

INTERCAMBIO BIÓTICO TERRESTRE ENTRE NORTE Y SUD AMÉRICA

Marisol Montellano-Ballesteros

Depto de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM

Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, Deleg. Coyoacán, 04510, D.F., México

INTRODUCCIÓN

El intercambio biótico ocurre cuando especies de dos o más biotas previamente separadas se mezclan geográficamente. Este fenómeno es interesante desde diferentes puntos de vista. Por un lado, está el aspecto biológico, donde se analiza cómo afectó el intercambio a las faunas indígenas, es decir, si hubo competencia, hibridación, desplazamiento o extinción. También se analiza el patrón de intercambio estableciéndose quiénes fueron los heraldos, quiénes migraron, y la simetría del intercambio. Por otro lado está el aspecto geológico, el cual establece las condiciones geográficas de las áreas que ocupaban las biotas, el carácter de la barrera que las mantenía separadas y la cronología del intercambio.

Uno de los eventos de intercambio biótico más estudiado es el que ocurrió a finales del Cenozoico entre las faunas terrestres, principalmente de mamíferos, a través del Istmo de Panamá. Desafortunadamente, la mayor parte de la información de este acontecimiento proviene de los extremos del continente americano. Poco sabemos de las latitudes bajas, donde México y América Central, debido a su posición geográfica y condiciones climáticas, jugaron un papel importante en la evolución de las faunas, además de haber sido parte de la(s) ruta(s) de migración.

HISTORIA DE UNA IDEA

El evento del intercambio faunístico terrestre entre América del Norte y del Sur fue reconocido por los biogeógrafos desde tiempos de Wallace a finales del siglo XIX (Wallace, 1876 en Marshall y colaboradores, 1982). Sin embargo, la información paleontológica era muy escasa. Con los trabajos de exploración paleontológica en ambas regiones hacia finales del siglo pasado y principios del presente (los hermanos Ameghino en Argentina; Marsh, Cope, Matthew, Simpson, en Estados Unidos), se empezaron a juntar las piezas y el intercambio biótico tuvo un trato especial en los estudios clásicos de Simpson (1950, 1980). Simpson (1950) presentó una visión general de la historia geográfica a escala continental, junto con una clasificación de los mamíferos a nivel de familia. Con la información disponible, concluyó que un número mayor de familias norteamericanas de mamíferos tuvo más "éxito" al establecerse en la América septentrional, que aquellas sudamericanas que migraron al Norte. En 1950 las teorías de tectónica de placas y deriva continental no habían sido completamente aceptadas por la comunidad científica, por lo que las ideas de Simpson para explicar la distribución de los

organismos eran netamente dispersionistas. Reconoció tres categorías de rutas de dispersión, dependiendo del grado de dificultad del pasaje: 1) el corredor, que consiste de una franja de tierra firme continua, por el cual especies ecológicamente compatibles podían extender sus distribuciones; 2) el filtro ecológico, es decir, la existencia de una barrera ecológica que permite el paso de algunos grupos; 3) la lotería ("sweepstakes"), que implica cruzar una barrera física y, por lo tanto, es la menos probable. En la visión de Simpson, en el evento del intercambio entre las Américas se pueden distinguir las dos primeras categorías (el corredor y el filtro).

En la segunda mitad de este siglo, el registro fósil de mamíferos terrestres en las Américas se incrementó en gran medida gracias a mejoras en los métodos de recolecta, como el tamizado para la recuperación de taxa de tamaño pequeño y a los fechamientos por medio de potasio-argón y argón-argón, que permitieron establecer correlaciones geocronológicas y cronoestratigráficas detalladas (Figura 1).

ÉPOCAS	Edades mamíferas norteamericanas	Géneros participantes en el intercambio	Edades mamíferas sudamericanas	Millones de años
PLEISTOCENO	TARDÍO	Rancholabreano		
	MEDIO		Lujaniense	
	TEMPRANO	Irvingtoniano	Ensenadense	1
PLIOCENO				
			Uquiense	2
			?	3
			Chapadmalalense	4
MIOCENO				
			Montehermosense	5
				6
				7
			Huayqueriense	8
			Chasicense	9

Figura 1. Correlación entre las edades mamíferas de Norte y Sud América y la cronología y número de géneros que tomaron parte en el intercambio. (Tomado de Webb, 1976).

Los primeros en conducir un análisis taxonómico a nivel de género del intercambio biótico entre las Américas fueron Patterson y Pascual (1972). Más tarde Webb (1976) combinó la información taxonómica de Patterson y Pascual (1972), con las correlaciones faunísticas disponibles en ese entonces, para probar la teoría del equilibrio de MacArthur-Wilson (1967). Esta teoría postula que la diversidad de especies en un área llega a un equilibrio dinámico mantenido por las tasas de origen (o inmigración) y extinción, y que este equilibrio depende del tamaño de la superficie habitada.

Marshall y colaboradores (1982) realizaron un estudio más detallado y, usando la teoría del equilibrio, sugirieron que el intercambio se llevó a cabo hace 2.5 a 1.5 Ma. Ellos también concluyeron que durante el Pleistoceno, el intercambio se volvió asimétrico, con más géneros nortños poblando América del Sur. La misma incógnita planteada por Simpson seguía en pie, ¿a qué se debía esta asimetría en el intercambio? También fue evidente la paradoja de que la fauna de mamíferos cenozoicos de Centro América era más parecida a la norteamericana, contrariamente a lo que sucede actualmente.

Para explicar la asimetría del intercambio, Webb (1991) propuso un modelo basado en los patrones ecogeográficos del Pleistoceno, los cuales resultaron en la distribución actual de mamíferos en el continente americano. Su planteamiento se basa en considerar que durante la fase húmeda interglacial, los bosques lluviosos se extendieron hasta las zonas tropicales y por lo tanto el principal movimiento migratorio se realizó de la Amazonia hacia América Central y sur de México. En cambio, durante la fase árida glacial, las sabanas se extendieron hasta las latitudes bajas. Debido a que la zona templada nortña (principal fuente de origen de los mamíferos de sabana) era seis veces más grande que la del sur, los inmigrantes nortños sobrepasaron en número a los sureños. Según Webb (1991), este modelo predice que los migrantes nortños alcanzarían latitudes más altas en América del Sur que la contraparte sureña, que alcanzaría sólo latitudes bajas de América del Norte. Esta predicción es en parte confirmada por la distribución actual de los migrantes sureños, que no pasan del Istmo de Tehuantepec (a excepción del armadillo y las zarigüeyas). Esta predicción explica la llamada Paradoja de Centro América, que es la conquista de esta región por la fauna de bosque lluvioso de origen sudamericano. Otra de las predicciones de este modelo, establece que algunos de los grupos de mamíferos que habitaban en las latitudes bajas de América del Norte desarrollaron adaptaciones que más tarde les permitirían ser exitosos en la parte tropical de América del Sur. Tal parece ser el caso de algunos carnívoros y ciervos (Webb, 1991).

EDAD DEL PUENTE DE PANAMÁ

Las reconstrucciones de la región del Caribe se pueden dividir en dos grupos estables y móviles (Rich y Rich, 1983). El estable precedió a las nociones de la teoría de la tectónica

de placas y considera a América Central como una franja de tierra que no había modificado mucho su geomorfología salvo por cambios en el nivel del mar y la elevación de cadenas montañosas. A partir de la aceptación de la teoría de la tectónica de placas, se postularon nuevos modelos incorporando datos de paleomagnetismo, radiometría, estratigrafía, geoquímica, y paleobatimetría entre otros. De una manera general estos modelos proponen que durante el Mesozoico y Cenozoico, las cuencas del Atlántico, el Golfo de México y el Caribe se desarrollaron y crecieron en tamaño.

Malfait y Dikelman (1972) sugieren que durante la expansión de estas cuencas oceánicas, el área de América Central estuvo afectada por el movimiento de parte de la placa pacífica. Otros investigadores (e.g. Gose y Scott, 1979; Anderson, 1978) prefieren definir pequeñas placas en el Pacífico oriental y en el Caribe, que tuvieron rotación y translación relativas unas respecto a otras, uniéndose durante el Cenozoico formando lo que ahora llamamos América Central. Aunque no se sabe cuál de las hipótesis es correcta, lo que es claro es que desde finales del Mesozoico hasta algún momento en el Plioceno no hubo una conexión terrestre entre América del Norte y del Sur, vía América Central.

Keigwin (1978) con base en los foraminíferos planctónicos recuperados en los sitios 154 A y 157 del Proyecto de perforación marina profunda (Deep Sea Drilling), establece que el cierre del istmo de Panamá empezó hace 3.5 millones de años y que para 3.1 ya estaba completamente cerrado.

Por otro lado, Savin y Douglas (1985) al analizar los cambios eustáticos de nivel del mar durante los últimos 15 millones de años, encontraron que durante el Mioceno tardío y Plioceno temprano, los cambios en el volumen global del hielo ocasionaron variaciones de decenas de metros en el nivel del mar, lo que provocó que bajara el nivel del mar y emergiera una barrera que impedía la libre circulación de las aguas entre el Caribe y el Pacífico, como es sugerido por los resultados de Duque-Caro (1990, ver abajo). Además está la evidencia del aislamiento de faunas de invertebrados marinos a los lados del istmo aproximadamente hace 3-3.5 millones de años (Jones y Hasson, 1985).

Resultados de análisis de microfósiles en el noroeste de América del Sur (Duque-Caro, 1990) indican dos eventos importantes en la evolución del Istmo de Panamá. El primero ocurrió a fines del Mioceno medio (ca. 15 Ma), cuando una barrera impedía la conexión entre las aguas del Océano Pacífico y el Mar Caribe. El segundo evento se llevó a cabo en el Plioceno temprano (3.7-3.1 Ma.) cuando se estableció el istmo de Panamá, conexión terrestre que permitió el intercambio de faunas terrestres e impidió el intercambio de faunas marinas.

EL GRAN INTERCAMBIO FAUNÍSTICO ENTRE LAS AMÉRICAS

ANTES DEL INTERCAMBIO

Durante el Cenozoico, América del Norte fue afectada por la inmigración de mamíferos placentados o euterios asiáticos y europeos en varias ocasiones, por lo que a finales de esta era la diversidad de mamíferos estaba representada por estos grupos. En cambio, América del Sur estuvo aislada durante toda la era cenozoica, después del rompimiento de Pangea a finales del Mesozoico. Por ello se le considera "isla continente". Su fauna estaba compuesta principalmente por marsupiales. Debido al aislamiento geográfico, los marsupiales sufrieron una radiación adaptativa ocupando los mismos nichos que tenían su contraparte en los placentados de América del Norte. También existían, aunque en una menor proporción, algunas formas raras de mamíferos placentados.

Simpson (1950) reconoció tres horizontes en la historia de la fauna de mamíferos sudamericanos: 1) el basal, donde se encuentran los grupos que estaban presentes antes o al principio del Cenozoico. Estos grupos incluían marsupiales, proteuterios, xenartra (edentados), condilartros, y una serie de herbívoros extintos tales como litopterna (parecidos a caballos), notoungulata (grupo muy diverso de herbívoros), astrapoteria (parecidos a rinocerontes anfibios), pyroteria (con características de elefantes), xenungulata (parecidos a los dinocerata norteamericanos y asiáticos de tamaños gigantescos), trigonostylopoidea (parecido a astrapoterios). 2) el segundo horizonte está caracterizado por los grupos que llegaron o hicieron su aparición cuando América del Sur era todavía una isla continente. Este horizonte incluye primates platinos y roedores caviomorfos, grupos que aparecieron en rocas del Oligoceno temprano (Deseadense, 34-21Ma.). El origen de estos grupos está en debate: hay quienes proponen que son africanos (p.e. Hoffstetter, 1981; Lavocat, 1971), mientras que otros proponen que son norteamericanos (Wood, 1985). 3) El tercer horizonte es el más joven e incluye aquellos taxa que fueron los participantes en el intercambio faunístico.

LOS HERALDOS O PRIMEROS VIAJEROS

El registro fósil indica movimiento de ciertos grupos antes de que se estableciera el puente panameño. Se ha supuesto que estos primeros participantes eran inmigrantes aleatorios y que se dispersaron ya sea en balsas de vegetación o brincando a lo largo de los arcos de islas. Entre los primeros migrantes norteamericanos está *Cyonasua*, un tipo de prociónido (mapache) que se encontró en rocas de edad miocénica tardía (Huayqueriense, 8-9 Ma.) en Argentina (Kraglievich y Reig, 1954). También se han encontrado fósiles de roedores cricétidos en rocas del Plioceno temprano (Montehermosense?-Chapadmalalense, 6 Ma.), los cuales por su diversificación debieron llegar antes de este período. En sentido contrario la migración de los primeros miembros de la familia de perezosos

terrestres que llegaron a América del Norte está representadas por *Pliometanastes* con registro fósil en California y Florida en rocas miocénicas tardías (Henfiliano temprano, 8-9 Ma.) (Hirschfeld y Webb, 1968; Hirschfeld, 1981). Otro género de perezoso terrestre *Thinobadistes*, un milodóntido, se encontró en rocas miocénicas de hace 8 millones de años en Florida (Marshall, 1985). Grupos relacionados a los perezosos, roedores primates también alcanzaron las Grandes Antillas durante Eoceno-Oligoceno (MacPhee e Iturralde-Vinent, 1995) sugiriendo la capacidad de dispersión de estos grupos (Webb y Marshall, 1982).

Este primer intercambio se presentó después del evento de interrupción de circulación marina propuesta por Duque-Caro (1990) hacia finales de Mioceno medio.

¿QUIÉNES CRUZARON Y HASTA DÓNDE LLEGARON?

Ruta hacia el Norte

En México, los registros más antiguos que se tienen de inmigrantes sudamericanos provienen del estado de Guanajuato, donde se tiene registro de dos tipos de perezosos terrestres en rocas pliocénicas de 4.8 Ma (Henfiliano): un milodóntido indeterminado y *Megalonyx* (Carranza y Miller, 1997; comunicación personal); y *Neochoerus* (capibaras), *Glossotherium* (perezoso terrestre) y *Pampatherium* (tipo de armadillo) en rocas de 3.9 Ma. (Carranza y Miller, 1997 y comunicación personal). En el estado de Hidalgo también hay registro de *Megalonyx*, en rocas de edad henfiliana tardía (Carranza, 1994; Carranza y Espinosa, 1995). Es de esperarse que con más prospecciones paleontológicas en México, se encuentren registros mucho más antiguos que los de Estados Unidos, ya que por su posición geográfica, los inmigrantes sureños tuvieron que pasar antes por el territorio mexicano.

En Estados Unidos, los mamíferos sudamericanos más antiguos que se suponen que cruzaron "caminando" el puente panameño están registrados en rocas del Plioceno tardío (Blancano, 2.8-2.6 Ma.). Diez géneros de mamíferos que representan siete familias y una ave no voladora *Titanis* aparecen casi simultáneamente en localidades desde California a Florida. Entre los grupos que se registran están dos tipos de roedores: capibaras y puerco espines; varias clases de armadillos y tres tipos de perezosos terrestres (Tomado de Webb, 1976 y 1991).

Para el Pleistoceno temprano (Irvingtoniano, 1.4 Ma.) hacen su aparición en Estados Unidos ocho géneros más que representan cinco familias, un capibara *Hydrochoerus*; algunos edentados: *Eremotherium*, *Nothrotheriops*, *Holmesina*, un oso hormiguero; la zarigüeya *Didelphis* y un ungulado toxodonte. Durante este período también llegan los manatíes y los vampiros aunque a éstos no se les considera mamíferos terrestres dado que el primero es de hábitos marinos y los segundos son voladores (Tomado de Webb, 1976, 1991).

Ruta hacia el Sur

El registro en América del Sur de los taxa norteños se encuentra en los depósitos de la parte meridional del continente, principalmente en Argentina. En rocas del Plioceno tardío (Uquiense, 2.5 Ma.) de la zona templada de América del Sur, se tiene el registro de 10 géneros representando cuatro familias: roedores cricétidos, prociónidos (mapaches), mustélidos (zorritos) y tayasuidos (cerdos) (Marshall y colaboradores, 1982; Webb y Marshall, 1982).

En el siguiente medio millón de años durante el Pleistoceno temprano (Ensenadense, 1.2-0.8 Ma.), aparecieron 11 géneros más, representando ocho familias: félidos (gatos), cánidos (perros), úrsidos (osos), camélidos (camellos), cérvidos (ciervos), équidos (caballos), tapires, y gonfoterios (tipo de elefantes). De origen norteamericano, pero cuyo registro es muy reciente se incluyen cuatro familias más de micromamíferos. Aquí no se considera al hombre.

En resumen, 21 géneros representando 12 familias norteamericanas alcanzaron América del Sur del Plioceno tardío al Pleistoceno temprano (Figura 1). En sentido inverso, 18 géneros representando 12 familias sudamericanas llegaron a Norte América en el mismo lapso. El clímax del intercambio ocurrió en un lapso de 1 millón de años de 2.5 a 1.5 Ma., que corresponde del Blancano tardío al Irvingtoniano temprano en América del Norte, y durante el Uquiense en América del Sur. Para el Pleistoceno medio ya se había completado el intercambio (Webb, 1976; 1985).

¿CUÁLES GRUPOS NO PARTICIPARON EN EL INTERCAMBIO?

Hay varios grupos a ambos lados del continente que no participaron en el intercambio (Tabla 1); 11 familias sudamericanas no extendieron sus alcances geográficos hacia el Norte y nueve familias norteamericanas no pasaron al sur. Hasta ahora no se ha encontrado ningún aspecto biológico común a estos grupos y que explique por qué no participaron en la migración. Probablemente sea necesario buscar razones particulares a cada grupo. Por ejemplo, las dos familias de marsupiales sudamericanas que no migraron (microbotéridos y caenolestidos) al igual que los roedores tenían un área de distribución muy pequeña y estaban restringidos a zonas templadas. En otras formas sudamericanas no migrantes, el único factor común es que su distribución geográfica no incluía el noroeste de América del Sur (Webb, 1991). Formas norteamericanas como los antilocápridos (tipo de ciervos), estaban más bien restringidas a las latitudes templadas y adaptadas a hábitats semiáridos. Hubo otras formas norteamericanas como *Mammuthus* y *Bison*, que alcanzaron latitudes bajas como Honduras y Nicaragua, pero nunca cruzaron el istmo (Webb, 1991).

Tabla 1. Familias de mamíferos que no participaron en el intercambio faunístico. (Tomado de Webb, 1991).

AMÉRICA DEL SUR	AMÉRICA DEL NORTE
Marsupialia	Insectivora
Microbiotheriidae	Talpidae
Caenolestidae	
	Rodentia
Rodentia	Aplodontidae
Octodontidae	Castoridae
Ctenomyidae	Geomysidae
Abrocomidae	
Chinchillidae	Lagomorpha
Dinomyidae	Ochotonidae
Caviidae	
	Proboscidae
Litopterna	Mammutidae
Macraucheniiidae	Elephantidae
Notoungulata	Artiodactyla
Mesotheriidae	Antilocapridae
Hegetotheriidae	Bovidae

CONSECUENCIAS DEL INTERCAMBIO

El establecimiento del puente panameño tuvo consecuencias importantes a escala global. Por un lado, cambió la circulación de las corrientes marinas, ya que interrumpió el paso de las aguas entre el Caribe y el Pacífico, ocasionando un cambio en la salinidad y densidad del océano Atlántico. Según algunos autores, estos factores tuvieron un impacto en la dirección y velocidad de la corriente del Golfo, que de alguna manera influyó en una baja de temperatura en el Ártico (Stanley 1996 en Flanagan, 1998). El establecimiento del puente se convirtió en una barrera geográfica para la biota marina, mientras que permitía el paso de la biota terrestre. El análisis de la consecuencia del encuentro entre dos faunas de composición taxonómica e historia diferente es muy interesante. Ya se había mencionado que de manera general se observa un desequilibrio en el intercambio, y que la fauna terrestre norteamericana fué mucho más "exitosa", al emigrar, que su contraparte sudamericana.

El impacto de los taxa norteamericanos en las faunas sudamericanas ha recibido atención. Sin embargo aún debe ser visto como un problema sin resolver. Simpson (1950) relacionó la diversificación exitosa de las formas norteamericanas en América del Sur con el concepto del reemplazo de las formas nativas. Se argumentaba que los marsupiales sudamericanos se vieron desplazados por las formas norteamericanas debido a su inferioridad biológica; este concepto prevaleció por mucho tiempo y fue desechado al demostrarse que los marsupiales representan otra estrategia reproductiva y no por eso son necesariamente inferiores (Lillegraven, 1984).

Marshall y Cifelli (1990) analizaron los cambios de diversidad taxonómica en América del Sur durante el Cenozoico. Estos autores sugieren que la diversidad de familias se mantuvo en equilibrio por largos períodos, que

fueron interrumpidos abruptamente en dos momentos, mismos que corresponden con los eventos de migración. En cambio, la diversidad de géneros se enriquece gradualmente, acelerándose en los momentos de migración. Este incremento gradual de la diversidad genérica está relacionado con el incremento de la heterogeneidad ecológica que se desarrolló durante el Cenozoico a consecuencia de la orogenia Andina, la cual provocó aridez y el establecimiento de sabanas y pastizales. Ya hacia finales del Terciario y durante el Cuaternario, se suman los cambios generados por las glaciaciones.

Cuando llegaron los grupos inmigrantes norteamericanos, empezaron a diversificarse y dispersarse, por lo que tuvieron interacciones importantes con los grupos nativos. Una de ellas es la competencia, la cual ocurre cuando el inmigrante explota el mismo recurso natural que la forma nativa.

Se ha propuesto como ejemplo de competencia y reemplazo el que se dio entre los ungulados sudamericanos y los taxa inmigrantes nortños. En el registro fósil representante del intercambio, se observa una reducción de géneros de pacesores cursoriales autóctonos representados por los notoungulados y litopternos y al mismo tiempo un incremento en el número de géneros de origen nortño, como caballos que ocupan el mismo nicho (Webb, 1976; 1991). Otro caso propuesto de competencia es en la zona adaptativa de carnívoros de mediano tamaño, la cual estaba ocupada en América del Sur por los marsupiales didélfidos (parientes de las zarigüeyas) quienes fueron desplazados al llegar los carnívoros placentados del norte tales como cánidos, mustélidos y félidos (Pascual y Bond, 1986; Webb, 1991).

Otra de las interacciones en el establecimiento de nuevas relaciones presa-predador es la aparición de nuevos predadores con otras técnicas de caza, lo cual puede ser fatídico para las presas, que son diezmadas hasta que desarrollan nuevas técnicas de evasión o huida ante los nuevos cazadores. Tal es el caso de varios grupos de herbívoros sudamericanos ante los carnívoros norteamericanos (Marshall y Cifelli, 1990).

Un evento notable en América del Sur, fue la evolución de géneros autóctonos a partir de los inmigrantes. Un ejemplo muy representativo es el de un grupo de camellos tipo llama *Hemiauchenia* que llegó a América del Sur durante Pleistoceno temprano y durante el resto del Pleistoceno se diversificó en los cuatro géneros autóctonos: *Lama*, *Palaeolama*, *Eulamops*, y *Vicugna*, en la zona andina (Webb, 1974). Lo que es más interesante es que el género *Palaeolama* regresó a América del Norte, donde a finales del Pleistoceno se extinguió y sólo sobrevive en América del Sur y en el viejo continente.

De las 17 familias norteamericanas de mamíferos que llegaron a la parte austral del continente, seis evolucionaron lentamente y no produjeron géneros autóctonos, dos se extinguieron en América del Sur después del Pleistoceno (caballos y elefantes) y nueve se diversificaron moderadamente rápido y produjeron géneros autóctonos. El grupo que

experimentó una explosión adaptativa fue el de los roedores cricétidos de los cuales existen actualmente en América del Sur 47 géneros y ocupan una gran variedad de hábitats (Hershkovitz, 1972).

AMÉRICA DEL NORTE

Para el contingente sudamericano en América del Norte la historia es diferente: no hay ni un caso para hablar de competencia y su impacto ha sido relativamente poco importante. Los edentados conforman un grupo raro, que incluye a los perezosos gigantes que probablemente se solaparon con algún otro herbívoro grande en el tipo de alimento, pero sin ocasionar grandes cambios. Los otros inmigrantes de América del Sur eran tan distintos y su distribución no llegó a latitudes muy altas en América del Norte, a excepción de algunos como el perezoso terrestre *Megalonyx* que llegó hasta Alaska. Por ello es razonable aceptar el punto de vista de Patterson y Pascual (1972) que proponen que los inmigrantes sureños eran "insinuadores" o "infiltradores", más que competidores. De las formas sudamericanas que entraron a América del Norte se extinguieron los toxodóntidos, tres familias de perezosos terrestres, los gliptodontes, y los capibaras (aunque éstos sobreviven en América del Sur).

Muchas de las formas sudamericanas que cruzaron el puente se quedaron en las latitudes bajas, como en América Central y sur de México, donde actualmente forman parte de la biota tropical como los osos hormigueros, y los perezosos (Figura 2). Otros, como el armadillo y la zarigüeya, han alcanzado latitudes más templadas (Nowak y Paradiso, 1983).

COMENTARIO FINAL

El intercambio faunístico es uno de los eventos biogeográficos más interesantes por la diversidad de aspectos que involucra. La fauna de mamíferos actual del continente americano es el resultado en gran medida del evento que se inició apenas hace 3.5 millones de años. Aunque el intercambio ha sido estudiado por varios años todavía hay puntos sin resolver y faltan piezas para completar el rompecabezas.

El estudio de este evento es complicado ya que la información en la que está basado es sesgada, debido a la naturaleza del registro fósil y a la intensidad de la prospección paleontológica. La evidencia fósil proviene principalmente de dos áreas que están muy separadas del continente, por un lado en localidades de Estados Unidos y por otro en Argentina. Poco se conoce de las formas que habitaban áreas de bajas latitudes (zonas tropicales de América Central y sur de México) y lo mismo se puede decir de la parte norte de América del Sur. Aunque tenemos una mejor idea de la diversidad de la megafauna, es muy poca la información sobre las formas pequeñas.

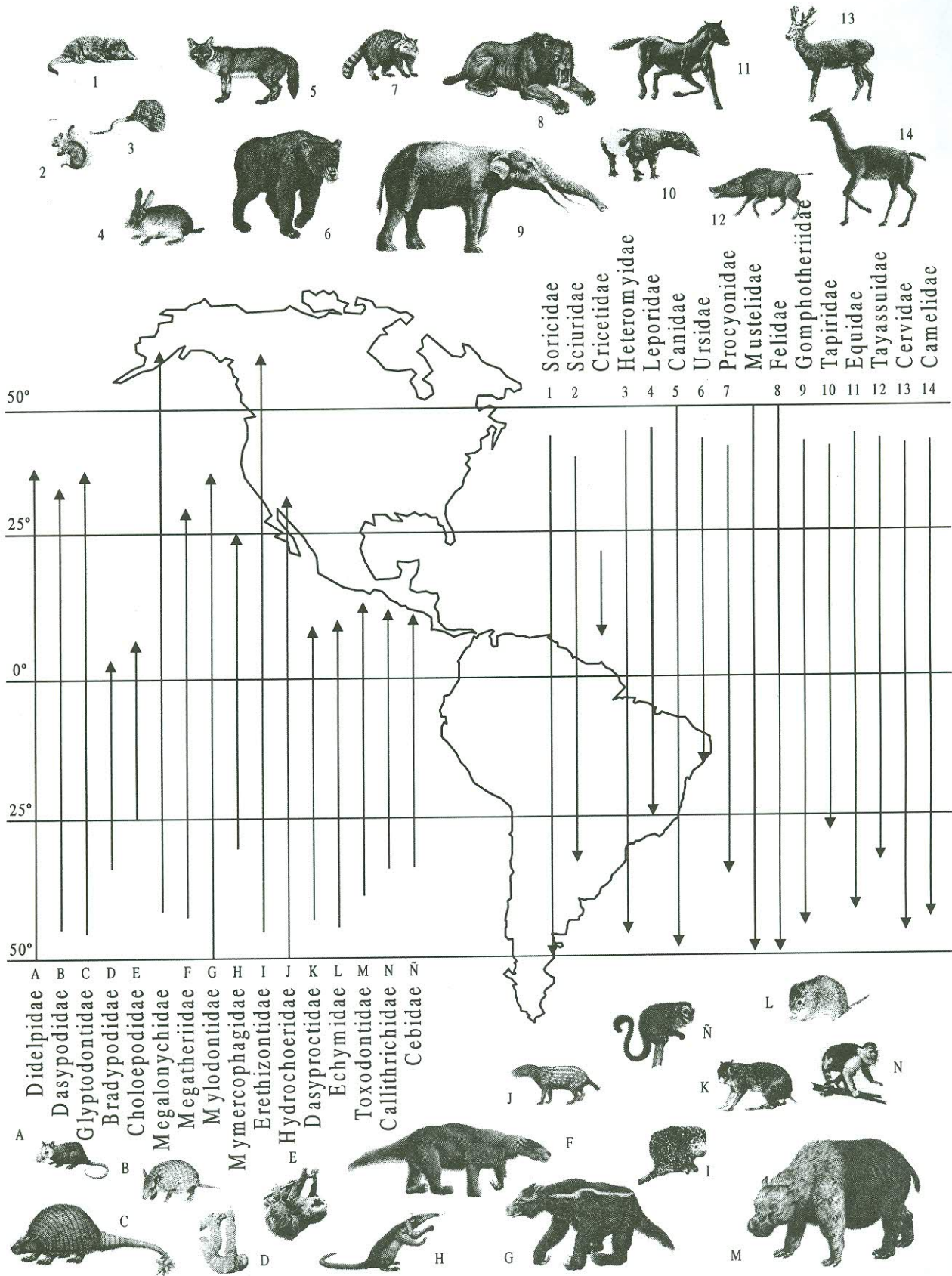


Figura 2. Alcances geográficos máximos de las familias que tomaron parte en el intercambio faunístico (Tomado de Pascual y Patterson, 1972; Webb, 1991).

La determinación de edades por medio de métodos radiométricos ha permitido establecer correlaciones más detalladas entre América del Sur y América del Norte. Aún así todavía existen huecos, sobre todo en la parte austral del continente, que afectan la interpretación de las tasas de evolución de los grupos.

Tampoco podemos olvidar el factor taxonómico, el cual modifica la cuantificación de los patrones y tendencias de diversidad faunística. Hay ciertos grupos como los caballos que han sido intensamente estudiados y cuya taxonomía, diversidad y distribuciones están claras, pero existen otros grupos que están pobremente estudiados.

El intercambio faunístico entre las Américas es un tema que ha sido y sigue siendo apasionante por todas las facetas que involucra y todo lo que falta por hacer. En este sentido, México juega un papel importante, ya que se encuentra en una posición geográfica y climática privilegiada y seguramente encierra respuestas a algunas de las interrogantes. Por un lado fue parte de la ruta de migración de los animales hacia el norte y sus registros se encuentran en el territorio nacional, como se ha podido comprobar con las prospecciones paleontológicas realizadas en los últimos años. También debió haber sido lugar de adaptaciones y de evolución de mamíferos norteamericanos a zonas tropicales los cuales más tarde pudieron haber cruzado el istmo. Además, muchas de las formas que venían en sentido sur-norte pudieron haberse quedado en estas latitudes.

REFERENCIAS

- Anderson, T.H. 1978. Mesozoic crustal evolution of Middle America and the Caribbean: Geological considerations. *EOS* 59:404.
- Carranza-Castañeda, O. 1994. Mastofauna del Mioceno tardío de la cuenca carbonífera de Zacualtipán, Hidalgo, México: Pachuca, Hidalgo. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. *Revista de Investigación. Pancromo* 23, 1:40-49
- _____, and L., Espinosa Arrubarena. 1995. Late Tertiary equids from the State of Hidalgo, Mexico: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 11: 182-192.
- _____, and W., Miller. 1997. Late Tertiary South American immigrants of Central Mexico. Seventh International Theriological Congress, Abstracts. Acapulco, México, Septiembre 6-11, 1997. p.78
- Duque-Caro, H. 1990. Neogene stratigraphy, paleoceanography and paleobiogeography in northwest South America and the evolution of the Panama Seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 77: 203-234.
- Flanagan, R. 1998. Sea Change. *Earth* February: 42-47.
- Gose, W.A. and G.R., Scott. 1979. The aggregation of Meso-America. *Resúmenes Geological Society of America*, 11: 434.
- Hershkovitz, P. 1972. The Recent mammals of the Neotropical region: a zoogeographic and ecological review. pp. 311-431, in A. Keast, F.C. Erk, and B. Glass (eds.). *Evolution, mammals and Southern continents*. State University New York Press, Albany, NY.
- Hirschfeld, S.E. 1981. *Pliometanastes protistus* (Edentata Megalonychidae) from Knight's Ferry, California with discussion of early Hemphillian megalonychids. *PaleoBios*, 36: 1-17.
- Hirschfeld, S.E. and S.D., Webb, 1968. Plio-Pleistocene megalonychids sloths of North America. *Bulletin, Florida State Museum, Biological Sciences*, 12: 213-296.
- Hoffstetter, R. 1981. Historia biogeográfica de los mamíferos terrestres sudamericanos: problemas y enseñanzas. *Acta Geológica Hispánica*. 16: 71-88.
- Jones, D.S., and Ph. F., Hasson. 1985. History and development of the marine invertebrates faunas separated by the Central American Isthmus. pp. 325-355, in Stehli, F.G., y S.D. Webb (eds.) *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, NY.
- Keigwin, L.I. 1978. Pliocene closing of the Isthmus of Panama based on biostratigraphic evidence from nearly Pacific Ocean and Caribbean sea cores. *Geology*, 6: 630-634.
- Kraglievich, J.L., y O.A., Reig. 1954. Un nuevo prociónido del Plioceno de Las Playas (Provincia de Córdoba). *Revista Asociación Geológica Argentina*, 9: 209-231.
- Lavocat, R. 1971. Affinités systématique des caviomorphes et des phiomorphes et origine Africaine des caviomorphes *An. Acad. Bras. Cienc.* 43 (Supl.): 515-522.
- Lillegraven, J.A. 1984. Why was there a "Marsupial-Placental dichotomy"? pp. 72-86, in *Short Course on Mammals organizado por P.D. Gingerich y C.E., Badgley*. Paleontological Society.
- Mac Arthur, R.H. and E.O., Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, 203 p.
- MacPhee, R.D. and M. Iturralde-Vinent. 1995. Origin of the Greater Antillean land mammal faunas, 1: New Tertiary fossils from Cuba and Puerto Rico. *American Museum of Natural History. Novitates* 3141, 31 p.
- Malfait, B.T. and M.G., Dikelman. 1972. Circum-Caribbean tectonic and igneous activity and the evolution of the Caribbean Plate. *Bulletin of the Geological Society of America*, 83: 251-272.
- Marshall, L.G., S.D., Webb, J.J., Sepkoski, and D.M., Raup. 1982. Mammalian evolution and the Great American Interchange. *Science*, 215: 1351-1357.
- Marshall, L.G. and R.L., Cifelli. 1990. Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic land mammal age faunas, South America. *Palaeovertebrata*, 19: 169-210.
- Marshall, L.G. 1985. Geochronology and Land-Mammal Biochronology of the Transamerican Faunal Interchange. pp. 49-85, in Stehli, F.G., and S.D. Webb. *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, NY.

- Nowak, R.M., and J.L. Paradiso. 1983. Walker's Mammals of the world. Vol. 1., 4. ed. John Hopkins University Press, Baltimore and Londres, 568 pp.
- Pascual, R., y M. Bond. 1986. Evolución de los marsupiales cenozoicos en Argentina. Simposio Evolución de los vertebrados cenozoicos. IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Mendoza, nov. 23-27, p. 23-27.
- Patterson, B., and R., Pascual. 1972. The fossil mammal fauna of South America, pp. 247-309, in Keast, A., F.C. Erk, and B. Glass (eds.) Evolution, Mammals and Southern Continents. State University of New York Press, Albany.
- Rich, P.V. and T.H., Rich. 1983. The Central American route: Biotic history and paleogeography. pp 12-34, in Janzen D.H. (ed.) Costa Rican Natural History. University of Chicago Press Chicago.
- Savin, S.M. and R.G., Douglas. 1985. Sea level, climate and the Central American Land Bridge, pp. 303-324, in Stehli, F.G., and S.D., Webb (eds.) The Great American Biotic Interchange, Plenum Press, NY.
- Simpson, G.G. 1950. History of the fauna of Latin America. American Scientist, 38: 261-389.
- Simpson, G.G. 1980. Splendid isolation: the curious history of South America Mammals. Yale University Press, New Haven co. p 266.
- Stehli, F.G., y S.D., Webb. 1985. The Great American Biotic Interchange. Plenum Press, NY 531 p.
- Wallace, A.R. 1876. The Geographical distribution of Animals. MacMillan, Londres.
- Webb, S.D. 1974. Pleistocene llama of Florida, with a brief review of the Lamini, pp. 176-213, in Webb, S.D. (ed.). Pleistocene mammals of Florida. The University of Florida, Gainesville.
- Webb, S.D. 1976. Mammalian faunal dynamics of the Great American Interchange. Paleobiology, 2: 220-234.
- Webb, S.D. 1985. Late Cenozoic mammal Dispersals between the Americas, pp. 357-385, in Stehli, F.G., and S.D. Webb (eds.). The Great American Biotic Interchange. Plenum Press, NY.
- Webb, S.D. 1991. Ecogeography and the Great American Interchange. Paleobiology 17: 266-280.
- Webb, S.D. and L.G. Marshall. 1982. Historical biogeography of recent South American land mammals, pp. 39-52, in Mares, M A., and H.H. Genoways (eds.) Mammalian biology in South America, Special Publication Series. Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh.
- Wood, A.E. 1985. Northern waif primates and rodents, pp. 267-282, in Stehli, F.G., and S.D. Webb (eds.). The Great American Biotic Interchange. Plenum Press, NY.