

Los siguientes capítulos son tomados del Libro:
Coates A... 2003. *Paseo Pantera: una Historia de la Naturaleza y Cultura de Centroamérica*/Compilado por Anthony Coates. Smithsonian Institution. Washington D.C. USA. Únicamente con fines educativos para el curso Gestión de la Biología de la Conservación I del Bachillerato en Administración de Áreas Protegidas de la Escuela Latinoamericana de Áreas Protegidas de la Universidad para la Cooperación Internacional.

1

LA FORJA DE CENTROAMÉRICA

ANTHONY G. COATES

Ningún lugar del mundo muestra de manera tan dramática las actividades del planeta como esa franja de tierra, relativamente pequeña, que conocemos como Centroamérica. Por la variada forma de su superficie y por la complejidad de su estructura geológica, Mesoamérica es quizás la región más complicada de la Tierra. Además, la formación del istmo centroamericano tuvo profundas consecuencias globales en las corrientes oceánicas, el clima y la distribución de las plantas y animales tanto en la tierra como en el mar. Cómo y cuándo estos cambios fueron producidos por la emergencia del istmo centroamericano es un área de muy activa investigación en la actualidad y el futuro promete develar muchos nuevos descubrimientos. Por estas razones, muchos científicos crean que la emergencia y el cierre del istmo centroamericano fue el más importante evento natural en afectar la superficie de la Tierra en los últimos 60 millones de años.

No resulta sorprendente, entonces, que exista considerable controversia respecto del tiempo y la dirección de los complejos movimientos de placas que dieron lugar a la creación del puente terrestre centroamericano. La historia geológica que aquí contamos representa el escenario más ampliamente aceptado sobre el origen de Centroamérica, pero referimos al lector a la bibliografía que se encuentra al final del libro para una discusión de los aspectos más controvertidos.

La complejidad de la geología de Centroamérica se manifiesta en la variedad de su superficie, el estudio de la cual se conoce como geomorfología. Dicha complejidad se refleja en la asimetría de la estructura geológica a través del istmo, desde el Pacífico hasta el Caribe, y en los fuertes contrastes entre el norte y el sur (Figura 1-1). El lado del Pacífico es geológicamente activo y es usualmente el lugar donde se producen los principales terremotos. La corteza oceánica en este lado se dobla hacia abajo cerca de la costa en un foso de 2,000 metros de profundidad; la cadena volcánica tiende a estrechar esta costa, y hay grandes cantidades de sedimento erosionado de esta cadena que es arrastrado por avalanchas submarinas hacia el foso. En contraste, el lado del Caribe es más bien estable, con pocos volcanes y terremotos, sin foso, y con una más continua y constante transferencia de menores volúmenes de sedimento hacia una plataforma submarina de pendiente suave.

En el norte de Mesoamérica la tierra es vieja; cientos de millones de años de creación de montañas y el largo y lento proceso de erosión han esculpido los característicos terrenos de piedra caliza de El Petén y los granitos y rocas metamórficas deformadas (rocas preexistentes transformadas por calor y presión) de las tierras altas cristalinas del sur de Guatemala, Honduras y norte de Nicaragua. La actividad volcánica ha llegado tarde a estas regiones y está sobreimpuesta en un viejo y extenso tapiz de roca. Pero hacia el sur, en el sur de Nicaragua, Costa Rica y el oeste de Panamá, los volcanes dominan y el terreno es nuevo, construido en tiempos geológicamente recientes por procesos sísmicos y volcánicos. En el este de Panamá, a lo largo del angosto puente de Darién hacia Sudamérica, donde el istmo mesoamericano sólo se levantó completamente por encima del nivel del mar hace 3 millones de años, la cadena volcánica termina y la geología adquiere el sabor del continente que se encuentra al sur.

LA TEORÍA UNIFICADORA DE LA GEOLOGÍA: LAS PLACAS TECTÓNICAS

¿Por qué es Mesoamérica geológicamente tan compleja? ¿Qué tipo de procesos están ocurriendo? Actualmente los geólogos creen que el inextinguible movimiento y la fractura de la corteza terrestre a medida que se desplaza sobre el manto caliente que fluye desde abajo producen constantes cambios en los rasgos de la superficie de la Tierra. Este proceso, conocido como desplazamiento de placas tectónicas, constituyó la base de un modelo de funcionamiento de la Tierra que revolucionó la ciencia geológica a fines de la década de 1960.

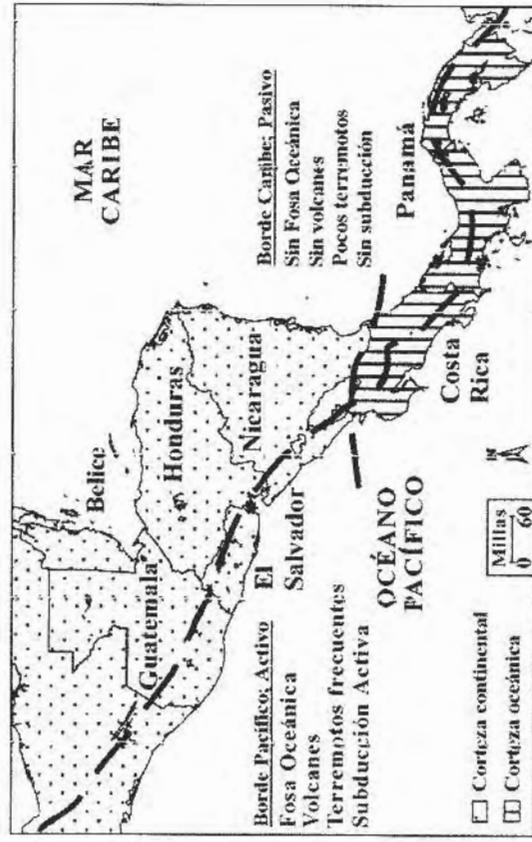


Figura 1-1. Mapa que muestra la distribución de la corteza continental (porción norte de Centroamérica) y la corteza oceánica (porción sur de Centroamérica) y los contrastes geológicos existentes entre las costas pacífica y caribeña del istmo.

El modelo de placas tectónicas brinda por vez primera una explicación coherente para rasgos tan diversos como terremotos, volcanes, cordilleras y los profundos fosos lineales del fondo de los océanos. También ayuda a localizar ricos depósitos de metales preciosos al igual que importantes reservas de petróleo y gas. El modelo de placas tectónicas fue ampliamente aceptado como una teoría cuando los geólogos comprendieron finalmente el mecanismo mediante el cual trabajaba. Pero años antes, algunos geólogos ya habían llamado la atención sobre el hecho de que muchos rasgos geológicos carecían de sentido si los continentes habían estado siempre en la misma posición. Especies idénticas de reptiles diminutos, conocidos como *Mesosaurus* que vivieron en pantanos de agua dulce hace 260 millones de años, han sido encontrados ahora en forma de fósiles en Brasil y África (Figura 1-2). ¿Cómo cruzaron el Atlántico? Rocas de origen glacial de 250 millones de antigüedad, al igual que hojas fosilizadas del género de árboles *Glossopteris*, se encuentran actualmente en India, Sudáfrica, Sudamérica, Antártida y Australia. No conocemos ningún mecanismo que pudiera haber formado hielo únicamente en estas regiones ni comprendemos cómo un mismo género de árboles pueda ser nativo de cinco continentes y haber vivido bajo condiciones climáticas tan diferentes.

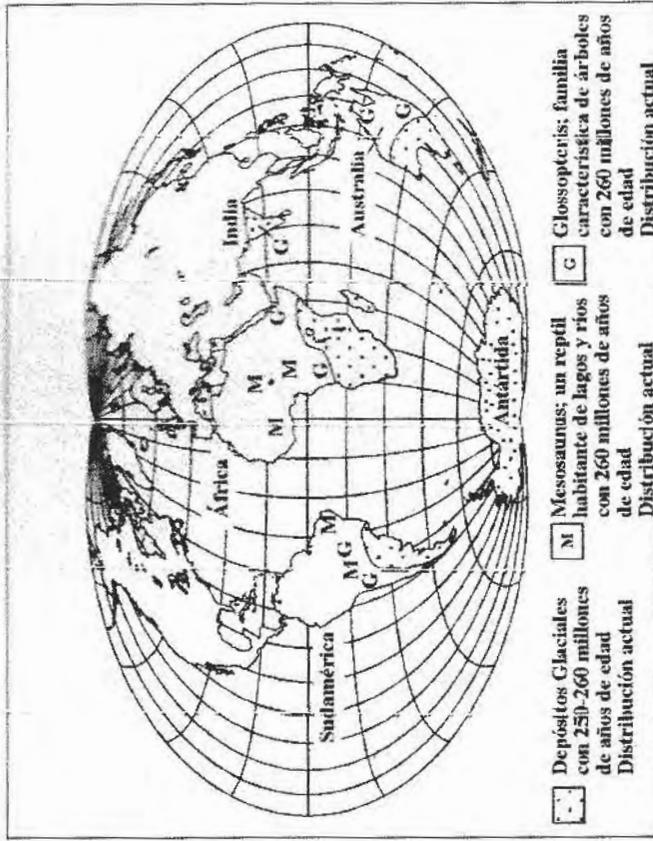


Figura 1-2. Mapa que muestra la distribución dispareja e inexplicable del lagarto fósil de agua dulce *Mesosaurus*, el árbol fósil *Glossopteris*, y los depósitos glaciales de hace 250-260 millones de años al ser marcada en un mapa mundial actual (tomado de The Theory of Plate Tectonics, copyright 1994, Tasa Graphic Arts, Inc.).

Paleomagnetismo

En 1966 los geólogos descubrieron que las rocas conservaban un registro del pasado campo magnético de la Tierra. Se hicieron dos descubrimientos asombrosos. El primero fue que algunos tipos de rocas tienen un componente magnético que se imprime cuando se forman y que permite determinar su ubicación original (latitud). Cristales diminutos de magnetita actúan como brújulas en miniatura que se alinean con las líneas de fuerza del campo magnético de la Tierra mientras la roca aún está derretida o los sedimentos aún caen en el agua. En los polos, estas líneas de fuerza son verticales con respecto a la superficie de la tierra, y horizontales en el ecuador. En cada latitud intermedia las mismas se encuentran en un ángulo único (Figura 1-3). Midiendo el ángulo de cristales de magnetita, y teniendo en cuenta posibles inclinaciones posteriores de los estratos se puede determinar la latitud original de la roca. Estos estudios han demostrado que la mayoría de las rocas están ahora lejos de donde se formaron y que por regla general, cuanto más antiguos son, más se

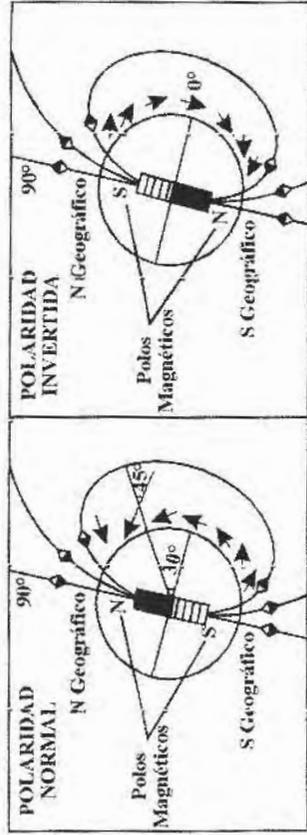


Figura 1-3. Diagrama del campo magnético de la Tierra durante las polaridades normal e inversa. La dirección y polaridad de las líneas magnéticas de fuerza son indicadas por medio de flechas. Por ejemplo, el ángulo de los cristales magnéticos en rocas depositadas a 30° de latitud será de 45°.

han desplazado. Más aún, la medición de los ángulos paleomagnéticos en rocas de la misma edad ubicadas en diferentes continentes, lo cual permite determinar donde se encontraban los polos para cada continente, demuestra que cada continente se ha movido en diferentes direcciones. En otras palabras, para un mismo punto en el tiempo, cada continente produce una diferente posición del polo (Figura 1-4). Cuando se hace retroceder a los continentes de modo que presenten una misma posición del polo para cada intervalo, por ejemplo, de 260 a 250 millones de años, forman un gran supercontinente llamado *Pangea*. El área terrestre contigua al sur dentro de *Pangea* se llama *Gondwana*. Aquí las rocas que contienen fósiles de *Mesosaurus* están ubicadas en áreas cercanas, que todos los depósitos de hielo forman una única cupa que cubre el polo, y que los restos fósiles de *Glossopteris* ocupan un área de tierra contigua ubicada en una latitud similar (Figura 1-5).

El segundo descubrimiento extraordinario acerca del paleomagnetismo fue que los polos magnéticos del norte y del sur parecen haberse invertido erráticamente durante el transcurso del tiempo. En determinados momentos, las mediciones paleomagnéticas de las rocas demuestran que el antiguo polo norte se encontraba en el mismo sitio que el actual —esto es conocido como polaridad del norte— mientras que en otros casos el antiguo polo sur se encontraba donde está el polo norte actualmente —esto es conocido como polaridad invertida (Figura 1-3). Así, la historia de la Tierra se divide en períodos de polaridad normal e invertida, los cuales varían grandemente en duración. Los estratos normales e invertidos pueden ser reconocidos más perfectamente en las lavas basálticas enfriadas ubicadas en el fondo de los océanos, pero tam-

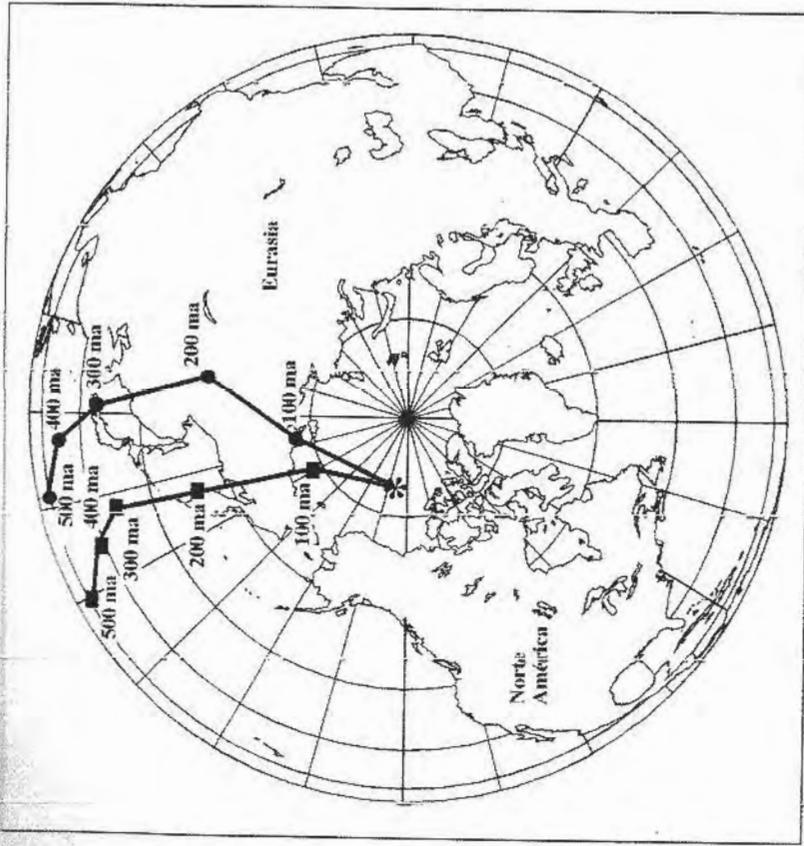


Figura 1-4. Mapa que muestra los diferentes puntos (conectados por una línea denominada «curva polar ondulante») en el que las medidas paleomagnéticas predicen en donde habría estado el polo en cada uno de los períodos indicados. Obsérvese que las rocas medidas en Europa (cuadrados negros) proporcionan diferentes posiciones del polo para cada uno de los períodos que las rocas medidas en Norteamérica (círculos negros). Puesto que asumimos que en cualquier punto en el tiempo sólo pudo existir un polo magnético norte y uno sur, las dos curvas prueban que cada continente se ha movido en direcciones opuestas. Si moviéramos los continentes para hacer que sus respectivas curvas polares ondulantes coincidiesen, Europa quedaría junto a Norteamérica y el Océano Atlántico desaparecería (tomada de The Theory of Plate Tectonics, copyright 1994, Tasa Graphic Arts, Inc.).

bién están registrados en muchas secuencias de estratos sedimentarios que se encuentran en la superficie terrestre. En la medida que el campo magnético se aplica a toda la Tierra, cada episodio paleomagnético se encuentra impreso en todas las rocas que se encontraban en proceso de formación en dicho intervalo. Cuando se identifican secuencias de estratos que presentan el mismo patrón de polaridades normales e invertidas en diferentes partes del mundo, es posi-

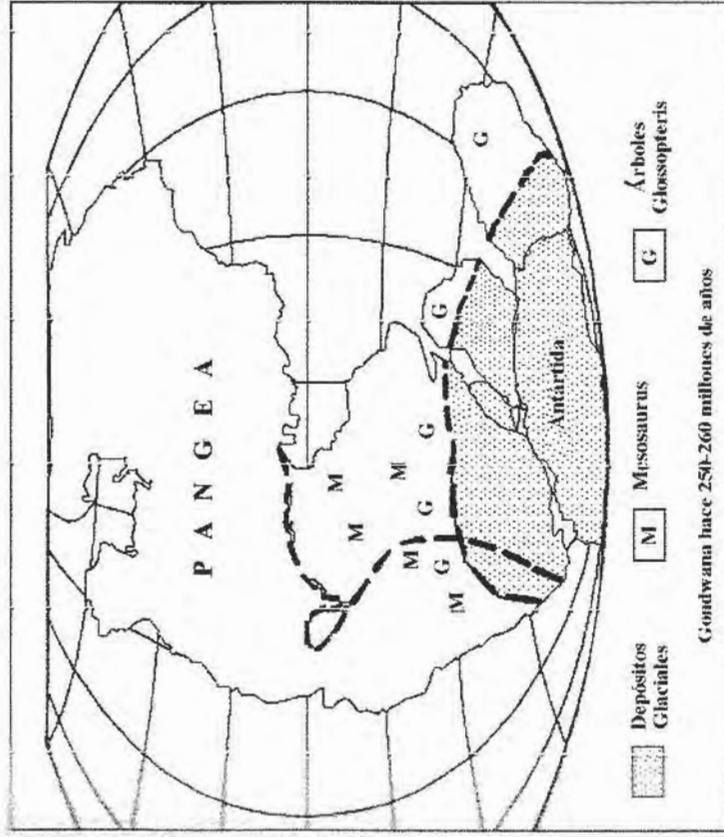


Figura 1-5. Mediante el uso de evidencia paleomagnética procedente de rocas de 250-260 millones de años de antigüedad, los geólogos han reconstruido un mapa del mundo para ese período de tiempo, que aquí se presenta. El mismo muestra un grupo de continentes ubicados hacia el sur y unidos en un supercontinente llamado Pangea. Los fósiles de los lagartos de agua dulce *Mesosaurus* se encuentran ahora agrupados en una sola región, mientras que los árboles *Glossopteris* forman un cinturón latitudinal al norte del unificado casquete polar sur (tomada de The Theory of Plate Tectonics, copyright 1994, Tasa Graphic Arts, Inc.).

ble afirmar que éstos tienen la misma edad aun cuando las secuencias pueden variar en espesor en diferentes regiones (Figure 1-6). Estos descubrimientos fueron claves para comprender como funciona el modelo de placas tectónicas.

El modelo de placas tectónicas

La esencia de este modelo es que la Tierra tiene una capa externa, relativamente rígida, de unos 75-125 km de espesor, conocida como litosfera (Figura 1-7). La litosfera, que está cubierta por una delgada corteza en el fondo de los océanos y por una corteza más gruesa en las áreas continentales (Figura 1-7), se rompe en «placas» grandes y pequeñas como consecuencia del flujo plástico de las rocas

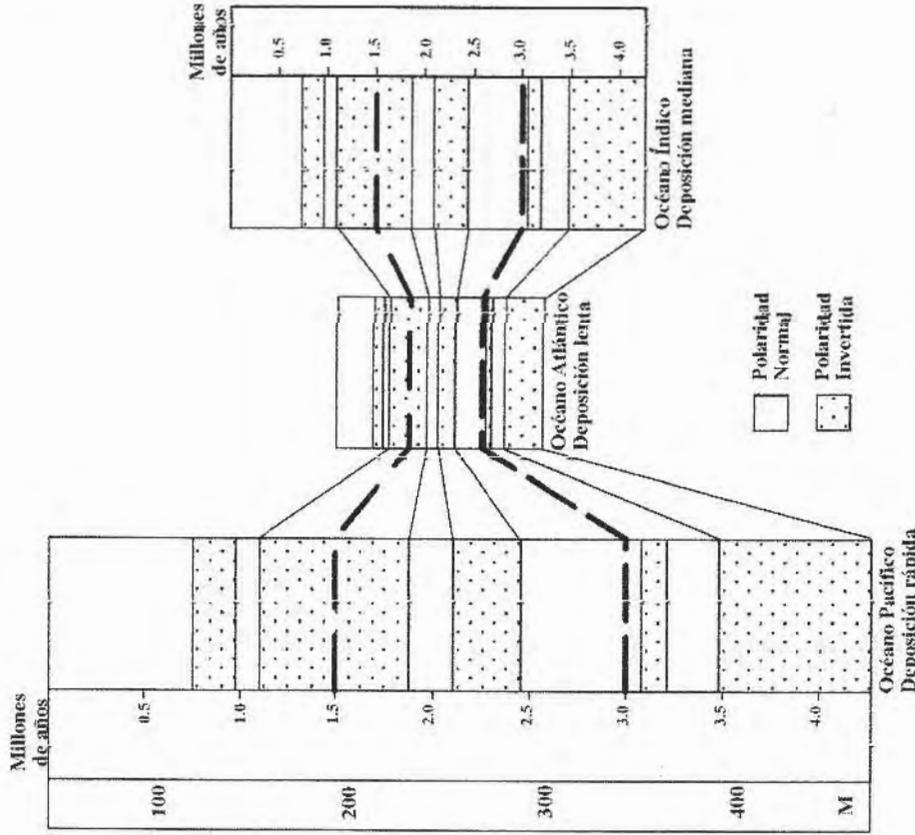


Figura 1-6. Tres secuencias magnéticas pelares se muestran sobrepuestas en muestras hipotéticas de secuencias sedimentarias de la misma edad pero diferente grosor procedentes de los océanos Pacífico, Atlántico e Índico. Las secciones sedimentarias varían en grosor debido a las diferencias en las tasas de sedimentación. Sin embargo, en cada muestra el patrón de secuencia de polaridad se mantiene identificable a pesar de que uno está proporcionalmente expandido (sedimentación rápida) y el otro está proporcionalmente contraído (sedimentación lenta). La línea indica líneas que pueden ser trazadas a fin de identificar el mismo horizonte temporal en cada sección.

más calientes y densas que se encuentran debajo y que se renuevan constantemente debido al considerable calor generado en el interior de la Tierra por minerales radioactivos. Esta capa más profunda, que tiene 2,900 km de espesor, es conocida como manto y rodea el núcleo aún más denso de la Tierra (Figura 1-7). El flujo del manto debajo de la litosfera sigue un patrón de convección (o de difusión del calor por circulación), de modo que en algunas zonas de la Tierra la

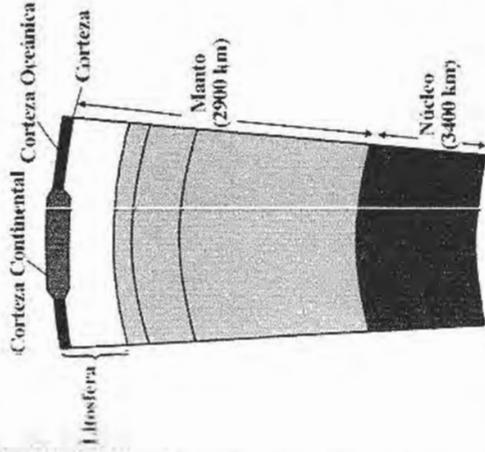


Figura 1-7. Diagrama que muestra los términos y espesores de las diferentes capas que los geólogos utilizan para definir la estructura interna de la Tierra. Obsérvese las diferencias de grosor entre la corteza oceánica y la continental.

roca líquida y caliente, conocida como magma, sube hacia la superficie y se dispersa hacia afuera, mientras que en otras, partes más frías del manto comienzan a hundirse (Figura 1-8). Las placas de la corteza se desplazan pasivamente sobre este manto que está constantemente removiéndose. La interacción de estas placas, que se separan, chocan o pasan una al lado de la otra, produce todos los rasgos geológicos de importancia de la superficie terrestre.

Quizás el rasgo más llamativo de la corteza terrestre sea la división en continentes y océanos. Para la mayoría de las personas, esto simplemente significa que en unos lugares hay tierra y en otros agua. Para los geólogos, la diferencia es mucho más profunda (Figura 1-9). La litosfera de la tierra es muy diferente debajo de los continentes que debajo de los océanos. La corteza continental es mucho más gruesa y en promedio menos densa y estructuralmente más compleja que la corteza oceánica. La corteza continental está conformada por rocas que han sido intensamente deformadas y alteradas química y físicamente, incluyendo algunas de hasta 3 ó 4 mil millones de años. La corteza oceánica es más delgada, más densa, relativamente menos alterada químicamente, y no tiene más de 200 millones de años. Más aún, la corteza oceánica es más o menos deformada y contiene un registro de la fuerza y la polaridad del campo magnético de la Tierra en franjas paralelas a cada lado de largas cordilleras centrales donde el magma emerge a la superficie. Cada franja de polaridad a un lado de la cordillera central tiene una copia exacta al otro lado (Figura 1-10). Las razones que explican por qué esto es así, serán analizadas más adelante. Las diferencias geológicas entre la corteza continental y la

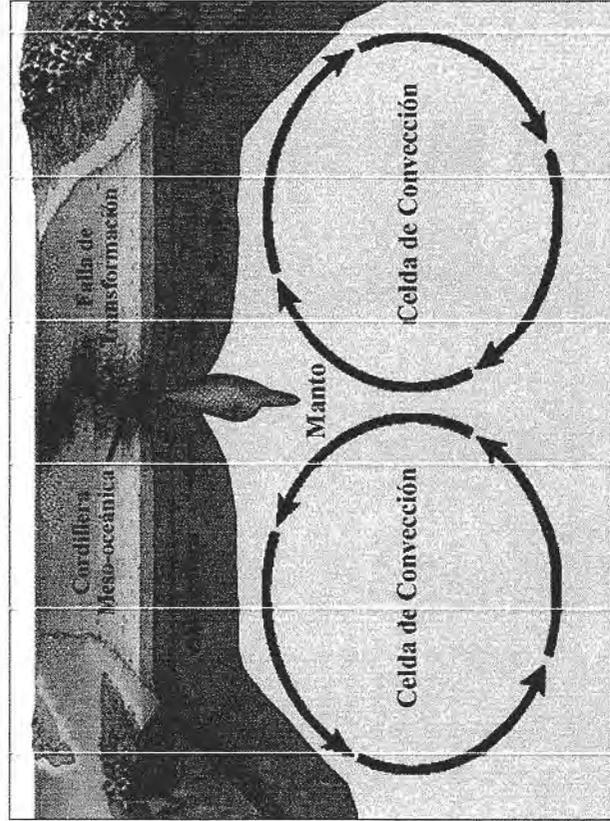


Figura 1-8. Corte de la Tierra mostrando el patrón de convección del magma en el manto, así como los puntos donde el magma asciende a la superficie, donde la litósfera es transportada lateralmente, y donde el magma y la litósfera se sumergen. El flujo del manto produce el movimiento de las placas superficiales de la corteza terrestre (tomada de The Theory of Plate Tectonics, copyright 1994, Tasa Graphic Arts, Inc.).

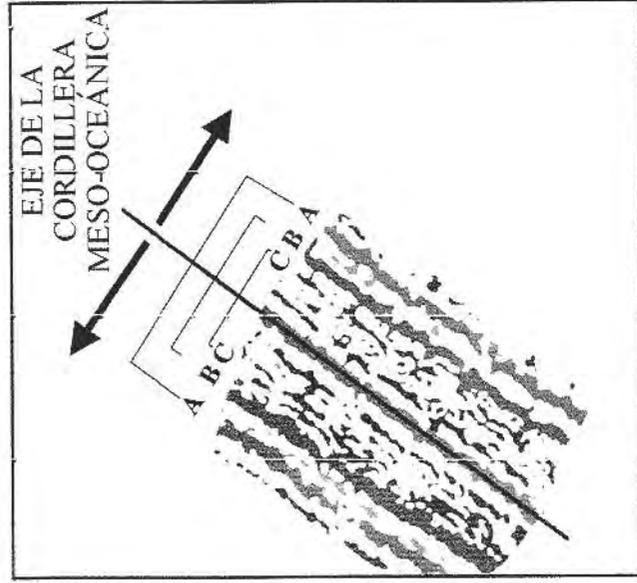


Figura 1-10. Mapa magnético del fondo del Océano Atlántico al suroeste de Islandia que muestra las bandas paralelas de polaridad normal e invertida. Cada una de las bandas al este de la cordillera oceánica central tiene su correspondiente imagen-espejo hacia el oeste, tal como se indica en A, B, y C. Cuanto más lejos se encuentra la banda de la cordillera oceánica central, más antigua es. Al fechar las bandas radiométricamente mediante el uso de la escala de tiempo de inversión geomagnética, puede calcularse la tasa de expansión del fondo del océano (modificado de J. R. Heirtzler y otros, 1966, Magnetic Anomalies over the Reykanes Ridge, en *Deep Sea Research* 13(3):427-443, Figura 1; y de F. J. Vine, 1968, Magnetic Anomalies Associated with Mid-Ocean Ridges, en *The History of the Earth's Crust, A Symposium*, R. A. Phinney, editor, Figura 6).

oceánica se explican en el modelo de placas tectónicas gracias a las diferentes maneras en que las diversas placas se forman e interactúan.

Hay tres tipos principales de interacciones. La primera, en la que chocan dos placas, es conocida como una *zona de subducción*. Existen tres posibilidades. Las dos placas pueden ser oceánicas, o una puede ser oceánica y la otra continental, o ambas pueden ser continentales, como en el Himalaya, donde India y Asia han chocado. En Mesoamérica tratamos sólo con las primeras dos posibilidades. En estas colisiones la placa más densa se hunde debajo de la otra haciendo usualmente que se forme un foso oceánico antiguo y profundo (Figura 1-11). La placa que se hunde comienza a derretirse a unos 70 km de profundidad y los elementos más livianos de su magma suben hasta la

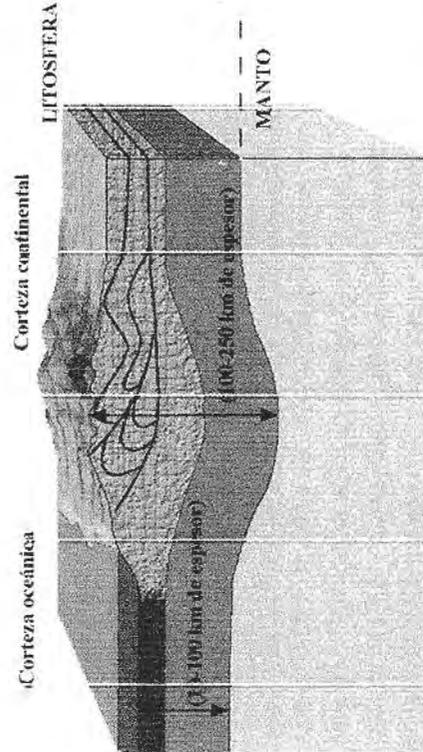
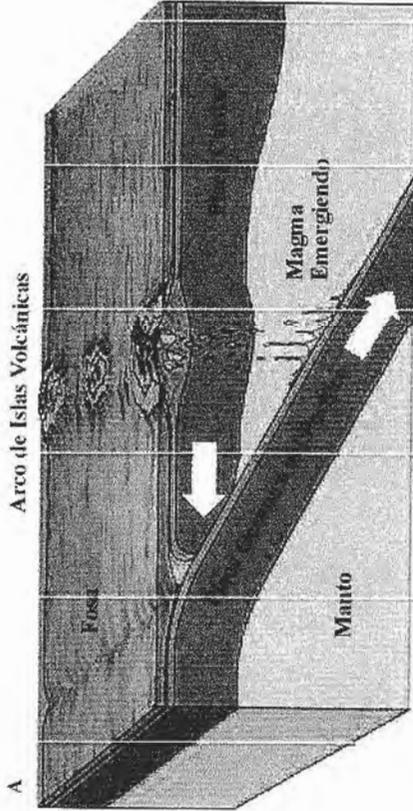


Figura 1-9. Corte de la litósfera sólida mostrando las diferencias en espesor y estructura entre la corteza oceánica y la continental (tomada de The Theory of Plate Tectonics, copyright 1994, Tasa Graphic Arts, Inc.).

EL SUR DE CENTROAMÉRICA
(Etapa inicial del Istmo de Panamá)



EL NORTE DE CENTROAMÉRICA

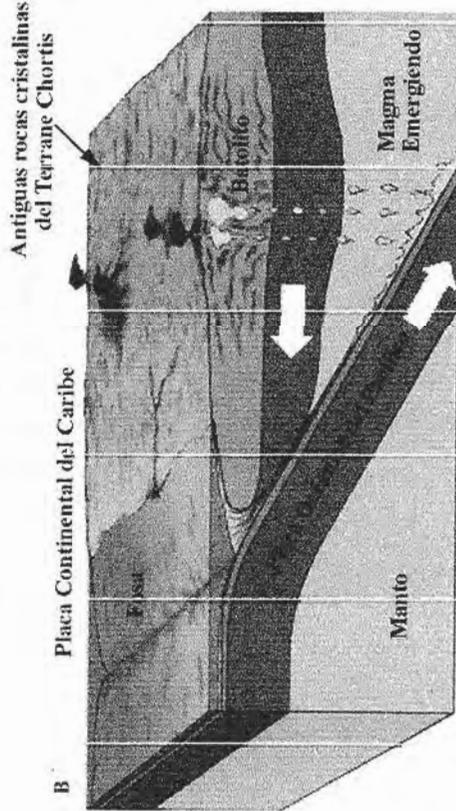


Figura 1-11. Cortes de zonas de subducción donde cada placa es corteza oceánica. (A) Muestra un arco de islas de origen volcánico y representa una etapa temprana de la formación de la porción sur de Centroamérica; (B) muestra una zona de subducción en donde la placa de la corteza oceánica se desliza por debajo de la placa de la corteza continental. Este es el modelo para la estructura de la porción norte de Centroamérica. Los batolitos y los sedimentos metamórficos que los rodean, al ser erosionados y expuestos en la superficie, formarán las tierras altas cristalinas centrales (tomada de The Theory of Plate Tectonics, copyright 1994, Tasa Graphic Arts, Inc.).

superficie a través de la placa superior. Si esa placa es delgada, como en el caso de la corteza oceánica, estos magmas se derraman en la superficie como lava o estallan como una mezcla de gases, cenizas y fragmentos de roca fundida llamada tefra, a lo largo de una línea curva de volcanes que forman un arco de islas volcánicas (Figura 1-11A). Si la placa superior es continental y gruesa, el magma a menudo no llega hasta la superficie y se enfría, formando dentro de la placa superior grandes cuerpos de rocas similares al granito, conocidos como batolitos (Figura 1-11B). Eventualmente, la erosión expone a estos batolitos en la superficie. La compresión y el desplazamiento hacia arriba de la placa superior en subducción, la suma de estos magmas más livianos, y la remoción de los sedimentos y otras rocas de la placa hundida hacia la placa superior hacen que la corteza de la placa superior se torne más gruesa y más «continental» con el paso del tiempo. Como resultado, la placa superior también cambia sutilmente su composición química.

La zona de colisión de placas, o zona de subducción es el principal punto donde se genera la corteza continental. Una vez formada, esta corteza, más liviana pero más gruesa por lo general no es subducionada sino que continúa desplazándose por encima de la corteza oceánica. De esta manera, continúa incorporando material y creciendo de manera constante, transformándose en áreas cada vez más extensas de corteza más gruesa y ligera que ahora conocemos como continentes. Los geólogos creen que este proceso ha estado ocurriendo a todo lo largo de la historia de la Tierra. Por esta razón, el área de corteza continental ha crecido y es estructuralmente más compleja y de composición más variada que las rocas oceánicas. Las zonas de subducción modernas o antiguas relacionadas con la corteza continental son las áreas donde se encuentran las cadenas montañosas del mundo, los profundos fosos oceánicos, las zonas de grandes terremotos y las cadenas de volcanes explosivos. Los antiguos magmas que forman las rocas similares al granito también arrastran con ellos los fluidos de los que provienen los metales preciosos y que constituyen a menudo los lugares donde se asientan importantes regiones mineras, tal como es el caso de gran parte de Centroamérica. Las zonas de subducción en las que dos placas oceánicas interactúan, por lo general forman solamente un arco de islas volcánicas, tales como el de las Antillas Menores o el de las Islas Aleutianas, aunque estos también están acompañados de fosos oceánicos lineales y de una importante actividad volcánica y sísmica (Figura 1-11A). Mas adelante pueden formar una franja de tierra continua, tal como es el caso del istmo centroamericano.

El segundo tipo de interacción de placas ocurre cuando el magma del manto

emerge y perfora la litosfera creando nueva corteza oceánica. Esto puede darse de dos maneras. En la primera, el magma se emerge en un solo punto en la superficie de la Tierra, dando lugar a la formación de un «punto caliente» y de un volcán de gran tamaño, tal como el Kilauea en Hawái. En estos puntos brotan grandes cantidades del magma original. Los geólogos creen que debido a que los «puntos calientes» son emisiones directas del manto inferior, son estacionarios respecto de los movimientos de la litosfera. Así, si la litosfera se mueve por encima de un punto caliente, el volcán de la superficie parece que se mueve a lo largo de la placa a través del tiempo, dejando atrás un trazo lineal de volcanes extintos, de la misma manera en que quedaría un rastro quemado en un pedazo de papel movido constantemente sobre una vela encendida. La huella de la llama marcaría la dirección del movimiento del papel, de la misma manera que el trayecto de los volcanes extintos marca la dirección del movimiento de la placa.

Más comúnmente, el magma emergente se acumula a lo largo de fisuras que pueden tener cientos o miles de kilómetros de largo. Como resultado de la emergencia de magma denso y caliente, la superficie de la corteza se eleva hasta formar una ancha cordillera, aunque la línea a lo largo de la cual el magma llega a la superficie y se derrama hacia afuera es un valle formado por fallas o una grieta (Figura 1-12A). Debido a que estas cordilleras separadas por una fisura se dan a lo largo del centro de los océanos, este tipo de interacción de placas es conocido como *cordillera oceánica central* (MOR según las siglas en inglés). Las cordilleras oceánicas centrales permiten a los geólogos vislumbrar la roca producida directamente desde el manto (conocida como peridotita) aunque, por lo general, la corteza oceánica se forma como resultado de la decantación de las emisiones de peridotita sobre las cordilleras oceánicas centrales, las cuales rápidamente se solidifican produciendo un basalto denso y duro de color negro. Este basalto cubre el fondo de todos los océanos del mundo y no se encuentra mezclado con otras rocas ni fraccionado o purgado de sus elementos más ligeros. Esto explica por qué la corteza oceánica es más delgada pero más densa que la corteza continental formada en las zonas de subducción. Las rocas fraccionadas que forman los continentes tienen las características generales del granito y en origen y composición química contrastan fuertemente con el típico basalto de la corteza oceánica. De las diferencias entre la corteza oceánica y la continental también se desprende que, al formarse, las cordilleras oceánicas centrales se constituirán en el sitio de nuevos océanos y que dichos océanos crecerán conforme la nueva corteza se va expandiendo (Figura 1-12B).

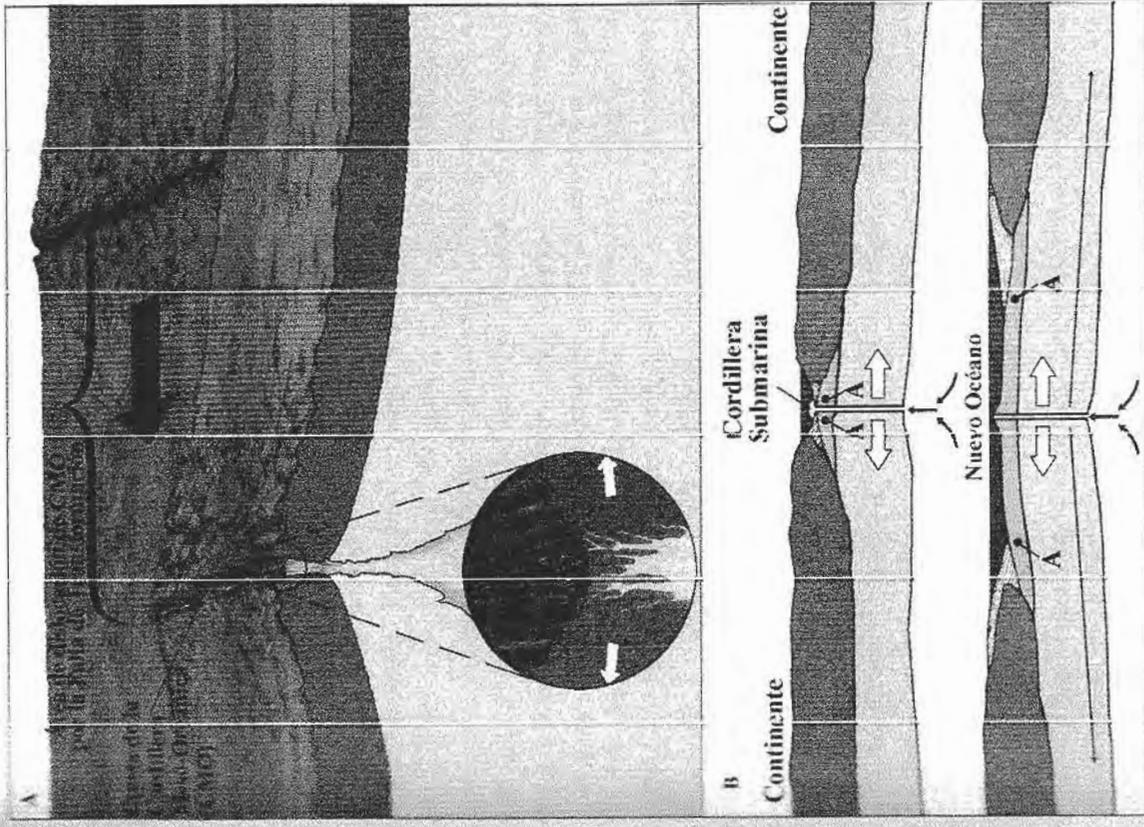


Figura 1-12. Corte de una cordillera oceánica central mostrando el valle de fisura submarino por donde el magma (basalto) es expulsado hacia la superficie y contribuye a la formación de la nueva corteza oceánica. (A) Muestra la cordillera oceánica central dislocada por una falla de transformación; (B) indica como una cordillera oceánica central contribuye a la lenta formación de un nuevo océano sobre una joven corteza oceánica (tomada de The Theory of Plate Tectonics, copyright 1994, Tasa Graphic Arts, Inc.; y Harold, L., Levin, 1981, Contemporary Physical Geology, Philadelphia, Pa.: Saunders College Pub., 271, Figura 10-14).

Cuando el magma emergente llega a la superficie en la cordillera oceánica central y comienza a enfriarse, la miríada de cristales minúsculos de magnetita que hay dentro de él se alinean de acuerdo al campo magnético de la Tierra en el ángulo correspondiente a la latitud de la Tierra en dicho punto. También adquiere la polaridad y la intensidad del campo magnético de la Tierra al momento de enfriamiento. Una vez que se enfría y endurece el basalto, la señal magnética queda «congelada». Conforme la corteza oceánica se expande hacia afuera en direcciones opuestas a cada lado de la cordillera oceánica central, nuevo magma se acumula y toma su lugar. Si el campo magnético de la Tierra ha cambiado de polaridad e intensidad durante este proceso, el nuevo basalto tendrá una señal paleomagnética diferente a la del basalto anterior, el cual por entonces forma dos franjas imágenes-espejo en el fondo del océano a cada lado del nuevo basalto, que tienen idéntica polaridad, intensidad magnética y edad (Figura 1-10). A medida que continúa el proceso a través de millones de años, se forman nuevas franjas imágenes-espejo de manera continua a cada lado de la cordillera oceánica central. Como resultado, las más antiguas se desplazan y separan cada vez más. Cada franja, que corre a lo largo del océano en expansión, tiene la misma edad y polaridad en cualquier punto de su extensión. De esta manera, los geólogos pueden establecer la edad de la franja analizando el deterioro de los minerales radioactivos dentro de un pedazo de basalto en un determinado punto, un proceso al que se denomina datación radiométrica, y así estableciendo la edad de esa franja en cualquier punto de su extensión. Si la edad de la franja y la distancia del centro de la cordillera oceánica central es conocida, entonces se puede calcular la velocidad a la cual el suelo del basalto se expande a partir de la cordillera oceánica central. La tasa típica de estos movimientos, es de 3 a 8 cm al año, lo suficiente como para expandir el océano Atlántico a su ancho actual en unos 230 millones de años.

Así, vemos que los océanos, a través de su cordillera oceánica central, se encuentran allí donde se origina la nueva corteza, y que esta corteza es desplazada hacia afuera en ambas direcciones llevando un registro de la edad, ancho e historia paleomagnética del océano en cada etapa de su crecimiento. En la medida que este mismo proceso tiene lugar en dos o tres océanos simultáneamente, las secuencias de inversión de polaridad permiten a los geólogos correlacionar las franjas que se han formado en un mismo intervalo en cada uno de ellos. Más aún, los sedimentos acumulados en secuencias verticales en otras partes del fondo oceánico, así como en la tierra, también registran los mismos episodios de polaridad normal e invertida (Figura 1-6). Dentro de 200 a 300 millones de años, el suelo oceánico en expansión eventualmente

llegará a una zona de subducción donde se hundirá y se derretirá. Por esta razón no se encuentra ninguna corteza oceánica antigua en la Tierra.

El tercer y último tipo de interacción de placas es conocido como *Falla de Transformación*. Las placas no pueden alejarse de todas las cordilleras oceánicas centrales a la misma velocidad debido, en primer lugar, a la forma esférica de la Tierra y, en segundo lugar, porque la lava se genera a diferentes ritmos en diferentes lugares. Para que diferentes porciones de la corteza puedan moverse a diferentes velocidades, las mismas deben quebrarse en segmentos a lo largo de fallas que transforman el movimiento de la corteza en expansión en unidades (placas) que tienen diferentes velocidades —de ahí el término *Falla de Transformación*. A diferencia de las otras dos, este tipo de interacción no implica movimientos verticales. Por lo tanto, presenta muy poca o nula actividad volcánica y no implica destrucción o creación de material de corteza. En las fallas de conversión, las placas se deslizan una junto a la otra, dislocando estructuras geológicas previas (Figura 1-12A). El rasgo más distintivo de una falla de conversión es la intensa actividad sísmica. Las fallas de conversión alteran las zonas de subducción y las cordilleras oceánicas centrales preexistentes, de modo tal que la corteza de la Tierra se presenta actualmente como un mosaico de pequeñas y grandes placas, todas ellas interconectadas por una red de juntas de cualquiera de estos tres tipos (Figura 1-13).

El modelo de placas tectónicas ha permitido por primera vez a los geólogos unir en una sola teoría, los patrones previamente no relacionados de cordilleras montañosas, actividad volcánica, terremotos y fosos oceánicos, al igual que los patrones de distribución de fósiles y rocas en el pasado geológico, que de otra manera serían inexplicables. Usaremos este modelo para tratar de describir la reciente historia geológica de Mesoamérica, la cual ha estado dominada por las interacciones de una importante zona de subducción que corre a lo largo de su margen pacífico y de dos fallas de conversión que la limitan al norte y al sur. Mesoamérica está afectada por la interacción de cinco placas diferentes y dentro de sus fronteras existen hay dos juntas triples —puntos muy complicados en donde tres placas se entrecruzan—. Por estas razones su historia geológica ha sido compleja y violenta.

ARMANDO CENTROAMÉRICA

La Centroamérica moderna ha sido geológicamente reconocible tan solo en los últimos pocos millones de años. Anteriormente, las unidades geológicas que forman el istmo actual o no se habían formado o se encontraban ubicadas en

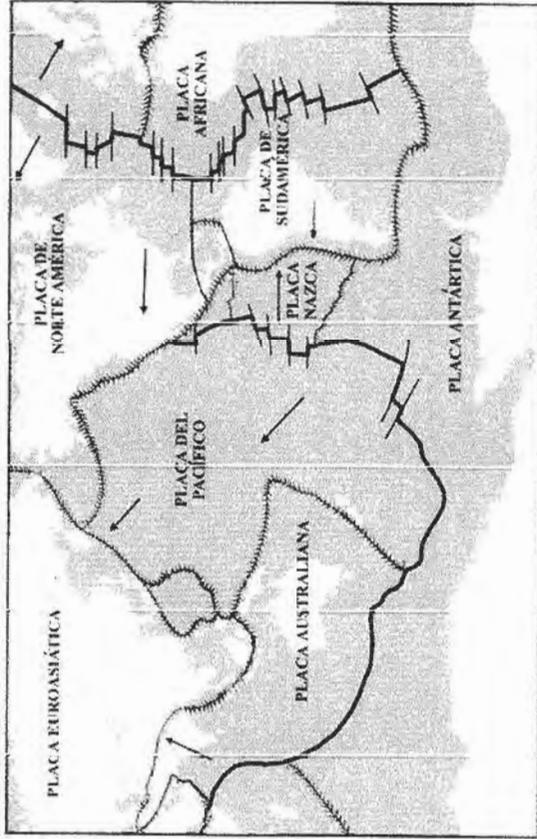


Figura 1-13. Mapa de las principales placas del mundo. Las placas se definen al conectar las cordilleras oceánicas centrales con las fallas de transformación (líneas negras gruesas), y con las zonas de subducción (líneas negras quebradas) (tomado de The Theory of Plate Tectonics, copyright 1994, Tasa Graphic Arts, Inc.).

otras latitudes. Las unidades geológicas que se han formado en un lugar y que, como resultado del movimiento de placas han sido trasladadas, a menudo a grandes distancias, y adheridas a otra placa durante el proceso de subducción, son conocidas como *Terranes Exóticos*. La Centroamérica moderna está compuesta por la unión de varios de estos terranes. Sin embargo, cada uno de ellos se ha formado en diferentes ambientes y, por lo tanto, contienen rocas y fósiles completamente diferentes que dan testimonio de sus diferentes génesis e historias. El término geológico *terrene* es distinto de *terreno*, que se refiere a la naturaleza de la superficie de la tierra.

En términos geológicos, Mesoamérica ha sido muy afectada por los movimientos de Sudamérica y de Norteamérica. Hace unos 250 millones de años, éstas formaban dos enormes placas que, junto a Europa y África, estaban casi completamente fusionadas en un gran supercontinente que los geólogos llaman *Pangea*. Hace unos 140 millones de años, hacia el fin del período jurásico, Pangea comenzó lentamente a dividirse mediante la formación de una cordillera oceánica central. Al principio, América del Norte se separó de Europa, Norte de África y Sudamérica, dando lugar a la formación del océano Atlántico, el cual por entonces se conectaba directamente con el Pacífico a

través de la ubicación actual de Mesoamérica (Figura 1-14). En la orilla sur de la placa norteamericana, el futuro México formó una península a la cual se unieron los terranes Maya y Chortís. Aquí, se depositaron hace más de 300 millones de años, los sedimentos que formarían las tierras altas cristalinas del norte de Centro América. El terrane Maya permanecería unido a México en una posición estable. En contraste, el terrane Chortís eventualmente se desprendería de México occidental.

Hace 80 millones de años, hacia el fin del período cretáceo, el océano Atlántico, que había estado ensanchándose, comenzó a expandirse hacia el sur, separando a África de Sudamérica (Figura 1-15). Al mismo tiempo, el punto caliente de Galápagos comenzó a verter una vasta cantidad de basalto que cubrió un área de 1,000 km por 3,000 km (el área gris de la Figura 1-15). Por entonces, el océano Pacífico tenía su propio sistema de cordillera oceánica central, la cual comenzó a separar la placa Farallón en el este de la placa

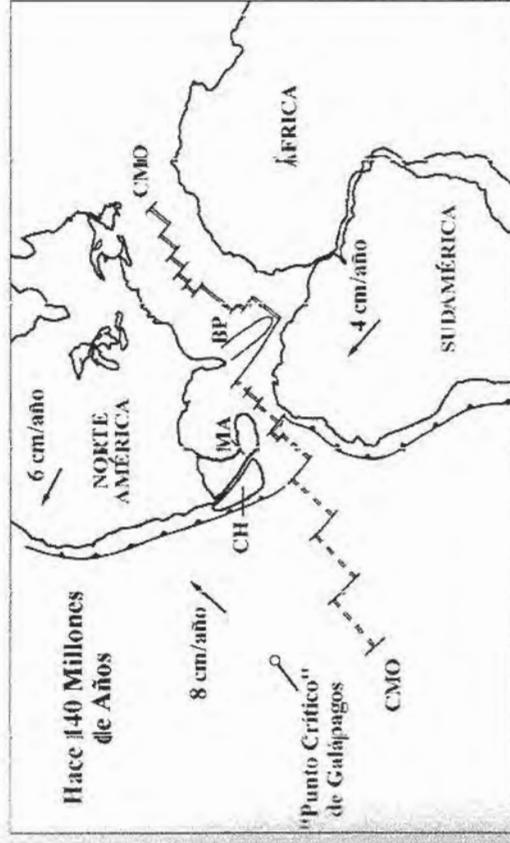


Figura 1-14. Reconstrucción de la disposición de las placas hace 140 millones de años, a finales del Período Jurásico. Las flechas indican la dirección y velocidad del movimiento relativo a las placas. Obsérvese que sólo el Atlántico Norte se ha abierto, conectándose con el Océano Pacífico, y que el Terrane de Chortís se encuentra en gran medida hacia el oeste del Terrane Maya. PB = Plataforma de Bahamas; CH = Terrane de Chortís; MA = Terrane Maya; la línea con triángulos negros indica una zona de subducción; la línea doble quebrada representa una cordillera oceánica central con fallas de transformación. Los símbolos son los mismos para las figuras 1-15, 1-16, 1-17, 1-18, y 1-20 (modificado de Duncan and Hargraves, en *The Caribbean South American Plate Boundary and Regional Tectonics*, W. Bonini, R. B. Hargraves, and R. Shagam, editores, Geological Society of America, Memoir 162, Figura 1).

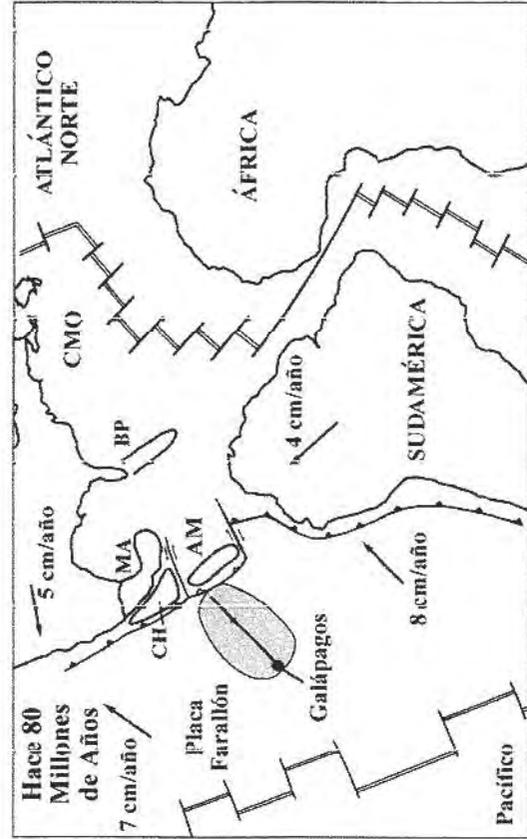


Figura 1-15. Reconstrucción de una placa de hace 80 millones de años, durante el Período Cretáceo tardío. El área sombreada es un «flujo» de basalto del «punto caliente» de Galápagos y AM representa un arco volcánico destinado a convertirse en las futuras Antillas Mayores (modificado de Duncan and Hargraves, en *The Caribbean South American Plate Boundary and Regional Tectonics*, W. Bomini, R. B. Hargraves, and R. Shagam, editores, Geological Society of America, Memoir 162, Figura 4).

Pacífica en el oeste. La orilla oriental de la placa Farallón se convirtió en una zona de subducción acompañada por un arco de actividad volcánica que se extendía a lo largo de la costa oeste de Norteamérica, e incluía el terrane Chortis en su extremo sur, un arco de islas a lo largo del sitio ocupado por la actual centroamérica, y continuaba a lo largo de la costa oeste de Sudamérica (Figura 1-15). El arco de islas existente en la ubicación actual de Centroamérica aparece denominado como AM (o Antillas Mayores) en la figura, por cuanto posteriores movimientos de placas habrían de desplazarlas hacia el noreste, donde eventualmente pasaron a formar las islas de Jamaica, Cuba y Española.

Hacia el fin del período cretáceo, hace aproximadamente unos 65 millones de años, el gran arco volcánico que se extendía a lo largo de la costa occidental de las Américas se rompió a la altura de Centroamérica. Un segmento de este arco, junto con la gran capa de basalto vertida por el punto caliente de Galápagos, fue impulsada hacia el noreste formando una nueva pero pequeña unidad, la placa del Caribe (Figura 1-16). En su orilla occidental se formaron una nueva zona de subducción y un arco de islas volcánicas, las cuales cons-

tituyen el origen geológico de la actual Centroamérica. La gran capa de basalto de Galápagos cubre actualmente el fondo del Mar Caribe. Algunos fragmentos de esta capa, que fueron desprendidos como resultado de movimientos de subducción, han sido preservados bajo la forma de terranes que bordean el Caribe.

De esta manera, hacia el fin del período cretáceo, la futura Centroamérica estaba constituida por la extensión sur de la placa de Norteamérica, la cual formaba una península continental (el actual México), con una extensión hacia el este formada por el terrane Maya, el cual actualmente se encuentra por debajo de las zonas de Yucatán, el Petén y Belice. Unido al terrane Maya por el sur se encontraba el terrane Chortis, recién llegado desde el noroeste, el cual subyace actualmente las regiones de El Salvador, el sur de Guatemala, Honduras y Nicaragua (Figura 1-16). La sutura entre los terranes Maya y Chortis corre a lo largo del valle de Motagua, en Guatemala, en donde rocas

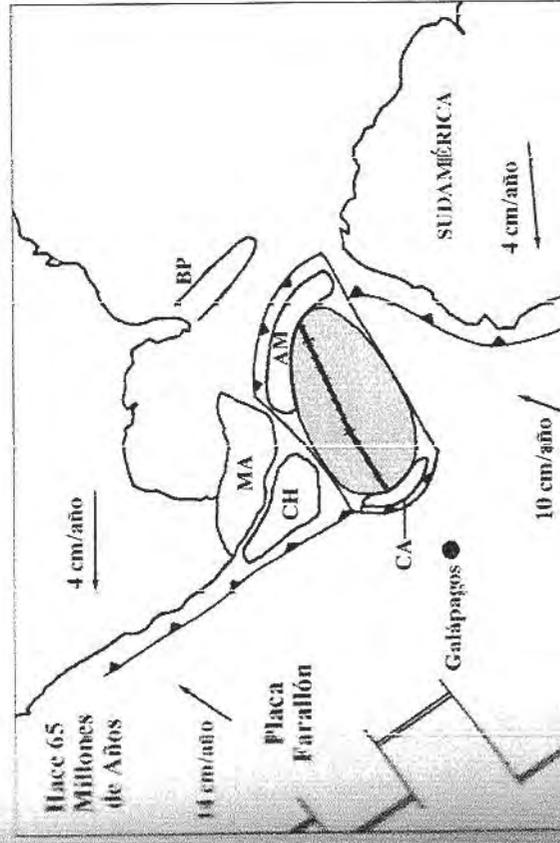


Figura 1-16. Reconstrucción de una placa de hace 65 millones de años, durante la transición del Cretáceo al Terciario. Obsérvese que el Bloque Chortis se encuentra ahora al sur del terrane Maya al cual está fusionado; el arco de las Antillas Mayores se ha movido hacia el noreste y la nueva Placa del Caribe (área sombreada), cuyo fondo está subyugado por el «flujo de basaltos» de Galápagos, está delimitado al oeste por una nueva zona de subducción que forma el arco volcánico de Centroamérica (CA) (modificado de Hargraves and Hargraves, en *The Caribbean South American Plate Boundary and Regional Tectonics*, W. Bomini, R. B. Hargraves, and R. Shagam, editores, Geological Society of America, Memoir 162, Figura 5).

contemporáneas con características completamente diferentes y formadas en diferentes latitudes, se encuentran cara a cara en lados opuestos del valle. La futura Costa Rica y el oeste de Panamá eran por entonces una serie de islas volcánicas oceánicas que se extendían hacia el sur del terrane Chortis (señaladas en la Figura 1-16 como CA).

Durante el período Eoceno, hace unos 40 millones de años atrás, el arco volcánico que bordeaba la placa del Caribe hacia el noreste, chocó finalmente con la plataforma Bahamas-Florida, previniendo efectivamente más movimientos hacia el noreste. Cuba y la Española (las actuales repúblicas de Haití y República Dominicana) se formaron como resultado de esta colisión. Después de esto, la placa del Caribe comenzó a desplazarse hacia el este formando una nueva zona de subducción, la cual actualmente se encuentra a lo largo del arco volcánico de las Antillas Menores (Figura 1-17).

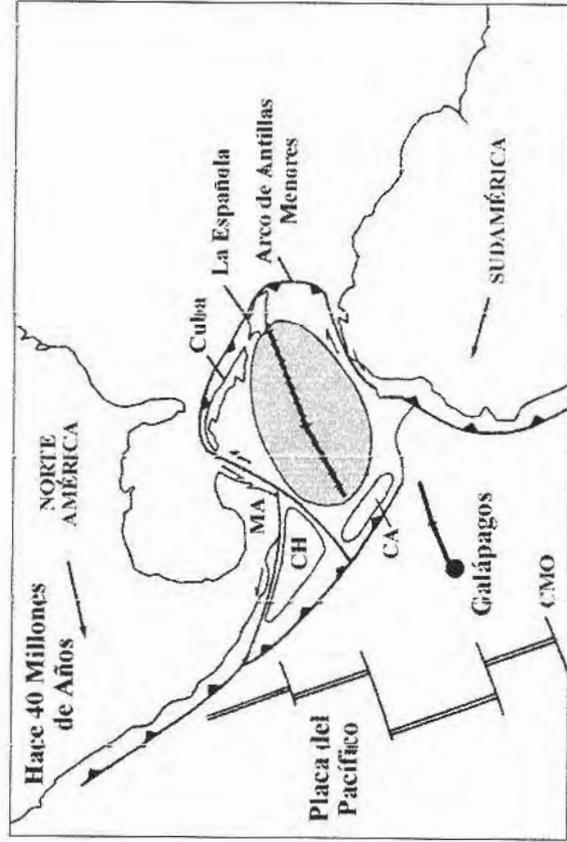


Figura 1-17. Reconstrucción de una placa de hace 40 millones de años, durante el Período Eoceno tardío. Ahora el arco volcánico de las Antillas Mayores ha chocado con la Plataforma de Bahamas, y el nuevo movimiento de la Placa del Caribe es hacia el este a lo largo del arco de las Antillas Menores. Las Américas han pasado por encima del sistema de la cordillera oceánica central del Pacífico y de gran parte de la Placa Farallón; existe un arco volcánico continuamente activo a lo largo de todo el Pacífico oriental (modificado de Duncan and Hargraves, en *The Caribbean South American Plate Boundary and Regional Tectonics*, W. Bonini, R. B. Hargraves, and R. Shagam, editores, Geological Society of America, Memoir 162, Figura 6).

Entretanto, la placa Farallón en el norte había sido completamente subducida bajo la placa de Norteamérica y el sistema de la cordillera oceánica central del Pacífico intersectaba la costa cerca de la actual frontera entre México y los Estados Unidos. Más hacia el sur, la placa Farallón continuó moviéndose con el terrane Chortis, así como con el arco que habría de formar Centroamérica y con Sudamérica (Figura 1-17).

Hacia el comienzo del Período Mioceno, 20 millones de años atrás, la placa del Caribe se había extendido considerablemente hacia el este (Figura 1-18). Por entonces, se había desarrollado una brecha oceánica entre el arco volcánico de Centroamérica y Sudamérica, la cual separaba las fajas de Norte y Sudamérica. Adicionalmente, la placa Farallón se había dividido en dos unidades, la placa Cocos hacia el norte y la placa Nazca hacia el sur. La Figura 1-19A muestra una reconstrucción tentativa de la geografía del istmo por ese entonces.

Como resultado de estos movimientos de placas, durante este período comenzó a cerrarse gradualmente la conexión de aguas profundas entre el

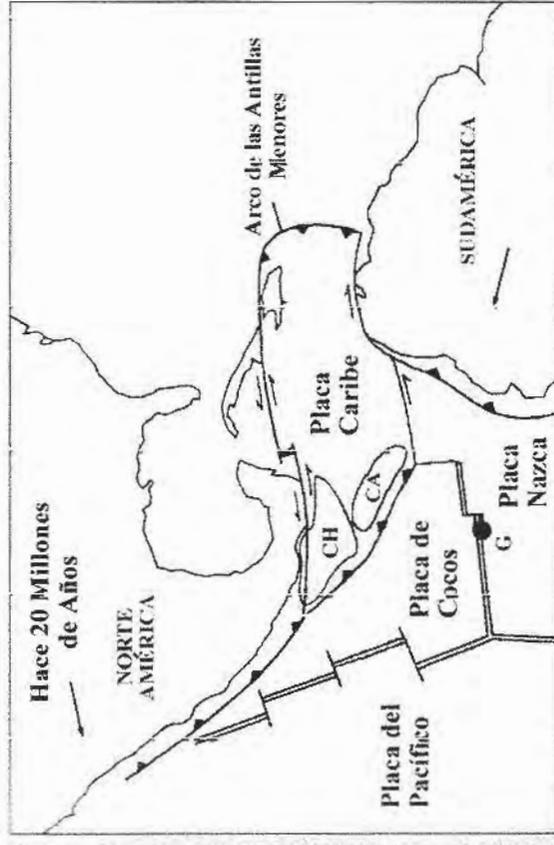


Figura 1-18. Reconstrucción de una placa de hace 20 millones de años. La Placa Farallón se encuentra ahora dividida en las Placas Cocos y Nazca, y la Placa del Caribe continúa desplazándose hacia el este, a la par que es «comprimida» por el movimiento relativo en dirección noroeste de Sudamérica (modificado de Duncan and Hargraves, en *The Caribbean South American Plate Boundary and Regional Tectonics*, W. Bonini, R. B. Hargraves, and R. Shagam, editores, Geological Society of America, Memoir 162, Figura 7.2).

Pacífico y el Caribe. El arco volcánico que habría de formar Centroamérica comenzó a extenderse hacia el este y hace unos 12 millones de años chocó finalmente con Sudamérica, haciendo que el futuro istmo se elevase, convirtiéndose en una suerte de umbral de unos 1,000 metros de profundidad. Este trascendental evento ocasionó cambios profundos en ambos océanos que aún siguen teniendo lugar actualmente. El primer resultado de la interrupción de la conexión de aguas profundas (2,000 metros) entre ambos océanos fue la desaparición en el Caribe de plantas (diatomeas) y animales (radiolarios) microscópicos cuyos esqueletos están hechos de vidrio o sílice. En contraste, este importante componente del plancton sigue siendo abundante en el Pacífico actualmente.

Alrededor de 11 millones de años atrás, es probable que comenzaron a emerger varias islas en lo que actualmente es el oriente de Panamá y en la mitad sur de la actual Centroamérica. Y pocos millones de años después la región habría de convertirse en un archipiélago con una variedad de hábitats marinos y costeros. Este archipiélago restringió aún más la circulación marina entre el Caribe y el Pacífico, pero otros factores también comenzaron a influir en el proceso. La capa de hielo antártico había comenzado a crecer, por lo que el nivel del mar descendió a medida que el hielo se acumulaba en las capas polares y bajaban las temperaturas del mar. Algunos geólogos estiman que esto hizo que la corriente fría que fluye hacia el sur desde California, la cual actualmente se limita a la región norte, llegase hasta Guayaquil, en Ecuador, aislando efectivamente las especies marinas que viven en el Caribe de las del Pacífico. Animales microscópicos unicelulares con esqueletos calcáreos llamados foraminíferos son elementos característicos de los sedimentos que se encuentran en el fondo marino. Especies diferentes de estos animales viven en distintas profundidades y en diferentes condiciones de sedimentos. Los animales típicos de la actual Corriente de California se encuentran en sedimentos de hace unos 11 a 6 millones de años atrás a todo lo largo de la costa del Pacífico hasta Guayaquil. Las formas del Caribe no están mezcladas con ellos. Mientras que las especies marinas estaban aparentemente muy separadas en esta época, unos pocos animales nadadores o que podían pasar de isla en isla tales como los mapaches y los perezosos comenzaron a migrar entre Norte y Sudamérica (ver Capítulo 4) a medida que el istmo comenzó a emerger y se formaron más islas. Como resultado, hace unos 6 millones de años, el umbral istmico habría tenido tan sólo unos 150 metros de profundidad (Figura 1-19B).

Entre 6 y 3 millones de años atrás, tuvieron lugar nuevos cambios dramáticos en la región, los cuales culminaron con el cierre final de la barrera entre el

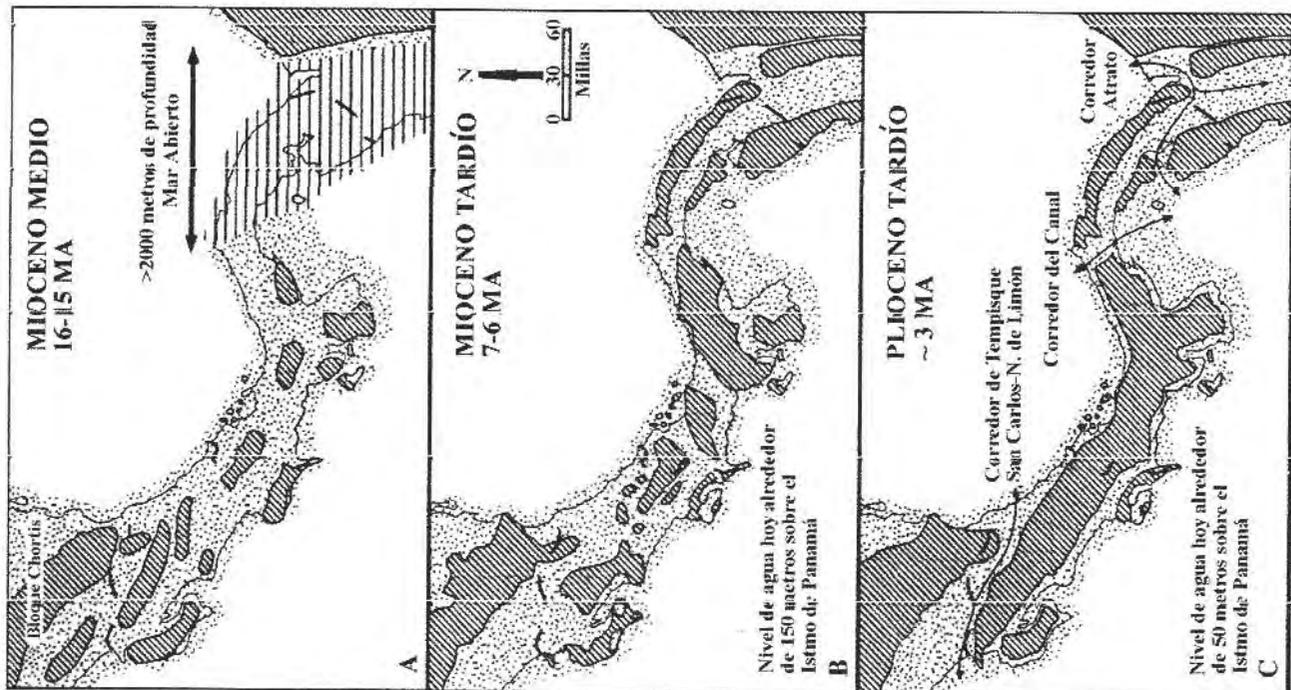


Figura 1-19. (A) Interpretación paleogeográfica esquemática del istmo centroamericano hace 15 millones de años, a mediados del Periodo Mioceno. El patrón de puntos indica la posición aproximada de la plataforma submarina. (B) Interpretación paleogeográfica esquemática del istmo centroamericano hace 6 millones de años, a fines del Periodo Mioceno. La parte más profunda de la plataforma submarina a lo largo del istmo tiene ahora alrededor de 150 metros. (C) Interpretación paleogeográfica esquemática del istmo centroamericano hace 3 millones de años, a fines del Periodo Plioceno. Aquí se indican los que probablemente fueran

Pacífico y el Caribe. Pero antes, la Corriente de California parece haberse replegado hacia el norte nuevamente de manera que una vez más las especies del Caribe y el Pacífico se entremezclaron. Debido a la creciente elevación de los macizos en las áreas de San Blas y Majé, en Panamá, y en los vecinos Andes sudamericanos, enormes cantidades de sedimento, de varios miles de metros de espesor, fueron erosionados de sus flancos y rápidamente llenaron las cuencas entre las islas y penínsulas emergentes. Así, hace unos 4 millones de años, las aguas más profundas a lo largo del archipiélago ístmico pueden haber tenido tan sólo 50 metros de profundidad (Figura 1-19C), y después de aproximadamente 3 millones de años la barrera ístmica se completó, permitiendo a gran cantidad de animales terrestres cruzar el nuevo puente terrestre entre el Norte y Sudamérica, tal como se describe en el Capítulo 4. La estructura y los movimientos de placas de la región de Centroamérica en la actualidad son presentados en la Figura 1-20. La figura muestra que la colisión de Sudamérica con la placa del Caribe y la placa Cocos ha producido nuevas zonas de subducción o sobre-corrimiento, una al norte de las costas caribeñas de Colombia y Venezuela y otra al norte de Costa Rica y Panamá, la cual está curvándose hacia arriba y doblando el sur de Centroamérica.

LA REGIÓN SUR DE CENTROAMÉRICA

Lo dicho anteriormente contribuye a explicar las impactantes diferencias topográficas y geológicas entre las regiones norte y sur de Centroamérica. La Figura 1-19C muestra la probable ubicación de los últimos corredores marinos entre el Pacífico y el Caribe justo antes de su cierre definitivo. El último estrecho entre Centro y Sudamérica parece haber estado en la región del actual valle de Atrato, en Colombia, y de los valles de Tuira y Chucunaque en Darién, en Panamá. La compresión y elevación de esta región ha traído recientemente hacia la superficie sedimentos típicos de océanos profundos. Las áreas más altas, tales como los macizos de San Blas, Majé y Sapo (Figura 3-4), los cuales formaron las primeras islas y cordilleras emergentes durante la fase temprana de la colisión ístmica, parecen marcar los sitios de antiguas zonas de subducción. Sin embargo, la intensa presión y el resultante engrosamiento, así como la complejidad de los movimientos de placas, que será explicada más adelante, ha resultado en una ausencia general de volcanes en el Darién de Panamá durante su más reciente historia geológica. Hoy en día, el gran arco volcánico que se extiende desde México a todo lo largo de Centroamérica termina en el aparentemente inactivo volcán de El Valle en la región central de Panamá, aun

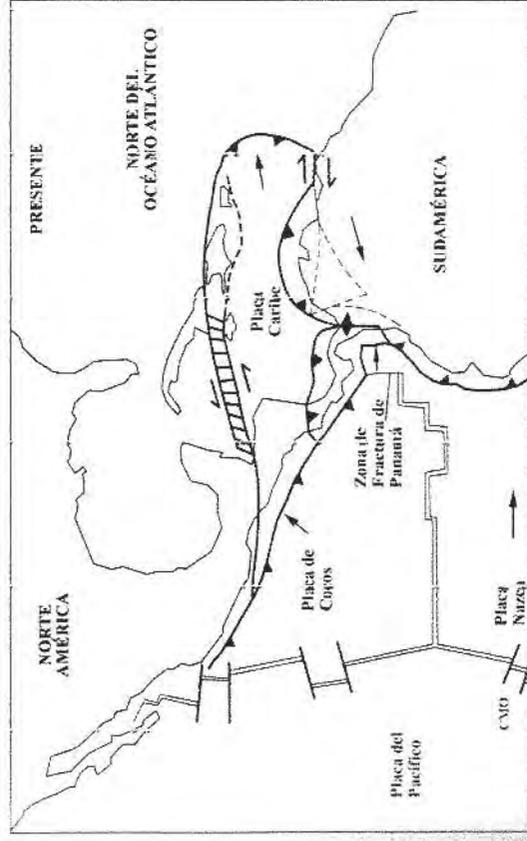


Figura 1-20. La configuración de placas de las regiones del Caribe y de Centroamérica en la actualidad. Obsérvese los segmentos de subducción al norte de Sudamérica y al norte de la porción sur de Centroamérica, los cuales constituyen evidencia de la colisión de las Placas de Sudamérica y del Caribe y la razón del surgimiento del Istmo de Panamá (modificado de Duncan and Hargraves, en *The Caribbean South American Plate Boundary and Regional Tectonics*, W. Bonini, R. B. Hargraves, and R. Shagam, editores, Geological Society of America, Memoir 162, Figura 8).

cuando pueden observarse flujos de lava relativamente recientes en la Zona del Canal cerca de la ciudad de Panamá.

La columna volcánica de Mesoamérica es ciertamente su más impactante rasgo geológico y explica la violenta actividad explosiva de picas tan famosos como el Fuego, Izalco, Masaya, Arenal, Poás y otros. Hemos visto que estos volcanes son las manifestaciones del fraccionamiento de elementos fundidos más livianos de la placa del Pacífico a medida que se hunde debajo de la placa del Caribe. Estas poderosas fuerzas compresivas han doblado la corteza del Pacífico hacia el largo foso de Centroamérica, de más de 5000 metros de profundidad, y son la causa de los catastróficos y ubicuos terremotos que plagan Mesoamérica desde el occidente de Panamá hasta Guatemala.

Desde la región central de Panamá hasta el norte de Costa Rica, el istmo centroamericano continúa siendo relativamente angosto y dominado por conchales por un arco volcánico constituido principalmente por lava y rocas formadas de erupciones volcánicas. Sedimentos marinos se encuentran fundamentalmente en las cuencas marginales y en los pisos marinos que flanquean

la cadena. Algunos de éstos han sido elevados e incorporados al istmo. Este es el caso de la cuenca de Bocas del Toro en Panamá y de las cuencas de Limón y Terraba en Costa Rica (Figura 3-4), donde se encuentran ricos depósitos de fósiles marinos que permiten reconstruir las varias fases del proceso de emergencia del istmo.

Los terranes exóticos

Otros dos acontecimientos geológicos impactantes han diversificado la topografía de la parte inferior de la cadena volcánica del istmo en Costa Rica y Panamá. Primero, la continua convergencia de la placa del Pacífico bajo Mesoamérica ha arrastrado consigo una variedad de terranes exóticos, tales como volcanes de puntos calientes, cordilleras oceánicas que son huellas de puntos calientes, y antiguas cordilleras centrales oceánicas, hacia la zona de subducción de Centroamérica. Debido a su espesor y a su menor densidad, los terranes no pueden ser fácilmente subducionados y, como resultado se han adherido al borde en movimiento de la placa del Caribe, donde se manifiestan bajo la forma de promontorios, tales como las penínsulas de Azuero, Burica, Osa y Nicoya (Figura 1-21). Cada una de estas regiones tiene en su núcleo rocas que se formaron originalmente a miles de kilómetros de distancia hacia el sur y el oeste. Mediante la medición de la orientación paleomagnética de los cristales de magnetita contenidos en las rocas de estos terranes, se está determinando la localización original de estos elementos geológicos que han recorrido grandes distancias.

Las placas de Cocos y Nazca

El segundo evento geológico disruptivo en la historia de la parte inferior de la cadena volcánica y de la zona de subducción centroamericana requiere que veamos más de cerca los detalles de los complejos movimientos de placas que tienen lugar al sur de Costa Rica y Panamá. Cuando la placa Farallón se dividió en las placas Cocos y Nazca, la unión entre ambas era un sistema de cordillera oceánica central (Figura 1-20). En su extremo oriental, sin embargo, su unión estaba constituida por una falla de conversión conocida como la zona de fractura de Panamá. Esta intersectaba el istmo en las cercanías de la península de Burica, en la frontera entre Panamá y Costa Rica (Figura 1-21).

En relación a la placa del Caribe, hacia el norte, estas dos placas se mueven en diferentes direcciones. La placa Cocos, se mueve a razón de unos 8 cm al año hacia el noreste casi en ángulo recto respecto de la placa Caribe resultando en una subducción fuerte y una gran actividad volcánica y sísmica que con-

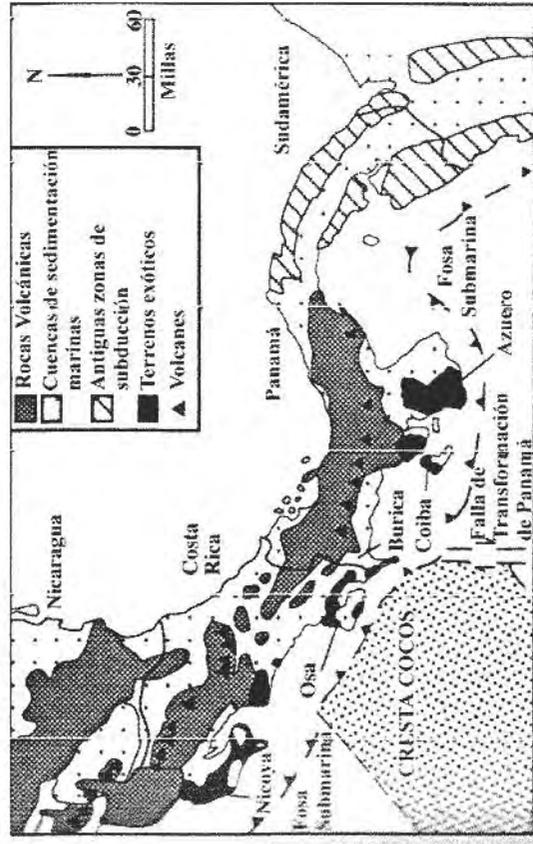


Figura 1-21. Mapa geológico de Centroamérica que muestra la ubicación de los Terranes Exóticos y la Cordillera de Cocos. La Zona de Fractura de Panamá es una falla de transformación que separa a las Placas de Cocos y Nazca.

tinúa hasta el presente. Al este de la zona de fractura de Panamá, sin embargo, la placa Nazca parece moverse hacia el este, de modo tal que a lo largo de la mayor parte de la extensión de Panamá existe poca diferencia en la dirección en la velocidad de movimiento entre la placa del Caribe y la placa Nazca (Figura 1-20). Esto puede explicar la relativa ausencia de actividad volcánica en el este de Panamá y la poca frecuencia de terremotos severos. Sin embargo, la actividad volcánica en Panamá no está completamente extinguida, por cuanto hay buena evidencia de que en los últimos siglos han habido flujos de lava y quizás violentas erupciones entre el volcán Barú y El Valle.

La cordillera de Cocos

También intersectando el istmo en la región de la península de Burica, pero al oeste de la zona de fractura de Panamá, se encuentra la cordillera de Cocos (Figura 1-21). Esta consiste en un ribete de corteza oceánica más ligera de 1000 metros de espesor y 200 km de ancho que aparentemente representa la huella del pasaje de la placa Cocos sobre el punto caliente ubicado en las islas Galápagos. Apareientemente, durante los últimos 3 millones de años esta cordillera ha sido subducionada con gran dificultad debido a su extraordinario espesor pero poco peso. Ésto ha tenido un efecto espectacular sobre la

cadena volcánica y la zona de subducción centroamericana. En primer lugar, la misma ha elevado y cuarteado el foso de Centroamérica, creando una diferencia en la elevación del fondo marino de más de 3,500 metros. En segundo lugar, aparentemente ha elevado el istmo formando la cordillera de Talamanca, la cual, con sus casi 4,000 metros de altura, constituye uno de los puntos más altos de Centroamérica. A lo largo de la cordillera de Talamanca toda la actividad volcánica ha sido sofocada de modo tal que mientras que normalmente existe un volcán cada 28-30 km a lo largo de la cadena volcánica istmica, en los Talamancas, no existe ninguno a lo largo de 125 km. De hecho, la mayor parte de la cadena volcánica se encuentra tapada desde El Valle, Panamá, en el este (1,200 metros) hasta Arenal, Costa Rica, en el oeste (1,600 metros), en una extensión de 570 km (Figura 1-22).

LA REGIÓN NORTE DE CENTROAMÉRICA

A medida que nos desplazamos hacia el noroeste a lo largo de Mesoamérica y cruzamos Nicaragua, el istmo se hace más ancho y la edad y complejidad de

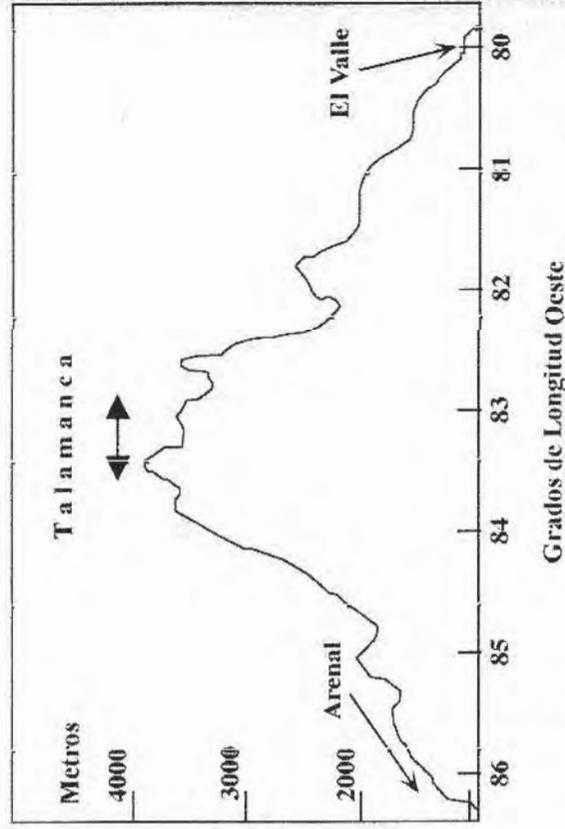


Figura 1-22. Perfil topográfico de la porción sur del istmo centroamericano, desde Arenal en el noroeste de Costa Rica, hasta El Valle en el centro de Panamá. La elevación topográfica refleja el levantamiento del istmo ocasionado por la inserción de la Cordillera de Cocos debajo de este en la región de las Montañas de Talamanca.

la geología se hace concomitantemente mayor. Toda la corteza que forma la región sur de centroamérica, desde el extremo sur de Nicaragua hasta el Darién, se ha formado a partir de actividad volcánica que ha generado una corteza relativamente joven y exclusivamente oceánica. Hacia el norte, la historia geológica gira en torno a los terranes Maya y Chortis, dos regiones más grandes, antiguas y complejas que cualquiera de las que se encuentran en la región sur de Centroamérica.

El terrane Chortis

El terrane Chortis se encuentra primeramente en el centro y norte de Nicaragua, al norte de la depresión de Nicaragua y subyace las regiones de El Salvador, Honduras y Guatemala al sur del Valle de Motagua. La margen pacífica de este terrane está principalmente dominado por lavas geológicamente recientes y rocas volcánicas asociadas (de menos de 2 millones de años de antigüedad) que cubren la región desde la costa hasta por lo menos 100 km tierra adentro (Figuras 3-1, 3-3, 3-4) y que constituyen la continuación del arco volcánico que formó la región sur de Centroamérica. Estos volcanes son aún tan activos que desde el año 1680 han derramado la sorprendente cantidad de 16 km cúbicos de lava y cenizas a lo largo de una distancia de 1100 km. Sin embargo, aun cuando constituye un rasgo fisiográfico impactante, esta cadena volcánica es sólo una de cinco regiones geológicas que conforman el terrane Chortis, varias de las cuales se formaron mucho antes que el arco volcánico centroamericano.

Las otras regiones que conforman el terrane Chortis son: 1. las Sierras Norteñas del sureste de Guatemala y norte de Honduras, las cuales representan la zona de fricción intensa en la que el límite norte de la placa del Caribe (el terrane Chortis) se mueve hacia el este con respecto al límite sur de la placa de Norteamérica (el terrane Maya); 2. las tierras altas cristalinas de Guatemala y Honduras (Figuras 3-1, 3-3), que contienen las rocas más antiguas de Mesoamérica; 3. la alta meseta volcánica, una región de tierras altas con características distintivas que corre tierra adentro del moderno arco volcánico desde el sur de Guatemala, a través de El Salvador y Honduras, hasta Nicaragua (Figura 3-3), producto de una actividad volcánica que tuvo lugar hace 10 ó 20 millones de años atrás; y 4. la enorme ensenada de la Mosquitia, que ocupa el este de Nicaragua el extremo este de Honduras (Figura 3-3). Cada una de estas regiones tiene una historia geológica muy diferente y corresponden en gran medida a las regiones fisiográficas de la región norte de Centroamérica descritas en el Capítulo 3.

Las Sierras Norteñas

Las Sierras Norteñas se extienden desde el noreste de la ciudad de Guatemala, en el sur de Guatemala, a lo largo de la costa norte de Honduras, y están compuestas de una serie de montañas orientadas en dirección este-oeste y formadas por rocas ígneas (formadas de magma fundida) y metamórficas cubiertas en parte por piedras calizas más jóvenes. La orientación de estas montañas está fuertemente controlada por las poderosas y activas fallas de deslizamiento que en la actualidad delimitan las placas Caribe y de Norteamérica. A lo largo de estos valles los terranes Maya y Chortís se encuentran al presente cara a cara, habiendo sido intensamente deformados por los movimientos de placas que los hizo colisionar al final de período Cretáceo. El posterior movimiento hacia el este de la placa Caribe, que comenzó por lo menos 40 millones de años atrás, ha producido la actual falla de deslizamiento entre ambos terranes. Algunos geólogos piensan que la fricción producto de este deslizamiento ha hecho que los dos terranes se hayan desalineado en alrededor de 120 km, mientras que otros estiman el desplazamiento en más de 1,000 km.

Las tierras altas cristalinas centrales

Las tierras altas cristalinas centrales de Honduras constituyen el escarpado núcleo montañoso del bloque Chortís, estando formadas por rocas continentales basamentales de hace unos 500 millones de antigüedad. Estas rocas han estado sujetas a un intenso calor y presión en la profundidad de la corteza. La prolongada erosión que experimentaron posteriormente las expuso finalmente de tal modo que hace 140 millones de años quedaron debajo de una plataforma submarina superficial en algún lugar de la margen occidental del recientemente formado océano Atlántico. A diferencia del bloque Maya, por entonces el bloque Chortís se encontraba migrando hacia el sur desde el oeste de México y su ubicación precisa nos es desconocida. En su plataforma se desarrolló una secuencia de piedras calizas y arrecifes de gran espesor parecida a la de las actuales Bahamas. Más tarde, esta plataforma marina fue elevada y comenzó a erosionarse de manera tal que los ríos y estuarios cubrieron la piedra caliza con grava y arenas rojas, aunque periódicamente volvía a hundirse en el mar, dando lugar a la formación de nuevos arrecifes y lagunas. Posteriormente, se rompió, formando valles de fallas de fractura, conocidos como «grabens», separados por montañas, conocidas como «horsts». Por entonces su aspecto debe haberse asemejado al de la actual cuenca y cordillera de Nevada.

Hace unos 90 millones de años, la región fue inundada nuevamente por el mar, un episodio que también inundó grandes extensiones de Norte y

Suramérica. Una vez más se creó una plataforma de piedra caliza similar a la de las Bahamas. Los elementos resquebrajados y elevados de estas piedras calizas afloran extensivamente en las Sierras Norteñas. Desde hace unos 75 millones de años, toda la región se vio penetrada por magmas derretidos y fue intensamente deformada y elevada hasta convertirse en la topografía montañosa que se observa en la actualidad. Estas rocas graníticas y metamórficas se encuentran por debajo de las piedras calizas en las Sierras Norteñas, pero afloran extensivamente en la región central de Honduras y en el norte de Nicaragua, donde le confieren su nombre a las tierras altas cristalinas. Estos intensos movimientos constituirían parte de un acontecimiento geológico regional en el que el bloque Chortís quedó fusionado o suturado al terrane Maya (Figura 1-16). Al mismo tiempo, el arco volcánico mesoamericano continuó en proceso de subducción y volcanismo a todo lo largo del límite entre la placa del Pacífico y la placa Caribe, el lugar en donde actualmente se encuentran el oeste de Guatemala, El Salvador, el oeste de Nicaragua, Costa Rica y el oeste de Panamá.

Las altas mesetas volcánicas

Las altas mesetas volcánicas están formadas por un extraordinario cúmulo de desechos volcánicos explosivos que cubre gran parte del sur de Guatemala, el oeste de Honduras, el norte de El Salvador y el centro-oeste de Nicaragua (Figura 3-3). Estos depósitos también cubren algunas de las montañas de la parte occidental de las tierras altas cristalinas de Honduras. Aunque en esta región hubo una continua, aunque esporádica, actividad volcánica debido a la subducción de la placa Farallón en el oeste desde el período Cretáceo tardío más de 80 millones de años atrás, hace unos 20 a 14 millones de años tuvo lugar una asombrosa serie de erupciones volcánicas que cubrieron más de 10,000 kilómetros cuadrados de la región de Centroamérica. Las mismas produjeron miles de kilómetros cúbicos de depósitos volcánicos, variando entre 700 a más de 2,000 metros de espesor. Durante esta fase, tuvo lugar un tipo especial de erupción, en la cual el magma derretido quedaba atascado en el cuello del volcán hasta explotar. Los gases, que no podían escapar hasta que se producía la explosión, como cuando se agita una botella de champaña antes de sacarle el corcho, se expandían violentamente, pulverizando el magma fundido, y emergiendo como nubes ardientes de gases espumosos, ceniza y grandes fragmentos llamados tefra, que se esparcían sobre el territorio por cientos de kilómetros. Estos depósitos, ahora con fallas y disectados por la erosión, forman actualmente una serie de mesetas altas a menudo coronadas

por flujos de lava basáltica más recientes y de aspecto más familiar. En esta estructura volcánica más antigua se ha formado la espectacular línea de volcanes recientes y aún en actividad que conforman el moderno arco volcánico centroamericano.

La Mosquitia

La ensenada de la Mosquitia (Figura 3-3) del este de Honduras y centro-este de Nicaragua es en la actualidad una región de tierras bajas boscosas, pero durante gran parte de los últimos 100 millones de años era una zona montañosa. Aunque probablemente se extiende sobre un basamento de antigua corteza continental aún sin detectar, la Mosquitia se encuentra sobre una capa de 4,500 metros de espesor. Estos depósitos indican que en el pasado ésta región era una masa de tierra montañosa y escarpada en donde la erosión activa había ido llenando de sedimentos las cuencas intermontanas, y presentaba un aspecto terrenos muy distinto al de hoy. Hace unos 35 millones de años la región se había desgastado completamente y hundido bajo el mar. Durante ese período se acumularon sobre la misma depósitos de lodo marino y piedra caliza. La región se elevó nuevamente por encima del nivel del mar hace unos 10 a 5 millones de años, y desde entonces ha oscilado entre una plataforma costera pantanosa muy poco profunda y una costa emergente con estuarios extensos y con campos de hierbas marinas y arrecifes de corales parecida a la actual. Ligeros cambios en el nivel del mar podrían inundar fácilmente de nuevo gran parte de esta región baja.

El terrane Maya

El extremo norte de Centroamérica yace totalmente en el terrane Maya, parte de la placa norteamericana que se extiende debajo de Belice y las provincias de El Quiché, Alta Verapaz y El Petén de Guatemala. Sabemos que el océano Atlántico comenzó a abrirse hace unos 230 millones de años y que el terrane Maya formaba parte de su plataforma continental occidental. Gran parte de su historia geológica temprana es poco conocida, pero sabemos que la apertura del océano Atlántico estuvo acompañada de la extensión geológica de la corteza oceánica, la cual dio origen a valles hendididos limitados por fallas y a montañas intermedias o «horsts» a lo largo de sus márgenes. La erosión de los «horsts» relleno los valles con grava y terreno aluvial, mientras que la evaporación periódica resultó en la formación de sal y yeso. Estos depósitos, que se encuentran distribuidos a manera de parches, en Centroamérica y México y

que se distinguen por su color rojo oxidado, demuestran que el terrane Maya había estado emergente hasta hace unos 150 millones de años.

Durante los siguientes 90 millones de años, el terrane Maya se sumergió, pasando a formar parte de una plataforma continental atlántica «pasiva» (es decir, que no estaba en proceso de subducción), a lo largo de la cual las condiciones geológicas eran estables y tranquilas. Durante este largo período, se desarrolló un enorme sistema de arrecifes y lagunas que generó grandes cantidades de piedra caliza, así como importantes depósitos de sal y de yeso. Este es el origen de la gruesa capa de piedra caliza, de hasta 3,000 metros de espesor que actualmente cubre gran parte del Petén en Belice, y de Yucatán, más al norte.

Sólo existen dos regiones donde la cubierta de piedra caliza está ausente en el terrane Maya (Figura 3-1). En su borde sur, en las cordilleras de 3,000 metros de altura que forman las sierras de Chuacús y de Las Minas, entre los ríos Motagua y Polochic, se ha preservado la antigua corteza continental, ahora intensamente doblada, recortada y mineralizada como consecuencia de la colisión de los terranes Maya y Chortis. Durante ese tiempo, algunos fragmentos de una antigua cordillera oceánica central, que se encontraba entre ambos terranes y que contienen muestras del manto (peridotita) y de la corteza oceánica, fueron recortados durante el proceso de subducción y elevados a presión en esta zona, donde actualmente se encuentran expuestos en medio de rocas más antiguas procedentes de la corteza. Esta es la fuente de la mayor parte del jade labrado por los pueblos indígenas del sur de Centroamérica, tal como se menciona en el Capítulo 6.

La segunda brecha en la gran planicie caliza se encuentra en las montañas Maya de Belice (Figura 3-1). Aquí, la erosión y la elevación de la piedra caliza ha abierto una ventana de 50 por 90 kilómetros por la cual se ve la antigua corteza, de 340 millones de años de antigüedad, que forma el basamento primitivo del terrane Maya.

La colisión de los bloques Maya y Chortis hacia fines del período Cretáceo, que hizo que el gran banco de piedra caliza emergiera del mar, marcó el fin del período de crecimiento de arrecifes. Los terrenos calizos son extremadamente susceptibles a la erosión debido a la disolución de la piedra por la acción pluvial. Este proceso ha producido una topografía distintiva, caracterizada por la presencia de torres circulares de piedra caliza separadas por cuencas conocidas como karst, así como de inmensas cavernas subterráneas y un pobre drenaje superficial. Estos rasgos le confieren al Petén y a gran parte de Belice (así

como a Yucatán) un carácter único en el contexto de Centroamérica, tal como se describe en el Capítulo 3.

EL CIERRE DEL ISTMO Y LA ERA GLACIAL

Una de las consecuencias más impactantes de la formación del istmo centroamericano es que los océanos a ambos lados se hicieron muy diferentes. Hemos visto cómo estos efectos comenzaron a manifestarse hace 15 millones de años, cuando la circulación de aguas profundas entre el Pacífico y el Atlántico comenzó a verse interrumpida y el plancton con esqueletos de sílice desapareció del Caribe. Desde hace unos 10 a 5 millones de años, existía un extenso archipiélago a lo largo de la actual región de Mesoamérica formando un ecosistema marino más complejo y variado que el que existe actualmente a lo largo de ambas costas del Istmo. Desde hace 5 a 3 millones de años, las conexiones marinas a través del Istmo habrían sido angostas y tortuosas. Estas estaban probablemente ubicadas en tres áreas (Figura 1-19C). En primer lugar, el valle del Atrato y el golfo de Urabá aún se encontraban conectados con el Pacífico a través del río San Juan en Colombia y de los ríos Tuira y Chucunaque, en el Darién. En segundo lugar, una ensenada marina puede haber conectado el Caribe con el Pacífico a través de la depresión de Nicaragua. Finalmente, por lo menos al comienzo de este período, es posible que hayan existido conexiones a través del valle del Chagres a lo largo de la actual ruta del Canal de Panamá. El establecer cómo se completó finalmente la barrera del Istmo, y si éste se volvió a abrir o no posteriormente, es un asunto complejo por cuanto un conjunto diferente de factores relacionados a cambios en el clima global y en el nivel del mar comenzaron a jugar un papel importante por dicha época.

Los efectos de la era glacial

A medida que el Istmo se elevó hace unos tres millones de años, para convertirse en una barrera poco profunda, formando un extenso archipiélago de islas, la era glacial comenzó a desarrollarse bajo la forma de fases recurrentes de glaciación intercalada por períodos interglaciales más cálidos, en uno de los cuales vivimos actualmente. Hay razón para suponer que muchos más ocurrirán en el futuro. Habiendo comenzado hace unos 2.5 millones de años, estas fases frías se hicieron cada vez más pronunciadas, mostrando una frecuencia extraordinariamente constante de alrededor de 100 mil años. En cada episodio glacial, las temperaturas eran más bajas, capas de hielo se acumulaba en los

polos y bajaba el nivel del mar. Pero llegado a determinado punto, las temperaturas subían rápidamente, haciendo que el hielo se derritiera y causando un rápido incremento del nivel del mar. La frecuencia de estas oscilaciones corresponde muy de cerca a las variaciones pronosticadas en el calor que llega a la Tierra desde el sol a medida que cambia la distancia y orientación de la Tierra durante su órbita alrededor del sol. Estos ciclos fueron pronosticados a comienzos de siglo por el matemático yugoslavo Milankovitch y por ello se los conoce como ciclos Milankovitch. Los mismos han producido cambios en el nivel del mar de hasta 180 metros y sabemos que en los últimos 20 mil años el nivel del mar ha subido alrededor de 135 metros a medida que se han ido derritiendo los glaciares modernos. Así, la barrera del istmo pudo haberse cerrado para luego reabrirse durante alguno de estos períodos de alza del nivel del mar. En la medida que el relieve más bajo del istmo, ubicado a lo largo de la frontera entre Nicaragua y Costa Rica, es de sólo 45 metros, si el nivel del mar continuara subiendo como resultado del derretimiento de los glaciares que aún persisten, el istmo podría abrirse nuevamente.

Calculando las paleotemperaturas

¿Cómo suben los geólogos que las temperaturas han subido y bajado tal como lo predicen los ciclos de Milankovitch y qué evidencia directa se tiene sobre el alza y la baja del nivel de mar? Dos tipos de evidencia apuntalan estas conclusiones. Primeramente, sabemos que los arrecifes de coral crecen únicamente cerca del nivel del mar. Localizando y datando este tipo de corales, que actualmente se encuentran a muchas decenas de metros debajo del nivel del mar, se puede calcular el grado de descenso del nivel del mar para diferentes momentos del pasado. Cuando se construye una curva histórica de nivel del mar mediante esta técnica, sus fluctuaciones se correlacionan en frecuencia con las oscilaciones de los ciclos de Milankovitch.

En segundo lugar, los animales marinos que tienen conchas absorben calcio, carbono y oxígeno del agua para construir las mismas. El oxígeno posee diferentes isótopos, los cuales constituyen variantes del elemento que tienen núcleos atómicos ligeramente diferentes y, por ende, diferentes propiedades. Cuando algunos animales marinos secretan sus conchas las proporciones de isótopos de oxígeno en sus conchas cambia de acuerdo a la temperatura del agua marina en la que vivieron. Cuando en diferentes niveles estratigráficos se encuentran conchas fósiles bien preservadas de animales que vivían en el plancton flotante o en el barro del fondo marino, mediante la medición de los isótopos de oxígeno se puede determinar la diferencia de temperatura entre las

aguas de la superficie y las del fondo del mar para diferentes momentos del pasado. De esta manera, se pueden visualizar los cambios que el clima marino ha experimentado en respuesta a los ciclos de glaciación, a la vez que se pone de manifiesto el patrón claramente oscilante de los ciclos de Milankovitch, tal como se muestra en la Figura 1-23. Cabe notar que las oscilaciones no son simétricas sino que tienen forma de diente de sierra, lo cual indica que la fase fría se desarrolla paulatinamente hasta alcanzar su punto máximo, luego de lo cual colapsa rápidamente. Otros estudios basados en técnicas químicas aplicadas a los esqueletos de los corales han demostrado que hace 20,000 años, durante el apogeo de la última glaciación, la temperatura promedio de las aguas superficiales del Caribe en las áreas próximas a Centroamérica descendió 5 grados centígrados. El análisis de los registros de polen descrito en el Capítulo 5 demuestra que en tierra firme se estaban dando cambios de temperatura similares.

Isótopos y afloramiento

Hemos visto en este capítulo que las fases finales de la transformación del istmo centroamericano, cuando éste pasó de ser un extenso y complejo archipiélago a ser un istmo más simple, coincidieron con el inicio de un período de glaciación en el hemisferio norte y con fuertes fluctuaciones en el nivel del mar. Es por ello, que no es fácil reconstruir el momento final del cierre del istmo.

Uno de los métodos para lograr esto es detectar en el registro fósil la primera evidencia de alguna de las diferencias que actualmente distinguen al

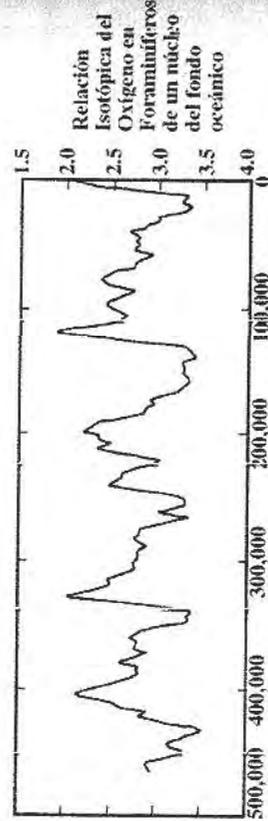


Figura 1-23. Diagrama del patrón oscilante de temperaturas del mar durante la era glacial. La frecuencia del patrón coincide fuertemente con las predicciones de las fluctuaciones de calentamiento global debido a los ciclos de Milankovitch, y a los ascensos y descensos del nivel del mar (modificado de J. D. Hays, J. Imbrie, y N. J. Shackleton, 1976, Variations in the Earth's Orbit: Pacemaker of the Ice Ages, Science 194(4270):1130, Figura 9).

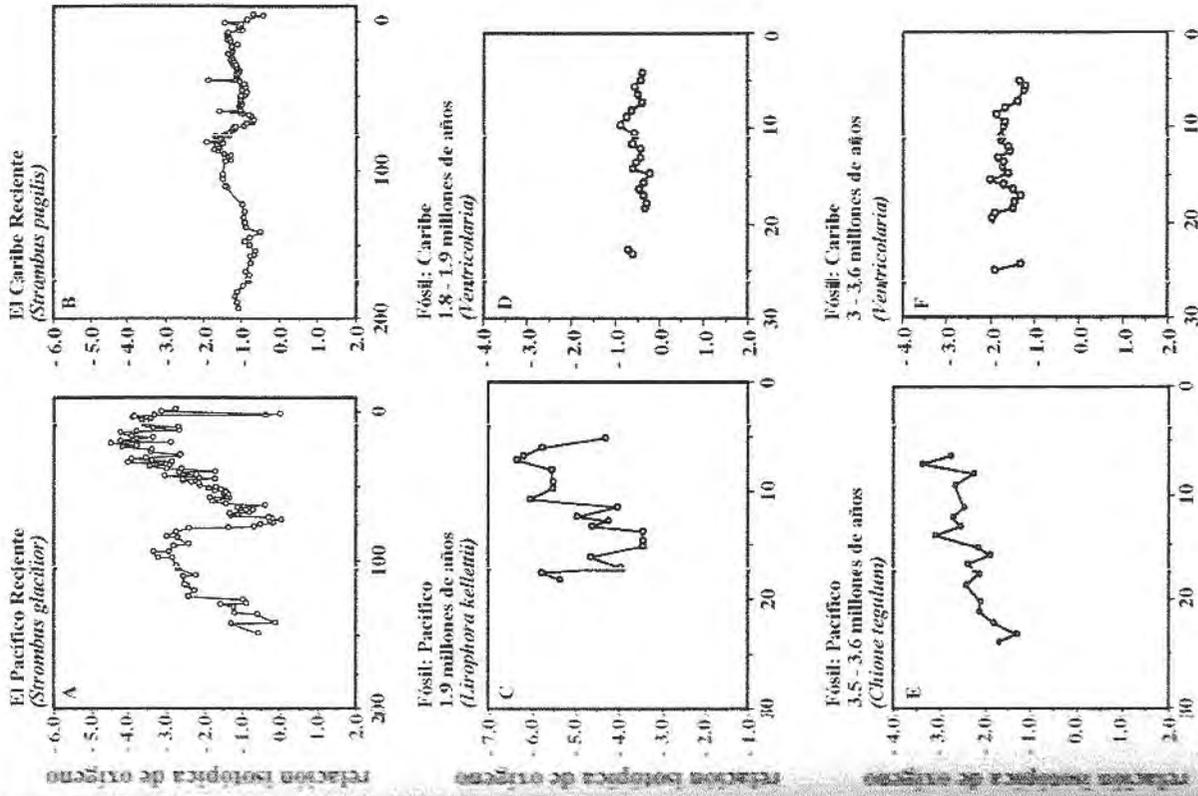


Figura 1-24. Diagrama de los patrones de medidas del oxígeno isotópico en el crecimiento (poronal) de conchas de moluscos (ciclo de dos años). Las proporciones corresponden a las temperaturas del agua marina. (A), (B) Conchas vivientes del Pacífico y del Caribe; (C), (D) conchas fósiles de hace 1.8-1.9 millones de años del Pacífico y del Caribe; (E), (F) conchas fósiles de hace 3 millones de años o más del Pacífico y del Caribe [modificado de Joan Verawes, 1996, The Oxygen Isotope Record of Seasonality in Neogene Bivalves from the Central American Isthmus, in Evolution and Environment in Tropical America, J. B. C. Jackson, A. F. Budd, y A. G. Coates, editores, Chicago: University of Chicago Press].

Caribe del Pacífico. Un buen ejemplo de esto es el marcado cambio estacional de temperatura que experimenta el Pacífico debido al afloramiento de aguas frías durante la estación seca, un fenómeno que tiene lugar como consecuencia directa de la formación del istmo. Animales tales como los moluscos, secretan una capa de concha cada mes. De esta manera, la proporción de isótopos de oxígeno en cada capa de concha varía desde la estación más caliente de lluvias a la estación más fría y seca y de afloramiento.

Las conchas modernas del Pacífico revelan claramente este ciclo, mientras que las conchas de moluscos similares provenientes del Caribe, donde no se da el fenómeno de afloramiento de aguas frías, no muestran tal variación (Figura 1-24). Conchas fósiles provenientes de ambos mares y de una antigüedad de 1.8 a 1.9 millones de años (Figura 1-24) aún muestran el mismo contraste que las conchas modernas. Esto sugiere que el istmo ya se había cerrado hace aproximadamente dos millones de años. En cambio, en sedimentos de más de tres millones de años de antigüedad, las curvas para moluscos del Pacífico y del Caribe son más semejantes (Figura 1-24). Esto parecería indicar que había mucha menos estacionalidad en el océano Pacífico y, por ende, que el istmo aún no se había cerrado. En el Capítulo 2 se describirá en mayor detalle las notables diferencias oceanográficas y biológicas que se desarrollaron entre ambos océanos en los últimos tres millones de años.

EL GRAN INTERCAMBIO AMERICANO DE FAUNA

S. DAVID WEBB

En los Capítulos 1 y 2 hemos visto que en los últimos millones de años tuvieron lugar dos extraordinarios eventos físicos. Primeramente, la emergencia del istmo de Panamá cerró finalmente el portal marino que conectaba los océanos Pacífico y Atlántico; ello afectó profundamente la circulación oceánica y el clima del mundo. En segundo lugar, y en parte como consecuencia de este primer evento, se inició una importante era glacial que redujo considerablemente los niveles del mar y, en intervalos regulares, hizo que las temperaturas descendieran hasta en los trópicos (los ciclos Milankovitch).

La formación del istmo creó un puente terrestre entre Norte y Sudamérica que permitió la migración masiva de animales y plantas a través de los trópicos y hacia las latitudes templadas, tanto de norte a sur como de sur a norte. Como los dos continentes americanos habían permanecido ampliamente separados durante decenas de millones de años, la nueva conexión tuvo un impacto revolucionario. El extraordinario episodio biológico es conocido como el Gran Intercambio Biótico Americano (de ahora en adelante, el intercambio), y el drama comenzó en Centroamérica hace menos de tres millones de años.

La era glacial ha seguido una serie de ciclos altamente regulares de enfriamiento (glaciales) y calentamiento (interglaciales). Los ritmos de la era glacial, que comenzaron hace unos 2.4 millones de años y que aún continúan

hoy en día, han afectado enormemente el curso de la evolución y extinción de los animales que cruzaron y se encontraron en el intercambio.

En este capítulo se examina el papel que tuvo la emergencia del istmo centroamericano al cambiar dramáticamente la historia de los animales terrestres en Norte y Sudamérica. En el Capítulo 2 se discute la separación recíproca entre las biotas marinas, mientras que en el Capítulo 3 se examinan los cambios en la vegetación terrestre. Debido a que el registro fósil de las plantas es más difícil de establecer, el Capítulo 5 se concentra únicamente en los cambios que tuvieron lugar en el último ciclo glacial. Juntos, estos tres capítulos demuestran las profundas consecuencias biológicas de los grandes cambios geológicos experimentados por Centroamérica en los últimos tres millones de años.

Cinco preguntas surgen con respecto al papel que jugó Centroamérica en el enlace de las biotas terrestres de Norte y Sudamérica. Estas son:

1. ¿Qué tipo de evidencia nos permite identificar el intercambio?
2. ¿Cuándo comenzó el intercambio?
3. ¿Qué especies estuvieron involucradas en el intercambio?
4. ¿Qué patrones biológicos han persistido como resultado del intercambio?
5. ¿Cómo influyeron los humanos posteriormente en las faunas del intercambio?

¿QUÉ TIPO DE EVIDENCIA NOS PERMITE IDENTIFICAR EL INTERCAMBIO?

Este capítulo se concentra en los animales vertebrados, pues son estos los que han dejado el registro más extenso de fósiles terrestres a través del tiempo y del espacio, y porque contienen la información más completa acerca de las condiciones ecológicas en las que vivieron. Existen dos amplios conjuntos de datos que nos informan acerca de los animales terrestres de Centro, Norte y Sudamérica, uno basado en ejemplares modernos de animales vivientes, otro basado en ejemplares fósiles.

La información más importante y accesible es aquella que registra la distribución actual de los diferentes tipos de animales existentes. Esta información moderna ha sido compilada por los muchos exploradores y científicos que han venido haciendo observaciones y colecciones desde que Colón descubrió América. Por lo general, la información sobre la distribución moderna de animales es bastante confiable. Así, por ejemplo, la distribución de los jaguares

(*Panthera onca*) ha sido ampliamente registrada tanto a través de observaciones como de especímenes de museo.

Sin embargo, para algunos grupos de vertebrados vivientes esta información es aún bastante pobre. Mientras que aún quedan por descubrir algunas especies animales, muchas otras se encuentran en vías de extinción. Así, por ejemplo, en la década pasada, un género y especie completamente nuevo de un animal grande del tamaño de una cabra fue encontrado en el Gran Chaco de Uruguay, Paraguay y Argentina. Se trata de un saíno (un animal grande parecido al cerdo) cuyo nombre científico es *Catagonus wagneri*. Cuando los científicos descubrieron este animal, el mismo había sido cazado y desplazado por el continuo proceso de deforestación hasta casi ser extinguido. Si el reconocimiento científico de este animal tan grande y de amplia distribución fue tan tardío, solo es posible adivinar cuántos otros animales más pequeños se han extinguido, o se extinguirán en el futuro próximo, sin que quede registro alguno de los mismos. Las actuales pérdidas adquieren tasas alarmantes dondequiera que las poblaciones humanas se encuentran en proceso de expansión. Las principales pérdidas ocurren en los bosques tropicales de la región ecuatorial, por cuanto estos contienen la mayor diversidad terrestre.

La segunda fuente de información sobre la distribución de especies animales es la que proporcionan los paleontólogos. El término paleontología significa estudio de la vida antigua (*paleos* = antiguo; *onto* = vida; *logo* = estudio). La paleontología combina el estudio de la tierra (geología) con el estudio de las formas de vida (biología). Por muchas razones, buscar indicios de vida antigua resulta mucho más difícil que investigar especies modernas. Una ventaja importante, sin embargo, es que los datos fósiles usualmente traen consigo una dimensión cronológica e incluyen registros de animales que se extinguieron hace mucho tiempo. De esta manera, los fósiles producen un registro histórico profundo de la existencia y distribución pasada de plantas y animales. Por lo general, los registros marinos, mayormente de especies invertebradas (tal como se ha visto en el Capítulo 2), son más extensos que los registros terrestres de las especies mayormente vertebradas que se examinan en este capítulo. Afortunadamente, Norte, Centro y Sudamérica han producido registros paleontológicos relativamente buenos de animales terrestres existentes en los últimos millones de años. Estos registros demuestran la cambiante distribución de especies, antes, durante y después del momento en que se unieron los continentes americanos. En este capítulo analizaremos varios sitios claves de fósiles de vertebrados, especialmente aquellos de Centroamérica (Figura 4-1).

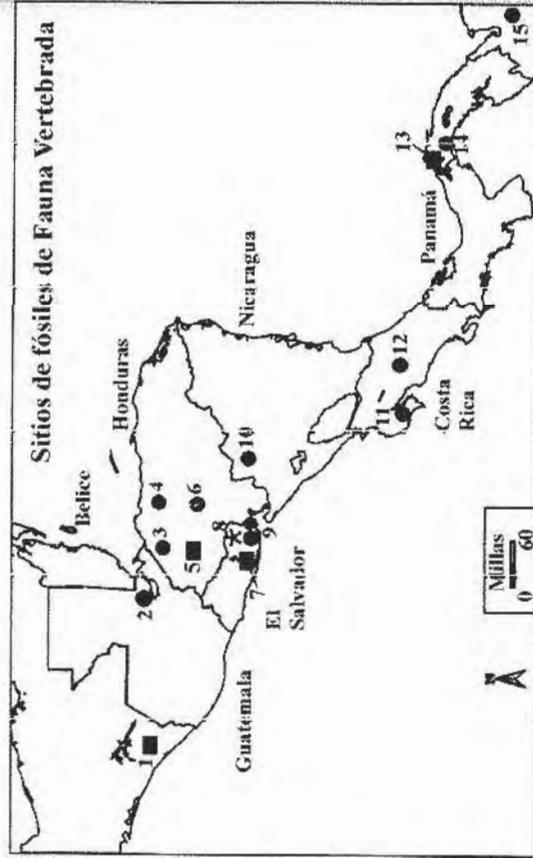


Figura 4-1. Ubicación de los principales sitios centroamericanos donde se encuentran fósiles de vertebrados involucrados en el intercambio: (1) El Gramal, México; (2) Sitio Patterson, Guatemala; (3) Yeroconte, Honduras; (4) Olancho, Honduras; (5) Gracias, Honduras; (6) Humuya, Honduras; (7) Corinto, El Salvador; (8) Arroyo del Sismico, El Salvador; (9) Hormiguero, El Salvador; (10) Il-cón, Nicaragua; (11) Nacaome, Costa Rica; (12) Barrantes, Costa Rica; (13) La Cucaracha, Panamá; (14) Coca, Panamá; (15) Chivolo, Colombia. Aserisco = Pico del intercambio (Mioceno Tardío) con una mezcla de vertebrados de Norte y Sudamérica. Cuadrados = Pre-intercambio (Mioceno) con vertebrados de Norteamérica. Círculos = Post-intercambio (Pleistoceno) con una mezcla de vertebrados de Norte y Sudamérica.

En las tierras altas de Guatemala y Honduras, desde el núcleo de una antigua masa continental, se puede apreciar un gran número de magníficos panoramas geológicos. Mirando hacia el sureste desde El Celaque, el punto más alto de Honduras, se puede ver hasta Santa Bárbara, con sus ricas minas de oro y plata. Esta vista se extiende sobre un valle profundo y rectangular que conduce hacia el norte desde el antiguo fuerte de Gracias, origen de la revolución indígena de Lempira y todavía capital del remoto Departamento de Intibacá. Las montañas son antiguas, pero el terreno intermedio contiene extensos flujos volcánicos de unos 15 millones de años de antigüedad, que forman la alta meseta volcánica.

Dentro de la cuenca de Gracias existe un excelente registro fósil de la vida terrestre en Honduras de hace unos 10 a 8 millones de años, durante el período Mioceno medio de los geólogos. Durante esa época, la cuenca se llenó gradualmente de arena, cenizas y desechos volcánicos, a medida que se fue fracturan-

do y erosionando. Estos sedimentos arenosos se acumularon con la rapidez suficiente como para preservar una gran cantidad de caballos de tres dedos y mastodontes de mandíbula larga. Las constantes expediciones de recolección organizadas por equipos de diversos museos han expandido la lista para incluir a otros miembros más extraños de la fauna del Mioceno medio, tales como camellos, rinocerontes, saños, venados enanos, y perros salvajes de cara corta.

Corinto es un sitio similar en edad, ubicado en las faldas de las montañas de El Salvador, que confirma la existencia de muchos de estos mismos animales. Dos de las especies fósiles del Mioceno características de Gracias y de Corinto, los perros de cara corta parecidos a las hienas y los caballos de tres dedos, fueron conmemoradas en estampillas postales emitidas por El Salvador a comienzos de la década de 1980. Más al norte, cerca de la vertiente pacífica del istmo de Tehuantepec, se encuentra otro sitio, El Gramal, que también contiene perros, camellos y caballos del Mioceno. Este sitio proporciona evidencia extremadamente útil acerca de la continuidad biológica entre el sur de México y la alta meseta volcánica de Honduras y El Salvador.

Mientras estudiaban las excavaciones del Canal de Panamá, los paleontólogos hallaron en el este del país más evidencia de animales vertebrados terrestres de mediados del Mioceno. La Cucaracha, el sitio más importante, produjo géneros ya extintos de roedores, caballos, rinocerontes, y dos familias también extintas de ungulados similares a los camellos, uno de ellos con cuernos. Todas estas formas tienen un extraordinario parecido a animales de edad similar encontrados en Texas y Nebraska, lo cual demuestra claramente la filiación norteamericana de la fauna de Panamá.

En el caso de los fósiles más diacríticos, se pudo identificar sus contrapartes del norte, incluso hasta el nivel de especies. Sorprendentemente, el grado de semejanzas encontrado es mucho mayor que el que se encontraría hoy en día en una comparación similar de vertebrados vivientes. Evidentemente, las barreras de agua que hacían de Centroamérica un gran archipiélago durante el Mioceno medio (ver mapa en el Capítulo 1) no eran ni tan anchas, ni tampoco estaban atravesadas por corrientes tan fuertes, como para impedir que ocasionalmente algunos animales nadasen o flotasen sobre troncos entre áreas terrestres adyacentes. Más aún, las islas centroamericanas deben haber sido bastante apropiadas para una diversidad de animales terrestres del norte, los cuales pudieron dispersarse con suficiente facilidad y frecuencia, como para mantener una estrecha continuidad genética.

La continuidad entre las faunas terrestres de Norte y Centroamérica contrasta notablemente con la separación existente entre las faunas de Panamá y

Colombia. En esta zona existía por entonces un ancho portal marino entre el Atlántico (Caribe) y el Pacífico, de aguas profundas y atravesado por fuertes corrientes, que constituía una barrera absoluta para el pasaje de animales terrestres. El área conocida como La Venta, localizada en el curso alto del río Magdalena, en el norte de Colombia, ha producido una abundante fauna mamífera terrestre del período Mioceno medio. La misma no contiene ninguna especie (ni siquiera familias u órdenes) de mamíferos en común con la fauna de Norte o Centroamérica. Todas las especies encontradas pertenecen a la fauna sudamericana, la cual se mantuvo completamente aislada hasta fines del Mioceno.

Posteriormente, cerca de ocho millones de años atrás, se pueden observar (examinando minuciosamente las colecciones de fósiles de Norte y Sudamérica) tres indicios sutiles de los eventos que estaban por ocurrir. A fines del Mioceno, dos tipos de perezosos terrestres aparecen en Norte y Centroamérica, mientras que más o menos por la misma época, aparece en Sudamérica (Argentina) un tipo de mapache ya extinto. Hasta entonces, todos los perezosos terrestres y sus parientes eran exclusivamente sudamericanos, mientras que todos los mapaches y sus parientes eran exclusivamente norteamericanos. Esta evidencia proporciona el primer signo de que las corrientes de aguas profundas se estaban debilitando. Sin embargo, este evento no constituyó un cambio radical, y por más que uno busque, no se encuentran por dicha época otros ejemplos de animales que hayan cruzado el portal marino que existía entre Panamá y Colombia.

Tanto los perezosos terrestres como los mapaches son excelentes nadadores y tienen la capacidad para vivir en una amplia variedad de ambientes. Los mapaches están bastante bien adaptados a nadar y comer en los ríos y en las costas marinas, y no es extraño ver a perezosos arborícolas modernos cruzar a nado tranquilamente el Amazonas o el lago Gatún. Ambos grupos llegaron también a Cuba, Jamaica y otras islas de las Antillas Mayores durante el Mioceno. La dispersión de estos tempranos heraldos del intercambio parecería indicar, por lo tanto, que por entonces se había formado en el área del istmo un gran archipiélago (ver Capítulo I), compuesto de islas grandes y ampliamente separadas, que sólo permitía a los más hábiles nadadores cruzar de isla en isla y pasar de un continente a otro. Adicionalmente, la ausencia de otras especies de intercambio demuestra que por entonces el futuro puente terrestre estaba aún lejos de estar formado.

No existe ninguna evidencia de que ocurrieran otros trasvases de fauna o cruces de barrera en ninguna parte de las Américas hasta fines del Plioceno, hace menos de tres millones de años. Por esa época, gran número de nuevos

inmigrantes comienzan a aparecer a ambos lados de la gran barrera. Resulta por ello claro, que por entonces había emergido un puente terrestre continuo, que proporcionaba una ruta ininterrumpida para que una docena de familias y varias docenas de géneros pudieran pasar en ambas direcciones. Este es el fenómeno conocido como el Gran Intercambio Biótico Americano. Antes de examinar de más cerca los muchos tipos de vertebrados involucrados en las dispersiones recíprocas entre el norte y el sur de las Américas, es importante determinar el momento exacto en que tuvo lugar este extraordinario evento.

¿CUÁNDO COMENZÓ EL INTERCAMBIO?

La interrogante acerca de cuándo fue que se formó el puente terrestre entre los continentes americanos ha recibido respuestas diferentes de parte de diferentes disciplinas. Por consiguiente, antes de comparar fechas, debemos tomar en cuenta qué es lo que se está datando. En su estudio sobre el cierre progresivo de la vía acuática, Jackson y D'Cruz datan los estratos en los que los organismos marinos comienzan a divergir, lo cual reflejaría una menor profundidad de las aguas y la interrupción de la conexión interoceánica, así como el afloramiento de corrientes adyacentes (ver Capítulo 2). De esto se deduce que las interrupciones de lo que una vez fuera un amplio y profundo portal entre el Atlántico y el Pacífico deben haber precedido al establecimiento de un puente terrestre continuo a través de la antigua vía acuática. Lógicamente, es de esperar que las fechas más tempranas sobre los eventos que dieron lugar a la formación del puente terrestre provengan de áreas en las que se dio la división marina de aguas profundas, mientras que fechas posteriores provendrían de áreas de aguas poco profundas y, finalmente, de las conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica.

Estas expectativas son confirmadas por la información proveniente de diversas disciplinas. Por muchos años, las fechas referentes a la división marina, que oscilan entre aproximadamente cuatro y tres millones de años atrás, han sido ampliamente citadas. Las fechas más recientes sobre el establecimiento del puente terrestre, alrededor de 2.5 millones de años atrás, derivan del análisis de fósiles de mamíferos terrestres y, frecuentemente, han sido consideradas demasiado recientes, por cuanto apenas son la mitad de antiguas que las fechas derivadas de los estudios marinos. Consideradas en conjunto, sin embargo, estas fechas reflejan la dramática historia del progresivo cierre de la conexión marina y la emergencia del puente terrestre.

Las fechas terrestres referentes a la emergencia definitiva del puente terrestre se basan en parte en evidencia fósil de Centroamérica, pero también en una

amplia muestra de fechas provenientes de dondequiera se hayan encontrado nuevas oleadas de animales inmigrantes tanto en Norte como en Sudamérica. Actualmente, la cronología más precisa que fecha la llegada de inmigrantes que cruzaron el puente terrestre ístmico se encuentra en el oeste de los Estados Unidos. En el sur de California, donde la falla de San Andrés atraviesa la cuenca del mar de Salton y penetra en el golfo de California, las grietas resultado de la actividad tectónica proporcionan una rica sección geológica de sedimentos marinos y terrestres. La Formación Imperial de fines del período Plioceno (alrededor de 3.5 a dos millones de años atrás), incluye focas adaptadas al trópico, así como muchos vertebrados de aguas templadas que se encuentran de manera continua desde el Atlántico, pasando por el portal marino de Panamá, hasta el Océano Pacífico, y hacia el norte hasta lo que es hoy el sur de California. Sin embargo, justo encima de la Formación Imperial, en depósitos terrestres un poco más recientes del Plioceno tardío se han encontrado varios animales terrestres que inmigraron desde Sudamérica, incluyendo gliptodontes, armadillos, más perezosos (poco relacionados con los perezosos terrestres que llegaron en épocas anteriores), capibaras (roedores acuáticos de gran tamaño que aún viven en las tierras bajas tropicales), y puercos espinés (otro grupo de roedores sudamericanos relacionados con los conejillos de Indias).

Un conjunto similar de inmigrantes de Sudamérica ha sido datado con gran precisión en el sur de Arizona, en una área conocida como Rancho III, en base a fechajes obtenidos de cenizas volcánicas y de la cronología de reversión magnética. En esta área, las fechas más precisas, localizadas apenas por debajo o coincidiendo con las primeras evidencias de animales inmigrantes, ubican este evento hace unos 2.4 millones de años atrás.

En Centroamérica, la sección mejor datada que proporciona evidencia de la llegada de nuevos inmigrantes desde Sudamérica se encuentra en antiguos fondos de lagos cerca del Arroyo del Sismico, en El Salvador. Allí, los finos sedimentos de cenizas de finales del período Plioceno han preservado muchos tipos de fósiles, incluyendo microorganismos acuáticos, tales como diatomeas y ostrácodos, pero también huellas de plantas, restos de peces, el esqueleto completo de un raro murciélago de bigote, y diversos mamíferos grandes, entre ellos dos tipos de perezosos terrestres nunca antes descritos.

En Sudamérica también se han encontrado fechas similares para la inmigración de animales terrestres. Los grandes acantilados marinos al sureste de Buenos Aires proporcionan una excelente secuencia de sedimentos de fines del Plioceno y comienzos del Pleistoceno, en donde abundan fósiles de mamíferos terrestres. Allí, la primera evidencia de grupos derivados de Norteamérica,

incluyendo llamas, caballos, tigres de dientes de sable, osos, saínos y ratones de campo, aparece hacia fines del Plioceno. Al igual que en el oeste de los Estados Unidos y en Centroamérica, las fechas más precisas se ubican cerca de los 2.4 millones de años atrás.

Es posible, por supuesto, que en el futuro se encuentre evidencia aún más temprana de inmigrantes terrestres que se desplazaron entre ambos continentes americanos. Hasta que ello suceda, sin embargo, los sitios aquí mencionados proporcionan una excelente aproximación del momento en que comenzó el gran intercambio. El tiempo que transcurrió mientras varias especies animales atravesaban Panamá y se propagaban hacia el norte hasta Arizona en ausencia de grandes barreras, es casi instantáneo desde la perspectiva del tiempo geológico. Un buen ejemplo de la gran rapidez con la que se propagan los mamíferos inmigrantes es el de los conejos, los cuales luego de ser introducidos en Australia para servir de piezas de caza, se dispersaron por todo el continente en unas pocas décadas. Mientras continúa la búsqueda de un contacto más antiguo, existe abundante evidencia en numerosos sitios americanos que indica que el primer flujo de animales a través del istmo tuvo lugar hace unos 2.4 millones de años.

¿CUÁLES FUERON LAS ESPECIES MÁS IMPORTANTES EN EL INTERCAMBIO?

Una vez establecido el puente terrestre, comenzó un extraordinario trasvase de animales terrestres que viajaban en ambas direcciones. La evidencia fósil más completa proviene de los mamíferos terrestres, ya que, por lo general, estos son abundantes y sus dientes, que se fosilizan bastante bien, permiten hacer identificaciones precisas, a menudo hasta el nivel de especies. Los Cuadros 4-1, 4-2 y 4-3 proporcionan un recuento general de las familias registradas a ambos lados del puente terrestre a fines del Plioceno o comienzos del Pleistoceno. Muchos de estos grupos extendieron su alcance geográfico a través de los trópicos y hasta las latitudes templadas del continente opuesto. Las llamas, por ejemplo, que han sido reportadas en el Mioceno y comienzos del Plioceno únicamente en Norteamérica, aparecen súbitamente en el sur, en la región semidesértica de la Patagonia, en el Plioceno tardío. Igualmente extraordinaria es la amplia distribución del perezoso terrestre *Megatomys*, el cual se extendió hacia ambas costas de Norteamérica y que en su marcha hacia el norte llegó incluso hasta Alaska.

¿Es posible inferir a partir de la lista de familias que pasaron por el istmo de Panamá qué aspecto presentaba el puente terrestre desde el punto de vista

Cuadro 4-1

Familia de mamíferos del Gran Intercambio Americano Biótico

Legiones del Norte	
Nombre Científico	Nombre Común
Soricidae	musarañas
Leporidae	conejos
Heteromyidae	ratones de bolsillo
Geomysidae	tuzas de bolsillo
Sciuridae	ardillas
Cricetidae	ratones de campo
Felidae	felinos
Mustelidae	zorritos y nutrias
Canidae	lobos
Procyonidae	mapaches
Ursidae	osos
Gomphotheriidae	mastodontes
Tapiridae	tapires
Equidae	caballos
Tayassuidae	saínos
Camelidae	llamas
Cervidae	venados

Cuadro 4-2

Familia de mamíferos del Gran Intercambio Americano Biótico

Legiones del Sur	
Nombre Científico	Nombre Común
Didelphidae	zarigüeya
Dasyproctidae	armadillos
Chlamytheriidae	armadillos gigantes
Glyptodontidae	edentados en forma de tanque
Megalonychidae	perezosos terrestres del tamaño de un oso
Mylodontidae	perezosos terrestres de tamaño mediano
Megatheriidae	perezosos terrestres gigantes
Bradypodidae	perezosos arborícolas de tres dedos
Myrmecophagidae	osos hormigueros
Callitricidae	tití
Cebidae	monos
Hydrochoeridae	capibaras (roedores acuáticos de gran tamaño)
Erethizontidae	puercos espin
Caviidae	conejillos de India
Agoutidae	pacas
Dasyproctidae	agutíes
Echimyidae	ratas con púas
Toxodontidae	ungulados grandes semejantes al rinoceronte
Phororhacidae	aves de rapia gigantes

Cuadro 4-3

Cuadro de familias que se extinguieron en el Pleistoceno en Centroamérica

Chlamytheriidae
Glyptodontidae
Mylodontidae
Megatheriidae
Hydrochoeridae
Gomphotheriidae
Elephantidae
Equidae
Camelidae
Bovidae

Nota: Algunos de los grupos listados aquí sobrevivieron en Sudamérica. Además muchos de los géneros (ejemplo *Smilodon*) se extinguieron, pero no se encuentran listados si sus familias (ejemplo Felidae) sobrevivieron en Centroamérica.

ecológico al momento de su formación? La mayor parte de los inmigrantes eran animales que pastaban, vivían en grandes manadas, y que en la actualidad están asociados a áreas de sabana y bosques abiertos. Los caballos y las llamas provenientes de Norteamérica son dos de los ejemplos más conocidos de este tipo de animales. La inmigración desde Sudamérica de toxodontes (ungulados grandes semejantes al rinoceronte), diversos perezosos terrestres, y gliptodontes (animales emparentados con el armadillo que tenían fuertes caparzones y grandes mandíbulas y dientes para triturar plantas) sugieren ambientes ecológicos similares. Algunos de los mamíferos herbívoros involucrados en el intercambio ramoneaban, alimentándose de los brotes tiernos de arbustos y árboles, mientras que otros combinaban una o más formas de alimentación herbívora, pero la gran mayoría eran animales que pastaban.

Sin embargo, no todos los animales del intercambio eran herbívoros. Seis familias de carnívoros entraron a Sudamérica por el puente terrestre causando un efecto devastador entre las poblaciones de herbívoros, los cuales no tenían experiencia alguna con mamíferos carnívoros eficientes. En el lapso de un instante geológico después de comenzado el intercambio, una fauna entremezclada y bien adaptada a las áreas de sabana y de bosques abiertos, se extendió desde las grandes praderas de Norteamérica hasta las pampas de Argentina. Fue así que la fauna de ambos continentes se vio enriquecida por el intercambio que tuvo lugar de fines del Plioceno.

Centroamérica hospedó una mezcla particularmente importante de animales inmigrantes que extendieron sus áreas de influencia en ambas direcciones. No es posible determinar con exactitud cómo eran las rutas de enriquecida en tér-

minos ecológicos hacia fines del Plioceno, pero resulta bastante claro que el paisaje del intercambio incluía una amplia variedad de hábitats boscosos y despejados, que proporcionó una gran avenida ecológica para numerosos tipos de animales terrestres.

El gran número de manadas de herbívoros que pastaban o que combinaban más de un tipo de alimentación, produjo un fuerte impacto ecológico en los paisajes de Centroamérica, semejante al que producen hoy en día las grandes manadas de ungulados en las sabanas tropicales y subtropicales de África. Por ese entonces, al igual que en la actualidad, las masivas migraciones anuales permitían que diversos grupos alternaran el pastoreo de forrajes duros, con una alimentación mixta, y con el ramoneo a orillas de los bosques durante las estaciones más favorables. La intensidad de la actividad de estos grandes herbívoros sin duda mantenía a la mayor parte de los bosques, con excepción de los bosques tropicales más densos, más despejados de lo que se encuentran al presente. Algunos ecólogos tropicales modernas señalan que los frutos grandes de las palmas y de los árboles guanacaste requieren de la presencia de grandes herbívoros que los partan y los dispersen. Los caballos, reintroducidos en América por los españoles, constituyen en la actualidad los únicos herbívoros competentes para partir estas grandes semillas. Al presente, sólo podemos adivinar las complejas interacciones que deben haberse dado entre la vegetación tropical americana y las grandes manadas de herbívoros durante el Plioceno y el Pleistoceno.

La evidencia paleontológica del intercambio en Norte, Centro y Sudamérica sugiere que las diversas especies animales inmigrantes extendieron sus áreas de influencia rápidamente para luego estabilizarse a comienzos del Pleistoceno. La mayor parte de las familias que inmigraron lo hicieron durante el Plioceno tardío o el Pleistoceno temprano. El último vagamundo fue la zarigüeya, la cual según el registro norteamericano apareció en la Florida a mediados del Pleistoceno, poco más de un millón de años atrás. Por entonces, los caballos, los camellos, los perezosos, los saínos, los toxodontes y muchos otros ya habían atravesado los trópicos en ambas direcciones y vivían en ambos continentes americanos desde hacía por lo menos dos millones de años.

La distribución actual de ciertos animales, al igual que cierta evidencia fósil correspondiente al Pleistoceno tardío, sugieren que hubo una segunda fase del intercambio, ecológicamente distinta, en la que Centroamérica jugó un papel decisivo. Esta fase involucró una fauna diferente: animales adaptados más específicamente a los ambientes de bosque tropical de las tierras bajas ecuatoriales y que no extendieron su área de influencia hacia las altas latitudes tem-

pladas a ambos lados del ecuador. Estos animales se desplazaron principalmente desde el vasto dominio de la cuenca amazónica hacia el norte, a través de las tierras bajas de Centroamérica, alcanzando su límite norte a lo largo de la costa del Caribe debajo del Trópico de Cáncer, en el área general de Veracruz, México. Esta segunda fase de desplazamiento de fauna entre los trópicos se encuentra representada entre las aves por los loros, los tucanes y los guanes (aves arbóreas parecidas al pavo), y entre las mariposas tropicales por la iridiscente *Morpho* y por la colorida *Heliconius*. Entre los mamíferos tropicales que se desplazaron desde la Amazonia hasta Centroamérica están los perezosos arborícolas, algunos grandes roedores de las tierras bajas, tales como los agutíes y las pacas, y un sinnúmero de monos.

La abundante biota tropical que se desplazó hacia el norte en esta segunda fase del intercambio hizo que, a partir de entonces, la fauna de Centroamérica se pareciera más a la de las regiones tropicales de Sudamérica que a la de las zonas templadas de Norteamérica. Es por ello que, cuando los grandes naturalistas del siglo XIX, tales como Darwin, Wallace y Hooker, examinaron la abundante fauna y flora terrestres del Nuevo Mundo, asociaron la biota tropical de Centroamérica con la biota del Amazonas, colocándolas juntas en el *Reino Neotropical*. Todas las investigaciones y estudios posteriores sobre los trópicos americanos han confirmado la validez de esta filiación neotropical. Sólo los geólogos y los paleontólogos están conscientes del estrecho vínculo que existió en épocas más tempranas entre las formas de vida terrestre de Norte y Centroamérica y de la separación que existía entre éstas y las de Sudamérica, como resultado de la presencia de una ancha barrera de aguas profundas.

Los paleontólogos pueden confirmar esta segunda fase intertropical de intercambio principalmente mediante evidencia negativa. Algunos de los grandes herbívoros oriundos de Norteamérica, que hubiera sido de esperar cruzasen el puente terrestre ístmico hacia Sudamérica, no lo hicieron porque llegaron muy tarde. Este fue el caso del antílope berrendo, del mamut y del bisonte americano. El bisonte más primitivo, también conocido como búfalo, llegó a Norteamérica proveniente de Asia a fines del Pleistoceno y se propagó ampliamente, no sólo por las praderas de las áreas centrales del continente, sino por los bosques abiertos del este y el sureste. Las manadas de bisontes también se dispersaron en dirección sur hacia Centroamérica, a través de las zonas de sabana y chaparral existentes a lo largo del litoral pacífico de El Salvador, Honduras y el norte de Nicaragua.

De hecho, hoy en día es posible apreciar las huellas de bisontes junto a las de los primeros habitantes de la región sobre la superficie de una antigua

corriente de lava, en el punto donde la lava y las criaturas que huían en estampida alcanzaron la orilla norte del Lago de Nicaragua. Sin embargo, el bisonite no se hizo presente en Centroamérica lo suficientemente temprano en el Pleistoceno como para poder desplazarse hacia el sur a través de los ambientes más despejados que probablemente predominaban por ese entonces. El clima más cálido y los bosques tropicales más densos existentes para cuando los bisontes llegaron a Centroamérica les impidieron seguir avanzando hacia el sur y cruzar el puente terrestre. Esta conclusión coincide perfectamente con la información proporcionada por Colinvaux (Capítulo 5), quien señala que hacia fines del Pleistoceno el bosque tropical de las tierras bajas de Panamá presentaba una sólida barrera para los animales de campo abierto.

La historia posterior de los grupos de animales que participaron en el intercambio nos enseña varias lecciones biológicas. En términos generales, los grupos que se desplazaron en dirección sur hacia Sudamérica tuvieron una larga y amplia historia no sólo en Norteamérica sino también, en tiempos anteriores, en Asia. En cierto modo, se puede afirmar que estos grupos de animales ya habían sido exitosos en dispersarse a través de una amplia gama de latitudes de un continente a otro. Por ello, no es sorprendente que la mayor parte de estos grupos del norte tuvieran mucho éxito luego de haber entrado a Sudamérica, propagándose extensamente y alcanzando un alto grado de diversificación. En contraste, los grupos de animales que se dispersaron en dirección opuesta, hacia Centro y Norteamérica, no tenían ninguna otra experiencia continental, habiendo permanecido aislados en Sudamérica debido a las barreras oceánicas. Los siguientes ejemplos demuestran que estos grupos tuvieron un éxito bastante limitado, prácticamente no experimentaron diversificación alguna, y sólo en uno o dos casos alcanzaron distribuciones extensas. Primeramente, examinaremos algunos ejemplos de grupos que se desplazaron hacia el norte, para luego analizar algunos de los que se dirigieron hacia el sur.

ANIMALES QUE SE DESPLAZARON HACIA EL NORTE

Perezosos terrestres megaloníquidos

Estos animales semejantes a los osos pertenecen a una de las seis familias de perezosos que evolucionaron en Sudamérica durante su largo aislamiento respecto de los otros continentes. Sus primos, los perezosos arborícolas, que son mucho más pequeños, aún sobreviven escondidos en el dosel de los bosques tropicales ecuatoriales de Centro y Sudamérica. Cuatro ramas distin-

tas de perezosos terrestres, incluyendo los megatéridos (Figura 4-2), que eran mucho más grandes que los megaloníquidos, llegaron hasta Norteamérica. Pero los megaloníquidos fueron los primeros en llegar y se propagaron ampliamente. Como ya se ha señalado, algunos megaloníquidos fueron los primeros en cruzar las barreras acuáticas más angostas que existían hace unos ocho millones de años, y que precedieron por más de cinco millones de años la formación del puente terrestre ístmico. Los descendientes de estos perezosos

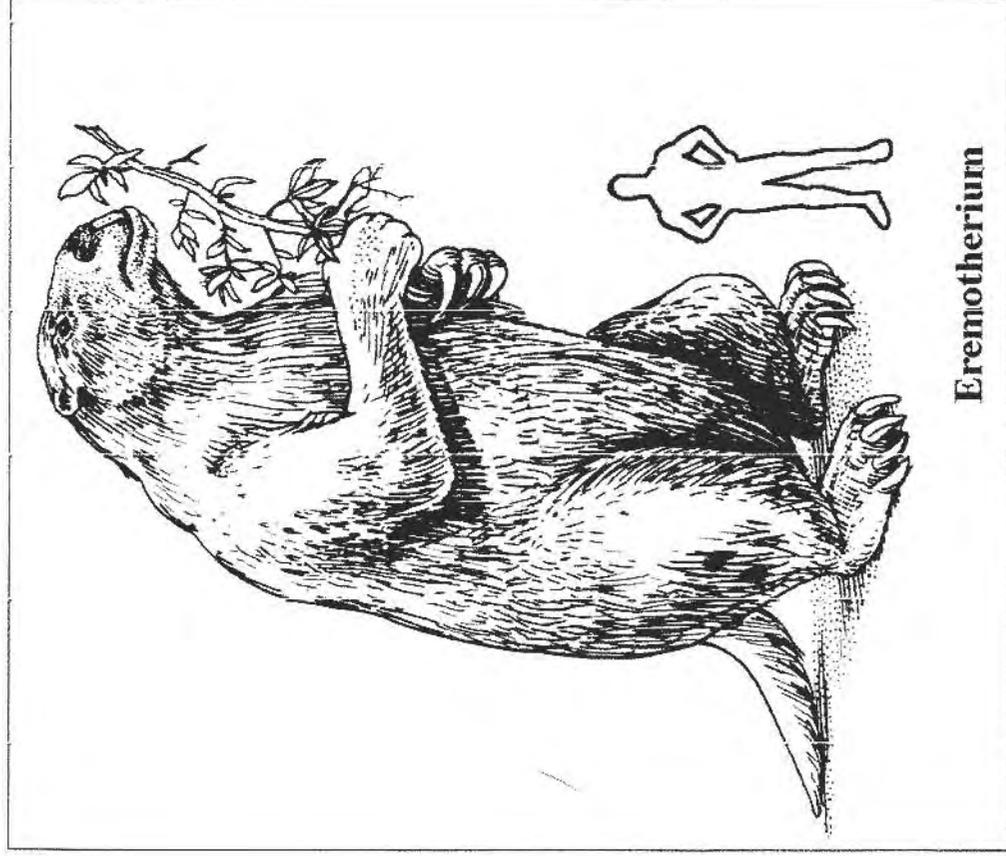


Figura 4-2. El perezoso terrestre gigante *Ereotherium* a escala con un humano de dos metros de estatura. Los perezosos son migrantes procedentes de Sudamérica.

Ereotherium

logaron dispersarse a través de las zonas templadas de Norteamérica mucho más ampliamente que cualquier otro grupo inmigrante de Sudamérica. A fines del Pleistoceno aparecen en casi todos los estados de los Estados Unidos y hacia el norte hasta Alaska.

El presidente Thomas Jefferson tenía especial interés en aquellos que llegaron hasta Kentucky y que fueron descubiertos en Big Bone Lick cuando ésta todavía era un área de frontera. Esta especie grande de fines del Pleistoceno fue denominada *Megatonyx jeffersoni*. El megalonquido más grande apareció mucho antes en la región de Centroamérica. Este raro ejemplar de perezooso es el *Meizonyx salvadorensis*, una forma primitiva con dientes caninos angostos y puntiagudos, que fuera encontrado en un sitio cerca del Arroyo del Sismico, en El Salvador, y que data del Plioceno tardío. Desafortunadamente, todos los perezoosos terrestres de las Américas se extinguieron hacia fines de la era glacial. El presidente Jefferson tenía la esperanza de que Lewis y Clark encontraran algunos ejemplares durante su exploración de las tierras feraces del oeste de los Estados Unidos y les encargó específicamente esa misión. Hoy en día, quedan muy pocos lugares lo suficientemente remotos donde podrían existir ejemplares vivientes de estos grandes animales.

Osos hormigueros gigantes

Una de las familias más características de los grandes mamíferos que evolucionaron en Sudamérica está compuesta por tres géneros de osos hormigueros. El más grande y característico de estos es el oso hormiguero gigante, cuyo nombre científico es *Myrmecophaga tridactyla* (Figura 4-3A). Prácticamente todos los rasgos de su anatomía y su comportamiento están adaptados a su poco usual dieta, la cual consiste exclusivamente de termitas que habitan en grandes montículos de tierra formados sobre árboles caídos o sobre las raíces de grandes árboles en las sabanas tropicales de América. Entre las adaptaciones peculiares del oso hormiguero gigante están sus poderosas garras, sus extremidades cortas y pesadas, su pelo largo, su lengua extremadamente larga y sus mandíbulas tubulares y sin dientes. En Brasil, Uruguay y Colombia se han encontrado registros fósiles tempranos de ejemplares de tipo *Myrmecophaga* con aspecto casi moderno, que datan de hace unos 15 millones de años. Obviamente, no se encuentra ningún ejemplar en Norte y Centroamérica sino hasta después de que la emergencia del puente terrestre les permitiera desplazarse hacia el norte.

Existe evidencia incontestable de que el oso hormiguero gigante se abrió camino a través de los trópicos americanos a tiempo para fosilizarse en un sitio de 1.5 millones de años conocido como El Golfo, en Baja California, en la

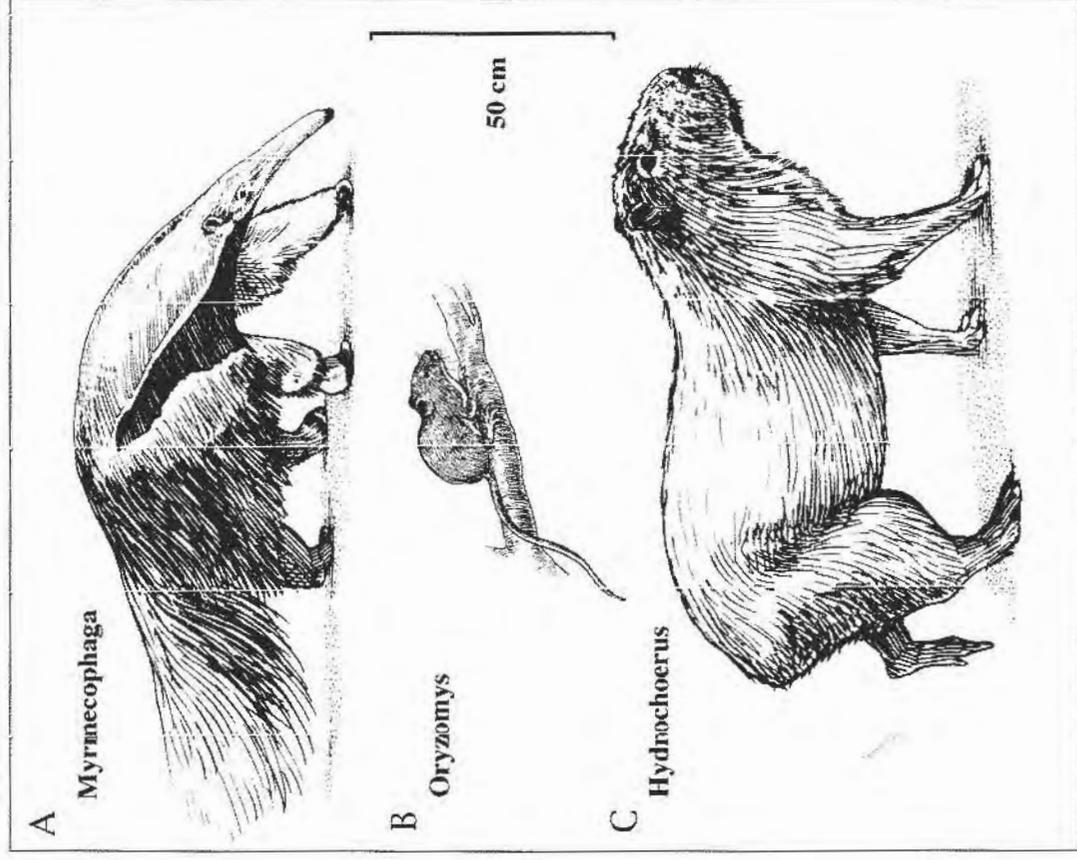


Figura 4-3. (A) El oso hormiguero gigante *Myrmecophaga*, migrante del sur; (B) *Oryzomys*, la rata de arroz; una de las diversas familias de ratones que proliferaron en Sudamérica después de la migración desde el norte; (C) *Hydrochoerus*, el roedor capibara gigante, evolución de migrantes precedentes del norte.

región noroccidental del estado mexicano de Sonora. Este oso hormiguero fósil ha sido encontrado a unas 3,000 millas al norte de donde se encuentran sus parientes vivientes más cercanos, los cuales ahora habitan los trópicos del este de Guatemala y del sur de Belice. El clima actual en Sonora es demasiado árido y frío durante el invierno como para mantener el tipo de bosque tropical donde abundan los nidos de termitas, las cuales constituyen el único alimento de los osos hormigueros gigantes. Al presente, el límite sur de la distribución de este tipo de oso hormiguero se encuentra en el norte de Argentina.

Armadillos

Uno de los grupos sudamericanos que en repetidas ocasiones extendió su área de influencia hacia el norte, hasta Centro y Norteamérica, fue la familia de los armadillos. Tal vez el hecho de que su caparazón los protegiese de depredadores no conocidos y lo variado de su dieta, que incluía insectos y otros animales pequeños, carroña, tubérculos, frutas y otras partes de plantas, los ayudase a sobrevivir en todo tipo de hábitats, excepto en los más áridos. La única especie moderna en las zonas templadas de Norteamérica, al norte hasta Oklahoma y Kansas, es el *Dasyurus novemcinctus*, o armadillo de nueve bandas, pero otros parientes ya extintos también llegaron tan al norte a fines del Plioceno tardío y durante el Pleistoceno. En Centroamérica, junto al armadillo de nueve bandas, se encuentra el armadillo de cola pelada o *Cabassous centralis*.

Entre los parientes extintos de los armadillos, el más grande y más impresionante era el *Holmesina*, parecido a un tanque, y que tenía una caparazón de casi cuatro pies de diámetro (Figura 4-4B). Los gliptodontes se habían especializado en comer plantas y raíces. Sus mandíbulas eran mucho más profundas y los músculos de su quijada eran mucho más fuertes que los de cualquier especie viviente de armadillo. Algunos especímenes muestran profundas heridas en el cráneo, lo cual indica que estos animales eran presa de los tigres de dientes de sable. A pesar de la evidencia de que algunos individuos eran heridos mortalmente, los gliptodontes estuvieron entre las primeras especies que lograron cruzar el puente terrestre y propagarse rápidamente a todo lo largo de Norte y Centroamérica. Sin embargo, la importancia de su presencia puede haber sido exagerada debido a que los elementos de su sólida caparazón se han preservado con facilidad y han sido fáciles de descubrir e identificar.

Toxodontes

La mayor parte de los grandes herbívoros que se desarrollaron en Sudamérica desapareció antes del intercambio o fue derrotada debido a la competencia

presentada por sus rivales del norte, tales como los caballos, los camellos y los tapires. Una notable excepción, sin embargo, es la de los toxodontes, un grupo de herbívoros de gran tamaño, semejantes a los rinocerontes (Figura 4-5A). El nombre «toxodonte» hace referencia a sus dientes superiores curvos, los cuales constituían una poderosa batería de grandes molares, bien equipada para masticar grandes volúmenes de hojas. De hecho, estos enormes herbívoros se extendieron hacia el norte desplazándose a contracorriente de la marea de ungulados nortños que se dirigían hacia el sur. La especie *Mixotoxodon larensis* ha sido encontrada en depósitos que datan de fines del Pleistoceno en todos los países centroamericanos, generalmente en asociación con mastodontes, perezosos terrestres gigantes y caballos.

Aves gigantes

Un inesperado participante en el intercambio fue la gigantesca ave de rapiña sudamericana conocida como *Titanis walleri* (Figura 4-4A). Cuando se encontraron los primeros restos fósiles de una garra y de un dedo en el fondo del río Santa Fe, en la Florida, se pensó brevemente que pertenecían a un dinosaurio. De hecho, sus poderosas patas, apropiadas para correr y desgarrar a sus presas, y su gran tamaño (más de tres metros de alto) semejaban a los de algunos dinosaurios. Sin embargo, su presencia en los sedimentos de fines del Plioceno, junto con ejemplares de perezosos y gliptodontes, indicaba que sus restos debían ser comparados con los de las grandes aves. Cuando los estudiosos dirigieron su atención hacia Sudamérica, rápidamente descubrieron que *Titanis* era un nuevo género perteneciente a una familia extinta (*Phorasthacidae*) que vivía en Brasil y Argentina. En años recientes, se han descubierto en la Florida muchas otras partes de esta extraordinaria ave de rapiña, incluyendo su pico adaptado para cortar carne. Evidentemente, los miembros de este grupo siguieron con éxito a sus presas tradicionales, tales como los gliptodontes, en su camino hacia el norte, a través de los corredores de sabana de los trópicos de Sudamérica y Centroamérica, recorriendo una distancia de más de 10,000 km.

ANIMALES QUE SE DESPLAZARON HACIA EL SUR

La familia de los felinos

Antes de la formación del puente terrestre, cuando Sudamérica todavía era un continente aislado, no había en él ningún mamífero carnívoro efectivo. Las aves gigantes, arriba mencionadas, eran los principales depredadores en los

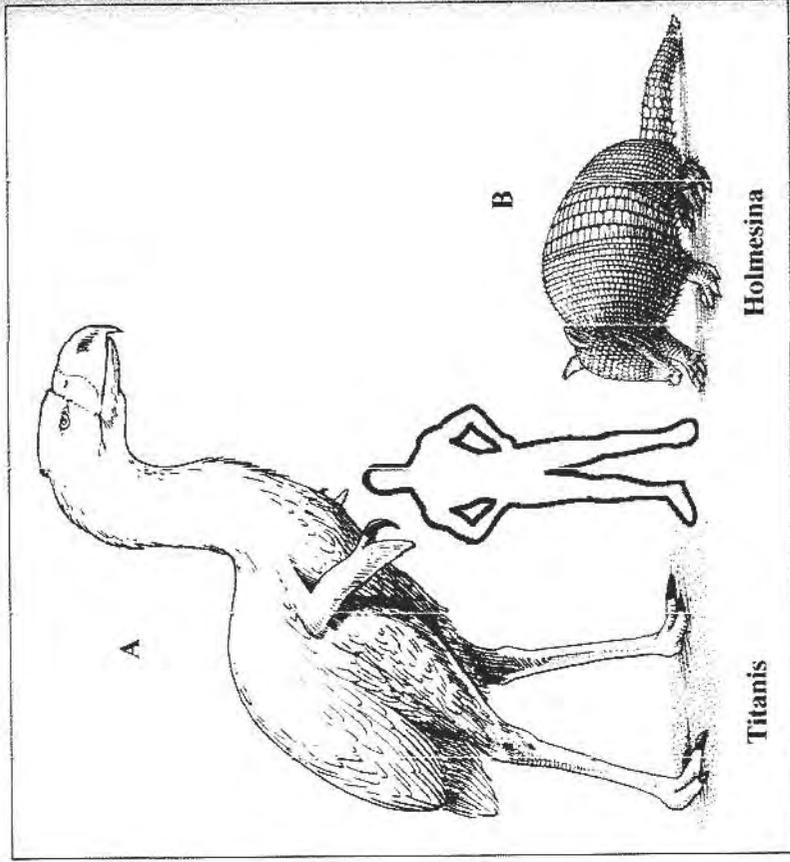


Figura 4-4. (A) *Titanis*, la espectacular ave carnívora gigante a escala con un humano de dos metros de estatura. Un migrante procedente del sur, los fósiles de *Titanis* se encuentran hasta en Florida en Norteamérica. (B) *Holmesina*, uno de los armadillos gigantes, es también un migrante del sur.

hábitats de campo abierto, mientras que los cocodrilos eran activos únicamente en los ambientes acuáticos. No es de extrañarse, entonces, que cuando los depredadores mamíferos de sangre caliente procedentes del norte llegaron a Sudamérica se propagasen ampliamente y fuesen sumamente exitosos en prácticamente todos sus hábitats.

Aquí nos centraremos en la familia de los felinos, pero otras cuatro familias carnívoras, incluyendo los osos, los perros, las comadrejas y los mapaches, también extendieron sus áreas de influencia a lo largo de Centroamérica, cruzaron el puente terrestre, y entraron en Sudamérica. Todas estas familias carnívoras, a excepción de los osos, incluyen una gran variedad de géneros y especies vivientes en los trópicos americanos, lo cual parecería indicar la existencia de

varios procesos de dispersión. Los osos están representados en el intercambio por el oso de anteojos, el cual aún vive en los trópicos de Sudamérica.

Todos los miembros de la familia de los felinos (Felidae), tanto los grandes como los pequeños, prosperaron en el nuevo continente. Un sorprendente número de especies pequeñas coexistió en Sudamérica, incluyendo los margays, los ocelotes, los yaguarundíes, los pequeños gatos manchados, y las especies *Felis guigna*, *geoffroyi* y *colocolo*. Muchas de estas especies son incluidas dentro del grupo conocido popularmente como tigrillos. La mayor parte de estos pequeños félicos, si no todos, ya había aparecido en Norteamérica antes de que se formara el puente terrestre. Es muy posible que

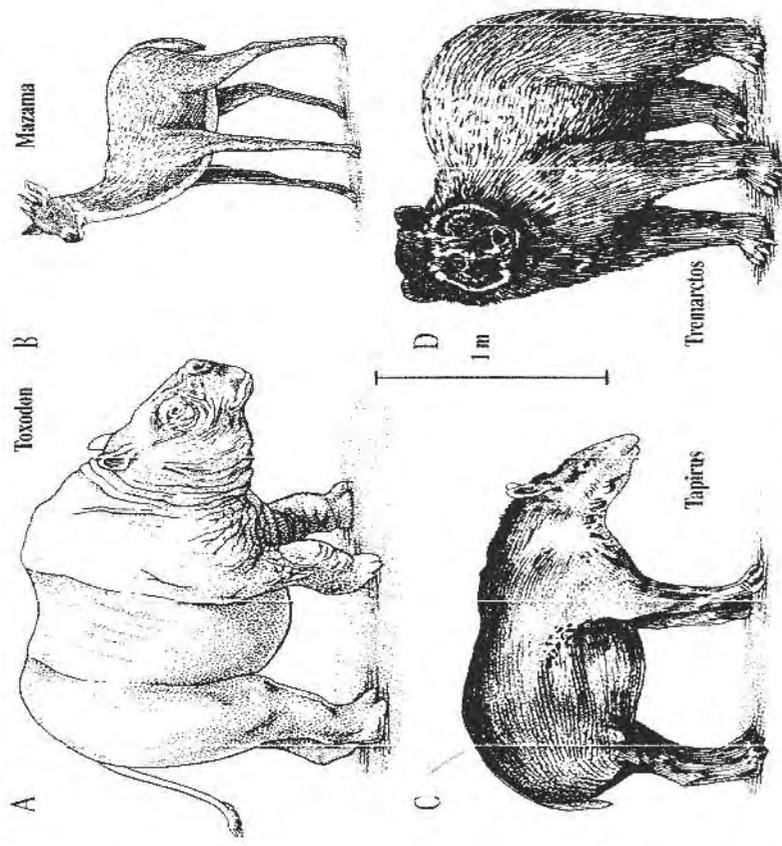


Figura 4-5. (A) *Toxodon*, un gran herbívoro de Sudamérica que se asemeja a los rinocerontes; (B) *Mazama*, una de las muchas especies de venado que evolucionó en Sudamérica después de migrar desde el norte durante el gran intercambio; (C) *Tapirus*, un herbívoro muy conocido en Centroamérica y la Amazonia que evolucionó a partir del tronco de Norteamérica; (D) *Tremarctos*, el oso de anteojos característico del trópico americano y descendiente de migrantes del norte.

los margays, los ocelotes y los pequeños gatos manchados, que se especializan en hábitats arbolados tropicales, ya se hubieran desarrollado en Centroamérica. Al momento de formarse el puente terrestre, estas especies se encontraban en un sitio ideal para propagarse hacia el sur.

Los dos felinos más grandes de América son el puma y el jaguar (Figura 4-6). Les sigue en tamaño el poco común felino andino, *Felis jacobita*. El jaguar (*Panthera onca*), también conocido como pantera, es el más grande de todos, siendo muy admirado por su espléndido pelaje, satinado y manchado. Su pelaje recuerda al del leopardo del Viejo Mundo y, al igual que en este caso, está adaptado para camuflarlo durante el día en los penumbrosos ambientes selváticos y durante la noche, cuando lleva a cabo la mayor parte de sus actividades de caza. Se han descubierto fósiles de jaguares en la Florida, en donde se encuentran los cráneos más grandes. Desde el tiempo del intercambio y hasta tiempos históricos, estos animales se extendían desde el suroeste de los Estados Unidos hasta el norte de Argentina. En la actualidad, los jaguares se han visto confinados en áreas extensas de vegetación densa.

En contraste, el puma (*Puma concolor*) se encuentra presente en casi todos los hábitats americanos, extendiéndose desde las latitudes del extremo norte hasta las del extremo sur. Tanto los pumas como los jaguares, se encontraban presentes en Centroamérica al momento de la formación del puente terrestre. Hace menos de tres millones de años, la emergencia de este puente les proporcionó nuevas oportunidades en Sudamérica. Así, los jaguares extendieron

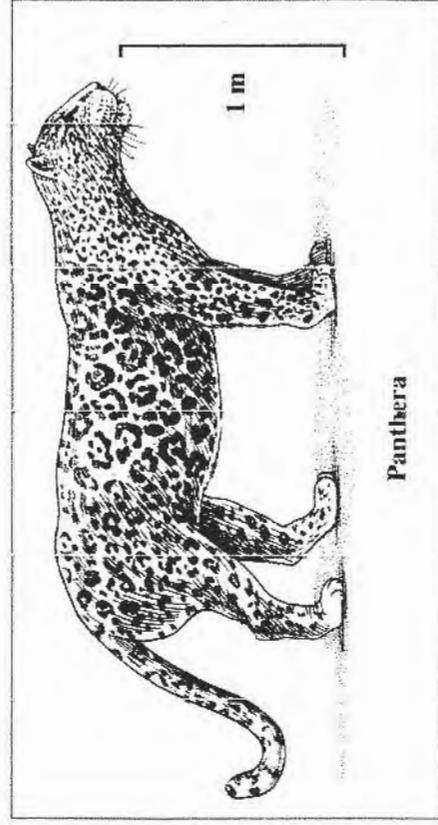


Figura 4-6. *Panthera*, o jaguar, el más grande de los felinos del trópico americano. Los felinos se diversificaron en muchas especies en Centro y Sudamérica después del gran intercambio.

sus áreas de influencia hasta Argentina y Uruguay a través de la cuenca amazónica, mientras que los pumas se propagaron por todo el continente. Nosotros celebramos este gran evento y reconocemos la capacidad (y la necesidad) que tuvieron estos grandes felinos de abarcar extensas zonas geográficas, a través del nombre *Paseo Panthera*.

Los venados sudamericanos

Uno de los grupos de grandes mamíferos que tuvo mayor éxito en su marcha hacia el sur fue la familia de los venados. Los venados se originaron en las latitudes templadas del norte de Eurasia hace unos 20 millones de años. Era un animal que ramoneaban o tenían una alimentación mixta y que vivían en las orillas de los bosques. Hace aproximadamente cinco millones de años, algunos parientes lejanos del venado de cola blanca llegaron al Estrecho de Bering, cuando éste aún estaba cubierto de bosque, y cruzaron hacia Norteamérica. Durante el Plioceno llegaron a Centroamérica y allí se diversificaron. Hasta entonces, los venados nunca habían alcanzado las latitudes tropicales. En Centroamérica se originaron nuevas e importantes ramas de la familia de los venados, tales como los gamos rojos y pardos (*Mazama*), caracterizados por sus cuerpos pequeños y sus cuernos de asta sencilla (Figura 4-5B). Otro grupo nuevo de venados norteamericanos desarrolló un cuerpo de tamaño moderado y unas patas cortas y poderosas como una adaptación para poder vivir en terrenos montañosos. Estos moradores de las montañas incluyen un género ya extinto del oeste de Norteamérica, conocido como *Navahoceros*, y el venado andino actual (turaca y huemul), cuyo nombre científico es *Hippocamelus*. Este nombre refleja la incertidumbre del científico que lo describió originalmente, quien no sabía si se trataba de un caballo o de un camello. Imagínese la sorpresa que se llevaría este antiguo científico de saber que había nombrado a una especie de venado. Cuando el corredor ístmico se cubrió de bosque tropical, se rompió la continuidad existente entre el venado de patas cortas *Hippocamelus* localizado en el sur y el *Navahoceros* localizado en el norte.

Después del intercambio surgieron otros tipos de venados en Sudamérica. Las especies sobrevivientes varían desde el diminuto *Pudu* de los bosques andinos hasta el gran venado de los pantanos (*Blastocerus dichotomus*) de los hábitats húmedos tropicales y subtropicales, pasando por el venado de las pampas (*Ozotoceros*), semejante en tamaño y apariencia general al venado de cola blanca. A estos nuevos tipos de venados locales se sumaron grupos de venados inmigrantes, tales como el venado de cola blanca y los gamos de Centroamérica. Así,

gracias al intercambio, Sudamérica dejó de ser un continente sin venados para ser el continente con el mayor número de especies de venado.

Una explosión de ratones

Aún más exitosos que la familia de los venados fueron los ratones de la familia *Cricetidae*. Antes del intercambio no había ninguna especie de estos ratones en Sudamérica; en la actualidad, sin embargo, existen unas 60 especies pertenecientes a por lo menos 40 géneros (Figura 4-3B). Sin duda alguna, estos ratones cruzaron el puente terrestre ístmico durante el gran intercambio, pero su éxito posterior es tan asombroso que muchos biólogos han cuestionado el tiempo en que tuvieron lugar estos eventos. ¿Cómo, se preguntan, pudieron estos ratones desarrollar tantas ramas en tan corto tiempo? Algunos son terrestres, otros arborícolas, algunos pastan, otros ramonean, y un grupo (la subfamilia *Ichthyominae*) está especialmente adaptado para atrapar peces en los ríos andinos. Los paleontólogos no pueden cambiar el fecho de la emergencia del puente terrestre, pero sí pueden sugerir que estos ratones experimentaron gran parte de su diversificación en Centroamérica antes de que éste se formara. Por lo menos seis ramas diferentes o subfamilias de la familia *Cricetidae* han sido identificadas en fósiles de fines del Mioceno y del Plioceno en áreas subtropicales de Norteamérica, y muchas de ellas se parecen a sus descendientes existentes hoy en día en Sudamérica. Esto significa que el lapso de tiempo en el que se desarrolló la inmensa diversidad de ratones actualmente existente en Sudamérica fue de aproximadamente nueve millones de años (desde finales del Mioceno), más de tres veces el tiempo transcurrido desde que se formara el puente terrestre. Es probable que muchas de las adaptaciones de los cricétidos a las condiciones tropicales hayan tenido lugar en Centroamérica, un sitio de transición fortuito donde estos ratones se prepararon para sus posteriores peregrinaciones en Sudamérica.

¿QUÉ LES HA OCURRIDO A LOS ANIMALES DEL INTERCAMBIO?

Hemos analizado algunos ejemplos de los muchos grupos que cruzaron el istmo en ambas direcciones al momento del intercambio. La mayor parte de los grupos que llegaron hasta Sudamérica tuvo éxito en el sentido de que se propagaron ampliamente y experimentaron un considerable grado de diversificación. La mitad de los géneros de mamíferos terrestres que viven actualmente en Sudamérica proviene de ancestros que cruzaron el puente terrestre

desde Centroamérica hace menos de tres millones de años. Lo mismo es cierto de la fauna tropical de Centroamérica. En contraste, la fauna templada de Norteamérica carece definitivamente de una fuerte ascendencia sudamericana. Sólo tres especies mamíferas del intercambio, la zarigüeya, el armadillo y el puerco espín, sobreviven al norte de los trópicos. Sin embargo, el éxito que tuvieron los mamíferos sudamericanos en las zonas templadas de Norteamérica ha sido subestimado debido al gran cataclismo que provocó la extinción de la mayor parte de los grandes mamíferos hacia fines de la era glacial. Esta pérdida afectó mucho más a los mamíferos sudamericanos que a los norteamericanos. Todos los grandes perezosos terrestres y sus primos recubiertos de caparazón, los armadillos gigantes y los gliptodontes, desaparecieron repentinamente tanto de Norte como de Sudamérica. Del mismo modo, los roedores anfibios gigantes, conocidos como capibaras (Figura 4-3C), desaparecieron de Norte y Centroamérica, donde antes habían abundado. Los grandes toxodontes de Sudamérica habían logrado establecerse muy bien en Centroamérica, pero desaparecieron junto con todas las especies de ungulados nativos de Sudamérica hacia fines del Pleistoceno.

Varias familias de ungulados de Norteamérica también fueron devastadas por las extinciones ocurridas a fines del Pleistoceno. Sin embargo, muchas de ellas sobrevivieron, la mayor parte en los trópicos americanos. Todas las especies de caballos y mastodontes desaparecieron tanto de Norte como de Sudamérica. Pero mientras que las llamas, los saínos, los tapires y los jaguares fueron exterminados en las áreas templadas de Norteamérica, los mismos lograron sobrevivir en los trópicos americanos y en las zonas templadas de Sudamérica.

¿Cuáles fueron las causas de las extinciones de fines del Pleistoceno? Las mismas tuvieron poco efecto entre los grupos de mamíferos más pequeños. El mayor impacto lo experimentaron los grandes herbívoros. La mayor parte de los carnívoros sobrevivió. Así, por ejemplo, de las especies de la familia de los felinos, todas salvo una existen todavía. Habría sido de esperar que los pumas y los jaguares desaparecieran debido a la extinción de muchos de los animales grandes que les servían de presa. El hecho de que esto no sucediera sugiere que estos animales dependían más para su alimentación de los venados y los saínos que de la gran cantidad de tipos extintos de grandes herbívoros, tales como los caballos y los mastodontes. El único género de felinos grandes que se extinguió fue el del tigre de dientes de sable (género *Smilodon*). Su extinción hubiera sido predecible. Las especies sudamericanas de este tipo de tigre habían alcanzado un tamaño extremadamente grande durante el Pleistoceno.

Estos animales estaban condenados a extinguirse en toda América al desaparecer la mayor parte de las especies grandes de las que se alimentaban.

Los paleontólogos y los arqueólogos americanos han señalado dos posibles causas de la extinción de los grandes mamíferos hacia fines del Pleistoceno. La primera hipótesis hace recaer la responsabilidad en los cambios climáticos que tuvieron lugar a finales de la última era glacial. La segunda responsabiliza a los cazadores que llegaron al Nuevo Mundo y se dispersaron rápidamente a lo largo de las Américas. Tanto los eventos climáticos como la llegada y dispersión de los humanos coinciden con la época de las extinciones masivas. Decenas de tipos de grandes mamíferos, incluyendo los perzosos terrestres, los caballos, los camellos, los mamuts y los mastodontes, desaparecieron casi en el mismo instante, por lo menos en términos geológicos, hace unos 11,000 años. No se puede descartar la posibilidad de que ambas hipótesis sean válidas, y que las extinciones se debieron a la combinación de los cambios climáticos con el impacto de los seres humanos.

El papel de los primeros humanos

Existe muy poca evidencia directa de animales muertos y consumidos por los cazadores primitivos del Nuevo Mundo hacia fines del Pleistoceno. La mayor parte de los registros tempranos que dan cuenta de la presencia de Paleoindios a lo largo de las Américas consiste de elementos líticos, principalmente puntas de piedra acanaladas, tales como las puntas clásicas Clovis y Folsom (ver Capítulo 6). Aun cuando, sin duda alguna, estas puntas eran utilizadas para cazar animales, los líticos por sí solos no proporcionan mucha evidencia acerca de cuáles eran las especies que cazaban o cómo éstas eran utilizadas.

Solamente una decena de sitios en toda América proporciona evidencia subsidiaria de restos óseos de animales asociados a los primeros habitantes humanos antes de las grandes extinciones, hace unos 11,000 años. En estos sitios, la mayor parte de la evidencia directa sobre los animales que eran cazados y consumidos consiste de proboscidos semejantes al elefante. Existen diferentes tipos de proboscidos en diferentes regiones, y en la actualidad resulta evidente que las bandas de cazadores humanos lograron adaptarse a cada una de las especies que fueron encontrando conforme se dispersaron a lo largo del Nuevo Mundo. Así, los primeros humanos que cruzaron el puente terrestre de Bering precedentes de Asia, dependían fuertemente del mamut lanudo (*Mammuthus primigenius*) no sólo para su alimentación, sino para gran parte de su subsistencia, incluyendo combustible, vestido y refugio. Cuando las bandas de cazadores llegaron aproximadamente a los 50 grados de latitud norte, cerca

de la actual frontera entre los Estados Unidos y Canadá, se encontraron con el mamut colombiano (*Mammuthus columbi*), y a pesar de que su apariencia, comportamiento y preferencia de hábitats eran diferentes, esta especie también fue objeto de una caza intensiva. Esta es la especie más comúnmente asociada a los sitios Clovis clásicos de las zonas templadas de Norteamérica. En el este de los Estados Unidos, desde Michigan hasta la Florida, el mastodonte americano (*Mammuth americanum*) también fue utilizado con frecuencia por los Paleoindios. En cambio, en Centro y Sudamérica, los cazadores primitivos dependían de otra familia de proboscidos (Gomphotheriidae), principalmente: el gomphoterio de Cuvier (*Cuvieronius tropicus*) (Figura 4-7).

Unos pocos sitios dispersos a lo largo de las Américas proporcionan evidencia más detallada acerca de la manera en que estas diversas especies de proboscidos fueron utilizadas por los primeros americanos. Los colmillos eran tallados para elaborar implementos de marfil, incluyendo extremos de lanza que eran calzados en las lanzas o jabalinas con las que se cazaban a los proboscidos, y en los que a su vez se calzaban puntas de piedra acanaladas. A menudo, los huesos eran utilizados para hacer instrumentos, tales como azadas, enderezadores de lanzas y bruñidores de pieles. El origen de gran parte de esta tecnología basada en el uso de huesos y marfil se encuentra en las tradiciones del Paleolítico tardío de Eurasia.

Es difícil extender el argumento de la sobrecaza de la megafauna de fines del Pleistoceno a otros animales aparte de los proboscidos. Existen algunos indicios de que ocasionalmente se cazaban caballos. Sin embargo, la mayor

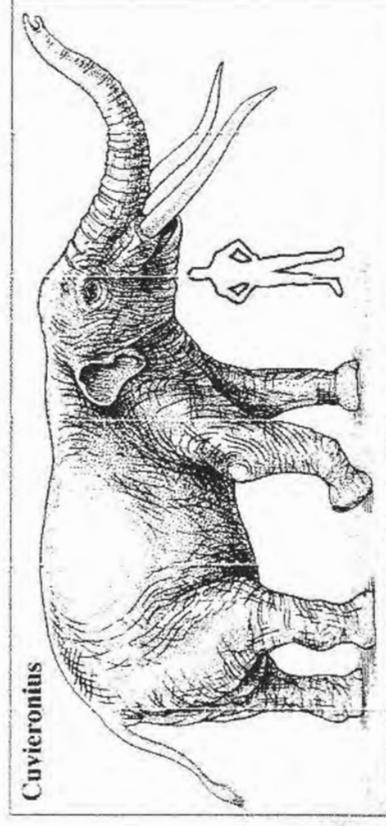


Figura 4-7. *Cuvieronius*, a escala con un humano de dos metros de estatura, pertenece a la familia de los Mastodontes llamada Gomphotheres, la cual evolucionó en el trópico americano a partir de antepasados del norte.

parte de la evidencia sobre la caza de otros animales aparte de los proboscidos apunta a los búfalos y las llamas, los cuales eran cazados intensivamente en Norte y Sudamérica respectivamente. El problema es que estas especies han sobrevivido. De este modo, la hipótesis de que los Paleoi ndios cazaron decenas de especies de grandes animales hasta su extinción a fines del Pleistoceno carece de suficiente evidencia directa que la respalde.

Cabe señalar, sin embargo, que la carencia de este tipo de evidencia no prueba necesariamente que los Paleoi ndios no hayan cazado este tipo de animales. Es posible que los caballos y otros mamíferos grandes hayan sido consumidos enteramente, dejando muy poca evidencia de su uso. Esto significa que aún queda mucho trabajo por hacer en aquellos sitios de fines del Pleistoceno donde se han preservado huesos de animales grandes. Es ciertamente probable que los primeros americanos hayan sobrecazado la megafauna, contribuyendo sustancialmente a la extinción de decenas de especies. En efecto, resulta difícil descartar este argumento cuando uno se imagina a las bandas de cazadores primitivos poniendo en práctica hábiles estrategias de caza, y utilizando escondites, señuelos, perros entrenados y batidas con fuego.

Es interesante notar que, de cierta manera, los trópicos americanos contribuyeron a evitar la extinción de varias especies de la megafauna que sí desaparecieron de las latitudes más altas del Norte y del Sur. Muchas de las especies de los grandes perezosos terrestres desaparecieron de ambos continentes; sin embargo, dos géneros y varias especies de perezosos arborícolas aún continúan su tranquila existencia en el dosel del bosque tropical, olvidados de la mala suerte que tuvieron sus muchos parientes. Aún más impresionantes son las capibaras, los roedores más grandes del mundo, las cuales han tenido un gran éxito en los ambientes húmedos tropicales. De igual forma, los tapires (Figura 4-5C), los osos de anteojos (Figura 4-5D), los jaguares y varios tipos de llamas y saínos representan una gama sustancial de grandes mamíferos que son frecuentemente mencionados como especies que se extinguieron por culpa de la sobrecaza en Norteamérica, pero que hoy en día sobreviven sin ser demasiado perseguidos en las latitudes tropicales. En vista de esto, y dado que los mismos tipos de cazadores humanos atravesaron los trópicos a fines del Pleistoceno, estos ejemplos respaldan la hipótesis climática. Evidentemente, las extinciones de fines del Pleistoceno fueron mucho más graves en las latitudes templadas, donde los rápidos cambios climáticos parecen haber sido la causa más probable.

A manera de resumen, no se puede comprender la actual Centroamérica sin conocer su extraordinaria prehistoria e historia geológica. Tampoco se puede

comprender la historia natural de Sudamérica sin tomar en cuenta cuando dramáticamente este continente fue afectado por el puente terrestre que lo conectó con el resto de la América tropical y más allá. El intercambio que tuvo lugar hace unos 2.4 millones de años como consecuencia de este evento involucró el desplazamiento masivo de nuevos grupos de animales que se desplazaron en ambas direcciones a través del eslabón ístmico a fin de ocupar nuevos territorios en otro continente. Muchas familias de animales estuvieron involucradas en este intercambio, aproximadamente la mitad de ellas habitantes de paisajes relativamente despejados de tipo sabanas. Otros muchos grupos, más típicos de las latitudes templadas, atravesaron los trópicos americanos de lado a lado.

En la segunda mitad del Pleistoceno, a partir de unos 800,000 años atrás, el istmo comenzó a cubrirse más extensamente de bosque tropical de tierras bajas. Los animales cuya alimentación se basaba en el pastoreo y que llegaron más tarde, tales como los búfalos y los mamut, no pudieron penetrar al sur de los chaparrales estacionalmente áridos que se extendían a lo largo del litoral pacífico de Nicaragua. En cambio, el puente terrestre facilitó una fuerte oleada de fauna tropical terrestre, fundamentalmente amazónica, la cual se dispersó por toda Centroamérica y hacia el norte, especialmente a lo largo de la húmeda costa caribeña, hasta casi llegar al Trópico de Cáncer, en México central. Este todavía marca el límite norte del Reino Biogeográfico Neotropical.

Aproximadamente tres docenas de las especies de grandes mamíferos que participaron en el intercambio se extinguieron repentinamente hace unos 11,000 años. Las extinciones fueron más severas en las zonas templadas de Norte y Sudamérica que en los trópicos de Centroamérica y del norte de Sudamérica. Esto sugiere que la principal causa de las extinciones pudo haber sido los rápidos cambios climáticos que tuvieron lugar hacia fines del Pleistoceno. Sin embargo, otro importante impacto que experimentaron los grandes mamíferos durante esta época fue la rápida dispersión de las bandas de cazadores que llegaron a América procedentes de Asia. Existe evidencia directa y sustancial acerca del impacto que tuvieron estos grupos Paleoi ndios sobre proboscidos tales como los mamuts, los mastodontes y los gomphoterios. Es mucho menos claro el impacto que tuvieron estos grupos (si es que lo tuvieron) sobre otros tipos de animales que hubieran podido servirles de presa y que se extinguieron por esta época.

Más de la mitad de los mamíferos terrestres que existen hoy en día en Sudamérica llegaron de Norte y Centroamérica después de cruzar el puente terrestre. Esto sorprende a muchos biólogos, quienes jamás se hubieran ima-

ginado que un cambio de tal magnitud podría ocurrir en un lapso de menos de tres millones de años y a lo largo de un continente tan vasto y variado. Los registros fósiles confirman que estos eventos revolucionarios sí tuvieron lugar en tan breve escala de tiempo. Las enormes oportunidades que surgen cuando grupos de animales súbitamente pueden desplazarse hacia nuevos ambientes generan extraordinarios cambios evolucionarios y una gran diversificación. El Gran Intercambio Americano de Fauna proporciona una oportunidad única para el análisis de estos dramáticos procesos evolutivos, los cuales no pueden ser estudiados cuando las especies viven en condiciones más estables.

LA HISTORIA DE LOS BOSQUES DEL ISTMO DESDE LA ERA GLACIAL HASTA EL PRESENTE

PAUL COLINVAUX

Durante los últimos dos millones de años el clima de toda la Tierra ha cambiado repetidamente en consonancia con el avance y el retroceso de las enormes capas de hielo del norte. Centroamérica nunca estuvo cubierta de hielo, excepto en las cimas de las montañas más altas, tales como los Altos Chuchumatanes de Guatemala, o los Talamancas de Costa Rica. Pero una convulsión tan grande como lo es una era glacial debió haberse sentido incluso muy lejos de las propias capas de hielo.

Indudablemente, los litorales cambiaron al descender el nivel de los océanos. Si se sustraen de los océanos volúmenes de agua lo suficientemente grandes como para cubrir Canadá y Escandinavia con una capa de hielo de aproximadamente una milla de espesor, el mar se encoge más de 100 metros. Los geólogos han confirmado que esto ocurrió al encontrar los antiguos litorales debajo de los océanos modernos.

Por ende, el istmo era más ancho, extendiéndose hasta donde se ubica hoy en día la línea de la braza cincuenta, y tenía una mayor extensión de tierras bajas. ¿Cómo eran estas tierras bajas antes de quedar sumergidas en el mar? Para averiguarlo, buscamos rastros de vegetación en los sedimentos de los lagos antiguos. Estos sedimentos pueden tener una gran antigüedad, abarcando una gran variedad de periodos; las secuencias más completas registran la historia desde la última gran glaciación, hace alrededor de unos 19,000 años.

Por ello, este capítulo estará dedicado a analizar los cambios que tuvieron lugar durante la última mitad del ciclo glacial. Primeramente, examinaremos la forma en que el polen tropical moderno puede ser identificado y cómo éste se encuentra distribuido. Más adelante, analizaremos los cambios en la composición del polen a lo largo del tiempo, tal como estos se encuentran registrados en diversas muestras de sedimentos lacustres.

Todos los años, cierta cantidad de lodo se asienta en el fondo de los lagos, de manera que en un lago de 20 mil años de antigüedad el lodo que se encuentra en su fondo puede ser concebido como compuesto por 20 mil capas delgadas que registran cada uno de los años de su existencia. El lodo que se asienta en el fondo de un lago lleva consigo huellas del mundo a su alrededor, las cuales pueden ser detectadas en su composición química, sus minerales, los residuos microscópicos de vida que contiene, y hasta su pasado campo magnético. Los sedimentos de los antiguos lagos son entonces como un libro de historia cuyas páginas están compuestas por delgadas capas de lodo. Lo único que necesita un paleohistoriador es una sonda para extraer una columna de lodo del fondo de un lago, y la habilidad para leer lo que está escrito en esas páginas de lodo.

La historia de la vegetación y del clima está escrita con mayor claridad en los granos de polen de las plantas. Por encima de cualquier comunidad vegetal, durante la época de floración, flota una nube invisible de polen, imperceptible salvo para quienes sufren de fiebre del heno, que cae lentamente como una lluvia de diminutos granos. Los granos de polen que caen por millones sobre la superficie de un lago mueren, se empapan, y se hunden hasta el fondo. El contenido de los granos de polen se pudre rápidamente, pero su capa externa está hecha de una de las sustancias más resistentes producidas por los sistemas vivientes. Por ello, en el medio barroso y carente de oxígeno de los lagos, las cáscaras del polen permanecen inalteradas por miles de años, o por millones, en caso que el lago llegase a durar tanto tiempo.

El polen de muchos tipos de plantas puede distinguirse fácilmente con un microscopio corriente. Primeramente, el analista debe aprender a reconocer los granos de polen de todas las plantas existentes en una determinada región, extrayendo polen de las plantas de los herbarios existentes y clasificándolo por tipo. Los sedimentos de un lago pueden contener polen en concentraciones de hasta 100,000 granos por centímetro cúbico. Luego de un tratamiento adecuado, se prepara una serie de platinas de microscopio, cada una con varios miles de granos de polen, los cuales son contados y agrupados por tipo de planta hasta identificar entre 200 y 300.

Los porcentajes de los diferentes tipos de polen tienen una relación obvia, aunque no directa, con el porcentaje de árboles que componen el bosque de donde provienen. Si se toma en cuenta que algunos árboles producen mucho más polen que otros y se hacen las correcciones necesarias, a través del análisis de los restos de polen se puede lograr una extraordinaria reconstrucción de la vegetación original. Todo lo que se necesita para escribir esta historia es una serie de fechas de radiocarbono para poder tener una escala de tiempo con la cual contrastar los cambios de polen.

El análisis de polen fue desarrollado originalmente para ser utilizado en las latitudes templadas, donde la mayor parte del polen que flota en el aire proviene de plantas, hierbas y, más importantemente, de árboles polinizados por el viento. Casi todos los árboles de los bosques deciduos, tales como los del este de los Estados Unidos, son polinizados por el viento y producen enormes cantidades de polen. La capota de un carro que permanece estacionado un solo día en Carolina del Norte puede quedar completamente amarilla, cubierta con polen de pino. Dado que la lista de especies de árboles de los bosques templados es pequeña, la historia de los cambios de polen puede ser rápidamente leída como una mezcla cambiante de quizás una decena de géneros: robles, abedules, olmos, arces, castaños, pinos, abetos, y otros similares.

Es así que, mediante el análisis de decenas o cientos de lagos, se han logrado escribir historias sumamente detalladas de los bosques del este de los Estados Unidos y de Europa. Estas regiones estaban cerca o, de hecho, debajo de los glaciares, y la historia de sus bosques a lo largo de los 10,000 años del Período Holoceno desde que se derritió el hielo, es una de repetidas invasiones de un tipo de árbol tras otro. En estas tierras templadas, ubicadas cerca del hielo, las variaciones del paisaje fueron enormes, por lo cual la vegetación de la era glacial no se parece en nada a la actual.

A pesar de la ausencia de glaciares en Centroamérica, el polen también puede ser utilizado para estudiar los cambios que experimentó la vegetación del istmo desde la última era glacial. Sin embargo, por mucho tiempo, se pensó que esto sería sumamente difícil. En primer lugar, la polinización por acción del viento es poco frecuente en los bosques tropicales, pues las plantas más importantes son polinizadas por insectos, aves, o incluso murciélagos. Por ello se pensaba que estas plantas no descargarían mucho polen en el aire. En todos los tipos posibles de polen es tan diversa que la tarea de identificar difícil hallar lagos antiguos, puesto que estos sólo abundan en terrenos cuyos

drenajes han sido interrumpidos por los movimientos de tierra y la descarga de morenas provocados por los grandes glaciares en su avance.

Ahora sabemos, sin embargo, que los sedimentos lacustres de los bosques del Darién y del Amazonas contienen tanto o más polen que aquellos de Massachusetts o de Francia. La recolección de polen caído de los árboles en los bosques de la Isla de Barro Colorado (Panamá) y de la cuenca del Amazonas, ha demostrado que la descarga de polen es tan masiva como lo sugiere el lodo de sus lagos. Este fenómeno continúa siendo un misterio, aunque es posible que esto se deba a que los árboles compiten tanto entre sí por atraer a los insectos polinizadores que terminan produciendo cantidades excesivas de polen. Cualquiera que sea la causa, esta masiva producción ha hecho que el análisis de polen en los trópicos se convierta en una herramienta inesperadamente poderosa en la tarea de reconstruir los climas pasados y la historia de su vegetación.

Desde hace varios años, cuatro o cinco equipos de analistas de polen han venido trabajando en Centroamérica, produciendo historias de diversa profundidad temporal para lagos del Petén, Belice, las tierras altas de Costa Rica, la vertiente pacífica de Panamá central, y el Darién. El número de sitios analizados es aún muy pequeño como para poder trazar un mapa del istmo durante la era glacial o para determinar los cambios ocurridos desde entonces. Pero con lo que sabemos hasta ahora sí podemos responder algunas de las preguntas más importantes. Todo el istmo era más frío, las actuales costas boscosas del Petén y de Belice eran áridas, y los bosques de las tierras bajas de Panamá persistieron, aunque muy alterados, a lo largo de la era glacial.

Cuando se encuentra en el istmo un lago con las condiciones adecuadas, se obtienen muestras de sus sedimentos utilizando una sonda manual de aluminio y tres botes de goma, todo lo cual debe poder ser fácilmente cargado a espaldas hasta áreas remotas. Dos de los botes son anclados debajo de una pequeña plataforma de madera que hace las veces de balsa de perforación, mientras que el tercero es utilizado como remolcador y transbordador. La balsa de perforación es asegurada en el centro del lago mediante tres anclas amarradas a sogas muy largas. Luego se instala una tubería en secciones que llega hasta el fondo del lago y sirve como una especie de estuche dentro del cual operará la sonda. El estuche permite sacar y meter la sonda por el mismo hoyo repetidas veces a medida que se extrae una muestra de sedimentos por secciones. La perforación consiste en una operación simple de clavar y halar, sin rotación alguna, en la que una serie de tubos de aluminio de un metro de largo y de alrededor de 5 centímetros de diámetro, son atornillados de un extremo

al otro y empujados o clavados en el fondo barroso del lago. Mediante esta técnica se han logrado extraer muestras de hasta 20 metros de largo en aguas de hasta 40 metros de profundidad.

¿CÓMO CAMBIÓ EL CLIMA EN CENTROAMÉRICA DURANTE LA ERA GLACIAL?

Las primeras muestras de sedimentos lacustres utilizadas para estudiar la vegetación pasada de Centroamérica fueron obtenidas en el Petén, Guatemala. La historia del polen demuestra que hace poco menos de 10,000 años la cobertura boscosa en esta zona había desaparecido. Desde entonces, se ha confirmado que lo mismo ocurrió en Belice. Las actuales áreas boscosas de la costa caribeña del norte de Centroamérica estaban cubiertas, por lo menos en la última parte de la era glacial, de vegetación seca y despejada.

Una historia similar ha sido revelada en el norte de Venezuela mediante el estudio del lago Valencia. Diversos análisis de sedimentos han demostrado que lo que ahora es un gran lago de 40 metros de profundidad era un simple pantano en tiempos glaciares. En la medida que los resultados del Petén y del lago Valencia provienen de dos puntos de la costa caribeña que abarcan la totalidad del istmo centroamericano, los mismos parecen sugerir que durante la era glacial el istmo era significativamente más seco y, por ende, que en dicha época los bosques tropicales pueden haber desaparecido o haberse visto drásticamente reducidos. Esto parece verse confirmado por la información sobre el Gran Intercambio Americano de Fauna que tuvo lugar tras la emergencia del istmo. Como se ha visto en el Capítulo 4, muchos de los animales que atravesaron el puente terrestre del istmo hace 2.4 millones de años, tales como los perezosos terrestres, los armadillos gigantes, los caballos y los camellos, eran animales que pastaban y que, por lo tanto, requerían de hábitats de tipo sabana, los cuales bien podrían haber surgido como resultado de una creciente aridez.

Este escenario también concuerda con la evidencia hallada en África, donde el cambio detectado en los niveles del agua de casi todos los lagos antiguos, y especialmente los de África oriental, durante tiempos glaciares, constituye un claro indicio de la creciente aridez del clima. En la actualidad, África Oriental es un lugar árido, con estaciones secas muy severas intercaladas por las lluvias monzónicas anuales. Resulta totalmente razonable pensar que el clima local haya sido aún más árido si la intensidad de los monzones disminuyó durante la era glacial.

Sin embargo, lo que fue cierto para un continente tropical pudo no haberlo sido para otro, ya que, aparentemente, gran parte de Centroamérica, desde la última glaciación, hace unos 19,000 años, estuvo cubierta de bosques más o menos continuamente, aun cuando su composición y su distribución hayan cambiado con frecuencia. Así, por ejemplo, importante evidencia sobre la existencia de cobertura boscosa en las tierras bajas de Panamá ha sido obtenida del análisis de los sedimentos del Lago La Yeguada, así como de un antiguo lago que ahora yace debajo del pueblo de El Valle.

La Yeguada es el único lago antiguo permanente hasta ahora encontrado en Panamá. De este lago se ha extraído una muestra de 17 metros de profundidad. Los fechajes de radiocarbono demuestran que en la misma está representada la historia de la vegetación circundante de los últimos 14,000 años (Figura 5-1). El período entre 14,000 y 10,000 años atrás constituye la etapa de transición entre la era glacial, que concluyó hace 14,000 años, y la extinción final de los glaciares 4,000 años más tarde. Este también fue el período en que los humanos comenzaron a desplazarse por las Américas, bajando desde el estrecho de Bering, a través de las grandes praderas, y entrando en el istmo centroamericano. Fue por demás afortunado el que los sedimentos del Lago La Yeguada cubriesen este crucial intervalo.

Lo primero que nos revelan los sedimentos del Lago La Yeguada acerca de este importante período de transición es que las tierras alrededor del lago nunca estuvieron cubiertas de una sabana semiárida como en el caso del Petén. Todo el polen hallado en la muestra correspondía a un hábitat boscoso, y si bien su composición varió a lo largo del tiempo, ésta de ninguna manera sugiere la existencia de un paisaje árido. Esto significa que, en la época de la primera colonización humana, la costa pacífica de Panamá era lo suficientemente húmeda como para sostener una cobertura boscosa.

Sin embargo, la muestra de La Yeguada también proporciona evidencia de una reducción moderada de la precipitación. Esto se infiere de la evidencia física de los sedimentos del lago. La Yeguada es un lago de cuenca cerrada que nunca ha tenido un desagüe natural, pero que tiene una gran cantidad de arroyos pequeños que desembocan en él. Por ello, el nivel de las aguas varía de acuerdo a la precipitación pluvial. El clima local es marcadamente estacional, con una precipitación anual de 3,800 mm, 90% de la cual cae entre mayo y noviembre. No teniendo un desagüe que permita mantener estable el nivel de las aguas, el nivel del lago debiera, sin duda, variar fuertemente con las estaciones.

Los sedimentos de los últimos 10,000 años están compuestos por un lodo lacustre sin rasgos característicos, la típica mezcla de arcilla de las orillas con

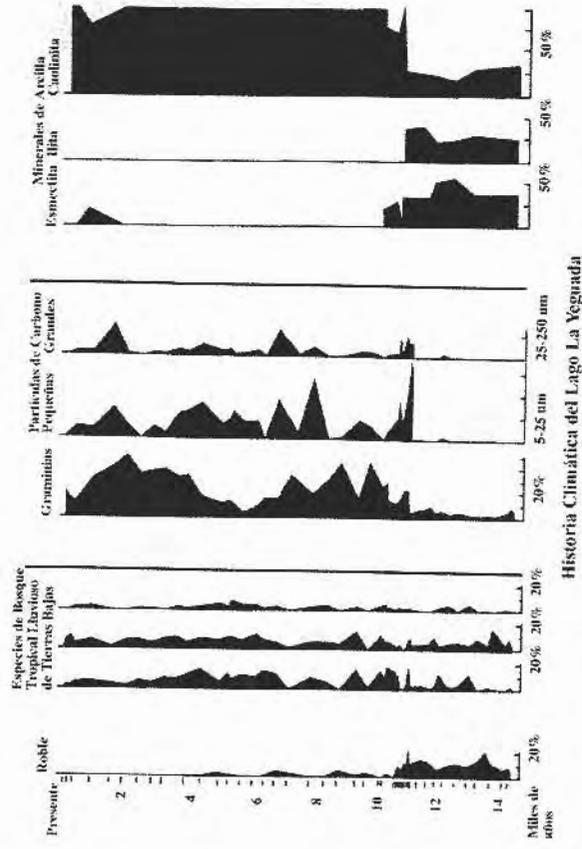


Figura 5-1. Diagrama de polen de una muestra de sedimentos del Lago La Yeguada (la ubicación es indicada en la Figura 3-4). El diagrama registra los cambios de vegetación durante los últimos 14,000 años. El eje horizontal muestra el porcentaje de polen total de cada tipo de árbol, arbusto, pasto o mineral arcilloso. El eje vertical registra miles de años según lo estimado a través de numerosos fechajes de radiocarbono. El carbono en muestra es medido sobre la base de 1000 granos por centímetro cuadrado. El diagrama muestra claramente que después de 10,000 años, cuando comienza el calentamiento post-glacial, los robles disminuyen y eventualmente desaparecen, mientras que los minerales arcillosos esmectita e ilita son reemplazados por caolinita. Especies características de los bosques tropicales de las tierras bajas están presentes a todo lo largo del período glacial. Cuando aparecen los primeros seres humanos, las quemadas producen cantidades sustanciales de carbono en partículas y los pastos se expanden (tomada de M. Bush, D. Piperno, P. Colinvaux, L. Krisske, P. de Oliveira, y M. Miller, 1992, A 14,300 Year Paleocological Profile of a Lowland Tropical Lake in Panama, *Ecology Monographs* 62:251-275).

desperdicios orgánicos del plancton y de otras formas de vida lacustres conocida como «gyttja» (un término acuñado a principios de siglo por científicos suecos, pioneros en el estudio de los sedimentos lacustres). Sin embargo, la gruesa secuencia de sedimentos anteriores al año 10,400 AP (antes del presente) presenta franjas rosadas y verdes. En las radiografías las franjas rosadas se ven más blancas, mientras que las verdes se ven más negras, lo cual constituye evidencia de que las franjas rosadas contienen un mayor número de minerales que son opacos ante los rayos X. La mayor parte de los pares de franjas verdes y rosadas son sumamente delgados, más de 20 por centímetro, pero

unos cuantos son más gruesos, lo cual nos permite analizar las franjas rosadas y verdes por separado.

Las franjas verdes contienen cantidades significativas de pigmentos de clorofila provenientes de algas, lo cual sugiere la existencia de agua de un alto grado de fertilidad. Las franjas verdes también contienen un denso conjunto de esqueletos de sílice de un tipo de plantas microscópicas, llamadas diatomeas, las cuales por lo general se encuentran en aguas fértiles. Las franjas rosadas, ricas en minerales, adquieren su color de los minerales arcillosos característicos de los suelos rojos tropicales. Los minerales arcillosos son el resultado químico de procesos de erosión, y especialmente de la erosión del feldespato. Estos minerales tienen estructuras bien definidas, semejantes a placas microscópicas, con láminas de átomos de oxígeno adheridas a láminas de hidrógeno o de aluminio. Un rayo X dirigido a una muestra delgada de un mineral arcilloso se esparce como la luz a través de un prisma; el patrón de esparcimiento constituye una evidencia reveladora de la estructura de la arcilla. Sometidas a este análisis, las franjas rosadas mostraron ser ricas en el mineral arcilloso conocido como illita; sin embargo, las muestras de gytja de los últimos 10,000 años no contienen illita, estando constituidas principalmente por caolinita.

La illita se forma en las superficies terrestres áridas y descubiertas, mientras que la caolinita se forma en las superficies húmedas. De esta manera, la existencia de franjas alternas sugiere que la cuenca de La Yeguada estuvo más expuesta a sequías hacia fines de la era glacial, que lo que ha estado en épocas post-glaciales. Este análisis permite explicar cada par de franjas verdes y rosadas como la manifestación de un ciclo de sequía y humedad. En la época seca, la arcilla se acumula por síntesis en los suelos de la cuenca, teniendo un notable componente de illita, pero también de otros nutrientes, tales como el potasio o el fósforo, que se adhieren a ella. Cuando llegan las lluvias, parte de esta arcilla es arrastrada hacia el lago donde se asienta como una delgada franja rosada. Pero estas arcillas atrastran consigo algunos nutrientes, con lo cual se fertiliza el agua. Esto produce un florecimiento de diatomeas y de otros tipos de vida planctónica que depositan una franja verde de gytja.

De este modo, las franjas verdes y rosadas de fines de la última era glacial sugieren la existencia de extensas estaciones secas entre las épocas de lluvia. Esta información coincide con la modesta reducción de las lluvias monsoonicas requerida por los modelos climáticos globales, y se refleja con precisión en las bandas arcillosas rosadas. Sin embargo, esta reducción fue demasiado modesta como para eliminar la cobertura boscosa de las tierras bajas panameñas.

La modesta reducción de la precipitación en el Lago La Yeguada también se

refleja en el hecho de que, hacia el 12,000 AP, el nivel del lago se elevó, superado incluso los niveles modernos, a pesar de que la sedimentación de franjas rosadas habría de continuar por unos 2,000 años más. El registro de sedimentos de La Yeguada demuestra, por lo tanto, que hace 14,000 años las estaciones secas eran más prolongadas que en el presente, que la precipitación pluvial fue aumentando hasta el 12,000 AP, pero que las estaciones secas prolongadas continuaron hasta el 10,000 AP. El período más húmedo fue aquel entre el 10,000 y el 8,000 AP, cuando el nivel del lago era alto y las estaciones secas no eran más extensas que las del pasado reciente. El clima de los últimos 8,000 años ha sido más o menos como lo hemos conocido en tiempos históricos. En ningún momento de esta historia hay evidencia de que la falta de lluvias haya sido lo suficientemente grave como para eliminar la cobertura boscosa en las tierras bajas de Panamá.

Existe un registro mucho más extenso obtenido de los sedimentos de un antiguo lago sobre el que actualmente se asienta el pueblo de El Valle (Panamá), el cual está más cerca de la costa pacífica, a sólo 500 metros de altura, y de donde se extrajo una muestra de 55 metros de profundidad (Figura 5-2). El fechaje de radiocarbono es efectivo hasta unos 30,000 años de antigüedad; este límite se ubica aproximadamente a los 15 metros de profundidad de la muestra de El Valle. Los sedimentos de los restantes 40 metros son, por ende, mucho más antiguos. La fecha más reciente en la parte superior de la muestra corresponde al 8,000 AP; la cual representa el momento en que el antiguo lago se vació, presumiblemente al rajarse el borde volcánico del cráter sobre el que se había formado. De esta manera, la muestra de El Valle se superpone en parte a la de La Yeguada, pero es mucho más antigua, remontándose en el pasado hasta la era glacial.

Los sedimentos de El Valle demuestran que el lago persistió a través de todos los cambios del ciclo glacial sin nunca secarse por completo, lo cual indicaría que, por lo menos a lo largo de unos 120,000 años, el clima de las tierras bajas de la vertiente pacífica de Panamá, nunca fue significativamente árido. Sin embargo, el análisis conjunto de los registros de plantas de La Yeguada y El Valle sugiere que, hace unos 10,000 años, el clima era notablemente más frío. La principal evidencia es que las plantas que ahora están confinadas a las tierras altas de Chiriquí, crecían por entonces en las proximidades de ambos lagos. Los porcentajes de polen de roble eran altos hace 14,000 años, lo cual deja muy pocas dudas acerca de la existencia de robles en la cuenca de La Yeguada y en el cráter de El Valle. Junto al polen de roble (*Quercus*) hay polen de especies pertenecientes a los géneros *Cyathea*, *Alernanthera*,

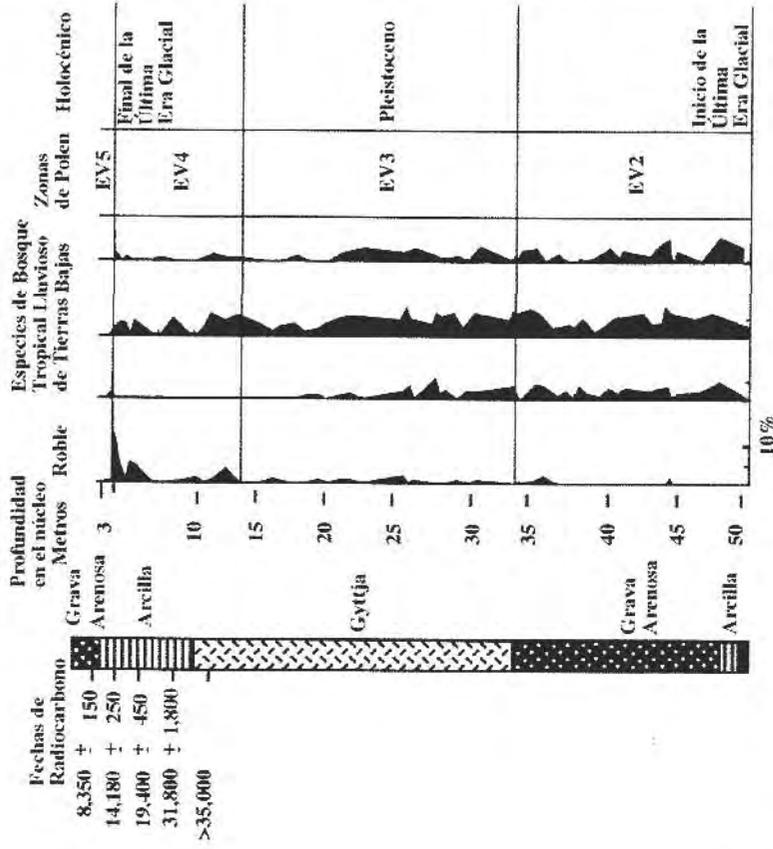


Figura 5-2. Diagrama de polen de una muestra de sedimentos de El Valle (la ubicación es indicada en la Figura 3-4). Similar al diagrama del Lago La Yeguada, excepto que el tiempo es indicado en el eje vertical en términos de metros de profundidad de la muestra. Los fechajes de radiocarbono son sólo posibles hasta unos 35,000 años atrás, los cuales corresponden a los 10 metros de profundidad de la muestra. El diagrama muestra que las especies de árboles características de los bosques tropicales de las tierras bajas están presentes durante casi todo el período glacial (tomada de M. Bush y P. Colinvaux, 1990, A Long Record of Climatic and Vegetation Change in Lowland Panama, *Vegetation Science* 1:105:119).

Chenopodiaceae, *Sapotaceae*, *Thalictrum*, *Symplocos*, *Ranunculus*, *Valeriana*, *Gunnera* y *Rumex*. Muchos de estos géneros vegetales tienen especies que viven en las tierras bajas, pero nunca aparecen juntos salvo en la vegetación tropical montana. La presencia simultánea de polen de todos estos géneros sugiere que, por aquel entonces, muchas plantas características de las vegetación montana vivían en sitios de poca elevación. La fuerte presencia de esta vegetación montana se ve corroborada por la información derivada del análisis de fitolitos.

Los fitolitos, literalmente «piedras vegetales», son los depósitos de sílice que muchas plantas descargan dentro de sus células. Los depósitos de sílice de las hierbas y pastos son los más conocidos, por cuanto su presencia hace que los animales que pastan requieran de una dentadura especial, tales como los molares en constante crecimiento de las vacas. Pero hay otras plantas, que al igual que los pastos, descargan sílice en sus células, tal vez como una manera de deshacerse de éste. La belleza de los fitolitos radica en el hecho de que son como un molde de las células dentro de las cuales se formaron, de modo tal que muchos de ellos tienen formas que son específicas de la planta que los creó. Estando formados de sílice, los fitolitos perduran aún después de que las plantas mueren y se descomponen, y pueden ser atraídos por la lluvia hacia los sedimentos de un lago junto con las arcillas y otros minerales.

Los fitolitos en los suelos y sedimentos tropicales proporcionan un medio para identificar las plantas de vegetaciones antiguas independiente de los registros de polen. A pesar de que no todas las plantas generan fitolitos reconocibles, en el caso de aquellas que sí lo hacen, los mismos proporcionan un indicio mucho más preciso de que la planta creció localmente, que el que puede proporcionar un par de granos de polen trasladados por el viento.

El registro de fitolitos, particularmente en La Yeguada, demuestra, al igual que el registro de polen, que hace 14,000 años plantas propias de la vegetación montana crecían en sitios de poca altura. Así, entre los robles también se encontraban presentes *Magnolias*, juncos del género *Carex*, y un fitolito que actualmente sólo se encuentra en áreas de tierras altas.

De este modo, queda confirmado el hecho de que durante la última era glacial muchas de las plantas de la vegetación montana en Panamá descendieron cerca de 800 metros, lo cual implicaría que en las altitudes más bajas el aire era más frío que en la actualidad. Una diferencia de 800 metros de altitud representa una variación en términos de temperatura de 5-6 grados centígrados, lo cual indica que, durante la era glacial, la temperatura en Panamá era casi 6 grados centígrados más baja que en la actualidad.

El que el clima haya sido más frío en una era glacial parece ser una conclusión razonable. Sin embargo, la misma no ha sido ampliamente aceptada, por cuanto parece ir a contramano de los resultados de los estudios paleoceanográficos. Por veinte años, los oceanógrafos han sugerido que los océanos tropicales permanecieron cálidos incluso mientras el resto del mundo se enfriaba. Sin embargo, si el angosto istmo centroamericano hubiera estado bañado por océanos cálidos, de ninguna manera habría podido enfriarse tanto como 6 grados centígrados. Los mapas climáticos de épocas pasadas utilizados por

quienes elaboran modelos climáticos se basan en gran medida en la reconstrucción de las temperaturas de las pasadas superficies marinas. Por muchos años, los cálculos derivados de la distribución de los foraminíferos (organismos microscópicos unicelulares con esqueleto calcáreo en el mar parecían sugerir que las temperaturas de las superficies oceánicas no cambiaron durante la era glacial, una conclusión difícil de reconciliar con el hecho de que la temperatura del aire en el istmo descendió hasta 6 grados centígrados. Sin embargo, en estudios marinos más recientes, basados en la química de los corales, se concluye que la superficie del Mar Caribe en la era glacial se enfrió 5 grados centígrados; una conclusión similar a la obtenida mediante el análisis de los registros de polen y fitolitos.

Evidencia adicional acerca del enfriamiento de los trópicos proviene de estudios bien fundamentados, que demuestran que durante la última era glacial, los glaciares de las montañas descendieron mil metros en las áreas tropicales de África, Asia y, especialmente, en los Andes del Ecuador y del Perú. Los bosques tropicales del Ecuador demuestran que el enfriamiento no sólo tuvo lugar en las tierras altas andinas, sino también en la cuenca amazónica. Los registros del Ecuador replican los de Panamá, demostrando a través de la presencia de polen, fitolitos, e incluso trozos de madera, que durante la última glaciación las plantas ahora confinadas a las tierras altas habían descendido hasta elevaciones propias de los actuales bosques tropicales. Finalmente, estudios recientes de los isótopos de oxígeno de muestras de polen halladas en diversos lagos de la extensa región caliza del Petén han indicado que, durante la última era glacial, la temperatura descendió 8 grados centígrados.

En resumen, todo el istmo centroamericano, desde el Petén, en Guatemala, hasta la caldera de El Valle, en Panamá, se enfrió durante la era glacial. Obviamente, la temperatura varía a través de los años; sin embargo, resulta razonable pensar que la temperatura del istmo era, por entonces, unos 6 grados centígrados más fría que en la actualidad. Este parece haber sido el factor más influyente en el clima y la vegetación antes del inicio, hace 10,000 años, del actual intervalo cálido (Holoceno), aunque a nivel local, tal como fue el caso en el Petén y Belice, la escasa precipitación pluvial también jugará un papel importante. En todo caso, a pesar del enfriamiento y de una cierta reducción de la precipitación pluvial, durante la era glacial el istmo centroamericano parece haber estado cubierto de extensos bosques. Esto podría explicar la ausencia en Sudamérica del bisonte o búfalo, un herbívoro llegado tardíamente del norte, tal como se menciona en el Capítulo 4.

LA VEGETACIÓN CENTROAMERICANA DURANTE LA ERA GLACIAL

La muestra de 55 metros de profundidad extraída de El Valle parece abarcar el último ciclo interglacial y el último ciclo glacial hasta hace 8,000 años, es decir, un período de unos 120,000 años (Figura 5-2). De este modo, la misma proporciona una posible guía de la gama de los cambios de vegetación que han tenido lugar en Centroamérica en los últimos dos millones de años, período durante el cual los ciclos glaciares han ido y venido. La muestra de El Valle presenta cinco diferentes zonas o episodios de polen, los cuales han sido determinados a partir de un análisis estadístico de la composición de todos los tipos de polen a medida que estos cambian a través del tiempo desde abajo hacia arriba.

El fechaje de radiocarbono demuestra que los dos episodios de polen más recientes pueden ser correlacionados con dos etapas de isótopos de oxígeno en los océanos. La etapa de isótopos 1, que representa el calentamiento postglacial del Holoceno que ha tenido lugar en los últimos 10,000 años, se corresponde con el episodio de polen EV5, caracterizado por una flora similar a la presente antes de los modernos procesos de deforestación. La etapa de isótopos 2 comprende la última era glacial, desde hace 10,000 a 30,000 años, y se corresponde con el más frío de los episodios de polen, el EV4. No existen fechas de radiocarbono más antiguas que permitan relacionar los isótopos con el polen, pero el episodio de polen EV2 representa un período cálido que muy probablemente se corresponde con la etapa de isótopos 5 del último período interglacial, lo cual confirmaría que la edad de la muestra de El Valle en su conjunto es de 120,000 años (Figura 5-2).

La historia del polen de El Valle, al igual que la del Lago La Yeguada, registra el descenso de especies de la vegetación montana durante los períodos glaciares hasta un nivel aproximadamente 800 metros más bajo que aquel en el cual crecen en la actualidad. No obstante, entremezcladas con estas especies, se encuentran en los niveles más bajos otras, que indican que los elementos significativos que caracterizan a los bosques tropicales nunca desaparecieron por completo. Esto se ve claramente confirmado por la continua presencia de polen de plantas pertenecientes a las familias Moraceae y Urticaceae, en una proporción de alrededor del 20% del total de la flora, un dato que, según nuestros estudios tanto en el Amazonas como en Panamá, es indicativo de la existencia de un bosque húmedo tropical.

Para tener más evidencia en apoyo de la persistencia del bosque tropical, comenzamos una investigación dirigida a identificar los granos de polen más

raros pero más distintivos, que proporcionan evidencia decisiva de la presencia de especies típicas del bosque húmedo tropical. Completar una colección de referencia y aprender a reconocer el polen de las más de 25,000 especies de plantas tropicales existentes en Centroamérica, no es factible por el momento.

Para remediar esto, colocamos trampas de polen por períodos de un año en sitios en donde la composición de la vegetación ya era conocida. En dichas trampas se recogieron miles de granos de polen, los cuales fueron preparados para ser analizados de la misma manera que el polen de los sedimentos lacustres. De esta manera, resultó relativamente fácil relacionar los diferentes granos de polen con alguno de los tipos de plantas del área donde habían sido atrapados y para la cual ya existía una lista completa de especies. A partir de esta lista relativamente corta, se pudieron identificar muchos de los tipos raros de polen que anteriormente nos eran desconocidos. Estos resultaron ser característicos de los bosques tropicales de las tierras bajas. En los sedimentos de El Valle correspondientes a la era glacial se identificaron especies tales como *Bombacopsis quinata* y *Tricanthera gigantea*, y génera como *Luehea*, *Mortoniadendron*, *Bocconia*, *Erythrina*, *Dipteryx*, *Bursera*, *Warszewiczia*, *Adenocalymna*, todas las cuales parecen estar restringidas en el moderno Panamá a las tierras bajas por debajo de los 700 metros sobre el nivel del mar.

Estos datos demuestran que, aun cuando el enfriamiento general permitió que el cráter fuera invadido por árboles característicos de las tierras altas, el bosque húmedo tropical persistió en las cercanías del antiguo lago de El Valle a lo largo de todas las etapas de un ciclo glacial. El fondo del cráter fue el escenario de una larga batalla entre las plantas de arriba y de abajo. Las especies de los bosques tropicales se mantuvieron firmes, tal vez reforzadas por las plantas de las tierras bajas, entre el área del cráter y el mar. Pero las especies de altura, tales como el roble, aprovecharon el enfriamiento de 6 grados centígrados para abrirse camino hasta los bosques locales, creciendo dentro del propio cráter. El fondo del cráter, ubicado a 500 metros de altura, fue disputado por taxones vegetales tanto de arriba como de abajo, produciendo bosques híbridos sin parecido alguno a los conocidos en la actual Centroamérica. Cuando el descenso de la temperatura obliga a las especies vegetales de las tierras altas a desplazarse hacia abajo, es de esperar que aquellas que requieren más calor se encuentren en las áreas más bajas. En el período glacial el bosque tropical se encontraba en las tierras bajas.

Debido a que el registro de polen de El Valle y La Yeguada abarca todas las fases de un ciclo glacial completo, el mismo proporciona una impresión general de la gama de cambios ocurridos en Centroamérica, o por lo menos en el

extremo sur del istmo, a lo largo de los dos millones de años del período Pleistoceno, durante el que las glaciaciones iban y venían. En términos generales, y al igual que ahora, la vegetación de las tierras bajas de Panamá siempre fue de bosque tropical, con un mosaico de áreas más secas. El istmo siempre estuvo cubierto de bosque de océano a océano, pero como resultado del enfriamiento que se daba en cada ciclo glacial, porciones de los bosques de las tierras bajas eran invadidas por robles y otras especies ahora confinadas a las tierras altas.

Panamá también parece haber servido de filtro de las especies que atravesaban el puente terrestre rumbo a Sudamérica. Los robles, por ejemplo, tuvieron un éxito limitado en su travesía. Se conocen varias especies de roble en las tierras altas de Centroamérica, desde Guatemala hasta Chiriquí, en el oeste de Panamá, pero sólo una en el Darién. Una sola especie de roble llegó hasta Sudamérica, apareciendo por primera vez en diagramas de polen de la Colombia alpina hace unos 800,000 años. Los robles son parte de la antigua flora de Asia y Europa, y son representativos de un tipo de plantas que habrían debido cruzar el puente terrestre centroamericano de norte a sur. Las épocas glaciales le proporcionaron a los robles su mejor oportunidad para dispersarse; sin embargo, aparentemente sólo una especie logró cruzar el istmo. Esto se explicaría por el hecho de que el enfriamiento glacial permitió que los robles descendieran hasta alrededor de los 500 metros de altura, como en el caso de El Valle, pero no más abajo. Como resultado, la travesía de los robles de oeste a este, a través de las tierras bajas de Panamá, hubiera requerido pasar de isla en isla, es decir de tierras altas frías a otras tierras altas frías. Dada la topografía generalmente baja del Darién, dicho pasaje también hubiera requerido que las aves cargaran las bellotas a través de los parches intermedios de bosque húmedo tropical. En casi dos millones de años de la era glacial, esto sólo ocurrió una vez.

ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO

Los registros de polen de Centroamérica son aún muy escasos como para poder elaborar mapas detallados de la vegetación del pasado. La fuerte asimetría de los patrones climáticos de los sectores pacífico y atlántico de Centroamérica ha hecho que la costa caribeña haya estado sujeta al doble efecto de enfriamiento y sequía durante cada ciclo glacial. Así, en los períodos glaciales, los bosques húmedos tropicales desaparecieron en sitios tales como Belice y el Petén, siendo reemplazados por sabanas. Por ello, los bosques húmedos que existen hoy

en día en estas regiones deben ser considerados ecológicamente jóvenes, en la medida que no tienen más de 10,000 años de antigüedad.

Aún no tenemos registros extensos de las costas húmedas caribeñas, desde la costa de la Mosquitia hasta la vertiente caribeña del Darién, ni tampoco de la costa pacífica de El Salvador y Guatemala. Lo más que podemos hacer por estos sitios, para los cuales no hemos podido reconstruir su historia, es aplicar las generalidades sobre los cambios climáticos que conocemos hasta ahora. Estas son un enfriamiento general del orden de los 6 grados centígrados y una reducción de las lluvias monsoonicas de entre 10% y 20%. Las regiones con climas marginales controlados por los monzones deben haber sido más secas, tal como fue el caso del Petén. Las regiones más húmedas siguieron cubiertas de bosques, aunque con intrusiones de especies de vegetación montana, tal como fue el caso de El Valle.

De esta discusión pareciera desprenderse que existe una paradoja entre la evidencia derivada de los estudios sobre el intercambio intercontinental de grandes grupos de herbívoros examinado en el Capítulo 4, los cuales aparentemente requerían de sabanas secas para completar su travesía, y la fuerte evidencia obtenida mediante el análisis del polen y los minerales de los sedimentos lacustres acerca de la persistencia de bosques tropicales y lagos abiertos a través de los ciclos más fríos de la era glacial en Panamá. Esto es particularmente cierto en vista de que los bisontes, el más importante grupo de grandes herbívoros que llegó a Centroamérica después de la última glaciación, cuando los bosques húmedos modernos claramente se habían reestablecido, no migraron más allá de Nicaragua en su viaje rumbo al sur.

Tal vez la mejor explicación para reconciliar ambos conjuntos de datos es una que no presume la existencia de un corredor de sabana abierta a lo largo del istmo, sino de un mosaico de comunidades de plantas. Gran parte de las tierras bajas estaba cubierta de bosque tropical, pero éste presentaba intrusiones de nuevas comunidades de plantas provenientes de las extensas laderas medias y altas, las cuales incluían bosques menos densos y cerrados y posiblemente chaparrales. Estas diversas comunidades formaban un mosaico a través del cual los grandes herbívoros podían pasar. A su vez, estos mosaicos de vegetación habrían experimentado constantes cambios como resultado de la recurrencia de ciclos glaciales, dejando pasar o restringiendo el paso de diferentes tipos de animales en diferentes puntos en el tiempo.