

COMENTARIOS

LOS MARSUPIALES DE LA ARGENTINA: COMENTARIOS SOBRE LAS REVISIONES DE ALFRED GARDNER EN MAMMAL SPECIES OF THE WORLD (Wilson y Reeder, 1993)

Ricardo A. Ojeda¹ y
J. Adrian Monjeau²

¹ Unidad Zool. & Ecol. Animal. IADIZA
CC. 507 - 5500 Mendoza, Argentina.

² Laboratorio de Ecotono, Departamento de
Ecología. Universidad Nacional del Comahue,
C.C. 1336 - 8400 Bariloche, Argentina.

La segunda edición de "Mammal Species of the World" editada por Don E. Wilson y Dee Ann M. Reeder (1993) constituye un esfuerzo considerable y sin duda es una herramienta indispensable para los mastozoólogos de todo el mundo. Sin embargo, hemos notado que en lo concerniente a la revisión de ciertos grupos que componen la fauna de mamíferos de Argentina, la obra contiene omisiones, errores tipográficos, de nomenclatura y distribución, así como arbitrariedades en la toma de decisiones en controversias taxonómicas y en el uso del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (Ride et al., 1985). Varios de estos errores provienen de desconocer la existencia de bibliografía generada por especialistas locales o las escritas en un idioma diferente del inglés o bien en revistas o libros de distribución muy restringida.

El objetivo de nuestro breve comentario es, tal como lo sugieren los mismos editores Wilson y Reeder (1993: prefacio, xiii), contribuir a enriquecer futuras ediciones de esta importante obra. En esta oportunidad, nos remitiremos a comentar sobre las revisiones de Alfred Gardner sobre los grupos de mar-

supiales que habitan la Argentina (*Didelphimorphia*: Gardner 1993a, pp. 15-25; *Paucituberculata*: Gardner 1993b, pp. 25-27; *Microbiotheria*: Gardner 1993c, p. 27).

1. Gardner (1993a en p. 15) menciona *Caluromys lanatus* (Olfers, 1818) cuando la primera descripción de esta especie corresponde a Illiger (1815; Abhandl. Preuss. Akad. Wiss., 1811:107).

2. Gardner (1993a en p. 16) hace referencia a *Didelphis albiventris* Lund, 1840, previamente conocida como *D. azarae* Temminck, 1824. En la sinonimia presentada para esta especie, *dennleri* Marelli, 1830, tendría prioridad sobre *albiventris* Lund, 1840; lo que ocurre es que se trata de un error tipográfico, ya que *D. dennleri* fue propuesta por C. Marelli, del Museo de La Plata, en 1930 y no en 1830.

3. En p. 17, Gardner (1993a) cita a *Lestodelphys* Tate, 1934, cuando la grafía original es *Lestodelphis*, que es la que corresponde de la raíz latina *delphis*=delphin, genital

4. Recientemente se incorporó *Rhyncholestes raphanurus* para la Argentina (Birney et al. 1993; Birney et al., en prensa: ver Monjeau et al., 1994), lo que agrega un nuevo orden (*Paucituberculata*) a los mamíferos del país. En su revisión, Gardner (1993b, pg. 25) coloca a *continentalis* Bublitz, 1987, como sinónimo sin especificar el criterio para refutar a Bublitz (1987), quien propone que la forma continental de *Rhyncholestes* es una especie diferente. Hemos notado este tratamiento con varias propuestas de nuevas especies publicadas en idiomas diferentes del inglés, en este caso, en alemán.

5. Aparecen arbitrariedades en la aplicación de códigos nomenclaturales. Por ejemplo, Gardner (1993c, p. 27) reemplaza el mundialmente conocido nombre de *Dromiciops australis* Philippi, 1893, por el de *D. gliroides* Thomas, 1894, ya que *australis* esta preocupado por *Didelphis australis* Goldfuss, 1812. Este tipo de tecnicis-

mos, aunque correctos, a veces merecen la excepción a la aplicación del ICZN, y en este caso fue pedida, ya que todo el mundo usa *australis* a sabiendas del caso (ej. Birney et al., en prensa).

6. Las distribuciones sufren en general de una mención muy parcializada de los países y las regiones en que ocurren, con la consecuente distorsión de la diversidad de especies presentes dentro de los límites políticos de un área. Así, por ejemplo, Gardner (1993a) omite la mención de ocho especies de marsupiales que ocurren en la Argentina: *Didelphis marsupialis*, *Gracilinanus microtarsus*, *Micoureus demerarae*, *Monodelphis americana*, *M. domestica*, *Monodelphis emiliae*, *M. scalops* y *Thylamys velutinus* (ver Redford y Eisenberg, 1992 y referencias).

7. Las distribuciones de *Thylamys elegans* y *pusillus* son erróneas, ya que se trata de especies de amplia distribución en la Argentina, una de ellas con preferencia a hábitats semiáridos y áridos (*T. pusillus*) y la otra (*T. elegans*) en ambientes más húmedos del noroeste y sur del país.

Esperamos que las próximas ediciones sean más cuidadosas en el tratamiento de estas especies. Probablemente los esfuerzos locales en publicar nuestros conocimientos hagan más sencilla la tarea a los revisores. Obras de próxima aparición, como el Libro Rojo de los Mamíferos de Argentina, Los Mamíferos de Argentina I: Lista Sistemática y Distribución y el Plan de Acción de Marsupiales del Nuevo Mundo (Ojeda, 1994) con seguridad aportarán valiosa información a la próxima edición de Mammals of the World.

LITERATURA CITADA

- BIRNEY, E.C., R.S. SIKES, J.A. MONJEAU y C.J. PHILLIPS. 1993. A Mammalian Research Expedition in Patagonia. Imprint, 10(2):1-7
- BIRNEY, E.C., R.S. SIKES, J.A. MONJEAU, N. GUTHMANN y C.J. PHILLIPS (en prensa). Comments on Patagonian marsupials from Argentina. *En*: A volume honoring J. Knox Jones Jr. (H.H. Genoways and R.J. Baker, eds.). Texas Tech University Press.
- BUBLITZ, J. 1987. Untersuchungen zur Systematik der Rezenten Caenolestidae Trouessart, 1898, Bonner Zool. Monographien, N° 23, 96 pp.
- GARDNER, A.L. 1993a. Order Didelphimorphia. Pp. 15-16. *En*: Mammal Species of the World - A taxonomic and geographic reference (D.E. Wilson y D.M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, 1206 pp.
- GARDNER, A.L. 1993b. Order Paucituberculata. Pp. 25-26. *En*: Mammal Species of the World - A taxonomic and geographic reference (D.E. Wilson y D.M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, 1206 pp.
- GARDNER, A.L. 1993c. Order Microbiotheria. Pp. 27. *En* Mammal Species of the World-A taxonomic and geographic reference (D.E. Wilson y D.M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, 1206 pp.
- MONJEAU, J.A., N. BONINO y S. SABA. 1994. Annotated checklist of the living land mammals in Patagonia, Argentina. Mastozoología Neotropical, 1(2):143-156
- OJEDA, R.A. 1994. New World marsupials specialist group. Species, IUCN, 21-22:76.
- REDFORD, K.H. y J.F. EISENBERG. 1992. Mammals of the Neotropics. Vol. 2. The southern cone: Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. The University of Chicago Press, 430 pp.
- RIDE, W.D., C.W. SABROSKY, G. BERNARDI y R.B. MELVILLE (eds.). 1985. International code of zoological nomenclature. Third ed. University of California Press, Berkeley, 338 pp.
- WILSON, D.E. y D.M. REEDER (eds.). 1993. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Smithsonian Institution, 1206 pp.

PANORAMA DE SETENTA Y CINCO AÑOS DE MASTOZOLOGÍA NORTEAMERICANA

Segunda parte: comentarios sobre taxonomía, paleontología, biogeografía y conservación.

J. Adrian Monjeau

Lab. Ecotono, Departamento de Ecología
Universidad Nacional del Comahue
CC. 1336 - 8400 Bariloche, Argentina

Un evento de gran interés en el Congreso 75 Aniversario de la American Society of Mammalogists, fue la presentación del libro "Seventy-five Years of Mammalogy (1919-1994)", editado por Birney y Choate. Luego de la presentación se procedió al remate de los únicos dos ejemplares autografiados por los editores. Cincuenta -gritaron- setenta, cien, ciento cincuenta, doscientos, doscientos cincuenta, doscientos setenta y cinco dólares y Robert Baker se quedó con uno de ellos (que podía comprarse por 30 US\$ en la secretaría).

Creo que el libro es de fundamental importancia, no por una simple cuestión de revisionismo histórico, sino porque en cada sección, los más destacados especialistas nos llevan de la mano por un recorrido de setenta y cinco años de desarrollo de cada rama de la mastozoología hasta nuestros días. A la hora de escribir nuestros trabajos y analizar en qué tipo de contexto se encuentran, y para saber con qué clase de Goliat nos estamos metiendo, este tipo de revisiones es extremadamente útil. Por esa razón esta serie de artículos informales tiene como objetivo ofrecer a los colegas un texto que trata de balancearse entre lo sintético y lo detallado, ofreciendo una selección de referencias, entre las que me he tomado la libertad de sugerir algunos trabajos no citados en el libro, así como la de incorporar comentarios sobre ciertos temas. Espero que mi trabajo sea de utilidad para los lectores.

El libro tiene dos partes, la primera sobre la historia de la sociedad y sus miembros, la

segunda sobre el desarrollo de la disciplina. Creo que en nuestro caso nos resulta más interesante la segunda que la primera. Por tal razón cargaré las tintas en esa proporción.

En la primera parte se describe el desarrollo de las sociedades científicas en Europa durante los dos siglos pasados, la mastozoología americana antes del siglo veinte, el nacimiento de la ASM, el perfil y la biografía de los presidentes, los miembros premiados (uno fue Angel Cabrera) y otros personajes prominentes, muchos de ellos fantásticos aventureros. Una tratamiento que me pareció muy original fue un árbol genealógico profesor-discípulos-discípulos de los discípulos-discípulos de los discípulos de los discípulos, comenzando por Merriam, Agassiz-Allen, Grinnell, Hamilton y otros. Esto es interesante porque muestra claramente el aporte de la energía intelectual de los maestros pilares de una ciencia, demostrando que en la mayoría de los casos se construyen montañas de conocimiento dedicando energías a la formación de discípulos más que promoviendo el engrandecimiento personal ilimitado (¿maestros r y maestros K?).

Una perspectiva sobre el desarrollo de la taxonomía de mamíferos en los Estados Unidos fue escrita por Engstrom et al. (1994), de la que haremos un repaso comentado.

Como sucedió en muchas otras regiones del Nuevo Mundo, el desarrollo de la taxonomía fue una consecuencia natural de la exploración del continente y muchas de las primeras descripciones fueron hechas por Linneo y adláteres sobre materiales exportados a Europa desde las colonias en América. El Oeste de los Estados Unidos parece ser una excepción a esta regla, ya que aquí, los naturalistas americanos han tenido un papel preponderante en la descripción de las nuevas formas que aparecían producto de las expediciones de exploración del Oeste, desde la expedición de Lewis y Clark hasta las de Stephen Long, Zebulon Pike, Thomas Say, el príncipe Maximiliano y muchos otros. De aquí nacieron los famosos catálogos: el de los mamíferos de Norte América (Baird, 1857), el de roedores norteamericanos (Coues and Allen, 1877). La lista de los mamíferos de Norteamérica e In-

días Occidentales (Elliot, 1904) y los mamíferos de la frontera México-Estados Unidos (Mearn, 1907).

Vale la pena destacar aquí que el temprano interés de los naturalistas americanos por su fauna ha hecho que la mayoría de las colecciones de mamíferos hecha por los naturalistas del siglo diecinueve haya retornado a los museos de Estados Unidos: Charleston Museum, Peale's Museum en Philadelphia, Museum of Comparative Zoology en Harvard, el American Museum of Natural History en Nueva York, el United States National Museum y el Field Museum of Natural History, en Chicago. En el caso de Argentina, a modo de ejemplo, la mayoría de los tipos están en el extranjero.

Para los taxónomos americanos desde mediados del siglo diecinueve hasta el cambio de siglo, el concepto de especie predominante fue tipológico, influenciados por la escuela sistemática europea. Las especies eran delimitadas subjetivamente sobre la base de relativas diferencias morfológicas, prestándole poca atención a si esas diferencias eran causadas por edad, variación individual o geográfica. A pesar de que los ornitólogos de la época ya manejaban el concepto de subespecie, muchos mamíferos provenientes de localidades distantes fueron considerados especies diferentes. El concepto de variación geográfica no se había instalado en el *Zeitgeist* de la época. Pero dada la ventaja de manejar organizadamente grandes colecciones, empezó a hacerse evidente el hecho de la intergradación morfológica con arreglo a la localización geográfica en conjuntos de especies nominales. Gradualmente se produjo el primer cambio epistemológico, en el que los taxónomos se dieron cuenta que en vez de clasificar objetos (individuos ejemplares) debían comprender la diversidad viviente de grupos de poblaciones interrelacionadas por la reproducción, representados por los individuos ejemplares. En este contexto conceptual, resulta increíblemente precoz el trabajo de Osgood (1909) sobre la revisión del género *Peromyscus*, en el que redujo 130 especies nominales a 43, combinando, en el caso más extremo, 28 especies nominales dentro de un

sólo taxón: *Peromyscus maniculatus*. El criterio de la intergradación (Osgood, op. cit.) vs. el criterio morfológico (Merriam, 1919) de especie fue el conflicto taxonómico de la época en que nació el Journal of Mammalogy (1919). Taverner (1920) sembró la semilla de lo que más tarde se convertiría en el moderno concepto biológico de especie. Parece existir consenso en la idea de que el paso más grande en la taxonomía de mamíferos de los cuarentas fue la obra de Simpson (1945) "The Principles of Classification and a Classification of Mammals". Otra obra monumental fue la de Hall y Kelson (1959) "The Mammals of North America", que compiló todo lo conocido hasta el momento sobre taxonomía y distribución de mamíferos de los Estados Unidos. No sólo es una de las obras más citadas en los trabajos de mamíferos sino que provocó una revolución en las investigaciones taxonómicas, sobre todo en lo concerniente a las relaciones entre géneros y variaciones entre especies. Esta explosión de literatura taxonómica pasó la barrera de los sesenta, donde apareció una notable lista de libros "Mammals of..." junto a revisiones de géneros y familias.

El concepto biológico de especie como "grupos de poblaciones naturales interfértiles aisladas reproductivamente de otros grupos" (Mayr, 1969), junto al nacimiento de la escuela neodarwinista llamada "La nueva sistemática" (Huxley, 1940), cambió el foco de atención de las investigaciones hacia la genética de poblaciones, la variación geográfica y los mecanismos de especiación. Sin embargo, el concepto biológico de especie, a pesar de ser dominante en la mastozoología norteamericana, no es universalmente aceptado. Los feneticistas ponen en duda la idea de que las especies sean unidades objetivas en continuidad reproductiva. Ellos rescatan de alguna manera el concepto nominalista en el que la única indudable unidad objetiva es el individuo, y cualquier agrupamiento colectivo, en cualquier categoría taxonómica, incluyendo a la subespecie y la especie, no son sino un producto de la mente humana (Sokal y Crovello, 1970).

Esta última conclusión parece tener bastan-

te consenso en cuanto al uso de subespecies. Desde el punto de vista de Engstrom et al. (1994), el propósito del uso trinominal es para llamar formalmente la atención sobre patrones de variación geográfica entre subconjuntos de poblaciones. Engstrom et al. (1994) predicen que a medida que estudios multidisciplinarios detallados sobre variación geográfica de especies de mamíferos sean concluidos, y a medida que el uso del concepto de subespecies sea usado conservativa y consistentemente, el número de subespecies irá paulatinamente declinando durante las próximas décadas. La discusión sobre la utilidad o no del concepto de subespecie fue discutido en las páginas de *Systematic Zoology* durante la década del 50 y 60 (Hagmeier, 1958; Douth, 1955; Lidicker, 1962; Anderson, 1966; Dillon, 1961; Durrant, 1955).

Es mi parecer que a la luz de las nuevas técnicas moleculares de estudio de la dispersión entre poblaciones, que han demostrado que es más alta que lo esperado por los estudios de distribución, todo indicaría que el concepto de subespecie será abandonado.

Al mismo tiempo que se desarrollaba el conflicto entre los cultores del concepto biológico de especie y los feneticistas, surgía la escuela sistemática filogenética o cladismo, estimulada por el libro de Hennig (1950 en alemán, conocido luego de traducido al inglés en 1966). Los cladistas proponen que la clasificación refleje la genealogía. El desarrollo del cladismo y del feneticismo o taxonomía numérica como escuelas metodológicamente opuestas, fue sin duda el combustible que inflamó un nuevo interés por los estudios taxonómicos. Sobre todo en la taxonomía supraespecífica, los primeros feneticistas consideraban que como la genealogía es muy difícil de reconstruir y la filogenia muy poco conocida, los macrotaxones "naturales" pueden ser discernidos más objetivamente mediante criterios de similaridad (Sneath y Sokal, 1963). Esta escuela utiliza métodos multivariados para representar empíricamente las relaciones fenéticas, por lo general otorgándole el mismo peso a todos los caracteres. En los estudios genéticos, la hibridización del ADN sigue el mismo criterio, ya que las es-

pecies son relacionadas con arreglo a su similitud (directamente proporcional a la temperatura que hace falta para separar las cadenas hibridizadas). A pesar de que el fundamento metodológico es operativo, esto no implica que los usuarios de estas técnicas adhieran a la filosofía feneticista (por ejemplo Kirsch et al., 1993). Los cladistas han criticado extensamente esta metodología, considerando que distorsiona las relaciones filogenéticas, entre otras cosas dadas las analogías. Argumentan que el método sólo es repetible si se usan los mismos caracteres, ya que las clasificaciones feneticistas se vuelven muy inestables si se agregan nuevos atributos. Por esta razón, la propuesta del cladismo es reconstruir las relaciones filogenéticas sobre la base del descendiente más propincuo, determinado por la especial similitud de los caracteres homólogos derivados, más que por la similitud obtenida de la comparación de una lista de caracteres no seleccionados. Este tipo de debates puede profundizarse leyendo a Wiley (1981).

Paulatinamente, los mastozoólogos sistemáticos de Norte America han ido pasando de las filas del feneticismo al cladismo, de modo que en los últimos diez años ha sido la escuela predominante. Las reconstrucciones filogenéticas tienen un interés que va más allá del mero campo de la taxonomía, ya que permite poner a prueba hipótesis sobre procesos históricos provenientes de otras disciplinas (Brooks and MacLennan, 1991).

La clasificación cladística de mamíferos de McKenna (1975) tal vez fue la obra más resonante en taxonomía de mamíferos desde la clasificación de Simpson (1945). Como toda obra importante tuvo detractores y adherentes. Recuerdo el desconcierto de algunos profesores y alumnos en los pasillos del Museo de La Plata, donde se comentaban (buscando un ejemplo pintoresco) las relaciones filogenéticas entre los ungulados y los cetáceos, ¡metidos ambos dentro de Ungulata! ¿Acaso no es la apostasía un plumero mental?

Una clasificación filogenética más reciente fue propuesta por Novacek (1986), construyendo sus cladogramas sobre la base de caracteres craneales.

Tal vez el cambio radical más reciente ha

sido la subdivisión de los marsupiales en varios órdenes (Marshall et al., 1990, ver Monjeau et al., 1994 para casos locales) y el reconocimiento del monito de monte (*Microbiotheridae*) dentro de un clado de mamíferos australianos (*Australidelphia*) (Aplin and Archer, 1987; Kirsch et al., 1991; Marshall et al., 1990; Szalay, 1982). Personalmente pongo en duda esta última relación y me atrevo a anticipar su próxima refutación.

Durante la historia de la taxonomía nuevas técnicas de análisis han aparecido y modificado taxones, tanto provocando la separación de una entidad biológica en varias, como la unión de varias entidades nominales en una. ¿Cómo modificó el péndulo entre lumpers y splitters el número de especies de mamíferos? La tendencia ha sido a la reducción, desde las casi 1500 especies del catálogo de Miller (1924), el número fue disminuyendo: 1033 en Hall y Kelson (1959), 881 en Hall (1981) y 866 en Wilson y Reeder (1993).

Es evidente que las nuevas técnicas han causado una revolución en la taxonomía y que todavía no hemos salido de ella. Como dijera Ammerman y Hillis (1992) "los mastozoólogos tienen menos confianza hoy en la clasificación y relaciones de los órdenes de mamíferos de la que tenían cien años atrás". Engstrom et al. (1994) interpretan esto como muy pesimista. Yo creo, por el contrario, que Hillis nos está diciendo que las nuevas técnicas de auscultación de la naturaleza están desenmascarando nuestra ignorancia, y eso es prometedor para cualquier ciencia.

La historia de la paleomastozoología fue revisada por Zakrzewski y Lillegraven, 1994. Tal vez sea la rama de la mastozoología que históricamente ha estado más separada, por la naturaleza de los materiales de estudio y por la metodología utilizada. Esa tendencia se está revirtiendo en la actualidad, aunque nuestros amigos paleontólogos siguen siendo los únicos que utilizan el término "neontología" cuando se refieren a nosotros.

Los avances de la geología han influenciado directamente en el desarrollo de la paleontología de mamíferos, sobre todo en lo concerniente a bioestratigrafía, radiometría y magnetoestratigrafía y su aporte al entendi-

miento de la ocurrencia secuencial de las mastofaunas, las que a su vez ayudaron a descifrar la compleja geología de los valles intermontanos del oeste de los Estados Unidos.

La paleontología ha contribuido a aclarar la transición entre mamíferos y reptiles y consecuentemente a una definición robusta de "mamífero". Reconocer a un mamífero basándonos solamente por características de la biota actual es algo más o menos obvio para un biólogo. Por esa razón, he sufrido el desconcierto durante mis clases de paleontología con Rosendo Pascual cuando nos atormentaba con preguntas de aparente perogrullo del tipo de "¿qué es un mamífero?". Todos los cursantes provenientes de Biología nos encojíamos de hombros y lo más brillante que acertábamos a responder era "Bueno, un mamífero es un mamífero", con espantosas consecuencias. El ejercicio de apertura mental es aterrador.

Desde la perspectiva paleontológica, el reconocimiento de un mamífero del Mesozoico Medio entre sus antecesores terápsidos no es precisamente soplar y hacer botellas.

El aporte de la paleontología sobre varios estudios sistemáticos ha sido sustancial, lo mismo hacia el entendimiento de las relaciones mastofaunísticas entre continentes. A mi entender, si los mamíferos son uno de los grupos claves en el desarrollo de la teoría evolutiva (ver Vrba, 1992), es en buena parte gracias a la paleontología.

El advenimiento de la tectónica de placas a finales de los sesentas provocó la revolución conceptual más importante del siglo en la paleomastozoología americana. McKenna (1983) opina que la tectónica de placas fue para la geología como el darwinismo a la biología. Antes del reconocimiento formal del movilismo continental, los mastozoólogos adherían al fijismo, influenciados por la obra de Matthew (1915) *Climate and Evolution*, postulando el origen norteamericano y posterior dispersión hacia el sur de muchas formas de mamíferos, enfatizando la importancia de la historia en la interpretación de los patrones biogeográficos. Esta teoría fue refinada por uno de sus estudiantes: George Gaylord Simpson, quien contribuyó más que el propio

Mathew a instalarla en el *Zeitgeist* de la mastozoología americana.

La tectónica de placas no derrumbó la teoría Matthew-Simpson debido fundamentalmente a que es una historia basada en el Cenozoico y a que los puentes y estrechos simpsonianos existieron, a diferencia de otras construcciones de la era de los pontífices¹. De todos modos, los puntos centrales de Simpson fueron paulatinamente revisados y modificados para muchos grupos. Una vez que los mastozoólogos aceptaron la teoría, esta fue altamente relevante en la explicación de patrones de distribución de mamíferos de temprano origen y en la reconstrucción de historias de intercambios continentales, como el GABI². Por ejemplo, en la filogeografía de marsupiales, la tectónica de placas es fundamental.

Las tasas y mecanismos del cambio evolutivo han sido interrogantes principales desde la aparición de *El Origen de las Especies*. Durante los cien años que siguieron a la publicación de Darwin en 1859, hubo muy pequeños avances en el entendimiento de los mecanismos detallados que operan en el fenómeno de las modificaciones evolutivas, sobre todo debido a la incompleta documentación fósil combinada con la infancia de la genética.

En los últimos cincuenta años se produjo una sinergia intelectual llamada "la nueva síntesis", en la que se integraron los conocimientos paleontológicos con los paradigmas derivados de la genética de poblaciones y de la ecología. La integración de la paleontología a otras ramas de la ciencia se debió fundamentalmente a las obras de Simpson: *Tempo and Mode in Evolution* (1944) y *The Major Features Evolution* (1953).

El incremento en el conocimiento de la anatomía comparada de mamíferos, así como un mejor entendimiento de las funciones biológicas, de la paleodistribución y de las relaciones evolutivas entre mamíferos cenozoicos

fue muy grande en los últimos cincuenta años. Se han desarrollado enteramente nuevas disciplinas surgidas de la síntesis, como la paleoneurología (ej. Edinger, 1948; Jerison, 1973; Radinsky, 1981).

La paleomastozoología ha contribuido sustancialmente a documentar el origen de las adaptaciones más especializadas de los mamíferos, como el origen del vuelo (Jepsen, 1970; Novacek, 1987), el ingreso al mar (Barnes et al., 1985; Domning et al., 1986; Kellogg, 1936; Repenning et al., 1979), el origen de la masticación (Krause, 1982), el origen del arborealismo (ej. Jenkins, 1974), el reconocimiento de la importancia del tamaño corporal en mamíferos del pasado (ej. Damuth and MacFadden, 1990); aportando a la ciencia más de una sorpresa, como el descubrimiento de pangolines americanos (Emry, 1970).

Un incremento de la información sobre los patrones de cambio morfológico a través del tiempo geológico permitió comprender el tempo de la evolución. Simpson demostró que las tasas de evolución varían dentro y entre los taxones. Se considera a Simpson como el más influyente ejemplo del neodarwinismo gradualista (teoría sintética de la evolución), atribuyendo las irregularidades o discontinuidades del cambio morfológico a las imperfecciones que aparecen en el registro fósil y no a la realidad. A pesar de esto, quiero destacar que Simpson ha mencionado en sus obras (por ejemplo en *El Sentido de la Evolución*, traducción de 1977) que muchas veces el cambio evolutivo ocurre rápidamente, precedido y continuado por largos períodos de estabilidad evolutiva. De modo que a mi entender (Monjeau, 1981), la reconsideración del tempo evolutivo propuesta por Eldredge and Gould (1972), hoy conocida como la teoría de los equilibrios discontinuos o saltacionismo, no es una crítica al gradualismo simpsoniano sino unas "variaciones sobre un tema de Simpson", en el que Eldredge and Gould, como dicen Zakrzewski y Lillegraven (1994), hacen una lectura literal del registro fósil considerando que los saltos son reales. Tales "variaciones" me llevan a mencionar mi propio caso, cuando le presento a Oliver Pearson

¹ Pontífice, en sentido literal significa constructor de puentes.

² Great American Biotic Interchange

teorías revolucionarias y me dice "viejo vino en envase nuevo". Hay mucho de regurgitado en ciencia. Haciendo justicia, tal vez puede atribuirse a destilación propia la idea de Gould and Eldredge (1977) y posteriormente Gould (1985) de relacionar el registro fósil con la especiación alopátrica para explicar la aparición súbita de nuevas especies en las columnas estratigráficas. Desde las filas del neodarwinismo, los gradualistas criticaron la teoría de los equilibrios discontinuos presentando evidencias de gradualismo filético (Bown and Rose, 1987; Gingerich, 1985).

Como ha sucedido con la mayoría de los modelos antagónicos sobre la naturaleza, ambos bandos siempre encuentran argumentos verifcatorios de sus supuestos y refutatorios de los supuestos del contrario hasta que aparecen trabajos que reconocen que ambos modelos han ocurrido en la evolución, como el trabajo de Newman et al., 1985 o Barnosky, 1987. Aunque Zakrzewski y Lillegraven (1994) no lo tengan en cuenta, la síntesis es otra vez el viejo vino de Simpson!: Simpson ya había sugerido en 1951 (*The Meaning of Evolution*) que "en las líneas filéticas de peces que originaron peces el patrón de gradualismo filético es el más plausible y en las líneas filéticas de peces que originaron anfibios son esperables cambios evolutivos más abruptos". El conflicto gradualismo-saltacionismo después de la publicación de Eldredge y Gould (1972) fue seguido fundamentalmente por la revista *Paleobiology*. Una cuestión que Zakrzewski y Lillegraven (1994) no consideran en el conflicto es la escala: ¿qué es un salto realmente? ¿una mutación de punto, un reordenamiento cromosómico o la aparición de los monstruos viables de Goldschmidt (1940)?³.

Otro de los apasionantes enigmas en los que la paleontología de mamíferos ha tenido un papel preponderante ha sido el del enigma de las extinciones masivas. Buena parte de

los recientes estudios sobre extinciones de mamíferos se han concentrado en el límite Cretácico/Terciario y en Pleistoceno/Holoceno. La mayoría de los paleomastozoólogos han adoptado un punto de vista moderado en la explicación de las extinciones, otros en cambio, han sugerido escenarios más dramáticos. Alvarez et al. (1980) proponen que el impacto de un enorme asteroide sobre nuestro planeta fue el causante de las extinciones Cretácico/Terciario. Estudios provenientes de otras fuentes, de la geología y paleontología general principalmente, han aportado sustento a este supuesto (Izett, 1990). Sin embargo Archibald y Bryant (1990) discrepan con la teoría del impacto argumentando su inconsistencia con las predicciones ecológicas que se derivarían de los cambios climático-ambientales producidos. Ellos sugieren causas ambientales terrestres.

En el caso de las extinciones cuaternarias también se ha generado un famoso conflicto, centrado en el papel preponderante (ej. Martin, 1984) o no (ej. Gleason, 1989) de la aparición del hombre en América en la extinción de la megafauna de mamíferos. Existe una clara sincronía entre extinciones faunísticas y la aparición del hombre en todo el mundo (ej. James et al, 1987 para aves de Hawaii por los primitivos polinesios, citado por Zakrzewski y Lillegraven, 1994; pero hay citas más actualizadas como Olson and James, 1989). La excepción a la regla es la megafauna de mamíferos del Cuaternario de Eurasia y África. Al igual que para las extinciones Cretácico/Terciario, muchos autores sugieren que la causa de las extinciones cuaternarias fue debida a cambios de hábitat debidos a cambios climáticos, que habrían modificado drásticamente la disponibilidad de plantas. Webb (1983) demostró cambios en la dominancia de ungulados norteamericanos de ramoneadores a pastoreadores durante el Mioceno tardío. Guthrie (1984) sugirió que los cambios climáticos del Mioceno y Pleistoceno provocaron una disminución de la calidad y cantidad del alimento disponible para los grandes mamíferos. Graham and Lundelius (1984) sugieren desequilibrios bióticos como responsables de las extinciones. Una obra funda-

³ Esto trae a mi memoria un encuentro en Mar del Plata entre estudiantes avanzados de Biología y Eduardo Pironio, en aquel entonces el obispo, quien dijo: "me gustaría que me expliquen como es eso de que en algún momento haya padres que puedan tener hijos de otra especie".

mental en el tema es el libro *Quaternary Extinctions: a prehistoric revolution*, editado por Martin y Klein (1984, reeditado en 1989).

En *Quaternary Extinctions* los más destacados autores sobre el tema discuten una y otra postura: Jared Diamond, Phillip Gingerich, Russell Graham, Donald Grayson, Larry Marshall, Paul Martin, David Webb, entre muchos otros. Por tal razón, creo interesante destacar el fantástico ping-pong entre titanes de la paleontología de vertebrados, de la arqueología y de la ecología. Por ejemplo, Grayson opina en contra de Martin diciendo que el hombre estuvo en América antes de 12.000 años atrás, y que si son la causa de las extinciones de grandes mamíferos, éstas deberían haber ocurrido antes. Martin retruca argumentando que recién 12.000 años atrás tuvo el hombre densidad suficiente como para provocar la extinción masiva. Grayson retruca diciendo que al mismo tiempo que los grandes mamíferos, se extinguieron varias formas de aves de sabana, no consumidas por el hombre, y que por esa razón, la causa en común debe haber sido otra. Martin vuelve al ataque diciendo que la causa es la misma, ya que el hombre extinguió al mamut y el mamut mantenía grandes espacios abiertos en las sabanas manteniendo a raya a la vegetación arbórea. Al no haber más mamuts, los árboles avanzaron sucesionalmente sobre los espacios abiertos de sabana disminuyendo la disponibilidad de hábitat de las aves y provocando su extinción. Larry Marshall analiza epistemológicamente el conflicto, notando que diferentes explicaciones pueden aplicarse a diferentes continentes y clamando por una explicación multidimensional que logre un "entente cordiale" entre las posturas extremas del hombre-catástrofe y clima-catástrofe.

Un ejercicio mental apasionante, que deberían enseñarnos en la Universidad, es el de imaginar todos los elementos de un conflicto como piezas de un rompecabezas y tratar de armar una historia consistente entre ellas. El modelo resultante será hijo de la epistemología, no de la biología. La biología entra en juego con la contrastación de las especulaciones resultantes. Tomando este último tema como ejercicio se me ocurre la siguiente ex-

plicación: el hombre cazaba mamíferos en grandes biomas, los que por los cambios climáticos del Cuaternario, se fragmentaron, derivaron, disminuyeron de tamaño, etc. Altas densidades de mamíferos provocaron sobrepastoreo en una vegetación naturalmente pauperizada por el cambio climático, en parches de hábitat insularizados o más pequeños, provocando desequilibrios bióticos en otros grupos faunísticos, el hombre aumentaba su densidad y seguía cazando, incorporando herramientas a sus prácticas cinegéticas. El sistema predador-presa, al disminuir la base de sustentación por fragmentación, colapsó. En África no hubo tanto efecto Cuaternario sobre los grandes biomas como en Norte América y el hombre se originó en el mismo sistema ⁴.

Anderson y Patterson (1994) escribieron sobre el desarrollo de la biogeografía de mamíferos en los últimos setenta y cinco años. Hablar de biogeografía hoy en día significa incluir una inmensa variedad de fenómenos, desde los provenientes del dominio de la astrofísica hasta las finísimas interacciones conductuales que gobiernan la distribución espacial de los individuos de un demo local. Los patrones y procesos biogeográficos, por cierto, van desde climas globales y continentes a la deriva hasta respuestas comunitarias o poblacionales. Tal vez esta amplísima variedad de conocimientos pueda categorizarse en ecológicos y evolutivos. Los primeros son aquéllos que suceden en un período de tiempo de años, décadas o centurias en los que los procesos ecológicos como la dispersión o sucesión alteran el patrón de uso de los recursos. Los evolutivos involucran diferentes tipos de respuestas organísmicas, incluyendo cambios en la frecuencia génica, adaptaciones locales, deriva génica y especiación. Los lectores familiarizados con la bibliografía

⁴ También podría especularse con la hipótesis de la temprana aparición de la agricultura en el África Mediterránea, al parecer, metaforizada como El Jardín de las Hespérides en la leyenda de Hércules, quien en su última misión debe cruzar por el istmo de Gibraltar (Tingis) hasta Tánger a robar las manzanas de oro, para algunos naranjas, para otros el secreto de un pueblo africano que dominaba la agricultura en épocas de la Europa neolítica (Monjeau, 1993a).

sobre biogeografía pueden fácilmente apreciar que pocos aspectos de la biología carecen de consecuencias biogeográficas, afectando los límites geográficos, o el patrón de abundancia dentro del área de distribución, o los patrones de coexistencia de las especies, etc... Por tal motivo, el papel de la biogeografía en la integración de las distintas disciplinas involucradas en el estudio de los mamíferos es fundamental.

A principios de siglo la biogeografía era una disciplina vigorosa y bien establecida en el marco conceptual de la época, debido a la inmensa contribución de científicos y exploradores de mediados del siglo pasado: Humboldt, Bonpland, de Candolle, Lyell. Ya Sclater (1858) había propuesto la división del mundo en regiones biogeográficas. El concepto de "zona de vida" de Merriam (1890) permitió relacionar los factores ecológicos con las distribuciones geográficas. Lydekker (1896) criticó el concepto de zonas de vida argumentando que la oportunidad histórica era un factor fundamental en la composición de las faunas. Lydekker (1896) publicó *Geographical History of Mammals* dividiendo al mundo en tres partes: Notogea (Australia, Polinesia, Hawaii y la región Austro-malaya), Neogea (región Neotropical) y Arctogea (regiones Etiópicas, Oriental, Holártica y la región de Sonora).

El advenimiento de la teoría sintética de la evolución y la tectónica de placas fueron muy influyentes en el desarrollo intelectual de la biogeografía. En este desarrollo, se vio cómo los patrones simples y generales eran paulatinamente disectados en otros más complejos y particulares. La literatura cambió desde la puramente descriptiva hacia la cuantitativa y predictiva. Los modelos sobre procesos biogeográficos pasaron de estáticos a dinámicos. El rigor analítico influenció el crecimiento de la biogeografía muchas veces en desmedro de la flexibilidad y amplitud teóricas. Surgieron ramas rigurosas muy importantes, como la biogeografía de islas, la biogeografía numérica, biogeografía de la vicariancia,

biogeografía filogenética y la panbiogeografía.

Los conflictos teóricos de la biogeografía son contemporáneos a los de la sistemática y ecología, debido a los revolucionarios cambios tecnológicos y consecuentemente filosóficos de los sesentas y los setentas (Hull, 1988; McIntosh, 1985, 1987).

Uno de los principales interrogantes de los cincuentas fue acerca de las relaciones entre la distribución y abundancia de las especies. Andrewartha y Birch (1954) respondieron que la distribución y abundancia son aspectos de un mismo fenómeno, mostrando, por ejemplo, que las especies comunes pueden volverse raras en el borde de su área de distribución. El modelo Gruyere de Rapoport (1982) relaciona abundancia y distribución mediante un gradiente de desfavorabilidad incrementado hacia la periferia del área.

¿Qué factores limitan la distribución? Esta pregunta aún hoy atrae la atención de los científicos. Una temprana aproximación a la respuesta fue dada por la ley del mínimo de Justus Liebig (1840). Muchas publicaciones sobre límites de distribución de mamíferos han aparecido. Cambios en la distribución de mamíferos pleistocénicos acompañados por cambios en el clima local (Guilday et al. 1964), o extensiones del área de distribución en todas direcciones: norte (Fitch et al., 1952; Smith and Lawlor, 1964; Baccus et al., 1971; Genoways and Schlitter, 1967); sur (Frey, 1992); este (Packard, 1963) y oeste (Choate and Reed, 1986), han sido documentadas. Sobre retracciones la bibliografía es más rara, tal vez porque es más difícil documentarlas, pero es obvia la retracción areal de muchos grandes mamíferos. Creo que en esto último los latinoamericanos tenemos un interesante nicho a cubrir (ver Roig, 1991; Díaz, 1991). Un fascinante ejemplo de la complejidad que puede tener la respuesta al interrogante sobre los límites de distribución es el trabajo de Alkon y Saltz (1988) [citado por Anderson y Patterson (1994)] en el que se determina como límite de distribución norte del puercoespín

asiático la cantidad de horas de oscuridad necesarias para un forrajeo satisfactorio.

Darlington (1957) sintetizó los conocimientos sobre distribución geográfica de los principales grupos de vertebrados terrestres, respondiendo a preguntas como: ¿cuál es el principal patrón en la distribución de los animales?, ¿cómo y por qué fue formado el patrón? ¿Qué pueden enseñarnos las distribuciones animales sobre climas y tierras del pasado? Darlington opina que el principal patrón de distribución de los vertebrados terrestres es la concentración de diversidad en los trópicos y su disminución con arreglo a la latitud, que el patrón se ha formado por la sucesiva expansión de grupos originados en los trópicos del Viejo Mundo seguidos por zonaciones y diferenciaciones causadas por las condiciones climáticas, barreras oceánicas y por la retracción y el reemplazo de unos grupos por otros. Este patrón se ha formado porque la evolución ha tendido a producir los animales más dominantes en las áreas más extensas y favorables, motivo por el cual, muchos vertebrados están en los trópicos del Viejo Mundo. Anderson y Patterson opinan que la más clara contribución de Darlington está en su compilación de las distribuciones animales, más que en las respuestas a sus preguntas. Yo creo que Darlington acertó en identificar el principal patrón en la distribución animal, pero que los cómo y porqués son hoy en día campo de interminables discusiones teóricas. Pianka (1966) menciona 12 teorías diferentes sobre el origen y mantenimiento de la biodiversidad en los trópicos! (ver también Stevens (1989) sobre la Regla de Rapoport). Con respecto a la capacidad de dispersión y la idea de dominancia, también se ha discutido extensamente. En definitiva, creo que como siempre sucede, también en el caso de Darlington son mucho más importantes sus preguntas que sus respuestas.

Hall y Kelson (1959) notan en su análisis biogeográfico de los mamíferos de Norteamérica que pueden distinguirse claramente tres zonas faunísticas: boreal, tropical y templada, que hay más especies templadas que boreales, y tropicales que templadas, que un mayor

número de especies vino desde Asia hacia Norteamérica que viceversa, que un mayor número de especies fue hacia Sudamérica desde Norteamérica que viceversa. Esto último está relacionado a la idea de Darlington de que los animales provenientes de áreas terrestres mayores son más vigorosos y dominantes que los de áreas menores. Hall (1981) opina que en el caso de los intercambios Eurasia-Norteamérica, ambas masas terrestres sólo recientemente han sido desconectadas luego de la ruptura del istmo de Bering, y que siempre ha sido una sola región: la Holarctica, por lo que la hipótesis sobre diferentes áreas de diferentes tamaños relacionada al vigor de sus respectivas faunas y su éxito colonizador es irrelevante en el caso de Asia y Norteamérica. Al parecer este último es un típico caso de vicariancia. Un modelo probabilístico fue discutido por Horton (1974) concluyendo que no es necesario invocar el concepto de especie dominante como un determinante de la dirección de migración. Anderson y Patterson (1994) destacan que lamentablemente no han sido publicados todavía análisis areográficos como el realizado por Hall para los mamíferos norteamericanos para otras regiones del mundo. Al respecto, es importante destacar la reciente presentación en la Universidad Nacional de La Plata de una Tesis Doctoral sobre Areografía de Mamíferos Sudamericanos, por mi colega Adriana Ruggiero. La pronta publicación de sus resultados, aportará significativamente a cubrir el vacío destacado por Anderson y Patterson (1994), y colocará a la biogeografía de mamíferos sudamericanos en el ámbito de discusión internacional que el tema merece. Los dos volúmenes recientemente publicados sobre mamíferos sudamericanos (Eisenberg, 1989 y Redford and Eisenberg, 1992) lejos están de cubrir ese vacío (ver críticas a las imprecisiones del último volumen en Monjeau et al., 1994).

La información de Hall y Kelson fue utilizada posteriormente por varios autores, destacándose el hoy clásico trabajo de Simpson (1964) en el que analiza el problema de cuántas especies ocurren en diferentes áreas y por qué. Simpson describe gradientes latitudina-

les, propone el efecto península, donde la biodiversidad disminuye, y el efecto montaña, donde la biodiversidad aumenta. Wilson (1974) estudió con mayor detalle los gradientes latitudinales destacando que en mamíferos, los únicos responsables del aumento de diversidad hacia los trópicos son los quirópteros, no los cuadrúpedos. Como esto, existe una extensa discusión sobre el tema.

Varios análisis biogeográficos han estado centrados en las áreas de distribución. Armstrong (1972) publicó una extensa monografía sobre areografía de mamíferos de Colorado. Rapoport publicó su *Areografía: Estrategias Geográficas de las Especies* en 1975, pero recién fue mundialmente conocida su edición en inglés (1982) a la que Anderson y Patterson (1994) le dedican un extenso espacio en su revisión. Rapoport (1982) planteó una cantidad de nuevos enfoques, metodologías e interrogantes. Por ejemplo, tomó la media aritmética de especies pertenecientes a 9 órdenes y 14 familias de mamíferos americanos destacando que Carnívora tiene en promedio las áreas de distribución más extensas, ocho veces mayores que Rodentia. También determinó que los murciélagos animalívoros tienen distribuciones más extensas que los que se alimentan de plantas. Aportó numerosos patrones a la areografía de subespecies.

Anderson (1972, 1977) y Anderson y Evensen (1978) analizaron independientemente cuestiones similares, llegando a conclusiones coincidentes. Pagel et al. (1991) concluyeron que las especies con áreas de distribución extremadamente grandes y extremadamente chicas son escasas. Anderson (1985) ya había escrito que las grandes áreas de distribución son escasas, pero las pequeñas son abundantes.

El advenimiento de técnicas de análisis multivariado para análisis biogeográficos revitalizó el tema de las regiones biogeográficas del globo, que había sufrido sólo modificaciones detalladas desde la clásica propuesta de Sclater-Wallace. Smith (1983) utilizó "multidimensional scaling" para producir una nueva clasificación de regiones faunísticas de mamíferos, proponiendo cuatro regiones y diez subregiones: Holártica (con subregiones Neár-

tica y Paleártica), Latinoamericana (con subregiones Neotropical y Argentina), Afro-Tethyana (con subregiones Mediterránea, Etiópica y Oriental) e Insular [con subregiones Australianas, Indias Occidentales (léase "caribe"), y Madagascar].

Las peculiaridades biogeográficas de la vida insular eran conocidas por los griegos y romanos de la antigüedad. Notablemente, estos textos clásicos ya advertían dos de las características más importantes de la vida insular, sobre la base de observaciones de las islas del Mediterráneo: a) las especies insulares a menudo difieren sustancialmente de los parientes continentales, b) muchas formas de vida insulares se han extinguido, lo que advierte sobre la vulnerabilidad de entidades aisladas. Las obras de A. R. Wallace (ej. 1888) han sido pioneras en consideraciones sobre biogeografía insular. Koopman (1958) estudió el efecto de la insularidad sobre la diversidad de especies de murciélagos.

La publicación más influyente sobre el tema ha sido sin duda la de MacArthur y Wilson (1967) donde proponen la teoría del equilibrio insular entre las tasas de inmigración y extinción como producto del área de la isla y la distancia al continente⁵. Las especies colonizarán las islas a una tasa inversamente proporcional a la distancia al continente y se extinguirán a una tasa inversamente proporcional al tamaño de la isla. La teoría del equilibrio insular, a veces exageradamente sinonimizada como "teoría biogeográfica de islas", produjo un enorme estímulo en las investigaciones relacionadas. Los supuestos de la teoría han encontrado soporte en estudios de islas continentales que han sido penínsulas y que han quedado aisladas a finales del Pleistoceno (Wilcox, 1980; Wilson y Willis, 1975). La teoría biogeográfica de islas estimuló a muchos mastozoólogos a realizar estudios tendientes a contrastar sus supuestos (Brown, 1986). Justamente a partir de estos estudios de mamíferos surgieron evi-

⁵ La teoría del equilibrio insular fue originalmente propuesta por Eugene Munroe diez años atrás (ver Brown, 1989).

dencias contrarias al paradigma de MacArthur y Wilson. Lomolino (1986) y Hanski (1986) mostraron que el área y la distancia no son siempre independientes en sus efectos sobre la riqueza de especies de mamíferos y que pueden interactuar produciendo efectos compensatorios. Gilbert (1980) presentó datos empíricos que demostraron que sólo pocos archipiélagos están en equilibrio (o muestran un exceso de extinción respecto de lo esperado por la teoría, o una sobresaturación provocada por un exceso de colonización). El clásico trabajo de Brown (1971) fue el primero en establecer la teoría del no-equilibrio insular en los mamíferos de los picos de montaña (tomados como islas) ⁶. Grayson (1987) presentó evidencias concordantes con Brown (1971) en sus estudios de mamíferos pleistocénicos ⁷. La idea de que ciertas regiones geográficas o sitios determinados han servido de refugio para las biotas protegiéndolas de las hostilidades de un cambio climático o de competidores ha sido empleada en varios contextos. La hipótesis de los refugios cuaternarios ha ganado bastante consenso. Findley (1969), Cerqueira (1982) y Kinsey (1982) han aplicado estos conceptos para mamíferos. Simpson (1980) planteó que durante millones de años, los continentes-isla como Australia y Sudamérica han servido de refugio para varios grupos de mamíferos, algunos de los cuales todavía viven mientras que otros fueron reemplazados por linajes de otros continentes. Un libro básico en el tema de los refugios cuaternarios es el editado por Whitmore y Prance (1987).

El papel de la historia en la biogeografía insular de mamíferos es un área muy productiva. Muchos estudios han coordinado registros del Pleistoceno con inferencias sobre la dinámica de la riqueza de especies actual

(Harris, 1990; Morgan and Woods, 1986; Patterson, 1984). Patterson y Atmar (1986) han mostrado que en islas de tipo continental (landbridge islands), es decir aquellos archipiélagos que se formaron por fragmentación o pérdida de conexión con la masa principal, la composición de especies muestra un patrón de subconjuntos anidados en los que las islas más pequeñas tienen una versión pauperizada del stock de especies que contienen las islas mayores. Las islas oceánicas rara vez muestran este patrón altamente no estocástico (Patterson, 1990) ⁸.

Otro conflicto que ha tenido relevancia en el desarrollo de la biogeografía de mamíferos de las últimas décadas ha sido el concerniente al papel de la dispersión o la vicariancia en la explicación de las distribuciones geográficas. La biogeografía de la vicariancia surgió de las obras de Croizat (1958, 1976) aunque rápidamente se ramificó y mutó en muchas variantes. Dos taxa son vicariantes si derivan de una distribución anteriormente continua que se fragmentó en partes o fue dividida por una barrera. En el caso de la dispersión, individuos pueden atravesar una barrera preexistente y alcanzar otras áreas. Existe una extensa discusión sobre si uno y otro modelo operó en la naturaleza. Rosen (1975) presentó un modelo de vicariancia para sus estudios de biogeografía del Caribe. En estudios sobre murciélagos del Caribe, Baker y Genoways (1978) han sugerido que la dispersión por vuelo parece ser la alternativa más razonable para explicar la distribución de la fauna antillana de quirópteros, aunque apuntan que este especial caso no implica la refutación del modelo de vicariancia para mamíferos no voladores. Darlington (1957) y MacFadden (1980) ha sugerido que los insectívoros *Nesophontes* y *Solenodon* podrían ser relictos

⁶ Los mismos argumentos ya habían sido presentados cincuenta y ocho años atrás por Grinnell y Swarth (1913) en que hábitats continuos durante períodos favorables del Pleistoceno habían sufrido retracción areal e insularización con la consecuente extinción local y caída de la biodiversidad en las islas virtuales formadas en los picos de montaña (Anderson y Patterson, 1994).

⁷ Hoy el mismo Jim Brown descree de aquellos resultados ya que encontraron que la condición insular no lo es tal ya que los mamíferos pueden- aunque rara vez- intercambiar en la actualidad individuos entre los picos de montaña (Brown, comunicación personal).

⁸ Este patrón en las islas continentales y su no ocurrencia en las islas oceánicas ya lo había advertido Darlington (1957)

de una temprana fauna continental. McPhee y Woods (1982) defienden la idea de la dispersión por balsas como la explicación más plausible para la colonización de vertebrados del Caribe. El libro editado por Woods (1990) resume las contribuciones relativas de los modelos dispersalistas o vicariantes en la biogeografía del Caribe. Anderson y Patterson (1994) opinan que como los organismos son capaces de dispersarse y las barreras pueden aparecer, cualquiera de los dos modelos puede ser adecuado, incluso combinando ambos procesos ⁹.

En la década del 70 el interés por desarrollar nuevos métodos de contrastación de estos modelos así como la aplicación de la sistemática cladística a la biogeografía fue incrementado al punto de la organización de un simposio en el American Museum of Natural History: Cladistic Biogeography (Nelson y Rosen, 1981). En los años que siguieron, varios textos fueron publicados sobre este tema (ej. Humphries y Parenti, 1986; Nelson y Platnick, 1981; Wiley, 1988). Systematic Zoology dedicó en 1988 dos números especiales al tema (3 y 4). El tema está en crecimiento y lejos de ser agotado.

La biogeografía de los intercambios faunísticos entre continentes ha sido un tema central en la mastozoología y aún hoy sigue generando trabajos, a la luz de los resultados obtenidos por técnicas moleculares. Estos estudios analizan los patrones y procesos involucrados cuando dos biotas históricamente diferenciadas se han mezclado. Diferentes escenarios se han propuesto para todo el mundo: en los límites de la línea de Wallace

o entre Asia y Norteamérica a través de Beringia, como ejemplo entre varios. Tal vez el más polémico y fascinante estudio de intercambios sea el producido entre Norte y Sudamérica hace unos tres millones de años, conocido en la jerga de los especialistas como GABI ¹⁰. Mucho es lo que se ha escrito sobre el tema, sobre todo en lo concerniente al origen de los roedores, marsupiales y primates. Un buen libro sobre el tema es el de Stehli y Webb (1985).

La aplicación de las teorías y métodos de la biogeografía a la conservación es uno de los temas que más interés ha despertado en los últimos tiempos. La teoría biogeográfica de islas (MacArthur y Wilson, 1967) fue rápidamente aplicada al diseño de reservas en hábitats fragmentados (Diamond, 1976). El tema de si conviene conservar una sola área grande o muchas pequeñas fue motivo de grandes controversias. La mastozoología ha contribuido en forma significativa al esclarecimiento de estas cuestiones. East (1981), Heaney (1986) y Newmark (1987) presentaron una serie de conclusiones sobre conservación de mamíferos de Africa, Filipinas y Norte América respectivamente, sobre la base de correlaciones entre las tasas de extinción y el área de la reserva o la isla. Patterson y Atmar (1986) argumentaron que los Parques y Reservas deberían ser mucho más grandes para cumplir su objetivo de conservar especies de fauna, ya que en sus estudios de subconjuntos anidados, las especies raras sólo se encuentran en los fragmentos más grandes y los fragmentos más pequeños generalmente contienen el mismo set de especies, con frecuencia

⁹ En un estudio sobre ecología geográfica de pequeños mamíferos del Norte de la Patagonia (Monjeau, 1989, 1991) he presentado una alternativa combinada entre vicariancia y dispersión denominada la hipótesis de las alfombras voladoras, en la que los individuos pueden atravesar espacios hostiles, siempre y cuando haya un facilitador ocasional que lo permita. Ultimamente hemos enviado a Science un artículo que pone a prueba algunos de estos supuestos utilizando técnicas filogeográficas (ADN mitocondrial, PAUP analysis, RAPD, etc) en el roedor saxícola *P. xantopygus* (Phillips et al., ms.). Los resultados demuestran un sorprendentemente alto flujo génico entre las islas de roca. Esto podría apoyar consistentemente un modelo de dispersión permanente, pero los trabajos de Pearson (1994) y Saba y De Lamo (1994) parecen mostrar que las lluvias de ceniza volcánica podrían estar operando como un inesperado facilitador ocasional para la dispersión de *Phyllotis*.

¹⁰ GABI= Great American Biotic Interchange. Rapoport (1990) criticó la estrechez de miras de los mastozoólogos que han desarrollado el cuerpo conceptual del GABI, ya que no fue el único (hubo un gran intercambio de artrópodos entre las Américas durante el Cretácico), ni puede llamarse biótico (ya que el GABI sólo involucra a los mamíferos en el modelo), ni el más grande intercambio (ya que el más grande intercambio de biotas de todos los tiempos es el que se está produciendo en la actualidad, lo que Rapoport (1992) denominó "La primera guerra mundial de las especies").

las más generalistas y abundantes del stock general, de modo que la multiplicación de islotes pequeños no aumenta la diversidad biológica. Kitchener et al. (1980) realizaron una evaluación sobre el valor conservativo de pequeños mamíferos que habitan fragmentos de hábitat en el oeste de Australia. Últimamente se ha enfatizado en el papel de los corredores en la conservación de pequeños marsupiales aislados en fragmentos de bosque en Australia, sobre la idea del "efecto rescate" de Brown and Kodric-Brown (1977). Una revisión sobre el papel de la biogeografía en la conservación de comunidades tropicales fue presentada por Patterson (1991).¹¹

Yendo al tema de la conservación en general, Shaw y Schmidly (1994) reconocen que los mamíferos son los vertebrados más populares en cuanto a preferencias del público observadas en zoológicos de todo el mundo. Esta popularidad está directamente relacionada a la historia de la conservación. También hay una relación entre el tamaño corporal, la popularidad y la conservación. Shaw y Schmidly (1994) opinan que hay justificativos biológicos en esto, debido a que las altas demandas de energía de la homeotermia requieren grandes áreas de hábitats naturales para sostener poblaciones de mamíferos, en comparación con reptiles de similar tamaño y hábitos alimentarios. El enorme cerebro de los mamíferos trae asociados largos períodos de lactación y cuidados parentales que se relacionan generalmente con relativamente bajas tasas de reproducción. Los mamíferos de baja tasa de reproducción son más vulnerables porque tardan más en recuperar una reducción poblacional causada por algún disturbio. Los mamíferos han demostrado ser los vertebrados más vulnerables a los efectos de

la insularización (Wilcox, 1980). Excepto los murciélagos, los mamíferos están más limitados que las aves en su capacidad de dispersión, lo que limita las posibilidades de recolonización de un ambiente aislado. A pesar de los justificativos biológicos, los primeros mamíferos en obtener protección fueron los estéticamente populares y esto es debido a que las primeras acciones de conservación provinieron de actitudes públicas más que de la ciencia. Así es como especies "nobles" como algunos cérvidos eran protegidos y especies "cruels y peligrosas" como los lobos eran combatidas o al menos ignoradas en los primeros intentos de conservación a principios de siglo (Shaw y Schmidly, 1994).¹²

Así y todo Caughley (1985) y Geist (1988) han dicho que el temprano nacimiento de la conservación de la vida silvestre de los Estados Unidos ha surgido a pesar de la ciencia y no gracias a ella.

En el mundo actual, donde el incremento de las actividades humanas ejerce una fuerte presión sobre la mayoría de los ecosistemas, causando destrucción de hábitat, aislamiento por fragmentación, introducción de especies exóticas y cambios climáticos globales, el papel de la ciencia en la conservación se vuelve uno de los temas cruciales. Muchas de las grandes amenazas son un tema de especializada tecnología, por lo que la moderna conservación necesita de la asistencia técnica y de la innovación conceptual que puede proveerle la ciencia.

El trabajo pionero de Aldo Leopold (1933) proveyó uno de los primeros estudios científicos sobre animales silvestres aplicados directamente al manejo conservativo. En esa época, en los Estados Unidos, las agencias de conservación de vida silvestre recibían sus

¹¹ Aunque propuesto para plantas, nuestro grupo ha presentado una alternativa al conflicto grandes vs. pequeñas áreas en el diseño de reservas (Rapoport et al., 1986) asignando valores conservativos específicos como la base de la jerarquización conservativa de áreas. Esto resuelve también el conflicto sobre conservar especies o áreas. Esta idea fue perfeccionada y adaptada para vertebrados (Reca et al., 1994), y utilizada para conservación de mamíferos (Úbeda et al., 1994). Con esta metodología se está preparando el Libro Rojo de los Mamíferos Argentinos.

¹² Eso es lo que yo llamo "conservación a la Walt Disney" aún vigente en nuestro país en la cultura popular, en áreas rurales y en algunos cenáculos. Muy por el contrario, los mamíferos carnívoros requieren las más grandes áreas (Rapoport, 1982), y son los primeros candidatos a desaparecer por efectos de la insularización (Terborgh, 1974). Belovsky (1987) presentó un modelo que predice que no existe ningún Parque Nacional o Reserva en el mundo lo suficientemente grande como para mantener poblaciones sustentables de grandes mamíferos carnívoros.

fondos de las licencias de caza y pesca, que muchas veces eran derivados por el gobierno hacia otros proyectos. En 1939 el llamado "Pittman-Robertson Act" estableció un impuesto a la industria de armas deportivas y municiones para ser utilizado por las agencias de conservación (unos 100 millones de dólares anuales según Kallman, 1987), sumando a esto los ingresos obtenidos por licencias de caza y pesca. Ese dinero hizo posible la realización de proyectos de investigación en vida silvestre. Después de la Segunda Guerra Mundial surgieron dos grandes organizaciones: la IUCN y la WWF, que junto al surgimiento de los movimientos ambientalistas de los 60' comenzaron a ejercer una enorme presión política sobre los gobiernos.

Una de las controversias más duraderas en la conservación de mamíferos es la del conflicto generado entre explotación controlada versus protección. Existe una larga tradición de manejo exitoso de especies cinegéticas en los Estados Unidos, sobre todo en la especialidad de cacería deportiva, que inclina el péndulo hacia la explotación controlada. No obstante eso, el punto de vista preservacionista ha ganado muchos adeptos durante las últimas dos décadas. En el tema de la conservación de la vida silvestre se ve ejemplificado muy claramente un conflicto general entre ecologistas y ecólogos profesionales que debería resolverse mediante la formación de un frente común más efectivo (Monjeau, 1993b).

Uno de los temas que ha generado conflictos entre los mastozoólogos profesionales y los "wildlife managers" es el de la privatización de áreas destinadas a la caza. Los defensores de los cotos privados argumentan que la idea ofrece a los propietarios de la tierra un importante incentivo económico conducente a cuidar los hábitats propicios para la vida silvestre como un recurso genuino. A modo de ejemplo, la legislación sobre cotos priva-

dos en Alberta (Canadá) ha generado una aguda controversia. Geist (1988) opina que la privatización del manejo de fauna silvestre de valor cinegético deja a las especies en manos de las fuerzas del mercado. Esto nos lleva a una pregunta más general: ¿pueden las especies ser explotadas sustentablemente por las fuerzas del mercado? ¹³.

La década del ochenta fue testigo de la inflamación pública en su preocupación por el destino de las especies desconocidas víctimas de la deforestación en los trópicos. A esto se agregaron las advertencias concernientes a la contaminación marina y atmosférica con el consecuente efecto global sobre el clima, causando cambios sin precedentes sobre la biota mundial. En 1980 se presentó "The Global 2000 report to the President of the United States", que proyectó una extinción del 15 al 20% de las especies silvestres para el año 2000 de continuar las tendencias actuales. A raíz de esto la UICN presentó World Conservation Strategy, documento en el cual se sientan las bases para el desarrollo sustentable, incorporando la conservación del medio ambiente dentro de los planes de desarrollo económico ¹⁴.

Producto de una reciente reunión en Washington DC surgió un documento que examina el impacto del efecto invernadero sobre la biodiversidad (Peters, 1988). El incremento del nivel de dióxido de carbono atmosférico cambiará los límites de distribución norte-sur de muchos biomas. Una medida mitigante que surge de este informe es la creación de corredores norte-sur de hábitats naturales en un esfuerzo de ayudar a las biotas a acomodarse a los cambios climáticos que vendrán.

Nunca las amenazas sobre la supervivencia a largo plazo de los mamíferos vivientes han sido tan grandes y globales como en los tiempos que corren. Cuanto más aumentan en escala, mayores deben ser los esfuerzos en estudios ecológicos que investiguen los pro-

¹³ Opino que no: El problema es la tasa de rescuerdo. Siempre que el dinero se reproduzca más rápido que las especies se tiende a la sobreexplotación. Si el recurso se extingue y ha sido convertido en dinero, produce más dividendos en la plaza financiera que cualquier manejo sustentable.

¹⁴ Uno de los conflictos vigentes en los planteos sobre desarrollo sustentable concierne a la aplicación de estos modelos para los países en desarrollo. De aquí surgió últimamente el malinterpretado slogan "cambio de deuda por naturaleza".

blemas. Pero las exigencias del buen diseño experimental, con sus controles y repeticiones, hacen que los costos de estos estudios de gran escala se hagan prohibitivos. Por otra parte, la urgencia de respuestas que la conservación necesita ante el avance de las amenazas no va al ritmo de la generación de los resultados destilados por la ecología. Parece que McNab (1983) es quien cortó el nudo gordiano proponiendo que se utilicen las distintas técnicas de manejo de vida silvestre como un gran diseño experimental de tipo científico. En vez de aplicar un manejo general para una región del tamaño de un estado, las agencias de manejo de vida silvestre podrían deliberadamente usar técnicas variadas y monitorear los resultados, evaluando y comparando cuáles resultan y cuáles no, dejando ciertas áreas sin manejo como controles.

En la última década se ha popularizado al punto de hacerse indispensable el uso de los Sistemas de Información Geográfica (GIS) que permiten relacionar bases de datos cartografiadas (McLaren and Briggs, 1993). Berry (1993) y August (1993) publicaron artículos sobre las aplicaciones de los GIS al estudio de los mamíferos. El advenimiento de esta nueva técnica ha causado muchos cambios en las líneas de pensamiento sobre conservación. Serán cada vez menos frecuentes los esfuerzos por salvar especies vedettes centrando las miras en la preservación de la biodiversidad a un nivel de organización ecosistémico.

Aspectos concernientes a la preservación de la biodiversidad ha atraído la atención de científicos de distintas disciplinas, como la genética de poblaciones, la ecología evolutiva y como ya vimos la ecología geográfica. Esta nueva síntesis ha generado el nacimiento de una nueva y prometedora disciplina, conocida como Conservation Biology (Soulé y Wilcox, 1980). En 1987 se creó la Conservation Biology Society con un journal del mismo nombre.

Las poblaciones naturales o domesticadas pueden perder variabilidad genética por efecto fundador (Mayr, 1963), por deriva génica o por endocruza. La pregunta que interesa a la biología de la conservación es: ¿Cómo influye la pérdida de variabilidad genética en

la probabilidad de extinción? Como en todo, la búsqueda de una sola respuesta ha generado conflictos. Hay quienes sostienen que los animales silvestres son muy resistentes a los problemas genéticos que produce el aislamiento o la reducción numérica. Existen evidencias de una menor supervivencia de las crías nacidas en zoológicos cuando son producto de la endocruza (Ralls et al., 1979). El razonamiento que surge de la teoría indicaría que una especie con pobre variabilidad genética tiene menos probabilidad de tener un área de distribución extensa en un paisaje heterogéneo, ya que tiene que responder en forma variada a los distintos retos ambientales. Hasta ahora no se han presentado evidencias que correlacionen positivamente el rango distribucional con la variabilidad genética. Más bien se ha encontrado lo contrario, como en el caso del guepardo ¹⁵.

En el tema de la conservación de mamíferos, los mastozoólogos profesionales tenemos mucho que aportar. Evidentemente este es uno de los temas que exige mayor amplitud mental dada la complejidad ecológica, social, política y económica que implica. También, o por la misma razón, es uno de los ejemplos de problemáticas comunes encaradas por grupos naturalmente antagónicos. Espero que, en nuestro país al menos, la actividad de la SAREM ayude a convocar estudios multidisciplinarios para beneficio de todos.

LITERATURA CITADA

- ALVAREZ, L.W., W. ALVAREZ, F. ASARO y H.V. MICHEL. 1980. Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinction. *Science*, 208:1095-1108
- ALKON, P.U., y D. SALTZ. 1988. Foraging time and the northern range limits of Indian crested porcupines (*Hystrix indica* Kerr). *Journal of Biogeography*, 15:403-408

¹⁵ Tal vez la teoría no sea aplicable para carnívoros u omnívoros, ya que su sustento no depende de la disponibilidad espacial de un tipo de hábitat en particular, sino de las presas que encuentre, dondequiera que habiten.

- AMMERMAN, L.K. y D.M. HILLIS. 1992. A molecular test of bat relationships: monophyly or diphyly? *Systematic Biology*, 41:222-232
- ANDERSON, S. 1966. Taxonomy of gophers, especially *Thomomys* in Chihuahua. *Systematic Zoology*, 15:189-198
- ANDERSON, S. 1972. Mammals of Chihuahua, taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 148:149-410
- ANDERSON, S. 1977. Geographic ranges of North American terrestrial mammals. *American Museum Novitates*, 2629:1-15
- ANDERSON, S. 1985. The theory of range-size (RS) distributions. *American Museum Novitates*, 2833:1-20
- ANDERSON S. y M.K. EVENSEN. 1978. Randomness in allopatric speciation. *Systematic Zoology*, 27:421-430
- ANDERSON S. y B.D. PATTERSON. 1994. Biogeography P.p. 215-233. *En: Seventy-Five Years of Mammalogy (1919-1994)* (E.C. Birney y J.R. Choate, eds.). Special Publication N° 11. The American Society of Mammalogists.
- ANDREWARTHA, H.G. y L.C. BIRCH. 1954. The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, 782 pp.
- APLIN, K.P. y M. ARCHER. 1987. Recent advances in marsupial systematics with a new syncretic classification. Pp. xv-xxii. *En: Possums and opossums: studies in evolution* (M. Archer, ed.). Surrey Beatty and Sons Pty. Ltd. and Royal Zoological Society of New South Wales, Sydney, 1:1-400
- ARCHIBALD, J.D. y L.J. BRYANT. 1990. Differential Cretaceous-Tertiary extinctions of non-marine vertebrates from northeastern Montana. *Geological Society of America, Special Paper*, 247:549-562
- ARMSTRONG, D.M. 1972. Distribution of mammals in Colorado. Monograph of the Museum of Natural History, The University of Kansas, 3:x + 415 pp.
- AUGUST, P.V. 1993. GIS in mammalogy: building a database. P.p. 11-26. *En: GIS applications in mammalogy* (S.B. Mc Laren and J.K. Braun, eds.). Oklahoma Museum of Natural History, Norman, 41 pp.
- BACCUS, J.T., R.E. GREER, y G.G. RAUN. 1971. Additional records of *Baiomys taylori* (Rodentia: Cricetidae) for Northern Texas. *The Texas Journal of Science*, 23:148:149
- BAIRD, S.F. 1857. General report upon the zoology of the several Pacific railroad routes: mammals. Vol. 8, pt. 1. *En: Reports of explorations and survey to ascertain the most practicable and economical route for a railroad from the Mississippi River to the Pacific Ocean*. Senate executive document N° 78, Washington D.C., 757 pp.
- BAKER, R.J. y H.H. GENOWAYS. 1978. Zoogeography of the Antillean bats. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Special Publication, 13:53-97
- BARNES, L.G., D.P. DOMNING y C.E. RAY. 1985. Status of studies on fossil marine mammals. *Marine Mammal Science*, 1:15-53
- BARNOSKY, A.D. 1987. Punctuated equilibrium and phyletic gradualism: some facts form the Quaternary mammalian record. *Current Mammalogy*, 1:109-147.
- BELOVSKY, G.E. 1987. Extinction models and mammalian persistence. Pp. 35-57. *En: Viable populations for conservation* (M.E. Soulé, ed.). Cambridge University Press, New York, 189 pp.
- BERRY, J.K. 1993. The application of GIS to mammalogy: basic concepts. Pp. 4-10. *En: GIS applications in mammalogy* (S.B. Mc Laren and J.K. Braun, eds.). Oklahoma Museum of Natural History, Norman, 41 pp.

- BIRNEY, E.C. y J.R. CHOATE (eds.) 1994. Seventy-Five Years of Mammalogy (1919-1994). Special Publication N° 11. The American Society of Mammalogists.
- BOWN, T.M. y K.D. ROSE. 1987. Patterns of dental evolution in early Eocene anaptomorphine primates (Omomyidae) from the Bighorn Basin, Wyoming. *Paleontological Society Memoir*, 23:1-162.
- BROOKS, D.R. y D.A. McLENNAN. 1991. Phylogenetic, ecology, and behavior: a research program in comparative biology. The University of Chicago Press, Chicago. 434 pp.
- BROWN, J.H. 1971. Mammals of the mountaintops: nonequilibrium insular biogeography. *The American Naturalist*, 105:467-478.
- BROWN, J.H. 1989. Independent discovery of the equilibrium theory of island biogeography. *Ecology*, 70 (60). 1954-1957.
- BROWN, J.H. 1986. Two decades of interactions between the MacArthur-Wilson model and the complexities of mammalian distributions. Pp. 231-251. *En: Island biogeography of mammals* (L.R. Heaney y B.D. Patterson, eds.) *Biological Journal of the Linnean Society* 28 (1&2) and Academic Press, London, 271 pp.
- BROWN, J.H. y A. KODRIC-BROWN. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effects of immigration on extinction. *Ecology*, 58:445-449.
- CAUGHLEY, G. 1985. Harvesting of wildlife: past, present, and future. P.p. 3-14. *En: Game harvest management* (S.L. Beasom and S.F. Roberson, eds.) Caesar Kleberg Wildlife Research Institute, Kingsville, Texas, 374 pp.
- CERQUEIRA, R. 1982. South American landscapes and their mammals. P.p. 53-75. *En: Mammalian biology in South America* (M.A. Mares y H.H. Genoways, eds.). Special Publication, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, 6:1-539.
- CHOATE, J.R., y K.M. REED. 1986. Historical biogeography of the woodchuck in Kansas. *Prairie Naturalist*, 18:37-42.
- COUES, E., y J.A. ALLEN. 1877. Monographs of North American Rodentia. Reports of the U.S. Geological Survey of the Territories (F.V. Hayden, U.S. Geologist-in-Charge), Washington D.C., Volume 11. 1091 pp.
- CROIZAT, L. 1958. Panbiogeography, or an introductory synthesis of zoogeography, phytogeography, and geology, with notes on evolution, systematics, ecology and anthropology, etc. Vol 1- The New World, 1018 pp. Vols. IIa and IIb.- The Old World. Publicación del autor, Caracas, Venezuela. 1731 pp.
- CROIZAT-CHALEN, L.C.M. 1976. Biogeografía analítica y sintética ("Panbiogeografía") de las Américas. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales (Caracas), vol. 15, 16, 1- 454, 455-890.
- DAMUTH, J. y B.J. MacFADDEN (eds.). 1990. Body size in mammalian paleobiology: estimation and biological implications. Cambridge University Press, Cambridge, Great Britain, 397 pp.
- DARLINGTON, P.J., Jr. 1957. Zoogeography: the geographical distribution of animals. J. Wiley & Sons, New York, 675 pp.
- DIAMOND, J.M. 1976. Relaxation and differential extinction on land-bridge islands: applications to natural preserves. Pp. 616-628. *En: Proceedings of the 16th International Ornithological Congress*, Canberra, Australia.

- DIAZ, N.I. 1991. El huemul. Publicación del autor. 23 pp.
- DILLON, L.S. 1961. Historical subspeciation in the North American marten. *Systematic Zoology*, 10:49-64
- DOMNING, D.P., C.E. RAY y M.C. McKENNA. 1986. Two new Oligocene desmostylians and a discussion of Tethytherian systematics. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 59, 56 pp.
- DOUTT, J.K. 1955. Microgeographic races in mammals. *Systematic Zoology*, 4:179-185
- DURRANT, S.D. 1955. In defense of subspecies. *Systematic Zoology*, 4:186-190
- EAST, R. 1981. Species-area curves and populations of large mammals in African savanna reserves. *Biological Conservation*, 21:111-126
- EDINGER, T. 1948. Evolution of the horse brain. *Geological Society of America, Memoir* 25:1-174
- EINSENBURG, J.F. 1989. Mammals of the Neotropics, the northern Neotropics, vol 1. University of Chicago Press, Chicago, 449 pp.
- ELDREDGE, N. y S.J. GOULD. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. Pp. 82-115. *En: Models in Paleobiology* (T.J.M. Schopf, ed.). Freeman, Cooper & Company, San Francisco, 250 pp.
- ELLIOT, D.G. 1904. A checklist of mammals of the North American continent, the West Indies, and the neighboring seas. *Field Columbian Museum, Publication* 105, *Zoological Series*, 6:1-761
- EMRY, R.J. 1970. A North American Oligocene pangolin and other additions to the Pholidota. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 142:455-510
- ENGSTROM, M.D., J.R. CHOATE y H.H. GENOWAYS. 1994. Taxonomy Pp. 179-199. *En: Seventy-Five Years of Mammalogy (1919-1994)* (E.C. Birney y J.R. Choate, eds.). Special Publication N° 11. The American Society of Mammalogists.
- FINDLEY, J.S. 1969. Biogeography of the southwestern boreal and desert mammals. University of Kansas, Museum of Natural History Miscellaneous Publications, 51:113-128
- FITCH, H.S., P. GOODRUM, y C. NEWMAN. 1952. The armadillo in the southeastern United States. *Journal of Mammalogy*, 33:21-37
- FREY, J.K. 1992. Response of mammalian faunal element to climatic changes. *Journal of Mammalogy*, 73:43-50
- GEIST, V. 1988. How markets in wildlife meat and parts, and the sale of hunting privileges, jeopardize wildlife conservation. *Conservation Biology*, 2:15-26
- GENOWAYS, H.H., y D.A. SCHLITTER. 1967. Northward dispersal of the hispid cotton rat in Nebraska and Missouri. *Transactions of the Kansas Academy of Science*, 69:3-4
- GILBERT, F.S. 1980. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *Journal of Biogeography* 7:209-235
- GINGERICH, P.D. 1985. Species in the fossil record: concepts, trends, and transitions. *Paleobiology*, 11:27-41
- GLEASON D. 1989. Explaining pleistocene extinctions: thoughts on the structure of a debate. Pp. 807-823. *En: Quaternary extinctions: a prehistoric revolution* (P.S. Martin y R.G. Klein, eds.) University of Arizona Press, Tucson, 891 pp.
- GOLDSCHMIDT, R. 1940. The material basis of evolution. Yale University Press, New Haven. 514 pp.
- GOULD, S.J. 1985. The paradox of the first tier: an agenda for paleobiology. *Paleobiology*, 11:2-12.

- GOULD, S.J. y ELDREDGE N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and the mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*, 3:115-151
- GRAHAM, R.W., y E.L. LUNDELIUS, Jr. 1989. Coevolutionary disequilibrium and Pleistocene extinctions. Pp. 223-249. *En: Quaternary extinctions: a prehistoric revolution* (P.S. Martin y R.G. Klein, eds.). University of Arizona Press, Tucson, 891 pp.
- GRAYSON, D.K. 1987. The biogeographic history of small mammals in the Great Basin: observations on the last 20,000 years. *Journal of Mammalogy*, 68:359-375
- GRINNELL, J. y H.S. SWARTH. 1913. An account of the birds and mammals of the San Jacinto area of southern California [with remarks upon the behavior of geographic races on the margins of their habitats]. University of California, Publications in Zoology, 10:197-406
- GUILDAY, J.E., P.S. MARTIN, y A.D. MCCRADY. 1964. New Paris N° 4: a late Pleistocene cave deposit in Bedford County, Pennsylvania. *Bulletin of the National Speleological Society*, 26:121-194 + 2 color pls.
- GUTHRIE, R.D. 1984. Mosaics, allelochemicals and nutrients: an ecological theory of late Pleistocene megafaunal extinctions. Pp. 259-298. *En: Quaternary extinctions: a prehistoric revolution* (P.S. Martin y R.G. Klein, eds.). University of Arizona Press, Tucson, 891 pp.
- HAGMEIER, E.M. 1958. Inapplicability of the subspecies concept to North American marten. *Systematic Zoology*, 7:1-7
- HALL, E.R. 1981. The mammals of North America. Second ed. John Wiley & Sons, New York, 1:1-600 + 90, 2:601-1181 + 90
- HALL, E.R. y K.R. KELSON. 1959. The mammals of North America. Ronald Press, New York, 2 vols, 1083 pp.
- HANSKI, I. 1986. Population dynamics of shrews on small islands accord with the equilibrium model. Pp. 23-36. *En: Island biogeography of mammals* (L.R. Heaney y B.D. Patterson, eds.). *Biological Journal of the Linnean Society* 28 (1&2) and Academic Press, London, 271 pp.
- HARRIS, A.H. 1990. Fossil evidence bearing on southwestern mammalian biogeography. *Journal of Mammalogy*, 71:219-229
- HEANEY, L.R. 1984. Mammalian species richness on islands on the Sunda Shelf, Southeast Asia. *Oecologia*, 61:11-17
- HENNIG, W. 1950. *Grundzuge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin, 370 pp.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana, 263 pp.
- HORTON, D.R. 1974. Species movement in zoogeography. *Journal of Biogeography*, 1:155-158
- HULL, D. 1988. *Science as a process: an evolutionary account of the social and conceptual development of science*. University of Chicago Press, Chicago, 586 pp.
- HUMPHRIES, C. y L. PARENTI. 1986. *Claustic biogeography*. Oxford Monographs on Biogeography. Clarendon Press, Oxford, 98 pp.
- HUXLEY, J.S. (ed.). 1940. *The new systematics*. Clarendon Press, Oxford, 583 pp.
- IZETT, G.A. 1990. The Cretaceous/Tertiary boundary interval, Raton Basin, Colorado and New Mexico, and its content of shock-metamorphosed minerals; evidence relevant to the K/T boundary impact-extinction theory. *Geological Society of America, Special Paper* 249:1-100
- JAMES, H.F. et al. 1987. Radiocarbon dates on bones of extinct birds from Hawaii. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 84:2350-2354

- JENKINS, F.A., Jr. 1974. Tree shrew locomotion and the origin of primate arborealism. Pp. 85-115. *En: Primate locomotion* (F.A. Jenkins, Jr., ed.) Academic Press, New York, 390 pp.
- JEPSEN, G.L. 1970. Bat origins and evolution. Pp. 1-64. *En: Biology of bats* (W.A. Wimsatt, ed.). Academic Press, New York, 482 pp.
- JERISON, H.J. 1973. Evolution of the brain and intelligence. Academic Press, New York, 482 pp.
- KALLMAN, H. (ed.) 1987. Restoring America's wildlife, 1937-1987: the first 50 years of the Federal Aid in Wildlife Restoration (Pittman-Robertson) Act. U.S. Department of the Interior Fish and Wildlife Service, Washington, D.C. 394 pp.
- KELLOGG, R. 1936. A review of the Archaeoceti. Carnegie Institution of Washington Publication, 482:1-366
- KINSEY, W.G. 1982. Distribution of primates and forest refuges. Pp. 445-482. *En: Biological diversification in the tropics* (G.T. Prance, ed.). Columbia University Press, New York, 714 pp.
- KIRSCH, J.A.W., R.E. BLEIWEISS, A.W. DICKERMAN, y O.A. REIG. 1993. DNA/DNA hybridization studies of carnivorous marsupials. III. Relationships among species of *Didelphis* (Didelphidae). *Journal of Mammalian Evolution*, 1:75-97
- KIRSCH, J.A.W., A.W. DICKERMAN, O.A. REIG y M.S. SPRINGER. 1991. DNA hybridization evidence for the affinity of the American marsupial *Dromiciops australis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 88:10465-10469
- KITCHENER, D.J., A. CHAPMAN, B.G. MUIR y M. PALMER. 1980. The conservation value for mammals of reserves in the western Australian wheatbelt. *Biological Conservation*, 18:179-207
- KOOPMAN, K.F. 1958. Land bridges and ecology in bat distribution on islands off the northern coast of South America. *Evolution*. 12:429-439
- KRAUSE, D.W. 1982. Jaw movement, dental function, and diet in the Paleocene multituberculate *Ptilodus*. *Paleobiology*, 8:265-281
- LEOPOLD, A. 1933. Game management. Charles Scribner's Sons, New York, 418 pp.
- LIDICKER, W.Z., Jr. 1962. The nature of subspecies boundaries in a desert rodent and its implications for subspecies taxonomy. *Systematic Zoology*, 11:160-171
- LIEBIG, J. 1840. Chemistry in its application to agriculture and physiology. London, Taylor & Walton.
- LYDEKKER, R. 1896. A geographical history of mammals. Cambridge University Press, Cambridge, 400 pp.
- LOMOLINO, M.V. 1986. Mammalian community structure on islands: the importance of immigration, extinction, and interactive effects. Pp. 1-21. *En: Island biogeography of mammals* (L.R. Heaney y B.D. Patterson, eds.) *Biological Journal of the Linnean Society* 28 (1&2) and Academic Press, London, 271 pp.
- McARTHUR, R.H. y E.O. WILSON. 1967. An equilibrium theory of island biogeography. *Evolution*, 17:373-387
- MacFADDEN, B.J. 1980. Rafting mammals or drifting islands?: biogeography of the Greater Antillean insectivores *Nesophontes* and *Solenodon*. *Journal of Biogeography*, 7:11-22

- McKENNA, M.C. 1975. Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. Pp. 21-46. *En: Phylogeny of the primates: a multidisciplinary approach* (W.P. Luckett y F.S. Szalay, eds.). Plenum Publishing Co., New York, 483 pp.
- McKENNA, M.C. 1983. Holartic rearrangement, cosmic events, and Cenozoic terrestrial organisms. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 70:459-489
- McLAREN, S.B. y J.M. BRIGGS. 1993. Introduction. Pp. 1-3. *En: GIS applications in mammalogy* (S.B. Mc Laren and J.K. Braun, eds.). Oklahoma Museum of Natural History, Norman, 41 pp.
- McNAB, J. 1983. Wildlife management as scientific experimentation. *Wildlife Society Bulletin*, 11:397-401
- MacPHEE, R.D.E. y C.A. WOODS. 1982. A new fossil cebine from Hispaniola. *American Journal of Physical Anthropology*, 58:419-436
- MARSHALL, L.G., J.A. CASE y M.O. WOODBURNE. 1990. Phylogenetic relationships of the families of marsupials. Pp. 433-505. *En: Current Mammalogy* (H.H. Genoways, ed.). Plenum Press, New York, 2:1-577
- MARTIN, P.S. 1984. Prehistoric overkill: the global model. Pp. 354-403. *En: Quaternary extinctions: a prehistoric revolution* (P.S. Martin y R.G. Klein, eds.) The University of Arizona Press, Tucson, 891 pp.
- MARTIN, P.S. y R.G. KLEIN (eds.). 1984. Quaternary extinctions: a prehistoric revolution. University of Arizona Press, Tucson, 891 pp.
- MATTHEW, W.D. 1915. Climate and evolution. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 24:171-318
- MAYR, E. 1963. Animal species and evolution. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 797 pp.
- MAYR, E. 1969. Principles of systematic zoology. McGraw-Hill Book Co., New York, 428 pp.
- MEARNS, E.A. 1907. Mammals of the Mexican boundary of the United States... Pt. 1, Families Didelphidae to Muridae. *Bulletin of the United States National Museum*, 56:1-530
- McINTOSH, R.P. 1985. The background of ecology. Cambridge studies in ecology. Cambridge University Press, Cambridge, 383 pp.
- McINTOSH, R.P. 1987. Pluralism in ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18:321-342.
- MERRIAM, C.H. 1890. Results of a biological survey of the San Francisco Mountain Region and desert of the Little Colorado, Arizona. *North American Fauna*, 3:136 pp.
- MERRIAM, C.H. 1919. Criteria for the recognition of species and genera. *Journal of Mammalogy*, 1:6-9
- MILLER, G.S. 1924. List of North American Recent mammals. *Bulletin of the United States National Museum*, 128:1-673
- MONJEAU, J.A. 1981. Controversias actuales en evolución: gradualismo vs. saltacionismo. Mimeo. Biblioteca Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina. 54 pp.
- MONJEAU, J.A. 1989. Ecología y distribución geográfica de los pequeños mamíferos del Parque Nacional Nahuel Huapi y áreas adyacentes. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata, Argentina, 253 pp.
- MONJEAU, J.A. 1991. Distributional patterns of small mammals in an environmental gradient in northern Patagonia: dispersal or vicariance? 71 Annual Meeting of the American Society of Mammalogist, Manhattan, Kansas, USA.

- MONJEAU, J.A. 1993a. Hércules, la deriva de los continentes y el origen del Mar Mediterráneo. *Alternatura* 2 (Nº 31) Pp. 11-14.
- MONJEAU, J.A. 1993b. ¿Son los ecólogos ecologistas? Libro de resúmenes XVI Congreso Argentino de Ecología. pp. 340
- MONJEAU, J.A., N. BONINO y S. SABA. 1994. Annotated checklist of the living land mammals in Patagonia, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 1(2):143-156.
- MORGAN, G.S. y C.A. WOODS. 1986. Extinction and the zoogeography of West Indian land mammals. Pp. 167-203. *En: Island biogeography of mammals* (L.R. Heaney y B.D. Patterson, eds.). Biological Journal of the Linnean Society 28 (1&2) and Academic Press, London, 271 pp.
- NELSON, G. y N. PLATNICK. 1981. Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York, 567 pp.
- NELSON, G. y D.E. ROSEN (eds.) 1981. Vicariance biogeography, a critique. Columbia University Press, New York, 593 pp.
- NEWMAN, C.M., J.E. COHEN y C. KIPNIS. 1985. Neo Darwinian evolution implies punctuated equilibria. *Nature*, 315:400-401
- NEWMARK, W.D. 1987. A land-bridge island perspective on mammalian extinctions in western North American parks. *Nature*, 325:430-432
- NOVACEK, M.J. 1982. Information for molecular studies from anatomical and fossil evidence on higher eutherian phylogeny. Pp. 3-41. *En: Macromolecular sequences in systematic and evolutionary biology* (M. Goodman, ed.). Plenum Press, New York 418 pp.
- NOVACEK, M.J. 1987. Auditory features and affinities of the Eocene bats *Icaronycteris* and *Palaeochiropteryx* (Microchiroptera, incertae sedis). *American Museum Novitates*, 2877:1-18
- OLSON, E.C. y H.F. JAMES. 1989. The role of polynesians in the extinction of the avifauna of the Hawaiian Islands. Pp. 768-784. *En: Quaternary extinctions: a prehistoric revolution* (P.S. Martin y R.G. Klein, eds.) The University of Arizona Press, Tucson, 891 pp.
- OSGOOD, W.H. 1909. Revision of the mice of the American genus *Peromyscus*. *North American Fauna*, 28:1-285
- PACKARD, R.L. 1963. Distribution of the black-tailed jackrabbit in eastern Texas. *The Texas Journal of Science*, 15:107-110
- PAGEL, M.D., R.M. MAY y A.R. COLLIE. 1991. Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *The American Naturalist*, 137:791-815.
- PATTERSON, B.D. 1984. Mammalian extinction and biogeography in the Southern Rocky Mountains. Pp. 247-293. *En: Extinctions* (M.H. Nitecki, ed.). University of Chicago Press, Chicago, 354 pp.
- PATTERSON, B.D. 1990. On the temporal development of nested subsets patterns of species composition. *Oikos*, 59:330-342
- PATTERSON, B.D. 1991. The integral role of biogeographic theory in the conservation of tropical forest diversity. Pp. 124-149. *En: Latin American mammalogy: history, biodiversity, and conservation* (M.A. Mares y D.J. Schmidly, eds.) University of Oklahoma Press, Norman, xviii + 468 pp.
- PATTERSON, B.D. y W. ATMAR. 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian fauna and archipelagos. Pp. 65-82. *En: Island biogeography of mammals* (L.R. Heaney y B.D. Patterson, eds.). Biological Journal of the Linnean Society 28 (1&2) and Academic Press, London, 271 pp.
- PEARSON, O.P. 1994. The impact of an eruption of Volcan Hudson on small mammals in Argentine Patagonia. *Mastozoología Neotropical* 1(2):103-112

- PETERS, R.L. 1988. Effects of global warming on species and habitats: an overview. *Endangered Species Update*, 5:1-8
- PIANKA, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist* 100 (910):33-46
- PHILLIPS, C.J., J.A. MONJEAU, I. KIM, E.C. BIRNEY, K. NOACK y D.E. PUMO. 1994. Habitat islands and genetic diversity: pathways of gene flow in a saxicolous rodent. 75th Anniversary Meeting American Society of Mammalogists, Smithsonian Institution, Washington D.C., USA.
- RADINSKY, L. 1981. Brain evolution in extinct South American ungulates. *Brain, Behavior and Evolution* 18:169-187
- RALLS, K., K. BRUGGER y J. BALLOU. 1979. Inbreeding and juvenile mortality in small populations of ungulates. *Science*, 206:1101-1103
- RAPOPORT, E.H. 1975. Areografía. Estrategias geográficas de las especies. Fondo de Cultura Económica. 214 pp.
- RAPOPORT, E.H. 1982. Areography, geographical strategies of species. Pergamon Press, Oxford, xvi + 269 pp.
- RAPOPORT, E.H. 1990. Comments on the great American biotic interchange (GABI). Libro de resúmenes Joint Meeting of The Argentine Mammal Society (SAREM) and The American Society of Mammalogist, pp. 59.
- RAPOPORT, E.H. 1992. Las implicaciones ecológicas y económicas de la introducción de especies. *Ciencia y ambiente*, Santa María, Brasil, Año III, N° 4:69-83
- RAPOPORT, E.H., G. BORIOI, J.A. MONJEAU, J.G. PUNTIERI y R.D. OVIEDO. 1986. The design of nature reserves: a simulation trial assessing the specific conservation value. *Biological Conservation*, 37:269-290
- RECA, A.R., C.A. ÚBEDA y D.E. GRIGERA. 1994. Conservación de la fauna de tetrápodos I. Un índice para su evaluación. *Mastozoología Neotropical*, 1(1):17-28
- REDFORD, K.H. y J.F. EISENBERG. 1992. *Mammals of the Neotropics, the southern cone*, vol 2., Chile, Argentina, Uruguay y Paraguay. University of Chicago Press, 430 pp.
- REPENNING, C.A., C.E. RAY y D. GRIGORESCU. 1979. Pinniped biogeography. Pp. 357-369. *En: Historical biogeography, plate tectonics and the changing environment* (J. Gray y A.J. Boucot, eds.) Oregon State University Press, Corvallis, 500 pp.
- ROIG, V.G. 1991. Desertification and Distribution of Mammals in the Southern Cone of South America. Pp. 239-279. *En: Latin American Mammalogy: history, biodiversity, and conservation* (M. A. Mares y D.J. Schmidly, eds.), University of Oklahoma Press, Norman, xviii + 468 pp.
- A. MARES y D.J. SCHMIDLY, (eds.), University of Oklahoma Press, Norman, xviii + 468 pp.
- ROSEN, D.E. 1975. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Zoology*, 24:431-464
- SABA, S.L. y D. De LAMO. 1994. Dynamic responses of mammals to the eruption of volcan Hudson. *Mastozoología Neotropical* 1(2):113-122
- SCLATER, P.L. 1858. On the general geographical distribution of the members of the Class Aves. *Proceedings of the Linnaean Society, London*, 2:130-146
- SHAW, J.H. y D.J. SCHMIDLY. 1994. Conservation and Management. Pp. 421-433. *En: Seventy-Five Years of Mammalogy (1919-1994)* (E.C. Birney y J.R. Choate, eds.). Special Publication N° 11. The American Society of Mammalogists.

- SIMPSON, G.G. 1944. Tempo and mode in evolution. Columbia University Press, New York, 237 pp.
- SIMPSON, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. Bulletin of the American Museum of Natural History, 85:1-350
- SIMPSON, G.G. 1951. The meaning of evolution. Yale University Press, New Haven, Connecticut, 266 pp.
- SIMPSON, G.G. 1953. The major features in evolution. Columbia University Press, New York, 434 pp.
- SIMPSON, G.G. 1964. Species density of North American recent mammals. Systematic Zoology, 13:57-73
- SIMPSON, G.G. 1977. El sentido de la evolución. Eudeba, Buenos Aires. 278 pp.
- SIMPSON, G.G. 1980. Splendid isolation: the curious history of South American mammals. Yale University Press, New Haven, Connecticut, 266 pp.
- SMITH, C.H. 1983. A system of world mammal faunal regions. I. Logical and statistical derivation of the regions. Journal of Biogeography, 10:455-466
- SMITH, J.D., y T.E. LAWLOR. 1964. Additional records of the armadillo in Kansas. The Southwestern Naturalist, 9:48-49
- SNEATH, P.H.A., y R.R. SOKAL. 1963. Numerical taxonomy: the principles and practice of numerical classification. W.H. Freeman and Co., San Francisco, 573 pp.
- SOKAL, R.R. y T.J. CROVELLO. 1970. The biological species concept: a critical explanation. The American Naturalist, 104:127-153
- SOULÉ, M. y B.A. WILCOX (eds.). 1980. Conservation biology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 395 pp.
- STEVENS, G.C. 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. The American Naturalist, 133:240-256
- STEVENS, G.C. 1992. The elevational gradient in altitudinal range: An extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. The American Naturalist. 140 (6):893-911
- SZALAY, F.S. 1992. A new appraisal of marsupial phylogeny and classification. Pp. 621-640. *En: Carnivorous marsupials* (M. Archer, ed.). Royal Zoological Society of New South Wales, Mosman, 2:397-804
- TAVERNER, P.A. 1920. The test of the subspecies. Journal of Mammalogy, 1:124-127
- TERBORGH, J. 1974. Preservation of natural diversity: the problem of extinction of prone-species. BioScience, 24:715-722
- ÚBEDA, C.A., D.E. GRIGERA y A.R. RECA. 1994. Conservación de la fauna de tetrápodos II. Estado de conservación de los mamíferos del Parque y Reserva Nacional Nahuel Huapi. Mastozoología Neotropical 1(1):29-44
- VRBA, E. 1992. Mammals as a key of evolutionary theory. Journal of Mammalogy 73(1):1-28
- WALLACE, A.R. 1888. Island life, or the phenomena and causes of insular faunas and floras. London, Macmillan.
- WEBB, S.D. 1983. The rise and the fall of the late Miocene ungulate fauna in North America. Pp. 267-306. *En: Coevolution* (M.H. Nitecki, ed.). The University of Chicago Press, Chicago, 392 pp.
- WHITMORE, T.C. y G.T. PRANCE (eds.). 1987. Biogeography and Quaternary history in tropical America. Clarendon Press, New York, x + 214 pp.

- WILCOX, B. 1980. Insular ecology and conservation. Pp. 95-117. *En: Conservation Biology* (M.E. Soulé y B.A. Wilcox, eds.) Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 395 pp.
- WILEY, E.O. 1981. Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley and Sons, New York, 439 pp.
- WILEY, E.O. 1988. Vicariance biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 19:513-542
- WILSON, J.W., III. 1974. Analytical zoogeography of North American mammals. *Evolution*, 28:124-140.
- WILSON, D.E. y D.M. REEDER. 1993. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Second ed. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. 1206 pp.
- WILSON, E.O. y E.O. WILLIS. 1975. Applied biogeography. Pp. 522-534. *En: Ecology and evolution of communities* (M.L. Cody y J.M. Diamond, eds.) Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 545 pp.
- WOODS, C.A. (Ed.). 1990. Biogeography of the West Indies, past, present, and future. Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida, 878 pp.
- ZAKRZEWSKI, R.J. y J. LILLEGRAVEN. 1994. Paleomammalogy. Pp. 200-214. *En: Seventy-Five Years of Mammalogy (1919-1994)* (E.C. Birney y J.R. Choate, eds.). Special Publication N° 11. The American Society of Mammalogists.

**SEXTO CONGRESO
TERIOLOGICO
INTERNACIONAL
Sydney, Australia, 4-10 de julio 1993:
una visión personal**

Fabian M. Jaksic

Departamento de Ecología
Pontificia Universidad Católica de Chile
Casilla 114-D, Santiago, Chile
Fax: (562) 2225515
E-mail: fjaksic@axon.bio.puc.cl

INTRODUCCIÓN

Aunque hace ya un año y medio que este congreso ocurrió, el hecho de que ningún mastozoólogo argentino haya participado, tal vez haga deseable que alguien comente sobre cómo fue. A invitación del Editor de Mastozoología Neotropical, a continuación presento a los colegas argentinos mi visión personal sobre el 6° Congreso Teriológico Internacional.

Organización general

El 4 de julio de 1993 fue simplemente el día de inscripciones, con la pompa correspondiente al hecho de que ésta era la primera ocasión que un Congreso Teriológico Internacional ocurría en el hemisferio sur y con la diversión gastronómica de comer asado de vacuno (no de cordero), a la manera australiana (i.e., igual que nosotros). El 8 de julio también fue un día de esparcimiento, sin actividades científicas y con visita al Zoológico de Taronga. Yo no asistí y aparentemente fue una decisión afortunada, porque llovió casi todo el día. El 9 de julio en la noche hubo un banquete bastante bueno para el estándar de otros congresos en que he participado. Como dice el dicho inglés "birds of a feather flock together", en una gran mesa redonda nos sentamos alrededor de 15 latinoamericanos (véase Jaksic 1993) y para horror de nosotros los chilenos, los mexicanos inmedia-

tamente sacaron sus botellas de tequila y las compartieron generosamente con nosotros (demasiado generosamente). El 10 de julio a las 17:30 se realizó la ceremonia de clausura del 6° Congreso y se anunció el sitio del 7° (me parece recordar que es México; en realidad mi mente estaba en otra parte: era mi cumpleaños).

Entre el 5 y 10 de julio, con excepción del 8 de julio (cinco días, todos comenzando a las 8:30 y finalizando a las 17:30), se hicieron todas las ponencias científicas. Hubo cuatro tipos de ponencias: conferencias plenarias (una por día), simposios, talleres y paneles. Todas excepto las últimas eran orales. Cada día contenía exactamente la misma secuencia de eventos: entre las 8:30 y las 11:00 se exhibían simultáneamente los paneles cuya temática estaba relacionada con los simposios y talleres que se llevarían a cabo en la tarde, desde las 13:30 hasta las 17:30. Aunque éstos últimos ocurrían en forma paralela, los paneles se mostraban simultáneamente. La ocasión más álgida del día la constituían las conferencias plenarias, que entre las 11:00 y 12:00 concentraban a la mayoría de los asistentes al congreso (entre otras cosas, porque no había ninguna otra actividad simultánea).

Acomodaciones y comidas

La inscripción incluía alojamiento y tres comidas (desayuno, almuerzo y cena) en horarios muy regimentados que no excedían 1 hora. Esto causaba gran desesperación entre los latinoamericanos asistentes, no acostumbrados a que la cena fuera entre las 18:00 y 19:00. Las acomodaciones eran frugales. Todos los participantes estaban alojados en los edificios-dormitorios para estudiantes de pre-grado de la Universidad de Nuevo Gales del Sur. Los dormitorios eran pequeños, con una ventana diminuta, una cama de una plaza, un closet estrecho y un largo escritorio y muchas repisas para libros. La ropa de cama era escasa y yo por lo menos pasé frío todas las noches. Los baños eran compartidos, habíamos dos por piso, cada uno con cuatro duchas, cuatro toilettes y seis lavamanos. Yo he participado en diversos congresos basados en

universidades y las condiciones siempre han sido similares, así que no tengo quejas al respecto. Los organizadores no hicieron distinción entre los participantes "famosos", los invitados expresamente, y los auto-invitados. Todos comían y alojaban en las mismas condiciones.

Asistencia y composición

Aunque no maneja la estadística detallada, de acuerdo al libro de resúmenes del congreso (Augee 1993), hubo ponencias de alrededor de 800 mastozoólogos. Algunos de ellos iban en combinaciones de coautorías y no todos los coautores asistieron, de manera que el total efectivo de participantes probablemente fue menor. La delegación mejor representada fue, por supuesto, la australiana, seguida por la norteamericana (i.e., Estados Unidos de América). Los "kiwis" neozelandeses también estaban presentes, pero era difícil para mí distinguirlos de los australianos (a pesar de que su acento es algo más británico que el de los australianos). De entre los asiáticos, la delegación más representada me pareció ser la japonesa, seguida por la china. Alrededor de 10 rusos estaban presentes, financiados por la International Science Foundation de Nueva York. No sé qué cantidad de europeos estarían presentes, pero los británicos y alemanes parecían ser mayoritarios. África estaba representada esencialmente por un contingente de Sudafricanos, todos blancos. Latinoamérica debe haber estado representada por unos 25 delegados, de los cuales la mitad eran mexicanos y cinco eran chilenos. No había ningún argentino pero sí estaba aquel mítico uruguayo, Raúl Vaz Ferreira, a quien he visto en diversos congresos herpetológicos, ornitológicos, mastozoológicos, ecológicos, y a quizás cuántos otros a que no he asistido. Un hombre renacentista, sin duda.

En cuanto a personalidades, estaban todos los grandes de la mastozoología mundial, con pocas excepciones (e.g., Michael Mares, Oliver Pearson). De los antiguos, volvió a impresionarme James Brown por su lucidez, en tanto que Michael Rosenzweig me impresionó por tener un ego aun más grande que su

rotunda persona. Barry Fox me impresionó por haber sido capaz de organizar este gran evento. De los mastozoólogos más nuevos, me impresionaron excelentemente Joel Brown y Burt Kotler.

Conferencias plenarias

Se presentaron cinco conferencias plenarias: la primera y segunda fueron sobre evolución y reproducción de marsupiales australianos, presentados respectivamente por Michael Archer y Marilyn Renfree, de la misma nacionalidad. La tercera conferencia estuvo a cargo del norteamericano (USA) Robert Baker, sobre marcadores genéticos, y la cuarta fue dictada por el australiano Michael Bryden, sobre mamíferos marinos antárticos. El quinto y último conferencista plenario fui yo, exponiendo el tema de interacciones depredador-presa en ambientes fluctuantes. No opinaré sobre la calidad de mi propia presentación (¡que fue buena!), pero las otras cuatro fueron interesantes, estado-del-arte y profesionalmente impecables. Es curioso que haya tomado seis congresos teriológicos llegar al hemisferio sur, así que no es de extrañar que cuatro de las cinco conferencias plenarias hayan sido dictadas por habitantes del sur del mundo. África está fuera de cuestión, a menos que hablemos de la República Sudafricana, y Sudamérica aún queda como un buen competidor en la puja por lograr ser sede de algún congreso teriológico en el futuro.

Simposios

Según mi recuento, se realizaron 33 simposios. Sus títulos al menos iban desde temáticos (e.g., "La distribución y abundancia de animales"), a regionales (e.g., "Ecología comparativa de micromamíferos de desierto"), a taxonómicos (e.g., "Biología de las musarañas-elefante"). En general, en cada simposio había cinco o seis expositores que disertaban durante aproximadamente 20 a 30 minutos. Todos los simposios eran brevemente presentados por el o los organizadores y a continuación se procedía a la exposición de las ponencias. Dependiendo del organizador del simposio, se permitían preguntas a los expositores in-

mediatamente después de su presentación, o se postergaban para los últimos 30 ó 40 minutos del simposio, de manera que hubiera un debate más generalizado.

Talleres

Según el libro de resúmenes, hubo 13 talleres, cinco de los cuales fueron en efecto reuniones de los Grupos de Especialistas del Species Survival Committee (SSC) de la International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources (IUCN). Estos cinco fueron sobre roedores, hienas, lagomorfos, sirenios, y reintroducciones. Los restantes ocho talleres variaron entre especulativos (e.g., "Diferentes tipos de estructura comunitaria: ¿cómo reconciliarlos?") y lectivos (e.g., "Aplicación del SIG en investigaciones sobre conservación de mamíferos"). El formato de los talleres era muy libre, con uno o más moderadores proponiendo temas de discusión y los asistentes debatiendo entre ellos y con los moderadores.

Paneles

Tal como indiqué arriba, los paneles se cambiaban diariamente y se programaban de tal manera que su tema coincidiera con alguno de los simposios o talleres que se realizarían en la tarde. Una innovación que no me había tocado presenciar es que el panel propiamente tal era un marco de madera cubierto por tela y los voluntarios del congreso entregaban trozos circulares de velcro autoadhesivo. De esta manera, uno pegaba velcro a sus láminas y luego las ubicaba (y re-ubicaba) en el panel hasta que le pareciera estéticamente bien presentado. Los expositores debían estar presentes al lado de su panel entre las 8:30 y las 11:00 y en el panel debía haber una foto tamaño pasaporte para que el lector pudiera identificar al expositor si es que no estaba cerca. La mayor parte del tiempo los expositores no estaban al lado de su panel porque estaban examinando los de sus colegas, pero era notorio que esta actividad era muy exitosa por la cantidad de contactos que se establecían entre visitantes y expositores.

Actividades extra-programáticas

Los organizadores del Congreso fueron Barry Fox (por el Comité Nacional) y Mike Augée (por el Comité Local). Barry y Marilyn Fox (él un ecólogo animal, ella una ecóloga vegetal) gentilmente invitaron a una recepción en su casa a los cinco conferencistas plenarios. Fuimos servidos excelentes aperitivos, pica-dillos, varios platos locales, diversos vinos australianos, postre, café y bajativos. Todos sobrevivimos este excesivo buen trato, algunos más y otros menos lúcidamente. La conversación fue desde lo intelectual a lo anecdótico en diversos momentos. Por ejemplo, hablamos de Darwin y del libro más reciente sobre él (que todos habían leído menos yo). La hospitalidad de los anfitriones es aparentemente típica de los hogares australianos en general.

Las otras actividades consistieron en reuniones de las diversas "delegaciones" en los bares y pubs cercanos a la universidad. Los mexicanos eran la delegación latinoamericana más representada (unos diez o doce), seguidos por los chilenos (cinco). Al menos una vez nos reunimos todos los latinoamericanos a cenar en un restaurante y las otras veces, los chilenos y un par de norteamericanos amigos nos juntamos a catar las distintas cervezas australianas (bastante buenas). Nuestra favorita fue una proveniente de Tasmania, en cuya etiqueta había un dibujo del extinto "demonio de Tasmania". Todas estas reuniones eran esencialmente de esparcimiento, pero no faltaba la ocasión de conversar cosas en serio sobre el estado de la mastozoología en nuestros respectivos países, las fuentes de financiamiento y los sueldos de los investigadores.

CONCLUSIÓN

Los Congresos Teriológicos Internacionales se realizan cada cuatro años. Mi primero fue el de Edmonton (Canadá) en 1985; el siguiente me lo salté en 1989 (Roma, Italia) y éste fue el tercero que ha pasado durante mi vida como mastozoólogo profesional. Los dos a que asistí me dejaron excelente impresión y me parece

que desde Edmonton a Sydney (en 8 años), ha aumentado dramáticamente la proporción de latinoamericanos participando en situaciones más formales (i.e., conferencias, simposios). Si es que efectivamente el 7º Congreso Internacional se materializa en México, creo que estaremos en excelentes condiciones de asistir masivamente y demostrar al resto del mundo que los latinoamericanos estamos contribuyendo al progreso de la mastozoología en igualdad de condiciones intelectuales (a pesar de la desigualdad de condiciones materiales) que los colegas del resto del mundo.

LITERATURA CITADA

- AUGEE, M.L. (Editor). 1993. Abstracts of spoken and poster papers. Sixth International Theriological Congress, Sydney, Australia, 4-10 July 1993. xi + 336 pp.
- JAKSIC, F.M. 1993. "Latin American mammalogy": a Latin American mammalogist's view. *Revista Chilena de Historia Natural* 66:119-125

¿AUSENTES SIN AVISO?

Ricardo A. Ojeda

Unidad Zool. y Ecol. Animal-IADIZA-
CC 507, 5500 Mendoza, Argentina

Curiosamente en la nueva Lista Roja de la UICN (1994) faltan algunas de las especies cuya situación es precaria en Argentina y gran parte de la región neotropical y que figuraban en la lista de 1990 en las categorías de vulnerables (V) e indeterminado (I). Tal es el caso de las 3 especies de félidos *Panthera onca* (V), *Felis pardalis* (V) y *Herpailurus yagouaroundi* (I). ¿A que se debió este cambio? ¿Fue omisión o cambio de condición? Si fuera una omisión se puede corregir con una adenda incorporada a la lista. Si la ausencia de estas especies se debió a que dejaron de pertenecer a cualquiera de las categorías de la UICN, sería importante conocer la documentación que justifica su cambio de categoría. Estas especies de félidos coexisten en uno de los biomas subtropicales más amenazados del noroeste argentino, como es la selva de yungas. Una primera clasificación de la vulnerabilidad de los mamíferos de las selvas de yungas de Argentina fue presentada recientemente (Navarro, M.C., R.A. Ojeda, R.M. Báñez y M. Díaz; 9^{va}. Reunión Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, 1994). Mediante la combinación de parámetros de distribución general, especificidad de hábitat y abundancia relativa en la matriz de Rabinowitz, las 3 especies de gatos aparecen categorizadas con índices de vulnerabilidad entre 1 y 4, lo que significa animales raros, susceptibles de reducción y desaparición de las poblaciones locales en el ecosistema yungueño. El yaguararé (*P. onca*) es uno de los gatos que primero viene a la cabeza cuando pensamos en conservación y en especies indicadoras de la condición de los ecosistemas selváticos tropicales (Eisenberg, 1980). En Argentina, al igual que en el resto de América (Aranda, 1991; Redford y Robinson, 1991;), esta especie ha sido fuerte-

mente perseguida, resultando en una marcada reducción en su área de ocurrencia histórica. En Argentina *P. onca* sufrió, desde principios de siglo, una retracción norte-sur de algo mas de 1000 km a lo largo de su área de extensión (Roig, 1991). A la persecución por su piel se agrega la acelerada reducción y fragmentación del hábitat de selvas en la región neotropical. Las otras especies de gatos no están mucho mejor. Lo paradójico es que mientras están ausentes en la Lista Roja de UICN (1994), sus nombres figuran en el ESA (Endangered Species Act) de norteamérica y en el apéndice I de CITES.

Debiéramos revisar críticamente el valor que ofrecen a las administraciones de recursos naturales de cada país las "listas rojas" de especies en su área de ocurrencia total. Las soluciones a los problemas de conservación, aunque con excepciones, están en su mayoría, enmarcadas a nivel de país o región. Concentrar esfuerzos, dinero y tiempo en elaborar listas de vulnerabilidad de especies de cada país, inventariar y monitorear sus poblaciones* y elaborar las soluciones respectivas son acciones a desarrollar de modo urgente.

LITERATURA CITADA

- ARANDA, M. 1991. Wild mammal skin trade in Chiapas, Mexico. Pp. 174-177. En: Neotropical wildlife use and conservation (Robinson, J.G. and K.H. Redford, Eds.). The University of Chicago Press, 520 pp.
- CABRERA, A. 1957. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. I. (Methateria-Unguiculata-Carnívora) Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina. T.4, N° 1, 307 pp.

* Las poblaciones reconocidas para Argentina son: *F. yagouaroundi ameghinoides* (Jujuy a Mendoza); *F. y. eyra* (Misiones); *F. pardalis mitis* (Misiones, Corrientes hasta Tucumán); *P. onca palustris* (a principios de siglo hasta S. Luis, La Pampa; Lujan, Bs.As, localidad típica, en pleistoceno superior) (Cabrera, 1957).

- EISENBERG, J.F. 1980 Pp. 35-55. *En:* Conservation Biology, an evolutionary-ecological perspective (Soulé M.E y B.A. Wilcox Eds.). Sinauer Associate Press., 395 pp.
- REDFORD, K.H. and J.G. ROBINSON. 1991. Subsistence and commercial uses of wildlife in Latin America. Pp. 6-23. *En:* Neotropical wildlife use and conservation (Robinson, J.G. and K.H. Redford, Eds.). The University of Chicago Press, 520 pp.
- ROIG, V.G. 1991. Pp. 239-279. *En:* Latin American mammalogy, history, biodiversity and conservation (Mares, M.A. y D. Schmidly, Eds). Oklahoma University Press, Norman, OK., 468 pp.
- UICN Red List of threatened animals. 1994. IUCN, The World Conservation Union, Inglaterra.