

UNIVERSIDAD PERUANA CAYETANO HEREDIA
FACULTAD DE CIENCIAS Y FILOSOFÍA 'ALBERTO CAZORLA TALLER'



**UNA MIRADA AL ECOSISTEMA ALTIPLÁNICO ANDINO DEL PLIOCENO A
TRAVÉS DE LA ECOMORFOMETRÍA DE ALIMENTACIÓN DE GRANDES
MAMÍFEROS FÓSILES**

**TRABAJO DE INVESTIGACIÓN PARA OPTAR POR EL GRADO DE BACHILLER
EN CIENCIAS CON MENCIÓN EN BIOLOGÍA**

AUTOR:

THOMAS COBI MERCADO YUFRA

ASESOR:

RODOLFO SALAS GISMONDI

Laboratorio de Biogeociencias

Lima, Perú

2021

Índice.

Resumen.....	3
Abstract.....	4
Estado del Arte.....	6
1. Descripción del Altiplano Central Andino (ACA) y el crecimiento andino a través del tiempo.	6
1.1. Ubicación geográfica, características físicas y biológicas del ACA.	6
1.2. Paleoclima y evolución de los ecosistemas andinos durante el Cenozoico....	7
2. Reconstrucción paleoambiental.	8
2.1. Recursos vegetales y mamíferos herbívoros.	9
2.2.1. Relación entre la anatomía cráneo-dentaria relacionada con la alimentación y los recursos vegetales.	9
2.2.2. Selección de comunidades de mamíferos herbívoros fósiles y actuales.	10
2.2. Análisis anatómico cuantitativo (morfometría geométrica) como herramienta en la reconstrucción de la estructura de la comunidad y del hábitat.	11
2.3. ACA en la transición Mio-Plioceno vs ACA en la actualidad.	12
2.3.1. Altitud, temperatura y precipitación.	12
2.3.2. Vegetación y fauna.	13
3. Evidencia geológica y paleontológica de comunidades en el ACA	13
3.1. Geología y registro fósil del Miembro C de la Fm. El Descanso.	13
3.2. Restos fósiles de mamíferos herbívoros.	14
3.2.1. Xenarthra y Notoungulata.....	14
3.2.2. Diferencias importantes entre rasgos anatómicos.....	15
Problema de Investigación.....	16
Estrategia de Investigación.	18
Referencias bibliográficas.....	20
Anexos.	25

Resumen.

El análisis anatómico de los mamíferos herbívoros fósiles resulta crucial en reconstrucciones paleoambientales, pues las características de sus comunidades están directamente relacionadas con los recursos vegetales y el ambiente dominante (1,2,3,4,5,6,7). Un caso de estudio es explorar condiciones ambientales pasadas en relación con nuevas evidencias paleontológicas descubiertas en sedimentos de la Formación El Descanso de Espinar, Cusco (8,9). Los fósiles revelan que hasta cinco especies de grandes mamíferos herbívoros de más de 100 kg de peso, entre perezosos gigantes, gliptodontes y toxodontes, habitaron (hace ~4.8-3.9 millones de años [Ma]) el ecosistema del Altiplano Central Andino (ACA) durante el Plioceno. Los microfósiles y hojas descubiertos sugieren que la vegetación era más diversa y el ambiente más húmedo, características atribuibles a las mayores temperaturas correspondientes al periodo cálido del Plioceno (4.6 – 3.1 Ma) (10,11,12,13).

En la actualidad, el ACA, ubicado a 4000 metros de altitud, es seco con vegetación herbácea y arbustiva dominante (14,15,16) y está habitado por mamíferos herbívoros que no superan los 100 kg de peso. Se ha establecido que desde inicios del Plioceno (~ 4.8 Ma) esta área había alcanzado elevaciones similares a las actuales y un ecosistema similar al de tipo puna (11,13). Algunos modelos climáticos y estimaciones de paleoprecipitaciones sugieren condiciones secas durante esa época como en la actualidad (17). En consecuencia, se esperaría que la estructura de la comunidad de herbívoros y plantas de aquel momento resultara parecida a la actual y no tan abundante y diversa como sugiere el registro fósil.

Para afrontar estas contradicciones, se propone realizar estudios de morfología funcional y ecomorfometría (18) en la anatomía cráneo-dentaria relacionada con la alimentación

(mandíbula, maxilar, arco cigomático, dentición) de la comunidad de mamíferos (3,5,4,19) del Plioceno del ACA y compararla con otras comunidades, fósiles y actuales, ecológicamente análogas en Sudamérica y otros continentes (1,20,21,22). Junto a datos paleobotánicos, geológicos e isotópicos (10,11,12,13), este nuevo proxy podría dar nuevas luces para caracterizar este ecosistema de puna durante el Plioceno.

Palabras Clave.

reconstrucción paleoambiental – mamíferos herbívoros – fósiles – Plioceno – puna

Abstract.

The anatomical analysis of fossil herbivorous mammals is crucial in paleoenvironmental reconstructions, as the characteristics of their communities are directly related to plant resources and the dominant environment (1,2,3,4,5,6,7). A case study is to explore past environmental conditions in relation to new paleontological evidence discovered in sediments of the El Descanso Formation of Espinar, Cusco (8,9). The fossils reveal that up to five species of large herbivorous mammals weighing more than 100 kg, including giant sloths, glyptodonts, and toxodonts, inhabited (~4.8-3.9 million years ago [Ma]) the Central Andean Altiplano (ACA, by its initials in Spanish) ecosystem during the Pliocene. The microfossils and leaves discovered suggest that the vegetation was more diverse and the environment more humid, characteristics attributable to the higher temperatures corresponding to the warm Pliocene period (4.6 - 3.1 Ma) (10,11,12,13).

At present, the ACA, located at 4000 meters altitude, is dry with herbaceous and shrub vegetation dominating (14,15,16) and is inhabited by herbivorous mammals that do not exceed 100 kg in weight. It has been established that since the beginning of the Pliocene

(~ 4.8 Ma) this area had reached elevations similar to the present and a puna-like ecosystem (11,13). Some climate models and paleo-precipitation estimates suggest dry conditions during that time as today (17). Consequently, the herbivore and plant community structure at that time would be expected to be similar to the present and not as abundant and diverse as the fossil record suggests.

To address these contradictions, we propose to carry out studies of functional morphology and ecomorphometry (18) on the feeding-related cranio-dental anatomy (mandible, maxilla, zygomatic arch, dentition) of the mammal community (3,5,4,19) of the Pliocene of the ACA and compare it with other ecologically analogous fossil and present-day communities in South America and other continents (1,20,21,22). Together with paleobotanical, geological, and isotopic data (10,11,12,13), this new proxy could shed new light on the characterization of this Pliocene puna ecosystem.

Key words.

paleoenvironmental reconstruction – herbivorous mammals – fossils – Pliocene - puna

Estado del Arte.

1. Descripción del Altiplano Central Andino (ACA) y el crecimiento andino a través del tiempo.

1.1. Ubicación geográfica, características físicas y biológicas del ACA.

La cordillera de los Andes es una importante barrera geográfica y climática que recorre todo el margen occidental de Sudamérica (16). Su formación comenzó al final del Cretácico e inicio del Cenozoico (~65.5 Ma) y ha pasado por etapas de levantamiento gradual y por pulsos de levantamiento rápido en el tiempo geológico (10,12). Uno de estos pulsos se dio hace 10 Ma incrementando la elevación promedio de los Andes Centrales de ~1.5 km hasta ~3.5 km de altitud (10,23).

Al sur del Perú y norte de Chile y Bolivia, los Andes presentan el ensanchamiento de una superficie relativamente plana de 400 km que define el Altiplano Central Andino (ACA) (ver *Fig.1*, Anexos). Actualmente, este terreno llano tiene una altitud de 4 km, la cual se alcanzó hace aproximadamente 5.4 Ma, a finales del Mioceno (12). Su clima es seco y posee una precipitación anual media estimada de solo 500-800 mm (10,11,13). La precipitación en el ACA sufre fuertes fluctuaciones estacionales, concentrándose principalmente durante el verano austral, además de variaciones interanuales e, inclusive, interglaciales (16). En asociación con otros factores climáticos como la temperatura y la altitud, en el ACA se ha establecido el ecosistema de puna caracterizado por una vegetación dominada por pastos y arbustos (11). La puna se extiende a lo largo de las partes más altas de los Andes, entre los 3500 y 5500 de altitud, desde los 7° hasta los 27° S, englobando al ACA. Este entorno presenta bruscos ciclos diurnos de temperatura, y menor presión atmosférica y humedad que tierras bajas. Se genera tal estrés ambiental

que, en la actualidad, solo el norte de la puna puede soportar actividades agrícolas y ganaderas, mientras que la ocupación humana es insostenible en el sur (24).

1.2. Paleoclima y evolución de los ecosistemas andinos durante el Cenozoico.

Desde inicios del Cenozoico (~65.5 Ma), el cambio climático global desde uno predominante tropical hacia ambientes climáticamente diferenciados, la extinción de los dinosaurios y una serie de eventos tectónicos favorecieron la evolución y diversificación de varios grupos de vertebrados (20), entre ellos el de mamíferos (25). En América del Sur, el relativo aislamiento geográfico del continente y la formación de la Cordillera de los Andes (7) fueron cruciales para la evolución de los mamíferos en esta parte del planeta.

De manera general, las faunas de mamíferos fósiles en Sudamérica sugieren que ambientes húmedos y cerrados como bosques dominaron durante el Eoceno (55.9 – 33.9 Ma), así como hábitats húmedos y abiertos durante el Mioceno medio-tardío, y hábitats variables según su ubicación para el Pleistoceno (2.5 – 0.011 Ma; 1,25). Estos resultados concuerdan con otras interpretaciones ambientales y climáticas para los mismos períodos de tiempo (1,10,16,26,27). La evolución de los Andes también representó un escenario para la diversificación de las especies de comunidades vegetales y faunísticas (28) como consecuencia de condiciones ambientales fluctuantes, evidenciadas en los registros paleoclimáticos y fósiles (16).

Durante la transición Mioceno-Plioceno (~6-5 Ma), el levantamiento gradual de los Andes Centrales cambió la distribución y el sentido de los drenajes hídricos, llevó al Altiplano a su elevación actual y generó un rearrreglo de la circulación atmosférica (13). Posteriormente, el Plioceno fue una época de aridificación y mayor estacionalidad global, y desde sus inicios, áreas más secas cubiertas de pastos y arbustos comenzaron a

extenderse en los Andes formando la puna (11,26). Este fenómeno generó cambios profundos en el ecosistema andino y en la diversidad de mamíferos terrestres, incluyendo la expansión de la llamada ‘megafauna’ (13,26). Sin embargo, los efectos de estos cambios y del evento de elevación hasta ~4 km no han sido suficientemente descritos y estudiados. Finalmente, el establecimiento de ciclos glaciales durante el Plioceno se extendió hasta el Pleistoceno y causó un mayor contraste entre los ambientes de distintas regiones en Sudamérica. Las fluctuaciones afectaron hábitats y comunidades vegetales y faunísticas a tal punto que, con la inmigración norteamericana durante el Gran Intercambio Biótico Americano (26), se produjeron alteraciones en los ecosistemas de la región Andina hasta inicios del Holoceno (~0.01 Ma).

2. Reconstrucción paleoambiental.

Con el propósito de describir la estructura de los ecosistemas y comunidades faunísticas sudamericanos del pasado, resulta esencial un proceso multidisciplinario de reconstrucción paleoambiental (29) que es posible gracias a la combinación de distintas aproximaciones: análisis sedimentológicos, estratigrafía y geología, información geoquímica e isotópica, micropaleontología, paleobotánica y palinología, análisis moleculares, diversidad a través de atributos ecológicos, cenogramas, y análisis de la morfología de alimentación (1,2,3,5,7,10,12,13,20,28,30). Debido al relativo aislamiento del continente, los datos fósiles y geológicos de Sudamérica pueden proveer una perspectiva única del ambiente en el que evolucionaron las especies y taxones de los ecosistemas andinos (7). Bajo circunstancias ideales, se podría hacer una reconstrucción completa del paleoecosistema de la puna utilizando todos los proxies mencionados. No obstante, la información de cada uno es muy escasa o no es específica para este tipo de

ecosistema. Particularmente para el ACA durante el Plioceno, solo se dispone detalladamente de datos geológicos (27), estratigráficos y micropaleontológicos (13), y recientemente, datos paleobotánicos y palinológicos (11). Estos enfoques sugieren un Altiplano más húmedo durante el Plioceno temprano (11,13,31), lo que contradice otros resultados que sugieren de un ambiente más seco de marcada estacionalidad en un contexto de condiciones del fenómeno El Niño permanentes para el mismo periodo de tiempo (17,26). Por este motivo, las distintas interpretaciones deben ser comparadas con las de otros proxies para evaluar adecuadamente la validez y congruencia de diferentes métodos de reconstrucción paleoambiental.

2.1. Recursos vegetales y mamíferos herbívoros.

La Sudamérica del Cenozoico tardío presenta un laboratorio natural único, ideal para investigar la respuesta de la fauna a ambientes cambiantes (2), lo que se refleja en el registro de los mamíferos fósiles. Estudios muestran que el análisis morfológico y del tamaño corporal de este grupo puede indicar el tipo de hábitat y las tendencias climáticas de ecosistemas presentes y del pasado (1,5,7,20,22,25,32). Además, existe evidencia que sugiere que la diversificación taxonómica y morfológica de los mamíferos se da en respuesta a, y al mismo tiempo que, la de los recursos vegetales del ambiente que habitan (5,6,7,25). Por tanto, el uso de la morfología de alimentación de este grupo de vertebrados, especialmente de los herbívoros, podría actuar como un proxy para la reconstrucción ambiental de la puna del ACA durante el Plioceno temprano.

2.2.1. Relación entre la anatomía cráneo-dentaria relacionada con la alimentación y los recursos vegetales.

La estructura de una comunidad de mamíferos herbívoros puede estar relacionada a la diversidad de recursos vegetales debido a distintas relaciones causales (5). Al describir

un ambiente del pasado, el uso de los rasgos funcionales morfológicos, en vez de la diversidad taxonómica, permite generar resultados que se centren en la coevolución de mamíferos y comunidades vegetales (3,5,6,33). De esta manera, la evolución de la alimentación y la diversidad morfológica de la fauna en el ACA pudo haberse visto impactada considerablemente por la diversidad de recursos vegetales durante el mismo periodo de tiempo. La anatomía relacionada con la alimentación (mandíbula, maxilar, dientes, cráneo en general) está directamente influenciada por hábitos alimenticios (3,4,5,6) como pastar, ramonear, ser frugívoros, tener dietas mixtas, entre otras (33). Los rasgos craneodentales en mamíferos actuales permiten clasificar especies de acuerdo a sus hábitos alimenticios y a la ecología de su hábitat. Por ejemplo, tal caracterización en ungulados permite discriminar omnívoros de herbívoros, unos de varios grupos tróficos, en base a análisis estadísticos de las mediciones de rasgos craneodentales preseleccionados (6). Aplicado a taxones extintos, se pueden generar inferencias paleocológicas confiables.

2.2.2. Selección de comunidades de mamíferos herbívoros fósiles y actuales.

Cada región biogeográfica reconocida en los Andes Centrales tiene su propia historia de evolución faunística; sin embargo, el entendimiento de su diversidad ha sido parcial, y el muestreo, sugerido como inadecuado (28). Para interpretar condiciones paleoambientales en base a la morfología de alimentación de una comunidad de mamíferos herbívoros, se debe contar con un registro fósil lo más completo y mejor inventariado posible en una localidad específica. Normalmente, una fauna fósil se considera adecuada si se cumplen los siguientes aspectos: su restricción a un intervalo de tiempo, su recolección en un área geográfica delimitada y una intensidad suficiente de muestreo (1). Los datos obtenidos de una localidad se comparan con los de las paleofaunas y faunas actuales de otras

localidades. En Sudamérica existen grandes diferencias taxonómicas entre las comunidades de mamíferos fósiles y actuales, lo que implica que estas últimas no serían los mejores análogos a las paleofaunas del continente (1,20,21,22). Por lo tanto, además de faunas actuales bien conocidas y suficientemente diversificadas, es necesario considerar también las de otros continentes, que sean análogas ecológicamente.

2.2. Análisis anatómico cuantitativo (morfometría geométrica) como herramienta en la reconstrucción de la estructura de la comunidad y del hábitat.

Para evaluar la relación entre la anatomía de alimentación de los mamíferos, su ecología, y las características de las comunidades vegetales, se presenta un enfoque basado en morfometría geométrica (3,5,19). La ecomorfometría permite inferir relaciones eco-evolutivas a través de un análisis estadístico que abarca al llamado método de Procrustes - que busca reconstruir las propiedades geométricas de la forma independientemente de los efectos de escala, locación y orientación -, a la medición y a la selección y posicionamiento de puntos homólogos - o *landmarks* - especialmente seleccionados en las formas biológicas (*Ver Fig. 2 Anexos; 18,34*). La metodología permite cuantificar la variación morfológica para visualizarla a través de morfoespacios. Los *landmarks* deben ser precisamente ubicados en todos los especímenes considerados y en base a sus diferencias en ubicación se pondrá a prueba las hipótesis asociadas a la forma. El proceso de reconstrucción paleoambiental continúa con la realización de análisis y pruebas estadísticas, en este caso, para identificar la correlación entre la morfología y el tipo de hábitat o los hábitos alimenticios. Junto con un análisis cualitativo de morfología funcional, el análisis ecomorfométrico de los elementos anatómicos relacionados con la alimentación de mamíferos herbívoros, tanto del registro fósil como del actual, puede

funcionar como un proxy para la descripción de un ecosistema y la comunidad de plantas (3,5,19). En Sudamérica, la paleobiología de algunos mamíferos se ha interpretado a través de comparaciones morfológicas que podrían ser mejoradas a través de análisis de la morfometría geométrica, que muestren patrones ecológicos y funcionales relacionados al hábitat y la dieta que poseen (3,19).

2.3. ACA en la transición Mio-Plioceno vs ACA en la actualidad.

Desde el Sur del Perú, a lo largo del oeste de Bolivia y hasta el norte de Argentina, el xérico y continuo Altiplano alberga a un ecosistema de puna bajo alto estrés ambiental (11,24,28). Sin embargo, las características del ACA que se establecieron durante el Plioceno temprano han sido objeto de cuestionamientos por enfoques que utilizan distintas aproximaciones (11,13).

2.3.1. Altitud, temperatura y precipitación.

Particularmente el Plioceno es un periodo de gran interés debido a las grandes variaciones climáticas globales que se generaron, entre ellas el establecimiento de enfriamientos sucesivos y el periodo cálido a sus inicios (11,26). Las estimaciones para el ACA sugieren que al final del Mioceno se alcanzó una elevación de 4 km (*Ver Fig 3. en Anexos*) con temperaturas promedio anuales mayores ($\sim +3^{\circ}\text{C}$) a las actuales ($\sim 8-9^{\circ}\text{C}$). Todos los modelos aceptan que el levantamiento generó un re-arreglo de la circulación atmosférica; pero unos infieren condiciones más secas (17) y otros más húmedas (10,11,12,13) que las condiciones relativamente secas de la actualidad (precipitación anual media de $\sim 500-800$ mm).

2.3.2. Vegetación y fauna.

Hoy en día, el Altiplano es un gran pastizal compuesto por diferentes asociaciones de pastos, arbustos y pocos árboles, que varían de acuerdo al clima y tipo de suelo. Su productividad es relativamente baja e influye en la diversidad de los animales (14,15). El registro paleobotánico y palinológico (11) muestra una mayor diversidad de la comunidad de plantas en el ACA durante el Plioceno temprano, que se traduce en: mayor riqueza de especies arbóreas, pastos y, sorprendentemente, helechos. Esta variedad de recursos vegetales pudo haber soportado a la megafauna y especialmente a grandes herbívoros (adultos con un peso mayor a 100 kg) característicos de comunidades sudamericanas fósiles, con gran predominancia de xenartros y SANU (“South American Native Ungulates”) (1,8,9,25,26,35). Estos animales se extinguieron en el Pleistoceno tardío, probablemente por un efecto mixto entre la llegada de los humanos y, principalmente, variaciones climáticas intensas (26,37,38,36). Las comunidades actuales de mamíferos herbívoros del ACA están conformadas por roedores y pequeños camélidos, salvajes y domésticos, que no alcanzan los 100 kg de peso (15,24,35).

3. Evidencia geológica y paleontológica de comunidades en el ACA

3.1. Geología y registro fósil del Miembro C de la Fm. El Descanso.

La cuenca intramontañosa Descanso-Yauri se ubica al sur del Perú, en el distrito de Espinar, departamento de Cusco, en el límite entre el Altiplano y la cordillera Occidental. Durante las últimas dos décadas, una serie de descubrimientos en esta zona del norte del ACA dieron a conocer un importante yacimiento fosilífero y se ha generado una colección fósil de vertebrados y plantas que provee gran cantidad de material de taxones distintos (8,9). Además, el área de la Fm. El Descanso (que incluye a las Fm. Casablanca y Fm.

Yauri) ha sido adecuadamente datada y descrita estratigráficamente (27). Esto es necesario para determinar que los restos óseos encontrados correspondan a una sección específica de la Formación y así poder señalar posibles relaciones ambientales (1). La Fm. El Descanso puede dividirse en tres miembros: basal (A), principal (B) y cuspidal (C). Este último, también llamado Fm. Yauri, ha sido datado hacia el Plioceno temprano (~4.8-3.9 Ma; 27). Los restos inventariados se encuentran en buen estado de preservación debido a los ambientes lacustres de poca energía en los que se acumularon, inferidos a partir de la paleosedimentología del Miembro C (12,13).

3.2. Restos fósiles de mamíferos herbívoros.

La megafauna de Sudamérica se extinguió durante la transición Pleistoceno-Holoceno (37,38). La buena conservación de los restos de xenartros y ungulados de las colecciones constituidas en Espinar permite ver detalles morfológicos, antes identificados solo por restos fragmentados (8,9). Un aspecto importante a considerar es la asociación geográfica de estos mamíferos al ACA del Plioceno, más allá de ser solo una fauna de migración. En general, se ha establecido que los herbívoros tienen áreas de vida relativamente pequeñas - debido a que sus recursos vegetales son 'inmóviles' y generalmente abundantes -, y una limitada dispersión - debido al costo energético adicional generado por el procesamiento de alimento vegetal - (32). Adicionalmente, la evidencia que arroja el registro fósil indica que esta región ha estado sujeta a cierto aislamiento ecológico (8,9). Por lo tanto, habría fuertes relaciones eco-evolutivas entre la comunidad faunística de Espinar y la comunidad de plantas del ACA.

3.2.1. Xenarthra y Notoungulata

Los xenartros se originaron en Sudamérica. Son un clado de Mammalia que incluye a las especies vivientes de los conocidos perezosos arborícolas, armadillos y osos hormigueros,

y a los extintos perezosos terrestres (algunos gigantes y otros con adaptaciones marinas), gliptodontes (4,35). Las especies actuales de perezosos (clado Folivora) representan una pequeña fracción de la diversidad que ha tenido el grupo (39,40). El registro fósil de Espinar incluye restos de mylodontidos y scelidotherinos, y de Megatheriidae, como cráneos y un esqueleto completo de un espécimen megaterio pequeño (8,9). Por otro lado, los ‘armadillos gigantes’ de la Fm. El Descanso están representados por cráneos y esqueletos de los géneros *Paraglyptodon*, *Pseudoplohophorus* y de la familia Glyptodontidae (8,9).

Los notoungulados forman parte de los grupos extintos de ‘ungulados nativos sudamericanos’ (SANU, por sus siglas en inglés), constituidos por los cinco órdenes Xenungulata, Astrapotheria, Pyrotheria, Litopterna, Notoungulata - que surgieron en el Cenozoico temprano y, junto con los litopternos, sobrevivieron hasta el Pleistoceno tardío (35,41). Este orden, como los perezosos, experimentó una tendencia general a aumentar su tamaño durante el Plioceno y Pleistoceno (35,36), lo que resultó en especies de Toxodontidae de más de 1000 kg de peso con los rasgos característicos del grupo: forma masiva, robustez, patas cortas y un parecido a los rinocerontes. En Espinar se descubrió cráneos particularmente bien preservados del toxodonte *Posnanskytherium* sp.

3.2.2. Diferencias importantes entre rasgos anatómicos.

Los xenartros son casi en su totalidad de dentición hipselodonte, reducida y sin esmalte en los dientes (4). Al contrario, los notoungulados, de dentición hipsodonte con esmalte, podrían reflejar evolución adaptativa en la forma y función de su dentición. Por otro lado, la mandíbula y el hocico permiten aproximarse al tipo de dieta a través de análisis de la morfología que incluyen mediciones y enfoques estadísticos de la región sinfisaria, arcos

zigomáticos, procesos y ramas de la mandíbula y el uso puntos o ‘landmarks’ seleccionados.

Problema de Investigación.

Un variado conjunto de fósiles descubiertos al norte del ACA revelan incongruencias entre las faunas del Plioceno temprano (~4.8-3.9 Ma) y las actuales, a pesar que el ACA ya habría alcanzado los 4000 metros de altitud (10,12). Los especímenes recolectados en la localidad de Espinar, Cusco, incluyen mamíferos herbívoros de casi 500 kg de peso, como perezosos terrestres, gliptodontes y toxodontes, integrantes de una extinta ‘megafauna’ sudamericana (8,9,26). En la actualidad, no existen ambientes con las características del Altiplano que soporten este tipo de fauna. Recientes interpretaciones paleobotánicas y palinológicas plantean una mayor diversidad vegetal del ACA durante el Plioceno, una región que hoy en día exhibe un ecosistema de puna (11,30). Las diferencias entre las comunidades faunísticas y vegetales nos llevan a presumir condiciones ecológicas probablemente muy distintas. Sin embargo, diversas investigaciones proveen poco consenso sobre este ambiente durante el Plioceno. Los modelos climáticos coinciden en la altitud y temperatura, pero algunos sugieren un ACA más seco (17), mientras otros, uno más húmedo (10,11,12,13) para ese periodo de tiempo. El objetivo de este proyecto es proveer un nuevo proxy para la reconstrucción paleoambiental del ACA al inicio del Plioceno a través del registro fósil de mamíferos descubiertos. Este estudio resultaría complementario a trabajos anteriores relacionados con estratigrafía y microfósiles (13), isótopos (12) y plantas fósiles (11). Además, se busca complementar a los modelos climáticos mencionados.

El análisis de los fósiles de Espinar puede ayudar a caracterizar el ecoespacio del ACA del pasado por tres razones: (a) el estado de conservación excepcional de los restos hallados (8,9), (b) la obtención de dataciones absolutas y precisas para los niveles portadores de los fósiles (27), (c) se considera que los rasgos de las comunidades de mamíferos arrojan información importante para describir hábitats y variables climáticas (1,2,3,5,7,19,20,26). Específicamente, los rasgos anatómicos relacionados con la alimentación de los mamíferos herbívoros guardan una estrecha relación con los recursos vegetales disponibles, y estos a su vez, con el clima (1,5,7,25,26,28).

La disparidad en la morfología de alimentación de la comunidad fósil de Espinar parece indicar una gran diversidad de recursos. Por esa razón, se plantea realizar estudios de la morfología funcional y ecomorfometría geométrica de elementos anatómicos relacionados con la alimentación. Sin embargo, las faunas fósiles de Sudamérica han presentado un reto constante de análisis e interpretación ecológica (20,22). Comunidades fósiles diversificadas fueron descritas en Sudamérica en Las Pampas de Argentina, Santa Cruz en Patagonia, Tinguiririca en Chile y Quebrada Honda en Bolivia, entre otras (1,2,10,20), pero actualmente megafaunas similares solo existen en sabanas africanas o la tundra canadiense (2,20,25). En consecuencia, el espectro de estudio incluirá un grupo amplio de comunidades que incluyan megamamíferos, tanto de las faunas sudamericanas actuales y pasadas, como de comunidades de otros continentes.

El nuevo proxy provee información paleoecológica y paleoambiental invaluable sobre el ecosistema andino del ACA del Cenozoico tardío. Este sería uno de los primeros estudios que harán esta caracterización con datos cuantitativos y estadísticos (18) basada en taxones endémicos de megafauna desde una perspectiva estadística. No se busca poner a prueba la validez de otros proxies, sino complementarlos y presentar evidencia para

contrastar sus resultados. Finalmente, también se espera dar un aporte en el camino hacia la protección, divulgación e investigación del patrimonio paleontológico de Espinar.

Estrategia de Investigación.

La propuesta del proyecto gira en torno a un proxy morfológico funcional y de morfometría geométrica. Por lo cual, la metodología de investigación usará el estudio de elementos anatómicos relacionados con la alimentación – huesos del cráneo, mandíbula y dentición – de xenartros y ungulados de la megafauna de herbívoros en el ACA durante el Plioceno temprano.

El buen estado de preservación de los restos fósiles de perezosos, gliptodontes y toxodontes (8,9) en Espinar permitirá aplicar un enfoque cualitativo y cuantitativo al estudio. El primero se hará a través de un examen de los elementos anatómicos mencionados anteriormente (4,5,19). Se harán descripciones y se tomarán medidas de los siguientes rasgos craneomandibulares y dentición de la colección fósil debido a la señal ecológica que arrojan y su relación con el hábito alimenticio de los especímenes. Se incluyen: el ancho y longitud de la mandíbula, el ancho y longitud de la región sinfisaria de la mandíbula - o espátula de la mandíbula -, medidas del maxilar, premaxilar, rama ascendente de la mandíbula y ubicación de los procesos y cóndilos, además de la distribución, posición, forma y número de los dientes y cavidades alveolares. Para el resto de comunidades sudamericanas, se obtendrá datos de colecciones ubicadas en museos en Argentina, Bolivia y Chile. Para las comunidades de otros continentes principalmente se utilizarán datos disponibles en la literatura científica.

El enfoque cuantitativo, por otro lado, implica el uso de la morfometría geométrica 2D. Para el cual se utilizarán fotografías digitales que abarquen la vista dorsal, ventral y lateral de los cráneos y mandíbulas de los especímenes de la colección de Espinar y de otras comunidades, en lo posible. Para la realización del método estadístico, se seleccionan *landmarks*, puntos cuya ubicación refleja homologías comparables para la forma, y *semi-landmarks*, puntos medios entre landmarks que forman el contorno de la estructura. Este conjunto de puntos permite generar morfoespacios que son comparados con los morfoespacios generados - por comunidades actuales y fósiles - y así poder hacer inferencias sobre el ecoespacio que ocupan (18,19,34).

Referencias bibliográficas.

1. Croft DA. Cenozoic environmental change in South America as indicated by mammalian body size distributions (cenograms). *Diversity and Distributions*. 2001; 7:271-287.
2. Domingo L, Tomassini RL, Montalvo CI, Sanz-Pérez D, Alberdi MT. The Great American Biotic Interchange revisited: a new perspective from the stable isotope record of Argentine Pampas fossil mammals. *Scientific Reports*. 2020; 10:1608.
3. Figueirido B, Soibelzon LH. Inferring palaeoecology in extinct tremarctine bears (Carnivora, Ursidae) using geometric morphometrics. *Lethaia*. 2009; 43(2):209-222.
4. Green JL. Dental microwear in the orthodontine of the Xenarthra (Mammalia) and its use in reconstructing the palaeodiet of extinct taxa: the case study of *Nothrotheriops shastensis* (Xenarthra, Tardigrada, Nothrotheriidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2009; 156(1):201-222.
5. Grossnickle DM, Polly PD. Mammal disparity decreases during the Cretaceous angiosperm radiation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2013; 280(1771):20132110.
6. Mendoza M, Janis CM, Palmqvist P. Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: a multivariate approach. *Journal of Zoology*. 2002; 258(2):223-246.
7. Spradley JP, Glazer BJ, Kay RF. Mammalian faunas, ecological indices, and machine-learning regression for the purpose of paleoenvironment reconstruction in the Miocene of South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2019; 518:155-171.

8. Tejada J, Gamarra J, Salas-Gismondi R. Los mamíferos del Mioceno y Plioceno de Espinar (Cusco): antecedentes y proyecto. Bulletin de l'Institut français d'études andines. 2009; (38 (1)):133-135.
9. Tejada J, Báez D, Gamarra J, Salas-Gismondi R. Los mamíferos del Mioceno y Plioceno de Espinar (Cusco): expedición y resultados preliminares del proyecto. Bulletin de l'Institut français d'études andines. 2009; 38 (2):359-364.
10. Garzione CN, Hoke GD, Libarkin JC, Withers S, MacFadden B, Eiler J et al. Rise of the Andes. Science. 2008; 320(5881):1304-1307.
11. Martínez, C., Jaramillo, C., Correa-Metrío, A., Crepet, W., Moreno, J., Aliaga, A., Moreno, F., Ibañez-Mejía, M. and Bush, M. Neogene precipitation, vegetation, and elevation history of the Central Andean Plateau. Science Advances. 2020; 6(35): eaaz4724.
12. Kar N, Garzione CN, Jaramillo C, Shanahan T, Carlotto V, Pullen A et al. Rapid regional surface uplift of the northern Altiplano plateau revealed by multiproxy paleoclimate reconstruction. Earth and Planetary Science Letters. 2016; 447:33-47.
13. Vélez MI, Jaramillo C, Salazar-Ríos A, Benito X, Fritz S, Tapia P et al. Aquatic ecosystems in a newly formed ecospace: early Pliocene lakes in the Central Andean Altiplano. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2018; 490:218-226.
14. Quiroz R, Saatchi S. Mapping aquatic and semiarid vegetation in the altiplano using multichannel radar imagery. Natural Resource Management: CIP Program Report. 1997-1998;395-402.
15. Servat GP, Mendoza CW, Ochoa JA. Flora y fauna de cuatro bosques de *Polylepis* (Rosaceae) en la Cordillera del Vilcanota (Cusco, Perú). Ecología Aplicada. 2002; 1(1-2):25-35.

16. Garreaud R, Vuille M, Clement AC. The climate of the Altiplano: observed current conditions and mechanisms of past changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2003; 194(1-3):5-22.
17. Fedorov AV, Dekens PS, McCarthy M, Ravelo AC, deMenocal PB et al. The Pliocene paradox (mechanisms for a permanent El Niño). *Science*. 2006;312(5779):1485-1489.
18. Adams DC, Rohlf FJ, Slice DE. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. 2013; 24(1):7-14.
19. Cassini G. Skull geometric morphometrics and paleoecology of Santacrucian (Late Early Miocene; Patagonia) Native Ungulates (Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata). *Ameghiniana*. 2013; 50(2):193-216.
20. Catena AM, Croft DA. What are the best modern analogs for ancient South American mammal communities? Evidence from ecological diversity analysis (EDA). *Palaeontologia Electronica*. 2020;23(1):a03.
21. Carlini AA, Zurita AA, Gasparini G, Noriega JI. Los mamíferos del Pleistoceno de la Mesopotamia argentina y su relación con los del Centro Norte de la Argentina, Paraguay y Sur de Bolivia, y los del Sur de Brasil y Oeste de Uruguay: Paleobiogeografía y Paleoambientes. 2004;12:83-90.
22. Tonni EP, Cione AL, Figini AJ. Predominance of arid climates indicated by mammals in the pampas of Argentina during the Late Pleistocene and Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 1999; 147(3-4):257-281.
23. Garzione CN, Hoke GD. Paleoelevation and geomorphic constraints on the late Miocene rise of the Andes: geodynamic implications for the growth of orogenic plateaus. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 2006; 70(18):A195.

24. Baied CA, Wheeler JC. Evolution of high Andean puna ecosystems: environment, climate, and culture change over the last 12,000 years in the Central Andes. *Mountain Research and Development*. 1993; 13(2):145-156.
25. Janis C. Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1993; 24(1):467-500.
26. MacFadden BJ. Extinct mammalian biodiversity of the ancient New World tropics. *Trends in Ecology & Evolution*. 2006; 21(3):157-165.
27. Cerpa L., Meza P., Carlotfo, Victor & Fornari, Michel & Sempere, Thierry. *Paleogeografía y evolución de la cuenca Miocena de Descanso-Yauri (Cusco)*. 2004.
28. Patterson B, Solari S, Velazco P. The Role of the Andes in the Diversification and Biogeography of Neotropical Mammals. *Bones, Clones, and Biomes*. 2020:351-378.
29. Brenchley P, Harper D. *Palaeoecology: Ecosystems, environments and evolution*. 1st ed. London: Chapman & Hall. 1998.
30. Quattrocchio M, Borromei A, Deschamps C, Grill S, Zavala C. Landscape evolution and climate changes in the Late Pleistocene–Holocene, southern Pampa (Argentina): Evidence from palynology, mammals and sedimentology. *Quaternary International*. 2008; 181(1):123-138.
31. Labraga JC. The climate change in South America due to a doubling in CO2 concentration: intercomparison of general circulation model equilibrium experiments. *International Journal of Climatology*. 1997; 17(4):377-398.
32. Tucker MA, Ord TJ, Rogers TL. Evolutionary predictors of mammalian home range size: body mass, diet and the environment. *Global Ecology and Biogeography*. 2014; 23(10):1105-1114.

33. Gordon IJ, Prins HT. *The Ecology of Browsing and Grazing II*. Berlin: Springer; 2019: 451 pp.
34. Benítez Ha, Püschel Ta. Modelando la varianza de la forma: morfometría geométrica aplicaciones en biología evolutiva. *Interantional Journal of Morphology*. 2014; 32(3):998-1008.
35. Defler T. *History of Terrestrial Mammals in South America*. Springer International Publishing; 2019: 372 pp.
36. Tonni EP, Cione AL, Soibelzon LH. Did humans cause the Late Pleistocene-Early Holocene mammalian extinctions in South America in a context of shrinking open areas? *In* Haynes G. (ed.), *American Megafaunal Extinctions at the End of the Pleistocene*. 2009; 125-144.
37. Prado JL, Alberdi MT, Azanza B, Sanchez B. Climate and changes in mammal diversity during the late Pleistocene-Holocene in the Pampean Region (Argentina). *Acta Palaeontologica Polonica*. 2001; 46(2):261-276.
38. Barnosky AD, Koch PL, Feranec RS, Wing SL, Shabel AB. Assessing the causes of Late Pleistocene extinctions on the continents. *Science*. 2004; 306(5693):70-75.
39. Delsuc F, Kuch M, Gibb G, Karpinski E, Hackenberger D, Szpak P et al. Ancient mitogenomes reveal the evolutionary history and biogeography of sloths. *Current Biology*. 2019; 29(12):2031-2042.
40. Presslee S, Slater GJ, Pujos F, Forasiepi AM, Fischer R, Molloy K et al. Palaeoproteomics resolves sloth relationships. *Nature Ecology & Evolution*. 2019; 3(7):1121-1130.
41. Welker F, Collins M, Thomas JA, Wadsley M, Brace S, Cappellini E et al. Ancient proteins resolve the evolutionary history of Darwin's South American ungulates. *Nature*. 2015; 522(7554):81-84.

Anexos.

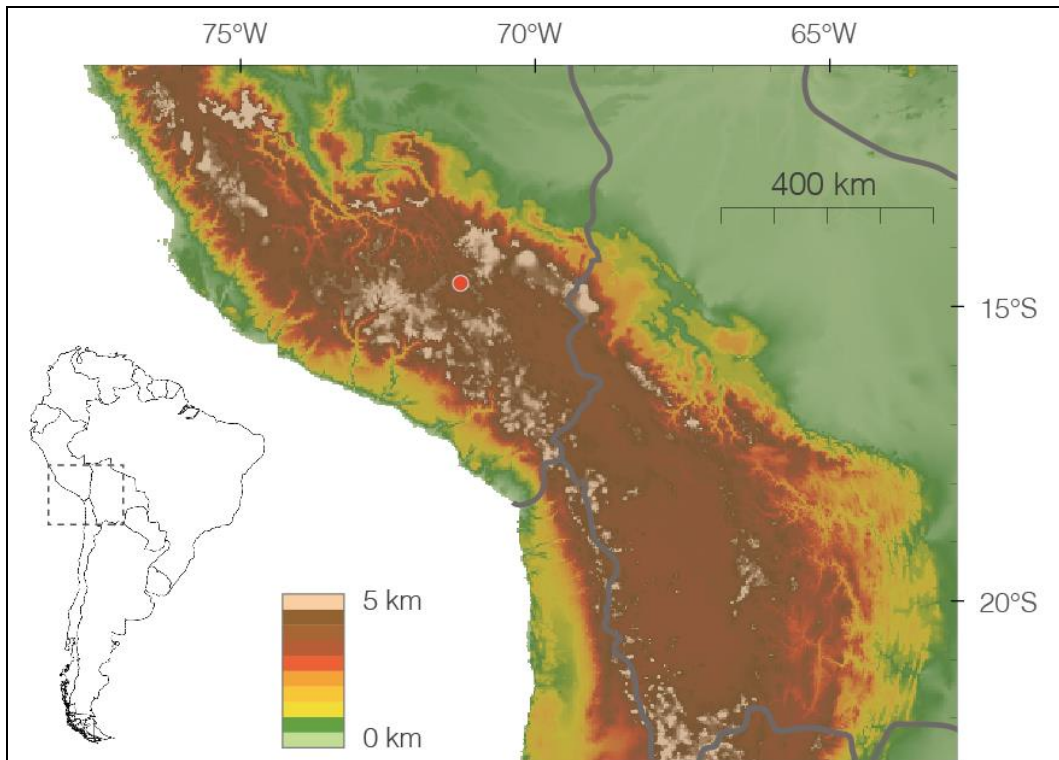


Figura 1. Ubicación geográfica del Altiplano Central Andino (ACA). Comprende 4 países sudamericanos y tiene una elevación promedio de 4 km. (Tomado de Martínez et al., 2020)

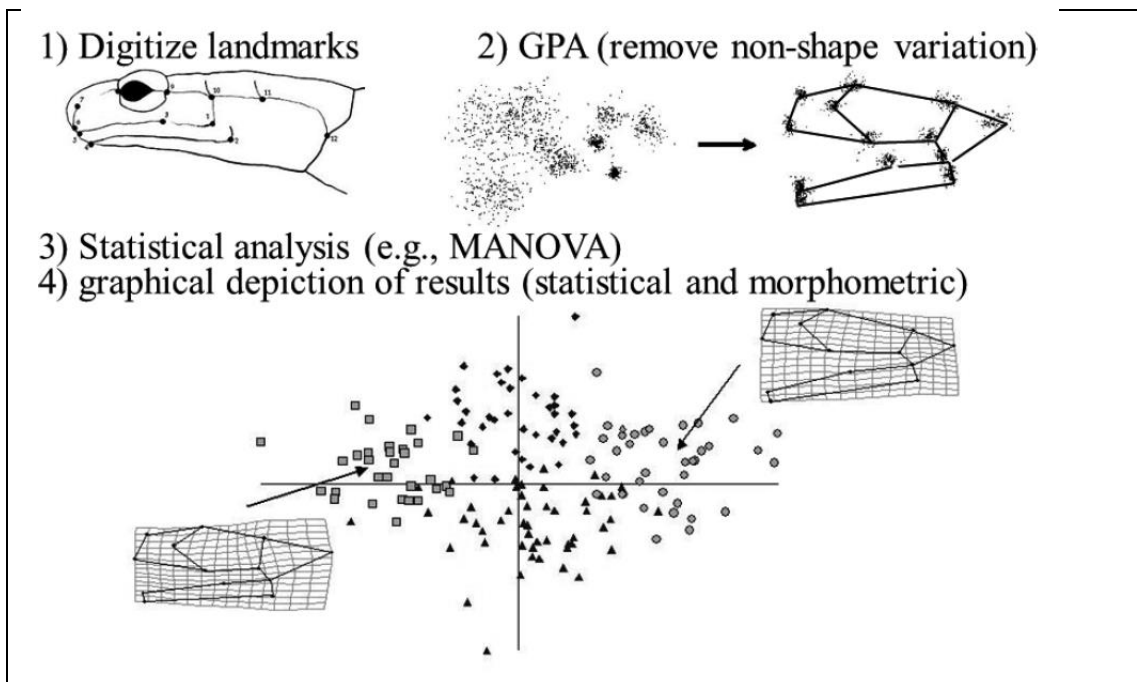


Figura 2. Etapas del proceso basado en el paradigma de Procrustes para morfometría geométrica basada en landmarks. Breve descripción en un ejemplo. (Tomado de Adams, Rohlf, Slice, 2013).

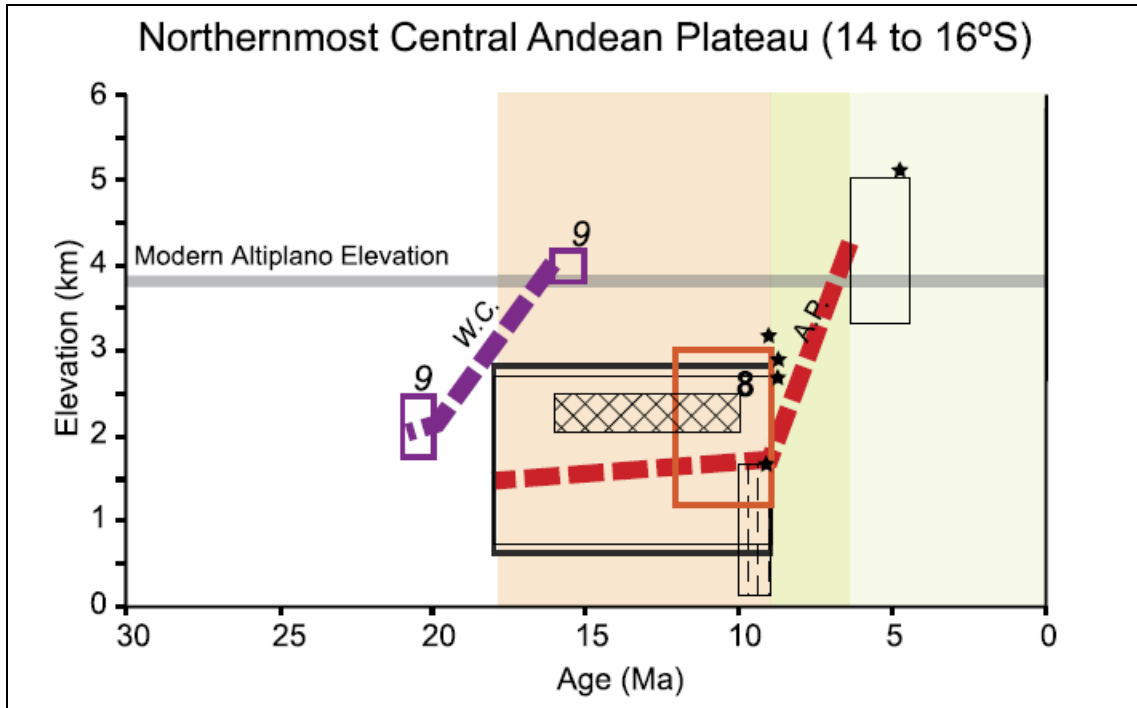


Figura 3. Reconstrucción de la paleoelevación del ACA (o Central Andean Plateau). La línea punteada morada corresponde a la elevación estimada de la Cordillera Occidental (WC) según δD volcánico y la roja al Altiplano (AP) según evidencia palinológica. El levantamiento del Altiplano se propagó de sur a norte, siendo esta área la última en alcanzar las elevaciones actuales. Por tanto, el ACA en su conjunto alcanzó la elevación de hoy en día concretamente a finales del Mioceno tardío (Tomado de Kar et al., 2016)