

Paleoclima y evolución faunística en el Plio-Pleistoceno de África y América del Sur

René BOBE QUINTEROS¹, Anna K. BEHRENSMEYER² y Gabriel CARRASCO ORMAZÁBAL³

Abstract. PALEOCLIMATE AND FAUNAL EVOLUTION IN THE PLIO-PLEISTOCENE OF AFRICA AND SOUTH AMERICA. Climatic change is often hypothesized to be a major variable in forcing evolutionary change. Recent work on Pliocene and Pleistocene fossil mammals from the Turkana Basin of Kenya and Ethiopia shows that climate may play an important role in the spread of savanna environments, and thus in the increasing abundance of mammals adapted to open and seasonally arid conditions. If global climate change is behind some of these trends in East Africa, we hypothesize that similar patterns of faunal change may occur elsewhere. An analysis of fossil mammals from the Pampean region of Argentina shows an increase in the number of species adapted to open and seasonally arid conditions through the Plio-Pleistocene. The South American pattern is not identical to the East African pattern, but both show a significant increase in open and arid adapted mammals shortly after 2 million years ago, at the very beginning of the Pleistocene. Although global climate change may be invoked as a common cause of these intercontinental trends, local and regional geography and tectonics play a critical role in modulating the global signal.

Resumen. Los cambios climáticos globales son frecuentemente mencionados como factor causante de cambios evolutivos. Estudios de la fauna de mamíferos plio-pleistocénicos provenientes de la cuenca del lago Turkana, a ambos lados de la frontera entre Kenia y Etiopía, demuestran que los cambios climáticos son un factor importante en el desarrollo de ambientes abiertos y frecuentemente áridos y, por lo tanto, de una fauna adaptada a estas condiciones ambientales. Si los cambios climáticos globales juegan un papel en los patrones de la fauna del este de África, se puede plantear la hipótesis de que patrones similares existen en otras regiones. Un análisis de la fauna de mamíferos de la región Pampeana argentina muestra un aumento en el número de especies con adaptaciones a ambientes abiertos y secos a través del Plio-Pleistoceno. Los patrones sudamericanos y esteafricanos no son idénticos, pero ambos muestran un aumento significativo en la fauna xerófila poco después de 2 millones de años atrás, o sea al principio del Pleistoceno. Aunque los cambios paleoclimáticos pueden ser invocados como causa común de estos patrones intercontinentales, factores geográficos y tectónicos regionales tienen un rol fundamental en la modulación de las tendencias globales.

Keywords. Paleoclimate. Mammals. Pliocene. Pleistocene. Argentina. Africa.

Palabras clave. Paleoclima. Mamíferos. Plioceno. Pleistoceno. Argentina. África.

Introducción

Uno de los problemas fundamentales en la paleobiología es el estudio de la relación entre los cambios climáticos y los procesos evolutivos (MacFadden, 1985; Webb y Bartlein, 1992; Vrba *et al.*, 1995; Pascual *et al.*, 1996; Dynesius y Jansson, 2000; Jackson y Overpeck, 2000). Esta relación se basa en los efectos de

cambios climático-ambientales sobre la vegetación y fauna en ecosistemas terrestres. En esta contribución buscamos estudiar algunos efectos de factores "externos" como son los cambios climáticos globales y las respuestas "internas" que puede expresar una comunidad ecológica. Ya que los factores climáticos afectan directamente la vegetación de los ecosistemas terrestres, en este estudio el enfoque es sobre la fauna de mamíferos terrestres herbívoros. El estudio de sistemas tan complejos como lo son las comunidades ecológicas requiere de múltiples y detalladas líneas de evidencia, más aún si se busca entender cómo estas comunidades cambian a través del tiempo. Es por esto que las investigaciones que más éxito han tenido en el entendimiento de la dinámica de comunidades ecológicas son aquellas basadas en síntesis interdisciplinarias (Coppens *et al.*, 1976; Pascual y Ortiz Jaureguizar 1990; Alberdi *et al.*, 1995; Bernor *et*

¹Department of Anthropology. State University of New York at Buffalo 380 MFAC, Ellicott Complex. Buffalo, NY 14261-0026, USA y Smithsonian Institution Evolution of Terrestrial Ecosystems Program PO Box 37012, NHB MRC 121. Washington, DC 20013-7012, USA. renebobe@buffalo.edu

²Smithsonian Institution Evolution of Terrestrial Ecosystems Program PO Box 37012, NHB MRC 121. Washington, DC 20013-7012, USA. behrensmeyer.kay@nmnh.si.edu

³Centro de Divulgación Biogeográfica, San Bernardo, Chile. chlamyphorus@yahoo.com

al., 1996; Kay *et al.*, 1996; Janis *et al.*, 1998; Agustí *et al.*, 1999; Tonni y Cione, 1999; Leakey y Harris, 2003). La relación entre cambios climáticos y evolución biótica es indudablemente compleja y depende en gran medida de la escala de análisis (Jackson y Budd, 1996). La escala de análisis que empleamos es la de ecosistemas regionales que abarcan cientos de kilómetros cuadrados.

Los registros más detallados de paleotemperaturas y otras indicaciones de clima global durante el Plioceno y Pleistoceno provienen de los fondos marinos. Análisis de isótopos de oxígeno en Foraminífera indican que el Plioceno temprano presentaba las temperaturas más altas de los últimos cinco millones de años (Kennett, 1995). A partir de los 3,5 Ma (millones de años atrás) se inicia una tendencia hacia temperaturas más bajas que culmina con los inicios de períodos glaciales en el hemisferio norte a los 2,5 Ma (Shackleton *et al.*, 1984; Shackleton, 1995). Análisis de depósitos eólicos en los fondos marinos cercanos a África indican que a partir de los 2,8 Ma hay un cambio en la frecuencia de oscilaciones climáticas y un aumento en aridez a nivel continental (deMenocal, 1995; deMenocal y Bloemendal, 1995). A pesar de que las temperaturas globales y el clima continental en el hemisferio norte indican un "deterioro" en las condiciones ambientales hacia el término del Plioceno, es solamente a principios del Pleistoceno, hace unos 1,8 Ma, que en África se encuentra evidencia de una expansión importante de los ecosistemas abiertos con pastizales y sabanas caracterizadas por vegetación de tipo C4 (Cerling *et al.*, 1988; Cerling y Quade, 1990; Cerling, 1992). Además de la tendencia a una reducción en las temperaturas globales durante el Plio-Pleistoceno existe la tendencia hacia un incremento en la amplitud de las oscilaciones climáticas (Potts, 1996).

Si bien el registro oceánico presenta indicaciones climáticas a grandes escalas, éstas no necesariamente reflejan directamente los ambientes continentales, que son condicionados por innumerables factores geográficos, tectónicos y bióticos. En relación a los cambios climáticos globales ya resumidos, dos áreas estratégicas que se prestan para estudiar la evolución de la fauna de mamíferos terrestres durante el Plioceno y Pleistoceno son la cuenca del Lago Turkana en Kenia-Etiopía y la zona oriental de la región Pampeana en Argentina. En este estudio presentamos nuevos análisis de la fauna de mamíferos del valle del río Omo (parte norte de la cuenca del Lago Turkana) y hacemos comparaciones con datos provenientes del área Pampeana de Argentina (Alberdi *et al.*, 1995; Tonni y Cione, 1999). La hipótesis que planteamos es la siguiente: si se detectan cambios faunísticos en alguna región del planeta que parecen ser causados por cambios climáticos globales, entonces

se puede plantear que deben haber cambios faunísticos paralelos en otras regiones. Trabajos anteriores han buscado correlacionar cambios faunísticos entre América del Sur y Europa (Cione y Tonni, 2001), pero éste es el primer intento que busca establecer correlaciones entre América del Sur y África.

La cuenca del lago Turkana y el río Omo, Kenia y Etiopía

La cuenca del Lago Turkana (Kenia y Etiopía), que forma parte del Gran Valle del Rift africano, presenta uno de los más completos y continuos registros de fósiles terrestres a lo largo del Plioceno y gran parte del Pleistoceno. La cuenca sedimentaria se divide en tres áreas principales: el área del río Omo a orillas del cual se encuentran las Formaciones Shungura, Usno, y Mursi (en Etiopía), el área de la Formación Koobi Fora (en la orilla este del lago en Kenia) y el área de la Formación Nachukui (en la orilla oeste del lago en Kenia). De estas formaciones provienen más de 60 mil especímenes de vertebrados fósiles, muchos de ellos con detallada información contextual (Coppens *et al.*, 1976; Leakey y Leakey, 1978; Harris, 1983; Feibel *et al.*, 1989). Los sedimentos de la cuenca del lago Turkana incluyen más de 120 tobas volcánicas, muchas de ellas con datación radiométrica (Feibel *et al.*, 1989; Brown, 1994, 1995). La fauna fósil del Omo ha sido estudiada en detalle por muchos investigadores (Boaz, 1977; Cooke, 1977; Harris, 1978; Maglio y Cooke, 1978; Gentry, 1985; Eck *et al.*, 1987; Bobe, 1997; Alemseged, 1998). Análisis sintéticos recientes sobre esta fauna han sido publicados por Bobe y colegas (Bobe y Eck, 2001; Bobe *et al.*, 2002; Bobe y Behrensmeyer, 2004). Un resumen de los grupos analizados en esta contribución aparece en el cuadro 1. Este cuadro muestra la abundancia de las principales familias de mamíferos herbívoros de tamaño mediano (excluyendo a la microfauna y la megafauna) en términos de número de individuos. El cuadro también muestra la abundancia y proporción de taxones con adaptaciones a ambientes abiertos y áridos según se puede deducir de estudios de morfología funcional y de isótopos de carbono del esmalte de los dientes. La muestra faunística de Turkana (Omo) incluyen abundantes fósiles desde el Plioceno Medio, hace unos 4,0 Ma hasta el Pleistoceno Inferior, hace 1 Ma. Estos intervalos son comparables a las edades sudamericanas Montehermosense a Ensenadense, pero no incluyen intervalos comparables al Lujanense. Por lo tanto, para comparar muestras del Pleistoceno Medio africano con el Lujanense sudamericano usamos los datos de la Formación Olorogesaile, situada en el Valle del Rift en el sur de Kenia (Potts y Deino, 1995; Potts *et al.*, 1999).

Cuadro 1. Mamíferos de la región del río Omo (Etiopía, cuenca de Turkana) y Olorgesailie (al sur de Kenia). La abundancia de cada familia de mamíferos y de los taxones usados como indicadores ambientales se muestra en número de individuos. Las proporciones indican la abundancia de cada taxón en relación al total de la fauna en cada intervalo / *Mammals of the Omo river region (Ethiopia, Turkana basin) and Olorgesailie (southern Kenya). The abundance of each mammal family and of taxa used as environmental indicators is shown as number of specimens. Proportions indicate abundance of each taxon relative to total fauna in each interval.*

	Secuencia del Omo														
	Mursi	A	U12	B	C	D	E	F	G(L)	G(U)	H	J	K	L	Olog
	Edad media del intervalo en Ma														
FAMILIA	4	3,5	3,3	3,0	2,65	2,45	2,4	2,35	2,2	2,0	1,85	1,7	1,45	1,2	0,8
Bovidae	20	5	332	332	797	261	585	826	2362	220	296	101	91	134	156
Suidae	64	18	541	158	219	101	214	220	448	34	49	45	60	50	89
Equidae	1	0	15	27	31	14	17	37	80	17	11	5	18	10	219
Cercopithecidae	0	7	518	353	1157	256	330	515	614	18	13	9	12	14	91
Hominidae	0	0	21	8	22	16	13	34	17	1	1	0	2	0	0
TOTAL	85	30	1427	878	2226	648	1159	1632	3521	290	370	160	183	208	555

	Secuencia del Omo														
	Mursi	A	U12	B	C	D	E	F	G(L)	GU)	H	J	K	L	Olog
	Edad media del intervalo en Ma														
INDICADORES	4	3,5	3,3	3,0	2,65	2,45	2,4	2,35	2,2	2,0	1,85	1,7	1,45	1,2	0,8
Alcelaphini	0	0	5	6	6	6	9	72	55	13	12	8	15	11	36
Antilopini	0	0	2	1	3	1	0	5	4	9	3	0	2	1	0
Metridiochoerus	0	0	3	4	13	13	16	17	63	5	3	15	9	7	41
Equus	0	0	0	0	0	0	0	0	23	5	3	3	9	8	98
Theropithecus oswaldi	0	0	0	0	0	0	2	9	10	2	7	3	1	1	60
TOTAL	0	0	10	11	22	20	27	103	155	34	28	29	36	28	235

	Secuencia del Omo														
	Mursi	A	U12	B	C	D	E	F	G(L)	GU)	H	J	K	L	Olog
	Edad media del intervalo en Ma														
PROPORCIONES	4	3,5	3,3	3,0	2,65	2,45	2,4	2,35	2,2	2,0	1,85	1,7	1,45	1,2	0,8
Alcelaphini	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,01	0,01	0,04	0,02	0,04	0,03	0,05	0,08	0,05	0,06
Antilopini	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,01	0,00	0,01	0,00	0,00
Metridiochoerus	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,02	0,01	0,01	0,02	0,02	0,01	0,09	0,05	0,03	0,07
Equus	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,02	0,01	0,02	0,05	0,04	0,18
Theropithecus oswaldi	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,01	0,02	0,02	0,01	0,00	0,11
TOTAL	0,00	0,00	0,01	0,01	0,01	0,03	0,02	0,06	0,04	0,12	0,08	0,18	0,20	0,13	0,42

Región Pampeana, provincia de Buenos Aires, Argentina

La región Pampeana de la provincia de Buenos Aires, Argentina, es bien conocida por los paleontólogos sudamericanos y ha sido descrita e ilustrada frecuentemente en la literatura paleontológica de América del Sur (Patterson y Pascual, 1972; Pascual, 1985; Alberdi *et al.*, 1995; Cione y Tonni, 1995a; Zanchetta, 1995; Pascual *et al.*, 1996; Tonni y Cione, 1999). Por lo tanto, aquí sólo presentamos un resumen esquemático de los aspectos más relevantes para este estudio. El Plioceno y Pleistoceno de América del Sur corresponde a épocas del Ciclo Faunístico Pampeano definido por Pascual y Ortiz Jaureguizar (1990). Cabe reconocer que el concepto de las Edades Mamífero es problemático en cuanto a establecer correlaciones a escala continental, pero el uso de estas unidades nos parece adecuado al menos para el Plioceno y Pleistoceno de la región Pampeana (véase Cione y Tonni, 1995b). Este análisis está enfocado en una área geográfica bien determinada: la parte oriental de la provincia de Buenos Aires. Aún per-

sisten problemas estratigráficos, cronológicos, y de correlación en los sedimentos bonaerenses (Zárate y Fasano, 1989; Zanchetta, 1995), pero aquí nos basamos en el esquema bioestratigráfico plio-pleistocénico presentado por Cione y Tonni (1995a, 1995b, 1999) que va desde la edad Montermosense a la edad Lujanense (cuadro 2).

Metodología

Un esfuerzo por sintetizar múltiples líneas de información paleoecológica se está llevando a cabo por el grupo de investigación *Evolution of Terrestrial Ecosystems Program* (ETE Program) basado en el Museo Nacional de Historia Natural (Smithsonian) en Washington, D.C. Una de las herramientas usadas es una copiosa base de datos paleontológicos y paleoecológicos que reúne información detallada de localidades fosilíferas en varias regiones del planeta (ETE Database; Damuth, 1997). La información publicada hasta la fecha sobre los fósiles de Turkana se encuentra en la base de datos del programa ETE y también

Cuadro 2. Edades mamífero sudamericanas y presencia (1) o ausencia (0) de especies herbívoras (excluyendo marsupiales y roedores) provenientes de la Región Pampeana. Datos provenientes de Scillato-Yané *et al.*, 1995; Bond *et al.*, 1995; Alberdi y Prado, 1995a, 1995b; Menégaz y Ortiz Jaureguizar, 1995; Cione *et al.*, 1999; Carlini y Scillato-Yané, 1999. Especies en negrita denotan adaptaciones a ambientes abiertos y áridos / *South American Land Mammal Ages and presence (1) or absence (0) of herbivorous species (excluding marsupials and rodents) from the pampean region. Data from Scillato-Yané et al., 1995; Bond et al., 1995; Alberdi y Prado, 1995a, 1995b; Menegaz y Ortiz Jaureguizar, 1995; Cione et al., 1999; Carlini y Scillato-Yané, 1999. Species in bold show adaptations to open and arid environments.*

Especies	Edades					Especies	Edades				
	Montehermosense	Chapadmalalense	Marplatense	Ensenadense	Lujanense		Montehermosense	Chapadmalalense	Marplatense	Ensenadense	Lujanense
<i>Chaetophractus villosus</i> Desmarest	0	1	1	1	1	<i>Glossotheridium chapadmalense</i> (Kraglie.)	0	1	0	0	0
<i>Chaetophractus vellerosus</i> (Gray)	0	0	0	0	1	<i>Glossotherium n. sp.</i>	0	0	1	1	0
<i>Chorobates recens</i> (Ameghino)	1	1	1	0	0	<i>Glossotherium myloides</i> (Gervais)	0	0	0	0	1
<i>Chorobates villosissimus</i> (Rovereto)	1	0	0	0	0	<i>Glossotherium robustum</i> (Owen)	0	0	0	0	1
<i>"Dasypus" laevisculptus</i> Rovereto	0	0	0	0	1	<i>Glossotherium sp.</i>	0	0	0	0	1
<i>Euphractini</i> gen. et sp. nov.	0	1	0	0	0	<i>Lestodon sp.</i>	1	0	1	1	0
<i>Euphractus sexcinctus</i> Linné	0	0	0	1	1	<i>Lestodon armatus</i> Gervais	0	0	0	1	1
<i>Macrochorobates chapadmalensis</i> (Ameg.)	1	1	1	0	0	<i>?Lestodon trigonidens</i> Gervais	0	0	0	0	1
<i>Macroeuphractus outesi</i> Ameghino	0	1	0	0	0	<i>Mylodon n. sp.</i>	0	0	0	1	0
<i>Macroeuphractus retusus</i> Ameghino	1	1	0	0	0	<i>Mylodon darwini</i> Owen	0	0	0	0	1
<i>Zaedyus pichyi</i> Desmarest	0	1	1	1	1	<i>Mylodon insigne</i> Kraglievich	0	0	0	0	1
<i>Zaedyus minimus</i> Scillato-Yané	0	0	0	0	1	<i>Proscelidodon sp.</i>	0	1	0	0	0
<i>Doellotatus chapadmalensis</i> Bordas	1	1	1	0	0	<i>Proscelidodon patrius</i> (Ameghino)	1	1	0	0	0
<i>Doellotatus inornatus</i> (Rovereto)	1	0	0	0	0	<i>Scelidodon capellini</i> (Gervais y Ameg.)	0	0	0	1	0
<i>Eutatus n. sp.</i>	0	0	1	0	0	<i>Scelidodon copei</i> Ameghino	0	0	1	1	0
<i>Eutatus prepampaes</i> Ameghino	1	0	0	0	0	<i>Scelidotheridium parodii</i> Kraglievich	0	1	1	0	0
<i>Eutatus seguini</i> Gervais	0	0	1	1	1	<i>Scelidotheridium n. sp.</i>	0	1	1	0	0
<i>Ringueletia simpsoni</i> (Bordas)	1	1	1	0	0	<i>Scelidotherium n. sp.</i>	0	0	1	1	0
<i>Dasypus hybridus</i> (Desmarest)	0	0	0	0	1	<i>Scelidotherium floweri</i> Ameghino	0	0	0	0	1
<i>Propaopus grandis</i> Ameghino	0	0	0	1	1	<i>Scelidotherium leptocepalum</i> Owen	0	0	0	0	1
<i>Chlamyphorus truncatus</i> Harlan	0	0	0	0	1	<i>Myrmecophaga caroloameghinoi</i> (Kraglie.)	1	0	0	0	0
<i>Tolypeutes n. sp. A</i>	1	1	0	0	0	<i>Epitherium laternarium</i> Ameghino	1	0	0	0	0
<i>Tolypeutes n. sp. B</i>	0	0	1	0	0	<i>Eoauchenia primitiva</i> Ameghino	1	0	0	0	0
<i>Tolypeutes matacus</i> (Desmarest)	0	0	0	0	1	<i>Eoauchenia sp.</i>	0	1	0	0	0
<i>Tolypeutes pampaes</i> Frenguelli	0	0	0	1	0	<i>Diplasiotherium robustum</i> Rovereto	1	0	0	0	0
<i>Pampatherium n. sp.</i>	0	1	1	0	0	<i>Neolicaphrium sp.</i>	0	1	0	0	0
<i>Pampatherium typum</i> Ameghino	0	0	0	1	1	<i>Neolicaphrium recens</i> Frenguelli	0	0	0	1	1
<i>Plaina intermedia</i> Ameghino	0	1	0	0	0	<i>Promacrauchenia antiqua</i> (Ameghino)	1	0	0	0	0
<i>Eosclerocalyptus sp.</i>	1	0	0	0	0	<i>Promacrauchenia kraglievichi</i> Parodi	0	1	0	0	0
<i>Hoplophractus n. sp.</i>	0	0	1	0	0	<i>Promacrauchenia chapadmalense</i> Ameg.	0	1	0	0	0
<i>Sclerocalyptus n. sp.</i>	0	0	1	0	0	<i>Windhausenian delacroixi</i> Kraglievich	0	0	1	0	0
<i>Sclerocalyptus ornatus</i> Owen	0	0	0	1	0	<i>Pseudomacrauchenia yepesi</i> Kraglievich	0	0	1	0	0
<i>Sclerocalyptus pseudornatus</i> (Ameg.)	0	0	0	1	0	<i>Macrauchenia niopsis ensenadensis</i> (Ameg.)	0	0	0	1	0
<i>S. perfectus</i> (Gervais y Ameghino)	0	0	0	1	0	<i>Macrauchenia niopsis cf. ensenadensis</i> Soria	0	0	0	0	1
<i>Sclerocalyptus scrobiculatus</i> (Ameg.)	0	0	0	1	0	<i>Macrauchenia patachonica</i> Owen	0	0	0	1	1
<i>Sclerocalyptus migoyanus</i> (Ameg.)	0	0	0	0	1	<i>Xenorhinotherium bahiense</i> Cart. y Lessa	0	0	0	1	0
<i>Neothoracophorus elevatus</i> (Nodot)	0	0	0	1	0	<i>Paedotherium typicum</i> (Ameghino)	1	1	1	0	0
<i>Neothoracophorus depressus</i> (Ameg.)	0	0	0	0	1	<i>Paedotherium bonaerense</i> (Ameghino)	0	0	0	1	0
<i>Lomaphorus imperfectus</i> (Ger. y Ameg.)	0	0	0	1	1	<i>Paedotherium insigne</i> Burmeister	1	1	1	0	0
<i>Lomaphorus compressus</i> (Ameghino)	0	0	0	1	0	<i>Tremacyllus impressus</i> (Ameghino)	1	1	1	0	0
<i>Lomaphorus elevatus</i> (Ameghino)	0	0	0	0	1	<i>Pseudotypotherium hystatum</i> Cabrera	0	1	0	0	0
<i>Lomaphorus elegans</i> (Ameghino)	0	0	0	0	1	<i>Pseudotypotherium spp.</i>	1	1	0	0	0
<i>Trachycalyptus sp.</i>	1	0	0	0	0	<i>Pseudotypotherium sp.</i>	0	0	1	0	0
<i>Trachycalyptus chapadmalensis</i> Ameg.	0	1	1	0	0	<i>Mesotherium sp.</i>	0	0	1	0	0
<i>Neuryurus rudis</i> (Gervais)	0	0	0	1	1	<i>Mesotherium cristatum</i> Serrés	0	0	0	1	0
<i>Urotherium n. sp.</i>	0	1	1	0	0	<i>Xotodon ambrosetti</i> Rovereto	1	0	0	0	0
<i>Urotherium simplex</i> Castellanos	0	1	0	0	0	<i>Xotodon prominens</i> Ameghino	1	0	0	0	0
<i>Plohophoroides sp.</i>	1	0	0	0	0	<i>Xotodon sp.</i>	0	1	0	0	0
<i>Plohophoroides conterminus</i> Castell.	0	1	0	0	0	<i>Trigodon gaudryi</i> Ameghino	1	0	0	0	0
<i>Plohophorus n. sp. A</i>	1	1	0	0	0	<i>Trigodon minus</i> (Lydekker)	1	0	0	0	0
<i>Plohophorus figuratus</i> Ameghino	0	1	0	0	0	<i>Alitoxodon vetustus</i> Rovereto	1	0	0	0	0
<i>Plohophorus n. sp. B</i>	0	0	1	0	0	<i>Toxodon chapadmalensis</i> Ameghino	0	1	0	0	0
<i>Nopachthus coagmentatus</i> Ameghino	1	0	0	0	0	<i>Toxodon sp.</i>	0	0	1	0	0
<i>Panochthus intermedius</i> Lydekker	0	0	0	1	0	<i>Toxodon burmeisteri</i> Giebel	0	0	0	0	1
<i>Panochthus tuberculatus</i> (Owen)	0	0	0	0	1	<i>Toxodon gracilis</i> Gervais y Ameghino	0	0	0	0	1

Especies	Edades					Especies	Edades				
	Montehermosense	Chapadmalalense	Marplatense	Ensenadense	Lujanense		Montehermosense	Chapadmalalense	Marplatense	Ensenadense	Lujanense
<i>Panochthus morenoii</i> Ameghino	0	0	0	0	1	<i>Toxodon darwini</i> Burmeister	0	0	0	1	0
<i>Panochthus frenzelianus</i> Ameghino	0	0	0	0	1	<i>Toxodon ensenadensis</i> Ameghino	0	0	0	1	1
<i>Daedicuroides eguiae</i> (Ameghino)	0	0	0	1	0	<i>Toxodon platensis</i> Owen	0	0	0	1	1
<i>Doedicurus pouchetii</i> Gerv. y Ameg.	0	0	0	0	1	<i>Toxodon gezi</i> Ameghino	0	0	0	0	1
<i>Doedicurus clavicaudatus</i> (Owen)	0	0	0	0	1	<i>Mixotoxodon larensis</i> Frank	0	0	0	0	1
<i>Doedicurus kokenianus</i> Ameghino	0	0	0	1	1	<i>Cuvieronius hyodon</i> (Fisher)	0	0	1	1	0
<i>Eleutherocercus antiquus</i> (Ameghino)	1	0	0	0	0	<i>Stegomastodon waringi</i> (Holland)	0	0	0	1	1
<i>Palaeodaedicurus antiquus</i> (Ameg.)	1	0	0	0	0	<i>Stegomastodon platensis</i> (Ameghino)	0	0	0	1	1
<i>Plaxhaplous canaliculatus</i> Ameghino	0	0	0	0	1	<i>Hippidion devillei</i> (Gervais)	0	0	1	1	0
<i>Plaxhaplous ensenadensis</i> (Ameghino)	0	0	0	1	0	<i>Hippidion principale</i> (Lund)	0	0	0	1	1
<i>Glyptodon clavipes</i> Owen	0	0	0	0	1	<i>Hippidion saldiasi</i> (Roth)	0	0	0	0	1
<i>Glyptodon munizii</i> Ameghino	0	0	0	1	0	<i>Equus (Amerhippus) insulatus</i> Ameg.	0	0	0	1	0
<i>Glyptodon perforatus</i> Ameghino	0	0	0	0	1	<i>Equus (Amerhippus) andium</i> Wagner	0	0	0	0	1
<i>Glyptodon reticulatus</i> Owen	0	0	0	0	1	<i>Equus (Amerhippus) neogaeus</i> Lund	0	0	0	0	1
<i>Glyptodon principalis</i> Gerv. y Ameg.	0	0	0	1	0	<i>Equus (Amerhippus) santaelenae</i> (Spill.)	0	0	0	0	1
<i>Glyptodon gemmatus</i> (Nodot)	0	0	0	1	0	<i>Equus (Amerhippus) lasallei</i> (Daniel)	0	0	0	0	1
<i>Glyptodon laevis</i> Burmeister	0	0	0	1	0	<i>Platygonus</i> sp.	0	0	1	1	1
<i>Paraglyptodon chapadmalensis</i> (Ameg.)	0	1	0	0	0	<i>Argyrohyus chapadmalensis</i> Castell.	0	1	0	0	0
<i>Diheterocnus</i> sp.	1	0	0	0	0	<i>Selenogonus narinoensis</i> Stirton	0	0	1	0	0
<i>Diheterocnus sanmartini</i> (Kraglievich)	1	1	0	0	0	<i>Catagonus</i> sp.	0	0	0	1	1
<i>Diheterocnus holmbergi</i> Kraglievich	0	0	0	1	0	<i>Tayassu tajacu</i> (Linné)	0	0	0	0	1
<i>Pronothrotherium typicum</i> Ameghino	1	1	0	0	0	<i>Tayassu pecari</i> Fischer	0	0	0	0	1
<i>Nothrotherium roverei</i> Lydekker	0	0	0	0	1	<i>Hemiauchenia paradoxa</i> Gerv. y Ameg.	0	0	1	1	1
<i>Nothropus priscus</i> Burmeister	0	0	0	0	1	<i>Lama gracilis</i> (Gervais y Ameghino)	0	0	0	1	1
<i>Nothropus carcaranensis</i> Bordas	0	0	0	1	0	<i>Lama guanicoe</i> (Müller)	0	0	0	1	1
<i>Megatherium</i> n. sp.	0	0	1	1	0	<i>Eulamaops</i> sp.	0	0	0	0	1
<i>Megatherium lundii</i> Gerv. y Ameg.	0	0	0	0	1	<i>Antifer ensenadensis</i> (Ameghino)	0	0	0	1	0
<i>Megatherium tarijense</i> Gervais	0	0	0	1	1	<i>Antifer ultra</i> (Ameghino)	0	0	0	0	1
<i>Megatherium parodii</i> Hoffstetter	0	0	0	0	1	<i>Epieuryceros truncus</i> Ameghino	0	0	0	1	0
<i>Megatherium gallardoi</i> Ameg. y Kraglie.	0	0	0	1	0	<i>Hippocamelus</i> sp.	0	0	0	0	1
<i>Megatherium silenum</i> (Ameghino)	0	0	0	1	0	<i>Morenelaphus brachyceros</i> (Gerv. y Ameg.)	0	0	0	0	1
<i>Megatherium americanum</i> Cuvier	0	0	0	0	1	<i>Morenelaphus lujanensis</i> (Ameghino)	0	0	0	0	1
<i>Plesiomegatherium</i> n. sp.	1	1	0	0	0	<i>Ozotoceros bezoarticus</i> (Linné)	0	0	0	0	1
<i>Megalonychops carlesi</i> Kraglievich	0	0	0	1	0	<i>Paraceros fragilis</i> (Ameghino)	0	0	0	1	1

en bases de datos "satélites" que incluyen información más detallada de cada formación geológica. La base de datos del programa ETE tiene a la localidad paleontológica como unidad de análisis, mientras que las bases de datos satélites usan el espécimen fósil como unidad de análisis. Esto permite que las localidades paleontológicas puedan ser caracterizadas por el tipo de especies que tienen, por las adaptaciones que muestran estas especies (*e.g.*, hipsodoncia, extremidades cursoriales, etc.), y por la abundancia de los grupos taxonómicos representados. Algunas especies de mamíferos pueden caracterizarse como adaptadas a ambientes abiertos y áridos en base a características ecomorfológicas y estudios isotópicos que destacan hábitos cursoriales y dieta pastadora (Janis, 1984; Fortelius, 1985; Janis, 1988; Janis, 1995; Cerling y Harris, 1999; Sponheimer *et al.*, 1999; Fortelius y Solounias, 2000; MacFadden, 2000a, 2000b;

Solounias y Semprebon, 2002). La variable principal que analizamos en este estudio es la abundancia de especies adaptadas a ambientes abiertos y áridos. En el caso africano, la abundancia de estas especies la calculamos como el número total de individuos representados por cada especie. En el caso de la fauna bonaerense, no contamos con información sobre la abundancia de cada especie, así que sólo consideramos el número de especies en relación al total de la fauna preservada en cada intervalo. La fauna plio-pleistocénica sudamericana ha sido caracterizada ecológicamente en relación a sus adaptaciones por varios autores. Aquí tomamos todas las especies caracterizadas con adaptaciones a ambientes abiertos y áridos, según las descripciones publicadas. Limitamos nuestro análisis a los órdenes de mamíferos esencialmente herbívoros (excluyendo roedores y marsupiales) como los Xenarthra, Litopterna, Noto-

ungulata, Proboscidea, Perissodactyla, y Artiodactyla (Alberdi y Prado, 1995a, 1995b; Bond *et al.*, 1995; Menegaz y Ortiz Jaureguizar, 1995; Scillato-Yané *et al.*, 1995; Carlini y Scillato-Yané, 1999).

Además del análisis univariado de la fauna plio-pleistocénica, llevamos a cabo un análisis de correspondencia (*correspondence analysis*). Esta técnica separa las unidades analíticas a lo largo de varios ejes que pueden representar factores ecológicos o cronológicos (Greenacre y Vrba, 1984; Benzécri, 1992; Greenacre, 1993). Estos análisis multivariados fueron hechos sobre la matriz de 5 edades mamífero (unidades operativas) y 179 especies (variables) mostradas en el cuadro 2.

Discusión

La abundancia de especies con adaptación a ambientes abiertos y áridos en la región del río Omo se muestra en la figura 1.A. Estos indicadores de aridez empiezan a formar parte importante de la fauna a partir de los 2,5 Ma. Esta tendencia se ve más pronunciada en depósitos datados entre 1 y 2 Ma. La fauna de Olorgesailie, que abarca entre 1,0 y 0,5 Ma muestra un grado de apertura en el ambiente muy superior al que se ve en el Plioceno y Pleistoceno inferior de la cuenca de Turkana. La figura 1.A demuestra que al menos en esta parte de África no hubo un evento singular que llevó a una expansión rápida de los pastizales, sino que un incremento irregular y con oscilaciones. Sin embargo la tendencia general a la apertura del ambiente es significativa. Es necesario destacar que los cambios faunísticos mostrados en la figura 1.A representan sólo una dimensión de procesos paleoecológicos muy complejos. Trabajos anteriores demuestran que cambios faunísticos sutiles pero importantes ocurren a los 2,8 Ma y que existen períodos de estabilidad y de inestabilidad ecológica en Turkana durante el Plioceno tardío (Bobe *et al.*, 2002). El alto porcentaje de fauna adaptada a ambientes abiertos en Olorgesailie es parte de una apertura generalizada del ambiente esteafricano, pero Olorgesailie también refleja los efectos de una cuenca sedimentaria más pequeña que la de Turkana y con cuerpos de agua menos estables.

La figura 1.B muestra una tendencia hacia un mayor predominio de mamíferos adaptados a ambientes abiertos y áridos en la región Pampeana a través del tiempo. El patrón de la fauna sudamericana no es igual al que muestra la fauna esteafricana. Las edades Montehermosense y Chapadmalalense indican que en la región Pampeana el medio ambiente puede haber sido más abierto que en el este de África durante el Plioceno Temprano. El aumento de ambientes abiertos durante el Marplatense y su

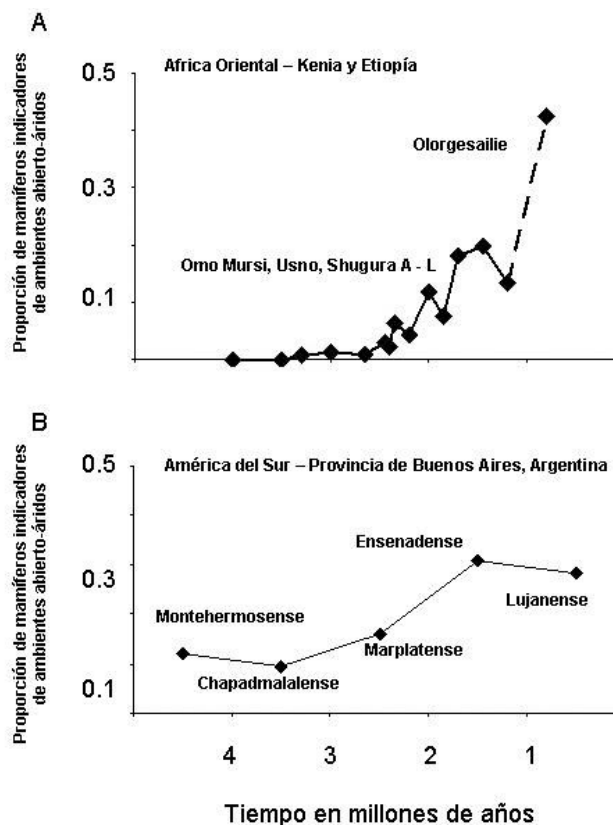


Figura 1. A, proporción de mamíferos con adaptaciones a ambientes abiertos y áridos a través del Plio-Pleistoceno en el Omo (cuenca de Turkana en Etiopía) y Olorgesailie (Kenia); B, proporción de mamíferos con adaptaciones a ambientes abiertos y áridos a través del Plio-Pleistoceno de la región Pampeana, Argentina / A, proportion of mammals with adaptation to open and arid environments in the Plio-Pleistocene lower Omo valley (Ethiopia) and Olorgesailie (Kenia); B, proportion of mammals with adaptations to open and arid environments in the Plio-Pleistocene Pampean region, Argentina.

acentuación durante el Ensenadense parecieran coincidir con las tendencias paralelas en África entre 2,5 y 2,0 Ma, y entre 1,8 y 1,4 Ma. La figura 1.B además indica que el período de cambio faunístico más significativo en cuanto a sus implicaciones ecológicas en el Plio-Pleistoceno sudamericano ocurrió en el intervalo que va del Marplatense al Ensenadense. Un análisis multivariado de la fauna bonaerense en el cuadro 2 refuerza esta conclusión. El análisis de correspondencia muestra que las edades Montehermosense, Chapadmalalense, y Marplatense se parecen más entre sí (agrupadas hacia la derecha del eje 1) que a las edades Ensenadense y Lujánense (agrupadas hacia la izquierda del eje 1) (figura 2). El cambio en la composición taxonómica de la fauna pampeana entre el Marplatense y el Ensenadense coincide con el desarrollo más acentuado de ambientes abiertos y áridos.

Estos resultados difieren en parte de aquéllos obtenidos en un análisis similar realizado por Ortiz

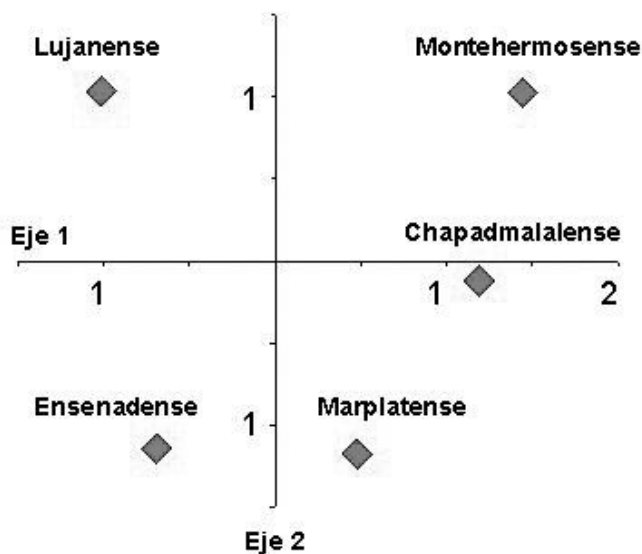


Figura 2. El análisis de correspondencia de la fauna bonaerense muestra una sucesión de cambios faunísticos que correlacionan con el tiempo (eje 1 de derecha a izquierda), con un agrupamiento del Ensenadense y Lujanense a un extremo del eje. El agrupamiento del Ensenadense y Lujanense en un extremo muestra que el cambio faunístico más importante de la secuencia separa a estas dos edades de las tres más tempranas: Montehermosense, Chapadmalalense, y Marplatense / *Correspondence analysis of the Pampean fauna shows a succession of faunal changes that correlate with time (first axis from right to left), with a clustering of the Ensenadan and Lujanian faunas at one end of the axis. The clustering of the Ensenadan and Lujanian faunas at one end suggests that the most important faunal transition in the sequence separates these two mammal ages from the earlier Montehermosan, Chapadmalalan, and Marplatian ages.*

Jaureguizar *et al.* (1995), quienes concluyeron que los cambios faunísticos más significativos durante el Plio-Pleistoceno sudamericano ocurrieron entre las edades Chapadmalalense y Uquiense (Marplatense). Es posible que esta diferencia se deba a que Ortiz Jaureguizar y colegas realizaron su análisis a nivel genérico en vez de a nivel de especies o a que ellos usaron un rango de taxones más amplio. Nuestro análisis no incluyó a los roedores ni a los marsupiales para así hacer las muestras sudamericanas más comparables a las muestras de Turkana, que por lo general tienen escasa abundancia de roedores, lo que es sin duda un problema tafonómico. Sería importante que futuros estudios comparativos de esta naturaleza busquen estandarizar los tipos de datos y métodos de análisis.

Los paralelos que puedan existir entre los continentes de África y América del Sur se complican en cuanto a sus posibles causas. La fauna de Turkana muestra cambios importantes aún cuando los procesos tectónicos y tafonómicos se mantienen relativamente constantes. Esto indica que los cambios climáticos a nivel global pueden jugar un papel significativo en producir los patrones detectados, especialmen-

te si hay una correspondencia entre los patrones de la fauna y los patrones de variables climáticas. En relación a los cambios faunísticos en la región Pampeana, los efectos del diastrofismo andino se suman a los efectos climáticos aquí mencionados (Pascual *et al.*, 1996). Además, si los cambios faunísticos más importantes en el Plio-Pleistoceno sudamericano ocurren en el intervalo del Marplatense al Ensenadense, entonces no se puede descartar el efecto de la fauna inmigrante de América del Norte. Estos resultados sugieren que hay paralelos importantes en el desarrollo de las comunidades de mamíferos en África y América del Sur y que estos paralelos pueden tener una explicación climática. Pero no se puede descartar que los factores tectónicos, geográficos y bióticos en cada región juegan un papel importante un modular la señal climática global en sus expresiones específicas en los ambientes terrestres.

Conclusiones

Varios estudios de la fauna de mamíferos plio-pleistocénicos provenientes de la cuenca del lago Turkana (Kenia y Etiopía) demuestran que los cambios climáticos son un factor importante en el desarrollo de ambientes abiertos y áridos y, paralelamente, de una fauna adaptada a estas condiciones ambientales. Si los cambios climáticos globales juegan un rol crucial en los patrones de la fauna esteafricana, entonces se plantea la hipótesis de que patrones similares existen en otras regiones. Un análisis de la fauna de mamíferos de la región pampeana argentina muestra un aumento en el número de especies con adaptaciones a ambientes abiertos y secos a través del Plio-Pleistoceno. Los patrones sudamericanos y esteafricanos no son idénticos, pero ambos muestran un aumento significativo en la fauna xerófila poco después de 2 millones de años atrás. Aunque los cambios paleoclimáticos parecen ser la causa común de estos patrones intercontinentales, factores geográficos y tectónicos regionales tienen un rol fundamental en la modulación de las tendencias globales.

Agradecimientos

Queremos expresar nuestro agradecimiento a los organizadores del Primer Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados en Santiago de Chile por su excelente labor en la preparación y realización del congreso. Agradecemos los comentarios sobre este trabajo de M. Alberdi, R. Fariña, E. Ortiz Jaureguizar, E. Tonni y S. Vizcaíno. R. Bobe agradece el apoyo de Tina y Alexa, y de sus padres, René y Marisa. El componente africano de este trabajo ha tenido financiamiento de National Science Foundation (EE.UU.) (BSC 0137235). Esta es una publicación de Evolution of Terrestrial Ecosystems Program, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C.

Bibliografía

- Agustí, J., Rook, L. y Andrews, P. 1999. *Evolution of Neogene Terrestrial Ecosystems in Europe*. Cambridge University Press, Cambridge, 512 pp.
- Alberdi, M.T. y Prado, J.L. 1995a. Los équidos de América del Sur. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.), *Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana Durante los Últimos Cinco Millones de Años*. Monografías 12. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, pp. 295-308.
- Alberdi, M.T. y Prado, J.L. 1995b. Los mastodontes de América del Sur. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.), *Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana Durante los Últimos Cinco Millones de Años*. Monografías 12. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, pp. 279-292.
- Alberdi, M.T., Leone, G. y Tonni, E.P. 1995. *Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana Durante los últimos Cinco Millones de Años*. Monografías 12, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, 423 pp.
- Alemseged, Z. 1998. [L'hominidé Omo-323: sa position phylétique et son environnement dans le cadre de l'évolution des communautés de mammifères du Plio-Pleistocène dans la basse vallée de l'Omo (Ethiopie). Ph.D., Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. Inédita].
- Benzécri, J.P. 1992. *Correspondence Analysis Handbook*. Dekker, New York, 688 pp.
- Bernor, R.L., Fahlbusch, V. y Mittmann, H.W. 1996. *The Evolution of Western Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press, New York, 487 pp.
- Boaz, N.T. 1977. [Paleoecology of Plio-Pleistocene Hominidae in the lower Omo basin, Ethiopia]. Ph.D., University of California, Berkeley, 234 p. Inédita].
- Bobe, R. 1997. [Hominid environments in the Pliocene: An analysis of fossil mammals from the lower Omo valley, Ethiopia]. Ph.D., University of Washington, Seattle, 248 p. Inédita].
- Bobe, R. y Behrensmeyer, A.K. 2004. The expansion of grassland ecosystems in Africa in relation to mammalian evolution and the origin of the genus Homo. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207: 399-420.
- Bobe, R. y Eck, G.G. 2001. Responses of African bovids to Pliocene climatic change. *Paleobiology Memoirs, Paleobiology* 27 (Supplement to number 2): 1-47.
- Bobe, R., Behrensmeyer, A.K. y Chapman, R.E. 2002. Faunal change, environmental variability and late Pliocene hominin evolution. *Journal of Human Evolution* 42: 475-497.
- Bond, M., Cerdeño, E. y López, G. 1995. Los ungulados nativos de América del Sur. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.), *Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana Durante los Últimos Cinco Millones de Años*. Monografías 12. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, pp. 259-275.
- Brown, F.H. 1994. Development of Pliocene and Pleistocene chronology of the Turkana Basin, East Africa, and its relation to other sites. En: R.S. Corruccini y R. L.Ciochon (eds.), Prentice-Hall, New Jersey, pp. 285-312.
- Brown, F. H. 1995. The potential of the Turkana Basin for paleoclimatic reconstruction in East Africa. En: E.S. Vrba, G.H. Denton, T.C. Partridge y L.H. Burckle (eds.), *Paleoclimate and Evolution with Emphasis on Human Origins*. Yale University Press, New Haven, pp. 319-330.
- Carlini, A.A. y Scillato-Yané, G.J. 1999. Evolution of Quaternary xenarthrans (Mammalia) of Argentina. En: E.P. Tonni y A.L. Cione (eds.), *Quaternary Vertebrate Palaeontology in South America*. Balkema, Amsterdam, pp. 149-175.
- Cerling, T.E. 1992. Development of grasslands and savannas in East Africa during the Neogene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 97: 241-247.
- Cerling, T.E. y Harris, J.M. 1999. Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia*, 120: 347-363.
- Cerling, T.E. y Quade, J. 1990. Global ecologic and climatic change during the Neogene; stable isotopic evidence from soils. *Chemical Geology* 84: 1-4.
- Cerling, T.E., Bowman, J.R. y O'Neil, J.R. 1988. An isotopic study of a fluvial-lacustrine sequence: The Plio-Pleistocene Koobe Fora sequence, East Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 63: 335-368.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995a. Chronostratigraphy and "Land Mammal Ages" in the Cenozoic of southern South America: principles, practices, and the "Uquian" problem. *Journal of Paleontology* 69: 135-159.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 1995b. Los estratotipos de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. *Ameghiniana* 32: 369-374.
- Cione, A.L. y Tonni, E.P. 2001. Correlation of Pliocene to Holocene southern South America and European vertebrate-bearing units. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 40: 167-173.
- Cooke, H.B.S. 1977. Suidae from Plio-Pleistocene strata of the Rudolf basin. En: Y. Coppens, F.C. Howell, G. L. Isaac y R.E. Leakey (eds.), *Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 251-263.
- Coppens, Y., Howell, F.C., Isaac, G.L. y Leakey, R.E. 1976. *Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin: Stratigraphy, Paleocology, and Evolution*. University of Chicago Press, Chicago, 615 pp.
- Damuth, J. 1997. *The ETE Database Manual. Evolution of Terrestrial Ecosystems Consortium*. Smithsonian Institution, Washington, 250 pp.
- deMenocal, P.B. 1995. Plio-Pleistocene African Climate. *Science* 270: 53-59.
- deMenocal, P.B. y Bloemendal, J. 1995. Plio-Pleistocene climatic variability in subtropical Africa and the paleoenvironment of hominid evolution: a combined data-model approach. En: E.S. Vrba, G.H. Denton, T.C. Partridge y L.H. Burckle, (eds.), *Paleoclimate and Evolution with Emphasis on Human Origins*. Yale University Press, New Haven, pp. 262-288.
- Dynesius, M. y Jansson, R. 2000. Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97: 9115-9120.
- Eck, G.G., Jablonski, N.G. y Leakey, M.G. 1987. *Les Faunes Plio-Pleistocène de la Basse Vallée de l'Omo (Ethiopie): Cercopithecidae de la Formation de Shungura*. CNRS, Paris, 169 pp.
- Feibel, C.S., Brown, F.H. y McDougall, I. 1989. Stratigraphic context of fossil hominids from the Omo Group deposits: Northern Turkana Basin, Kenya and Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology* 78: 595-622.
- Fortelius, M. 1985. Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica* 180: 1-76.
- Fortelius, M. y Solounias, N. 2000. Functional characterization of ungulate molars using the abrasion-attrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiet. *American Museum Novitates* 3301: 1-36.
- Gentry, A.W. 1985. The Bovidae of the Omo Group deposits, Ethiopia. En: Y. Coppens y F.C. Howell, (eds.), *Les Faunes Plio-Pleistocène de la Basse Vallée de l'Omo (Éthiopie)*. Volume 1. Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, pp. 119-191.
- Greenacre, M.J. 1993. *Correspondence Analysis in Practice*. Academic Press, London, 195 pp.
- Greenacre, M.J. y Vrba, E.S. 1984. Graphical display and interpretation of antelope census data in African wildlife areas, using correspondence analysis. *Ecology* 65: 984-997.
- Harris, J.M. 1978. Palaeontology. En: M.G. Leakey y R.E. Leakey, (eds.), *Koobi Fora Research Project, Volume 1: The fossil hominids and an introduction to their context, 1968-1974*. Volume 1. Clarendon Press, Oxford, pp. 32-63.
- Harris, J.M. 1983. *Koobi Fora Research Project, Volume 2: The fossil ungulates: Proboscidea, Perissodactyla, and Suidae*. Clarendon Press, Oxford, 321 pp.

- Jackson, J.B. y Budd, A.F. 1996. Evolution and environment: introduction and overview. En: J.B. Jackson, A.F. Budd y A.G. Coates (eds.), *Evolution and Environment in Tropical America*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 1-20.
- Jackson, S.T. y Overpeck J.T. 2000. Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology Supplement* 26: 194-220.
- Janis, C.M. 1984. The use of fossil ungulate communities as indicators of climate and environment. En: P. Benchley (ed.), *Fossils and Climate*. John Wiley & Sons, London, pp. 85-104.
- Janis, C.M. 1988. An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preference. En: D.E. Russell, J.P. Santoro y D. Sigogneau-Russell (eds.), *Teeth Revisited: Proceedings of the 7th International Symposium on Dental Morphology*. Mémoire, Musée National d'Histoire Naturelle (sér. C) 53: 367-387.
- Janis, C.M. 1995. Correlations between craniodental morphology and feeding behavior in ungulates: reciprocal illumination between living and fossil taxa. En: J.J. Thomason (ed.), *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*. Cambridge University Press, New York, pp. 76-98.
- Janis, C.M., Scott, K.M. y Jacobs, L.L. 1998. *Evolution of Tertiary Mammals of North America, Volume 1: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge, 703 pp.
- Kay, R.F., Madden, R.H., Cifelli, R.L. y Flynn, J.J. 1996. *Vertebrate Paleontology in the Neotropics*. Smithsonian Institution Press, Washington, 592 pp.
- Kennett, J.P. 1995. A review of polar climatic evolution during the Neogene, based on the marine sediment record. En: E.S. Vrba, G.H. Denton, T.C. Partridge y L.H. Burckle (eds.), *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*. Yale University Press, New Haven, pp. 49-64.
- Leakey, M.G. y Harris, J.M. 2003. *Lothagam: The Dawn of Humanity in Eastern Africa*. Columbia University Press, New York, 678 pp.
- Leakey, M.G. y Leakey, R.E. 1978. *Koobi Fora Research Project, Volume 1: The fossil hominids and an introduction to their context, 1968-1974*. Clarendon Press, Oxford, 191 pp.
- MacFadden, B.J. 1985. Drifting continents, mammals, and time scales: current developments in South America. *Journal of Vertebrate Paleontology* 5: 169-174.
- MacFadden, B.J. 2000a. Cenozoic mammalian herbivores from the Americas: reconstructing ancient diets and terrestrial communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 33-59.
- MacFadden, B.J. 2000b. Middle Pleistocene climate change recorded in fossil mammal teeth from Tarija, Bolivia, and upper limit of the Ensenadan land-mammal age. *Quaternary Research* 54: 121-131.
- Maglio, V.J. y Cooke, H.B.S. 1978. *Evolution of African Mammals*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 641 pp.
- Menegaz, A.N. y Ortiz Jaureguizar, E. 1995. Los artiodáctilos. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.), *Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana Durante los Últimos Cinco Millones de Años*. Monografías 12. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, pp. 311-337.
- Ortiz Jaureguizar, E., Prado, J.L. y Alberdi, M.T. 1995. Análisis de las comunidades de mamíferos continentales del Plio-Pleistoceno de la Región Pampeana y su comparación con las del área del Mediterráneo occidental. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E. P. Tonni (eds.), *Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana Durante los Últimos Cinco Millones de Años*. Monografías 12. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, pp. 385-406.
- Pascual, R. 1985. Los mamíferos pleistocénicos de Argentina: antecedentes y breve historia. *Sapiens* 5: 1-13.
- Pascual, R. y Ortiz Jaureguizar, E. 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *Journal of Human Evolution* 19: 23-60.
- Pascual, R., Ortiz Jaureguizar, E. y Prado, J.L. 1996. Land mammals: paradigm for Cenozoic South American geobiotic evolution. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 265-319.
- 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.
- Potts, R. 1996. Evolution and climate variability. *Science* 273: 922-923.
- Potts, R. y Deino, A. 1995. Mid-Pleistocene change in large mammal faunas of East Africa. *Quaternary Research* 43: 106-113.
- Potts, R., Behrensmeyer, A.K. y Ditchfield, P. 1999. Paleolandscape variation and Early Pleistocene hominid activities: Members 1 and 7, Olorgesailie Formation, Kenya. *Journal of Human Evolution* 37: 747-788.
- Scillato-Yané, G.J., Carlini, A.A., Vizcaíno, S.F. y Ortiz Jaureguizar, E. 1995. Los xenartros. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.), *Evolución Biológica y Climática de la Región Pampeana Durante los Últimos Cinco Millones de Años*. Monografías 12. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, pp. 183-209.
- Shackleton, N.J. 1995. New data on the evolution of Pliocene climatic variability. En: E. S. Vrba, G. H. Denton, T. C. Partridge y L.H. Burckle (eds.), *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*. Yale University Press, New Haven, pp. 242-248.
- Shackleton, N.J., Backman, J., Zimmerman, H., Kent, D.V., Hall, M.A., Roberts, D.G., Schnitker, D., Baldauf, J., Despraires, A., Homrighausen, R., Huddleston, P., Keene, J., Kaltenback, A. J., Krumsiek, K.A., Morton, A.C., Murray, J.W. y Westberg-Smith, J. 1984. Oxygen isotope calibration of the onset of ice-rafting and history of glaciation in the North Atlantic region. *Nature* 307: 620-623.
- Solounias, N. y Semperebon, G. 2002. Advances in the reconstruction of ungulate ecomorphology with application to early fossil equids. *American Museum Novitates* 3366: 1-49.
- Sponheimer, M., Reed, K.E. y Lee-Thorp, J.A. 1999. Combining isotopic and ecomorphological data to refine bovid paleodietary reconstruction: A case study from the Makapansgat Limeworks hominin locality. *Journal of Human Evolution* 36: 705-718.
- Tonni, E.P. y Cione, A.L. 1999. *Quaternary vertebrate palaeontology in South America*. Balkema, Rotterdam, 310 pp.
- Vrba, E.S., Denton, G.H., Partridge, T.C. y Burckle, L.H. 1995. *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*. Yale University Press, New Haven, 547 pp.
- Webb, T. y Bartlein, P.J. 1992. Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 141-173.
- Zanchetta, G. 1995. Estado actual de la geología y estratigrafía de los depósitos plio-pleistocenos de la región bonaerense. En: M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni (eds.), Volume 12. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, pp. 29-45.
- Zárate, M.A. y Fasano, J.L. 1989. The Plio-Pleistocene record of Central Eastern Pampas, Buenos Aires Province, Argentina: The Chapadmalal case study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 72: 27-52.

Recibido: 25 de marzo de 2004

Aceptado: 10 de noviembre de 2004.