

Notas preliminares sobre los Mastodontes Gonfoterios (Mammalia: Proboscidea) del cuaternario venezolano*

CARRILLO B., JORGE; CHÁVEZ A., EDWIN; ALFONZO H., IMERÚ
*Centro de Historia del Estado Trujillo; Postgrado en Zoología,UCV;
Museo Geológico "José Royo y Gómez"-UCV
e-mail: Jorgedcb100@gmail.com, eoyaguar@gmail.com, imerualfonzo@gmail.com*

RESUMEN

Los mastodontes gonfoterios son una familia extinta de proboscidos que arribaron a Sudamérica hace un millón de años, durante el gran intercambio biótico americano. Hasta el momento solo se han reportado dos géneros: *Cuvieronius* y *Stegomastodon*, conociéndose para Venezuela *Cuvieronius hyodon* y *Stegomastodon waringi*. Este trabajo compila información sobre el registro fósil de Gomphotheriidae en Venezuela, basada en referencias históricas y en el material depositado en diversas colecciones nacionales. La información recabada indica una distribución amplia de los gonfoterios durante el Cuaternario, los cuales ocuparon desde zonas montañosas con climas fríos y/o templados, a llanuras y zonas costeras con climas húmedos y calurosos, incrementándose la distribución paleobiogeográfica de este grupo de mamíferos extintos.

Palabras clave: Gomphotheriidae, mastodontes, Cuaternario, Venezuela.

Preliminary Notes On Gomphotheric Mastadons (*Mammalia: Proboscidea*) From The Quaternary Period In Venezuela

ABSTRACT

Gomphotheric mastodons are an extinct family of *Proboscidea* which appeared in South America approximately one million years ago during the Great American Biotic Interchange. At this time only two genera have been documented: *Cuvieronius* and *Stegomastodon*, known in Venezuela as *Cuvieronius hyodon* and *Stegomastodon waringi*. This paper gives information on the *Gomphotheriidae* fossil record in Venezuela based on historical data and on specimens which form part of various collections in this country. The information requested from these collections indicates a wide distribution of Gomphotheres during the Quaternary period, from mountainous areas with cold to temperate climates, to the plains and in coastal zones, with warm damp climates incrementing paleobiogeographical distribution of this group of extinct mammals.

Key word: *Gomphotheriide*, mastodons, Quaternary, Venezuela

* Recibido: 02-10 2008. Aceptado: 23- 11- 2008

1. Introducción

El orden Proboscidea está representado por tres especies vivientes y alrededor de 150 taxones fósiles reportados hasta ahora (Tudge, 2001). Los restos de la especie más antigua conocida provienen del Eoceno Superior de Egipto, hace 60 millones de años antes del presente (m.a.a.p.). Éstos corresponden a un pequeño ungulado de 60 cm de alto llamado *Moeritherium*, el cual se presume que era de hábitos semiacuáticos (Ricardi, 1984). Desde entonces, la línea evolutiva de los proboscidos se diversificó en diferentes grupos que se adaptaron a innumerables hábitats terrestres. Entre las familias más exitosas del Cuaternario, los miembros de la familia Gomphotheriidae se distinguen por presentar rasgos morfológicos craneales y dentales muy marcados.

Según el registro fósil, los primeros gonfoterios aparecieron en el continente africano, a principios del Oligoceno, hace 35 m.a.a.p. (Carroll, 1988). A principios del Mioceno (25 m.a.a.p.), se habían convertido en el grupo más diversificado de grandes mamíferos, trasladándose desde África hacia Europa, Asia y, finalmente, a Norteamérica 15 m.a.a.p., a través de un puente natural que precedió al Estrecho de Bering y que unía a Alaska con Eurasia (Dixon et al, 1988). Los gonfoterios, así como los mastodontes mamútidos (*Mammuthus*) y elefántidos (*Elephas*, *Loxodonta* y *Mammuthus*), tuvieron una larga historia en el continente americano. Así lo demuestran las numerosas evidencias fósiles encontradas en sedimentos que abarcan desde el Mioceno-Plioceno de Norteamérica (entre 15 y 5 m.a.a.p.) hasta finales del Pleistoceno, hace 10.000 años (Czaplewski y Smith, 2003; Alberdi y Corona, 2005). Las diferentes condiciones ambientales y la disponibilidad de recursos en América del Norte promovieron la especiación en los proboscidos, los cuales se adaptaron a las demandas del entorno. Algunos descendieron hasta latitudes más bajas con condiciones cálidas y húmedas. En Centroamérica, se han encontrado

restos de los gonfoterios *Rhynchotherium blicki* y *Cuvieronius hyodon* asociados a sedimentos del Neógeno y del Cuaternario de Guatemala, Nicaragua y Costa Rica (Laurito, 1988; Acuña Mesén y García Díaz, 1998; Laurito y Valerio, 2005).

Los mamútidos y elefántidos también arribaron hasta Centroamérica, aunque su registro fósil es muy escaso. Restos óseos y dentales de *Mammuth americanum*, *Mammuthus imperator* y *M. columbi* han sido referidos a Nicaragua, Honduras y Costa Rica (Laurito, 1988; Prado et al., 2001; Laurito y Valerio, 2005), significando esta última el registro fósil más austral de estas especies en América Central. Autores como Espinoza (1976) habían propuesto que esta región fue el límite de expansión para estos grupos de proboscidos. Sin embargo, Falconer en 1863 (citado por Laurito, 1988) afirmó que M. Lartet encontró un molar incompleto de elefántido con un grueso conjunto de láminas de esmalte, procedente de Cayena en La Guyana Francesa, y que fue llevado al Museo de Marsella, en Francia. Posteriormente, Osborn (1936; en Paula Couto, 1979) describe la especie *Mammuthus (Paraelephas) columbicayennensis* a partir de un molar colectado en sedimentos del Pleistoceno Superior de Guyana Francesa. Esto llevó a Falconer a proponer en 1863 que los mamuts se distribuyeron más allá del sur de México, hasta el norte de Suramérica (Laurito, 1988). Sin embargo, no existen más evidencias que lo ratifiquen.

Con el surgimiento del Istmo de Panamá, entre 3,4 y 2,8 m.a.a.p. (Tonni y Pascuali, 2002; O.J. Linares, comun.pers., 2006), se produce el Gran Intercambio Biótico Americano, permitiendo el ingreso de numerosos grupos de mamíferos placentarios al continente suramericano, incluidos gonfoterios, équidos, camélidos y carnívoros, entre otros. Aunque no se conoce con exactitud el período en que los gonfoterios llegaron a Suramérica, se ha propuesto que podrían haber arribado entre el Plioceno y comienzos del Pleistoceno, hace 2,5 m.a.a.p (Alberdi et al, 2002).

Alberdi et al (2002; 2004) sugieren incluir a los gonfoterios de América del Sur en dos géneros: *Cuvieronius* y *Stegomastodon*, de los cuales se reconocen tres especies: *C. hyodon*, *Stegomastodon waringi* y *S. platensis*, siendo reportadas para Venezuela las dos primeras. Según Prado et al (2005), durante el Pleistoceno suramericano, existieron al menos dos corredores naturales que permitieron la dispersión de estas especies. Se considera que *Cuvieronius* habitaba prados y zonas montañosas con condiciones climáticas frías o templadas, a lo largo de la Cordillera Andina (Frassinetti y Alberdi, 2000), mientras que *Stegomastodon* preferiría llanuras más calurosas y húmedas, distribuyéndose a través de zonas planas y costeras del norte de Sudamérica hacia el resto del continente (Frassinetti y Alberdi, 2005). Esta hipótesis está basada en las evidencias fósiles y se plantea que todos los registros ocurren desde el Pleistoceno medio hasta el Pleistoceno superior. La cronología absoluta más antigua y mayormente aceptada es la propuesta por MacFadden (2000) para el sitio de Tarija, en Bolivia, con dataciones comprendidas entre 1,07 y de 0,6 a 0,7 m.a.a.p.

Dos casos particulares resultan el reporte realizado por Romero-Pittman (1996) y la descripción de Campbell et al (2000) sobre un gonfoterio referido al Mioceno tardío del Amazonas peruano, *Amahuacatherium peruvium*, que significaría el hallazgo más antiguo de proboscidos en América del Sur y de los primeros mamíferos invasores provenientes de Norteamérica. Este registro es discutido por Alberdi et al (2004), quien cuestiona la clasificación de estos remanentes a nivel específico y la edad de las rocas portadoras del material al Mioceno, esto último dado que no se conoce con exactitud la procedencia del hallazgo. Lo anterior supone que los restos pudieran corresponder a *Stegomastodon*, ampliamente distribuido en América del Sur y con quien comparte muchas semejanzas morfológicas (Forasiepi et al, 2007).

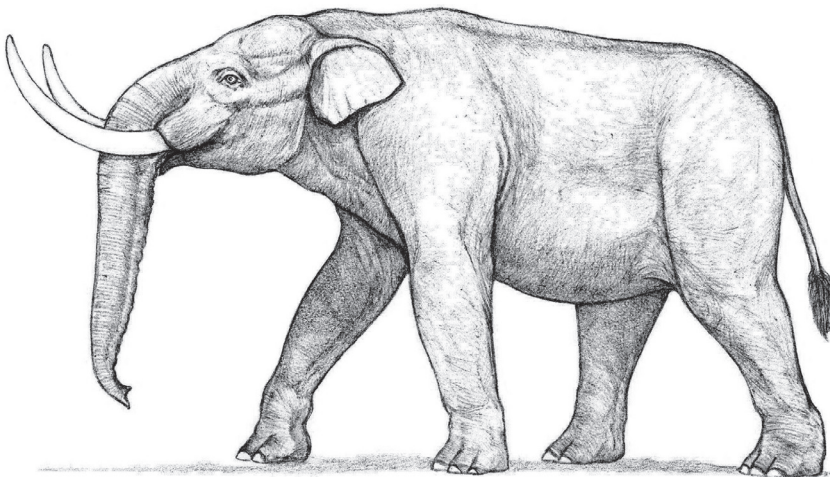
En Venezuela, el registro fósil de proboscidos se conoce desde finales del siglo XVIII, siendo Humboldt el primero en señalar la presencia de restos pertenecientes a mastodontes. Los hallazgos incrementaron durante los siglos XIX y XX en diversos lugares del territorio nacional, generalmente asociados a pisos climáticos costeros y sabanas abiertas (Ernst, 1874; Nectario María, 1937; 1947; Carrillo Briceño, 2007, 2008). Lamentablemente, muchos de los restos no pueden ser revisados y estudiados, ya sea por la dificultad para acceder a algunas colecciones, o por desconocimiento de los lugares donde se encuentran depositados. Estas condiciones, aunadas a la escasa cronología absoluta de los gonfoterios en Venezuela, dificultan la tarea de determinar la ocurrencia de estos grandes animales en épocas pasadas. Sin embargo, gran cantidad de restos óseos y dentales en colecciones nacionales aún conservan sus catálogos originales con información referente al sitio de donde provienen. Ello nos ha permitido desarrollar el presente trabajo, con el cual pretendemos esbozar el posible patrón de distribución de los gonfoterios en el territorio venezolano durante el Pleistoceno, integrando la información recabada de los reportes en publicaciones periódicas, referencias históricas y a partir de las piezas depositadas en colecciones nacionales con registros confiables y fehacientes de su localidad de procedencia.

2. Sistemática paleontológica

En lo que concierne a la clasificación de los ejemplares a nivel de familia, seguimos los lineamientos de Cabrera (1929), quien considera que los mastodontes y elefantes modernos deben agruparse en la superfamilia Elephantoidea, que comprende las familias Elephantidae, Mammutidae y Gomphoteridae, siendo esta última la que incluye a los proboscidos sudamericanos (Parodi Bustos, 1962).

Los mastodontes de America del Sur presentan un modelo anatómico generalizado, caracterizándose por mostrar un cráneo entre braquicéfalo y “elefantoideo”, con una mandíbula inferior del tipo brevirrostra, reducción de las defensas inferiores y un alargamiento considerable de la superficie oclusal de los dientes molariformes (Alberdi et al, 2004). Estos últimos son de tipo bunolofodontes, con un patrón seriado de tres a cinco hileras transversales o lofos. Cada lofo tiene un par principal de cúspides redondeadas y cónulos accesorios más pequeños que cubren los espacios intermedios hacia la línea media del molar. Con el desgaste por masticación, se formaban figuras treboladas que pueden ser simples o dobles en cada colina o lofo.

Los conos pueden estar completamente opuestos entre sí o presentar una anancoidía, es decir, una disposición angular a nivel de las últimas colinas, lo cual se considera un carácter de avance asociado con el desarrollo de una morfología oclusal más compleja (Benton, 2005; Carroll, 1988; Chávez Aponte et al, 2008).



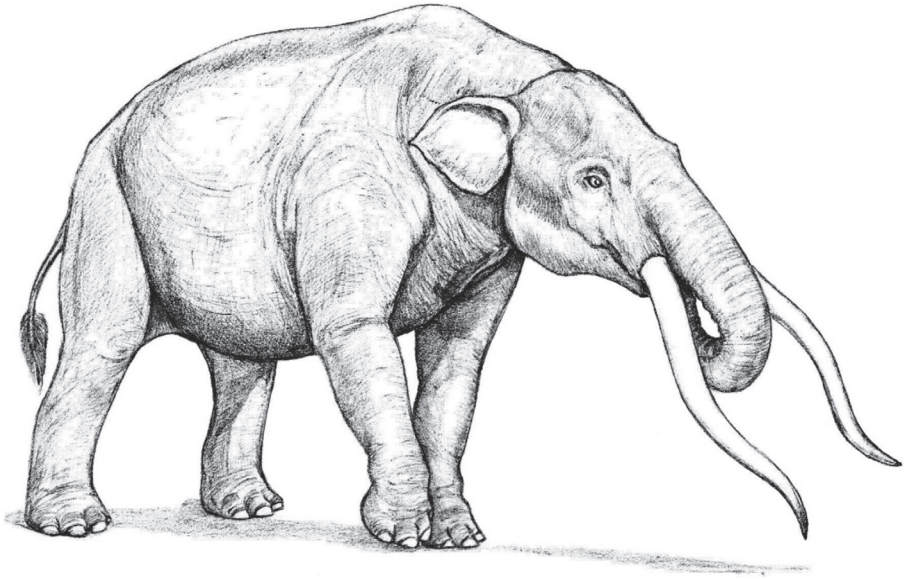


Figura 1. Reconstrucción de los gonfoterios sudamericanos, *Cuvieronius* (arriba) y *Stegomastodon* (abajo). Ambos animales alcanzaban una altura promedio de 2,7 m, y una masa corporal aproximada de 4 toneladas (Fariña et al, 1998, Dixon et al, 1988).

[Ilustraciones: Edwin O. Chávez Aponte].

Los gonfoterios del Pleistoceno de Sudamérica comprenden dos categorías genéricas: *Cuvieronius*, cuya distribución incluye la zona montañosa andina, y *Stegomastodon*, que habitaba las tierras bajas hacia el norte (Fig. 1). Ambos taxones se distinguen por la morfología del cráneo, la curvatura de las defensas y la existencia de esmalte en ejemplares adultos (Alberdi et al, 2002): *Cuvieronius* se caracteriza por un cráneo deprimido y alargado, molares con treboles simples y defensas retorcidas en espiral, cada una con una banda de esmalte que sigue la torsión del colmillo. *Stegomastodon* presenta un cráneo más corto y alto, con forámenes transversos en el atlas y el axis. Los molares tienden a formar tréboles dobles y muestran cierta anancoídia. Las

defensas pueden ser ligeramente rectas o curvadas hacia arriba en el extremo, y la banda de esmalte suele perderse en los adultos (Frassinetti y Alberdi, 2000; 2005).

El taxón *Haplomastodon*, inicialmente definido como subgénero de *Stegomastodon* por Hoffsteter (1950) tras estudiar los mastodontes del Ecuador, fue descrito como un proboscídeo de cráneo más elefantoide que *Stegomastodon* pero menos alargado y deprimido que en *Cuvieronius*, con molares que forman tréboles simples y defensas curvadas hacia arriba y sin banda de esmalte. No obstante, Alberdi et al (2002; 2005) sugiere que *Haplomastodon* es una sinonimia de *Stegomastodon*, argumentando que las diferencias entre ambos géneros son sutiles y que podrían obedecer a variaciones intraespecíficas y adaptaciones ecológicas más que a una jerarquía taxonómica.

3. Cronología del registro de proboscídeos en Venezuela

El registro fósil de proboscídeos en el continente americano data desde comienzos del siglo XVIII cuando, en 1739, el Barón de Longueuil reporta los restos de una gran osamenta en las riveras del río Mississippi al sur de Illinois, Estados Unidos. Longueuil menciona elementos correspondientes a fémures, defensas y molares. Posteriormente, estas y otras piezas fósiles de proboscídeos fueron descritas por Cabinet du Roi en 1764, realizándose posteriormente una revisión definitiva en 1778 por el renombrado naturalista francés Georges Louis De Buffon, quien clasifica y nombra a la especie como *Mammot americanum* (Tassy, 2002).

Para Suramérica, uno de los reportes más antiguos de proboscídeos fósiles, corresponde a los hallazgos realizados por el médico y naturalista francés Joseph Dombey, quien participó en una expedición francoespañola por las regiones de Perú y Chile entre 1777 y 1787 (Riviale, 2002). Dombey menciona la recolección de molares fósiles en cercanías del Volcán de Imbabura en Perú (Alberdi et al, 2004). Posteriormente, luego de explorar el

territorio venezolano, el destacado naturalista alemán Alejandro de Humboldt realiza el primer reporte de vertebrados fósiles en el país. En este informe menciona, para septiembre de 1779, que Don Alejandro Mejías había descubierto treinta años antes, unos enormes fémures de cuatro pies de largo y un poco más de treinta libras de peso en el lecho de la Quebrada de San Juanillo, en las cercanías de Cumanacoa, estado Sucre (Monte Ávila, 1985). A pesar de que el material nunca fue examinado por Humboldt, él mismo sugiere que los fémures de Cumanacoa debían pertenecer a proboscidos extintos, deduciéndolo por analogía con los restos óseos de mastodontes traídos de las regiones equinocciales de México, Nueva Granada, Ecuador y Perú. A partir de la primera década del siglo XIX, los restos fósiles de proboscidos encontrados en Venezuela y Perú por Humboldt y Dombey fueron analizados por el reconocido anatomista francés Georges Cuvier (1806), el primer investigador en realizar estudios sistemáticos sobre este grupo de mamíferos para Suramérica, quién los agrupó según su procedencia geográfica en *Mastodonte des cordilleres* y *Mastodonte humboldien* (Alberdi *et al.*, 2002; 2004).

Poco más de tres décadas después del reporte realizado por Humboldt, una carta del Dr. José María Vargas, fechada en agosto de 1838 y dirigida a su amigo Don Cruz Limardo (Ernst, 1874), hace mención sobre los huesos fósiles de grandes animales cuadrúpedos referidos como mastodontes, extraídos de Barbacoas, estado Lara, y San Juan de los Morros, estado Guárico. En una carta posterior, Vargas asegura haber recibido los fósiles de San Juan de los Morros, reportando un diente de megaterio entre ellos. Según von der Osten (1947), los fósiles reunidos por el Dr. Vargas se encuentran depositados en la colección del Museo de Ciencias de Caracas.

A mediados del siglo XIX, el naturalista alemán Hermann Karsten realiza dos expediciones por el territorio venezolano: la primera entre 1844 y 1846 y la segunda entre 1848 y 1852. En

ambos viajes, Karsten describe una gran cantidad de especies vegetales, haciendo referencia a las características geológicas del territorio nacional (Karsten, 1886), y a una buena cantidad de restos fósiles de vertebrados en varias localidades del país, mencionando para Barbacoas del Tocuyo restos de mastodontes, asociados a otros mamíferos como toxodontes, caballos y gliptodontes (Nectario María, 1937). Este mismo autor (Karsten, 1886), también reporta restos de un mamífero fósil de gran tamaño, con un fémur de más de 1 m de largo y 25 cm de diámetro, referido a un mastodonte desenterrado en la localidad de la Ciénega, al sur de Pueblo Nuevo, en la Península de Paraguaná, estado Falcón (von der Osten, 1947; Ochsenius, 1980). La publicación de Karsten (1886) es traducida al español en 1912 por Adolfo Ernst, quien menciona por medio de una nota en la Revista Técnica del Ministerio de Obras Públicas, que estos restos fósiles encontrados en la Península de Paraguaná no fueron vistos por Karsten (1886), y que los mismos sí pueden ser referidos a mastodontes, ya que pocos años después de ese hallazgo, Adolfo Ernst tuvo la oportunidad de analizar fragmentos de huesos de mastodontes encontrados muy cerca de esa localidad, entre los cuales se encontraban dos pedazos de defensas, con un largo de 55 y 33 cm y un diámetro de 43 y 45 cm, respectivamente. Ernst (1874), menciona que en las aguas termales ubicadas a un kilómetro de San Juan de los Morros, varias veces se han conseguido restos de *Mastodon andium* en un excelente estado de preservación. Posteriormente, el mismo autor (Ernst, 1891), en su trabajo titulado “Idea General de la Fauna de Venezuela” menciona que unos restos de mastodonte habían sido encontrados en Maturín (estado Monagas), en La Ciénega de la Cabra, en las cercanías de Carora (estado Lara), así como en los estados Táchira y Falcón (Coro).

A principios del Siglo XX, el Dr. Eladio del Castillo menciona el hallazgo de huesos fósiles de mastodonte en Santa Rosa, específicamente en el Zanjón de Guardagallos, en las cercanías de

la Ciudad de Barquisimeto, estado Lara (Molina, 1986; 1989). En 1915, tras realizar una excavación en el sitio de La Cruz, al Este de la ciudad de Barquisimeto, del Castillo (1917) reporta restos fragmentarios pertenecientes a un mastodonte adulto. Posteriormente, el señor Don Martín Segundo Álvarez publicó en 1916 un artículo titulado “fósiles de Proboscidos en el Diluvium del Estado Lara”, en el cual hace referencia a varios restos fósiles encontrados en varias localidades larenses. En ese artículo hace especial énfasis sobre la corona de un diente y una vértebra, las cuales fueron localizadas cerca de un riachuelo en las cercanías de Quibor (Álvarez, 1916). Así mismo, Álamo (1917) publica un artículo sobre los fósiles de Quibor, donde menciona los hallazgos de grandes vertebrados en diferentes localidades de la región.

En la década de los años treinta, Schaub (1936) menciona el hallazgo de restos de *Mastodon* en la quebrada La Ruezga, a pocos kilómetros al Norte de Barquisimeto. Un año después, en el I Congreso Geológico Venezolano, el Hermano Nectario María (1937) presenta su trabajo titulado “Los grandes mamíferos fósiles de la región de Barquisimeto”, donde menciona gran cantidad de restos de megafauna pleistocénica, entre los cuales reporta un fragmento de colmillo de mastodonte en buen estado, varios molares y otros elementos óseos, todos procedentes de localidades aledañas a Barquisimeto, entre las cuales figuran La Quebrada del Totumo, El Zanjón de La Represa, la Quebrada la Ruezga, las Faldas y el sitio de Lourdes en las Veras.

En 1938, llega al país el reconocido paleontólogo norteamericano G. Simpson, invitado por el Servicio Técnico de Geología del Ministerio de Fomento para realizar excavaciones en el estado Lara, junto a Nectario María. Estas excavaciones se realizaron en el sitio de San Miguel, donde se hallaron una gran cantidad de restos fósiles. Simpson (1939) menciona que se pudieron recuperar algunos restos de mastodontes en diversas localidades, pero no en la cantera de San Miguel. Luego de tres meses de

excavaciones junto G. Simpson, Nectario María (1944) continuó un año más de excavaciones en San Miguel y otras localidades larenses, pudiendo extraer gran cantidad de huesos fósiles, entre los cuales dice haber encontrado, en la Quebrada de Las Raíces, a 15 km al noreste de Quibor, un gran cráneo y un colmillo de 1,65 metros de largo en perfecto estado, pertenecientes ambos a *Mastodon*.

A finales de los años cuarenta, Erimar von der Osten (1947), visita las riveras del Río Amaná, en las cercanías del pueblo de Mundo Nuevo, entre los límites de los estados Anzoátegui y Monagas, mencionando la existencia de muchos restos fósiles en el sector, siendo la gran mayoría de mastodontes, los cuales fueron colectados por pobladores del lugar. El mismo autor también hace referencia al hallazgo de varios molares de mastodontes en diversas localidades del territorio nacional (von der Osten, 1947). Uno de estos molares proviene del Norte del estado Monagas, y fue encontrado por geólogos de la Atlantic Refining Company. Otros dos molares provienen del estado Guárico: uno de San Juan de los Morros, donado por el Dr. José Izquierdo al Museo de Ciencias Naturales de Caracas, y otro proveniente de Camaguán, el cual fue encontrado por unos cazadores.

A principios de los años cincuenta es descubierto un gran yacimiento de vertebrados fósiles en la localidad de Muaco, al Este de la Vela de Coro, en el estado Falcón. Este sitio consiste en una capa de sedimentos fangosos del Pleistoceno, con dataciones que oscilan entre los 14.300 (± 500) y 16.375 (± 400) años antes del presente (Ochsenius, 1980). El primero en elaborar excavaciones sistemáticas del lugar fue el Dr. José Royo y Gómez (1960), presentando una lista preliminar de las faunas de vertebrados encontrados en dicha localidad. Entre los restos recuperados, se hace mención de *Stegomastodon* cf. *platensis*. Unos años más tarde, a finales de la década de los cincuenta, en un reportaje publicado en el periódico El Nacional, el 11 de Abril de 1959 (Meneses y

Gordones, 2008), un grupo de profesores de la Escuela Normal Pedro Arnal de la ciudad de Cumaná (Estado Sucre) reportan un yacimiento de vertebrados fósiles ubicado en una meseta en las cercanías de Caguire Abajo, donde lograron recuperar más de cincuenta piezas en buen estado, las cuales están compuestas por gran cantidad de dientes molares y otros restos óseos, incluyendo una gran costilla de 2,35 metros y otros fragmentos pertenecientes a un mastodonte.

En la década de 1960 se realizaron innumerables excavaciones arqueológicas y paleontológicas en las inmediaciones del Lago de Valencia, entre los estados Aragua y Carabobo. Estas excavaciones fueron realizadas por personal técnico del Instituto de Antropología e Historia del Estado Carabobo y del Museo de Ciencias Naturales de Caracas, bajo la dirección de los Dres. Adelaida de Díaz y Francisco Takacs y con asesoría del Dr. von der Osten. Con ello se recolectaron más de mil piezas fósiles con representantes de más de 17 especies, entre las cuales se mencionan mastodontes, megaterios, gliptodontes, cérvidos, toxodóntidos y macrauchenias. La mayoría de estos restos fósiles fueron rescatados de los ríos de Las Tunitas, Los Guayos y Guacara (Colmenares, 1967; Linares, 1983).

En 1970, el paleontólogo Robert Hofftetter, al examinar restos fósiles provenientes de la localidad de Cucuruchú en el estado Falcón, menciona restos de proboscidos (*Haplomastodon guayanensis* Hofftetter), asociados a *Eremotherium rusconii* y *Glyptodon clavipes* (Ochsenius, 1980). Durante la década de los años setenta, otras localidades fosilíferas del Pleistoceno de Falcón, arrojaron restos de proboscidos, los cuales fueron descritos por el paleontólogo argentino Rodolfo Casamiquela como *Haplomastodon* y *Stegomastodon* (Ochsenius, 1980). Entre las localidades más conocidas están la de la Quebrada Ocando y el sitio de Taima-Taima (Aguilera Socorro, 2006), siendo este último uno de los lugares más importantes en las asociaciones entre cazadores

aborígenes y la megafauna de Suramérica. En las excavaciones de Taima-Taima, se pudo recuperar una gran cantidad de restos líticos asociados a fósiles de megamamíferos, entre los cuales hay una pelvis de un mastodonte perforada por un proyectil del tipo joboide (Cruxent, 1970; 1979; Bryan et al, 1978; Ochsenius y Gruhn, 1979; Aguilera Socorro, 2006). Bocquentin-Villanueva (1982), elaborando un estudio sobre la fauna de Taima-Taima, determinó la presencia de la especie *Stegomastodon waringi*.

En el Laboratorio de Paleontología de la Escuela de Ingeniería Geológica de la Universidad de Los Andes (ULA) en Mérida, existe un molar de mastodonte, el cual fue encontrado también en la década de 1970 por el Dr. Oscar Odreman junto a otros restos, en sedimentos pleistocénicos de la formación Carvajal, en las cercanías de la localidad de Agua Viva, estado Trujillo (O. Odreman, comun.pers., 2008).

En un reportaje aparecido en el diario Panorama, el 2 de Julio de 1982 (Meneses y Gordones, 2008), el Profesor Víctor Núñez Regueiro, encargado del Proyecto de Arqueología de Rescate-CORPOZULIA, hace mención a los restos de megafauna pleistocénica en la microregión Carbonífera de Guasare-Socuy, estado Zulia. El material incluía más de cincuenta piezas, las cuales fueron examinadas por el personal de la Universidad Experimental Francisco de Miranda del estado Falcón, refiriéndolas como pertenecientes a *Haplomastodon*, *Eremotherium* y *Glossotherium*.

Dicho hallazgo significó el primer reporte de megafauna para el estado Zulia.

Poco tiempo después, a finales de la década de los ochenta, trabajadores de las minas de Guaniamo, al sur de Caicara del Orinoco en el estado Bolívar, encontraron un molar de mastodonte, el cual fue entregado a la Antropólogo Gladys Gordones, quien elaboraba una investigación arqueológica en el lugar y lo remite al laboratorio de Paleobiología de la Universidad Simón Bolívar

(G. Gordones, comun.pers., 2008). Linares y Bruni (1993) refieren este hallazgo como el primer registro de megafauna para el Holoceno de la Guayana venezolana, lo cual tiene importantes implicaciones paleoecológicas, ya que los mastodontes son asociados a condiciones de aridez que pudieron perdurar en la amazonía hasta el Cuaternario tardío (Linares, 1993).

A principios del año 2001, el Antropólogo Argenis Agüero, investigador de la Fundación La Salle en San Carlos, reporta restos de megafauna provenientes de la Zanja de Lira, al sureste del poblado El Baúl del estado Cojedes, en los márgenes del río Portuguesa. Agüero menciona que en la localidad existen una gran cantidad de restos de megafauna del Pleistoceno, algunos de los cuales han sido recuperados por pobladores del lugar. Entre los fósiles encontrados, se mencionan restos óseos y dentarios de mastodontes y perezosos terrestres gigantes, tales como el megaterio *Eremotherium* (Abrizo, 2001; Rivas, 2008; A. Agüero, com. pers., 2008).

En el año 2006, a 20 km al noroeste de Maturín, en el estado Monagas, a partir de una excavación realizada por la Empresa Petrolera Nacional (PDVSA) se descubre un gran yacimiento de vertebrados fósiles en la localidad del Breal de Orocuál. Estos sedimentos del Pleistoceno han arrojado, por análisis de termoluminiscencia, edades comprendidas entre 0.5 y 1.0 m.a.a.p. Hasta el momento, se han recuperado un poco más treinta taxas de vertebrados, entre las cuales existen restos de proboscidos indeterminados (Rincón et al, 2007).

Otros restos de proboscidos fósiles también han sido reportados para los Andes de Venezuela, específicamente en la Serranía de Trujillo, en el sector los Guamos del Municipio Candelaria, en la carretera que conduce de Flor de Patria a Boconó, a un poco más de 2.000 msnm (Carrillo Briceño et al, 2007; 2008), y en el estado Mérida, en la localidad del Llano del Anís, en la Parroquia Chiguará del Municipio Sucre (Garcés, 2008). Este úl-

timo hallazgo es muy significativo, ya que las excavaciones que el personal del Museo Arqueológico de la ULA está realizando en dicho lugar demuestran que se trata de un antiguo cuerpo de agua, donde se han localizado una gran cantidad de restos óseos y dentales de proboscidos.

También existe un reporte de mastodontes para la vertiente del Lago de Maracaibo en la Sierra de Perijá, cuyos restos fueron recuperados por el geólogo Rodolfo Sánchez y depositados en el Laboratorio de Paleontología del Tecnológico de Maracaibo (R. Sánchez, comun.pers., 2008).

4. Situación actual del material estudiado por localidad

El material fue identificado según las metodologías de Alberdi (2002) y von den Driesch (1976) para restos de animales asociados a sitios arqueológicos. A continuación, presentamos una reseña de las piezas de mastodontes colectadas en distintas regiones del territorio nacional. Esta información fue proporcionada gracias a las instituciones nacionales que nos facilitaron el acceso a sus colecciones para la realización de este trabajo.

Estado Cojedes

Un húmero y varios molares colectados en la zona de Zanja de Lira, Municipio Girardot, al Sur de Cojedes. El material aún no está catalogado y está bajo el resguardo del Departamento de Antropología de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales de San Carlos (Abrizo, 2001; Rivas, 2008; A.Agüero, com.pers. 2008).

Estado Falcón

Molares (Fig.2A, B, C), mandíbulas, fragmentos de defensas y restos apendiculares colectados en el sitio de Muaco (Municipio Colina), registrado bajo las siglas VF (Venezuela-Falcón) y depositado en la Colección del Museo Geológico José Royo y Gómez de la Escuela de Geología Minas y Geofísica de Universidad Central de Venezuela, Caracas (Bocquentin-Villanueva, 1979; Chávez Aponte et al, 2008).

Restos de cráneo, mandíbulas, molariformes y defensas procedentes de de Taima-Taima, Muaco, Quebrada Ocando y Cucuruchú. El material esta depositado en la colección del Centro de Antropología del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), el Edificio Adolfo Ernst del Museo de Ciencias Naturales de Caracas (MCNC), y la Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda (UNE-FM) en Coro, identificado bajo las siglas CIAAP (Aguilera Socorro, 2006).

Estado Lara

- Restos óseos, molares y fragmentos de defensas encontrados en los sitios de Maraquita, Quebrada Palo Negro, Quebrada Guadalupe (Municipio Jiménez), y Municipios Morán e Iribarren. Las piezas han sido asociadas a *Haplomastodon* y están depositadas en la colección de paleontología del Museo Arqueológico de Quibor “Francisco Tamayo”, registradas bajo el código MAQ-P.

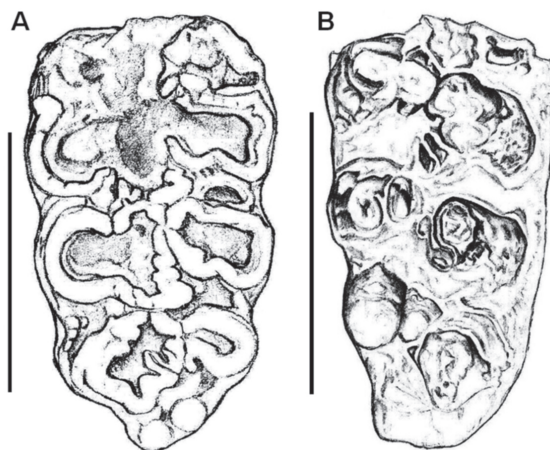




Figura 2. Restos fósiles de gonfoterios encontrados en Venezuela. A: Tercer molar superior (VF-109) con figuras treboladas dobles. B: Tercer molar inferior (VF-111) con un desplazamiento de los conos externos frente a los internos en los últimos lófos. C: Restos de maxilar con molares de un juvenil (VF-14). D: fragmento de una defensa, sin código. Su forma semicurvada y la ausencia de torsión sugieren que pertenece a *Stegomastodon*. Escala: 10 cm.

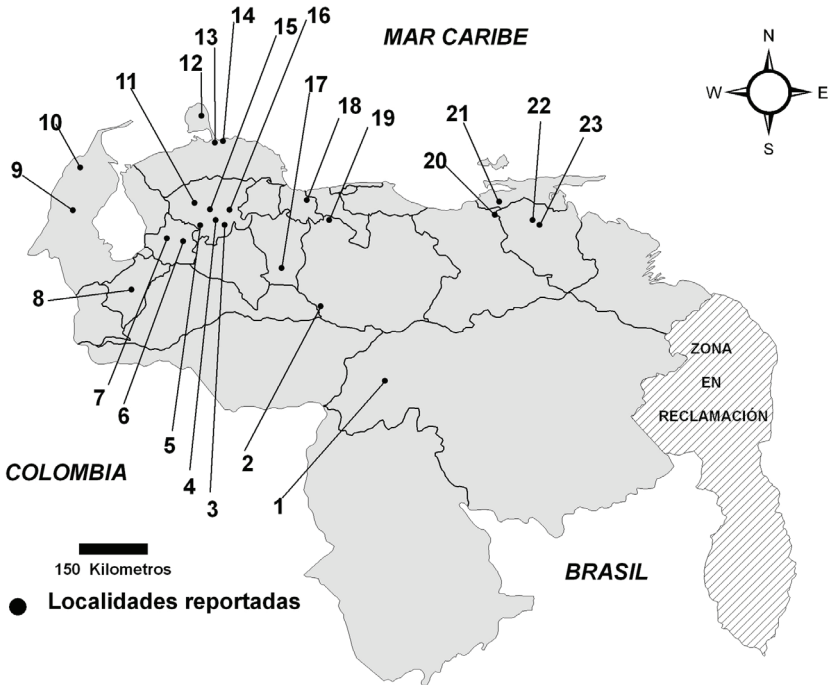


Figura 3. Mapa del registro de Gomphotheriidae en Venezuela. Los números señalan las localidades de los hallazgos y están referidos en la columna N de la tabla I.
Estado Trujillo

- Restos postcraneales de un mismo ejemplar, procedentes del Sector Los Guamos, (Serranía de Trujillo). Las piezas están depositadas a la Colección de Paleontología del Centro de Historia del Estado Trujillo, registradas bajo las siglas CH-V. El material incluye una tibia izquierda (CH-V001), una vértebra lumbar incompleta (CH-V002), un calcáneo izquierdo (CH-V003) y fragmentos del extremo distal del fémur (CH-V004) y la pelvis (CH-V005).
- Un molar procedente de la localidad de Agua Viva, Estado Trujillo, depositado en la colección del Laboratorio de Paleontología de la Escuela de Ingeniería Geológica de la ULA, en Mérida, código IG-P-3.

N	Localidad	Estado	Taxa Referidos	Fuentes Consultadas
1	Minas de Guaniamo	Bolívar	Gomphotheriidae	Linares y Bruni (1993)
2	Camaguán	Guárico	Gomphotheriidae	von der Osten (1947)
3	San Miguel	Lara	¿ <i>Stegomastodon</i> ?	Nectario María (1944)
4	Quíbor	Lara	¿ <i>Stegomastodon</i> ?	Álvarez (1916), Álamo (1917)
5	Barbacoas	Lara	Gomphotheriidae	Nectario María (1937)
6	Los Guamos	Trujillo	¿ <i>Cuvieronius</i> ?	Carrillo Briceño et al (2007;2008)
7	Agua Viva	Trujillo	Gomphotheriidae	O. Odreman, c.p. (2008)
8	El Anís	Mérida	Gomphotheriidae	Garcés (2008)
9	Sierra de Perijá	Zulia	Gomphotheriidae	R. Sánchez, c.p. (2008)
10	Minas de Guasare-Socuy	Zulia	Gomphotheriidae	Meneses y Gordones (2008)
11	Carora	Lara	Gomphotheriidae	Ernst (1891)
12	La Ciénega, Pueblo Nuevo	Falcón	Gomphotheriidae	von der Osten (1947), Ochsenius (1980)
13	Coro	Falcón	Gomphotheriidae	Ernst (1891)
14	Cucuruchú, Muaco, Quebrada Ocando y Taima Taima	Falcón	<i>Haplomastodon</i> , (= <i>Stegomastodon</i>)	Royo y Gómez (1960), Bocquentin Villanueva (1982), Bryan et al (1978), Cruxent (1970; 1979), Ochsenius y Gruhn (1979).
15	Quebrada de Guadalupe	Lara	<i>Stegomastodon</i>	Aguilera-Socorro (2006)
16	La Cruz, Guardagallos, la Represa, Quebrada del Totumo, Las Faldas, Las Veras, La Ruezga	Lara	Gomphotheriidae (Inicialmente <i>Mastodon andium</i>)	Castillo (1917), Molina (1986; 1989), Nectario María (1937), Schaub (1936)
17	Zanja de Lira	Cojedes	Gomphotheriidae	Abrizo (2001); presente trabajo
18	Ríos Las Tunitas, Los Guayos y Guacara	Carabobo	Gomphotheriidae	Colmenares (1967); Linares (1983)
19	San Juan de Los Morros	Guárico	<i>Stegomastodon</i>	Ernst (1874), von der Osten (1947)
20	Mundo Nuevo	Monagas	Gomphotheriidae	von der Osten (1947)
21	Caiguire Abajo, Cumanacoa	Sucre	Gomphotheriidae	Meneses y Gordones (2008), Monte Ávila (1985)
22	Orocual	Monagas	Gomphotheriidae	Rincón et al (2007)
23	Maturín	Monagas	Gomphotheriidae	Ernst (1891)

Tabla 1. Localidades donde se han encontrado restos fósiles de mastodontes.

El resto del material analizado incluye un fragmento de defensa de *S. waringi* hallado en San Juan de Los Morros, estado Guárico (Fig. 2D), y parte de un molariforme encontrado en una localidad indeterminada del estado Mérida, resguardado en el MCNC con el código AM 48/380/28. Otros hallazgos indicados en la bibliografía incluyen los estados Bolívar, Carabobo, Guárico, Mérida, Monagas y Zulia. La figura 3 muestra la ubicación de los sitios donde se han encontrado restos de gonfoterios, según la información referida en el presente trabajo y las fuentes revisadas que se señalan en la Tabla I.

5. Discusión y conclusiones

El registro de los gonfoterios en Venezuela comprende la Cordillera Central, la Cordillera Oriental, el Sistema Coriano, la Región de Los Andes, los Llanos y el Sur del Orinoco (Fig. 3, Tabla I). Esto coincidiría con el modelo de dispersión propuesto por Prado et al (2003; 2005), quienes plantean que durante el Pleistoceno existieron al menos dos rutas naturales alternas: (1) el corredor andino, el cual se extiende hasta el sur de Chile, y (2) una ruta oriental por la cual los mastodontes se distribuyeron por planicies abiertas y algunas zonas costeras de Venezuela y Brasil, cruzando la amazonía hasta llegar a las Pampas argentinas.

Los territorios correspondientes a Colombia y Venezuela jugaron un papel importante en la distribución de los gonfoterios por el continente suramericano. La unión entre el nuevo territorio panameño con la región noroccidental de Colombia, a través del istmo, pudieron haber servido como un nodo de dispersión. Las altas cumbres de la parte más septentrional de la Cordillera de los Andes constituían una barrera natural que solo pudo permitir el paso de *Cuvieronius*, el cual estaba mejor adaptado para regiones de montaña (Frassinetti y Alberdi, 2000).

Stegomastodon probablemente se desplazó a través de los grandes valles, zonas de pie de monte y amplias extensiones costeras que existían durante el Pleistoceno, provocadas por el descenso del nivel del mar a causa de la glaciación (Frassinetti y Alberdi, 2005). El 5 % del agua del planeta quedó atrapada en los hielos de los glaciares, generando un descenso de los mares de más de 130 m, lo cual provocó una expansión de un 8 % de las tierras emergidas (Erickson, 1991).

Estas diferencias latitudinales y altitudinales en la distribución de los géneros de gonfoterios sugieren requerimientos alimentarios y ecológicos distintos. Mediante análisis isotópicos y otros estudios paleoecológicos para determinar las preferencias

de dieta y hábitats de los mastodontes (Prado et al, 2005; Sánchez et al, 2004), se ha encontrado que *Cuvieronius* probablemente fue un herbívoro generalista de hábitats templados, capaz de alimentarse de plantas arbustivas y herbáceas. *Stegomastodon* estaría adaptado a climas áridos y a una dieta mixta, aunque con mayor tendencia hacia el pastoreo (Prado et al, 2001). Esto les permitió a los gonfoterios colonizar los ambientes tropicales semidesérticos y de sabana que imperaban en nuestro territorio desde comienzos del Pleistoceno hasta el Cuaternario tardío (Ray y Adams, 2001).

De hecho, la ocurrencia de mastodontes y otros mamíferos megaherbívoros, como el megaterio (*Eremotherium sp.*) en las planicies costeras tropicales y sabanas del Cuaternario de Colombia, Venezuela y Brasil, ha sido utilizada para explicar la transición de un ambiente abierto a uno cerrado durante el Cenozoico de Suramérica, considerándose como un marcador estratigráfico Pleistoceno/Holoceno (Rossetti et al, 2004). Varios estudios ecomorfológicos han conducido a asociar a *Stegomastodon* con un ambiente de sabana y a *Eremotherium* con uno de vegetación mixta, aunque predominantemente boscosa (Sánchez et al, 2003; Bargo et al, 2006). En este sentido, la megafauna encontrada al norte de Falcón, a veces asociada a restos arqueológicos e instrumentos líticos elaborados por paleoindios, coincide con un entorno natural entre árido y semiárido durante el último máximo glacial del Pleistoceno (Cruxent 1962; Boquentin Villanueva, 1982): un ambiente compuesto por extensas asociaciones vegetales xerófitas, manantiales en zonas de montaña cercanas a la costa y refugios de bosques húmedos y/o subhúmedos, donde los animales probablemente frecuentarían los abrevaderos ubicados en las planicies costeras, haciendo de este lugar un sitio propicio para la cacería humana.

Un contexto similar podría explicar los restos de megafauna encontrados en las regiones de los llanos venezolanos y al Sur del Orinoco: un paleoambiente semiárido que habría perdurado

hasta principios del Holoceno, cuando un incremento en la temperatura promedio del planeta redujo la estación de crecimiento y la diversidad vegetal. El óptimo climático alcanzado incrementó el número de precipitaciones en la amazonía, prolongando un período de aridez en las tierras bajas que ocasionó la expansión de áreas boscosas y la reducción de sabanas y pastizales disponibles para grandes mamíferos herbívoros como los gonfoterios (Vivo y Carmignotto, 2004).

No obstante, es importante destacar las limitaciones de dichas interpretaciones, en primer lugar, porque el Cuaternario en Venezuela ha sido poco estudiado y, por ende, es impreciso referir los restos fósiles al período al cual pertenecen (Vivas, 1992). La mezcla natural de los sedimentos fangosos en los yacimientos de manantiales ascendentes al norte de Falcón sugiere que la posición de los huesos y su asociación con artefactos líticos puede deberse a un desplazamiento de su posición original, significando una falta de consistencia estratigráfica y cronológica para datar la edad de los fósiles de megafauna y su coincidencia con la actividad humana (Royo y Gómez, 1960; O.J. Linares, comun.pers. 2008). Sin embargo, otras evidencias al sur de Chile y en la Sabana bogotana de Colombia (Correal Urrego, 1981; Aguilera-Socorro, 2006) demuestran pruebas de cacería y consumo de mastodontes por los primeros grupos aborígenes, que probablemente ya ocupaban Sudamérica desde antes del Holoceno temprano.

Por otro lado, desde el punto de vista taxonómico, la mayoría de los restos de gonfoterio corresponden a molares aislados y elementos postcraneos, algunos de los cuales han sido identificados hasta la categoría de especie únicamente en función de la morfología dentaria y la ubicación del hallazgo. Hasta ahora, solamente se ha asegurado la presencia de *Stegomastodon* (*S. waringi*) en los estados Lara y Falcón (Aguilera Socorro, 2006). El registro de *Cuvieronius* solo ha sido deducido a partir de molares y algunos restos óseos encontrados en los andes venezolanos

(Carrillo Briceño et al, 2007; 2008; presente trabajo), aunque no se descarta su presencia en otras localidades del país. Al respecto, coincidimos en que los mastodontes sudamericanos sólo pueden ser identificados con absoluta certeza en presencia de molares asociados a las defensas y el cráneo (Simpson y Paula Couto; 1955; 1957; Chávez Aponte et al, 2008). Por ello, queremos señalar la necesidad de sistematizar el estudio del Cuaternario en Venezuela, así como de realizar una prospección más detallada en los yacimientos para recabar piezas diagnósticas a nivel genérico y/o específico. Esto permitirá esbozar una hipótesis más completa sobre la paleobiología de los gonfoterios y su contexto paleobiogeográfico en el continente sudamericano.

6. Bibliografía

- ABRIZO, Manuel. 2001. "Llano Prehistórico". El Universal. Caracas, Venezuela: 9 de diciembre.
- ACUÑA MESÉN, Rafael y García Díaz, Elmer. 1998. "Nuevo ejemplar de *Cuvieronius hyodon* (Proboscidea: Gomphotheriidae) del Pleistoceno de Costa Rica". En: *Revista de Biología Tropical*. Vol. 46, N° 4, pp. 1167-1172.
- AGUILERA SOCORRO, Orangel. 2006. *Tesoros Paleontológicos de Venezuela El Cuaternario del Estado Falcón*. Ministerio de la Cultura, Instituto de Patrimonio Cultural. Editorial Arte: Caracas.
- ÁLAMO, Antonio. 1917. "Los Fósiles de Quibor". En: *Gaceta Profesional*, Barquisimeto. Año II, Tomo II, Mes III, Número 3.
- ALBERDI, María Teresa; Prado, José y Cartelle, Cástor. 2002. "El registro de *Stegomastodon* (Mammalia, Gomphotheriidae) en el Pleistoceno superior de Brasil". En: *Revista Española de Paleontología*, Vol. 17, N° 2, pp. 217-235.
- ALBERDI, María Teresa; Prado, José Luis y Salas, Rodolfo. 2004. "The Pleistocene Gomphotheriidae (Proboscidea) from Perú". En: *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*. Vol. 231, N° 3, pp. 423-452.

- ALBERDI, María Teresa y Corona, Eduardo. 2005. "Revisión de los Gonfoterios en el Cenozoico tardío de México". En: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, Vol. 22, N° 2, pp. 246-260.
- ÁLVAREZ, Martín. 1916. "Fósiles de Proboscidea en el diluvium del estado Lara". En: *Gaceta Profesional*, Barquisimeto. Año II, Tomo II, Mes II, Número 2.
- BARGO, María Susana; De Iullis, Gerardo y Vizcaíno, Sergio. 2006. "Hypsodonty in Pleistocene ground sloth". En: *Acta Palaeontológica Polonica*. Vol. 51, N° 1, pp. 53 – 61.
- BENTON, Michael. 2005. *Vertebrate Palaeontology*. Tercera Edición. Blackwell Publishing. Bristol.
- BOCQUENTIN VILLANUEVA, Jean. 1979. *Mammifères fossiles du Pleistocene supérieur de Muaco, Etat de Falcón, Venezuela*. Tesis Doctoral inédita. L' Université Pierre et Marie Curie. París.
- BOCQUENTIN VILLANUEVA, Jean. 1982. "Notas sobre la fauna del Pleistoceno Superior de Taima-Taima, depositada en el Museo del Hombre en Coro, estado Falcón, Venezuela". En: *Acta Científica Venezolana*, N° 33, pp. 479-487.
- BRYAN, Alan; Casamiquela, Rodolfo; Crucent, José; Gruhn, Ruth y Ochsenius, Claudio. 1978. "An El Jobo Mastodon Kill at Taima-Taima, Venezuela". En: *Sciences*, N° 200, pp. 1275-1277.
- CABRERA, Ángel. 1929. "Una revisión de los Mastodontes Argentinos". En: *Revista del Museo de La Plata*. Vol. 32. pp. 61-144.
- CAMPBELL, Keith; Frailey, Carl y Romero Pittman, Lidia, 2000, The late Miocene gomphothere *Amahuacatherium peruvium* (Proboscidea: Gomphotheriidae) from Amazonian Peru: Implications for the Great American Faunal Interchange. En: *Boletín del Instituto Geológico Minero y Metalúrgico*, N° 23, serie D, pp. 152.
- CARRILLO BRICEÑO, Jorge Domingo; Alfonzo Hernández, Imerú y Chávez Aponte, Edwin Orlando. 2007. "Nuevas Evidencias Paleontológicas de Gonfoterios (Proboscidea: Gomphotheriidae) en la Serranía de Trujillo, Estado Trujillo, Venezuela". En: *Acta Científica Venezolana*, Vol. 58, Sup. 1, pp. 558.

- CARRILLO, Jorge; Alfonzo, Imerú y Chávez, Edwin. 2008. "Primer Registro Paleontológico de Gomphotheriidae (Mammalia Proboscidea) Para la Serranía de Trujillo, Estado Trujillo". En: *Boletín del Centro de Historia del Estado Trujillo*. Vol. 17, N° 63, pp. 33-44.
- CARROLL, Robert. 1988. *Vertebrate Palaeontology and Evolution*. W.H. Freeman and Company, Nueva York.
- CASTILLO, Eladio del. 1917. "Los Mastodontes del Estado Lara". En: *Gaceta Profesional, Barquisimeto*. Año II, Tomo II, Mes VI, Numero 6.
- CHÁVEZ APONTE, Edwin Orlando; Alfonzo Hernández, Imerú y Carrillo Briceño, Jorge Domingo. 2008^a. "Morfología dentaria de los gonfoterios de la localidad de Muaco, Estado Falcón Venezuela". En: *Interciencia*. Vol. 33. N° 10. pp. 771-775.
- COLMENARES, Arturo. 1967. "En Valencia Será Inaugurado Hoy el Museo de Arqueología". *El Universal*, Caracas, Venezuela, 21 de Abril.
- CORREAL URREGO, Gonzalo. 1981. *Evidencias Culturales y Mega-fauna Pleistocénica en Colombia*. Publicaciones de la Fundación de Investigaciones Arqueológicas Nacionales. Litografía Arco. Bogotá. N° 14. pp. 1-148.
- CRUXENT, José María. 1970. "Projectile points with Pleistocene mammals in Venezuela". En: *Antiquity*, Vol. 49, N° 175, pp. 223-225.
- CRUXENT, José María. 1979. "Observations Concerning Mastodon Procurement at Taima-Taima". En: Ochsenius, Claudio y Gruhn, Ruth. (eds.). *Taima-Taima A Late Pleistocene Paleoin-dian Hill Site in Northernmost South America. Final reports of 1976 Excavations*. South American Quaternary Documentation Program. Alemania. pp.105-108.
- CUVIER, George. 1806. "Sur le Grand Mastodonte". En: *Annales du Muséum d' Histoire Naturelle*, N° 8, pp. 270-312.
- CZAPLEWSKI, Nicholas y Smith, Kent. 2003. "The gomphothere *Stegomastodon* (Mammalia: Proboscidea) in the late Pliocene or early Pleistocene of Oklahoma". En: *Oklahoma Geology Notes*. Vol 63, N° 3, pp. 104-111.

- DIXON, Douglas; Cox, Barry; Savage, Robert y Gardiner, Brian. 1988. *Illustrated Encyclopedia of Dinosaurs and Prehistoric Animals*. Marshall Editions Limited. Lóndres.
- ERICKSON, Jon. 1991. *Las Edades de Hielo 'La Próxima Glaciación*. McGraw-Hill Interamericana. Madrid.
- ERNST, Adolfo. 1874. "Consideraciones generales sobre los mamíferos fósiles y especialmente sobre el mastodonte de San Juan de Los Morros". *La Opinión Nacional*, Caracas, Venezuela: 4 y 7 de Julio.
- ERNST, Adolfo. 1891. "Idea General de la fauna de Venezuela". En: *Revista Técnica del Ministerio de Obras Públicas*. Nos. 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11.
- ESPINOZA, Jorge. 1976. *Evaluaciones Arqueológicas en 'El Bosque*. Instituto Geográfico Nacional, Managua. Ministerio de Obras publicas. N° 1, pp. 22-45.
- FARIÑA, Richard; Vizcaíno, Sergio y Bargo, María. 1998. "Body mass estimation in Lujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) Mammal Megafauna". En: *Mastozoología Neotropical*. Vol. 5. N° 2, pp. 87-108.
- FORASIEPI, Analía; Martinelli, Agustín y Blanco, Jorge. 2007. *Bestiario Fósil. Mamíferos del Pleistoceno de la Argentina*. Editorial Albatros. Buenos Aires.
- FRASSINETTI, Daniel y Alberdi, María Teresa. 2000. "Revisión y estudio de los restos fósiles de Mastodontes de Chile (Gomphotheriidae): *Cuvieronius hyodon*, Pleistoceno superior". En: *Estudios Geológicos*, Vol. 56, pp. 197-208.
- FRASSINETTI, Daniel y Alberdi, María Teresa. 2005. "Presencia del género *Stegomastodon* entre los restos fósiles de mastodontes de Chile (Gomphotheriidae), Pleistoceno superior". En *Estudios Geológicos*, Vol. 61, pp.101-107.
- HOFFSTETTER, Robert. 1950. "Observaciones sobre los mastodontes de Sud América y especialmente del Ecuador. *Haplomastodon*, subgn. nov. de *Stegomastodon*". En *Publicaciones de la Escuela Politécnica Nacional*. Quito. Vol. 1. pp. 1-51.
- GARCÉS, Mariángel. 2008. "Encontrados restos óseos de mastodontes en Cordillera meridiana". *Diario de los Andes*, Valera, Venezuela: 4 de Febrero.

- KARSTEN, Hermann. 1886. "Géologue de l' ancienne Colombie Bolivarienne, Vénézuela, Nouvelle-Grenade et Ecuador". Friedlander et Sohn, Berlín. Alemania. Traducción al español por Adolfo Ernts (1912) "*Idea General de la geología de Venezuela*". En Revista Técnica del Ministerio de Obras Públicas. N°. 12, pp. 7-22, 13, pp. 51-56, 14, pp. 110-112, 15, pp. 156-159, 17, pp. 270-272, 18, pp. 324-328.
- LAURITO, César. 1988. "Los Proboscidos Fósiles de Costa Rica y su Contexto en la América Central". En Vínculos, Revista de Antropología del Museo Nacional de Costa Rica, N° 14, pp. 29-58.
- LAURITO, César y Valerio, Ana. 2005. "Firs Record of *Rhynchotherium blicki* (Frick, 1933) for the Late Cenozoic of Costa Rica". En Revista Geológica de América Central, Vol. 33, pp. 75-82.
- LINARES, Omar Jesús. 1983. "Mamíferos Fósiles del Pleistoceno de Venezuela". Museo Arqueológico de Quibor -FUNDACULTURA. Lara.
- LINARES, Omar Jesús. 1993. "Mamíferos megaherbívoros en la Guayana venezolana: indicios de aridez durante el Cuaternario tardío – Holoceno". En International Workshop "The Quaternary of Chile", Santiago. pp. 52.
- LINARES, Omar Jesús y Bruni, Anna. 1993. "Sobre la presencia de un mastodonte en las minas de Guaniamo, estado Bolívar, Venezuela: implicaciones paleo-ecológicas para el límite sabana-bosque en la amazonia". En International Symposium on "The Quaternary of Amazonia". Manaus. pp. 53.
- MACFADDEN, Bruce. 2000. "Middle Pleistocene climate change recorded in fossil mammal teeth from Tarija, Bolivia, and upper limit of the Ensenadan Land-Mammal Age". En Quaternary Research. Vol. 54. pp. 121-131.
- MENESES, Lino y Gordones, Gladys. 2008. "Historia Gráfica de la Arqueología de Venezuela". Museo Arqueológico Gonzalo Rincón Gutiérrez, Universidad de los Andes, Mérida.
- MOLINA, Luis. 1986. "Pioneros de la Paleontología y Arqueología en la región de Barquisimeto. En Ciudad de Segovia "Homenaje en sus 434 años". Consejo Municipal del Distrito Iribarren, Coordinación de Cultura, Fundacultura, Barquisimeto.

- MOLINA, Luís. 1989. *Animales Antediluvianos, Antigüedades Indias, Culturas. Contribución de la Arqueología y Paleontología del estado Lara, Venezuela 1852-1989*. CECOP-CONAC, Caracas.
- HUMBOLDT de, Alejandro. 1985. *Viaje a las regiones equinociales del nuevo mundo*. Monte Ávila, Editores, Caracas.
- NECTARIO MARÍA, Hermano 1937. "Los grandes mamíferos fósiles de la región de Barquisimeto". En: *Boletín de Geología y Minería*, Vol. 1, Nos 2-4, pp. 301-317.
- NECTARIO MARÍA, Hermano. 1944. "Contribución a la Paleontología Venezolana". En: *Boletín de la Academia Nacional de la Historia*, Vol. 27, N° 108, pp. 342-345.
- OCHSENIUS, Claudio. 1980. *Cuaternario en Venezuela. Introducción a la paleoecología en el Norte de Sudamérica*. Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda, Coro.
- OCHSENIUS, Claudio y Gruhn, Ruth. 1979. "*Taima-Taima: A Late Pleistocene Paleoindian Hill Site in Northernmost South America. Final reports of 1976 Excavations*". South American Quaternary Documentation Program, Alemania.
- PARODI BUSTOS, Roberto. 1962. "Los Mastodontes Sudamericanos y su Clasificación. Con Descripción de Nuevos Ejemplares Descubiertos en la Provincia de Salta (Argentina)". En: *Publicaciones de la Universidad Nacional de Tucumán*. Facultad de Ciencias Naturales. Salta. N° 867, pp. 1-40.
- PAULA COUTO, Carlos de. 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciencias, Río de Janeiro.
- PRADO, José Luis; Alberdi, Maria Teresa; Sánchez, Begonia; Azanza, Beatriz y Frassinetti, Daniel. 2001. "The Pleistocene Gomphotheriidae (Proboscidea) from South America: diversity, habitats and feeding ecology" En: *The World of Elephants – International Congress*. Roma. pp. 337-240.
- PRADO, José Luis; Alberdi, Maria Teresa; Sánchez, Begonia y Azanza, Beatriz. 2003. Diversity of the Pleistocene Gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea) From South America. En: Reumer, Jelle, de Vos, John y Mol, Dick (ed). *Advances in mammoth research (Proceeding of the Second Internacional Mammoth Conference, Róterdam, May 16-20 1999)*. Deinsea Vol. 9. pp. 347-363.

- PRADO, José Luis; Alberdi, María Teresa; Sánchez, Begonia; Azanza, Beatriz y Frassinetti, Daniel. 2005. "The Pleistocene Gomphotheriidae (Proboscidea) from South America". En: *Quaternary Internacional*, N° 126-128. pp. 21-30.
- RAY, Nicolas y Adams, Jonathan. [En línea] 2001. "A GIS Vegetation Map of the World at the last Glacial Maximum (25,000-15,000 BP)". [fecha de la consulta: 26 octubre, 2008]. Disponible en: http://intarch.ac.uk/journal/issue11/rayadams_toc.html.
- RICARDI, Mario. 1984. *Compendio de Evolución Biológica y Geológica*. Talleres Gráficos Universitarios, Mérida.
- RINCÓN, Ascanio; Parra, Gilberto; Prevosti, Francisco; Steadman, David y Alberdi, María Teresa. 2007. "A New Pleistocene Vertebrate Assemblage In A Tar Pit From El Breal De Orocuál, Northeastern Venezuela". En: *Program and Abstracts. Journal Vertebrate Paleontology*, Vol. 27, N° 3, pp. 134.
- RIVAS, Pedro. 2008. *Informe Preliminar. Excavaciones Paleontológicas en el Sitio "El Polvero", Municipio Girardot, Estado Cojedes*. Inédito. Departamento de Antropología y Sociología. Fundación La Salle de Ciencias Naturales. Cojedes.
- RIVIALE, Pascal. 2002. *Los viajeros franceses en busca del Perú Antiguo*. PUCP-Fondo Editorial, Lima.
- ROMERO PITTMAN, Lidia. 1996. "Paleontología de Vertebrados". En: *Boletín del Instituto Geológico Minero y Metalúrgico*. Serie A: Carta Geológica Nacional. N° 81. pp. 171-177.
- ROSSETTI, Dilce de Fátima; Toledo, Petter Mann; Moraes Santos, Heloísa María, Araujo Santos Jr.; Antônio Emidí de. 2004. "Reconstructing habitats in central Amazonia using megafauna, sedimentology, radiocarbon and isotope analyses". En: *Quaternary Research*. Vol. 61. pp. 289 – 300.
- ROYO Y GÓMEZ, José. 1960. "Características paleontológicas y geológicas del yacimiento de vertebrados de Muaco, estado Falcón, con industria lítica humana". En: *Memorias del III Congreso Geológico Venezolano*, Tomo II, pp. 501-505.
- SÁNCHEZ, Begoña; Prado José, Luis y Alberdi, María Teresa, 2003. "Paleodiet, ecology, and extinction of Pleistocene Gomphotheres (Proboscidea) from the Pampean Region". En: *Coloquios de Paleontología*, Vol. Ext. 1, pp. 617-625.

- SÁNCHEZ, Begoña; Prado José, Luis y Alberdi, María Teresa, 2004. "Feeding ecology, dispersal and extinction of South American Gomphotheres (Proboscidea: Gomphotheriidae)". En: *Paleobiology*, Vol. 30, N° 1, pp. 146-161.
- SIMPSON, George. 1939. "Estudio sobre vertebrados fósiles en Venezuela". En: *Revista de Fomento*, Año II, N° 8, pp. 275-283.
- SIMPSON, George y Paula Couto, Carlos de. 1955. "Os mastodontes do Brasil". En: *Boletim do Instituto Brasileiro de Bibliografia e Documentação*, N° 2, pp. 1-20.
- SIMPSON, George y Paula Couto, Carlos de. 1957. "The Mastodonts of Brazil". En: *Bulletin of the American Museum of Natural History*. Vol. 112. N° 2. pp. 125-190.
- SCHAUB, Samuel. 1936. "Über einen neuwn Fund von *Megatherium* (*¿Paramegatherium?*) *rusconii* Schaub aus Venezuela". En: *Verhandlungen Schweizer Naturforschunng Gesellschaft*, Basel, N° 117. pp. 303.
- TASSY, Pascal. 2002. "L' émergence du concept d' espèce fossile: le mastodonte américain (proboscidea mammalia) entre clarté et confusion". En: *Geodiversitas*. Vol. 24, N° 2, pp. 263-294.
- TONNI, Eduardo y Pascuali, Ricardo. 2002. "El Gran Intercambio Faunístico Americano". En: *Cartilla de Difusión de Ciencias Naturales*, Año 2, N° 1, pp. 1-9.
- TUDGE, Colin. 2001. *La Variedad de la Vida. Historia de todas las criaturas de la Tierra*. Crítica, Barcelona.
- VIVAS, Leonel. 1992. *El Cuaternario*. Universidad de los Andes. Consejo de Publicaciones. Mérida.
- VIVO, Mario de y Carmignotto, Ana Paula. 2004. "Holocene vegetation change and the mammal faunas of South America and Africa". En: *Journal of Biogeography*, Vol. 31, pp. 943-957.
- VON DEN DRIESCH, Angela. 1976. *A Guide to the Measurement of Animal Bones from Archaeological Sites*. Sexta Edición. Peabody Museum Bulletin (1). Harvard University. Cambridge.
- VON DER OSTEN, Erimar. 1947. "Resumen de la Paleontología Vertebrada de Venezuela". En: *Memorias de la. Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, N° 19, pp. 153-170.