Caviomorpha) en la formación Urumaco del Estado Falcon (Venezuela). Su significación cronológica. *Bol. Inf. Asoc. Venez. Geol. Min. Pet.* 12:369-386.
- y H. E. Herrera (1973). Adiciones al conocimiento de *Pliolestes tripotamicus* Reig, 1955 (Mammalia, Marsupialia, Caenolestidae) del Plioceno superior de la Argentina. *Ameghiniana* 10:36-50.
- (1970c). Vertebrados cenozoicos del Ecuador. *Actos IV Congr. Latinoamer. Zool.*, Caracas, 10-16 Nov., 1968 2:955-969.
- y O. E. Odreman Rivas (1971). Evolución de las comunidades de los vertebrados del Terciario argentino. Los aspectos paleozoogeográficos y paleoclimáticos relacionados. *Ameghiniana* 8:372-412.
- y — (1973). Las Unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos, su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastrofícos. *Actas V Congr. Geol. Argentino* 3:293-338.
- E. J. Ortega Hinojosa, D. Gondar y E. Tonni (1965). Las edades del Cenozoico mamífero de la Argentina, con especial atención a aquellos del territorio bonaerense. *Anal. Com. Inv. Cient. Prov. Buenos Aires* 6:165-193.

- Patterson, B. (1952). Un nuevo y extraordinario marsupial deseadiano. *Rev. Mus. Munic. Cienc. Nat. Mar del Plata* 1:39-44.
- (1958). Affinities of the Patagonian fossil mammal *Necrolestes*. *Breviora Mus. Comp. Zool.* 49:1-14.
- (1967). Order Edentata. in *The Fossil Record, Chapt. 30, Mammalia*, by P. M. Butler et al., :771-772. London: Geol. Society.
- (1977). A primitive pyrothere (Mammalia, Notoungulata) from the early Tertiary of Northwestern Venezuela. *Fieldiana: Geology*, 33(22):397-422.
- and R. Pascual (1963). The extinct land mammals of South America. *XVI Internat. Congr. Zool.*, Washington, 20-27 August, 1963:138-148.
- and — (1968a). New echimyid rodents from the Oligocene of Patagonia, and a synopsis of the family. *Breviora Mus. Comp. Zool.* 301:1-14.
- and — (1968b). The fossil mammal fauna of South America. *Quart. Rev. Biol.* 43:409-451.
- and — (1972). The fossil mammal fauna of South America. In A. Keast, F. C. Erk and B. Glass (eds.) *Evolution, Mammals and Southern Continents* State Univ. New York, Press, Albany: 247-309.
- Paula Couto, C. de. (1952). Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Marsupialia: Didelphidae. *Amer. Mus. Novit.* 1567: 1-26.
- (1962). Didelfideos fósiles del Paleoceno de Brasil. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat. "Bernardino Rivadavia" Zool.*, 8(12):135-166.
- (1970a). New on the fossil marsupials from the Riochican of Brazil. *An. Acad. Brasil. Cienc.*, 41:19-34.
- (1970b). Evolução de comunidades, modificações, faunísticas e integrações biocenóticas do vertebrados cenozóicos do Brasil. *Act. IV Congr. Latinoamer. Zool.*, Caracas 2:907-930.
- Fearson, O., and J. L. Patton (1976). Relationships among South American phyllotine rodents based on chromosome analysis. *Jour. Mammal.* 57:339-350.
- Pocock, T. N. (1976). Pliocene mammalian microfauna from Langebaanweg: A new fossil genus linking the Otomyinae with the Murinae. *South Afric. J. Sc.* 72:58-60.
- Porta, J. de (1968). Les vertébrés fossiles de Colombie et les problèmes posés par l'isolement du continent sud-américain. *Palaeovertebrata* 2(2):77-94.
- Powers, S. (1911). Floating islands. *Pop. Sci. Monthly* 79:303-307.
- Frescott, J. H. (1959). Rafting of jackrabbit on kelp. *Jour. Mammal.* 40:443-444.
- Quentin, J. C. (1973). Affinités entre les Oxyures parasites des rongeurs hystricidés, Erethizontidés et Dinomyidés. Intérêt paléobiogéographique. *C. R. Acad. Sci. Paris. (D)* 276: 2015-2017.
- Rapoport, E. H. (1973). *Areografía. Introducción a la corología cuantitativa*. Fundación Bariloche, Depto. Recursos Nat. y Energía, San Carlos de Bariloche.
- Raven, P. H., and D. I. Axelrod (1975). History of the flora and fauna of Latin America. *American Scientist* 63:420-429.
- Reig, O. A. (1952a). Sobre la presencia de mustélidos mefitinos en la formación Chapadmalal. *Rev. Mus. Munic. Cienc. Nat. Mar del Plata* 1:45-51.
- (1952b). Descripción previa de nuevos ungulados y marsupiales fósiles del Plioceno y del Eocuartario argentinos. *Rev. Mus. Munic. Cienc. Nat. Mar del Plata* 1:119-129.
- (1955). Noticia preliminar sobre la presencia de microbioterinos vivientes en la fauna sudamericana. *Invest. Zool. Chilenas* 2:121-130.
- (1956). Note préliminaire sur un nouveau genre de Mustélidés fossiles du Pleistocene de la République Argentine. *Mammalia (Paris)* 20:223-230.
- (1958). Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la formación Chapadmalal. I. Lista faunística preliminar. *Acta Geol. Lilloana* 2:241-253.
- (1962). Las integraciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *Ameghiniana* 1(8):131-140.
- (1963). Nuevos datos y nuevas hipótesis sobre la cenogénesis de los tetrápodos sudamericanos. *Physis*: 157-162.
- (1968). Peuplement en vertébrés tetrápodes de l'Amerique du Sud. In Cl. Delamare Deboutteville, et E. Rapoport (eds.) *Biologie de l'Amerique Australe*. C. R. N. S., Paris 4:215-260.
- (1970). Algunos problemas en la interpretación de las asociaciones de vertebrados del Triasico de América del Sur. *Act. IV Congr. Latinoamer. Zool.*, Caracas, 10-16 Nov. 1968 2:1089-1098.
- (1972). *The evolutionary history of the South American cricetid rodents*. Ph. D. Thesis, University College, London: 1-451.
- (1975). Diversidad, historia evolutiva y dispersión de los roedores cricétidos sudamericanos. *Acta Cient. Venez.*, 26 Suppl. 1:7.
- (1978). Roedores cricétidos del Plioceno Superior de la Provincia de Buenos Aires (Argentina). *Publ. Mus. Munic. C. Nat. Mar del Plata "Lorenzo Scaglia"* 2:164-190.

- (1980). A new fossil genus of South American cricetid rodents allied to *Wiedomys*, with an assessment of the Sigmodontinae. *J. Zool. Lond.* 192:257-281.
- A. L. Gardner, N. O. Bianchi, and J. L. Patton (1977). The chromosomes of the Didelphidae (Marsupialia) and their evolutionary significance. *Biol. Jour. Linnean Soc.* 9:191-216.
- J. A. W. Kirsch, and L. G. Marshall (in prep.). Systematic relationships of extant and Neocene didelphoid marsupials.
- and O. J. Linares (1969). The occurrence of *Akodon* in the Upper Pliocene of Argentina. *Jour. Mammal.* 50:643-647.
- and G. G. Simpson (1972). *Sparassocynus* (Marsupialia, Didelphidae), a peculiar mammal from the late Cenozoic of Argentina. *Jour. Zool. London* 167:511-539.
- Feinhardt, R. H. (1959). A review of the Sirenia and Desmostylia. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* 36:1-146.
- Reinig, W. F. (1950). Chorologische Voraussetzungen für die Analyse von Formenkreisen. In A. von Jordans, und F. Peus (eds.) *Syllegomena Biologica, Fetsch. Otto Kleinschmidt*. Ziensen, Wittenberg: 346-378.
- Reyment, R. A. (1969). Ammonite biostratigraphy, continental drift and oscillatory transgressions. *Nature* 224:137-140.
- and E. A. Tait (1972). Biostratigraphical data of the early history of the South Atlantic Ocean. *Trans. Royal Soc. London* 264:55-95.
- Ride, W. D. L. (1956). The affinities of *Burramys parvus* Broom, a fossil phalangeroid marsupial. *Proc. Zool. Soc. London* 127(3):413-429.
- (1962). On the evolution of Australian marsupials. In G. W. Leeper (edit.) *The evolution of living organisms. A symposium*. Melbourne Univ. Press, Melbourne 1959: 281-306.
- (1964). A review of Australian fossil marsupials. *Proc. Roy. Soc. West. Australia* 47:97-131.
- (1968). On the past, present and future of Australian mammals. *Australian Jour. Sci.* 33:1-11.
- (1970). *A guide to the native mammals of Australia*. Oxford Univ. Press, Melbourne pp. xiv+1-249.
- Ringuelet, R. A. (1957). Biogeografía de los arácnidos argentinos del orden Opiliones. *Contr. Cient. Fac. Cienc. Exact. y Nat., Serie Zool.* 1(1):1-33.
- (1961). Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis* 22:151-170.
- Rinker, G. C. (1954). The comparative myology of the mammalian genera *Sigmodon*, *Oryzomys*, *Neotoma* and *Peromyscus* (Cricetinae), with remarks on their intergeneric relationships. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan* 83:1-124.
- Robinson, F. (1963). Fused cervical vertebrae from the Bridges formation (Eocene) of Wyoming. *Univ. Colorado Stud. Ser. Geol.* 1:6-9.
- Romer, A. S. (1966). *Vertebrate Paleontology*. 3rd edit. Chicago Univ. Press, Chicago.
- (1969). The Brazilian Triassic cynodonts reptiles *Belesodon* and *Chiniquodon*. *Breviora Mus. Comp. Zool.* 332:1-16.
- (1970). The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VI. A chiniquodont cynodont with an incipient squamosol-dentary jaw articulation. *Breviora Mus. Comp. Zool.* 344:1-18.
- (1973). The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XVIII. *Probelesodon minor*, a new species of carnivorous cynodont; family Probainognathidae nov. *Breviora Mus. Comp. Zool.* 401:1-4.
- Rosenzweig, M. L. (1975). On continental steady states of species diversity. In M. L. Cody, and J. M. Diamond (eds.) *Ecology and evolution of communities* Belknap Press, Cambridge, Massachusetts: 121-140.
- Rovereto, C. (1914). Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anal. Mus. Nac. Hist. Nat. Buenos Aires* 25:1-247.
- Rusconi, C. (1936). Distribución de los vertebrados fósiles del piso Ensenadense. *Biol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba* 33:183-215.
- (1935). Las especies de primates del Oligoceno de Patagonia (gen. *Homunculus*). *Ameghiniana* 1:39-125.
- Rütimeyen, L. (1867). *Ueber die Herkunft unserer Thierwelt. Eine zoogeographische Skizze*. H. Georg., Basel.
- Sarich, V. M. (1970). Primate systematics with special reference to Old World monkeys. In J. R. Napier, and P. H. Napier (eds.) *Old World Monkeys*. Academic Press, New York: 175-226.
- and J. E. Cronin (1976). Molecular systematics of the Primates. In *Molecular Anthropology*, M. Goodman and R. Tashian, eds.: 141-170. New York: Plenum Press.

- Savage, D. E. (1951). A Miocene phyllostomatid bat from Colombia, South America. *Univ. California Publ., Bull. Dept. Geol. Sci.* 28:357-366.
- Savage, D. E. (1958). Evidence from fossil land mammals on the origin and affinities of the Western Nearctic Fauna. In C. L. Hubbs (edit.) *Zoogeography* Amer. Ass. Adv. Sci., Washington 51:97-129.
- Savage, J. M. (1973). The geographic distribution of frogs: Patterns and predictions. In J. L. Vial (edit.) *Evolutionary biology of the Anurans*. Univ. Mississippi Press, Columbia, Mississippi: 351-445.
- (1974). The isthmian link and the evolution of Neotropical mammals. *Contr. in Sci., Nat. Hist. Mus. Los Angeles County* 260:1-51.
- Savage, R. J. G. (1977). Evolution in carnivorous mammals. *Palaeontology* 20:237-271.
- Scillato Yané, G. J. (1977). Octomyodontinae, nueva subfamilia de Mylodontidae (Edentata, Tardigrada). Descripción del cráneo y mandíbula de *Octomyodon robertoscagliai*, n. sp., procedentes de la Formación Arroyo Chasicó (edad Chasicuense, Plioceno temprano) del sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina). Algunas consideraciones filogenéticas y sistemáticas sobre los Mylodontoidea. *Publ. Mus. Munic. C. Nat. Mar del Plata "Lorenzo Scaglia"* 2:123-140.
- Schlosser, M. (1887). Die Affen, Lemuren, Chiropteren... des Europäischen Tertiars. *Beitr. Paläont. Geol. Österreich-Ungarns* 6:1-224.
- Schwerdtfeger, F. (1968). *Oekologie der Tiere. Demoekologie*. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
- Sclater, J. G., and D. P. McKenzie (1973). Paleobathymetry of the South Atlantic. *Bull. Geol. Soc. Amer.* 84:3203-3216.
- Scott, W. B. (1913). *A history of land mammals in the western hemisphere*. McMillan Co., New York.
- Segall, W. (1969). The middle ear region of *Dromiciops*. *Acta Anat.* 73:489-501.
- Shrivastava, R. K. (1963). Deltoid musculature of the Edentata, Pholidota, and Tubulidentata. *Okajimas Folia Anat. Jap.* 38:25-38.
- Sigé, B. (1971). Les Didelphoidea de Laguna Umayo (form. Vilquechico, Crétacé supérieur, Pérou) et le peuplement marsupial de l'Amérique du Sud. *C. R. Acad. Sci. Paris (D)* 273: 2479-2481.
- (1972). La faunule de mammifères du Crétacé supérieur de Laguna Umayo (Andes péruviennes). *Bull. Mus. Nat. r'Hist. Nat.* (3)99, *Sc. de la Terre* 19:375-409.
- (1973). Dispersion mésozoïque des marsupiaux, données et hypothèses. *Réunion Ann. Sc. de la Terre Paris* 1973:382.
- Simons, E. L. (1967). New evidence on the anatomy of the earliest catarrhine Primates. In D. Stark, R. Schneider, and H. J. Kuhn (eds.) *Neue Ergebnisse der Primatologie* Gustav Fischer, Stuttgart: 15-18.
- Simpson, B. B. (1975). Pleistocene changes in the flora of the high tropical Andes. *Paleobiology* 1:273-294.
- Simpson, G. G. (1928). Affinities of the Polydolopidae. *Amer. Mus. Novitates* 323:1-13.
- (1931). *Metacheiromys* and the relationships of the Edentata. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 59:295-381.
- (1933). The "plagiaculacoid" type of mammalian dentition. *Jour. Mammal.* 14:97-107.
- (1940a). Mammals and land bridges. *Jour. Washington Acad. Sci.* 30:137-163.
- (1940b). Antarctica as a faunal migration route. *Proc. 6th Pacific Sci. Congr.*: 755-768.
- (1940c). Review of the mammal-bearing Tertiary of South America. *Proc. Amer. Philo-sophic. Soc.* 83:649-709.
- (1943). Turtles and the origin of the fauna of Latin America. *Amer. Jour. Sci.* 241:413-429.
- (1945). The principles of classification and a new classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 85:1-xvi, 1-350.
- (1948). The beginning of the age of mammals in South America. Part I. Introduction, Systematics: Marsupialia, Edentata, Condylarthra, Litopterna and Notioptegonia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 91:1-232.
- (1949). Continents in the Age of Mammals. *Tulsa Geol. Soc. Digest* 17:58-65.
- (1950). History of the fauna of Latin America. *Amer. Scientist* 38:261-389 (Traducido al español: G. G. Simpson *Evolución y Geografía*. EUDEBA, Buenos Aires. 1964: 57-86.
- (1953). *Evolution and Geography. An essay on historical biogeography with special reference to mammals*. Condon Lectures, Oregon State System of Higher Education, Eugene, Oregon. (Traducido al español: G. G. Simpson *Evolución y Geografía*. EUDEBA, Buenos Aires 1964:1-64.
- (1961). Historical zoogeography of Australian mammals. *Evolution* 15:431-446.
- (1969). South American Mammals. In E. J. Fittkau, et. al. *Biogeography and Ecology in South America*. Dr. W. Junk N. V. Publ., The Hague: 879-909.

- (1970a). The Argyrolagidae, extinct South American marsupials. *Bull. Mus., Comp. Zool.* 139:1-86.
- (1970b). Additions to knowledge of the Argyrolagidae (Mammalia, Marsupialia) from the late Cenozoic of Argentina. *Breviora Mus. Comp. Zool.* 361:1-9.
- (1970c). Additions to knowledge of *Groeberia* (Mammalia, Marsupialia) from mid-Cenozoic of Argentina. *Breviora Mus. Comp. Zool.* 362:1-17.
- (1971a). Clasificación, terminología y nomenclatura provinciales para el Cenozoico mamífero. *Rev. Asoc. Geol. Arg.* 26:281-297.
- (1971b). The evolution of marsupials in South America. *An. Acad. Brasil Cienc., Supl.* 43:103-118.
- Slaughter, B. H. (1968a). Early known marsupials. *Science* 162:254-255.
- (1968b). *Holoclemensia* instead of *Clemensia*. *Science* 162: 306.
- (1971). Mid-Cretaceous (Albian) therians of the Butler Farm local fauna. In D. M. Kermack, and K. A. Kermack (eds.) *Early Mammals. Zool. Jour. Linnean Soc., Suppl.* 1 50:131-144.
- Sloan, R. E., and L. van Valen (1965). Cretaceous mammals from Montana. *Science* 148(3667):220-227.
- Smith, H. M. (1949). Herpetogeny in Mexico and Guatemala. *Ann. Assoc. Amer. Geogr.* 39(3):219-238.
- Smith, J. D. (1972). Systematics of the chiropteran family Mormoopidae. *Misc. Publ., Univ. Kansas Mus. Nat. Hist.* 56:1-132.
- Southwood, T. R. E. (1976). Bionomic strategies and population parameters. In *Theoretical Ecology, Principles and applications*, R. M. May edit.: 26-48. Philadelphia-Toronto: W. B. Saunders Co.
- Sthal, B. J. (1974). *Vertebrate history: Problems in evolution*. McGraw-Hill Book Co., New York.
- Stewart, J. E. and W. L. Goerlich (1972). On the value of hair scale patterns as a taxonomic character in Cricetidae. *Paper for Biology* 36B, Yale University: 1-18 (mimeo).
- Stirton, R. A. (1946). A rodent and a peccary from the Cenozoic of Colombia. *Compil. Est. Geol. Ofic. Colombia* 7:317-324.
- (1951). Ceboid monkeys from the Miocene of Colombia. *Univ. California Publ., Bull. Dept. Geol. Sci.* 28:315-356.
- (1953). Vertebrate paleontology and continental stratigraphy in Colombia. *Bull. Geol. Soc. Amer.* 64:603-622.
- Straney, D. O., M. H. Smith, I. R. Greenbaum, and R. J. Baker (1979). Biochemical Genetics. In *Biology of the New World family Phyllostomatidae. Part. III.*, R. J. Baker, J. K. Jones and D. C. Carter eds.: 157-176. Special Publ. Texas Tech Univ. Museum, 16:441 pp.
- Stromer, E. (1926). Reste Land- und Süßwasser-Bewohnender Wirbeltiere aus den Diamantfeldern Deutsch-Südwestafrikas. In E. Kaiser (edit.) *Die Diamantenwüste Südwestafrikas*. D. Reimer, Berlin 2:107-153.
- Szalay, F. S. (1975). Phylogeny, adaptations and dispersal of the Tarsiiform Primates. In *Phylogeny of the Primates, a multidisciplinary approach*, W. P. Luckett and F. S. Szalay eds.: 357-404. New York and London: Plenum Press, 483 pp.
- Tedford, R. H. (1974). Marsupials and the new paleogeography. In C. A. Ross (edit.) *Paleogeographic provinces and provinciality*. Soc. Econ. Paleont. and Mineral. Special Publ. 21:109-126.
- M. R. Banks, N. R. Kemp, I. McDougall, and F. L. Sutherland (1975). Recognition of the oldest known fossil marsupials from Australia. *Nature* 255:141-142.
- Thenius, E. (1964). Herkunft und Entwicklung der südamerikanischen Säugetierfauna. *Zeitschr. für Säugetierkunde* 29:267-284.
- (1971). Zum gegenwertigen Verbreitung der Säugetiere und seiner Deutung in erdgeschichtlicher Sicht. *Natur und Museum* 101:185-196.
- Thomas, O. (1887). On the homologies and succession of the teeth in the Dasyuridae, with an attempt to trace the history of the evolution of Mammalian teeth in general. *Phil. Trans. Roy. Soc. London* 1887B:443-462.
- Thorington, R. W. Jr. (1975). The systematics of New World monkeys. *Pan. Amer. Health Organiz., Sc. Publ. Nr.* 317:8-18.
- Tischler, W. (1959). *Synökologie der Landtiere*. Stuttgart.
- Tonni, E. P. (1980). The present state of Knowledge of the Cenozoic birds of Argentina. *Contrib. Sci. Natur. Hist. Mus. Los Angeles County*. 330:105-114.
- Tullberg, T. (1899). Ueber das System der Nagetiere, eine phylogenetische Studie. *Nova Acta R. Soc. Scient. Upsal.* (3)18:1-1514.
- Turnbull, W. D. (1971). The Trinity therians: Their bearing on evolution in marsupials and other therians. In A. A. Dahlberg (edit.) *Dental Morphology and Evolution*. Univ. Chicago Press, Chicago: 151-178.

- Udvardy, M. D. F. (1969). *Dynamic zoogeography*. Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- Valencio, D. (1971). Reconstrucción y evolución del continente Gondwana sobre la base de datos paleomagnéticos y de la progresión de los fondos de los océanos. *Rev. Asoc. Geol. Argent.* 26:5-23.
- Van Valen, L. (1974). *Deltatheridium* and marsupials. *Nature* 248(544): 165-166.
- (1978). The beginning of the Age of Mammals. *Evolutionary Theory* 4:45-80.
- Villarroel, C. (1974). Les Mesothérinés (Notoungulata, Mammalia) du Pliocène de Bolivie. Leurs rapports avec ceux d'Argentine. *Ann. Paléon. (Vertébrés)* 60:245-281.
- Vrontzov, N. N. (1959). Sistema khomiakov (Cricetinae) mirovoi fauny i ikh filogeneticheskie svyazi. *Biull. Mosk. Obsh. Isp. Prir., (Biol.)* 44(5): 134-137.
- (1967a). *Evolutsia pishtchevaritelnoi sistemy gryzunov (Mysheobraznye)*. Izd. "Nauka", Novosibirsk: 1-240.
- (1967b). Stroenie pishtchevaritelnoi sistemy i sistematicheskoe polozhenie gryzunov roda *Lophiomys* Milne-Edwards. *Biull. Mosk. Obsh. Isp. Prir., (Biol.)* 72:43-50.
- (1966). Sistematicheskoe polozhenie i obzor khomiakov roda *Mystromys* Wagner. *Zool. Zh.* 45:436-446.
- (1968). Istoricheskaya zoogeografia mysheobraznykh (Muroidea) gryzunov. *Problemy Evoliutsii* 1:116-141. Izd. "Nauka", Sib. Otd. Akad. Nauk SSSR.
- Wahlert, J. H. (1968). Variability of rodent incisor enamel as viewed in thin section and the microstructure of the enamel in fossil and recent rodent groups. *Breviora Mus. Comp. Zool.* 309:1-18.
- (1973). *Protopitychus*, a hystricomorphous rodent from the late Eocene of North America. *Breviora Mus. Comp. Zool.* 419:1-14.
- Walker, A. (1972). The dissemination and segregation of early primates in relation to continental configurations. In *Calibration of Hominoid Evolution*, W. W. Bishop and J. A. Miller, eds.: 195-218. Scot. Acad. Press.
- Webb, S. D. (1969). Extinction-origination equilibria in Late Cenozoic land mammals of North America. *Evolution* 23:688-702.
- (1974). Pleistocene llamas of Florida, with a brief review of the Lamini. In S. D. Webb (edit.) *Pleistocene Mammals of Florida*. Univ. Florida Press, Gainesville: 170-213.
- (1978). A history of savanna vertebrates in the New World. Part II: South America and the Great Interchange. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 9:393-426.
- Wenzel, R. L., and V. J. Tipton (1966). Some relationships between mammal hosts and their ectoparasites. In R. L. Wenzel, and V. J. Tipton (eds.) *Ectoparasites of Panama*. Field Mus. Nat. Hist., Chicago: 677-723.
- Wetzel, R. M. (1977). The Chacoan peccary *Catagonus wagneri* (Rusconi). *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, Nr. 3:1-36.
- Wetzel, R. M., R. E. Dubos, R. L. Martin, and P. Meyers (1975). *Catagonus*, an "extinct" peccary, alive in Paraguay. *Science* 189:379-381.
- Williams, D. F. and M. A. Mares (1978). A new genus and species of phyllotine rodent (Mammalia: Muridae) from Northwestern Argentina. *Ann. Carnegie Mus.* 47:193-221.
- Windle, B. A. A., and F. G. Parsons (1899). On the Myology of the Edentata. Part. II *Proc. Zool. Soc. London* 1899:990-1017.
- Winge, H. (1888-1893). *E. Museo Lunds*, vol 1, vol. 2(1). H. Hagerups, Kjobenhavn.
- Wittman, O. (1934). Die biogeographischen Beziehungen der Südkontinente. *Zoogeographica* 2(2):246-304.
- and B. Patterson (1959). The rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the beginning of South American rodent evolution. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ.* 120:279-428.
- Woodburn, N. O., and R. H. Tedford (1975). The first tertiary monotreme from Australia. *Amer. Mus. Novitates* 2588:1-11.
- Woodburne, M. O. (1968). The cranial myology and osteology of *Dicotyles tajacu*, the collared peccary, and its bearing on classification. *Mem. S. Calif. Acad. Sci.*, 7:1-48.
- Woodger, J. H. (1952). *Biology and Language*. New York: Cambridge Univ. Press.

- Wood, A. E. (1949). A new Oligocene rodent from Patagonia. *Am. Mus. Novitates* 1435:1-54.
- (1950). Porcupines, paleogeography and parallelism. *Evolution* 4:87-98.
- (1972). An Eocene Hystricognathous rodent from Texas; its significance in interpretations of continental drift. *Science* 175:1250-1251.
- (1973). Eocene rodents, Pruett formation, Southwest Texas; their pertinence to the origin of the South American Caviomorpha. *The Pearce-Sellards Series, Texas Mem. Mus.* 20:1-40.
- (1974). The evolution of the Old World and New World Hystricomorphs. *Symp. Zool. Soc. London* 34:21-60.
- (1975). The problems of the Hystricognathous rodents. *Papers on Paleont.* 12:75-80.
- Woods, C. A. (1972). Comparative myology of jaw, hyoid, and pectoral appendicular regions of New and Old World Hystricomorph rodents. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 147:115-198.
- (1976). What is a hystricomorph-hystricognath rodent? *AIBS 27th ann. Meeting*, New Orleans, 30 May - 4 June 1976 (inédito).
- (1975). The hyoid, laryngeal and pharyngeal regions of bathyergid and other selected rodents. *J. Morphol.* 147:229-250.
- and E. B. Howland (1977). The skin musculature of hystricognath and other selected rodents. *Zbl. Vet. Med. C. Anat. Hist. Embryol.* 6:240-267.
- and — (1979). Adaptive radiation of capromyid rodents: anatomy of the masticatory apparatus. *J. Mammal.* 60:95-116.
- Yablokov-Khnzorian, S. M. (1972). *Evolutsia s tochki zreniia biogeografa. Problemy Evoliutsii* 2:154-169. Izd. "Nauka" Sib. Otd. Akad. Nauk SSSR.
- the Great Interchange. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1978. 9:393-426.
- and B. Patterson (1959). The rodents of the Deseadan Oligocene of Patagonia and the beginning of South American rodent evolution. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ.* 120:279-428.

CONTENIDO

	Pág.
1.- Introducción	7
2.- Breve síntesis histórica	11
3.- Puntos de partida teóricos y metodológicos	17
3.1. Requerimientos de una teoría científica	17
3.2. Fundamento y contrastación de las hipótesis	19
3.3. Niveles hipotéticos	22
3.4. Dilucidación de términos y conceptos teóricos	23
3.5. Diseño analítico	28
4.- Dilucidación de los linajes intervinientes	31
4.1. Inventario de los taxones intervinientes	31
4.2. Clasificación y relaciones de parentesco de los taxones intervinientes	45
4.2.1. Metateria	53
4.2.2. Otros supuestos metaterios	60
4.2.3. Relaciones de los Xenarthra	61
4.2.4. Roedores	62
4.2.4.1. Caviomorfos	62
4.2.4.2. Cricétidos	67
4.2.5. Primates	76
4.2.6. Meridiungulados	77
4.2.7. Disgresión: la dicotomía Henotherida-Neotherida	80
4.3. El registro fósil de los taxones intervinientes y las carac- terísticas de la secuencia litoestratigráfica sudamericana portadora de mamíferos	81
5.- Discriminación de los elementos intervinientes	89
5.1. El problema de los estratos faunísticos	89
5.2. Diferenciación de las estirpes intervinientes	92
5.3. Dilucidación de la antigüedad y origen de las estirpes	94
5.3.1. Estirpe de antiguo abolengo sudamericano	94
5.3.1.1. Distintas hipótesis sobre la antigüedad y el origen de los mamíferos sudameri- canos	94
5.3.1.2. Taxones mamíferoides de la América del Sur gondwánica	96
5.3.1.3. El problema del origen de los marsu- piales	99
5.3.1.4. El probable origen de Necrotragulidae, Groeberiidae y Microtragulidae	102
5.3.1.5. El probable origen de los Xenarthra	103
5.3.1.6. El probable origen de los Meridiungulata	103

	Pág.
5.3.2. Estirpes sudamericanas de abolengo alóctono	106
5.3.2.1. Origen y antigüedad de los Sirenia sudamericanos	106
5.3.2.2. Origen y antigüedad de los roedores caviomorfos	106
5.3.2.3. Origen y antigüedad de los cricétidos Sigmodontinae	108
5.3.2.4. Origen y antigüedad de los prociónidos del grupo Cyonasua	113
5.3.2.5. Origen y antigüedad de los monos plarrinos	114
5.3.2.6. Origen y antigüedad de las familias sudamericanas de quirópteros	115
5.3.3. Estirpe norteamericana invasora	116
5.3.3.1. El problema de la edad del establecimiento del puente continental interamericano	117
5.3.3.2. La implantación sucesiva de los elementos de la estirpe norteamericana	121
6.- Los grandes patrones de los cambios en la composición de las faunas sucesivas de mamíferos sudamericanos	123
6.1. Caracterización de las sucesivas horofaunas	124
6.1.1. Protohorofauna godwánica	124
6.1.2. Paleohorofauna sudamericana	125
6.1.3. Cenohorofauna sudamericana	127
6.1.4. Neohorofauna neotropical	131
7.- Conclusiones	135
8.- Resumen	141
9.- Abstract	143
10.-Agradecimientos	145
11.-Bibliografía	147



Sr. LUIS NUNCIO FABRIZIO
Intendente Municipal

Ing. THEODORO BRONZINI (h)
Secretario de Gobierno

Dr. LUIS A. MELOGRANO LECUNA
Director de Cultura

Lic. ROBERTO O. VETERE
Director

Deseamos canje con publicaciones similares.
Desejamos permutar con as publicações congeneres.
We wish to establish etchange f publications.
On prie l' echange des publications.
Austausch erwünscht.

Para correspondencia y canje dirigirse a:

Museo Municipal de Ciencias Naturales "Lorenzo Scaglia"
Casilla de Correo 1207 - Correo Central
7600 - Mar del Plata - Pcia. de Buenos Aires - República Argentina