

LA TEORÍA BIOGEOGRÁFICA DE FLORENTINO AMEGHINO Y EL CARÁCTER EPISÓDICO DE LA EVOLUCIÓN GEOBIÓTICA DE LOS MAMÍFEROS TERRESTRES DE AMÉRICA DEL SUR



JUAN J. MORRONE

Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Apdo. Postal 70-399, 04510 México, D.F., México.
juanmorrone2001@yahoo.com.mx

Resumen. Se analiza la teoría biogeográfica desarrollada por Florentino Ameghino para explicar el origen y distribución de los mamíferos sudamericanos. Ésta sostiene que los mamíferos se originaron en la Patagonia y desde allí se dispersaron hacia el resto del planeta en cuatro eventos principales: Cretácico hacia Australia, Cretácico-Eoceno hacia África, Oligo-Mioceno hacia África y Mioceno-Plioceno-Cuaternario hacia América del Norte. A fines del siglo XIX y principios del XX esta teoría fue criticada y eventualmente desechada, debido principalmente a que las correlaciones temporales de Ameghino, basadas exclusivamente en mamíferos, estaban equivocadas. De acuerdo con la "escuela zoogeográfica de Nueva York" de Matthew y Simpson, América del Sur habría estado originalmente desprovista de mamíferos y fue poblada desde América del Norte, siendo seguida por diferenciación *in situ*, facilitada por su aislamiento durante el Terciario. En las últimas décadas, Reig y Pascual rescataron algunos elementos de la teoría ameghiniana para proponer sus teorías biogeográficas. Si bien éstas podrían adscribirse a la "escuela zoogeográfica de Nueva York", en realidad representarían desarrollos ulteriores del dispersalismo, que incorporan elementos vicariancistas. Sus esfuerzos pueden considerarse paralelos a los desarrollados por otros autores que han integrado dispersión y vicarianza, yendo más allá tanto del dispersalismo de Matthew y Simpson como del vicariancismo extremo de Croizat, Rosen, Nelson y Platnick. Todas las teorías biogeográficas propuestas hasta este momento consideran el carácter episódico de la evolución geobiótica de los mamíferos sudamericanos.

Palabras clave. Mamíferos. América del Sur. Dispersalismo. Biogeografía evolutiva.

Abstract. FLORENTINO AMEGHINO'S BIOGEOGRAPHIC THEORY AND THE EPISODIC CHARACTER OF THE GEOBIOTIC EVOLUTION OF TERRESTRIAL MAMMALS OF SOUTH AMERICA. The biogeographic theory developed by Florentino Ameghino to explain the origin and distribution of South American mammals is analyzed. It postulates that mammals originated in Patagonia and dispersed from this area to the rest of the planet in four basic dispersal events: Cretaceous to Australia, Cretaceous-Eocene to Africa, Oligo-Miocene to Africa, and Miocene-Pliocene-Quaternary to North America. Toward the end of the 19th century and the beginning of the 20th century, this theory was criticized and eventually discarded, mainly because Ameghino's temporal correlations, based exclusively on mammals, were wrong. According to the "New York school of zoogeography" of Matthew and Simpson, South America was originally devoid of mammals and was populated from North America, followed by *in situ* differentiation that was facilitated by its isolation during the Tertiary. In the last decades, Reig and Pascual rescued some elements of the Ameghinean theory to postulate their biogeographic theories. Although they may be adscribed to the "New York zoogeographic school", they represent ulterior developments of dispersalism, that incorporated vicariant elements. Their efforts may be considered parallel to those developed by other authors that have integrated dispersal and vicariance, going beyond the dispersalism of Matthew and Simpson and the extreme vicariancism of Croizat, Rosen, Nelson and Platnick. All the biogeographic theories proposed up to the present have considered the episodic character of the geobiotic evolution of South American mammals.

Key Words. Mammals. South America. Dispersalism. Evolutionary biogeography.

POCOS AÑOS DESPUÉS de la publicación de *On the origin of species* (Darwin, 1859), Wallace (1876) publicó *The geographical distribution of animals*. Esta obra representa el punto de partida del paradigma dispersalista, que habrá de culminar en la primera mitad del siglo XX con la "escuela zoogeográfica de Nueva York" (Nelson y Ladiges, 2001; Morrone, 2003, 2009), integrada por William Diller Matthew, George Sprague Myers, George Gaylord Simpson, Philip J. Darlington Jr. y Ernst Mayr entre otros. Se han formulado numerosas teorías biogeográficas dentro del marco dispersalista, que ponen en evidencia lo heterogéneo que es este paradigma (Morrone, 2002). Una de éstas fue desarrollada por Florentino Ameghino para explicar el origen y distribución de los mamíferos sudamericanos.

A lo largo de una serie de contribuciones, Ameghino

(1891, 1893, 1894, 1897a, b, 1900-1903, 1906, 1907) propuso que los mamíferos se originaron en la Patagonia y desde allí se dispersaron hasta ocupar el resto del planeta. Sus ideas habrían de ser criticadas y eventualmente desechadas (Cope, 1891, 1896; Ihering, 1891, 1900), si bien diferentes autores expresaron su interés en algunos postulados de las mismas (Simpson, 1980; Reig, 1981a; Pascual, 2006). En pleno siglo XXI, cabría preguntarse acerca de su relevancia, sobre todo en relación con el descrédito, al menos aparente, en que habría caído el dispersalismo a partir de la segunda mitad del siglo XX, con el desarrollo del vicariancismo, expresado en la panbiogeografía y la biogeografía cladística (Croizat, 1958, 1964, 1976; Croizat *et al.*, 1974; Platnick y Nelson, 1978; Nelson y Platnick, 1981; Craw *et al.*, 1999; Humphries y Parenti, 1999).

En esta contribución se examina la teoría biogeográfica ameghiniana, se discuten algunas de las críticas a la misma y se determina su relevancia para las teorías planteadas con posterioridad.

TEORÍA BIOGEOGRÁFICA DE AMEGHINO

De todas las contribuciones biogeográficas de Ameghino (1891, 1893, 1894, 1897a, b, 1900-1903, 1906, 1907), la de 1907 ("Notas preliminares sobre el *Tetraprothomo argentinus*") resume de manera clara su teoría. De acuerdo con Ameghino, la Patagonia fue el centro de evolución de los mamíferos, y desde allí se habrían dispersado sobre toda la superficie de la tierra en cuatro eventos migratorios principales, ocurridos en distintos momentos y en diferentes direcciones. A continuación se detallan estos eventos en orden de antigüedad.

Dispersión cretácica hacia Australia

Habría comenzado hacia mediados del Cretácico, supuestamente antes de que evolucionaran los ungulados. Por ella: "...recibió Australia los sarcoboros primitivos, los Microbiotheriidae que allí se transformaron en los carnívoros marsupiales poliprotodontes ó Dasyura; y los paucituberculados más primitivos (Garzonidae) que se transformaron en los diprotodontes ó canguros y demás familias afines" (Ameghino, 1907, p. 228).

Esta dispersión se habría efectuado a través de tierras que se extendían desde la Patagonia hasta Australia, a través de las regiones polares, aunque no ha existido una conexión continua entre ambos continentes a partir del Cretácico, tratándose de: "...una especie de puente movedizo á través de las regiones polares antárticas, que á medida que avanzaba hacia Australia se hundía del lado de la Patagonia" (Ameghino, 1907, p. 229). Los mamíferos que emigraron a mediados del Cretácico quedaron luego aislados de la masa continental sudamericana y recién llegaron a Australia en el Terciario. Ameghino postuló que el sentido de esta dispersión fue exclusivamente desde América del Sur hacia Australia, sin que ninguna especie de esta última emigrara en sentido contrario.

Dispersión cretácico-eocena hacia África

Esta dispersión se habría efectuado a través de una vasta región continental, hoy desaparecida, el puente Archelenis, que unía la región oriental de América del Sur con la región occidental de África. Desde América del Sur habrían emigrado: "...representantes de los principales órdenes de mamíferos: los prosimios, los protungulados, los condilartros, los hipoideos y perisodáctilos primitivos, los hiracoideos y los amblypodos, los proboscídeos primitivos, los ancilopodos, los sarcoboros primitivos que se transformaron en creodontes y

carnívoros, los plagiaulacoideos, algunos roedores y algunos edentados primitivos que se transformaron en los mánidos y orycteropídeos existentes" (Ameghino, 1907, p. 229).

En África, estos taxones evolucionaron independientemente para luego invadir gradualmente Europa y Asia, y desde allí pasar a América del Norte. De esta forma, todas las faunas de mamíferos del Terciario inferior de África, Eurasia y América del Norte habrían evolucionado a partir de los representantes sudamericanos de esta antigua dispersión. No hubo dispersión en dirección inversa, pues no había mamíferos en el viejo mundo. Durante toda esa época, América del Sur permaneció separada de América del Norte por un extenso mar.

Dispersión oligo-miocénica hacia África

Es una segunda dispersión de taxones sudamericanos hacia África, que habría sucedido durante el Terciario medio. Para Ameghino (1907), el puente Archelenis estaba en gran parte destruido, de modo que las comunicaciones eran más difíciles y sólo pudieron pasar formas relativamente pequeñas. Esta dispersión se habría registrado desde principios del Oligoceno hasta el Mioceno Superior. La migración desde América del Sur hacia África fue acompañada por otra en sentido inverso. Hacia África emigraron formas que recién aparecieron en el Eoceno Medio y Superior de América del Sur, mientras que desde África habrían arribado grupos constituidos a partir de la migración cretácico-eocena. En esta doble emigración habrían alcanzado el "viejo mundo los didelfídeos, los verdaderos monos, los subursídeos y todos los roedores del suborden de los histricomorfos, mientras que del antiguo continente pasaban á Sud América algunos creodontes, varios carnívoros de las familias de los canídeos y de los ursídeos, los listriodontes, y algunos otros artiodáctilos primitivos" (Ameghino, 1907, p. 230).

Durante el tiempo en que ocurrió esta dispersión, América del Sur continuaba aislada de América del Norte y de la Antártida.

Dispersión mioceno-pleistoceno-cuaternaria hacia América del Norte

Para Ameghino (1907) la gran dispersión de mamíferos sudamericanos hacia América del Norte habría comenzado en el Mioceno superior, con el surgimiento de una vasta superficie de tierra en lo que hoy es el golfo de Panamá y el mar Caribe. Las Antillas quedaron englobadas en esa tierra nuevamente emergida. En síntesis, América se extendía de uno a otro polo, bajo la forma de una gran masa continental completamente aislada. Las faunas terrestres se dispersaron en sentido inverso, las del norte hacia el sur, y las del sur hacia el norte, produciéndose un intercambio biótico que dio por resultado la formación de faunas mixtas. Por sobre esas tierras recién emergidas pasaron desde América del Sur hacia América del Norte "...los grandes edenta-

dos gravigrados y los gliptodontes, el corpulento *Toxodon*, los roedores histricomorfos, los didelfideos y por último los monos, aunque éstos sólo llegaron hasta Méjico. Por el mismo puente, Sud América recibió de la América del Norte, los mastodontes, los tapires, las llamas y los ciervos, los equídeos y la mayoría de los carnívoros placentarios” (Ameghino, 1907, p. 231).

CRÍTICAS INICIALES

Las primeras críticas a las ideas evolutivas y biogeográficas ameghinianas en la Argentina se enfocaron particularmente a la antigüedad del hombre en América del Sur (ver Stagnaro, 1993; Podgorny, 2005). La “ciencia oficial”, representada particularmente por Karl Hermann Burmeister -en ese entonces director del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”- atacó a Ameghino por postular ideas evolucionistas (Stagnaro, 1993), las cuales están implícitas en su teoría biogeográfica.

Hacia finales de la década de 1890, varios autores comenzaron a discutir la teoría biogeográfica de Ameghino (e.g., Cope, 1891, 1896). La *Princeton University* organizó tres expediciones a la Patagonia, destinadas a recoger fósiles y datarlos, para determinar la validez de los hallazgos de Carlos Ameghino y de la teoría biogeográfica formulada por Florentino Ameghino:

“The discoveries of the Ameghinos were of such importance as to arouse the interest of palaeontologists and geologists everywhere. Interesting and remarkable as were their discoveries (for it was really a new world of animal life that was being brought to light, totally unlike anything hitherto known either among living or fossil faunas) quite as startling were many of the theories advanced by Dr. Florentino Ameghino, concerning the age of the various beds and the relation of the fauna to certain extinct and living animals of the northern hemisphere. For several years geologists and palaeontologists everywhere had realized the importance of the work being carried on by the Ameghinos, though at the same time recognizing the necessity of making a thorough study of the Tertiary and Cretaceous deposits of Patagonia together with their contained fossils, in accordance with the more careful and painstaking methods which have been developed in the northern hemisphere during a half century by a great number of trained and skilled observers, belonging to two generations. It was believed that, when the light of all that had been discovered bearing upon the geological sequence and development of animal life as worked out in the northern hemisphere had been thrown with its full force upon those of the southern, many of the apparently conflicting observations and theories set forth by the Ameghinos would prove invalid, while the main facts would be found to harmonize with those already well established in the north. It was for

this purpose that the Princeton University expeditions to Patagonia were organized and carried out by the present writer, when Curator of the Department of Vertebrate Palaeontology of that institution” (Hatcher, 1903, p. 3).

Si bien desde el punto de vista científico los motivos son válidos, la visión “imperial” de John B. Hatcher resulta perturbadora. Los restos de moluscos colectados en dichas expediciones fueron identificados por Ortmann (1906), quien finalmente mostró que las edades postuladas por Ameghino (1900-1903), basadas exclusivamente en mamíferos, estaban equivocadas, pues eran demasiado antiguas (Bowler, 1996; Quintero Toro, 2009). Scharff (1909) impugnó la teoría de Ameghino teniendo en cuenta estos hallazgos.

Durante las décadas iniciales del siglo XX, competían dos teorías geofísicas principales (Frankel, 1981; Pérez-Malvaez *et al.*, 2003): una minoría de los autores seguía a Alfred L. Wegener y su hipótesis de la deriva continental (Wegener, 1912, 1929), mientras que la mayoría insistía con la inmovilidad de los continentes (e.g., Jeffreys, 1924). Ya estaba planteada entonces la polémica vicariancismo/dispersalismo (Bueno *et al.*, 1999; Morrone, 2007), que habría de tener participación tan destacada en el desarrollo de la biogeografía de la segunda mitad del siglo XX (Croizat, 1958, 1964; Croizat *et al.*, 1974; Nelson y Platnick, 1981; Craw *et al.*, 1999; Humphries y Parenti, 1999). Los “dispersalistas” no constituían un grupo homogéneo, y algunos postulaban la existencia de “puentes” que en el pasado conectaban masas continentales; por ejemplo, en el pasado la Antártida habría servido de puente entre América del Sur y Australia (Frankel, 1981). Ameghino, junto con Hermann von Ihering en Brasil (Ihering, 1891, 1900), integraba el grupo de quienes postulaban “puentes” intercontinentales, ya que éstos le proveían el modo de explicar algunos de sus eventos de dispersión. La existencia de los puentes era motivo de debate y finalmente fueron abandonados al aceptarse plenamente la deriva continental, en la década de 1960.

CRÍTICAS POSTERIORES Y TEORÍAS BIOGEOGRÁFICAS ALTERNATIVAS

Críticas posteriores a la teoría biogeográfica de Ameghino provienen de la “escuela zoogeográfica de Nueva York”, representada principalmente por las contribuciones de Matthew (1915) y Simpson (1950, 1953, 1964), que constituyeron la ortodoxia hasta la aceptación de la hipótesis de la deriva continental en la década de 1960 (Reig, 1981b). De acuerdo con esta concepción “holárticista”, América del Sur habría estado originalmente desprovista de mamíferos y fue poblada desde América del Norte en sucesivas dispersiones. Además habría ocurrido diferenciación *in situ* facilitada por el aislamiento de América del Sur

durante la mayor parte del Terciario (Simpson, 1950, 1953, 1964, 1980). Simpson (1980) distinguió tres “estratos faunísticos”:

1. Antiguos inmigrantes, que constituían la fauna inicial, instalada en América del Sur antes de la separación de América del Norte en el Cretácico Superior.

2. Antiguos saltadores de islas, que incluyen la fauna llegada durante la época de aislamiento del subcontinente, mediante medios de dispersión ocasionales.

3. Nuevos inmigrantes y saltadores de islas, que irrumpieron en América del Sur luego del restablecimiento de la conexión con América del Norte.

Al exponer de manera extensa su teoría biogeográfica, Simpson (1980) encontró dos problemas principales con la teoría de Ameghino. Por un lado, si bien este autor creía que Ameghino había determinado correctamente la secuencia faunística, coincidió con quienes habían hallado que sus correlaciones con otras faunas lo llevaron a postular edades consistentemente más antiguas. Por ejemplo, Ameghino creía que las faunas del Casamayorensis, Mustersense y Deseadense eran cretácicas, mientras que Simpson consideraba que en realidad eran mucho más recientes (Eoceno-Oligoceno). Por otra parte, Simpson consideraba que las afinidades filogenéticas de los taxones estudiados muchas veces resultaron incorrectas y llevaron a Ameghino a postular que taxones fósiles hallados en la Patagonia eran ancestros de formas del viejo mundo y América del Norte, pero éstos en realidad representaban casos de convergencia evolutiva.

Reig (1981a) caracterizó las ideas biogeográficas de Ameghino como “australismo a ultranza”, ya que postulan el origen patagónico de todos los mamíferos. Si bien este autor consideró que la mayoría de los postulados ameghinianos eran insostenibles, su teoría incluía elementos valiosos como, por ejemplo, el reconocimiento de elementos autóctonos en los sucesivos eventos de dispersión, así como de taxones originados fuera de América del Sur. La teoría biogeográfica ameghiniana, para Reig (1981a), constituye un conjunto de hipótesis estructuradas, con apoyo empírico y adecuada convalidación teórica, dentro del marco del paradigma dispersalista predominante en el momento de su formulación:

“Debe destacarse que la construcción teórica de Ameghino no fue una fantasía, como lo han querido ver 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 antiguos de Patagonia, y la teoría cuatrítubercular de la evolución de los molares de los mamíferos- que eran ciertamente fal-

sas. Pero que fueron falsificadas solo luego del crecimiento teórico de las disciplinas pertinentes... 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” (Reig, 1981a, p. 12).

Reig (1981a y referencias allí citadas) plantea una teoría biogeográfica que se enmarca en una “posición equidistante entre el holartismo de la escuela matthewiana y el australismo *ad-hoc*” (Reig, 1981a, p. 13). Con base en el registro fósil y el grado de diferenciación de los linajes involucrados, Reig (1981a) distinguió tres estirpes fundamentales para los mamíferos sudamericanos:

1. Estirpe de antiguo abolengo sudamericano, que incluye linajes gondwánicos o laurásicos presentes desde el Cretácico Medio.

2. Estirpe sudamericana de abolengo alóctono, con linajes incorporados en colonizaciones diferentes durante el aislamiento de América del Sur.

3. Estirpe norteamericana invasora, con linajes alóctonos y autóctonos incorporados luego del establecimiento del istmo de Panamá, desde América del Norte y Central.

Reig (1981a) asimismo planteó la reconstrucción de las horofaunas o patrones principales del cambio de la fauna de mamíferos sudamericanos. Éstas implican acontecimientos sucesivos de evolución adaptativa de linajes distintos que interactúan, maximizan la explotación de los recursos disponibles y alcanzan una etapa de equilibrio o estabilidad, en que cubren todos los nichos ecológicos posibles. Reig (1981a) postuló la existencia de cuatro horofaunas sucesivas (Fig. 1):

1. Protohorofauna gondwánica, compuesta por linajes de mamíferos y reptiles mamíferoides, que habitaron la porción sudamericana de la Gondwana occidental entre el Triásico Medio y el Cretácico Superior.

2. Paleohorofauna sudamericana, compuesta por linajes de estirpe sudamericana autóctona, que prosperaron entre el Cretácico Superior y el Eoceno Superior (didélfidos, edentados y notoungulados).

3. Cenohorofauna sudamericana, compuesta por linajes de estirpe sudamericana autóctona, que prosperaron entre el Deseadense y el Montehermosense, y de origen alóctono, incorporados en colonizaciones sucesivas (marsupiales, edentados, ungulados, roedores caviomorfos y sigmodontinos, monos platininos y murciélagos, entre otros).

4. Neohorofauna neotropical, que constituye una transformación de la horofauna anterior, a partir del Chapadmalense, con la incorporación de linajes neárticos a través del istmo

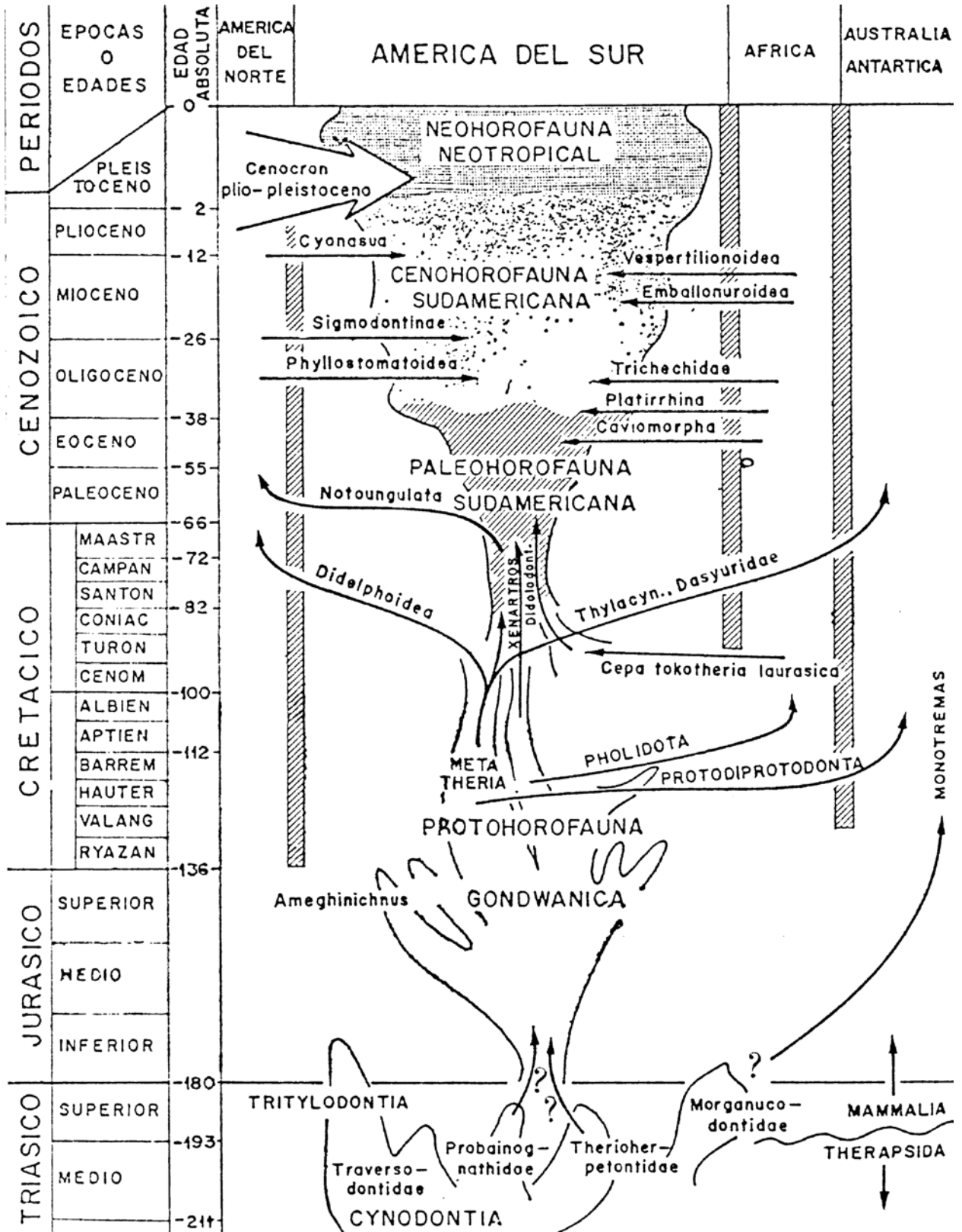


Figura 1. Diagrama que representa las cuatro horofaunas sucesivas propuestas por Reig para explicar la cenogénesis de los mamíferos sudamericanos (modificado de Reig, 1981a, p. 130) / Diagram representing the four successive horofaunas proposed by Reig to explain the cenogenesis of South American mammals (modified from Reig, 1981a, p. 130).

de Panamá, y expansión hacia América Central y sur de México (marsupiales, edentados, notoungulados, roedores, monos platininos, carnívoros, artiodáctilos, perisodáctilos y murciélagos).

En las últimas décadas se ha incrementado exponencialmente el hallazgo de nuevos mamíferos fósiles (Cione *et al.*, 2007), en muchos casos permitiendo nuevas interpretaciones sistemáticas y biogeográficas. Pascual (2006 y referencias allí citadas) incorporó estos hallazgos, así como los de mamíferos gondwánicos descubiertos recientemente, y propuso una teoría que los integra con el conocimiento tectónico disponible. Pascual (2006) dividió la historia de los mamíferos terrestres sudamericanos en dos episodios: el Episodio de Gondwana está representado exclusivamente por mamíferos endémicos de origen gondwánico (linajes mesozoicos), mientras que el Episodio Sudamericano se distingue casi exclusivamente por mamíferos terios endémicos, cuyos antepasados se dispersaron hacia América del Sur desde América del Norte. Estos episodios sucesivos son el resultado de la historia geológica de la placa Sudamericana, que formaba parte del supercontinente Gondwana hasta aproximadamente 120 Ma, cuando comenzó a separarse y desplazarse hacia el oeste. Hace 85 Ma comenzó una serie de eventos tectónicos alrededor del Caribe (*e.g.*, arcos de islas) y subducción o magmatismo marginal continental, los cuales habrían permitido el primer intercambio biótico interamericano conocido. Probablemente hacia finales del Cretácico estas características geológicas también permitieron la dispersión del primer terio, que dio origen a los mamíferos terrestres sudamericanos. Hasta principios del Episodio Sudamericano (Paleoceno Temprano), pocos linajes gondwánicos sobrevivieron en el subcontinente sudamericano. Estos sobrevivientes de Gondwana vivieron junto con el primer inmigrante terio que inició el Episodio Sudamericano. Hasta hace *ca.* 30 Ma esta placa estuvo conectada con la Antártida Occidental, y a través de ella a la mayor parte de los continentes gondwánicos orientales. Hace 12 Ma comenzó la conexión submarina de América Central y del Sur, y subsecuentes arcos de islas volcánicos permitieron el inicio del “Gran Intercambio Biótico Americano”.

La historia de los mamíferos terios endémicos que caracterizan el Episodio Sudamericano se empezó a conocer gracias a las contribuciones antes citadas de Ameghino y Simpson. Estos representaban los únicos taxones avanzados conocidos hasta 1985, cuando Bonaparte (1986) registró los primeros linajes no terios de Gondwana en depósitos patagónicos del Cretácico Tardío (Campaniano). Dentro de este episodio, Pascual (2006) reconoció cuatro etapas:

1. La primera etapa comprende la extinción de los últimos mamíferos gondwánicos y la primera inmigración de marsupiales y placentarios laurásicos, que incluiría también la llegada de primates y roedores caviomorfos desde

África (Eoceno Tardío-Oligoceno Temprano), corresponde a lo que se ha considerado la parte más autóctona de la historia de la diversificación de los mamíferos terrestres sudamericanos (Pascual *et al.*, 1985).

2. La segunda etapa comprende un nuevo ciclo evolutivo, marcado por el *turnover* del Eoceno tardío-Oligoceno temprano, conocido como *Grande Coupure*. Los ungulados arcaicos fueron remplazados por formas más modernas, las cuales se desarrollan hasta el fin del Pleistoceno. Los mamíferos de los estratos de “antiguos saltadores de islas” y de “nuevos inmigrantes y saltadores de islas” se desarrollaron cuando el subcontinente estaba aislado, excepto hacia el final cuando se comenzó a establecer la conexión terrestre interamericana a través del estrecho de Panamá (hace 2.5 Ma).

3. La tercera etapa está marcada por el comienzo del “Gran Intercambio Biótico Americano” (Stehli y Webb, 1985), como consecuencia del cual se incrementa notablemente el número de mamíferos que llegan a América del Sur desde América del Norte (Patterson y Pascual, 1972).

4. La última etapa es la llamada “Extinción Mega-faunística”, ocurrida hace 10 ka, que junto con el arribo de la especie humana hace *ca.* 13 ka, modelaron la composición actual de la fauna neotropical. Simultáneamente, o poco después, en tiempos postpleistocenos, llegaron los últimos inmigrantes norteamericanos (*e.g.*, roedores Heteromyidae, Geomyidae y Sciuridae, lagomorfos Leporidae, e insectívoros Soricidae).

DISCUSIÓN

Resulta importante destacar que la teoría biogeográfica de Ameghino se desarrolló durante la etapa de consolidación de una tradición científica independiente en la República Argentina. Por ello, podemos interpretar algunas de las reacciones iniciales adversas como parte del proceso conflictivo en que se consolidaron otras disciplinas científicas en América Latina (Quevedo, 1993). Con Ameghino en la Argentina, al igual que ocurrió con Ihering en Brasil (*e.g.*, Ihering, 1891, 1900), se incorporaron al debate biogeográfico global ideas novedosas (Choudhury y Pérez-Ponce de León, 2005; Podgorny, 2005; Lopes y Podgorny, 2007). Las ideas de Ameghino e Ihering contrastaron con las teorías biogeográficas debatidas en ese momento en Europa y los Estados Unidos, y hicieron que la fauna sudamericana se convirtiera en un componente fundamental en el debate biogeográfico de comienzos del siglo XX (Quintero Toro, 2009).

Si bien las teorías biogeográficas de Reig (1981a) y Pascual (2006) podrían adscribirse a la “escuela zoogeográfica de Nueva York”, la noción de centro de origen -componente fundamental del enfoque dispersalista- parece “di-

luida” o incluso ausente. Por ejemplo, Reig (1981a) se refiere a estirpes, cenocrones y horofaunas, sin determinar centro de origen alguno (Morrone, 2003). Ambos autores representarían desarrollos tardíos del dispersalismo, que incorporan elementos vicariancistas, como por ejemplo la referencia a linajes gondwánicos y laurásicos (Reig, 1981a; Pascual, 2006). Los esfuerzos de Reig y Pascual pueden considerarse paralelos a los desarrollados por otros autores que han integrado los procesos de dispersión y vicarianza (e.g., Jeannel, 1938, 1942; Ringuelet, 1961; Halffter, 1974, 1976, 1978, 1987; Savage, 1982), yendo más allá tanto del dispersalismo (Matthew, 1915; Simpson, 1950, 1953, 1964), como del vicariancismo extremo (Croizat, 1958, 1964; Croizat *et al.*, 1974; Platnick y Nelson, 1978; Nelson y Platnick, 1981). En este sentido, se podría considerar a Reig y Pascual como claros precursores de la biogeografía evolutiva moderna, constituyendo un nexo entre ésta y la teoría precursora de Florentino Ameghino.

AGRADECIMIENTOS

A Adriana Candela, Juan C. Fernicola, Darío Lazo y Aldo Prieto por sus sugerencias al manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Ameghino, F.** 1891. Determinación de algunos jalones para la restauración de las antiguas conexiones del continente sudamericano. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 282-288.
- Ameghino, F.** 1893. Les premiers mammifères: Relations entre les mammifères diprotodontes éocènes de l’Amérique du Nord et ceux de la République Argentine. *Revue Generale de Sciences Pures et Appliquées* 51: 77-81.
- Ameghino, F.** 1894. Enumération synoptique des espèces de mammifères fossiles des formations éocènes de Patagonie. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 13: 259-445.
- Ameghino, F.** 1897a. Notes on the geology and paleontology of Argentina. *Geological Magazine* 4: 4-23.
- Ameghino, F.** 1897b. South America as the source of the Tertiary Mammalia. *History of Science* 11: 256-264.
- Ameghino, F.** 1900-1903. L’age des formations sédimentaires de Patagonie. *Anales de la Sociedad Científica 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.
- Ameghino, F.** 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de l’Ancien Continent. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 1-568.
- Ameghino, F.** 1907. Notas preliminares sobre el *Tetraprothomo argentinus*: Un precursor del hombre del Mioceno superior de Monte Hermoso. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 3: 105-242.
- Bonaparte, J.F.** 1986. History of the terrestrial Cretaceous Vertebrates of Gondwana. IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, *Actas* 2: 63-95.
- Bowler, P. S.** 1996. *Life’s splendid drama*. The University of Chicago Press, Chicago y Londres, 525 pp.
- Bueno, A.A., Morrone, J.J., Luna-Reyes, M. de las M. y Pérez-Malvárez, C.** 1999. Raíces históricas del concepto de centro de origen en la biogeografía dispersionista: Del Edén Bíblico al modelo de Darwin-Wallace. *Sciences et Techniques en Perspective* 3: 27-45.
- Choudhury, A. y Pérez-Ponce de León, G.** 2005. The roots of historical biogeography in Latin American parasitology: The legacy of Hermann von Ihering and Lothar Szidat. En: J. Llorente Bousquets y J.J. Morrone (Eds.), *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines: Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII.I-CYTED)*, Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F., pp. 45-53.
- 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-Yané, G.J., Soibelzon, L., Verzi, D.H., Vieytes, E.C., Vizcaíno, S.F. y Vucetich, M.G.** 2007. Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: Cincuenta años de estudios. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 11: 257-278.
- Cope, E.D.** 1891. Ameghino on the extinct Mammalia of Argentina. *American Naturalist* 25: 725-727.
- Cope, E.D.** 1896. Ameghino on the evolution of mammalian teeth. *American Naturalist* 30: 937-941.
- Craw, R.C., Grehan, J.R. y Heads, M.J.** 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford Biogeography series 11, Nueva York y Oxford, 228 p.
- Croizat, L.** 1958. *Panbiogeography*. Vols. 1 y 2. Publicado por el autor, Caracas, 1731 p.
- Croizat, L.** 1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas, 881 pp.
- Croizat, L.** 1976. *Biogeografía analítica y sintética (“panbiogeografía”) de las Américas*. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, Caracas, 890 pp.
- Croizat, L., Nelson, G. y Rosen, D.E.** 1974. Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology* 23: 265-287.

- Darwin, C.R.** 1859. On the origin of species by means of natural selection, or, the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, Londres, 502 pp.
- Frankel, H.** 1981. The paleobiogeographical debate over the problem of disjunctively distributed life forms. *Studies in the History and Philosophy of Science* 12: 211-259.
- Halffter, G.** 1974. Eléments anciens de l'entomofaune neotropical: Ses implications biogéographiques. *Quaestiones Entomologicae* 10: 223-262.
- Halffter, G.** 1976. Distribución de los insectos en la zona de transición mexicana: Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana* 35: 1-64.
- Halffter, G.** 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la zona de transición mexicana: El mesoamericano de montaña. *Folia Entomológica Mexicana* 39-40: 219-222.
- Halffter, G.** 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32: 95-114.
- Hatcher, J.B.** 1903. Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899. Volumen 1, número 3, The University of Princeton, Princeton, 314 pp.
- Humphries, C.J. y Parenti, L.R.** 1999. Cladistic biogeography. Second edition: Interpreting patterns of plant and animal distributions. Oxford University Press. Oxford, 199 pp.
- Ihering, H. von.** 1891. Sobre las antiguas conexiones del continente sudamericano. *Revista Argentina de Historia Natural* 1: 121-123.
- Ihering, H. von.** 1900. The history of the Neotropical region. *Science* 12: 857-864.
- Jeannel, R.** 1938. Les Migadopides (Coleoptera, Adephega), une lignée subantarctique. *Revue Française d'Entomologie* 5: 1-55.
- Jeannel, R.** 1942. La genese des faunes terrestres: Éléments de biogéographie. Presses Universitaires de France. Paris, 514 pp.
- Jeffreys, H.** 1924. The Earth: Its origin, history and physical constitution. Cambridge University Press. Cambridge, 278 pp.
- Lopes, M.M. y Podgorny, I.** 2007. Océanos e continentes em debate. *Revista de História e Estudos Culturais* 4: 1-19.
- Matthew, W.D.** 1915. Climate and evolution. *Annals of the New York Academy of Sciences* 24: 171-318.
- Morrone, J.J.** 2002. El espectro del dispersalismo: De los centros de origen a las áreas ancestrales. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 61: 1-14.
- Morrone, J.J.** 2003. Las ideas biogeográficas de Osvaldo Reig y el desarrollo del "dispersalismo" en América Latina. En: J.J. Morrone y J. Llorente (Eds.), Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía, Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F., pp. 69-74.
- Morrone, J.J.** 2007. Hacia una biogeografía evolutiva. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 509-520.
- Morrone, J.J.** 2009. Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies. Columbia University Press. Nueva York, 301 pp.
- Nelson, G. y Ladiges, P.Y.** 2001. Gondwana, vicariance biogeography and the New York School revisited. *Australian Journal of Botany* 49: 389-409.
- Nelson, G. y Platnick, N.I.** 1981. Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance. Columbia University Press. Nueva York, 567 pp.
- Ortmann, A.E.** 1906. Tertiary invertebrates. En: W.B. Scott (Ed.), Reports of the Princeton University Expeditions to Patagonia, 1896-1899. Volumen 4, número 2, The University of Princeton. Princeton, pp. 47-332.
- Pascual, R.** 2006. The biogeographic history of South American land mammals. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93: 209-230.
- Pascual, R., Vucetich, M. G., Scillato-Yané, G. J. y Bond, M.** 1985. Main pathways of mammalian diversification in South America. En: F.G. Stehli y S.D. Webb (Eds.), The Great American Biotic Interchange, Topics in Geobiology, volumen 4, Plenum Press. Nueva York y Londres, pp. 219-247.
- Patterson, B. y Pascual, R.** 1972. The fossil mammal fauna of South America. En: A. Keast, F.C. Erk y B. Glass (Eds.), Evolution, mammals, and southern continents, State University of New York Press, Albany, pp. 247-309.
- Pérez-Malvaez, C., Bueno, A. y Morrone, J.J.** 2003. Recepción temprana de la teoría de la deriva continental y su competencia con las teorías rivales. *Asclepio* 55: 3-34.
- Platnick, N.I. y Nelson, G.** 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology* 27: 1-16.
- Podgorny, I.** 2005. Bones and devices in the constitution of paleontology in Argentina at the end of the nineteenth century. *Science in Context* 18: 249-283.
- Quevedo, E.** 1993. El conflicto entre tradiciones científicas modernas europeas y americanas en el campo de la medicina en América Latina colonial. En: A. Lafuente, A. Elena y M.L. Ortega (Eds.), Mundialización de la ciencia y cultura nacional, Ediciones Doce Calles y Universidad Autónoma de Madrid, Madrid, pp. 269-285.
- Quintero Toro, C.** 2009. Astrapoteros y dientes de sable: Relaciones de poder en el estudio paleontológico de los mamíferos sudamericanos. *Historia Crítica* (Santafé de Bogotá), Edición Especial, pp. 34-51.
- Reig, O.A.** 1981a. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia, Mar del Plata, 162 pp.
- Reig, O.A.** 1981b. A refreshed orthodox view of paleobiogeography of South American mammals. *Evolution* 35: 1032-1035.

- Ringuelet, R.A.** 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis* 22: 151-170.
- Savage, J.M.** 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: Dispersals or vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 464-547.
- Scharff, R.F.** 1909. On an Early Tertiary land-connection between North America and South America. *American Naturalist* 43: 513-531.
- Simpson, G.G.** 1950. History of the fauna of Latin America. *American Scientist* 38: 361-389.
- Simpson, G.G.** 1953. Evolution and geography: An essay on historical biogeography with special reference to mammals. Condon Lecture Series, Oregon State System of Higher Education. Eugene, 64 pp.
- Simpson, G.G.** 1964. Evolución y geografía: Historia de la fauna de América Latina. Eudeba. Buenos Aires, 87 pp.
- Simpson, G.G.** 1980. Splendid isolation: The curious history of South American mammals. Yale University Press. New Haven y Londres, 266 pp.
- Stagnaro, A.A.** 1993. La antropología en la comunidad científica: Entre el origen del hombre y la caza de cráneos-trofeo (1870-1919). *Alteridades* 3: 53-65.
- Stehli, F.G. y Webb, S.D.** (Eds.). 1985. The Great American Biotic Interchange. Plenum Press. Nueva York, 266 pp.
- Wallace, A.R.** 1876. The geographical distribution of animals, with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the Earth's surface. Volumen 1 y 2. Macmillan and Company. Londres, 503 + 607 pp.
- Wegener, A.** 1912. Die Entstehung der Kontinente. *Geologische Rundschau* 3: 276-292.
- Wegener, A.** 1929. The origin of continents and oceans. Dover Publications. Dover, 246 pp.

Recibido: 15 de marzo

Aceptado: 7 de septiembre