

COMENTARIO

Réplica al comentario de Marquet (1989)

Reply to Marquet's (1989) commentary

CESAR N. CAVIEDES y J. AGUSTIN IRIARTE

Department of Geography, University of Florida, Gainesville, Florida 32611 y Servicio Agrícola y Ganadero, Av. Bulnes 140, Santiago, Chile

RESUMEN

En Caviedes e Iriarte (1989) se postula como tesis central la idea que el desierto de Atacama se ha comportado como una barrera para la expansión hacia el sur de roedores cricétidos abundantes en el Altiplano, lo que ha sido corroborado por numerosos estudios empíricos. Una correcta definición de los términos "puna" y "altiplano" es básica para comprender cómo se llevaron a cabo los procesos migratorios de roedores cricétidos en dichas zonas durante el Pleistoceno. Según los antecedentes que se tienen a la fecha, hay una discontinuidad en el registro fósil de cricétidos en la zona de aridez total pleistocénica u holocénica (22°-27° S). Esto se confirma por el bajo nivel de especialización que muestra dicho grupo de roedores por regiones de aridez extrema.

Palabras claves: Altiplano, puna, roedores cricétidos, migración.

ABSTRACT

Caviedes & Iriarte (1989) formulated the thesis that the Atacama Desert functioned as a barrier against the southward expansion of altiplano cricetid rodents. This thesis is supported by several empirical studies. A clear distinction between the terms "Altiplano" and "Puna" is necessary for understanding the migration patterns of terrestrial mammals since the Pliocene. Recent data reveal a gap in the Pleistocene and Holocene fossil records of cricetids in the arid belt comprised between 22° and 27° S. This is confirmed by the low specialization level showed by cricetids for extremely arid regions.

Key words: Altiplano, puna, cricetid rodents, migration.

INTRODUCCION

El artículo "Migration and distribution of rodents in central Chile since the Pleistocene: the palaeogeographic evidence" (Caviedes & Iriarte 1989) tuvo su origen en la observación de interesantes patrones biogeográficos que aparecieron durante un vasto estudio de distribución de especies de mamíferos en el cono sur sudamericano (Redford & Eisenberg, 1991). La intención de nuestro trabajo fue llamar la atención sobre el hiato que existe en la fauna de roedores (particularmente cricétidos) en la vertiente occidental de los Andes entre las latitudes 22° y 27° S, en función de intercambios trasandinos que operaron en los períodos húmedo/fríos del Cuaternario reciente. El punto focal de la argumentación es que el desierto de Atacama se comporta

(y comportó) como una barrera infranqueable para la expansión hacia el sur de especies de mamíferos que se observan en el Altiplano (Mares 1985).

Considerando que la argumentación se centra sobre la impracticabilidad de la Puna de Atacama como una ruta de migración hacia el sur, la sustentación y defensa de nuestra tesis debe comenzar con una clara distinción conceptual entre lo que se entiende como Altiplano y Puna. Clásicamente "altiplano" ha sido definido como un paisaje morfoclimático de altura, relativamente plano, colonizado por una vegetación herbácea rala, y caracterizado por lluvias estivales de una marcada tendencia a los regímenes que predominan en las tierras bajas tropicales orientales. Este paisaje, así definido, se extiende desde el sur del Perú y Bolivia occidental hasta las estriba-

ciones de la cordillera occidental en el norte de Chile. Los márgenes occidentales y sur de este paisaje en el norte de Chile son delimitados con certeza por un criterio hidroclimatológico como es el del régimen de lluvias estivales (triada DEF), los trazos del modelado superficial (véase mapa geomorfológico de Chile de Borgel 1970), la isoyeta anual de 50 mm (véase Mapa de Ambitos Climático-Factoriales de Romero 1985) y la cubierta vegetal mapeada por Quintanilla (1983). Para disipar cualquier duda es posible referirse al mapa morfoclimático del norte de Chile contenido en Weischet (1966a). Allí se presenta claramente la extensión de lo que debe entenderse como Altiplano. Con este trasfondo, el límite que hemos trazado para la distribución de la provincia faunística del Altiplano chileno (Fig. 1 en Caviedes e Iriarte 1989) se ajusta a una realidad irrefutable, y que ha sido cotejado *a posteriori* con un mapa similar contenido en Hernández (1970).

“Puna”, por otra parte, es un concepto asignado a las extensas depresiones arreicas, generalmente ocupadas por salares en sus partes más bajas, con vegetación halófila, y caracterizadas por la total falta de precipitaciones o por episodios pluviales de corta duración. Para diferenciarla totalmente del Altiplano y del desierto costero, es posible llamar a este paisaje un “desierto salino interior”, de alta insolación, sequedad extrema y niveles bióticos ínfimos. Si se incorpora, en este punto, el concepto “diagonal árida sudamericana” (Ochsenius 1986:49), ésta es la franja de aridez extrema que penetra desde Chile hacia la Argentina entre las latitudes 22° y 27°S, y que es considerado el desierto más severo del planeta (Weischet 1966b, Lettau & Lettau 1978). En territorio chileno la Puna de Atacama comienza al sur del conjunto de volcanes constituidos por el San Pedro, San Pablo, Apagado, Toconce y Linzor, y termina allí donde se presentan los últimos salares (Pedernales y Marincunga, 26° y 27°S, respectivamente). Si a estos límites físicos se le agrega un criterio hidroclimático, es interesante destacar que hacia estas latitudes se empiezan a notar los primeros ecos del régimen de

lluvias invernales que caracteriza a Chile templado central (compárese como comprobación los diagramas climáticos de Refresco y Potrerillos, en Weischet 1966a).

La magnitud de la aridez en una franja latitudinal de cerca de 5 grados y los orígenes de ella son tan especiales que han atraído el interés de numerosos científicos, desde Penk (1920) a Abele (1987) y Messerli (1989) en nuestros días. Para todos ellos es un hecho incontrovertible que la aridez persistente de esta franja se convierte en una de las barreras ecológicas más severas observadas en la tierra. Ochsenius (1986:39), al estudiar las características de la última glaciación en esta región (Glaciación Puna), confirma lo expuesto argumentando lo siguiente: “Con otras palabras, los Andes de la Puna de Atacama fueron en el contexto andino *sensu lato* una de las regiones más secas”. Así, al referirse a los lagos superficiales que antecedieron la formación de los salares, indica claramente que ellos aparecieron durante la fase de deshielo de la Glaciación Puna, y no son el producto de un clima más húmedo durante los altiglaciales (pluviales) pleistocénicos (Ochsenius 1986:44). La proposición sustentada por Ochsenius (1986), en el sentido de que el avance hacia el sur de la fauna límnic altiplánica hasta el centro del Desierto de Atacama o de elementos de megafauna boliviana hasta Chile semiárido actual, es sustentada por evidencias paleontológicas, de las cuales no se explicita que sean pleistocénicas. Por el contrario, su parecer es que esos hallazgos corresponden a “refugios postglaciales”. Además, nótese que el lugar del cual el autor ofrece pruebas paleontológicas concretas (*Megatherium medinae*) es el Salar de Bellavista, no ubicado en la zona de aridez total pleistocénica u holocénica a la cual nos hemos referido, sino a la latitud 20° 45°S, ¡muy al norte de la región problema! Por otro lado es necesario destacar que la presencia altamente discontinua de cricétidos como *Akodon andinus* entre el Altiplano y Chile central sería debida a inclusiones desde la ladera oriental de los Andes antes que a una interrupción en su distribución debido a variaciones en las condiciones climáticas locales. Un fenómeno

parecido es posible apreciar en el caso de *Eligmodontia typus* en el sur del país, en el cual se observa el desarrollo de pequeñas poblaciones en áreas cercanas a la frontera y de claro origen trasandino (Miller y Rottmann 1976, Redford y Eisenberg, 1991, Johnson *et al.*, 1990).

El núcleo de este dilema está en que hasta el momento no hay la menor prueba fehaciente que compruebe la continuidad de la fauna altiplánica hasta el centro de Chile a través del desierto extremo de la Puna de Atacama. Esto ha sido confirmado por recientes trabajos sobre la distribución de las especies de mamíferos en el cono sur sudamericano¹. En este estudio se comprueba la total discontinuidad faunística de mamíferos entre la región altiplánica y la zona mediterránea de Chile central. Meserve & Glanz (1978:146) mencionan la posibilidad de un desplazamiento de roedores a lo largo de la vertiente occidental de los Andes apoyando sus argumentos en el trabajo de Solbrig (1976) y en el hecho de que: "Because of the extreme aridity of the Atacama it seems unlikely that the cricetid mice of this region could have been a refugium for desert-adapted species, as has the *monte* in the case of some caviomorphs." Véase que en nuestra proposición sostenemos que los cricétidos avanzaron bastante hacia el sur por la vertiente oriental de los Andes hasta alcanzar la región de *monte* argentino, en la cual se diferenciaron y emprendieron la colonización hacia el oeste durante períodos fríos y húmedos del Cuaternario (pluviales) durante los cuales la vegetación en los valles andinos era más abundante o verde que la actual (Caviedes e Iriarte 1989:185). Ello es sustentado por los extensos trabajos desarrollados por O. Pearson sobre la distribución de cricétidos en la región altiplánica (Pearson 1982).

Más aún, basados en el hecho de que tanto cricétidos como caviomorfos son predominantemente herbívoros y granívoros, y que presentan hábitos hidrodependientes

(Meserve y Glanz 1978:144), estos autores descartan básicamente que estas especies hayan procedido del desierto de Atacama y endosan la tesis de una proveniencia de Chile central. De esta manera, ellos ven en los cricétidos y caviomorfos presentes en la zona de estudio —Paposo, Caldera y el Norte Chico— roedores que se expandieron hacia el norte desde el centro de Chile y que se detuvieron allí donde la sequía extrema se convirtió en una barrera insalvable para su movimiento: "These results provide strong evidence that the cricetid mice of this region, in addition to the caviomorph species, have their immediate origin in central Chilean forms." (Meserve y Glanz 1978:146).

La tesis de Marquet (1989) sobre los episodios de colonización seguidos por severas fases de extinción como una manera de explicar la discontinuidad entre los cricétidos del Altiplano y aquellos de Chile central es pobre en argumentos y extremadamente frágil en sus conocimientos de paleoclimatología. Extraña enormemente la carencia total de pruebas contundentes de la presencia actual o fósil de roedores cricétidos en la banda 22°-27°S, con excepción de aquellos mencionados por Meserve y Glanz (1978), y cuyo origen es Chile central. Entre los argumentos paleontológicos, paleobotánicos, y geológicos presentados por Marquet en su crítica, no hay uno solo que demuestre la presencia de estas especies en el Desierto de Atacama hasta Paposo/Caldera. Por el contrario, la única evidencia sustancial de que disponemos hasta ahora de la presencia de cricétidos fósiles en el Norte Chico procede del hallazgo compilado por Tamayo y Frassinetti (1980).

Apoyando nuestra tesis central, Meserve y Glanz (1978) señalan que los valles de ríos se han comportado como excelentes vías de movimiento para cricétidos tal como lo propusimos en nuestro artículo para el caso de la migración de roedores desde la vertiente argentina, y se sostiene con solidez la tesis del origen "oriental" o "argentino" para las especies de cricétidos de Chile central. Además, la pertinente observación dada por Meserve y Glanz (1978) con respecto a que la precipita-

¹ REDFORD KH, JF EISENBERG & B STITH (1990) Biogeography of the mammals of southern South America. Resúmenes de la Reunión Conjunta de SAREM y ASM, Buenos Aires, Argentina.

ción anual es la variable explicadora más importante para la expansión hacia el norte de roedores cricétidos coincide perfectamente con lo propuesto en Caviedes (1990) en relación a que el descenso de la línea de las nieves en los Andes de Chile central y sur se debió más al aumento de las precipitaciones pleistocénicas que a descensos drásticos de temperatura.

Todos estos argumentos han sido validados por recientes trabajos sobre biogeografía de roedores llevados a cabo en zonas limítrofes en la región austral chilena por Johnson *et al.* (1990). En estos estudios se comprueba un aumento inusitado de la diversidad de cricétidos, si se le compara con el número de especies presente en Chile central. Este fenómeno se habría producido por el aporte de especies de origen argentino, cuya migración no habría sido impedida por la escasa altura que presenta la cordillera de los Andes a esas latitudes (50°-52°S).

Un argumento en contra de los postulados expuestos por Marquet (1989) sobre los episodios de colonización y extinción como explicación para la discontinuidad faunística está contenido en la última frase del artículo de Meserve y Glanz (1978: 147) [el énfasis es nuestro]: "...the persistence of each species in both isolated localities and continuous habitats since the last glaciation, is most easily explained by characteristics of the local vegetation and climate, and that *it is not necessary to invoke colonizations and extinctions in any explanation of the distributional patterns.*"

No podemos concluir este comentario sin referirnos brevemente a un punto de las críticas formuladas por Marquet (1989) que nos parece poco claro y no atinente al tema central de nuestro trabajo. A pesar de que el autor reconoce que el tema sobre el intercambio faunístico entre Norteamérica y Sudamérica es "a controversial issue that deserves further attention", adopta como dogma el hecho de que la migración de cricétidos desde Norteamérica hacia América del Sur tuvo lugar por medio de "waif dispersal" a través de la fosa de Bolívar (Marshall 1979). Es necesario recordar que esta ruta es la más difícil y discutible para el tránsito de la

fauna norteamericana hacia América del Sur. El mismo Marshall (1979:129) es extremadamente cauto al avanzar su tesis: el pasaje en el cual formula su idea abunda en *if, possibly, speculative, not surely known, may have*; expresiones todas las cuales en idioma inglés denotan una actitud cuidadosa y no comprometedor. Considerando las finalidades expresas de nuestro artículo (especificadas al comienzo de este comentario) no nos correspondía hacer disquisiciones acerca de los méritos o deméritos de las diversas hipótesis acerca de las vías que usaron los cricétidos para su ingreso a América del Sur, ni de detenernos a detallar los pormenores de la radiación adaptativa de estos roedores en las sabanas de Venezuela, Colombia y las Guayanas. Para nosotros el punto más relevante de la contribución de Marshall (1979) es que él propone correctamente una ruta de desplazamiento hacia el sur que corre a lo largo de la vertiente este de los Andes hasta alcanzar la Argentina occidental (Fig. 1 en Caviedes e Iriarte 1989), que es precisamente la que nosotros retomamos para enderezar un rumbo hacia el oeste a la latitud del Norte Chico.

Es interesante comprobar cómo una deducción a la cual llegó Caviedes (1990) por medio de inferencias basadas en la utilización de un modelo regresivo, había sido alcanzada diez años antes por intermedio de un minucioso trabajo de terreno por los zólogos Meserve y Glanz (1978: 146), y que la conclusión a la cual ellos arribaron por un camino diferente converge con la nuestra, en el sentido de que: "This arid region [the Atacama Desert] and the adjacent Andes, then, formed significant biogeographic barriers during the late Pliocene and Pleistocene, which limited the colonization of Chile by cricetid (and possibly caviomorphs) genera from their northern centres of diversification".

Finalmente queremos expresar nuestros deseos de que controversias tan interesantes como ésta sirvan para profundizar el conocimiento en numerosas áreas de la mastozoología chilena que se encuentran en una nebulosa, y para que otros investigadores se sientan incentivados a llevar a cabo nuevos estudios en esta importante

área temática. En este tipo de estudios, sin embargo, el manejo de la información debe ser ponderado y el conocimiento de la paleoclimatología profundo: de otra manera se corre el peligro de avanzar argumentaciones desprovistas de base.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Fabián M. Jaksic por los comentarios y sugerencias hechos al manuscrito de esta réplica.

LITERATURA CITADA

- ABELE G (1987) Das Relief der Andenwestflanke bei Antofagasta (Nordchile) inter dem Eifluss langfristiger and extremer Trockenheit. *Erdkunde* 41: 299-311.
- BORGEL R (1970) Atlas de la República de Chile. Instituto Geográfico Militar, Santiago.
- CAVIEDES CN & JA IRIARTE (1989) Migration and distribution of rodents in central Chile since the Pleistocene: the palaeogeographic evidence. *Journal of Biogeography* 16: 181-187.
- CAVIEDES CN (1990) Rainfall, snowline depression, and vegetation shifts in Chile during the Pleistocene. *Climatic Change* 16: 99-114.
- HERNANDEZ S (1970) Geografía de plantas y animales de Chile. Editorial Universitaria, Universidad de Chile, Santiago.
- JOHNSON W, WL FRANKLIN & JA IRIARTE (1990) The mammalian fauna of the northern Chilean Patagonia: a biogeographical dilemma. *Mammalia* 54(3): 457-469.
- LETTAU H & K LETTAU (1978) Exploring the world's driest climate. Institute for Environmental Studies (University of Wisconsin), Report 101, Madison, Wisconsin, 264 pp.
- MARES MA (1985) South American Mammal Zoogeography: Evidence from convergent evolution in desert rodents. *Proceeding National Academy of Science* 72: 1702-1706. Mammal faunas of xeric habitats and the great american interchange. In: Stehli FG & SD Webb (eds.) *The great american biotic interchange*: 489-520. Plenum Publishing Co., New York.
- MARQUET P (1989) Paleogeography of South American cricetid rodents: a critique to Caviedes & Iriarte. *Revista Chilena de Historia Natural* 62: 193-197.
- MARSHALL LG (1979) A model for paleobiogeography of South American cricetine rodents. *Paleobiology* 5: 126-132.
- MESERVE PL & WE GLANZ (1978) Geographical ecology of small mammals in the northern Chilean arid zone. *Journal of Biogeography* 5: 135-148.
- MESSERLI B (1989) Llullaillaco-Klimageschichte der Hochgebirgswüste zwischen Tropen und Exktropen im Norden von Chile. Festvortrag zur Emeritierungsfeier von Prof. Dr. Wolfgang Weischet. Universität Freiburg, April 1989.
- MILLER SD & J ROTTMANN (1976) Guía para el reconocimiento de los mamíferos chilenos. Editora Nacional Gabriela Mistral, 200 pp.
- OCHSENIUS C (1986) La glaciación Puna durante el Wisconsin, desglaciación y máximo lacustre en la transición Wisconsin-Holoceno y refugios de megafauna en la Puna y Desierto de Atacama. *Revista de Geografía Norte Grande (Chile)* 13: 29-58.
- PEARSON O (1982) Distribución de pequeños mamíferos en el Altiplano y los desiertos del Perú. En P Salinas (ed.). *Zoología Neotropical. Actas del VIII Congreso Latinoamericano de Zoología*, Mérida, 263-284.
- PENCK A (1920) Der Südrand der Puna de Atacama. *Abhandlungen der Akademie für Physische Wissenschaften*, Leipzig, 547 pp.
- QUINTANILLA V (1983) Comparación entre dos ecosistemas tropoandinos: la puna chilena y el páramo ecuatoriano. *Informaciones Geográficas (Chile)* 30: 25-45.
- REDFORD KH & JF EISENBERG (1991) *The mammals of southern South America*. Chicago University Press, Chicago, Illinois, 430 pp.
- ROMERO H (1985) Geografía de los climas. Volumen II, Geografía de Chile. Instituto Geográfico Militar, Santiago.
- TAMAYO M & D FRASSINETTI (1980) Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 37: 323-399.
- WEISCHET W (1966a) Zür Klimatologie der Nordchilenischen Wüste. *Meteorologische Rundschau* 19: 1-7.
- WEISCHET W (1966b) Die klimatologische Entstehungsbedingungen der extremen Wüste der Erde. *Freiburger Universitätsblätter* 12: 53-67.