

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/308206315>

El origen de la fauna Sudamericana moderna: de Gondwana al Gran Intercambio Americano

Chapter · July 2016

CITATIONS

2

READS

9,739

1 author:



[Martín Felipe Chávez Hoffmeister](#)

Universidad Austral de Chile

26 PUBLICATIONS 174 CITATIONS

SEE PROFILE

Capítulo 3

El origen de la fauna Sudamericana moderna: de Gondwana al Gran Intercambio Americano.

Martín F. Chávez Hoffmeister^{1, 2}

Introducción

El Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA) (Marshall *et al.*, 1984; Stehli y Webb, 1985) es uno de los mayores eventos biogeográficos que han modelado la composición de la fauna moderna en las Américas. Este término se refiere al proceso de migración de faunas continentales entre Norte y Sudamérica, particularmente durante el Neógeno tardío y Cuaternario³. Originalmente considerado como un evento relativamente rápido ocurrido a inicios del Pleistoceno, actualmente se considera como un proceso complejo que involucró múltiples oleadas de migraciones en ambas direcciones iniciadas durante el Mioceno (Cione *et al.*, 2007). Este proceso se aceleró significativamente tras la formación del Istmo de Panamá hacia fines del Plioceno, creando una conexión permanente entre ambos continentes y terminando con el aislamiento Sudamericano.

La conexión entre ambos continentes causó un profundo cambio en la composición faunística de ambas regiones, jugando un rol fundamental en la conformación de las ecozonas Neotropical, que abarca desde Sudamérica y hasta

¹ Escuela de Ciencias de la Tierra, Universidad de Bristol, Bristol, Inglaterra.

² Instituto de Ciencias de la Tierra, Transdisciplinary Center for Quaternary Research in the South of Chile. Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

³ <http://www.stratigraphy.org/index.php/ics-chart-timescale>

las regiones tropicales de Norteamérica, y Neártica, que incluye el resto de Norteamérica. Como resultado, casi la mitad de las especies de mamíferos presentes actualmente en Sudamérica descienden de inmigrantes del hemisferio norte. Sin embargo este evento está lejos de ser el único que modeló la fauna moderna del continente.

Sudamérica estuvo unida a otros bloques continentales durante millones de años, permitiendo el intercambio de fauna y flora con continentes actualmente distantes como África y Australia. Su posterior separación y aislamiento fueron la causa de grandes cambios en la fauna continental y llevaron a la aparición de ecosistemas únicos en el mundo,

Este capítulo tiene por finalidad ofrecer una breve introducción actualizada a los procesos biogeográficos que modelaron la fauna Sudamericana, con énfasis en el origen de la fauna que habitaba el continente previo al GIBA. Dada la naturaleza sintética del presente texto, solo se ofrecen referencias esenciales y en lo posible recientes a modo de ejemplo, y no deben considerarse como una revisión exhaustiva en la temática.

Gondwana (510-110 ma⁴)

Conocer la historia geológica de Sudamérica es importante para entender sus conexiones biogeográficas con continentes distantes. La flora y fauna que actualmente habita el continente componen la ecozona denominada Neotrópico, la cual se extiende hacia el norte incluyendo las regiones tropicales de Centro y Norteamérica, las islas del Caribe y el sur de Florida. Esta región comparte numerosos elementos comunes con otros continentes del hemisferio sur,

⁴ ma significa millones de años

ofreciendo evidencia de antiguas conexiones entre estos bloques continentales y la pasada existencia de un único bloque austral: Gondwana.

Gondwana reunía a Sudamérica, Antártida, África, Madagascar, Australia, Nueva Zelanda, la península Arábiga e India; y las fases finales de su formación original ocurrieron cerca del límite Ediacariano-Cámbrico (*circa* 570-510 ma), predatando incluso a la formación del supercontinente Pangea (Cawood y Buchan, 2007). Sudamérica representaba el margen oeste de Gondwana y se hallaba unida al este con África y al sur con la Antártida. Posteriormente, a fines del Carbonífero y a lo largo del Pérmico (*circa* 320-250 ma) se completó la formación del supercontinente Pangea. Durante esta etapa Sudamérica se hallaba unida al norte con Norteamérica, de la cual comenzaría a separarse durante el Jurásico temprano (185 ma) con la apertura del Atlántico central, que marca también el inicio del desprendimiento del bloque gondwanico (Veevers, 2004). A partir de entonces Gondwana comienza a fragmentarse y hacia fines del Cretácico temprano (*circa* 130-110 ma) Sudamérica comienza a separarse de África con la formación del Atlántico sur. Por su parte, la conexión Sudamérica-Australia a través del corredor Antártico persistiría al menos hasta el Cretácico tardío (*circa* 80 ma). Finalmente, durante el Oligoceno (*circa* 30 ma), Sudamérica completa su transformación en un continente isla tras su separación definitiva del continente Antártico y la apertura de Paso de Drake.

Como hemos mencionado, estos periodos de conexión y fragmentación conllevaron una amplia gama de intercambios bióticos a través de diferentes procesos de dispersión y transporte. Hasta fines del Cretácico temprano la flora y fauna Sudamericana se hallaba conectada con el resto de Gondwana a través de un sistema de corredores, siendo parte del continuo conformado por la biota gondwanica. En efecto, dicha continuidad biótica durante el Pérmico es una de las líneas de evidencias más citadas para demostrar la existencia del supercontinente Gondwanico, ejemplificada por la distribución de plantas como *Glossopteris* y

sinápsidos como *Cynognatus* y *Lystrosaurus*. Posteriormente, el proceso de fragmentación continental produjo sucesivos eventos de vicarianza ⁵, interrumpidos por ocasionales eventos de dispersión a larga distancia o a través de puentes. Las floras del sur de Sudamérica, Australia, Nueva Zelanda y Sudáfrica que comparten numerosos tipos de plantas de origen gondwánico, representan un claro ejemplo de vicarianza (Fig. 1A). Las winteráceas (*e.g.* el canelo) y proteáceas (*e.g.* el notro) son algunas de las plantas actuales compartidas por todas estas regiones, mientras que otras como los géneros *Nothofagus* (*e.g.* el raulí) y *Dicksonia* (helechos arborescentes) se encuentran presentes en todas ellas a excepción de África, lo que posiblemente refleja una dispersión posterior a la separación de dicho continente. Por su parte, el registro fósil ha permitido confirmar que otras plantas como las casuarináceas también poseían una distribución similar en el pasado (McLoughlin, 2001) y que flora equivalente estaban presentes en Antártida (Poole *et al.*, 2001). Dicho continente también actuó como un corredor para la dispersión de plantas entre Sudamérica y Oceanía, incluyendo el género *Eucalyptus* que actualmente solo se encuentra en Australasia pero cuyos fósiles más antiguos han sido hallados en la Patagonia Argentina (Gandolfo *et al.*, 2011).

En el caso de los vertebrados, los marsupiales proveen un ejemplo bien documentado del efecto de la fragmentación gondwánica (Fig. 1B). Si bien en la actualidad la mayor diversidad de marsupiales se encuentra en Sudamérica y Australia, el registro fósil sugiere que los metaterios tuvieron su origen en el hemisferio norte. *Sinodelphys* del Cretácico temprano (*circa* 125 ma) de China es el metaterio más antiguo conocido (Zhe-Xi *et al.*, 2003), mientras que *Paradectes* del Paleoceno temprano (*circa* 65 ma) de Norteamérica es el marsupial más antiguo conocido (O'Leary *et al.*, 2013) y un posible miembro del linaje de

⁵ vicarianza: fraccionamiento en la distribución de especies.

marsupiales dominantes en Sudamérica, los ameridelfos. De hecho, metaterios próximamente emparentados con los marsupiales, como *Kokopellia*, aparecen en el registro fósil norteamericano desde mediados del Cretácico (*circa* 100 ma). Por su parte, los marsupiales más antiguos conocidos para el hemisferio sur proceden del Paleoceno medio (*circa* 60 ma) de Sudamérica; mientras que su primer registro en Australia, *Djarthia*, data del Eoceno temprano (*circa* 54 ma) (Beck *et al.*, 2008). Esto sugiere que el ingreso de los marsupiales a Sudamérica pudo producirse entre fines del Cretácico e inicios del Paleoceno, desde donde habrían llegado a Australia vía Antártica hacia fines del Paleoceno. La mayor parte de estos cruces se habrían producido tras el inicio de la fragmentación gondwánica, por lo que en su mayoría implicarían dispersiones a través de corredores temporales como puentes o arcos de islas. Adicionalmente esto explicaría la ausencia de marsupiales en África y Nueva Zelanda, que se habría separado antes de su arribo a áreas colindantes. Esta hipótesis es apoyada por análisis moleculares, que demuestran que el monito del monte *Dromiciops gliroides* (Microbiotheria) es el australidelfio actual más primitivo, siendo el único miembro viviente de este grupo de marsupiales que habita afuera de Australia (Nilsson *et al.*, 2010); así como por el registro fósil Antártico que incluye la presencia de microbioterios (e.g. *Woodburnodon*) y ameridelfos durante el Paleógeno (Reguero *et al.*, 2002). De hecho, los microbioterios fueron diversos en Sudamérica durante el Paleógeno, lo que sugiere que los australidelfios pudieron originarse en Sudamérica y luego colonizar Australia. Sea cual fuese el centro de origen de los australidelfios, es claro que la proximidad de los bloques gondwánicos y su posterior distanciamiento fueron elementos claves para la dispersión y radiación de los marsupiales.

Un mecanismo similar podría explicar la ausencia de mamíferos placentarios en Australia, presentes en Sudamérica y en el registro fósil de Antártica.

El aislamiento Sudamericano y la fauna ancestral (55?-3 ma)

Como hemos mencionado, la separación de Sudamérica y Antártida occidental marca la culminación de lo que George Gaylord Simpson (1980) denominó como “la espléndida aislación”. Separada de otras masa de tierra, la fauna Sudamericana evolucionó en forma completamente independiente, dando origen a un conjunto único de vertebrados continentales.

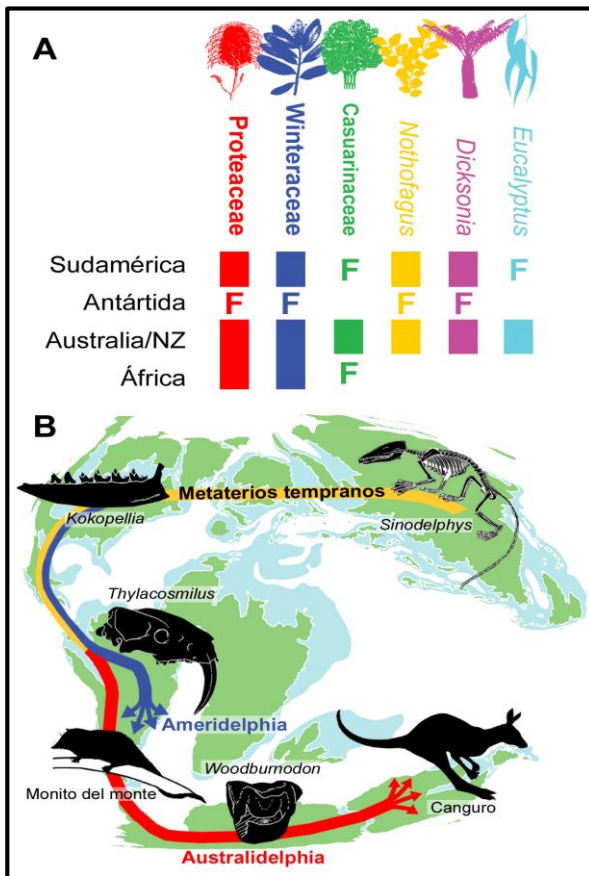


Figura 1: La fragmentación de Gondwana. A: Plantas compartidas entre distintas regiones que formaban parte de Gondwana. Regiones para las que solo se conocen fósiles se señalan con la letra F. B: Mapa del mundo durante el Cretácico tardío (94 ma), mostrando la ruta de ingreso y dispersión de los marsupiales en Gondwana.

Este incluye zarigüeyas (ameridelfos didelfimorfos), grandes depredadores marsupiales (esparasodontos), perezosos y osos hormigueros (xenartros pilosos), gliptodontes y armadillos (xenartros cingulados), una amplia gama de herbívoros con pezuñas o ungulados (notoungulados, litopternos, astrapoteries y piroterios), aves del terror (forusrácidos), cocodrilos terrestres extintos (sebécidos) y tortugas cornudas gigantes (meiolánidos) entre otros. Este escenario plantea que a partir de mediados del Paleoceno la fauna sudamericana habría comenzado a radiar una plétora de formas nativas que dominarían el continente durante buena parte del Cenozoico. Esta fauna representa lo que Simpson (1980) describió como el Estrato 1 de mamíferos sudamericanos (Fig. 2), dominado por los descendientes de los inmigrantes tempranos y que conformarían el conjunto de habitantes “originales” del continente.

Si bien el proceso de aislación geográfica solo se habría completado durante el Oligoceno, momento en el que se inician las condiciones de circulación de aguas profundas en el Paso de Drake, es posible que la aislación faunística haya comenzado 25 ma antes durante la transición Paleoceno-Eoceno (Reguero *et al.*, 2014). Durante esta fase inicial de aislamiento, ambos continentes habrían estado separados por un amplio mar de baja profundidad, el cual habría impedido la dispersión de la mayoría de los animales terrestres. Esta hipótesis es soportada tanto por evidencia geológica, como por el alto nivel de endemismo en la fauna de mamíferos Eocénicos de Isla Seymour, Antártica, lo cual sugiere la existencia de barreras que permitieran una radiación vicariante (Reguero *et al.*, 2002; 2014).

Las faunas de mamíferos cenozoicos más antiguas en Sudamérica datan del Paleoceno temprano y medio, correspondiendo a las edades mamíferos Tiupampiano y Peligrano respectivamente (Gelfo *et al.*, 2009).

Estas se distinguen por incluir la primera aparición de marsupiales y placentarios (en conjunto conocidos como terios), los últimos registros de mamíferos no-terios como los dryolestoideos y el único registro de ornitorrincos

(monotremas). Todos los terios del Tiupampiano están cercanamente relacionados con mamíferos de Norteamérica y Eurasia, por lo que pueden ser considerados como inmigrante tempranos del hemisferio norte. Estos incluyen a los pantodontos y mioclenidos, ambos grupos de ungulados primitivos típicos de los ensambles del Paleoceno-Eoceno norteamericano y marsupiales ameridelfos como *Roberthoffstetteria* cercanamente emparentados con formas norteamericanas (Goin *et al.*, 2003).

En contraste, la fauna Peligrana del Paleoceno medio ya muestra la aparición de ungulados endémicos como los litopternos y didolodontidos, junto con marsupiales más derivados incluyendo al principal grupo de mamíferos depredadores en Sudamericana, los esparasodontos. Esto sugiere que la conexión con Norteamérica ya se habría perdido en aquel entonces, dando paso a la radiación de las formas nativas que dominarían Sudamérica y Antártida.

De hecho, los ensambles eocénicos de mamíferos y flora antárticos poseen claras afinidades con los ensambles Sudamericanos del Paleoceno y Eoceno, incluyendo la presencia de litopternos, astrapoteros y mamíferos no-terios como los gondwanaterios. Para fines del Paleoceno, durante la edad mamífero Itaboraiense, la mayoría de los restantes grupos de ungulados sudamericanos como los notoungulados y astrapoteros ya habían hecho su aparición, al igual que los primeros armadillos.

Como hemos visto, existe clara evidencia del origen norteño de los ancestros de los marsupiales y ungulados que componían los habitantes “originales” del continente. Sin embargo, es el tercer linaje de mamíferos sudamericanos, el superorden Xenarthra, el único que podemos considerar como verdaderamente endémico. Este grupo de mamíferos está representado en la actualidad por los armadillos (*Dasypodidae*), perezosos (*Bradypodidae* y *Megalonychidae*) y osos hormigueros (*Myrmecophagidae* y *Cyclopedidae*), a los cuales se suman no menos de cinco familias extintas incluyendo formas blindadas

similares a los armadillos (*Glyptodontidae* y *Pampatheriidae*) y los grandes perezosos terrestres (*Megatheriidae*, *Mylodontidae* y *Nothrotheriidae*).

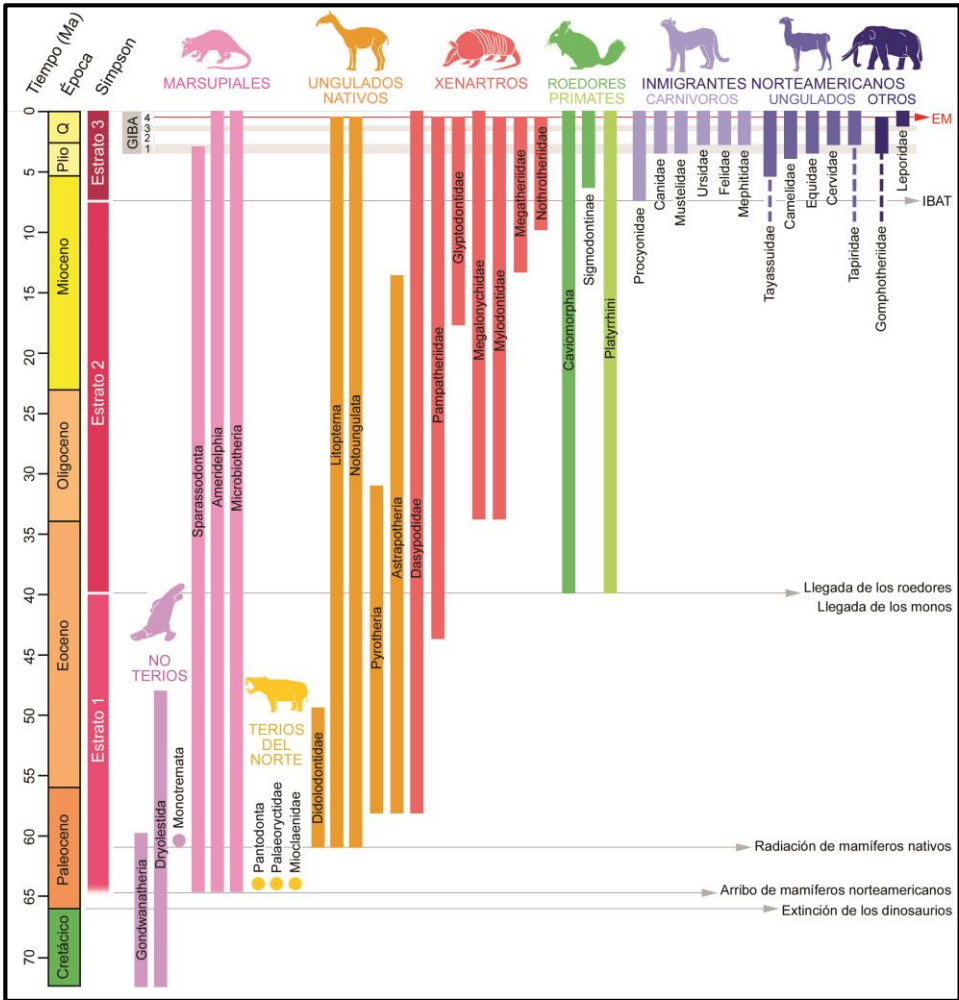


Figura 2: rango estratigráfico de los mamíferos Sudamericanos. Abreviaciones: EM, extinción de la megafauna; GABI, Gran Intercambio Biótico Americano; IBAT, Intercambio Biótico Americano Temprano.

Los análisis más recientes basados en datos morfológicos y moleculares sugieren que los xenartros son el grupo más basal de placentarios vivientes (O'Leary *et al.*, 2013). El xenartro fósil más antiguo conocido proviene del Paleoceno superior de Itaboraí, Brasil, y corresponden al armadillo *Riostegotherium*. Esto, sumado a su distribución exclusivamente neotropical y al abundante registro fósil de su radiación en Sudamérica, deja pocas dudas sobre su autoctonía.

Congruentemente, el registro fósil de xenartros fuera de Sudamérica se restringe al Eoceno de Antártica (Carlini *et al.*, 1990) y a Centro y Norteamérica a partir del Mioceno tardío (Woodburne, 2010), siendo interpretados como eventos de dispersión desde Sudamérica. Sin embargo, también se ha mencionado la existencia de xenartros en Eurasia durante el Paleógeno, sugiriendo posibles eventos de dispersión tempranos o incluso un origen Eurasiático de al menos algunos xenartros. Se trata de *Ernanodon* del Paleoceno de China (Ding, 1979) y *Eurotamandua* del Eoceno de Alemania, este último considerado como un oso hormiguero arborícola similar a los tamandúas modernos (Carroll, 1988). No obstante, estudios posteriores han demostrado que ambos animales carecen de características típicas de los xenartros, incluyendo las distintivas articulaciones vertebrales que dan nombre al grupo (Gaudin, 1999). Por otra parte los análisis filogenéticos muestran que *Ernanodon* pertenece al extinto orden Palaeanodonta, estando cercanamente emparentados con el orden de los pangolines modernos (Pholidota) al cual también pertenecería *Eurotamandua* (Kondrashov y Agadjanian, 2012).

Si bien los mamíferos continentales suelen ser el ejemplo más citado al referirnos a la historia de la fauna Sudamericana, casos similares de dispersión y radiación pueden observarse en otros vertebrados. En el caso de los reptiles dos de los linajes considerados endémicos de Sudamérica son los extintos sebécidos (Sebecidae) y los caimanes (Camaninae). Los sebécidos fueron un grupo de

crocodrilomorfos terrestres conocido del Paleoceno al Mioceno medio. Posiblemente emparentados con otros crocodrilomorfos terrestres gondwánicos del Cretácico tardío, los baurusúquidos, y con formas del Paleógeno europeo como *Iberosuchus* (Pol y Powell, 2011), fueron uno de los principales grupos de depredadores continentales en Sudamérica y existe posible evidencia de que hayan invadido las Antillas Mayores durante el Mioceno temprano (Brochu y Jiménez, 2014). Por otro lado, los caimanes son los crocodrilomorfos más diversos y abundantes actualmente en Sud y Centroamérica, siendo predadores de hábitos anfibios usualmente intolerantes al agua salobre. Si bien parecen haber existido eventos de dispersión entre Norte y Sudamérica durante las fases tempranas de su evolución (Brochu, 2011), los caimanes más antiguos y primitivos (*Eocaiman* y *Necrosuchus*) proceden del Paleoceno temprano de Argentina. El grupo ha sobrevivido desde entonces en el continente, alcanzando gran diversidad morfológica durante el Mioceno con la aparición de formas altamente especializadas como el caimán “hocico de pato” *Mourasuchus* o el gigantesco *Purussaurus*.

Adicionalmente algunos grupos de aves también evolucionaron en estas condiciones incluyendo a los ñandúes y las extintas aves del terror. La distribución actual de las aves Paleognathas no voladoras o ratites en el hemisferio sur ha sido tradicionalmente explicada como un ejemplo de especiación vicariante producto de la fragmentación Gondwánica. Sin embargo esta hipótesis ha sido constantemente refutada por estudios moleculares, los cuales muestran no solo que las relaciones entre ratites no coinciden con los tiempos de fragmentación del supercontinente, sino que tampoco serían descendientes de un único ancestro no volador (Hackett *et al.*, 2008; Mitchell *et al.*, 2014). Este escenario plantea que los ñandúes (Rheidae) serían uno de los grupos más primitivos y descenderían de un ancestro volador que se separó de las demás Paleognathas hacia fines del Cretácico. El registro más antiguo de ñandúes corresponde a *Diogenornis* del Paleoceno

tardío de Brasil, el cual muestra que para aquel entonces estas aves ya habrían perdido su capacidad de volar (Mayr, 2009). El registro fósil antártico sugiere que al igual que en el caso de los mamíferos, este grupo de aves habría invadido el continente austral para fines del Eoceno (Cenizo, 2012). Por su parte, los registros más antiguos de aves del terror o forusrácidos (Phorusrhacidae) también proceden del Paleoceno tardío de Brasil (Alvarenga, 1985). Este grupo de aves terrestres es considerado uno de los elementos más característicos de la fauna Sudamericana y se posicionaron como uno de los principales depredadores del continente. Pertenecen al orden Cariamiformes, el cual está representado en la actualidad por solo dos especies sudamericanas de chuñas o seriemas (Cariamidae), siendo este grupo mucho más diverso durante el Paleógeno, incluyendo familias en Europa (Idiornithidae) y Norteamérica (Bathornithidae). Si bien fósiles europeos posiblemente relacionados con estas familias han sido erróneamente atribuidos a aves del terror en el pasado, recientes hallazgos sugieren que las verdaderas aves del terror pudieron haber estado presentes en el norte de África y Europa durante el Eoceno medio (Mourer-Chauvire *et al.*, 2011, Angst *et al.*, 2013). Aunque una dispersión desde Sudamérica hacia el viejo mundo parece ser más probable considerando la presencia de chuñas y registros fósiles más antiguos en nuestro continente, estas observaciones plantean la posibilidad de que las aves del terror sean invasoras tempranas llegadas desde África. Cualquiera sea el origen del grupo, es claro que las aves del terror forman parte de la fauna original del continente, donde persistieron posiblemente hasta fines del Pleistoceno (Alvarenga *et al.*, 2010).

La fase de los saltadores de isla (40-3 ma)

Por más de 50 ma Sudamérica estuvo desconectada del resto de las masas continentales, permitiendo la radiación de las formas nativas. Sin embargo, la

espléndida aislación no impidió la llegada de algunos invasores que terminarían por convertirse en parte integral de la fauna sudamericana. Estos eventos de dispersión a larga distancia caracterizan el Estrato 2 de Simpson (1980) o fase de los “antiguos saltadores de islas” (Fig. 2), durante la cual roedores y primates habrían arribado a Sudamérica desde África. Si bien estas dispersiones transatlánticas pueden parecer improbables, tanto la evidencia paleontológica como molecular apuntan a que los parientes más cercanos de los roedores y primates nativos del continente se encuentran en África. Esto pudo ser facilitado a inicios del Cenozoico por una serie de factores geológicos, incluyendo una mayor proximidad entre ambos continentes y la existencia de arcos de islas en el Atlántico sur (Oliveira *et al.*, 2009). El punto más estrecho del Atlántico en la actualidad se encuentra entre el noreste del Brasil y Senegal (2.575 km) y habría sido menos de la mitad de su ancho durante el Eoceno (aprox. 1.000 km), periodo durante el cual las cadenas de Rio Grande y Walvis habrían estado emergidas formando arcos de islas, muchas de más de 200 km de largo. Esto, sumado a las favorables corrientes oceánicas que fluyen entre ambos continentes (Fratantoni *et al.*, 2000), habrían permitido el paso de animales a la deriva o en balsas naturales de una isla a otra hasta alcanzar el nuevo mundo.

Las reconstrucciones paleogeográficas (Oliveira *et al.*, 2009) muestran que las condiciones más favorables para el cruce transatlántico se produjeron entre fines del Eoceno temprano e inicios del Eoceno tardío (50-40 ma), lo cual parece coincidir con la llegada de los roedores y primates. Hasta hace poco no existía evidencia en el registro fósil que apuntara a un ingreso de ambos grupos antes del Oligoceno, pero en los últimos años nuevas localidades fosilíferas de la formación Yahuarango en la Amazonia Peruana han cambiado este escenario. Los roedores más antiguos en Sudamérica datarían del Eoceno medio o tardío y proceden de la localidad Contamana, donde al menos cinco especies han sido identificadas (Antoine *et al.*, 2011). Se trata de miembros primitivos del parvorden

Caviomorpha, el mayor grupo de roedores nativos de Sudamérica que incluyen a los cuyes o cobayos, los capibaras y las chinchillas entre otros. Estudios moleculares incorporando estos hallazgos (Voloch *et al.*, 2013) sugieren que la separación entre los caviomorfos y sus parientes del viejo mundo pudo ocurrir hace unos 43 ma, dando inicio poco después a una gran radiación evolutiva en Sudamérica que dio origen a los principales grupos vivientes para fines del Eoceno. Esta temprana diversificación se condice con el registro fósil del Oligoceno temprano de Chile, que incluye los géneros *Andemys* y *Eoviscaccia* relacionados con los agutíes y chinchillas respectivamente (Bertrand *et al.*, 2012) y con su rápida colonización de las Antillas Menores hacia la misma época (Vélez-Juarbe *et al.*, 2014). Para inicios del Mioceno las familias modernas de caviomorfos ya se habrían establecido, incluyendo los Dinomyidae de los cuales hoy solo queda una especie, el pacarana *Dinomys branickii*, pero en el pasado incluyó a los roedores más grandes que han existido: *Josephoartigasia* y *Phoberomys* que pudieron alcanzar los 3 metros de largo y superar los 700 kg.

Los registros de primates más antiguos en Sudamérica corresponde a *Perupithecus*, los que proceden de la localidad Santa Rosa de la formación Yahuarango y serian de edad equivalente o quizás ligeramente más antiguos que los roedores de Contamana (Bond *et al.*, 2015). *Perupithecus* estaría cercanamente relacionado con *Talahpithicus*, un primate del Eoceno medio o tardío de Libia, ambos serian a su vez los parientes más cercanos del parvorden Platyrrhini que incluye a todos los monos del Nuevo Mundo modernos. Esto plantea la posibilidad de que los platirrinos se originaran e incluso quizás radiasen en África, extinguiéndose posteriormente y sobreviviendo solo en Sudamérica; o incluso que represente una invasión completamente independiente de la que finalmente originó a los verdaderos platirrinos. El siguiente registro más antiguo corresponde a *Branisella* del Oligoceno tardío de Bolivia (Takai *et al.*, 2000), el cual es ampliamente reconocido como un platirrino primitivo. Los estudios moleculares

sugieren que el último ancestro común de todos los monos del nuevo mundo vivientes apareció entre fines del Oligoceno e inicios del Mioceno (Perez *et al.*, 2013, Kiesling *et al.*, 2015), en concordancia con su diverso registro fósil en Argentina durante el Mioceno temprano. Este es también el momento en que los monos colonizan las Antillas Mayores (MacPhee *et al.*, 2003).

El éxito de estas colonizaciones tempranas se releja claramente en la actualidad: la riqueza de especies de caviomorfos y primates (aprox. 370 especies) es el doble que la de marsupiales y xenartros (aprox. 130 especies), los linajes Sudamericanos originales sobrevivientes. Si bien estas dos invasiones son las más conocidas, otros grupos de vertebrados también parecen haber arribado desde África durante este periodo. Los estudios moleculares sugieren que tanto las tortugas como las anfisibenas (*Amphisbaenia*) y serpientes ciegas (*Scolecophidia*) habrían llegar a través del Atlántico entre el Paleoceno y Oligoceno (Le *et al.*, 2006, Vidal *et al.*, 2007, 2010), mientras que otros grupos de reptiles habrían llegado durante el Neógeno.

Por otra parte, la ausencia de conexiones permanentes con otras masas continentales fue una barrera menos efectiva para animales voladores. La evidencia apunta a que al menos seis familias de murciélagos colonizaron Sudamérica durante el Eoceno y otras tres lo harían más tarde en múltiples oleadas desde África y Norte América (Lim, 2009). Del mismo modo aves como los hoazines, colibríes y tucanes parecen haber arribado al continente durante esta etapa. El hoazín *Opisthocomus hoazin* (Opisthocomiformes) es una de las aves más características del Neotrópico, habitando la región Amazónica y famosa por que sus polluelos poseen garras en los dígitos alares al nacer. Sin embargo, los registros más antiguos de hoazines proceden del Eoceno tardío de Francia y existe evidencia de su presencia en África durante el Oligoceno tardío, sugiriendo que el orden tuvo su origen en el viejo mundo (Mayr y De Pietri, 2014). *Hoazinavis* del Oligoceno tardío de Brasil es el registro más antiguo en estas aves en Sudamérica, lo que

representa el tiempo mínimo de su arribo al continente. Del mismo modo, las etapas iniciales en la evolución de los colibríes o picaflores (Trochilidae) tuvieron lugar en Eurasia durante el Oligoceno temprano (Bochenski y Bochenski, 2008). Sin embargo, estudios moleculares sugieren que el último ancestro común de los actuales colibríes habría habitado las tierras bajas de Sudamérica durante el Mioceno temprano (McGuire *et al.*, 2014). Estos mismos estudios revelan que la primera invasión de los colibríes modernos a Norteamérica se habría producido durante el Mioceno medio, dando origen entre otros al género *Lampornis* que actualmente habita solo en Norte y Centroamérica. En la actualidad, la familia está completamente restringida a las Américas. Los tucanes (Ramphastidae) y sus parientes más cercanos, los barbudos americanos (Capitonidae), están restringido actualmente al Neotrópico. Poco se sabe de la evolución temprana de los tucanes, debido a la ausencia de fósiles anteriores al Pleistoceno. Se ha sugerido que *Rupelramphastoides* del Oligoceno tardío de Alemania podría estar relacionado con los tucanes y barbudos, aunque su pico corto demuestra solo podría ser una muy primitiva ave respecto a los tucanes modernos (Mayr, 2006). No obstante, los estudios moleculares apuntan a un origen Sudamericano para ambas familias durante el Mioceno medio (Moore y Miglia, 2009, Patel *et al.*, 2011), señalando que sus ancestros habrían llegado al continente durante su periodo de aislamiento.

El Intercambio Biótico Americano Temprano (9-3 ma)

Como hemos visto buena parte de los arribos ocurridos durante el segundo estrato de Simpson procedían del viejo mundo. Aun cuando las rutas de ingreso de algunos grupos permanecen como un misterio, es claro que la mayoría lo hizo a través de la ruta transatlántica con África durante el Paleógeno. Tras la desaparición de los arcos de islas y el ensanchamiento del Atlántico sur, el intercambio con África comenzó a declinar, involucrando solo animales voladores

como los murciélagos o lo suficientemente pequeños para ser fácilmente transportables a través de balsas naturales como los reptiles. Sin embargo pronto una nueva oleada de invasores comenzaría a arribar a nuestro continente, esta vez procedentes desde Norteamérica (Fig. 4). Si bien aún existe mucho debate sobre la cronología exacta del cierre del istmo de Panamá (Coates y Stallard, 2013), todo parece indicar que el proceso comenzó a inicios del Mioceno. Aun que recientemente se ha planteado que el istmo podría haber estado completamente cerrado para fines del Mioceno medio (Montes et al., 2015), el modelo estándar sugiere que Norte y Sudamérica permanecieron separadas al menos hasta el Plioceno tardío a través de numerosos corredores oceánicos (Fig. 3), los cuales dificultaban el paso de muchos de los vertebrados terrestres. Lo cierto es que la evidencia paleontológica muestra que previo al Plioceno, los intercambios faunísticos entre ambos continentes fueron esporádicos y puntuales (Woodburne et al., 2006, Woodburne, 2010). Este periodo de dispersión interamericano previo al GABI propiamente tal, es aquí llamado Intercambio Biótico Americano Temprano (IBAT). Esto equivaldría al inicio del Estrato 3 de Simpson (1980) (Fig. 2).

Los registros más antiguos de mamíferos de origen incuestionablemente sudamericano en Norteamérica datan del Mioceno tardío (8.5-9 Ma) y corresponden a los perezosos terrestres *Thinobadistes* y *Pliometanastes*, con este último posiblemente dando origen con posterioridad al género *Megalonyx*, endémico de Norteamérica. Poco después (7,3 ma) *Cyonasua* se convertiría en el primer mamífero de origen Norteamericano en establecerse en Sudamérica, marcando la entrada de la familia de los mapaches (Procyonidae) en el continente, donde dieron origen al extinto *Chapadmalania* (5 ma) de apariencia similar a la de los oso y que alcanza el metro y medio de largo. A esto le seguiría la llegada de los ratones sigmodontinos (Cricetidae) a Sudamérica (6 ma), donde tendrían una radiación explosiva que daría origen a la gran mayoría de los ratones y ratas nativas

del nuevo mundo. Para hace unos 5 ma se habría producido una segunda oleada de arribos a Norteamérica con la llegada de dos géneros de xenartros Sudamericanos, el pampaterio *Plaina* y el perezoso *Glossotherium*, y la aparición de *Titanis*, la única ave del terror endémica de Norteamérica. Durante el millón de años que precede al inicio del GABI se registra la aparición de nuevos xenartros y la llegada de los capibaras (*Hydrochoerinae*) en Norteamérica, mientras que los pecaríes (*Tayassuidae*) y llamas (*Camelidae*) hacen su primera aparición confirmada en Sudamérica.



Figura 3: modelo clásico de la formación del Istmo de Panamá. **A.** Inicio del cierre en el Mioceno temprano con circulación profunda a través del canal de Atrato. **B.** Colisión con la placa Sudamericana durante el Mioceno medio. **C.** Condición actual, establecida durante el Plioceno.

Si consideramos solo los registros más tempranos, parece haber un sesgo en el tamaño entre los inmigrantes Norte y Sudamericanos: mientras las formas Sudamericanas llegadas a Norteamérica eran de gran tamaño (ej. perezosos terrestres y aves del terror), las llegadas a Sudamérica eran considerablemente más pequeñas (ej. mapaches y ratones). Esto podría brindarnos pistas sobre la naturaleza de las barreras que impedían el paso de un continente a otro. Sin embargo, este patrón cambia significativamente si tomamos en cuenta los posibles registros de grandes mamíferos norteamericanos en la Amazonia peruana durante el Mioceno tardío (Campbell *et al.*, 2010). Estos potenciales registros procederían de la formación Madre de Dios a la cual se le atribuye una edad superior a los 9 ma,

predatando incluso los registros más antiguos de prociónidos en Sudamérica. Su fauna estaría dominada por familias de origen norteamericano, incluyendo al gonfoterio *Amahuacatherium* (Gomphotheriidae), los pecaríes *Sylvochoerus* y *Waldochoerus*, tapires aun sin describir e incluso *Surameryx*, el único registro sudamericano para la familia Palaeomerycidae, un grupo de rumiantes que se habría extinguido en Norteamérica durante el Plioceno. De ser correcta su datación, este ensamblaje sugeriría que grandes mamíferos como los gonfoterios y tapires habrían arribado al continente al mismo tiempo que los grandes perezoso terrestres hicieron su primera incursión en Norteamérica. Infortunadamente, tanto las dataciones como el origen exacto de estos registros han sido fuertemente cuestionados, dado que los especímenes parecen haber sido re TRABAJADOS dentro de canales fluviales. Incluso la validez del género *Amahuacatherium* ha sido cuestionada, siendo considerado como indistinguible de gonfoterios Sudamericanos del Pleistoceno como *Notiomastodon (Stegomastodon) platensis* (Mothé y Avilla, 2015). En consecuencia, la evidencia del arribo de grandes mamíferos norteamericanos previo al Plioceno debe ser considerada como dudosa de momento.

El gran intercambio y sisma americano (3 ma al presente)

Como vemos, durante el IBAT algunos grupos de mamíferos consiguieron atravesar las barreras existentes entre Norte y Sudamérica para colonizar con distintos grados de éxito sus nuevas moradas. Este proceso culminó muy probablemente con el cierre definitivo del istmo de Panamá hace unos 3 ma (Fig. 3), lo que eliminó las barreras naturales y convirtió a Centroamérica en un puente permanente para el paso de animales de un continente a otro, dando finalmente inicio al GABI y alterando para siempre la composición de la fauna en las Américas (Fig. 4).

El cierre del istmo no sólo alteró las faunas continentales, sino que también causó un evento simultáneo entre la biota marina tropical conocido como el Gran Sisma Americano como resultado de la separación definitiva de los océanos Pacífico y el Atlántico (Lessios, 2008). La separación de ambos océanos causó cambios en el transporte de nutriente hacia el Atlántico y un evento vicariante que llevó a un gran recambio faunístico en invertebrados como moluscos y corales entre fines del Plioceno e inicios del Pleistoceno.

Si bien inicialmente se creía que este proceso de dispersión cruzada había sido rápido y simultáneo tras la cierre del istmo, actualmente se considera que fue más bien gradual y en múltiples oleadas de migraciones en ambas direcciones. Actualmente se distinguen al menos cuatro pulsos principales de intercambio faunístico recíproco (Woodburne, 2010), comenzando con el llamado GABI 1 hace unos 2,6-2,4 ma con el cual llegarían los caballos (Equidae), hurones (Mustelidae), zorros (Canidae) y probablemente los gongofoterios a Sudamérica, mientras que los armadillos (Dasypodidae) y puercoespines americanos (Erethizontidae) llegan a Norteamérica junto con una nueva oleada de grandes xenartros. GABI 2 tiene lugar hace unos 1,8 ma, la cual conlleva una de las oleadas más grandes hacia Sudamérica con la llegada de los osos (Ursidae), grandes y pequeños felinos (Felidae) incluyendo al dientes de sables *Smilodon*, ciervos (Cervidae), tapires (Tapiridae) y nuevas especies de camélidos; mientras que los osos hormigueros (Myrmecophagidae) parecen ser el único grupo sudamericano que atravesó hacia el norte. GABI 3 ocurre entre 1 ma y 800 ka, marcando la llegada de las zarigüeyas (Didelphidae) a Norteamérica y nuevas variedades de felinos, ciervos y pecaríes a Sudamérica. Finalmente, tenemos GABI 4 hace 125 ka que es la última gran oleada en dirección a Sudamérica con el ingreso las nutrias, lobos, ocelotes, coaties y conejos entre otros.

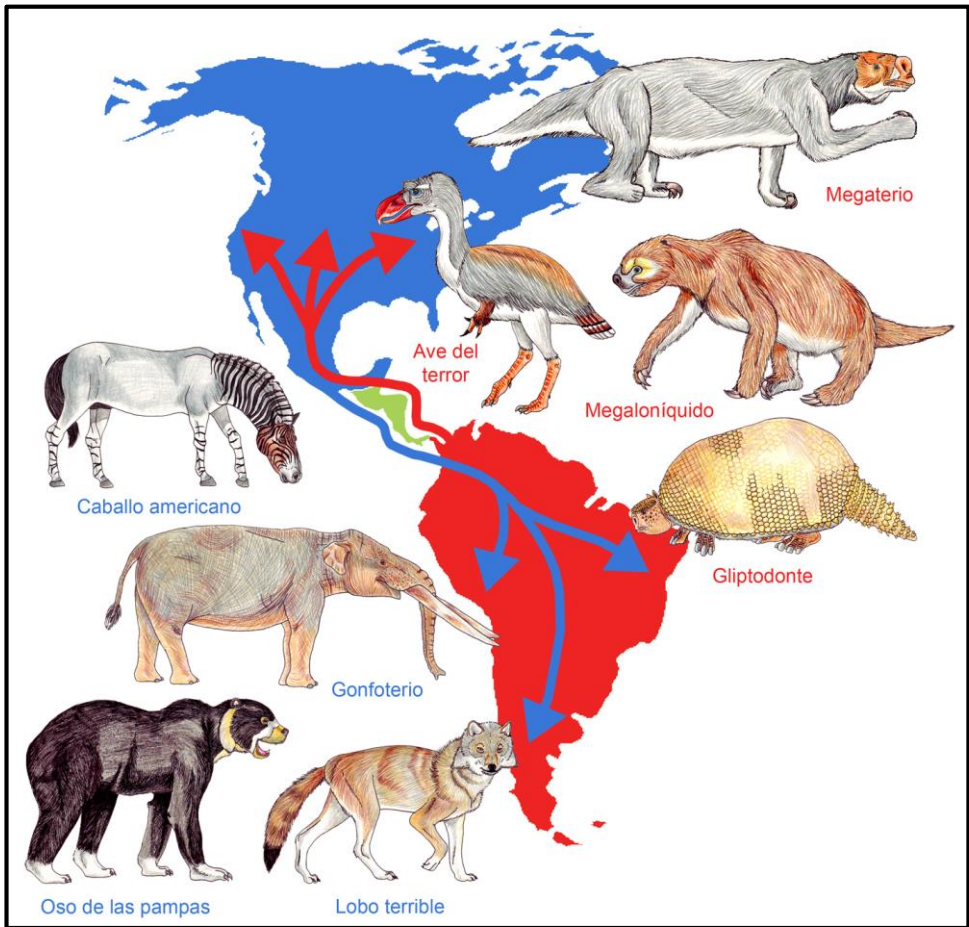


Figura 4: Intercambio Biótico Americano. Algunas de las especies que cruzaron entre Sudamérica y Norteamérica durante el Neógeno, ya sea durante las fases de intercambio temprano (IBAT) o durante el gran intercambio tardío (GABI).

Por supuesto estas oleadas son solo los principales eventos que pueden ser reconstruidos a partir del registro fósil, pero un constante flujo de mamíferos y otros animales pudo atravesar el istmo durante y entre cada uno de estos pulsos.

Entre los animales sudamericanos que colonizaron con éxito el hemisferio norte y que aun persisten allí tenemos a las zarigüeyas, los armadillos, los

puercoespines, los tiranos tijera (Tyrannidae), los loros y los colibríes. Algunos como los murciélagos vampiros (Desmodontinae) y los capibaras consiguieron establecerse en el hemisferio norte durante el Pleistoceno, pero terminarían por extinguirse allí. Otros como los megaterios, gliptodontes y pampaterios no solo llegaron a establecerse, sino que algunas de las formas evolucionadas en Norteamérica como los géneros *Glyptotherium* y *Megalonyx* recolonizaron Sudamérica posteriormente; aun que finalmente se extinguirían en ambos continentes al igual que ocurrió con los milodones, megaloníquidos, aves del terror y otros grandes animales que componían la megafauna americana.

Más exitosos fueron los inmigrantes norteamericanos que se asentaron en nuestro continente. Como vimos, muchos de los grupos de mamíferos invasores que llegaron antes de la formación del istmo como los monos y roedores se habían integrado en forma exitosa a la fauna local, y aun cuando pudieron haber desplazado a algunos de los habitantes originales, muchos de ellos parecen haber llenado nichos específicos poco explorados por los mayores grupos de mamíferos nativos (ej. frugívoros/omnívoros arborícolas, microgranívoros fosoriales). Sin embargo, la conexión con Norteamérica produciría un súbito y masivo ingreso de especies competidoras en nichos claves cubiertos por las formas nativas (e.g. grandes herbívoros, predadores tope), lo que paulatinamente llevó al reemplazo de los animales Sudamericanos en favor de los procedentes de Norteamérica. Si bien las razones por las cuales las formas norteamericanas consiguieron reemplazar a las nativas son aun discutidas, el resultado es claro: casi la mitad de las especies de mamíferos presentes actualmente en Sudamérica descienden de inmigrantes del hemisferio norte. En efecto, muchos de los animales que hoy consideramos típicos de Sudamérica son realmente invasores recientes. Los zorros, felinos, zorrillos, nutrias, conejos, ratones, ciervos y los crótalos (Crotalinae) son algunos de los exitosos inmigrantes que persisten hasta la actualidad. Unos pocos inmigrantes

terminaron por extinguirse, algunos como los caballos sólo en las Américas y otros como los gonfoterios se extinguieron totalmente.

Si bien la mayor parte del intercambio se produjo entre fines del Plioceno y el Pleistoceno, es importante entender que este es un proceso multidireccional y activo. El registro fósil muestra que el puma moderno *Puma concolor* se originó en Norteamérica durante el Mioceno tardío y más tarde ingresaría a Sudamérica durante GABI 2. Sin embargo, los estudios genéticos muestran que todas las poblaciones actuales de pumas en Norteamérica se originaron hace unos 100 ka a partir de poblaciones Sudamericanas (Culver *et al.*, 2000). Esto sugiere que la especie fue completamente extirpada del Hemisferio Norte hacia fines del Pleistoceno, solo para recolonizar el continente desde el sur con posterioridad.

A fines del siglo XIX individuos errantes de la garza boyera *Bubulcus ibis* procedente de África comenzaron a ser avistados en Surinam y Guayana en el norte de Sudamérica (Krebs *et al.*, 1994), desde donde iniciaron su expansión por las Américas. Para la década de 1970, la garza boyera ya podía hallarse desde Canadá hasta Tierra del Fuego. En 1957 se introdujeron en Brasil las primeras abejas africanas con el fin de mejorar la producción de miel, sin embargo su escape accidental les permitió mezclarse con las abejas nativas y originar así una nueva variedad conocida como abeja africanizada o asesina. Para 1990 esta nueva variedad había atravesado el istmo de Panamá y llegado hasta el norte de México y el extremo sur de los Estados Unidos. Estos ejemplos, nos muestran que lejos de ser un proceso único e inactivo, el intercambio americano continúa ocurriendo aun hoy en día y seguirá operando mientras la conexión entre ambos continentes se mantenga.

Un breve corolario

Como hemos visto la fauna de Sudamérica durante la era de los mamíferos debe su origen a una larga serie de eventos y fenómenos. Al llegar la edad de hielo,

nuestro continente estaba poblado por muchos inmigrantes norteamericanos y por algunas formas nativas que habían sobrevivido al impacto de esta invasión. El clima glacial propició la aparición de grandes zonas abiertas con abundante vegetación, lo que originó ambientes apropiados para el desarrollo de numerosos mamíferos herbívoros que alimentaban a su vez a muchos depredadores. Así durante el Pleistoceno abundaban los grandes mamíferos y los llamados megamamíferos, por lo que suele decirse que este fue el periodo de reinado de la megafauna. Junto a los grandes gonfoterios deambulaban por el continente los gigantescos perezosos terrestres, los gliptodontes y pampaterios similares a inmensos armadillos, los extraños toxodontes y macrauchenias y un sinnúmero de grandes mamíferos. Los felinos dientes de sable, pumas, jaguares, lobos terribles y osos de las pampas asechaban a sus presas.

Pero no sólo grandes animales llegaron a través del Istmo de Panamá. En el norte de África evolucionó el ser humano moderno, que rápidamente colonizó todo el viejo mundo y que a través del paso de Beringia llegó a Norteamérica. Para fines del Pleistoceno los humanos ya había llegado al extremo austral de Sudamérica y su llegada coincide con la extinción paulatina de la megafauna. Si bien es probable que factores como el cambio climático e incluso la introducción de nuevas enfermedades jugaran un rol importante en la extinción de los grandes mamíferos, es indudable que la presencia humana influyó en este fenómeno. El fin de la era del hielo, trajo consigo el fin de todos los megamamíferos y la desaparición de la mayor parte de los grandes mamíferos, lo que nuevamente resalta la importancia del sitio de Pilauco, pues nos permite observar a los últimos megamamíferos que coexistieron con los primeros pobladores sudamericanos en el sur de Chile y el origen de la fauna que hoy habita la región.

Referencias Bibliográficas

Alvarenga H., Jones W., Rinderknecht A. 2010. The youngest record of phorusrhacid birds (Aves, Phorusrhacidae) from the late Pleistocene of Uruguay. *Neues Jahrbuch für Geologie and Paläont. Abh.* 256: 229–234.

Angst D., Buffetaut E., Le´cuyer C., Amiot R. 2013. “Terror Birds” (Phorusrhacidae) from the Eocene of Europe Imply Trans-Tethys Dispersal. *PLoS ONE* 8(11): e80357.

Antoine, P.-O., Marivaux, L., Croft, D. A., Billet, G., Ganerod, M., Jaramillo, C., Martin, T., Orliac, M. J. *et al.* 2011. Middle Eocene rodents from Peruvian Amazonia reveal the pattern and timing of caviomorph origins and biogeography. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 1319–1326.

Beck R.M.D., Godthelp H., Weisbecker V., Archer M., Hand S.J. 2008. Australia’s Oldest Marsupial Fossils and their Biogeographical Implications. *PLoS ONE* 3(3): e1858.

Bertrand, O.C., J.J. Flynn, D.A. Croft, A.R. Wyss. 2012. Two new taxa (Caviomorpha, Rodentia) from the early Oligocene Tinguiririca Fauna, (Chile). *American Museum Novitates* 3750:1-36.

Bochenski, Z., Bochenski, Z.M. 2008. An Old World hummingbird from the Oligocene: a new fossil from Polish Carpathians. *J. Ornithol.* 149, 211–216

Bombin, M., Mones, A. 1984. Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. *Palaeovertebrata Mé moire Extraordinaire*: 1- 76.

Brochu C., Jiménez O. 2014. Enigmatic crocodyliforms from the early Miocene of Cuba. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34(5):1094–1101.

Campbell K., Prothero D., Romero-Pittman L., Hertel F., Rivera N. 2010. Amazonian magnetostratigraphy: Dating the first pulse of the Great American Faunal Interchange. *Journal of South American Earth Sciences*, 29: 619-626.

Carlini, A.A., Pascual, R., Reguero, M.A., Scillato Yane´ , G.J., Tonni, E.P., Vizcaí´ no, S.F. 1990. The first Paleogene land placental mammal from Antarctica: its paleoclimatic and paleobiogeographical bearings. IV International Congress of Systematic and Evolutionary Biology, Abstracts, 325

Carroll. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W. H. Freeman and Company, New York 1-698

Cawood P., Buchan C. 2007. Linking accretionary orogenesis with supercontinent assembly. *Earth-Science Reviews* 82: 217–256.

Cenizo M. 2012. Review of the putative Phorusrhacidae from the Cretaceous and Paleogene of Antarctica: new records of ratites and pelagornithid birds. *Polish Polar Research* 33: 225–244

Cione A.L., Tonni E.P., Bargo S., Bond M., Candela A.M., Carlini A.A., Deschamps C.M., Dozo M.T., Esteban G., Goin F.J., Montalvo C.I., Nasif N., Noriega J.I., Ortiz Jaureguizar E., Pascual R., Prado J.L., Reguero M.A., Scillato-Yane´ G.J., Soibelzon L., Verzi D.H., Vieytes E.C., Vizcaí´ no S.F., Vucetich M.A. 2007. Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en Argentina: cincuenta años de estudios. *Asoc Paleontol Arg Pub Espec* 11, Ameghiniana 50th aniversario:257–278

Coates, A. G., Stallard, R. F. 2013. How old is the Isthmus of Panama? *Bull. Mar. Sci.* 89, 801–813

- Culver, M., Johnson, W.E., Pecon-Slattey, J., O'Brien, S.J. 2000. Genomic Ancestry of the American Puma. *Journal of Heredity* 91 (3): 186–97.
- Ding, S. 1979. A new edentate from the Paleocene of Guangdong. *Vertebrata Palasiatica* 17:57–64.
- Fratantoni D., Johns W., Townsend T., Hurlburt H. 2000. Low-Latitude Circulation and Mass Transport Pathways in a Model of the Tropical Atlantic Ocean. *Journal of Physical Oceanography* 30(8): 1944–1966.
- Gandolfo M.A., Hermesen E.J., Zamalao M.C., Nixon K.C., González C.C. et al. 2011. Oldest Known *Eucalyptus* Macrofossils Are from South America. *PLoS ONE* 6(6): e21084.
- Gaudin, T. J. (1999). The morphology of xenarthrous vertebrae (Mammalia: Xenarthra) (No. 41). Field Museum of Natural History.
- Gelfo, J. N., Goin, F. J., Woodburne, M. O. And Muizon, C. D. (2009), Biochronological relationships of the earliest South American Paleogene mammalian faunas. *Palaeontology*, 52: 251–269.
- Goin F., Candela A. y Muizon C. 2003. The Affinities of *Roberthoffstetteria nationalgeographica* (Marsupialia) and the Origin of the Polydolopine Molar Pattern. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(4), 869-876
- Hackett, S.J. Kimball, R.T. Reddy, S. Bowie, R.C.K. Braun, R.C.K. Bowie, E.L. Braun, M.J. & Chojnowski, J.L. 2008. A Phylogenomic Study of Birds Reveals Their Evolutionary History. *Science* 320(5884):1763–1768.
- Kiesling N, Yi S, Xu K, Sperone G. y Wildman D. 2015. The tempo and mode of New World monkey evolution and biogeography in the context of phylogenomic analysis, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 82B: 386-399.
- Kondrashov, Peter; Agadjanian, Alexandre K. 2012. "A nearly complete skeleton of *Ernanodon* (Mammalia, Palaeodonta) from Mongolia: morphofunctional analysis". *Journal of Vertebrate Paleontology* 32 (5): 983–1001.
- Krebs E., Riven-Ramsey D. y Hunte W. 1994. The Colonization of Barbados by Cattle Egrets (*Bubulcus ibis*) 1956-1990. *Colonial Waterbirds* 17: 86-90
- Le, M., Raxworthy, C. J., McCord, W. P., Mertz, L. 2006. A molecular phylogeny of tortoises (Testudines: Testudinidae) based on mitochondrial and nuclear genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40 2): 517–531.
- Lessios H. 2008. The Great American Schism: Divergence of Marine Organisms After the Rise of the Central American Isthmus *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 39: 63-91
- Lim, B. K. 2009. Review of the Origins and Biogeography of Bats in South America. *Chiroptera Neotropical* (Departamento de Zoologia - Universidade de Brasília) 15 (1): 391–410.
- Luo, Zhe-Xi Ji, Q., Wible, J. R., Yuan, Chong-Xi .2003. An early Cretaceous tribosphenic mammal and metatherian evolution. *Science* 302 (5652): 1934–1940.
- MacPhee R., Iturralde-Vinent, M. A., Gaffney, E. S. 2003. Domo de Zaza, an Early Miocene vertebrate locality in south-central Cuba, with notes on the tectonic evolution of Puerto Rico and the Mona Passage. *American Museum Novitates* 3394:1-42
- Marshall L.G., Berta A., Hoffstetter R., Pascual R., Reig O.A., Bombin M., Mones A. (1984) *Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing Quaternary of South America. Palaeovertebrat. Mém Extraord*:1–76
- Mayr G. 2009 *Paleogene fossil birds*. Heidelberg, Germany: Springer.

Mayr, G. 2006. First fossil skull of a Palaeogene representative of the Pici (woodpeckers and allies) and its evolutionary implications. *Ibis*, 148: 824–827.

McGuire et al. 2014. Molecular Phylogenetics and the Diversification of Hummingbirds. *Current Biology* 24(8): 910 – 916.

McLoughlin S. 2001 .The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. *Aust. J. Bot.*, 49, 271–300

Mitchell, K. J., Llamas, B., Soubrier, J., Rawlence, N. J., Worthy, T. H., Wood, J., Lee, M. S. Y., Cooper, A. 2014. Ancient DNA reveals elephant birds and kiwi are sister taxa and clarifies ratite bird evolution. *Science* 344 (6186): 898–900.

Montes, C. Cardona, A., Jaramillo, C. Pardo, A. Silva, J.C., Valencia, V., Ayala, C, Pérez-Angel, L.C., Rodriguez-Parra, L.A., Ramirez, V., Niño, H.. 2015. Middle Miocene closure of the Central American Seaway, *Science*, v. 348, pp. 226-229.

Moore y Miglia 2009. Woodpeckers, toucans, barnets and allies (Piciformes). En: Hedges B y Kumar S, *The Timetree of Life*. Oxford University Press, 445-450 pp.

Mothe D. y Avilla L. 2015. Mythbusting evolutionary issues on South American Gomphotheriidae (Mammalia: Proboscidea), *Quaternary Science Reviews*, 110: 23-35

Mourer-Chauvire C, Tabuce R, Mahboubi M, Adaci M, Bensalah M 2011) A Phororhacoid bird from the Eocene of Africa. *Naturwissenschaften* 98: 815–823.

Nilsson, M. A., Churakov, G., Sommer, M., Tran, N. V., Zemann, A., Brosius, J., & Schmitz, J. 2010). Tracking Marsupial Evolution Using Archaic Genomic Retroposon Insertions. *PLoS Biology*, 8(7), e1000436.

O'Leary, M.A., Bloch, J.I., Flynn, J.J., Gaudin, T.J., Giallombardo, A., Giannini, N.P., Goldberg, S.L., Kraatz, B.P., Luo Z.-X., Meng J., Ni X., Novacek, M.J., Perini, F.A., Randall, Z.S., Rougier, G.W., Sargis, E.J., Silcox, M.T., Simmons, N.B., Spaulding, M., Velazco, P.M., Weksler, M., Wible, J.R., and Cirranello, A.L. 2013). The Placental Mammal Ancestor and the Post–K–Pg Radiation of Placentals. *Science*, 339(6120) 662-667

Oliveira F, Cassola E, y Marroig G 2009. Paleogeography of the South Atlantic: a Route for Primates and Rodents into the NewWorld?. En: Garber et al. (Eds.), *South American Primates, Developments in Primatology: Progress and Prospects*, Springer. Pp. 55-68.

Patel S., Weckstein J., Patané J., Bates J. y Aleixo A. 2011. Temporal and spatial diversification of *Pteroglossus arcaçaris* (AVES: Ramphastidae) in the neotropics: Constant rate of diversification does not support an increase in radiation during the Pleistocene. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58: 105–115.

Perez S.L., Tejedor M.F., Novo N.M. Aristide L. 2013. Divergence Times and the Evolutionary Radiation of New World Monkeys (Platyrrhini, Primates): An Analysis of Fossil and Molecular Data. *PLoS ONE* 8(6): e68029.

Pol D. y Powell J. 2011. A new sebecid mesoeucrocodylian from the Rio Loro Formation (Palaeocene) of north-western Argentina. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S7–S36.

Poole I., Hunt R., Cantrill D. 2001. A Fossil Wood Flora from King George Island: Ecological Implications for an Antarctic Eocene Vegetation. *Annals of Botany* 88: 33-54

Reguero M.A., S.A. Marensi, S.N. Santillana 2002 Antarctic Peninsula and Patagonia Paleogene terrestrial environments: biotic and biogeographic relationships. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 179: 189-210

Reguero M. A., Gelfo J.N., López G.M., Bond M., Abello A., Santillana, S.N., Marensi, S.A. 2014. Final Gondwana breakup: The Paleogene South American native

ungulates and the demise of the South America–Antarctica land connection. *Global and Planetary Change*, 123B: 400–413.

Simpson, G.G., 1980. *Splendid Isolation: The Curious History of South American Mammals*. Yale Univ. Press, New Haven, CT, 266 pp.).

Veevers J. 2004. Gondwanaland from 650–500 ma assembly through 320 ma merger in Pangea to 185–100 ma breakup: supercontinental tectonics via stratigraphy and radiometric dating. *Earth-Science Reviews* 68: 1–132

Vélez-Juarbe, J., Martin, T., Macphee, R. D. E., Ortega-Ariza, D. 2014. The earliest Caribbean rodents: Oligocene caviomorphs from Puerto Rico". *Journal of Vertebrate Paleontology* 34 (1): 157–163.

Vidal, N., Azvolinsky, A., Cruaud, C., Hedges, S. B. 2007. Origin of tropical American burrowing reptiles by transatlantic rafting. *Biology Letters* 4 (1): 115–118.

Vidal, N., Marin, J., Morini, M., Donnellan, S., Branch, W. R., Thomas, R., Vences, M., Wynn, A.; Cruaud, C., Hedges, S. B. 2010. Blindsnake evolutionary tree reveals long history on Gondwana. *Biology Letters* 6 (4): 558–561.

Voloch C., Vilela J., Loss-Oliveira L., Schrago C. 2013. Phylogeny and chronology of the major lineages of New World hystricognath rodents: insights on the biogeography of the Eocene/Oligocene arrival of mammals in South America. *BMC Research Notes* 6:160.

Woodburne, M.O., Cione, A.L., Tonni, E.P., 2006, Central American provincialism and the Great American Biotic Interchange. En: Carranza-Castañeda, Óscar, and Lindsay, E.H., eds., *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange*: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología and Centro de Geociencias, Publicación Especial 4, p. 73–101.

Woodburne, Michael O. 2010. The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal of Mammalian Evolution* 17: 245–264.