

# PALEONTOLOGÍA

BOLETÍN N° 1 - AÑO 1

Centro de Estudios Paleontológicos de Chile

Edición Digital

CHILE, diciembre 2013



Centro de Estudios Paleontológicos de Chile



Divulgación y difusión de la paleontología y el estudio de los fósiles  
[www.cepchile-paleontologia.es.tl](http://www.cepchile-paleontologia.es.tl)

# PALEONTOLOGÍA

Boletín N° 1 – Año 1  
Centro de Estudios Paleontológicos de Chile  
Edición Digital  
CHILE, diciembre de 2013

---

## Encargado Editorial

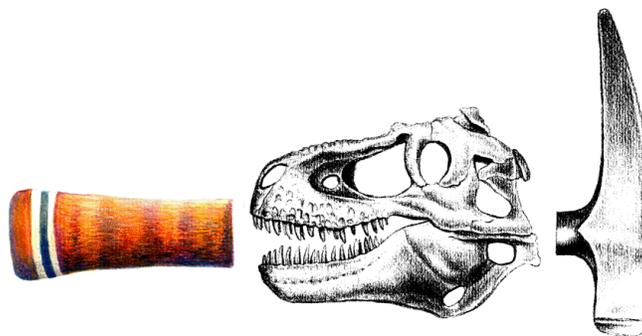
Roberto Díaz Aros  
Centro de Estudios Paleontológicos de Chile

Los artículos publicados en este boletín han sido desarrollados con el sólo ánimo de difundir la paleontología y el estudio de los fósiles. Cada artículo ha sido revisado por científicos acreditados y que desarrollan trabajos e investigaciones en el área de la paleontología en nuestro país o en el extranjero.

**Ilustración de portada:** *Tarbosaurus bataar* (Maleev, 1955). Imagen propiedad del Centro de Estudios Paleontológicos de Chile.

# ÍNDICE

<b>EDITORIAL</b> .....	04
¿Las aves tienen dedos dinosaurianos? Una revisión a la actual investigación biológica y paleontológica.....	06
Surgimiento del oxígeno molecular (O <sub>2</sub> ) en la atmósfera terrestre y el desarrollo de los primeros eucariontes.....	17
Comentario de noticias: Resucitar a un dinosaurio .....	22
Los primates y el hombre fósil.....	23
Tras las huellas de las aves del terror.....	31
Comentario de noticias: Embriones fosilizados de dinosaurios .....	42
Los tigres dientes de sable en Sudamérica.....	43
Nyasasaurus parringtoni (Nesbitt <i>et al.</i> , 2012) ¿El dinosaurio que estábamos esperando?.....	55
Siguiendo la huella de un ave del terror: el hallazgo de Kelenken guillermoi Bertelli <i>et al.</i> , 2007.....	62
Presencia de gonfoterios en el Pleistoceno Superior de Chile (Proboscidea: Gomphotheriidae).....	74



**Centro de Estudios Paleontológicos de Chile**

## **EDITORIAL**

Hoy en día, la divulgación científica se desarrolla en distintos formatos y a través de diversos medios de comunicación como documentales de televisión, revistas de divulgación científica o revistas temáticas especializadas, boletines, artículos en periódicos, páginas de internet o blogs temáticos y dedicados a la difusión de la ciencia. A través de estos medios y especialmente en el ámbito de la paleontología, se dan a conocer descubrimientos apasionantes de fósiles, arduos trabajos de excavación en los yacimientos y horas interminables de investigación en los laboratorios, que nos acercan cada vez más a encontrar respuestas, basadas en datos, a los grandes interrogantes de la humanidad relacionadas con el origen y desarrollo de la vida, la evolución de las especies y la propia y enigmática evolución del hombre.

Atendiendo el interés que la paleontología y el estudio de los fósiles despierta en el público general, el Centro de Estudios Paleontológicos de Chile ha venido desarrollando una serie de artículos de difusión que tratan sobre el estudio paleontológico de distintos grupos fósiles y que permiten a quienes se sienten interesados, acceder a información actualizada sobre investigación en diversos campos de la paleontología. Estos artículos que tratan sobre un tema particular en formato extenso, se han reunido de manera especial en el Boletín "Paleontología", órgano de edición digital que constituye un resumen de trabajos que han sido editados en blogs temáticos de paleontología tanto nacionales como extranjeros desde el año 2010 y hasta este año 2013, publicación que busca como objetivo fundamental no sólo dar a conocer en parte el trabajo de divulgación que realiza el Centro de Estudios Paleontológicos de Chile sino además contribuir al conocimiento general de los organismos que existieron en el pasado.

Estos artículos, en su mayoría, han sido desarrollados con la ayuda de especialistas de diversos países, que nos brindan su colaboración traducida en aportes de información, revisión crítica de textos, imágenes, etc. Tal es el caso de especialistas y profesionales reconocidos en el ámbito de la paleontología como el Dr. José Luis Sanz, Dr. René Bobe, Dr. Federico Degrange, Dr. René Royo-Torres, entre otros y a quienes estamos profundamente agradecidos por su gentil y desinteresada colaboración. Igualmente, deseamos expresar nuestro agradecimiento al Sr. Raúl Martín y al Sr. Mauricio Antón, ilustradores científicos especializados en temáticas de paleontología, así como a los paleoilustradores nacionales Sr. Daniel Banchemo, Sr. Sergio Hillebrandt y Sr. Jorge Aragón quienes colaboraron gentilmente a complementar algunos de nuestros artículos con sus trabajos.

Finalmente y sabiendo que el interés generado por nuestro trabajo, no sólo nos brinda satisfacciones sino también responsabilidades, es que desde el tiempo de inicio de nuestras actividades de difusión hemos procurado alcanzar cada vez mejores estándares de profesionalización en todo cuanto desarrollamos, procurando respaldar nuestra propuesta de difusión científica y en especial de la paleontología, con la debida preparación y respaldo académico que exige una propuesta responsable, procurando a su vez, poder trazar una línea de trabajo que nos identifique y que sea ampliamente reconocida por quienes conocen de nuestro quehacer en la paleontología.

Roberto Díaz Aros  
Director  
Centro de Estudios Paleontológicos de Chile

**CHILE**, Santiago, diciembre 2013.

# ¿Las aves tienen dedos dinosaurianos?

## Una revisión a la actual investigación biológica y paleontológica

Roberto Díaz Aros  
Centro de Estudios Paleontológicos de Chile.  
E-mail: cepchile@gmail.com

CHILE, Santiago, noviembre de 2010.

### UNA DISCREPANCIA DE HACE MÁS DE UN SIGLO

Una seria discrepancia se ha venido desarrollando en el ámbito científico, entre un cierto sector de biólogos partidarios de la hipótesis “BAND “(birds are not dinosaurs) y la mayoría de los paleontólogos respecto a la correcta identificación de los dígitos que componen el ala de las aves.

Si bien éste ha sido un tema de discusión que ha perdurado por casi 150 años, las aportaciones realizadas por algunos investigadores en los últimos 5 años, han contribuido a aclarar definitivamente dos problemas, **1)** el problema respecto a la correcta identidad digital del ala de las aves y **2)** el problema del origen dinosauriano de las aves, un tema que ha apremiado por una solución a los paleontólogos de todo el mundo y desde que Gegenbaur (1863) y Huxley (1868) por primera vez, establecieron una relación de las aves con los dinosaurios. Antes de esto, Meckel (1825) había propuesto que los dígitos del ala aviana correspondían a DI, DII y DIII, no

obstante, años más tarde Owen (1863) propuso que los dígitos en realidad correspondían a DII, DIII y DIV, posición esta última que ha sido sostenida desde entonces por los biólogos en general y que ha sido apoyada por numerosos trabajos con base en datos embriológicos y que en primera instancia permitían afirmar que las aves evidencian un patrón de desarrollo digital altamente conservado en los amniotas pentadáctilos.

Más allá de las aportaciones hechas por el estudio embriológico de las aves, la paleontología con base en el estudio del registro fósil, ha permitido determinar dos cosas: 1) que las aves están estrechamente relacionadas con los dinosaurios y que probablemente sea dentro de este linaje y aún más, dentro del clado Maniraptora (Gauthier, 1986), un clado de dinosaurios terópodos celurosaurianos, donde se deba buscar el ancestro evolutivo de este grupo y, 2) que los dinosaurios con el tiempo fueron reduciendo los dígitos de la extremidad anterior, pasando de una mano pentadáctila (de cinco dígitos) en el

Triásico a una mano tridáctila (de tres dígitos) e incluso didáctila (dos dígitos) en el Cretácico (e.g. *Tyrannosaurus rex* y los tiranosáuridos en general). Los dígitos reducidos corresponden al cuarto y quinto.

### IDENTIFICACIÓN DIGITAL

Si se extiende la mano derecha frente a sí, se podrá enumerar los dedos de izquierda a derecha como sigue: Dígito I (pulgar), dígito II (índice), dígito III (medio), dígito IV (anular) y dígito V (meñique).

La manera en que se identifica a cada dígito no es antojadiza y ha sido establecida por convención en el hecho de que el denominado dígito I (pulgar), presenta un desarrollo menor que los demás. (Fig. 1)

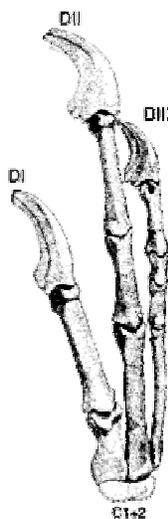


Fig. 1.- Reconstrucción de la estructura digital de *Deinonychus antirrhopus* (Tomado de: [http://www.talkorigins.org/faqs/dinosaur/bird\\_and\\_frog\\_development.html](http://www.talkorigins.org/faqs/dinosaur/bird_and_frog_development.html))

En el ser humano, el dígito I presenta sólo dos falanges, mientras que los restantes presentan tres. Esta característica, ha llevado a los anatomistas a determinar que los dígitos se cuentan de adentro hacia fuera en orden, siendo en consecuencia el pulgar el primer dígito de la mano.

El mismo tipo de ejercicio podría ser realizado con los dígitos del ala de un ave, aunque el trabajo resulta un tanto más dificultoso ya que los huesos digitales de las aves se encuentran reducidos y fusionados, no libres como en los demás vertebrados. Los paleontólogos, desde hace ya mucho tiempo han sugerido que los dígitos de las aves sean identificados como DI, DII y DIII, tal como se observa en los dinosaurios y de acuerdo a lo propuesto inicialmente por Meckel en 1825. No obstante, los datos que a la fecha ha aportado de manera general la embriología, apoyan la identificación propuesta por Owen (II, III y IV) y en un principio parecen concluyentes, toda vez que basándose en observación de embriones de distintas aves se ha llegado a determinar que este grupo desarrolla los dígitos segundo, tercero y cuarto.

Hasta aquí, se ha pensado de manera general que la identificación digital de las aves no debiera constituir un asunto a discutir. (Fig. 2)

Lo anterior, sin embargo, no es un tema resuelto para los paleontólogos, quienes ven en las aves a los descendientes directos de los dinosaurios y a quienes consideran realmente como dinosaurios altamente derivados.

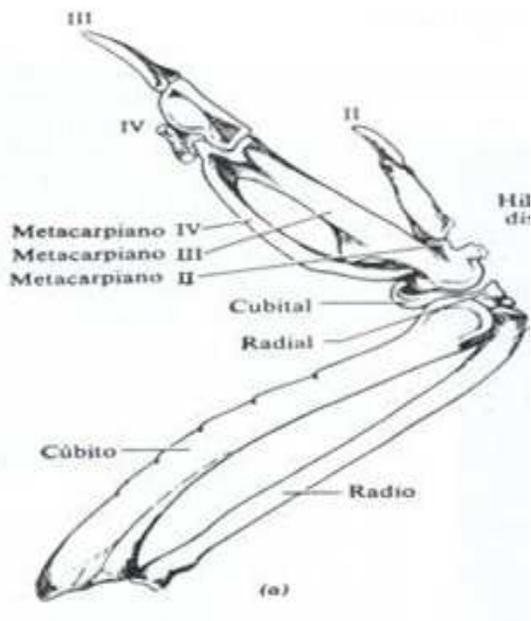


Fig. 2.- Descripción de los dígitos avianos tal como los identifica la Biología (Tomado del libro Anatomía Comparada, de William Montagna (1964), pág. 125)

La identificación digital de las aves defendida por los paleontólogos está basada en el estudio morfológico de los fósiles y que no sólo permite relacionar aceptablemente a las aves con los dinosaurios sino que además insinúa una posible descendencia evolutiva de las aves a partir de dinosaurios carnívoros dentro del clado Maniraptora, un clado de dinosaurios terópodos celurosaurianos que vivieron desde el período Jurásico Superior y hasta el período Cretácico Superior, desde unos 156 y hasta 65 millones de años, en el Kimeridgiano y el Maastrichtiano.

Si consideramos la estructura digital de *Archaeopteryx lithographica* (Meyer, 1861), el ave más antigua de que se tiene noticia y cuyos restos fósiles han sido

encontrados en Solnhofen, Alemania, se puede observar la extraordinaria similitud morfológica que esta especie evidencia con dinosaurios carnívoros, especialmente con los maniraptores de la Familia Dromeosauridae (Matthew & Brown, 1922) que poseen los dígitos I, II y III, identificación que está muy bien fundamentada en el registro de fósiles. La semejanza morfológica antes planteada, es un asunto difícil de discutir a la hora de identificar los dígitos de estas especies. (Fig. 3)

Sin embargo, los detractores de esta posición argumentan que mientras ellos aportan datos con base en la observación directa de especies extantes, la paleontología sólo puede aportar datos que se desprenden del registro fósil y que al decir, resultan claramente incompletos.

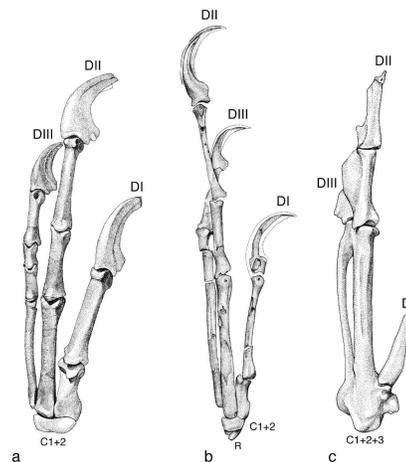


Fig. 3.- El diagrama muestra la mano tridáctila de: a) *Deynonichus* (un dinosaurio del Cretácico), b) *Archaeopteryx* (el ave más antigua) y, c) un ave moderna (paloma). (Tomado de: Wagner G. P. & Gauthier J. A., 1999)

## LA EVOLUCIÓN DINOSAURIANA DE LAS AVES

Todo lo anterior, deja ver que la postura que sostiene que las aves descienden evolutivamente de los dinosaurios enfrenta un problema no menor. Por una parte, tenemos dinosaurios con tres dedos en su extremidad anterior y aves con tres dedos en sus alas, pero sorprendentemente a juicio de muchos investigadores no son los mismos dedos (e.g. Burke & Feduccia, 1997; Feduccia, 1999; Galis *et al.*, 2005) Mientras que los dinosaurios poseerían los dígitos I, II y III, las aves por su parte, según aseguran los biólogos, poseen los dígitos II, III y IV.

Salvar este problema no ha sido fácil y más allá de la correcta identificación de los dedos de la extremidad anterior de ambos grupos de vertebrados, existen aún otros interrogantes que requieren respuestas definitivas al momento de relacionarlos evolutivamente. La discusión sobre este asunto ha sido encendida y aún no concluye totalmente. Aún más, la evolución dinosauriana de las aves enfrenta otro inconveniente en opinión de algunos detractores, ya que no son pocos los que aseguran que dicha propuesta no es viable desde el punto de vista temporal si se considera que de acuerdo al registro fósil las primeras aves conocidas corresponden al período Jurásico Superior (hace 150 millones de años aproximadamente), mientras que los dinosaurios dromeosáuridos con los cuales se les relaciona continuamente, corresponden al Cretácico Superior (hace 80 a 65 millones de años aproximadamente).

Esta eventual incongruencia del registro fósil, conocida como “la paradoja temporal” incomoda a los detractores, aunque la paleontología siempre ha sostenido que la búsqueda intensa de fósiles aportará cada vez dinosaurios más tempranos dentro del clado Maniraptora que puedan ser aceptablemente relacionados con las aves, algo que hasta aquí está resultando ser desde todo punto de vista correcto, ya que el registro de fósiles, especialmente ejemplares encontrados en China, ha permitido conocer gradaciones estructurales y morfológicas muy finas que vinculan definitivamente a las aves con dinosaurios asignados a edades cada vez más tempranas en la escala geológica del tiempo, no habiendo en consecuencia ningún vacío temporal que impida relacionar consecuentemente a las aves con los dinosaurios.

### **OTRA SOLUCIÓN: UN PATRÓN DE CAMBIO DIGITAL - LA HOMEOSIS -**

Aunque las partes en disputa no han podido conciliar totalmente sus criterios de identificación de los dígitos avianos, últimamente se han hecho esfuerzos notables para dirimir las diferencias. Uno de estos esfuerzos es el realizado por Wagner y Gauthier (1999).

Estos investigadores han propuesto una vía interesante para explicar definitivamente las diferencias en la identificación de los dígitos de las aves, sosteniendo que si bien en etapas tempranas de desarrollo las aves pueden evidenciar las condensaciones digitales correspondientes a los dígitos II, III y IV, es probable que estas condensaciones

sean afectadas por un proceso de homeosis que las lleve a expresar finalmente los dígitos I, II y III. Si esto fuera así, las aves expresarían los dígitos II, III y IV en una etapa embrionaria temprana y los dígitos I, II y III en etapas posteriores de su desarrollo.

La homeosis propuesta por Wagner y Gauthier, como vía explicativa para dirimir las diferencias en la identificación de los dígitos de las aves señala en líneas generales la transformación de los dígitos II, III y IV en los dígitos I, II y III como resultado de la alteración de la expresión de genes críticos en el desarrollo como los genes *Hox*.

Esta sorprendente conclusión, sostiene que en el desarrollo de los dígitos se observan dos fases o procesos bien definidos. El primero de éstos, constituye la formación de las condensaciones digitales, de la primera a la quinta. Este proceso, en su fase final asigna una determinada estructura pero no específica necesariamente la identidad de los dígitos. El segundo proceso toma la estructura formada por condensación y le asigna una identidad digital, siendo independiente del primero y utilizando un sistema distinto de señales (Wolpert *et al.* 2001).

Según esta propuesta, la identidad final de cada dígito se define en una etapa asombrosamente tardía del desarrollo embrionario, y la identidad continúa siendo indefinida aún cuando se haya formado la estructura casi completa del dígito.

Wagner y Gauthier, sostienen que las aves actuales evidencian los dígitos I, II y III igual que los dinosaurios de los que descenden, dígitos que en etapas tempranas del desarrollo embrionario corresponden a los dígitos II, III y IV. Siendo así, los dinosaurios tridáctilos poseerían los mismos dígitos que las aves que descenden de ellos. El proceso de homeosis provocaría que finalmente los dígitos que presentan las aves en etapa tardía de su desarrollo, sean los dígitos I, II y III y no los dígitos II, III y IV que presentan en etapas tempranas de desarrollo.

Esta hipótesis, constituye una propuesta aceptable que ha sido formulada con base en la recolección de información y datos, que permite responder de manera tentativa al problema en cuestión con base científica y que busca conciliar el criterio de biólogos y paleontólogos, proponiendo que las aves, pueden ser afectadas por un proceso homeótico, y que llevaría a que condensaciones digitales específicas den origen a dígitos distintos de aquellos que originarían en un patrón estrictamente pentadáctilo. En otras palabras, la reducción digital evidenciada en dinosaurios y también en las aves, llevaría a que por ejemplo, la estructura digital que normalmente da origen al dígito II dé origen finalmente al dígito I, lo cual no sucedería en un esquema estrictamente pentadáctilo y en que cada condensación digital daría origen al correspondiente dígito en orden.

No obstante, la identificación de los dígitos del ala de las aves se dificulta en los especímenes adultos toda vez que

por ejemplo al menos en la especie *Gallus gallus* (gallina común) los huesos metacarpianos y digitales aparecen ya fusionados a los 18 días de gestación, aspecto este último que dificulta lograr una certera identificación. (Fig. 4)

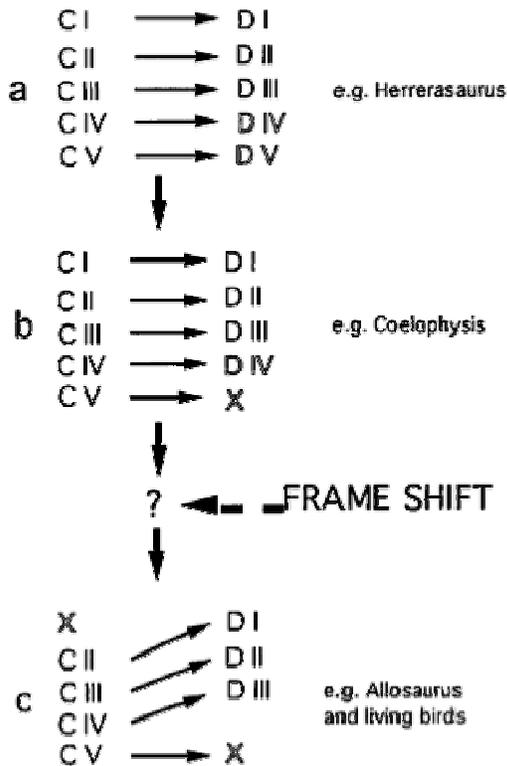


Fig. 4.- Homeosis propuesta para los dinosaurios y aves vivientes. (Tomado de: Wagner G. P. & Gauthier J. A., 1999)

La aceptación definitiva de la homeosis propuesta por Wagner y Gauthier no arroja un pleno consenso y quienes se resisten a aceptarla, argumentan que la propuesta se fundamenta en la observación de embriones que evidencian alteraciones genéticas y no en embriones naturales. En otras palabras, la homeosis digital de las aves sería el resultado de alteraciones genéticas y no de un fenómeno que pueda ser

observado en cualquier especie de manera natural.

## LA CONTROVERSI A CONTINU A

Más allá de lo expuesto, lo reportado por las últimas investigaciones de Ann C. Burke y Alan Feduccia (1997) sintetiza la evidencia embriológica a favor de la identificación II, III y IV de las aves. Estos investigadores observan que en la mayoría de los amniotas, el primer dígito que se forma en la mano pentadáctila es el cuarto, que se desarrolla como un eje primario o central. Basados en este razonamiento, se identifica el primer dígito formado en las aves como el IV y el II y III como los que se forman a partir de éste.

La conclusión anterior, resulta incompatible con la propuesta que señala a los dinosaurios terópodos como ancestros de las aves, sencillamente porque estos dinosaurios presentan los dígitos I, II y III, con rasgos vestigiales del IV y V dígitos según se aprecia en el registro fósil.

Sin embargo, el origen dinosauriano de las aves, en opinión de los paleontólogos, está suficientemente sustentado por las sinapomorfías que estas últimas comparten con los dinosaurios, especialmente de la familia Dromeosauridae.

Burke y Feduccia aparentemente estiman estas semejanzas entre ambos linajes como simple convergencia y no necesariamente como homología con valor evolutivo.

Si bien la interpretación de estos dos investigadores se basa en el patrón de desarrollo digital que se hace común en los tetrápodos vivientes (los cocodrilos por ejemplo) y en que el dígito IV aparece primero durante el desarrollo, este razonamiento no resulta válido en un contexto de reducción digital.

En las salamandras, por ejemplo, el primer dígito que se forma es el II y no el IV. Burke y Feduccia parecen no considerar que la pérdida del dígito IV en la evolución de los dinosaurios terópodos se presenta de manera inusual y no sigue la regla general de desarrollo. Para mayor abundamiento, el dígito IV se observa ausente en el didáctilo *Tyrannosaurus rex* (I, II) y en el monodáctilo *Mononychus* (I), lo cual deja ver una innegable excepción a la regla.

Si las aves son en verdad dinosaurios terópodos, la presencia del dígito IV en *Archaeopteryx* y en las aves adultas arroja una sombra de duda. Sería difícil argumentar que las aves desarrollaron el dígito IV y perdieron el dígito I en su eventual evolución dinosauriana.

Con relación al desarrollo temprano del dígito IV en amniotas pentadáctilos y a la identificación digital aviana defendida por los partidarios de la hipótesis BAND, se sostiene que la identificación del dígito IV a partir del desarrollo temprano del eje metapterigial se realiza en etapas tempranas de desarrollo embriológico de aves, identificación que estaría sujeta a cambios si se realizara sobre etapas tardías de desarrollo. Es decir, la identificación basada en la observación embriológica de la especie *Gallus gallus*

por ejemplo, variaría si se realiza no con base en una etapa temprana de desarrollo (7 u 8 días a partir de la fecundación) sino más bien en una etapa tardía (15 días o más de desarrollo). Siendo en esta etapa última en que, según afirma Wagner y Gauthier, se deja ver el proceso de homeosis digital en el desarrollo embrionario de un pollo por ejemplo.

Ahora bien, se discute que la homeosis propuesta no representa valor evolutivo, no sólo porque el cambio digital no implica ninguna ventaja selectiva sino porque generalmente las mutaciones deletéreas no incrementan generalmente el fondo genético de las especies y no se manifiestan como una poderosa característica evolutiva.

#### ÚLTIMOS APORTES AL DEBATE

En el último tiempo se han estado realizando interesantes investigaciones que buscan lograr una correcta identificación de los dígitos aviares. Esto, porque resulta muy importante al momento de definir si efectivamente las aves descienden por evolución de los dinosaurios.

Quizás el más reciente esfuerzo que se ha hecho al respecto es el llevado a cabo por Alexander Vargas y John Fallon (2005a), los que basados en un seguimiento de la expresión de los genes *Hoxd12* y *Hoxd13* en la formación de los dígitos, han sugerido una vez más que los dígitos avianos corresponden a la consabida fórmula paleontológica.

Es sabido, que existen genes, como *Hoxd12* y *Hoxd13*, que intervienen de manera fundamental en la estructuración de los dígitos II, III, IV y V de los amniotas pentadáctilos, pero no sucede lo mismo con el dígito I en el que sólo participa el gen *Hoxd13* y no *Hoxd12*. Los trabajos experimentales de Vargas y Fallon han logrado determinar que la expresión de *Hoxd12* y *Hoxd13* se presenta de manera regular en este grupo de vertebrados.

Al efecto, se experimentó con embriones de pollo y de ratón respectivamente, obteniéndose los mismos resultados. *Hoxd13* interviene en la formación de todos los dígitos, mientras que *Hoxd12* interviene en la formación de los dígitos II, III, IV y V, en el caso de los ratones, pero nunca en la formación del dígito I. Lo anterior, ha llevado a formular interesantes trabajos experimentales con embriones de aves, especialmente de la especie *Gallus Gallus* dentro de Galloanserae, a fin de poder determinar la verdadera participación de estos genes, y especialmente el gen *Hoxd12* en cuanto al desarrollo embrionario del dedo más anterior del ala de las aves e identificado por los biólogos como dígito II.

Las investigaciones aportadas por Vargas y Fallon, determinaron que la estructuración digital del dígito más anterior del ala de *Gallus gallus* no evidencia la intervención del gen *Hoxd12*, lo cual apoya fuertemente la posición de que este dígito no corresponde al dígito II sino al dígito I en orden en el caso de las aves, lo cual mantiene aún en vigor la relación de éstas con los dinosaurios, ya que en consecuencia las aves poseerían

los mismos dígitos que sus antepasados los dinosaurios.

Vargas y Fallon, demostraron experimentalmente que la expresión de genes *Hox*, permite discriminar la identidad del dígito más anterior del ala aviana y mediante seguimiento de la expresión de *Hoxd12* y *Hoxd13*, demostraron que este dígito no es el DII como siempre se pensó, sino el DI, identificado de tiempo por la paleontología.

Esta aportación, tuvo su correspondiente replica de parte de los biólogos BAND, pero que no causó mayor revuelo (ver Galis et. al, 2005). La respuesta de Vargas y Fallon concluyó con este episodio (Vargas y Fallon, 2005b).

Un trabajo adicional (Vargas et al., 2008) aporta antecedentes sobre la expresión de genes *Hoxd11* en el ala de las aves a partir de arcosaurios extantes permitiendo sumar más datos moleculares que identifican al primer dígito del ala de las aves como el dígito I. Aún más, un trabajo posterior (Vargas & Wagner, 2009), viene a ser la rúbrica de un esfuerzo que ya está dando sus frutos, a saber, dar por terminado el desacuerdo de tanto tiempo sobre la identificación de los dígitos del ala de las aves.

La inducción de una homeosis en aves, en un ambiente de bajos niveles de *Shh* utilizando Ciclopamina llevada a cabo por estos dos investigadores, demuestra que una homeosis, como la propuesta por Wagner y Gauthier (1999), es absolutamente plausible bajo condiciones especiales.

Lo anterior, viene a validar lo ya señalado por Vargas & Fallon (2005a) respecto a la identidad del dígito más anterior del ala de las aves, y que identifica a éste como el DI, ya no sólo con referencia a datos morfológicos aportados por comparaciones con el registro fósil de dinosaurios, sino con datos moleculares que refuerzan absolutamente esta posición.

Todo lo anterior, está aportando elementos determinantes para dilucidar el problema de la correcta identificación digital de las aves y su sostenido origen a partir de los dinosaurios, vislumbrado ya en la segunda mitad del Siglo XIX por Gegenbaur y Huxley.

#### **UN NUEVO ANTECEDENTE**

Aún se suma un nuevo antecedente. Un caso similar pero no tan controvertido como el de las aves afecta al lagarto *Chalcides chalcides* (Laurenti, 1768), perteneciente a la familia Scincidae (Squamata, Lacertilia) y que se caracteriza por poseer extremidades muy reducidas y una reducción digital en sus extremidades anteriores, presentando sólo tres dígitos funcionales en lugar de los cinco que caracteriza a la mayoría de los géneros dentro del orden. Con relación a *C. chalcides* la anatomía comparada identifica sus dígitos de las extremidades delanteras como I, II y III, mientras que la evidencia embriológica, al igual que sucede con las aves, sugiere que estos dígitos son en realidad los correspondientes a II, III y IV. (Young *et al.*, 2009).

Young *et al.*, examinaron la evidencia embriológica y sumaron información de la expresión de genes *Hox* para determinar la identidad real de los tres dígitos de *C. chalcides*, tal como hace no mucho tiempo atrás se hiciera con los dígitos avianos. La información obtenida confirma que la identificación de los dígitos en el adulto de *Chalcides* son el I, II y III, que no obstante se desarrollan en las posiciones espaciales que corresponden a los dígitos II, III y IV, una vez más en un contexto de reducción digital, tal y como se había propuesto anteriormente para las aves.

La evidencia aportada por las investigaciones de Young *et. al*, no sólo sugiere que en *C. chalcides* ocurrió un "frame shift" o cambio homeótico similar al que se cree ocurrió en la evolución de las aves, sino que además permite sustentar de mejor manera que este tipo de homeosis es perfectamente plausible en un ambiente de reducción digital como el que afectó a los dinosaurios y fue heredado por las aves.

Esta investigación sugiere además, que los cambios en la identidad digital, como consecuencia de la reducción digital dentro de los vertebrados amniotas puede llegar a ser más frecuente de lo que se pensaba y constituye un nuevo aporte basado en un linaje extante que contribuye de manera significativa a la hora de identificar la identidad digital del ala de las aves, estableciendo que dicha identificación como DI, DII y DIII, puede sustentarse definitivamente en el marco explicativo de un fenómeno homeótico tal como propusieran Wagner y Gauthier.

En consecuencia resulta absolutamente plausible que las aves lleguen a expresar las condensaciones digitales II, III y IV en estados tempranos de su embriogénesis y los dígitos I, II y III en estados posteriores de su desarrollo, situación semejante a la observada y verificada en el lagarto *C. chalcides*.

**CONCLUSIÓN:  
LA CONTROVERSIA ESTA  
LLEGANDO A SU FINAL**

Concluyentemente, los datos aportados por la anatomía comparada, análisis filogenéticos, datos moleculares relacionados con la transcripción de genes *Hoxd12* y *Hoxd13*, además de *Hoxd11*, con relación al desarrollo del dígito I y más anterior de las aves, sumado a los antecedentes aportados ahora por un taxón extante que evidencia una homeosis en la estructura digital de su extremidad anterior, parece indicar que estamos llegando a un punto definitivo en cuanto a que los dígitos del ala de las aves, son en realidad los dígitos I, II y III, tal como siempre la paleontología ha sostenido con base en el registro fósil para los dinosaurios terópodos celurosaurianos de los cuales se cree que éstas descienden, ahora con un nivel de certeza apreciable y bien fundamentado. En consecuencia, el antiguo debate podría estar llegando a su final y la conclusión prácticamente indiscutida y aceptada ya de manera general, no sólo en el ámbito paleontológico sino mucho más ampliamente en el ámbito científico general es: las aves tienen dedos dinosaurianos y son los dígitos I, II y III.

**BIBLIOGRAFÍA Y REFERENCIAS**

- Burke, A.C., Feduccia A. (1997). Developmental patterns and the identification of homologies in the avian hand. *Science* 278:666–668.
- Feduccia A. (1999). 1, 2, 3. Accomodating the cladogram. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* Vol. 96, pp. 4740–4742.
- Feduccia A. (2002). The birds are dinosaurs: Simple answer to a complex problem. *The Auk* 119(4):1187–1201.
- Galis, F., Kundrát, M., and Metz, J.A.J. (2005). Hox genes, digit identities and the theropod/bird transition. *J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol.* 304, 198–205.
- Gauthier J. (1986). Saurischian monophyly and the origin of birds. *Mem Calif Acad Sci* 8:1–56
- Gegenbaur C. (1863). Vergleichend-anatomische Bemerkungen u“ber das Fusselket der Vo“gel. *Arch Anat Physiol Wiss Med* 1863:450–472.
- Huxley TH. (1868). On the animals that are most nearly intermédiat between birds and reptiles. *Ann Mag Nat History* 4(2):66–75.
- Meckel, J. F. (1825). System der vergleichenden Anatomie. (*Rengersche Buchhandlung, Halle, Germany*).
- Montagna, W. (1964). Anatomía Comparada. *Ediciones Omega S.A.*
- Owen, R. (1836). The Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. *Ed. Todd, R. B.*

(Sherwood, Gilbert and Pipen, London),  
Vol. 1, pp. 265–358.

Vargas, A.O., and Fallon, J.F. (2005a).  
Birds have dinosaur wings: The molecular  
evidence. *J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol.*  
304, 86–90.

Vargas, A.O., and Fallon, J.F. (2005b). The  
digits of the wing of birds are 1, 2, and 3.  
A review. *J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol.*  
304, 206–219.

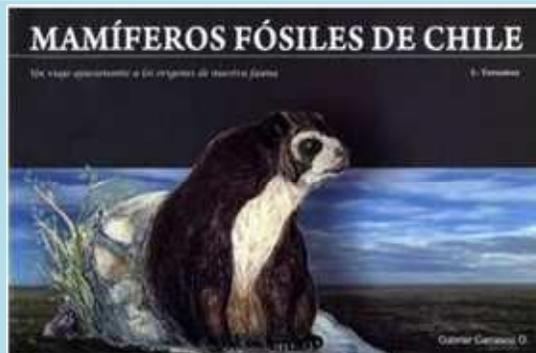
Vargas, A. O., Kohlsdorf, T., Fallon, J. F.,  
VandenBrooks, J., and Wagner, G. P.  
(2008). The evolution of HoxD-11  
expression in the bird wing: insights from  
alligator mississippiensis. *PLoS One* 3:  
e3325. doi:10.1371/  
journal.pone.0003325.

Vargas, A.O., and Wagner, G.P. (2009).  
Frame-shifts of digit identity in bird  
evolution and Cyclopamine-treated  
wings. *Evol. Dev.* 11, 163–169.

Wagner G. P. & Gauthier J. A. (1999).  
1,2,3=2,3,4: A solution to the problem of  
the homology of the digits in the avian  
hand. *PNAS*. Vol. 96, Issue 9, 5111-5116.

Wolpert L, Beddington R, Jessel T,  
Lawrence P, Meyerowitz E, Smith J.  
(2001). Principles of development, 2nd  
ed. Oxford:Oxford University Press.

Young, R., Caputo, V., Giovannotti, M.,  
Kohlsdorf, T., Vargas, A., May, G.,  
Wagner, G. P. (2009). Evolution of digit  
identity in the three-toed Italian skink  
Chalcides. *Evolution & Development*,  
11:647-658 (2009).



El libro "Mamíferos fósiles en Chile" del autor **Gabriel Carrasco**, constituye una interesante síntesis de los hallazgos que conforman el registro fósil de nuestro país y que nos habla de una paleofauna muy diversa en mamíferos para Chile.

Este libro, cuyo precio de referencia en librerías es de \$ 25.000 puede ser solicitado con un **20% de descuento** en la siguiente dirección: [servicioscientificoeducativos@gmail.com](mailto:servicioscientificoeducativos@gmail.com)

**NOTA:** El libro puede ser enviado a domicilio, vía Chilexpress, incrementándose el valor por gastos de envío a \$ 24.000.

Más información sobre este libro en:  
<http://www.jacobita.cl/prensa/libro-mamiferos-fosiles-de-chile>

# Surgimiento del oxígeno molecular (O<sub>2</sub>) en la atmósfera terrestre y el desarrollo de los primeros eucariontes

Roberto Díaz Aros  
Centro de Estudios Paleontológicos de Chile.  
E-mail: cepchile@gmail.com

CHILE, Santiago, 5 de abril de 2011.

**RESUMEN:** La presencia de oxígeno en la atmósfera terrestre se debe fundamentalmente a la acción de organismos fotosintetizadores (cianobacterias) que permitieron el desarrollo de una capa gaseosa oxigenada que envuelve nuestro planeta. En un ambiente tal y con la aparición de los primeros organismos aerobios de carácter procarionte se dio un paso fundamental para el desarrollo de organismos posteriores más complejos, los primeros eucariontes, con presencia de un núcleo diferenciado y organelos como resultado de un proceso simbiótico.

## INTRODUCCIÓN

La etapa precámbrica es la primera y más extensa de la historia de la tierra, comprende los eones Hádico, Arcaico y Proterozoico. (± 4570 - ± 542 millones de años).

Se piensa de manera general que durante la primera mitad de la historia de la Tierra, la atmósfera terrestre no contenía nada de oxígeno, era una atmósfera más bien reductora, sin presencia de oxígeno en estado libre o molecular y con este elemento formando parte de moléculas de agua (H<sub>2</sub>O), dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) o bien junto al silicio u otros elementos en las rocas.

En un ambiente tal, se cree que las primeras formas de vida que aparecieron en nuestro planeta corresponden a formas anaerobias, como bacterias y arqueobacterias, siendo igualmente probable que ya hacia principios del eón

Arcaico, aparecieran formas más diversas y con una clara capacidad de realizar fotosíntesis, las primeras células procariontes (células sin núcleo) y que realizaban una fotosíntesis anoxigénica, en que no se desprende oxígeno.

La aparición de procariontes fotosintéticos y capaces de realizar una fotosíntesis oxigénica, capaz de desprender oxígeno, se cree pudo haber tenido lugar a mediados o fines del Arcaico (± 3800 - ± 2500 millones de años, época en que aparecen las "cianobacterias" o "algas verdeazules". En este contexto y probablemente como resultado de la fotosíntesis oxigénica realizada por las cianobacterias, el oxígeno atmosférico se incrementó hace unos ± 2800 millones de años, dando lugar a una gran producción de oxígeno molecular (O<sub>2</sub>), evento conocido como la Gran Oxidación y que provocó grandes cambios en la vida celular de nuestro planeta. (Holland, 2006; Cavalier-Smith

*et al.*, 2006)

¿De qué manera la atmósfera de la Tierra logró la transición de una atmósfera reductora (pobre en oxígeno) a una atmósfera oxidante (rica en oxígeno)? ¿Qué papel jugaron las cianobacterias en esta transición? ¿Qué cambios biológicos son resultado de este gran cambio o transición? Estas son preguntas respecto a las cuales todavía se trabaja para lograr mejores respuestas y constituyen trabajos de investigación en que la paleontología y el estudio de los fósiles tienen también algo que decir.

### **LAS PRIMERAS FORMAS DE VIDA**

Desde muy temprano en la historia biológica de nuestro planeta las bacterias y arqueobacterias conformaron, junto a los primeros eucariontes (células con núcleo), los tres dominios que comprenden la totalidad de la vida en la Tierra, Archaea, Bacteria y Eukarya.

“Desde el punto de vista evolutivo, se considera que los procariotas son antecesores de los eucariotas. Los fósiles que datan de tres mil millones de años se manifiestan únicamente como procariotas, en tanto que los eucariotas aparecieron probablemente hace mil millones de años. A pesar de las diferencias entre procariotas y eucariotas, hay semejanzas importantes en su organización molecular y en sus funciones. Por ejemplo, todos los organismos vivos utilizan el mismo código genético y una maquinaria similar para la síntesis de proteínas.” (De Robertis, 2005)

La existencia de estas formas de vida en ambientes muy primitivos de nuestro planeta, ha quedado señalada por evidencias indirectas en rocas de principios del eón Arcaico ( $\pm 3800 - \pm 2500$  millones de años). Estas evidencias corresponden al hallazgo de residuos propios de la actividad de vida de células tales como las cianobacterias.

Estas cianobacterias procariontes, también conocidas como cianófitas o cianofíceas, son microorganismos que a través de la fotosíntesis oxigénica, comenzaron a aportar  $O_2$  a la atmósfera terrestre, desde hace  $\pm 3500$  millones de años, determinando así, la evolución de la biosfera terrestre. De esta manera, la explosión evolutiva y ecológica de las cianobacterias dio lugar a que nuestra atmósfera recibiera oxígeno molecular ( $O_2$ ), constituyendo la incorporación de este gas atmosférico, lo que preparó la base para la posterior aparición y radiación de los primeros organismos aerobios, dependientes del oxígeno, que se convirtieron rápidamente en los organismos dominantes en la Tierra.

Este proceso fotosintético en las cianobacterias, incorpora dos isótopos de carbono ( $C_{12}$  y  $C_{13}$ ), los cuales evidencian una abundancia estable en la atmósfera de la Tierra. Es sabido sin embargo, que cuando un sistema biológico incorpora  $CO_2$ , siempre prefiere el isótopo más ligero. Así, la proporción de  $C_{13}$  en estos sistemas biológicos es menor debido a la discriminación del isótopo más pesado ( $C_{13}$ ) frente al isótopo más ligero ( $C_{12}$ ). (Aguilera *et al.*, 2010)

Evidencias indirectas de vida de este tipo, se han colectado en Groenlandia y en formaciones similares en las cercanas islas de Akilia, lugares en que las formaciones rocosas presentan concentraciones muy bajas del isótopo  $C_{13}$ , debido como se dijo, a que en un ambiente biótico, los organismos celulares fotosintéticos, prefieren el isótopo más ligero de carbono ( $C_{12}$ ). Siendo así, y estimando que las cianobacterias han existido en nuestro planeta desde el eón Arcaico ( $\pm 3800 - \pm 2500$  millones de años), es probable que estos organismos desde aquella época estuviesen liberando oxígeno y dando lugar a la formación de oxígeno molecular ( $O_2$ ), como producto final de su proceso fotosintético y que a partir de esto y tras largos millones de años, la atmósfera de la Tierra pasara de ser una atmósfera reductora (sin presencia importante de oxígeno) a una atmósfera más bien oxidante (con presencia de oxígeno) cambiando definitivamente su composición y dando con ello lugar a la aparición del metabolismo aerobio permitiendo así, y como una consecuencia derivada, la radiación de los organismos eucariontes, dependientes del oxígeno.

Siguiendo esta línea de razonamiento, es posible adicionar que el antepasado común de los organismos eucariontes, llegara a adquirir la capacidad de realizar un metabolismo aerobio, por medio de un proceso simbiótico que integró a su estructura una bacteria aerobia como organelo permanente, propuesta conocida como "teoría de la endosimbiosis" (Margullis, 1967, 1975 y 1981).

No obstante lo anterior, los geólogos disponen de escasos datos sobre estos eones históricos (Arcaico y Proterozoico) ya que las rocas que eventualmente pudieran entregar información sobre estos importantes segmentos de la historia biológica de nuestro planeta, han sido transformadas a través del tiempo por erosión, enterramiento o por procesos metamórficos, que hacen muy difícil obtener información precisa y datos concluyentes sobre la vida existente en aquel tiempo y sobre el desarrollo y evolución de las primeras formas de vida, razón por la cual se intensifica el esfuerzo de búsqueda de rocas propias de estos eones históricos y que aporten información más concluyente respecto a estos cambios geológicos y biológicos en nuestro planeta.

### **LA TEORÍA ENDOSIMBIÓTICA**

#### **Origen de mitocondrias y cloroplastos**

La Teoría Endosimbiótica señala que hace  $\pm 2500$  millones de años (inicios del Proterozoico), células procariontes (sin núcleo) pudiesen haber comenzado a utilizar el oxígeno en sus procesos de obtención de energía, prosperando y proliferando.

Luego, estos organismos aeróbicos fueron fagocitados por células de mayor tamaño sin que se produjese digestión intracelular. La célula mayor (célula eucarionte precursora), habría obtenido los beneficios del huésped "respirador" de oxígeno y éste a su vez se habría beneficiado de la protección y nutrientes de la célula hospedadora, originándose así una relación de conveniencias y que

permitió a estos organismos “compuestos” desarrollar organelos como las mitocondrias y los cloroplastos, con la posibilidad de conquistar nuevos ambientes. Este fenómeno simbiótico explicaría de manera consecuente la presencia de una doble capa lipídica que actúa como membrana en mitocondrias y cloroplastos, además de la presencia en estos organelos de moléculas de ADN y también de ribosomas, estructura básica y característica de células procariontes.

### **CÓMO SE DESARROLLÓ NUESTRA ATMÓSFERA RICA EN OXÍGENO**

Si bien existe más de una hipótesis que busca explicar el desarrollo de una gran cantidad de oxígeno molecular ( $O_2$ ) en nuestra atmósfera terrestre, la posición más ampliamente aceptada hoy en día, es aquella relacionada con la fotosíntesis oxigénica realizada por las algas verdeazules desde hace  $\pm 3500$  millones de años, estudio basado en la medición comparativa de isótopos de carbono y en el análisis de estromatolitos (estructuras estratificadas de formas diversas) que se forman por la captura y fijación de partículas carbonatadas por parte de cianobacterias en aguas someras y que mediante el proceso de fotosíntesis captan dióxido de carbono ( $CO_2$ ) y liberan oxígeno.

Se han encontrado estromatolitos fósiles en distintas eras geológicas, sin embargo, algunas de las estructuras estromatolíticas más antiguas, de hace  $\pm 3500$ , han sido encontradas en Warrawoona, Australia. (Beraldi, 2010). De acuerdo a estos hallazgos fósiles, hace  $\pm 3500$  millones de años, en los océanos

emergían las cianobacterias dejando capas estratificadas de estromatolitos. Hace  $\pm 2500$  millones de años atrás, los bancos de estromatolitos estaban ampliamente expandidos y la acción de las cianobacterias que los producían, comenzó a segregar el oxígeno molecular ( $O_2$ ), provocando un cambio drástico en el entorno ambiental de nuestro planeta, que llegó a alcanzar una atmósfera oxidante (no reductora) que prevaleció hasta nuestros días. La ilación cronológica de estos eventos, nos permite pensar que el átomo de oxígeno (O) fue el primero en formarse en el proceso de evolución química, siendo probable que la forma molecular diatómica ( $O_2$ ), tardara en aparecer mucho más tiempo, debido a que la mayor parte del oxígeno presente en la atmósfera hasta entonces, seguramente se encontraba asociado a otros elementos como el hidrógeno, carbono o nitrógeno en moléculas de agua ( $H_2O$ ), dióxido de carbono ( $CO_2$ ) u otros.

Sin embargo, la capa de ozono ( $O_3$ ) se formó probablemente mucho más tarde como consecuencia de que el oxígeno molecular ( $O_2$ ) que se encontraba a mayor altura, fue afectado por la acción de la radiación ultravioleta produciéndose moléculas triatómicas.

La acumulación de ozono en la atmósfera, podría constituir un tercer paso en una cadena de factores que incidirían en el rumbo de la evolución orgánica en la Tierra, ya que esta capa gaseosa, pudiera haber actuado, tal como lo hace hoy en día, como eficiente filtro de la radiación ultravioleta, dañina para el ADN de los organismos vivos.

Hace unos  $\pm$  570 millones de años, el contenido en oxígeno molecular (O<sub>2</sub>) de la atmósfera y los océanos habría aumentado lo suficiente como para permitir la aparición y existencia de la vida marina y la evolución de animales terrestres capaces de respirar aire.

La aparición de organismos aerobios, tanto marinos como terrestres, aumentó el consumo de oxígeno y disminuyó consecuentemente el consumo neto de CO<sub>2</sub>, lográndose con esto un equilibrio posterior en la composición gaseosa de la atmósfera, llegando a conformarse la atmósfera tal como la conocemos hoy.

Este singular y delicado equilibrio gaseoso, entre lo que se emite y lo que se consume, se hace claramente evidente en el ciclo natural del CO<sub>2</sub>, cuyo nivel fluctúa con el crecimiento estacionario de las plantas.

### CONCLUSIÓN

Con la ayuda que proporciona el registro fósil, a través de evidencia directa o indirecta, es posible rastrear los primeros pasos que dio la vida en nuestro planeta, deducir de manera confiable los cambios que se han ido produciendo en la Tierra a través de los eones y que llevaron finalmente al surgimiento del oxígeno molecular (O<sub>2</sub>) en la atmósfera terrestre y el desarrollo de los primeros eucariontes, dando origen posteriormente a los diversos organismos que hoy hacen parte de los dominios Archaea, Bacteria y Eukaria, la vida tal como la conocemos.

### BIBLIOGRAFÍA Y REFERENCIAS

Aguilera, M., Voltas, J., Ferrio, J.P., Serrano, L. (2010) Evolución estacional de  $\delta^{13}C$  en hojas y madera de dos quercíneas mediterráneas concurrentes (*Quercus ilex* subsp. *ballota* L. y *Quercus faginea* Lam.): dinámica de la eficiencia en uso del agua. *Ecosistemas* 19 (3): 6-13. Septiembre 2010.

Beraldi, H. (2010). Estromatolitos. *Instituto de Geología (UNAM)*. Consultado el 15 de diciembre de 2010.

Cavalier-Smith, T., Brasier, M. y Embley, M. (2006), Introduction: how and when did microbes change the world? *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 361(1470): 845–850, doi:10.1098/rstb.2006.1847.

De Robertis, E.D.P. (2005) Biología celular y molecular. p. 5, *Décimoquinta edición*. Editorial El Ateneo.

Holland, H.D. (2006), The oxygenation of the atmosphere and oceans. *Philosophical Transactions of The Royal Society B*, Vol. 361, No. 1470, pp. 903-915, DOI 10.1098/rstb.2006.1838.

Margulis, L. (1967) "On origin of mitosing cells", *Journal of theoretical biology*, 14 (3): 225.

Margulis, L. (1975) *Origins of Eukaryotic Cells*. Yale University Press, New Haven.

Margulis, L. (1981). *Symbiosis in Cell evolution*. Freeman, New York. L.

# Resucitar a un dinosaurio

El Pollosaurio ya había sido propuesto hace una década por científicos chilenos  
**Famoso científico promete dinosaurio de carne y hueso de aquí a cinco años**

Fuente: Diario Las Últimas Noticias (10-11-2012)

En distintos medios de comunicación en el mundo, se ha dado a conocer el trabajo que un equipo norteamericano de investigadores está realizando para "resucitar a un dinosaurio", tarea científica que desde hace años se viene desarrollando bajo la dirección del paleontólogo John Horner, quien junto a un grupo de investigadores, mediante ingeniería genética, procura inducir una "marcha atrás" en el tiempo en el embrión de un pollo procurando que, a partir del embrión de un pollo se pueda "extraer el dinosaurio que el ave lleva dentro". El resultado obtenido, según las expectativas científicas, sería un animal completamente nuevo, un "pollo-saurio" o pollo con características de dinosaurio, una entidad genéticamente alterada con características morfológicas propias de un dinosaurio. Lo anterior, teniendo en cuenta que las aves son dinosaurios altamente derivados, como ha podido establecer de manera fehaciente la paleontología en trabajos de investigación acumulados en los últimos 50 años y fundamentalmente a partir de las últimas dos décadas, aunque la relación de las aves con los dinosaurios había sido propuesta inicialmente por científicos visionarios como Gegenbaur (1863) y Huxley (1868).

El término coloquial "pollo-saurio" había sido acuñado anticipadamente en el año 2000 por dos científicos chilenos el Dr. David Rubilar y el Dr. Alexander Vargas, el primero de los cuales para ese año 2000 estaba realizando su tesis de pregrado con base en la visionaria idea que, desde el punto de vista embriológico, se puede inhibir y estimular ciertos rasgos anatómicos de un ave, inhibiendo básicamente sus características derivadas que le hacen ser un ave moderna y estimulando en cambio el desarrollo de características muy primitivas o plesiomórficas del ave retenidas en su ontogenia, a saber sus primitivas características de dinosaurio, producto de la inequívoca relación filogenética de las aves con dinosaurios como los velociraptores, deinonychus y troodontes, por ejemplo. Rubilar y Vargas, ya en el año 2003, fueron objeto de un reportaje en un programa de televisión (Contacto, Canal 13) que dio a conocer las primeras investigaciones tendientes a lograr la intervención del desarrollo embrionario de un ave, con miras a obtener un espécimen con características dinosaurianas, especialmente en el desarrollo de la extremidad anterior. En este sentido, la propuesta básicamente era: "las aves tienen la capacidad de desarrollar una morfología dinosauriana y de hecho la tienen que desarrollar cuando es embrión para después modificarla y transformarse en un ave."

# Los primates y el hombre fósil

Roberto Díaz Aros  
Centro de Estudios Paleontológicos de Chile.  
E-mail: cepchile@gmail.com

CHILE, Santiago, 11 de junio 2011.

La Paleontología Humana o la búsqueda sistemática de nuestros antepasados y de los primeros homínidos (representantes del género humano y parientes cercanos de entre los primates), se ha constituido en la actualidad en una de las investigaciones científicas más apasionante y llena de interrogantes.

Nace así, una rama de la Paleontología, la "paleoantropología", que se dedica fundamentalmente al estudio paleontológico de la evolución humana teniendo como antecedentes de dicha evolución aquellos que nos hablan de la aparición de los primeros homínidos en el registro de fósiles.

La paleoantropología y los antecedentes que aporta, busca explicar el proceso de evolución biológica del hombre y los sucesivos cambios que se produjeron a través del tiempo hasta llevar al ser humano a su estado actual, rastreando sus orígenes y dejando ver que el hombre es fruto y resultado de los mismos procesos evolutivos que han dado origen a todas las demás especies de nuestro planeta.

Si bien las pruebas fósiles de la evolución humana se acumulan cada día, aún estas pruebas paleontológicas distan de ser

completas, no obstante resultan suficientes para elaborar un bosquejo en líneas generales del camino evolutivo seguido por nuestros precursores y que conducen hasta el hombre de hoy.

Para la Paleontología, así como para la Biología en general, el punto de inicio de la historia humana comenzó con la aparición de los Primates (Linnaeus, 1758), hace unos 65 millones de años.

## RASGOS DIAGNÓSTICOS DE LOS PRIMATES

Los Primates constituyen un orden dentro de los mamíferos que posee características propias y que lo distingue de todo otro linaje dentro de esta clase.

Algunos de estos rasgos distintivos son:

- Visión binocular
- Orbita ocular rodeada de hueso
- Mano con cinco dígitos y pulgar oponible
- Dedos con uñas en lugar de garras
- Presencia de clavícula y articulación del hombro bien desarrollada, etc.

## SISTEMÁTICA DE LOS PRIMATES

El orden de los Primates al cual pertenece el hombre y parientes cercanos, se divide en dos subórdenes: los estrepisirrininos (Strepsirrhini, Geoffroy 1812) y los haplorrininos (Haplorrhini, Pocock, 1918). Los primeros tienen rinario, es decir, orificios nasales rodeados de una superficie húmeda y desnuda y el labio superior dividido o fusionado a las encías, mientras que los haplorrininos, poseen la nariz cubierta de piel seca y el labio móvil, sin fusionar a las encías.

Los estrepisirrininos junto con los tarsios (hoy considerados haplorrininos) en el pasado eran llamados "prosimios", mientras que los haplorrininos, eran también llamados "simios".

El ser humano se clasifica dentro de los haplorrininos. Este suborden comprende a dos infraórdenes, los Tarsiiformes y los Simiiformes. En este último se comprende a los parvórdenes Platyrrhini (Geoffroy, 1812) (simios de Sudamérica o Nuevo Mundo) y Catarrhini (Geoffroy, 1812) (simios de África o Viejo Mundo).

El significado de estos términos, platirrininos y catarrininos, dice relación con la disposición de las fosas nasales, que en los primeros están separadas por una división relativamente ancha, mientras que en los últimos por una división más estrecha.

Aún, dentro de los catarrininos, se incluyen actualmente dos superfamilias: Cercopithecoidea (Gray, 1821) que incluye a los babuinos y mandriles y

Hominoidea (Huxley, 1872) que comprende a gibones, orangutanes, chimpancés y el hombre.

La Superfamilia Hominoidea incluye a la Familia Hominidae (Gray, 1825), en la que se clasifica al hombre y algunos parientes cercanos dentro de los primates fósiles que la ciencia conoce (algunos homínidos basales, australopitecos y fósiles del género *Homo*).

## EL APORTE DE LOS FÓSILES A LA COMPRENSIÓN DE LA EVOLUCIÓN HUMANA

El ser humano, considerando los rasgos anatómicos que lo caracterizan, a todas luces debe ser clasificado dentro del orden de los Primates. Una línea de características compartidas con este orden de mamíferos une al hombre con los grandes simios, debiendo en consecuencia poseer un ancestro común con aquellos primates que le son más cercanos y debiendo además, a partir de este ancestro común, haber experimentado una línea de divergencia o diferenciación anatómica con los simios más afines como el orangután, gorila y chimpancé por ejemplo.

Siendo así, los primeros ejemplares fósiles dentro de esta línea de divergencia o diferenciación anatómica con los grandes simios, proceso denominado hominización, debieran comenzar a aparecer en el registro fósil a partir de unos 7 o 5 millones de años atrás, fecha aproximada en que el hombre comparte el más cercano

ancestro común con el gorila y el chimpancé respectivamente.

Efectivamente, en el rango de los 7 millones de años de antigüedad, (Mioceno) la Paleontología ha clasificado al fósil denominado *Sahelanthropus tchadensis* – Toumai – (Brunet *et al.*, 2002). Un primate que si bien es muy parecido a un chimpancé, en algunos aspectos anatómicos deja ver una tendencia hacia la hominización.

Hacia fines del Mioceno, aparece en el registro fósil *Orrorin tugenensis* (Senut y Pickford, 2001) homínido que si bien en muchos aspectos es también parecido a un chimpancé, presenta algunos rasgos interesantes respecto a la longitud y forma del húmero y del fémur, así como la disposición de la articulación de este último con la pelvis, dejando ver que estos homínidos ya estaban en camino evolutivo hacia la bipedestación.

Ya en el Plioceno y con una data de antigüedad de unos 4,5 millones de años, se ha informado el hallazgo de *Ardipithecus ramidus* (White *et al.*, 1994), el cual si bien ha sido ubicado en una línea evolutiva dentro de los homínidos con tendencia a la bipedestación, está siendo exhaustivamente revisado a fin de asignarle su verdadera posición taxonómica dentro de los primates, y específicamente con relación a su correcta relación filogenética dentro de los homínidos. (1)

Otro hallazgo fósil que ha aportado a la búsqueda de la ancestría humana es el que corresponde a *Australopithecus*

*anamensis* (Leakey *et al.*, 1995), un homínido de unos 4,2 millones de años y que, según se desprende de un fragmento superior de tibia, podía caminar erguido. Esto permite afirmar que estamos en presencia del primer homínido que podía caminar en dos pies y con la columna vertebral más o menos recta y vertical. A partir de esta fecha, y en una media de tiempo asignada como de 3,7 a 2,9 millones de años atrás, se han encontrado restos fósiles de otros homínidos, como los de *Australopithecus afarensis* (Johanson, White y Coppens, 1978), un primate de 1,50 metro de altura y que caminaba perfectamente erguido. No obstante, en cuanto a la estructura anatómica y capacidad del cráneo, el *A. afarensis*, se encontraba mucho más cercano al chimpancé, razón por la cual no es clasificado dentro del género *Homo* (Linnaeus, 1758) que incluye al ser humano y sus parientes más afines.

Dentro de esta misma especie de homínido, resulta interesante el hallazgo de un individuo infantil femenino de 3,3 millones de años, que constituye un ejemplar muy completo con gran parte del cráneo y poscráneo que incluye ambas escápulas, casi todas las vértebras, restos de los tobillos y piernas, parte del brazo derecho y varias costillas.

La edad del individuo (3 años aproximadamente), se estimó en base a comparaciones con rangos de desarrollo en chimpancés y fue encontrado en el año 2000 en Rift Valley al Sur del río Awash, en Etiopía. (2)

Más o menos en esta misma media de tiempo, se encuentra *Australopithecus africanus* (Dart, 1925), un homínido fósil de Sudáfrica descubierto en 1924 y que es también conocido como “el niño de Taung”.

*A. africanus* evidenciaba una marcha bípeda, aunque se cree que aún manifestaba costumbres arborícolas.

Podría eventualmente haber alcanzado un peso variable de entre 33 y 67 kg, con una estatura aproximada de 1,50 m. Su capacidad craneana oscilaba entre los 480 cm<sup>3</sup> a 520 cm<sup>3</sup>. En muchos aspectos anatómicos *A. africanus* resulta ser semejante al *A. afarensis*, aunque presenta un menor prognatismo, acompañado de una disminución de tamaño en las piezas dentales y que no se diferencian mucho de las del ser humano.

Se cree que una rama de los australopitecos derivó en la aparición del hombre, aunque no todos los investigadores están de acuerdo con esta interpretación del registro fósil, mientras que una rama de australopitecos se habría separado para dar origen al género *Paranthropus*. Los representantes del género *Paranthropus* también llamados “australopitecos robustos”, constituyen un linaje mucho más simiesco que *A. afarensis* y *A. africanus* y que a diferencia de éstas especies, evidenciaban una cresta sagital prominente en el cráneo y mandíbulas robustas que alojaban poderosos músculos masticatorios, evidencia de una especialización en la ingesta de raíces y semillas, aunque estudios posteriores han agregado que también pudiera

haberse alimentado de carne de animales. (Sponheimer *et al.*, 2006) (3)

En esta línea de divergencia ubicamos a *Paranthropus (Australopithecus) robustus* (Broom, 1938), *Paranthropus (Australopithecus) boisei* (Leakey, 1959) y *Paranthropus (Australopithecus) aethiopicus* (Arambourg y Coppens, 1968), homínidos que no están en la línea evolutiva del ser humano y que vivieron entre los 2,6 a 1 millón de años.

El primer representante del género *Homo*, ha sido ubicado en una media de tiempo de 2,5 hasta 1,4 millones de años.

Este primer representante del hombre es conocido como *Homo habilis* (Leakey *et al.*, 1964), nombre que hace referencia a su eventual capacidad de confeccionar instrumentos líticos.

A este primer representante del género humano, le sigue *Homo erectus* (Dubois, 1892), datado en una media de tiempo de 1,8 millones de años y que habitó en Asia oriental (China, Indonesia) y que presenta rasgos afines con otro homínido encontrado en Africa conocido como *Homo ergaster* (Grooves y Mazak, 1975), con una capacidad craneana de 800 a 1200 cm<sup>3</sup>.

En Europa también se registran aportaciones al registro fósil de la evolución humana informándose el *Homo antecessor* (Bermúdez de Castro, Arzuga *et al.*, 1997), un homínido de aproximadamente 800.000 a 1.000.000 de años y que vivió en España. Eran individuos de estatura y rasgos muy similares a los del hombre moderno,

aunque con una capacidad craneana menor que la del hombre actual.

Igualmente en Europa, aunque esta vez en Alemania, se registra el *Homo heidelbergensis* (Schoetensack, 1908), una especie de homínido que surgió hace unos 500.000 años atrás y que perduró hasta hace unos 250.000 años. Eran individuos muy fuertes, con grandes cráneos y mandíbulas prominentes, evidenciando además grandes fosas nasales.

Ya durante el Pleistoceno Medio y hacia el Pleistoceno Superior aparece también en Europa el *Homo neanderthalensis* (King, 1864), que habitó desde unos 300 mil años atrás y cuyo biocrón se extiende hasta unos 28.000 años atrás, creyéndose que al menos durante la última parte de su existencia alcanzó a cohabitar con representantes del hombre moderno.

Los neandertales, eran individuos de esqueleto robusto, pelvis ancha y brazos cortos y fuertes. Contaban con una capacidad craneana que podía llegar a los 1.500 cm<sup>3</sup>, sin mentón y con arcos superciliares prominentes. Las evidencias indican que estos representantes del género humano vivían en comunidades de alrededor de 30 individuos, especializándose en la cacería de animales y evidenciando cuidado de sus viejos y enfermos.

Hacia fines del Pleistoceno se registra la presencia de *Homo floresiensis* (Brown et al., 2004), un homínido de baja estatura que vivió en Indonesia, específicamente en la Isla de Flores. Esta especie resulta

extraordinaria por su pequeño tamaño, aproximadamente un metro de estatura. Poseía una capacidad craneana de a lo menos 380 cm<sup>3</sup>. Sin embargo, la relación tamaño del cerebro y peso corporal deja ver que probablemente esta especie poseía una inteligencia promedio muy semejante a la de un *H. erectus*, su probable antepasado y que poseía una capacidad craneana de 980 cm<sup>3</sup> aproximadamente. (4)

El registro de fósiles indica fehacientemente, que hacia fines del Pleistoceno convivieron a lo menos tres especies del género *Homo*, los neandertales, el hombre de Flores y el hombre moderno, signado como *Homo sapiens* (Linnaeus, 1758), reconocido a partir del hallazgo de fósiles de hace unos 200 mil años de antigüedad y que se destaca por el desarrollo de técnicas de recolección y caza, junto con el desarrollo de la agricultura, el manejo de la piedra y posteriormente de los metales, llegando a alcanzar un amplio desarrollo tecnológico y cultural.

Todos estos hallazgos fósiles antes reseñados, permiten establecer a partir de la aparición de los primeros primates hacia fines del período Cretácico y siguiendo una línea de descendencia con base en probadas relaciones filogenéticas, el camino evolutivo que ha recorrido este orden hasta llegar al hombre actual, camino que involucra el proceso de hominización o adquisición de características anatómicas específicas que llevaron a una familia de este orden a dar origen, dentro de ellos, a la aparición de la especie humana.

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Dr. René Bobe, Profesor de Antropología Universidad de Georgia (USA) por colaborar en la revisión y corrección de este artículo. También agradezco al Sr. Sergio Hillebrandt por su gentileza al facilitar la imagen que complementa este trabajo.

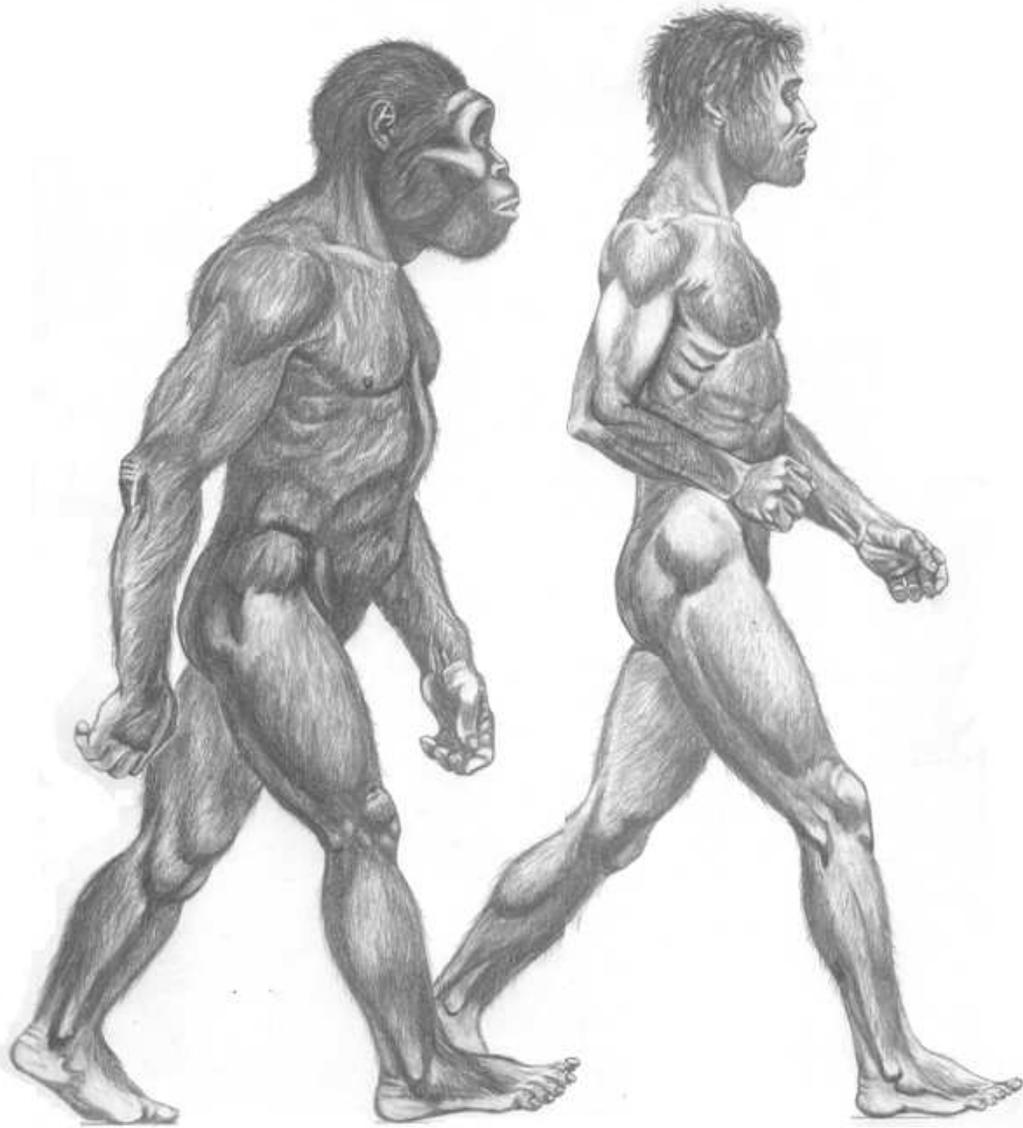
## REFERENCIAS

(1) White, T. D., Gen Suwa & Berhane Asfaw, 1994: "*Australopithecus ramidus, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia*". *Nature*, 371: 306-312.

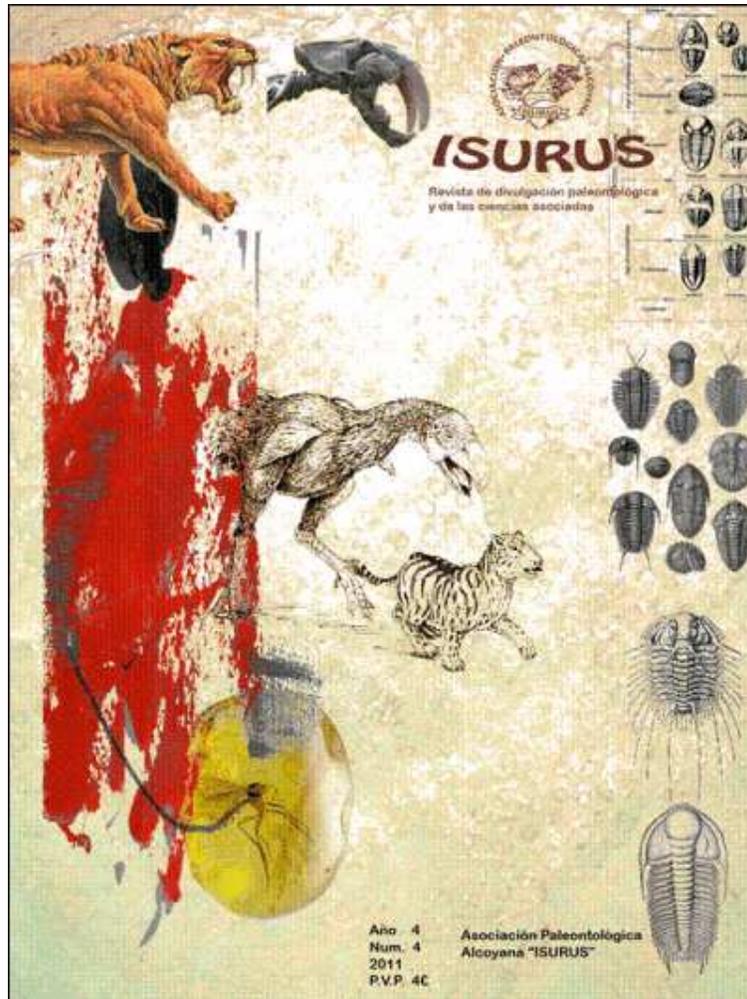
(2) Alemseged Z., Spoor F., H. Kimbel W., Bobe R., Geraads D., Reed D. & G. Wynn. J., 2006. "*A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia*". *Nature* 443:296-301.

(3) Sponheimer M. *et al.*, 2006. "*Isotopic Evidence for Dietary Variability in the Early Hominin Paranthropus robustus*". *Science* 10 November 2006: 980-982.

(4) Brown, P., *et al*, 2004. "*A new smallbodied hominin from the Late Pleistocene of Flores, Indonesia*." *Nature* 431: 1055- 1061



*Paranthropus (Australopithecus) robustus* (Broom, 1938) y *Homo sapiens* (Linnaeus, 1758), reconstrucción comparativa. (Copyright © Sergio Hillebrandt)



**LAS AVES DEL TERROR (RALLIFORMES: PHORUSRHACIDAE) (DÍAZ, R. 2011)**

Revista Isurus N° 4, 2011, pp. 38-45. Sociedad Paleontológica Alcoyana Isurus, España.

El artículo "Las aves del terror (Ralliformes: Phorusrhacidae)" es una puesta al día del conocimiento sobre estas fascinantes aves que habitaron preferentemente en Sudamérica desde el Paleoceno y hasta el Pleistoceno y que últimamente han sido también reportadas para Africa (Mourer - Chauviré et al., 2011).

Las aves del terror, también llamadas forusrácidas, comprenden un grupo de aves generalmente de gran tamaño y que originalmente han sido descritas dentro del orden Gruiformes, aunque investigadores especializados se han inclinado por incluirlas en un orden más específico, el orden Ralliformes (Alvarenga & Hoffling, 2003).

# Tras las huellas de las aves del terror

Roberto Díaz Aros  
Centro de Estudios Paleontológicos de Chile  
E-mail: cepchile@gmail.com

CHILE, Santiago, abril de 2012.

**RESUMEN:** Tras la extinción de los dinosaurios hace unos 65 millones de años atrás y en un ambiente propicio prosperó especialmente en América del Sur un grupo de aves que por sus características depredadoras y por el notable tamaño alcanzado por algunos ejemplares llegó a ser conocido como las “aves del terror”.

Las aves del terror, también llamadas forosrácidas o fororracoideas, comprenden un grupo de aves extintas algunas de gran tamaño y que de manera muy amplia han sido descritas dentro del orden Gruiformes, aunque investigadores posteriores se han inclinado por incluirlas en un orden más específico, el orden Ralliformes (Alvarenga & Hoffling, 2003).

Como parte del orden Ralliformes las aves del terror están clasificadas dentro de la Familia Phorusrhacidae (Ameghino, 1889), un grupo extinto que habitó preferentemente en América del Sur a partir del Paleoceno.

Durante mucho tiempo se pensó que este grupo de aves era endémico del Sur de América, no obstante reportes informan de la presencia de estas aves también en Norteamérica (Brodcorp, 1963), la Antártica (Case *et al.*, 1987) y últimamente también en África (Mourer - Chauviré *et al.*, 2011), donde un ejemplar fue registrado para el Eoceno de Argelia.

Debido a sus características depredadoras y al tamaño notable alcanzado por algunos miembros del grupo, las aves del terror se posicionaron rápidamente en la cúspide de la cadena alimenticia, reemplazando en parte a los dinosaurios en su función biológica como depredadores.

Las aves forosrácidas dominaron América del Sur durante gran parte de la Era Cenozoica, registrándose el ejemplar más antiguo en el Paleoceno Superior, hace unos 55 millones de años, hallazgo que corresponde a una especie de tamaño mediano *Paleopsilopterus itaboraiensis* (Alvarenga, 1985) del Sudeste de Brasil, Río de Janeiro.

La mayor diversidad de aves forosrácidas se evidencia durante el período Plioceno ( $\pm 5 - 2,5$  millones de años), dejándose ver una declinación del grupo a partir de la mitad de este período en que sólo se registran dos

especies, *Mesembriornis milneedwardsi* Moreno 1889 para el Plioceno Medio y *Titanis walleri* Brodkorb, 1963 para el Plioceno Superior – Pleistoceno Inferior, correspondiendo este último, junto a otro hallazgo realizado en San José (Uruguay) y también datado para el Plioceno – Pleistoceno Inferior de Sudamérica a los registros más recientes para el grupo. (Tambussi *et al.*, 1999). Aún, un nuevo registro de ave forosrácida ha sido informado para el Pleistoceno de Uruguay y que podría constituir el registro más tardío para un ave de la familia Phorusrhacidae. (Alvarenga *et. al.*, 2010)

Durante la mayor parte de la Era Cenozoica, desde el Paleoceno y hasta fines del Plioceno, las aves del terror habitaron preferentemente en Sudamérica hasta hace  $\pm 3$  millones de años, tiempo en que emergió un puente terrestre (istmo de Panamá) entre ambos bloques continentales que permitió a estas aves emigrar al Norte, documentándose su presencia en Estados Unidos hacia fines del Plioceno como resultado, según se piensa, del Gran Intercambio Biótico Americano.

#### **DISPERSIÓN GEOGRÁFICA DE LAS AVES DEL TERROR**

Las aves del terror se desarrollaron preferentemente en América del Sur, donde se ha rastreado su presencia desde el Paleoceno y hasta el Pleistoceno. La mayoría de restos informados corresponden a hallazgos fósiles realizados en Argentina, sin embargo, fuera de Argentina, las

forosrácidas han sido informadas en Uruguay (Kraglievich, 1932; Tambussi *et al.*, 1999), Brasil (Alvarenga, 1982 and 1985), la Antártica (Case *et al.*, 1987), y en Norteamérica (Brodkorb, 1963).

Aunque algunos investigadores han informado la presencia de aves forosrácidas en Europa (Mourer-Chauviré, 1981; Peters, 1987), estos reportes han sido desestimados por la mayoría de los especialistas no reconociéndose la presencia de aves del terror en Europa.

En efecto, el reporte para el Eoceno de Europa de al menos dos ejemplares clasificados forosrácidas llevó a pensar en algún momento que este grupo se había originado en Europa desde donde se había dispersado hacia Sudamérica probablemente a través de África (Peters & Storch 1993). Sin embargo, análisis posteriores han evidenciado que ambas especies informadas para Europa, se diferencian significativamente de las aves forosrácidas sudamericanas (Mayr 2005a).

Por otra parte, el hallazgo de un ave forosrácida en el Eoceno de la Antártica (Caso *et al.*, 1987) evidencia que Sudamérica y la Antártica estaban unidas antes de que se separaran en el Oligoceno, permitiendo establecer que ambos sectores continentales compartían en mucho una amplia diversidad floral y faunística antes de su separación como resultado de la deriva continental que considera el desplazamiento de las masas continentales unas respecto de otras.

Últimamente, un hallazgo fue informado para el Eoceno de África

(Mourer - Chauviré *et al.*, 2011) lo cual deja ver que el desarrollo evolutivo de las aves del terror y su dispersión geográfica general no está aún aclarada completamente, en parte porque el registro fósil del grupo aún necesita ser ampliado y a la fecha no permite establecer una línea definida de la evolución de estas aves. No obstante, se continúa investigando a fin de conocer más detalladamente las relaciones filogenéticas del grupo y los detalles de su dispersión geográfica en un contexto general.

### PALEOBIOLOGÍA DE LAS AVES DEL TERROR

Las “aves del terror”, aunque descendientes de aves voladoras habían perdido su capacidad de vuelo y en cambio dotadas de poderosas extremidades posteriores habían desarrollado una gran capacidad como organismos cursoriales.

Se ha propuesto que las aves forosrácidas podían alcanzar importantes velocidades y que pudieron haber sido veloces cazadoras, señalándose en algunos casos una velocidad de hasta 97 kilómetros por hora (Blanco *et. al.*, 2005), aunque en general se proponen rangos de velocidad menores y más cercanos a los que actualmente alcanzan aves corredoras como el avestruz por ejemplo, con una velocidad de aproximadamente 60 kilómetros por hora.

Si bien se cree que los ejemplares de mayor tamaño dentro de las aves

forosrácidas eran menos ágiles conforme aumentaban de tamaño y corpulencia, análisis exhaustivos de sus restos fósiles sugieren que en verdad podían llegar a ser muy grandes y rápidas, aunque comparativamente es presumible que los ejemplares de mayor tamaño fueran menos veloces que los de menor tamaño.

De manera general las aves del terror podían llegar a alcanzar gran tamaño, registrándose en *Titanis walleri*, cuyos restos se han encontrado en Florida y en un sitio de la costa de Texas, Estados Unidos, uno de los ejemplares más grandes. Sin embargo, el ave forosrácida de mayor tamaño, con 3,10 m. de altura corresponde a *Kelenken guillermoi* (Bertelli *et al.*, 2007) un ave forosrácida del Mioceno Medio de Argentina.



*Kelenken guillermoi* (Bertelli *et al.*, 2007). El ave forosrácida de mayor tamaño informada hasta la fecha, con una altura que superaba los 3 metros de altura. Copyright © Jorge Aragón Palacios.

La forosrácidas, como aves depredadoras, poseían un pico robusto, córneo y aguzado, que usaban como arma letal y que junto al gran tamaño evidenciado en varios géneros de esta

familia de aves carnívoras, les permitieron posicionarse rápidamente entre los mayores depredadores de su época y ocuparon, por tanto, el nivel más alto de la cadena trófica.

Un caso notable es el de *Kelenken*, cuyo cráneo alcanza los 71,6 cm. de longitud y que en tamaño puede ser comparable con el cráneo de un caballo adulto.



*Kelenken guillermoi* (Bertelli *et al.*, 2007) poseía un arma mortífera en su poderoso pico de 71,6 cm. de largo. Copyright © Jorge Aragón Palacios.

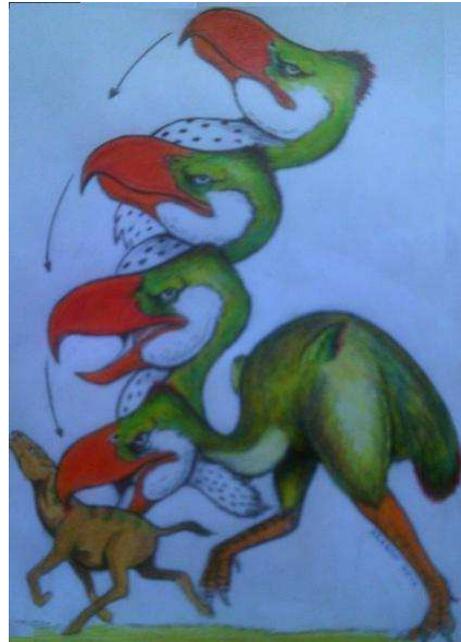
La mortífera capacidad del pico córneo de las aves del terror, ha llevado a los investigadores a realizar un estudio biomecánico y análisis funcional de este elemento mortífero como parte de su estrategia de matanza. (Degrange *et al.*, 2010)

Si bien el estudio se basó en la especie *Andalgalornis steulleti* (Kraglievich, 1931), un ave forosrácida que habitó en Catamarca, Argentina, hace  $\pm 7$  millones de años, los resultados obtenidos pueden ser extrapolados a otros ejemplares dentro de la familia Phorusrhacidae, ya que al igual que el resto de las aves forosrácidas, su cráneo es desproporcionadamente grande y con un angosto y poderoso

pico dotado de un gancho terminal semejante al de las aves rapaces.

La biomecánica del cráneo de *Andalgalornis*, brinda nuevos antecedentes y una nueva perspectiva respecto al estilo depredador de las aves del terror, considerando que si bien el cráneo de las forosrácidas era bastante robusto, se cree que era débil lateralmente razón por la cual el pico de estas aves estaba en riesgo de una fractura en caso de verse sometido a grandes presiones mecánicas.

Los análisis indican que este tipo de aves debían emplear una estrategia de embestida y retroceso con golpes del pico bien dirigidos tal y como se pudiera usar un hacha o una picota, para que una vez muerta la presa, ésta pudiera ser reducida a trozos y así poder ser devorada con mayor facilidad.



*Kelenken guillermoi* y la estrategia de caza en la función y uso del pico córneo que evidenciaban las aves del terror. Copyright © Jorge Aragón Palacios.

El trabajo presentado por estos investigadores, también deja ver que la Paleontología hoy en día ya no consiste como siempre se ha creído, en la simple recolección y descripción de huesos, con la necesidad de alcanzar algún consenso taxonómico, sino que mucho más ampliamente hoy en día la Paleontología considera una serie de elementos y herramientas muy sofisticados y complejos, en algunos casos herramientas de la ingeniería por ejemplo, que permiten obtener información importante sobre la estructura, anatomía y biología de estas interesantes aves extintas.

Otro detalle interesante sobre la biología de estas aves del terror dice relación con el hallazgo de egagrópilas, estructuras formadas por restos de alimento no digeridos que algunas aves regurgitan (hoy en día es muy común en búhos, lechuzas y buitres por ejemplo) y que normalmente dejan ver restos de hueso y pelo que son de difícil digestión. Estos elementos fósiles son muy útiles para conocer aspectos relacionados con el tipo de alimentación que estas aves poseían. (Nasif *et al*, 2009)

En hecho, la estructura de las egagrópilas es característica de algunas aves, como es el caso de las lechuzas que evidencian egagrópilas redondeadas y oscuras. En el caso de las egagrópilas descritas para un ave forosrácida, éstas corresponden a estructuras ovoideas de matriz arenosa y fuertemente cementada, evidenciando una asociación de huesos y dientes fósiles de pequeños vertebrados, deduciéndose que fueron producidas por aves de talla pequeña (Phorusrhacidae, Psilopterinae) que

habitaron el área de hallazgo, Provincia de Catamarca, en el Norte Grande de Argentina.

Con relación al hallazgo de egagrópilas informado para aves forosrácidas, es posible inferir que en general estas aves eran formadoras de este tipo de desechos como resultado del proceso digestivo, tal y como hacen las rapaces modernas, permitiendo además, según se desprende del análisis del contenido de las mismas, inferir que las aves forosrácidas, eran controladores biológicos de pequeños mamíferos de la zona, especialmente las pertenecientes a la subfamilia Psilopterinae. (Dolgopol de Saez (1927), Alvarenga & Hofling (2003) y Bertelli *et al.*, (2007)



*Probable aspecto de una egagrópila de Kelenken guillermoi destacando la forma ovoidea y altamente cementada que se descubrió para este tipo de aves. Copyright © Jorge Aragón Palacios.*

El hallazgo de egagrópilas constituye un elemento importante para el estudio

de las aves que las generan así como un antecedente que permite definir radios de caza y zonas de habitación ya que actualmente es frecuente encontrar egagrópilas de aves en las zonas en que éstas anidan.



*Kelenken guillermoi* alimentando a sus polluelos. Copyright © Jorge Aragón Palacios.

### **LA COMPLEJA SISTEMÁTICA DE LAS AVES DEL TERROR**

La ubicación sistemática de las aves del terror no ha estado libre de problemas y ha sido causa de amplio debate entre los investigadores.

Los primeros esfuerzos por lograr una comprensión y sistemática de estas aves corresponden a Ameghino (1887) y Moreno y Mercerat (1891), pensándose inicialmente que debido a los hábitos carnívoros de estas aves, debían evidenciar una filogenia cercana con

halcones, gavilanes o águilas, sin embargo, fue Charles W. Andrews (1899), quien por primera vez propuso que las aves forosrácidas en verdad evidenciaban estar más relacionadas con las aves de la Familia Cariamidae. (Bonaparte, 1853).

Más tarde Dolgopol de Saez (1927) basado en algunos especímenes fósiles del Mioceno Medio de Santa Cruz (Argentina) definió dos órdenes para este grupo de aves: Stereornithes y Brontornithes.

Otra propuesta fue realizada por Patterson y Kraglievich (1960), quienes basados en un estudio sobre formas del Plioceno y con base en un amplio debate sobre la sinonimia, diversidad y clasificación de estas aves, las clasificaron dentro del Orden Gruiformes (Bonaparte, 1854), Suborden Cariamae. (Fürbringer, 1888)

No obstante, según esta clasificación se divide Cariamae en dos superfamilias, Cariamoidea (Stejneger, 1887) y Phororhacoidea (Patterson, 1941), dividiendo esta última en las Familias Psilopteridae y Phororhacidae.

Brodkorb (1967) incorpora algunas variantes para la clasificación de las aves forosrácidas y en su propuesta ignora las distinciones propuestas por Patterson y Kraglievich (1960) entre Cariamoidea y Phororhacoidea.

Alvarenga y Hofling (2003) aportan una nueva clasificación sistemática para las aves del terror asignándolas al Orden Ralliformes, Suborden Cariamae y dentro de la Familia Phorusrhacidae (Ameghino 1889), reconociendo dentro

de Phorusrhacidae cinco subfamilias: Brontornithinae (Moreno y Mercerat, 1891); Phorusrhacinae (Ameghino, 1889); Patagornithinae (Mercerat, 1897); Psilopterinae (Dolgopol de Sáez, 1927) y Mesembriornithinae (Kraglievich, 1932). Esta nueva clasificación reconoce 5 subfamilias, 13 géneros y 17 especies.

Entre los aportes más recientes se puede referir los trabajos de Agnolin (2006 y 2007) que reconsidera la posición sistemática de algunas especies dentro de Phorusrhacidae y propone excluir al género *Brontornis* (Moreno & Mercerat, 1891), asignando este género en relación filogenética mucho más estrecha con Galloanserae un clado de aves neognatas compuesto por Galliformes y Anseriformes, clado al que pertenecen los gallos y patos. Lo anterior, conlleva la necesidad de modificar el nombre de la Subfamilia Brontornithinae, cuyo genotipo es *Brontornis* y que comprende además a *Physornis* (Ameghino, 1895) y *Paraphysornis* (Alvarenga, 1982), requiriéndose una redonimación que considere como genotipo a *Physornis*, un género monotípico de Argentina.

### ÚLTIMOS HALLAZGOS

El registro fósil de las aves del terror se ha ido incrementando con el transcurso del tiempo y dentro de los últimos informes reportados se puede destacar el hallazgo de un fémur en buen estado de conservación asignado al género *Lavocatavis* (Maurier – Chauviré *et al.*, 2011) que evidenciaría la presencia de aves forosrácidas en el Eoceno de África.

La presencia de un ave forosrácida en África no puede ser explicada mediante la vicarianza, que ocurre como resultado de la separación y el posterior aislamiento geográfico de un grupo de población original ya que este grupo de aves se registra por primera vez en el Paleoceno de América del Sur. No obstante, se proponen dos posibles explicaciones que darían cuenta de la presencia de un ave del terror en África, una de las cuales propone una temprana dispersión de estas aves hacia el antiguo continente en una época en que todavía estas aves eran capaces de mantener un vuelo limitado y transoceánico, la otra y que considera antecedentes paleogeográficos del Atlántico Sur, sugiere la existencia de islas de tamaño variable que habrían establecido una especie de puente terrestre discontinuo entre Sudamérica y África que habría ayudado a la dispersión transatlántica de las aves forosrácidas.

Igualmente, un registro de *Procarriama simplex* (Rovereto, 1914) (Phorusrhacidae, Psilopterinae) fue recientemente informado para la Formación Cerro Azul del Mioceno Superior, La Pampa, Argentina, el cual se suma a otros hallazgos de este género informados para el mismo período en otras partes de Argentina. (Rovereto 1914, Marshall & Patterson 1981, Vezzosi, 2012).

### LA EXTINCIÓN DE LAS AVES DEL TERROR

La extinción de las aves del terror, hace 1.8 millones de años aproximadamente, ha sido atribuida por algunos investigadores a la

competencia de estas grandes aves con los carnívoros placentarios, mejor adaptados a la cacería de presas, que invadieron Sudamérica procedentes del norte como resultado del Gran Intercambio Biótico Americano (Marshall, 1994).

Si bien las verdaderas causas que motivaron la extinción de las aves del terror aún son estudiadas, el registro fósil informa una decadencia del linaje ya a partir del Plioceno Medio dejando ver que la declinación del grupo es un evento que podría haber comenzado con anterioridad al arribo de los carnívoros placentarios procedentes de América del Norte, dejando ver que este evento sólo vino a consumar la extinción de las aves del terror que se había iniciado con anterioridad.



La competencia por las presas con los mamíferos carnívoros placentarios procedentes de Norteamérica habría incidido en la extinción de las aves del terror. Copyright © Jorge Aragón Palacios.

**AGRADECIMIENTO:** Agradezco al Sr. Jorge Aragón Palacios, por su gentileza al facilitar las imágenes que contribuyen a enriquecer este artículo.

## REFERENCIAS

AGNOLIN, F. L. (2006): *Posición sistemática de algunas aves fororracoideas (Gruiformes; Cariamae) Argentinas*. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 8:27–33.

AGNOLIN, F. L. (2007): *Brontornis Burmeisteri Moreno y Mercerat, 1891, un Anseriformes (Aves) gigante del Mioceno Medio de Patagonia, Argentina*. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales 9:15–25.

ALVARENGA, H.M.F. (1982): *Uma gigantesca ave fossil do Cenozoico Brasileiro: Physornis brasiliensis sp. n.* Anais da Academia Brasileira de Ciências, 54(4): 697-812.

ALVARENGA, H.M.F. (1985): Un novo Psilopteridae (Aves: Gruiformes) dos sedimentos Terciarios de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil. Séptimo Congresso Brasileiro de Paleontología, serie Geología 27, Paleontología-Estratigrafía 2:17-20.

ALVARENGA, H.M.F., & E. HOFLING. (2003): *Systematic revision of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes)*. Papéis Avulsos de Zoologia 43:55–91.

ALVARENGA, H.M.F., JONES W. & RINDERKNECHT, A. (2010): *The youngest record of phorusrhacid birds (Aves, Phorusrhacidae) from the late Pleistocene of Uruguay*. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 256/2, 229– 234 Article

Stuttgart, published online April 2010

ANDREWS, C. (1899): *On the extinct bird of Patagonia*. Transactions of the Zoological Society of London, 15:55-86.

AMEGHINO, F. (1887): Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos Eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo de La Plata. Boletín del Museo de La Plata, 1:1-26.

AMEGHINO, F. (1889): *Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina*. Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba. 6:1-1028.

ANDREWS, C.W. (1899): *On the extinct birds of Patagonia*. Transactions of the Zoological Society of London, 15(3):1: 55-85.

BASKIN, J. A. (1995): *The giant flightless bird Titanis walleri (Aves: Phorusrhacidae) from the Pleistocene coastal plain of South Texas*. J. Vert. Paleontol. 15, 842–844.

BERTELLI, S., CHIAPPE, L.M., TAMBUSI, C. (2007): *A new phorusrhacid (Aves: Cariamae) from the Middle Miocene of Patagonia, Argentina*. Journal of Vertebrate Paleontology, 27:409-419.

BLANCO E. R y JONES W. W. (2005): *Terror birds on the run: a mechanical model to estimate its maximum running speed*. Proc. R. Soc. B (2005) 272, 1769–1773 doi:10.1098/rspb. 2005. 3133 Published online 26 July 2005.

BONAPARTE, C.L. 1853 *Compt. Rend. Acad. Sci. Paris* 42:956.

BRODKORB P. (1963): *A giant flightless bird from the Pleistocene of Florida*. The Auk. A Quarterly Journal of Ornithology. Vol 80. Nº 2, 111-115.

BRODKORB, P. (1967): Catalogue of fossil birds. Part 3 (Ralliformes,

CASE, J.A., WOODBOURNE, M. & CHANEY, D. (1987): *A gigantic phorocaoid (?) bird from Antartica*. Journal of Paleontology. 61:1280-1284.

DEGRANGE, F. J., TAMBUSI, C. P., MORENO, K., WITMER, L. M. & WROE, S. (2010). *Mechanical Analysis of Feeding Behavior in the Extinct "Terror Bird" Andalgalornis steulleti (Gruiformes: Phorusrhacidae)* Plos One August 2010/Volume 5 / Issue 8 / e11856.

DOLGOPOL DE SAEZ, M. (1927) *Las aves corredoras fósiles del santacrucense*. Anales de la Sociedad Científica Argentina, 103:145-164

FUBRINGER, M. (1888): *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vogel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stutz – und Bewegungsorgane*. Two vols. Amsterdam: T.J. Van Holkema.

KRAGLIEVICH, L. (1931): *Contribución al conocimiento de las aves fósiles de la época araucoentrerriana*. Physis 10:304-315.

KRAGLIEVICH, L. (1932): *Una gigantesca ave fosil del Uruguay, Devicenzia gallinali. gen. et sp. tipo de una nueva familia Devicenziidae del orden Stereornithes*. Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo, (2)3: 323-353.

- KRAGLIEVICH, J.L. (1946): *Noticia preliminar acerca de un nuevo y gigantesco Estereornito de la fauna Chapadmalense*. Anales de la Sociedad Científica Argentina, 142: 104-121.
- LYDEKKER, R. (1893): *On the extinct giant birds of Argentina*. The Ibis, 5: 40-47.
- MARSHALL, L.G. (1978): *The terror bird*. Bulletin of Field Museum of Natural History, 49(9): 6-15.
- MARSHALL, L.G. (1988): *Land mammals and the Great American Interchange*. American Scientist, Vol. 76:380-388.
- MARSHALL, L.G. (1994): *Aves del terror sudamericanas*. Investigación y ciencia, ISSN 0210-136X, N° 211, 1994, pags. 62-67
- MARSHALL, L.G. (2004): *Aves Aterradoras da América do Sul*. Scientific American Brasil, págs. 75-81.
- MATHEW, W.D. & GRANGER, W. (1917): *The skeleton of Diatryma, a gigantic bird from the Lower Eocene of Wyoming*. Bulletin of the American Museum of Natural History, 37: 307-326.
- MAYR, G. (2005<sup>a</sup>): *The Paleogene fossil record of birds in Europe*. Biol. Rev. 80: 515–542.
- MERCERAT, A. (1897): *Note sur les oiseaux fosiles de la Republique Argentine*. Anales de la Sociedad Científica Argentina. 43:222-240.
- MORENO, F., & A. MERCERAT. (1891): *Catálogo de los pájaros fósiles de la República Argentina depositados en el Museo de La Plata*. Anales del Museo de La Plata 1:7–71.
- MOURER CHAUVIRE, C. (1981): *Premier indication de la presence de Phorusrhacids, famille d'oiseaux géants d'Amérique du Sud, dans le Tertiaire Européen : Ameghinornis nov. Gen. (Aves, Ralliformes) des Phosphorites du Quercy, France*. Géobios 14:637–647.
- MOURER CHAUVIRE, C. (1983): *Les Gruiformes (Aves) des Phosphorites du Quercy (France). I. Sous-ordre Cariamae (Cariamidae et Phorusrhacidae). Systématique et biostratigraphie*. Paleovertebrata 13: 83–143.
- MOURER CHAUVIRE, C., TABUCE, R., MAHBOUBI, M., ADACI, M., BENSALAH, M. (2011): *A Phororhacoid bird from the Eocene of Africa*. Naturwissenschaften DOI 10.1007/s00114-011-0829-5
- NASIF, N. L., ESTEBAN, G. L. & ORTIZ, P. E. (2009) *Novedoso hallazgo de egagrópilas en el Mioceno tardío, Formación Andalhuala, provincia de Catamarca, Argentina*. Serie Correlación Geológica, 25: 105-114 Tucumán, 2009 - ISSN 1514-4186 - ISSN on-line 1666-9479.
- PATTERSON, B. (1941): *A new phororhacoid bird from the Deseado Formation of Patagonia*. Field Museum of Natural History, Geological Series, 8(8): 49-54.
- PATTERSON, B. & KRAGLIEVICH, J.L. (1960): *Sistematica y nomenclatura de las Aves fororracoideas del Plioceno Argentino*. Publicaciones del Museo Municipal de Ciencias Naturales y

Tradicionales de Mar del Plata, 1(1): 3-51.

PETERS, D.S. (1987): *Ein 'Phorusrhacide' aus dem Mittel-Eozan von Messel (Aves: Gruiformes: Cariamae)*. Pp. 71-87 in Mourer-Chauvire, C. (Ed.), *L'évolution des oiseaux d'après le témoignage des fossiles*. Documentes des Laboratoires de Geologic, Lyon (no. 99).

PETERS, D.S., STORCH, G. (1993): *South American relationship of Messel birds and mammals*. *Kaupia* 3, 263-269.

REICHENBACH, H. G. L. (1852): *Handbuch der specieleln Ornithologie, Lieferung 3*.

STEJNEGER, L. (1887): *The american naturalist*. Vol. XXI, N° 12.

TAMBUSSI C., UBILLA M., PEREA D. (1999): *The youngest large carnassial bird (Phorusrhacidae, Phorusrhacinae) from South America (Pliocene - Early Pleistocene of Uruguay)*. *Journal Vertebrate Paleontology*. 19(2):404-406.

TONNI, E. P. (1974): *Un nuevo cariamido (Aves, Gruiformes) del Plioceno superior de la provincia de Buenos Aires*. *Ameghiniana* 11:366–372. CSA TONNI, E. & TAMBUSSI, C. (1988): *Un nuevo Psilopterinae (Aves: Ralliformes) del mioceno tardio de la Provincia de Buenos Aires, Republica Argentina*. *Ameghiniana*, 25(2): 155-160.

VEZZOSI, R. I. (2012): *First record of Procariama simplex Rovereto, 1914 (Phorusrhacidae, Psilopterinae) in the Cerro Azul Formation (upper Miocene) of La Pampa Province; remarks on its anatomy, palaeogeography and*

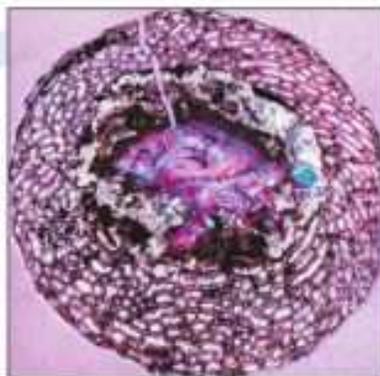
*chronological range*, *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, DOI:10.1080/03115518.2011.597657

## Embriones fosilizados de dinosaurios

ESTABAN EN CHINA Y TIENEN 190 MILLONES DE AÑOS

### Encuentran embriones de dinosaurio

Robert Reisz, de la universidad de Toronto, es el paleontólogo que dirige a un equipo de expertos encargados de analizar el desarrollo de los embriones de dinosaurio que descubrieron un lecho óseo con 200 huesos que corresponden a 20 ejemplares de la especie *Lufengosaurus*, animales extintos que fueron los más comunes en la zona que hoy ocupa la ciudad china de Yunnan. Los fósiles tiene una data de 190 millones de años de antigüedad y los científicos esperan que este hallazgo les ayude a determinar las claves del desarrollo y crecimiento de los dinosaurios dentro de los huevos.



Fuente: Diario Las Últimas Noticias (11-04-2013)

El hallazgo de restos embrionarios de un dinosaurio saurpodomorfo del género *Lufengosaurus* (Young, 1941) en China, permitirá conocer aspectos interesantes del desarrollo ontogénico de estos animales en etapas tempranas de su desarrollo, permitiendo a su vez realizar importantes observaciones relacionadas con aspectos filogenéticos, no sólo de este clado en particular, sino respecto de Dinosauria (Owen, 1842) en general.

Esta aproximación biológica al conocimiento de los seres vivos, que unifica la ontogenia y filogenia de los organismos como un campo específico de estudio es conocido como "biología evolutiva del desarrollo" y conocido en el medio científico más popularmente como "evo-devo", campo de estudio de naturaleza interdisciplinaria y que unifica el esfuerzo de la biología evolutiva, genética, sistemática, anatomía comparada, morfología y paleontología, a fin de conocer e identificar los mecanismos del desarrollo que potencialmente dan origen a cambios evolutivos en el fenotipo de los individuos.

REF.: Reisz et al. Embryology of Early Jurassic dinosaur from China with evidence of preserved organic remains. *Nature*, 11 abril (2013).

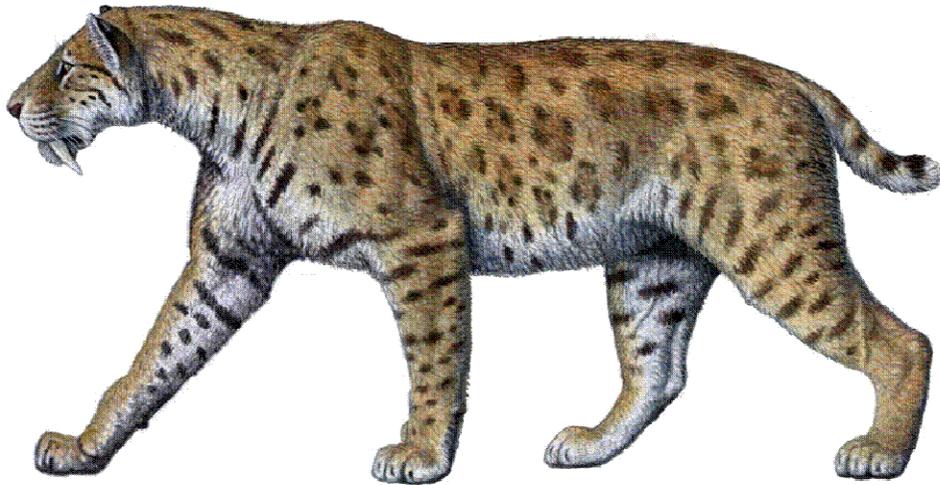
Más información sobre el hallazgo: <http://www.agenciasinc.es/Noticias/Encuentran-los-restos-organicos-mas-antiguos-en-embriones-de-dinosaurios>

Más información sobre Evo-Devo:  
[http://es.wikipedia.org/wiki/Biolog%C3%ADa\\_evolutiva\\_del\\_desarrollo](http://es.wikipedia.org/wiki/Biolog%C3%ADa_evolutiva_del_desarrollo)

# Los tigres dientes de sable en Sudamérica

Roberto Díaz Aros  
Centro de Estudios Paleontológicos de Chile.  
E-mail: cepchile@gmail.com

CHILE, Santiago, octubre de 2012.



*Smilodon fatalis* Leidy, 1868. Copyright © Mauricio Antón  
Imagen gentileza de Mauricio Antón para el Centro de Estudios Paleontológicos de Chile

**RESUMEN:** La denominación “tigres dientes de sable” suele emplearse con naturalidad para referir a un grupo de mamíferos carnívoros de la familia Felidae Gray 1821 dentro de la subfamilia Machairodontinae Gill 1872 que incluye al género *Smilodon* Lund 1842, el género más notable del grupo y que actualmente comprende tres especies fósiles. La característica más conocida de *Smilodon* corresponde a sus conspicuos caninos superiores que lo señalan como el carnívoro prehistórico más conocido por el público general. El género *Smilodon* aparece inicialmente en Norteamérica hace  $\pm$  2,5 millones de años iniciando la ocupación de Sudamérica hacia fines del Plioceno como parte del Gran Intercambio Biótico Americano y dispersándose por todo el subcontinente donde finalmente se extingue en el límite Pleistoceno – Holoceno como resultado de los cambios climáticos que provocaron diversas e importantes variaciones en los ecosistemas del continente.

**PALABRAS CLAVES:** Felidae, Machairodontinae, *Smilodon*.

## INTRODUCCIÓN

La familia Felidae Gray 1821, es un grupo inclusivo de mamíferos placentarios con hábitos carnívoros y comportamiento depredador bien desarrollado que comprende a los macairodóntinos o subfamilia Machairodontinae Gill 1872, félidos extintos que alcanzaron grandes tamaños y entre los cuales algunos taxones se caracterizaron por el gran desarrollo de sus caninos superiores o “colmillos”.

Si bien la subfamilia Machairodontinae comprende varios taxones que se caracterizan por un mayor desarrollo de los caninos superiores, probablemente como una adaptación para la captura de presas de gran tamaño, el género más conocido y mejor documentado en el registro fósil es *Smilodon* Lund 1842, un depredador que se especializó en la captura de animales de gran envergadura y cuya desaparición coincide con el decrecimiento en la disponibilidad de este tipo de presas hacia fines del Pleistoceno y comienzo del Holoceno ( $\pm 10.000$  años atrás), circunstancia que impactó en la cadena trófica y habría acelerado la extinción de estos carnívoros altamente especializados, los cuales al no poder capturar presas más pequeñas y mucho más ágiles que los grandes herbívoros que acostumbraban cazar, no pudiendo competir con otros carnívoros en general y con félidos de menor tamaño, más ágiles y adaptados a la captura de presas más pequeñas.

Desde mucho tiempo atrás, las especies del género *Smilodon* han sido

conocidas por el público general como “tigres dientes de sable”, aunque esta denominación no es totalmente correcta ya que desde el punto de vista filogenético este género no está directamente relacionado con los tigres actuales, sin embargo la denominación ha perdurado en su uso y se ha mantenido a través del tiempo asentándose fuertemente en el imaginario popular, razón por la cual se utiliza en este trabajo.

## SISTEMÁTICA DEL GÉNERO SMILODON

La sistemática del género *Smilodon* no ha estado exenta de problemas, no obstante, actualmente se reconocen tres especies: *S. gracilis* Cope 1880, *S. fatalis* Leidy 1868 y *S. populator* Lund 1842. (Turner & Anton, 1990; Kurtén & Werdelin, 1990)

Otras formas que han sido propuestas para el género son *S. floridanus* Leidy, 1889 y *S. californicus* Bovard, 1907, aunque no han sido aceptadas de manera general por los investigadores.

Como parte de la discusión sistemática Paula-Couto (1979) consigna una especie *S. populator* y dos subespecies asociadas, *S. populator populator* and *S. populator californicus*, correspondientes a los taxones presentes en América del Sur y del Norte respectivamente.

Otros investigadores (e.g., Kurtén & Anderson, 1980) proponen una diferenciación específica entre las formas conocidas sugiriendo la designación de *S. fatalis* a la forma norteamericana y asignándole prioridad sobre *S. californicus* y *S.*

*gracilis*, reconociendo además a *S. fatalis* como una tercera especie y el taxón más basal dentro del género.

Berta (1987) propone la existencia de sólo dos especies, *S. gracilis* y *S. populator*, considerando para esta última especie algunas sinonimías *S. floridanus*, *S. californicus* y *S. fatalis*, señalando que las estimaciones de tamaño que apoyan las diferencias específicas de éstas últimas no son de significativa importancia en el reconocimiento a nivel de especies dentro del género *Smilodon*.

Sin embargo, Kurtén & Werdelin (1990) contrariamente a lo señalado por Berta (1987) sostienen que *S. fatalis* y *S. populator* son suficientemente divergentes para justificar la diferenciación a nivel de especies y siguiendo esta línea estos dos investigadores reconocen en Sudamérica a *S. populator* y lo distinguen de *S. fatalis* reconociendo además la presencia de *S. fatalis* en Sudamérica (Perú y Ecuador), reportes que Berta incluye como *S. populator*.

#### **CARACTERÍSTICAS DEL GÉNERO SMILODON**

*S. gracilis* es la especie de menor tamaño dentro del género y se cree que está más estrechamente relacionada, desde el punto de vista filogenético, con el género *Megantereon* como su ancestro probable dentro de Smilodontini Kurtén 1963, que comprende entre otros a *Paramachairodus*, *Megantereon* y *Smilodon*, siendo este último género el que se piensa más reciente dentro del linaje (Turner & Anton, 1997).

Una segunda especie, *S. fatalis*, es de tamaño intermedio entre *S. gracilis* y *S. populator*, evidenciando diferencias morfológicas en cuanto a estructura del cráneo, tipo corporal y proporciones en general. (Turner & Anton, 1997).

La tercera especie *S. populator* es la de mayor tamaño, evidenciando proporciones significativamente mayores que un león actual y en opinión de algunos autores, incluso mayores que las del actual tigre de Siberia.

Un estudio aportado por Christiansen & Harris (2005) establece para *S. gracilis* un rango de masa corporal de 55 -100 Kg., comparable a jaguares existentes en la actualidad. *S. fatalis* fue estimado con una masa corporal de 160 – 280 Kg. muy semejante a la masa corporal de un tigre actual, mientras que por su parte *S. populator* fue descrito como sustancialmente más pesado y corpulento que cualquier félido actual o extinto, con un rango de masa corporal de 220 – 360 Kg., dejando ver que posiblemente algunos ejemplares notablemente grandes de *S. populator*, podrían haber llegado a alcanzar un rango de masa corporal superior a los 400 kg., constituyéndose en consecuencia en el félido de mayor tamaño conocido en la historia.

Si bien las características generales de *Smilodon* se enmarcan dentro de los parámetros comunes a todos los representantes de la familia Felidae, estos grandes depredadores contaban

con rasgos que los distinguían de otros representantes de la familia, entre los que destacan evidentemente los dos caninos superiores muy desarrollados y que podían llegar a medir más de 20 cm. de largo en *S. populator* (Turner & Anton, 1997).

Con relación al desarrollo de estos grandes caninos en los tigres dientes de sable, un estudio basado en variaciones de isótopos de oxígeno en los dientes fósiles de *S. fatalis* colectados en el Rancho La Brea, Los Ángeles (Estados Unidos de Norteamérica), deja ver que estos grandes caninos tomaban más tiempo en crecer que los caninos de félidos actuales como los leones por ejemplo (Feranec, 2004).

De manera general, se piensa que los caninos superiores del género *Smilodon* eran frágiles y no estaban preparados para resistir esfuerzos mecánicos impuestos por cargas o fuerzas paralelas al área transversal del diente (cizalla) así como tampoco fuerzas de compresión aplicadas de manera perpendicular al área transversal y en una dirección hacia el tejido como las que se generan en una matanza basada en la inmovilización de la víctima a través de la mordida tal como se observa en los actuales félidos de gran tamaño. Consecuentemente, el uso de los caninos altamente especializados de *Smilodon* quedaba reservado a un momento posterior a la inmovilización de la víctima, esfuerzo mecánico que era asumido entonces por las

musculosas extremidades anteriores del animal.

Considerando la morfología del cráneo de los dientes de sable, sustancialmente diferente a la de los actuales félidos de gran tamaño, se ha generado un interesante debate respecto a las estrategias de matanza y las fuerzas de mordida desarrolladas por *Smilodon* y que comprometían por ejemplo la resistencia a la compresión y cizalla de los grandes caninos superiores de estos animales.

Estudios basados en la biomecánica de los músculos comprometidos en la mordida desarrollada por el género *Smilodon*, en comparación con los félidos actuales de gran tamaño, permiten llegar a la conclusión que a diferencia de estos últimos, *Smilodon* evidenciaba una notable especialización a la hora de matar a su presa y que le permitía utilizar sus grandes caninos superiores como dos sables mortíferos para cercenar los vasos sanguíneos del cuello de su víctima, provocando la consiguiente interrupción del flujo sanguíneo hacia el cerebro del infortunado animal que caía en sus garras y la incapacidad de la víctima para continuar luchando por su vida, a diferencia de félidos actuales, como el león y el tigre por ejemplo, que requieren retener a su víctima con una fuerte presión de la mandíbula y de sus dientes anteriores sobre el cuello, para lograr la asfixia y la incapacidad de la víctima para luchar por su vida (Christiansen, 2007).

Consecuentemente con lo expuesto, la mayoría de los investigadores piensan que *S. populator* cazaba en grupos, probablemente planificando emboscadas y teniendo en cuenta que su gran corpulencia, la musculatura muy desarrollada de sus extremidades anteriores y su morfología general no le permitían correr a grandes velocidades en la persecución de una presa, debiendo probablemente buscar la ayuda de otros individuos de su género para atrapar a presas más lentas y de mayor tamaño.

La fuerte tensión mecánica a que eran sometidas las extremidades anteriores de *Smilodon* en la inmovilización de la víctima, puede ser la causa del desarrollo de una inusual proliferación ósea en el húmero de estos animales, evidenciada generalmente en el sector proximal y tendiendo hacia el tercio medio de este segmento óseo y que no se aprecia en otros félidos salvo *Homotherium*, probablemente como resultado del gran esfuerzo y tensión a que era sometido el húmero en la lucha por someter a una presa. Este tipo de desarrollo óseo, que podría ser de carácter patológico, es observado en huesos que se ven sometidos a estrés mecánico de manera recurrente, dando lugar a la formación de una prominencia ósea de forma irregular que sobresale de la superficie del hueso y cursa con una deformación resultante de la acción de fuerzas de tensión. (Turner & Anton, 1997).

Ahora bien, más allá de las diferencias propias del género *Smilodon* dentro de Felidae y de una simple comparación anatómica de los restos fósiles de las especies *S. fatalis* y *S. populator*, se aprecia que por sobre las diferencias de tamaño entre ambas especies, se puede también apreciar algunas diferencias en cuanto a la disposición del cráneo, con una línea mucho más convexa en el cráneo de *S. fatalis*, que manifiesta una curvatura mayor entre las líneas de sutura frontonasal y frontoparietal, continuándose a través de la cresta sagital en los huesos parietales, disposición que en *S. populator* evidencia una línea mucho más recta y horizontal.

#### **BIOCRÓN DEL GÉNERO SMILODON**

El género *Smilodon* es reportado sólo para América y los registros más antiguos han sido datados en  $\pm 2,5$  millones de años, para el Plioceno Tardío de Norteamérica, correspondiendo a la especie *S. gracilis* (Berta, 1985, 1987; Turner & Anton, 1997; Kurtén & Werdelin, 1990).

En Sudamérica el registro más antiguo para *S. populator* ha sido datado en  $\pm 2,0$  millones de años, tendiendo hacia el límite Plio-Pleistoceno (Ensenadense) de Argentina correspondiendo a poblaciones que probablemente evolucionaron a partir de una ocupación ancestral de *S. gracilis* que pasó a Sudamérica como parte del Gran Intercambio Biótico Americano. (Berta, 1985; Soibelzon & Prevosti, 2007).

*S. fatalis* es una especie originaria de la zona neártica, que comprende la mayor parte de Norteamérica y las montañas de México y que ingresó a Sudamérica hacia fines del Pleistoceno. (Kurtén & Werdelin, 1990).

Los reportes de *S. populator* en el Pleistoceno tardío de la Patagonia Chilena, constituyen los registros más tardíos para el género *Smilodon* en Sudamérica, determinándose que la extinción de *S. populator* y *S. fatalis* se produjo hace  $\pm$  10 mil años en el límite Pleistoceno – Holoceno. (Prieto *et al.*, 2010)

#### GÉNERO SMILODON EN AMÉRICA

Las diferencias de opinión entre los investigadores respecto a la asignación de las distintas especies de *Smilodon* reportadas especialmente para América del Sur, dificultan rastrear claramente la presencia de los niveles especie en ambos subcontinentes, sin embargo, considerando las distintas hipótesis y propuestas existentes, en este trabajo se sigue la propuesta de Kurtén & Werdelin (1990).

En América del Norte los tigres dientes de sable se cuentan entre los carnívoros cuya presencia se encuentra mejor documentada gracias a los hallazgos reportados en los depósitos del Rancho La Brea, en Los Ángeles (Estados Unidos de Norteamérica), desde donde se han exhumado miles de restos que conforman el amplio registro fósil de estos animales. Los restos han sido asignados a *S. fatalis*, taxón que también evidencia presencia en Sudamérica en países como Perú y Ecuador (Kurtén & Werdelin (1990).

*S. gracilis* ha sido reportado preferentemente para Norteamérica aunque un trabajo reciente reporta la presencia de esta especie en Venezuela para el Pleistoceno Medio, sugiriendo que la biogeografía de estos félidos es más compleja de lo que se había pensado inicialmente, permitiendo documentar nuevas ocupaciones de estos animales en América del Sur y establecer tiempos aproximados de ocurrencia (Rincón *et al.*, 2011).

La especie *S. populator* es reportada para Sudamérica, con presencia en Bolivia, Brasil, Argentina, Uruguay, Paraguay y Venezuela (Berta & Marshall, 1978; Berta, 1985; Ubilla *et al.*, 2004, Rincón, 2006). Cabe señalar que Berta también reporta a *S. populator* en Perú y Ecuador, no obstante Kurtén & Werdelin (1990) aplican esos hallazgos a *S. fatalis*.

En Bolivia, el registro más antiguo de *S. populator* corresponde al Plio – Pleistógeno (Ensenadense) de Tarija (Hoffstetter, 1963). Registros más recientes desde el punto de vista temporal han sido reportados en la Formación Ñuapua, en el centro sur del país (Hoffstetter, 1968). *S. populator* también es informado para Bolivia por un trabajo más reciente (Azurduy, 2006).

En Brasil, el género *Smilodon* ha sido registrado en depósitos fósilíferos de Minas Gerais (Paula-Couto, 1980a; Piló & Neves, 2003), Paraíba (Paula-Couto, 1980b), Ceará (Paula-Couto, 1980b; Gomide *et al.*, 1987; Bergqvist *et al.*, 1997), Goiás (Gomide *et al.*, 1987), Bahia (Cartelle & Abuhid, 1989; Cartelle & Hartwig, 1996; Lessa *et al.*, 1998), Rio Grande do Sul (Lessa *et al.*, 1998;

Rodrigues *et al.*, 2004), Rio Grande do Norte (Lessa *et al.*, 1998; Porpino *et al.*, 2004), Piauí (Guerin *et al.*, 1999), Pernambuco (Silva *et al.*, 2003) y Sergipe (Dantas *et al.*, 2003; Dantas & Zucon, 2004), Sao Paulo State (Ferreira & Karmann, 2002; Hingst-Zaher *et al.*, 2003; Castro, 2005; Cordeiro de Castro & Cardoso, 2008).

En Chile los reportes para *Smilodon* se inician con el informe del hallazgo de un fragmento de hueso premaxilar izquierdo fuertemente erosionado y que conserva de manera parcial dos piezas dentarias encontrado en el sitio paleontológico Cueva Lago Sofía 4, Última Esperanza, Región de Magallanes. Este material fósil es descrito como *Smilodon sp.* (Canto, 1991).

Con relación al reporte de Canto 1991, Mol *et al.*, 2003, da cuenta de antiguos restos de cráneo y huesos de un esqueleto axial asignados a *Smilodon* o *S. populator* y colectados en Chile entre 1908-1909 para el Museo de Amsterdam (Holanda) en la Zona Austral, Cueva de Última Esperanza, Puerto Natales, Región de Magallanes. Aún otros dos hallazgos de félicos fueron asignados tentativamente a *S. populator* (Barnett *et al.*, 2005; Soibelzon & Prevosti, 2007).

En un trabajo posterior Labarca *et al.*, 2008, da a conocer un nuevo informe sobre la presencia de *S. populator* en el Pleistoceno Tardío de la Patagonia meridional de Chile, Región de Magallanes, informe que se ve complementado por un trabajo adicional que da cuenta de la presencia de *S. populator* en el Pleistoceno tardío de la Patagonia Chilena, más

específicamente en dos cuevas del área, Cueva Lago Sofía 4 y Cueva del Medio (Prieto *et al.*, 2010).

El reporte de Prieto *et al.*, 2010, constituye además el registro más tardío del género *Smilodon* para Sudamérica, dando cuenta de la última ocupación de los tigres dientes de sable después del Gran Intercambio Biótico Americano y constituyendo probablemente las últimas poblaciones de *S. populator* en el subcontinente.

Igualmente, la distribución biogeográfica evidenciada por *Smilodon* en Sudamérica, sugiere fuertemente, en opinión de Prieto *et al.* 2010 que la distribución del género se manifiesta de manera alopátrica ya que *S. populator* evidencia presencia preferentemente al Este de Los Andes, según reportan distintos hallazgos en Venezuela, Brasil, Paraguay, Uruguay, Argentina, Bolivia y Chile, mientras que *S. fatalis* evidencia ocupación al oeste de Los Andes, con presencia en Ecuador y Perú.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Sr. Mauricio Antón por su desinteresada colaboración con el Centro de Estudios Paleontológicos de Chile en la divulgación de la paleontología y el estudio de los fósiles.

#### BIBLIOGRAFÍA Y REFERENCIAS

Azurduy, H. (2006). Primer registro de tigre dientes de sable (*Smilodon*) en la llanura Chacobeniana. Parque Nacional Kaa-Iya, Bolivia. *Kempffiana* 2006 2(1):150-153.

- Barnett, R.; Barnes, I.; Phillips, M.J.; Martin, L.D.; Harington, C.R.; Leonard, J.A.; Copper, A.L. (2005) Evolution of the extinct sabretooth and the America cheeta-like cat. *Current Biology* 15:R589-R590.
- Bergqvist, L.P.; Gomide, M.; Cartelle, C. & Capilla, R. (1997). Faunas-locais de mamíferos pleistocênicos de Itapipoca/Ceará, Taperoá/Paraíba e Campina Grande/Paraíba. Estudo Comparativo, bioestratigráfico e paleoambiental. *Revista Universidade de Guarulhos, Geociências*, 2(6):23-32.
- Berta, A. (1985). The status of *Smilodon* in North and South America. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 370:1-15.
- Berta, A. & Marshall, L.G. (1978). South American Carnivora. In: Junk W (ed) *Fossilium catalogus* 1-48. The Hague Boston & London, UK.
- Berta, A. (1987). The sabercat *Smilodon gracilis* from Florida and a discussion of its relationships (Mammalia: Felidae: Smilodontini). *Bulletin of the Florida State Museum, Biological, Sciences* 31:1-63.
- Canto, J. (1991). Posible presencia de una variedad de *Smilodon* en el Pleistoceno tardío de Magallanes. *Anales del Instituto de la Patagonia Serie Ciencias Sociales (Chile)* 20:96-99.
- Cartelle, C. & Abuhid, V.S. (1989). Novos espécimes brasileiros de *Smilodon populator* Lund, 1842 (CARNIVORA, MACHAIRODONTINAE): morfologia e conclusões taxonômicas. *In: Congresso Brasileiro de Paleontología*, 11, 1989. Anais, Curitiba, 1:607-620.
- Cartelle, C. & Hartwig, W.C. (1996). A new extinct primate among the Pleistocene megafauna of Bahia, Brazil. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93:6405-6409.
- Castro, M.C. (2005). Aspectos paleobiológicos dos depósitos quaternários do Abismo Iguatemi, Vale do Ribeira - SP. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Trabalho de Conclusão de Curso, 63 p.
- Christiansen, P.; Harris, J.M. (2005). Body Size of *Smilodon* (Mammalia: Felidae). *Journal of Morphology*. Volume 266, Issue 3.
- Christiansen, P. (2007). Comparative bite forces and canine bending strength in feline and sabretooth felids: implications for predatory ecology. *Zoological Journal of the Linnean Society*. Volume 151, Issue 2, pages 423-437.
- Cope, E. (1880). On the extinct cats of America. *American Naturalist* 14:833-858.
- Cordeiro de Castro, M. & Cardoso, M. (2008). New postcranial remains of *Smilodon populator* Luna, 1842 from South-Central Brazil. *Rev. bras. paleontol.* 11(3):199-206, Setembro/Dezembro 2008
- Dantas, M.A.T.; Andrade, L.; Zucon, M.H. & Teodósio, C. (2003). Novo achado da megafauna do Pleistoceno

- final de Sergipe - Fazenda Elefante, Gararu. *In: Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 18, 2003. Boletim de Resumos, Brasília, p. 115.
- Dantas, M.A.T. & Zucon, M.H. (2004). Ocorrência de *Glyptodon clavipes* Owen, 1839 em Sergipe, Brasil. *In: Simposio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados*, 4, 2004. Boletim de Resumos, Rio Claro, UNESP, p. 17.
- Feranec, R. S. (2004). Isotopic evidence of saber-tooth development, growth rate, and diet from the adult canine of *Smilodon fatalis* from Rancho La Brea. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 206. p. 303-310.
- Ferreira, N.B. & Karmann, I. (2002). Descobertas paleontológicas na região de Apiaí-SP. *Boletim Informativo Geovisão*, 10(4):7-8.
- Gill, T. (1872). Arrangement of the families of mammals with analytical tables. *Smithsonian Miscelanea Collection* 1:1-98.
- Gomide, M.; Bergqvist, L.P. & Rêgo, D.D. (1987). O "tigre-dente de sabre" (*Smilodon populator*) de Itapipoca, Ceará. *In: Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 10, 1987. Anais, Rio de Janeiro, p.197-204.
- Gray, J.E. (1821). On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository* 5:296-310.
- Guerin, C.; Faure, M.; Simões, P.R.; Hugueney, M. & Mourer-Chauvire, C. (1999). The Pleistocene Palaeontological Site of Toca da Janela da Barra do Antonião (São Raimundo Nonato, Piauí state). Available at <<http://www.unb.br/ig/sigep/sitio069/sitio069english.htm>> Accessed in June 28th, 2008.
- Hingst-Zaher, E.; Ferreira, N.B.; Lessa, G.M. & Karmann, I. (2003). Primeira ocorrência de *Smilodon populator* Lund 1842 (Mammalia, Carnivora) no Alto Vale do Ribeira, sul do Estado de São Paulo. *In: Simposio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados.*, 3, 2003. *Boletim de Resumos*, Rio de Janeiro, UERJ, p. 22.
- Hoffstetter, R. (1963). La faune pléistocène de Tarija (Bolívie): Note préliminaire. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 35 :194-203.
- Hoffstetter, R. (1968). Ñuapua, un gisement de vertébrés pléistocènes dans le Chaco bolivien. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 2e série, 40(4):823-836.
- Kurtén, B. & Anderson, E. (1980). *Pleistocene Mammals of North America*. New York City, Columbia University Press, 443 p.
- Kurtén, B. & Werdelin, L. (1990). Relationships between North and South American *Smilodon*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10(2):158-169.
- Leidy, J. (1868). Notice of some vertebrate remains from Hardin County, Texas. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia* 20:174-176.
- Labarca, R; Prieto, A; Sierpe, V. (2008). Sobre la presencia de *Smilodon*

*populator* Lund (Felidae, Machairodontinae), en el Pleistoceno Tardío de la Patagonia meridional chilena. Actas del I Simposio de Paleontología en Chile, p. 131-135. 2-3 Oct. 2008.

Lessa, G.; Cartelle, C.; Faria, H.D. & Gonçalves, P.R. (1998). Novos achados de mamíferos carnívoros do Pleistoceno final – Holoceno em grutas calcárias do estado da Bahia. Acta Geologica Leopoldensia, **21**(46-47):157-169.

Lund, P.W. (1842). Blik paa Brasiliens Dyreverden för sidste Jordomvaeltning. Fjerde Afhandling: Forstsaettelse af Pattedyrene. Danske vidensk. Selsk., 9:137-209.

Mol D; Van Bree, PJH & Mcdonal, GH. (2003) De Amsterdamse collectie fossielen uit de grot van Ultima Esperanza (Patagonie, Zuid-Chili). Grondboor en Hamer 2:26-31.

Paula-Couto, C. (1979) Tratado de Paleomastozoología. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências. 590 p.

Paula-Couto, C. (1980a). Pleistocene Mammals from Minas Gerais and Bahia. In: Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, 2, y Congreso Latinoamericano de Paleontología, 1, 1980. Acta Buenos Aires, p. 193-209.

Paula-Couto, C. (1980b). Fossil Pleistocene to sub-recente mammals from Northeastern Brazil. I – Edentata Megalonychidae. Anais da Academia Brasileira de Ciências, **52**(1):143-151.

Piló, L.B. & Neves, W.A. (2003). Novas datações 14C (AMS) confirmam a tese da coexistência do homem com a megamastofauna pleistocênica na região cárstica de Lagoa Santa, MG. In: Congresso Brasileiro de Espeleologia, 27, 2003. Anais, Januária, p. 27.

Porpino, K.O.; Santos, M.F. & Bergqvist, L.P. (2004). Registros de mamíferos fósseis no Lajedo de Soledade, Apodi, Rio Grande do Norte, Brasil. Revista Brasileira de Paleontologia, **7**(3):349-358.

Prieto, A.; Labarca, R. & Sierpe, V. (2010) New evidence of the sabertooth cat *Smilodon* (Carnivora: Machairodontinae) in the late Pleistocene of southern Chilean Patagonia. Revista Chilena de Historia Natural **83**: 299-307.

Rincón, A.D. (2006). A first record of the Pleistocene saber-toothed cat *Smilodon populator* Lund 1842 (Carnivora: Felidae: Machairdontinae) from Venezuela. Ameghiniana, **V. 43** N°2.

Rincón, A.D.; Prevosti, F.J.; Parra G.E. (2011) New Saber-Toothed Cat Records (Felidae: Machairodontinae) for the Pleistocene of Venezuela, and the Great American Biotic Interchange. Journal of Vertebrate Paleontology **31**(2):468-478.

Rodrigues, P.H.; Prevosti, F.J.; Ferigolo, J. & Ribeiro, A.M. (2004). Novos materiais de Carnivora para o Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Revista Brasileira de Paleontologia, **7**(1):77-86.

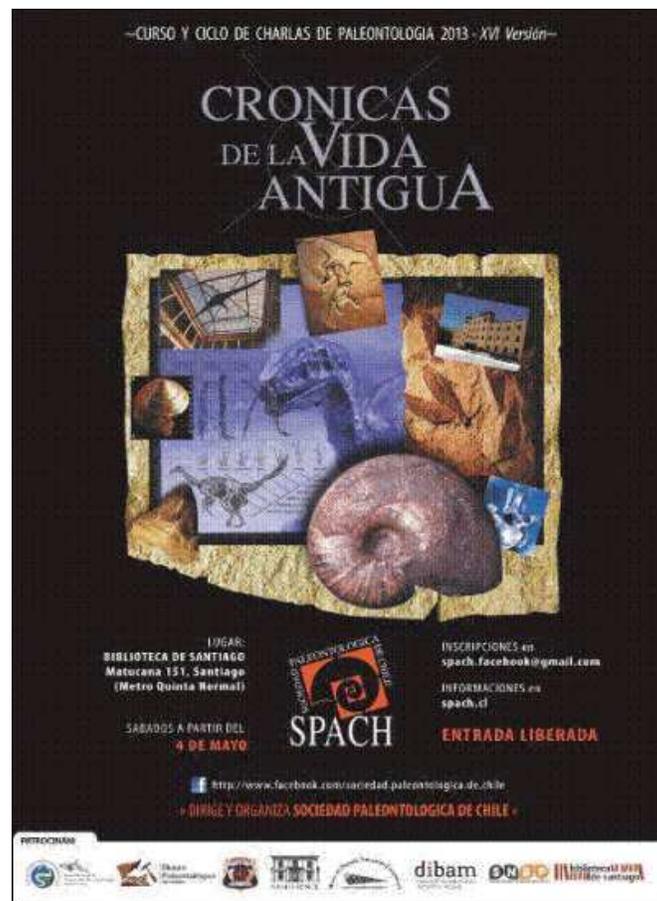
Silva, F.M.; Barreto, S.F.; Sá, F.B. & Silva, A.C. (2003). Levantamento das ocorrências de fósseis de megafauna pleistocênica do estado de Pernambuco. *Paleontologia em Destaque*, 4:53-54.

Soibelzon, L.H. & Prevosti, F. (2007) Los carnívoros (Carnivora, Mammalia) terrestres del Cuaternario de América del Sur. In: Pons GX & D Vicens (eds) *Geomorfología litoral i Quaternari. Homenatge a Joan Cuerda Barceló*; 49-68. *Monografies de la Societat*

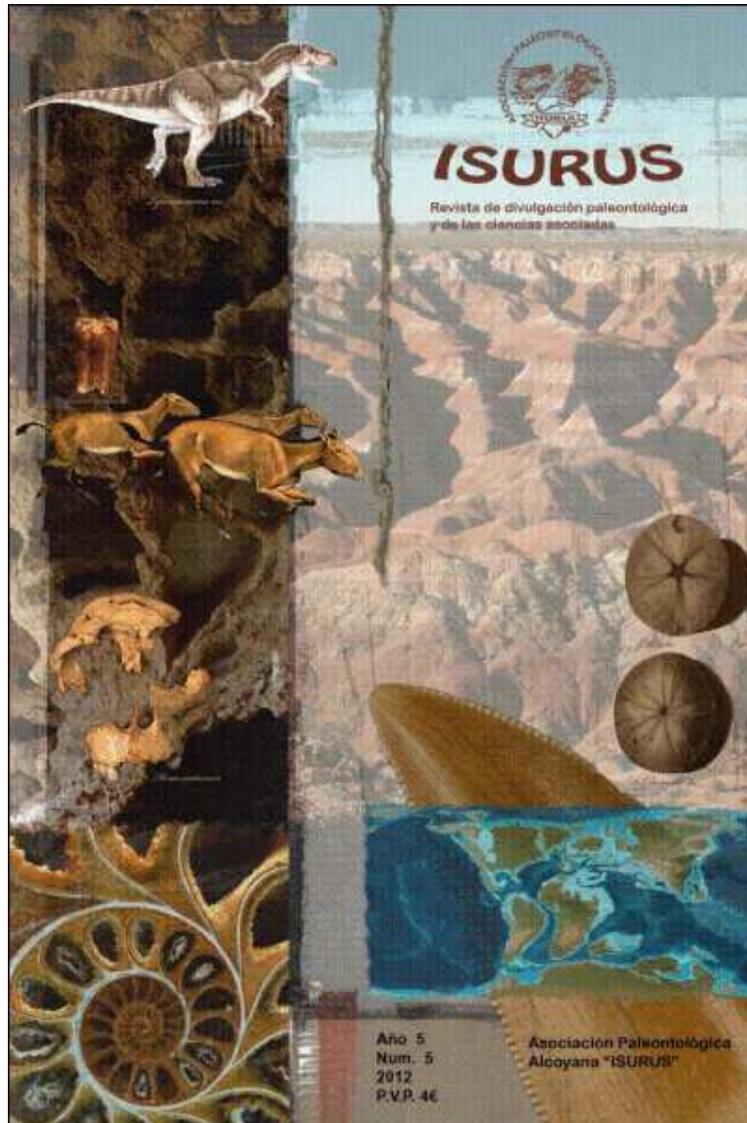
d'Historia Natural de les Balears, Palma de Mallorca.

Ubilla, M.; Perea, D.; Goso Aguilar, C.; Lorenzo, N. (2004). Late Pleistocene vertebrates from Northern Uruguay: Tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. *Quaternary International* 114:129-142.

Turner, A. & Antón, M. (1997). *The Big Cats and Their Fossil Relatives*. Columbia University



La Sociedad Paleontológica de Chile (SPACH), una entidad dedicada fundamentalmente a la divulgación de la paleontología y de las ciencias afines, imparte cada año un Curso Básico de Paleontología denominado "Crónicas de la Vida Antigua". El curso es gratuito y la entrada a cada una de las charlas es liberada. Inscripción y más información puede ser solicitada en la siguiente dirección: [www.spach.cl](http://www.spach.cl)



### **EL ORIGEN DE LOS DINOSAURIOS (DÍAZ, R. 2012)**

Revista Isurus N° 5, pp. 12-25. 2012. Sociedad Paleontológica Alcoyana Isurus, España.

"El origen de los dinosaurios (Dinosauria: Saurischia - Ornithischia)" es un artículo publicado en la Revista Isurus N° 5, pp. 12-25, de España. Este trabajo constituye un nuevo aporte del Centro de Estudios Paleontológicos de Chile a la difusión de la paleontología y el estudio de los fósiles.

El trabajo constituye un update de la filogenia de los dinosaurios dentro de los arcosaurios y específicamente dentro de Dinosauriformes (Novas, 1992), un grupo más inclusivo y que permite rastrear el conjunto de sinapomorfías que caracterizan al taxón Dinosauria y que conforman los elementos diagnósticos del grupo.

# ***Nyasasaurus parringtoni* (Nesbitt *et al.*, 2012)**

## **¿El dinosaurio que estábamos esperando?**

Roberto Díaz Aros

Centro de Estudios Paleontológicos de Chile

E-mail: [cepchile@gmail.com](mailto:cepchile@gmail.com)

**CHILE**, Santiago, diciembre de 2012.

**RESUMEN:** Encontrar un representante del grupo de dinosaurios basales que dio origen a todos los dinosaurios posteriores y más derivados, (saurisquios y ornitiscuios), es una tarea que la paleontología ha tenido pendiente desde hace mucho tiempo y desde que comenzaron a aparecer en el registro de fósiles los representantes de los grupos más afines a Dinosauria dentro de Archosauria.

**PALABRAS CLAVES:** Dinosauria, dinosaurio basal.



Restos fósiles de *Nyasasaurus parringtoni*. (Tomado de: Nesbitt *et al.*, 2012)

## INTRODUCCIÓN

Encontrar un representante del grupo de dinosaurios basales que dio origen a todos los dinosaurios posteriores y más derivados, (saurisquios y ornitisquios), es una tarea que la paleontología ha tenido pendiente desde hace mucho tiempo y desde que comenzaron a aparecer en el registro de fósiles los representantes de los grupos más afines a Dinosauria (Owen, 1842) dentro de Archosauria (Cope, 1869).

En relación a esta búsqueda del dinosaurio ancestral, el reciente reporte de un dinosaurio muy antiguo de África, nombrado como *Nyasasaurus parringtoni* (Nesbitt *et al.*, 2012), llama nuevamente la atención respecto al origen, evolución y dispersión temprana de los dinosaurios y nos transporta hacia el tiempo en que aparecieron las primeras poblaciones de dinosaurios en la Tierra como parte de una radiación muy amplia del taxón Dinosauriformes (Novas, 1992) durante el Triásico Medio, aspecto que a pesar de todo el esfuerzo de investigación desplegado hasta el momento, permanece como un pasaje pobremente conocido de la evolución de los vertebrados.

Los restos de *Nyasasaurus*, que comprenden un húmero derecho, tres vértebras presacras parcialmente conservadas y tres vértebras sacras, permiten concluir, de acuerdo a la data

de antigüedad asignada a estos restos fósiles (Anisiano, Triásico Medio), que estamos ante el dinosaurio más antiguo del cual se tiene conocimiento, pudiendo eventualmente corresponder a un representante de las poblaciones de dinosaurios basales de las que derivaron todos los dinosaurios posteriores (saurisquios y ornitisquios).

### ¿*NYASASAURUS* ES UN DINOSAURIO?

Los rasgos anatómicos de *Nyasasaurus*, que se desprenden de los pocos restos fósiles conservados, permiten concluir con un rango aceptable de certeza que estamos en presencia de un verdadero dinosaurio o de un grupo filogenético muy estrechamente relacionado a los dinosaurios y mucho más cercano a Dinosauria que cualquier otro dinosauriforme hasta ahora conocido, en el entendido que dichos rasgos anatómicos forman parte de los elementos diagnósticos de Dinosauria según Brusate *et al.*, 2010, una de las diagnósis más aceptadas para el grupo.

1.- Uno de estos rasgos es la cresta deltopectoral que se observa en la zona anteroventral del tercio proximal del húmero de *Nyasasaurus* y que permite concluir además que el animal evidenciaba un gran desarrollo de los músculos pectorales, comprometidos en la movilidad de la extremidad anterior, con efectos probablemente distintos a la locomoción.

Lo anterior, permite además asumir con un cierto nivel de certeza que *Nyasasaurus* era un animal bípedo y que evidenciaba una alometría negativa para la extremidad anterior, rasgo que también se deja ver de manera clara en dinosaurios basales, reconociéndose que la bipedia es el rasgo plesiomórfico para Dinosauria y que la cuadrupedia, es un rasgo derivado que se desarrolla en dinosaurios posteriores a partir de bípedos basales en grupos como Sauropodomorpha (Huene, 1932) y Ornithischia (Seely, 1888).

**2.-** Igualmente, la presencia de tres vértebras en el sacro de *Nyasasaurus*, constituye un rasgo diagnóstico de Dinosauria, y que se establece de manera definitiva en el grupo a partir de saurisquios y ornitisquios, aunque algunas formas más muy antiguas dentro de dinosaurios, presentan sólo dos vértebras sacras, dejando ver que aún retenían un rasgo plesiomórfico y característico de Archosauria.

La presencia de dos vértebras en el sacro se deja ver a lo largo de todo el grupo Archosauria, aunque formas más afines a Dinosauria como *Silesaurus opolensis* (Dzik, 2003) evidencian tres vértebras en el sacro. Sin embargo, *Herrerasaurus ischigualastensis* (Reig, 1963) y *Staurikosaurus pricei* (Colbert, 1970), dos dinosaurios muy antiguos, que evidencian una data de antigüedad de  $\pm$  230 millones de años, presentan sólo dos

vértebras en el sacro, aunque es necesario decir que en *Herrerasaurus*, se observa la última vértebra dorsal en proceso de sacralización, mientras que en *Staurikosaurus* se observa la primera vértebra caudal en proceso de sacralización, detalle anatómico que deja ver claramente que el grupo Dinosauria estaba en vías de incorporar definitivamente una tercera vértebra en el sacro, proceso que claramente responde a una necesidad biomecánica como resultado de la exigencia impuesta por una tendencia creciente a adquirir un sistema de locomoción bípedo más definido que otros arcosaurios más basales y aparte de Dinosauria.

La presencia de tres vértebras en el sacro se observa sin embargo, de manera muy definida en *Eoraptor lunensis* (Serenó et al., 1993), un dinosaurio del Carniano de Argentina y cuya data de antigüedad es en mucho semejante a la de *Herrerasaurus* y *Staurikosaurus*.

La presencia de tres vértebras en el sacro, a su vez obliga la expansión anteroposterior del ilión, rasgo también diagnóstico de Dinosauria, y que según se desprende de las tres vértebras sacras de *Nyasasaurus*, también estaba, como rasgo diagnóstico, presente en este taxón.

**3.-** La presencia de articulaciones accesorias (hiposfeno – hipantro) en las vértebras dorsales de *Nyasasaurus*, deja

ver además una adaptación anatómica que tiende a dar mayor estabilidad a la columna vertebral y que se deja ver ya en dinosaurios más derivados como *Herrerasaurus* por ejemplo.

Según la diagnosis aportada para Dinosauria por Brusatte *et al.*, 2010 y considerando los rasgos anatómicos descritos para *Nyasasaurus*, podemos anticipar que estamos en presencia de un verdadero dinosaurio, cuya antigüedad excede a cualquier otro dinosaurio anteriormente conocido por la paleontología.

Desgraciadamente y dado que los restos fósiles de *Nyasasaurus* son incompletos, faltando material diagnóstico como el pubis, ilión e isquión, no se puede documentar por ejemplo la presencia de *fossa brevis*, aquella cavidad que se deja ver en la parte posteroventral del ilión y que aloja el músculo *caudifemoralis brevis*, un poderoso retractor femoral y que es un rasgo diagnóstico de dinosaurios. Tampoco se puede documentar de manera fehaciente un pubis elongado, la presencia de pie púbico o un ilión expandido anteroposteriormente o la presencia de un acetábulo perforado, rasgo este último que es exclusivo de dinosaurios y que no se registra en taxones de dinosauriformes fuera de Dinosauria.

No obstante, del poco material fósil que se dispone de *Nyasasaurus*, se permite

asumir con cierto grado de certeza, que estamos en presencia de un dinosaurio y cuya data de antigüedad nos remonta a un período del cual no se poseía registros de este grupo dentro de Archosauria.

La evidencia que surge a partir de *Nyasasaurus* y lo que se plantea en el documento de su publicación, relacionado con el surgimiento de Dinosauria en el contexto evolutivo de los arcosaurios, hace necesario una diligente consideración del fósil, a fin no sólo de asignarle una acertada ubicación en la sistemática de Dinosauria, sino además para darle la importancia que requiere en relación al conocimiento que se tiene sobre el origen de los dinosaurios.

## CONCLUSIÓN

Puesto que las formas más afines a Dinosauria se ubican dentro de la Familia Ligosuchidae (Bonaparte, 1975) y Silesauridae (Langer *et al.*, 2010) dentro de Dinosauriformes (Novas, 1992), todos pertenecientes a rocas del Triásico Inferior ( $\pm$  251 – 245 millones de años), es claro que en un tiempo inmediatamente posterior a ese o en el límite más temprano de aquel período, debió aparecer la población de dinosaurios que dio origen a todos los dinosaurios posteriores, que aunque muy antiguos, ya eran dinosaurios derivados, como *Herrerasaurus ischigualestensis* (Reig, 1963), *Pisanosaurus mertii*

(Casamiquela, 1967), *Eoraptor lunensis* (Serenó *et. al.*, 1993) y *Staurikosaurus pricei* (Colbert, 1970), todos con una antigüedad aproximada de  $\pm 230$  millones de años (fines del Ladiniano – inicio del Carniano).

Se hace claro a partir de lo anterior que ya en una media de tiempo de  $\pm 230$  millones de años, ya existían dinosaurios derivados, algunos que incluso han sido clasificados como saurisquios basales, como grupos cercanos a terópodos o bien como terópodos basales por algunos autores, lo cual deja ver que estos grupos de dinosaurios no constituyen a los dinosaurios basales, de los cuales se derivaron todos los dinosaurios posteriores (Novas, 1992, 1993; Sereno, 1993; Sereno & Novas, 1992, 1993).

En este contexto, algunos autores han propuesto en los últimos años que el grupo basal de dinosaurios y del cual derivan todos los dinosaurios posteriores, debió aparecer con toda seguridad en un tiempo anterior al Carniano, probablemente en el Ladiniano, a saber a partir de  $\pm 237 - 228$  millones de años (Colbert, 1970; Martínez & Alcober, 2009; Langer *et al.*, 2010; Díaz, 2012).

No obstante, el reporte de *Nyasasaurus*, como un verdadero dinosaurio y con una data de antigüedad de  $\pm 245 - 237$  millones de años, nos lleva un poco antes de lo propuesto, al Anisiano, dentro del

Período Triásico, con lo cual se extiende en aproximadamente 10 – 15 millones de años el biocrón asignado al taxón Dinosauria y se sabe ya a partir de esto que los dinosaurios poblaban nuestro mundo mucho antes de lo que nosotros pensábamos.

La ocurrencia de una diversificación dentro de Dinosauriformes que dió origen a una rama evolutiva que a su vez dio lugar al origen de los dinosaurios hacia el Anisiano, se encuentra predicha por la relación de los silesauridos como grupo hermano de Dinosauria, dejando ver que el origen de los dinosaurios se produjo en un ámbito evolutivo muy acotado y en que grupos como los silesauridos o poblaciones de dinosauriformes afines, adquirieron las novedades evolutivas (apomorfías), que más adelante distinguirían al grupo Dinosauria, las sinapomorfías características de Dinosauria y que constituyen el conjunto de elementos diagnósticos de los dinosaurios.

Se necesitaba confirmar que el surgimiento de Dinosauria es anterior a  $\pm 230$  millones de años, antigüedad que poseen los dinosaurios más antiguos que se conocían hasta la fecha y que por tanto el surgimiento de los dinosaurios es muy anterior al Carniano, aspecto que se ve confirmado con el reporte de *Nyasasaurus*, cuyos restos fósiles corresponden al Anisiano.

Más detalles respecto a la importancia de este dinosaurio para la paleontología, se

desprenderán de futuros análisis de sus restos fósiles parciales, los cuales de seguro continuarán aportando importante información sobre el origen de los dinosaurios.

Todo lo anterior y especialmente asociado a la edad del fósil, nos lleva a preguntar: ¿Es *Nyasasaurus* el dinosaurio basal que estábamos esperando? La respuesta inmediata muy probablemente sea sí, *Nyasasaurus* es un representante de los dinosaurios basales que estábamos esperando.

#### REFERENCIAS

Bonaparte, J.F. (1975). Nuevos materiales de *Lagosuchus talampayensis* Romer (Thecodontia-Pseudosuchia) y su significado en el origen de los Saurischia. *Acta. Geol. Lilloana* 13:5-90.

Brusatte, S. L., Nesbitt, S. J., Irmis, R. B., Butler, R. J., Benton, M. J., & Norell, M. A. (2010). The origin and radiation of dinosaurs. *Earth-Science Reviews* 101: 68-100.

Casamiquela, R. M. (1967). Un nuevo dinosaurio ornitischio Triásico (*Pisanosaurus mertii*:Ornithopoda) de la Formación Ischigualasto, Argentina. *Ameghiniana* 4:47-64.

Colbert, E. H. (1970). A saurischian dinosaur from the Triassic of Brazil. *Am. Mus. Novit.* 2405: 1-39.

Cope, E. D. (1869) Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia, and Aves of North America. *Trans. Am. Phil. Soc.* 14: 1-252.

Díaz, R. (2012). El origen de los dinosaurios (Dinosauria: Saurischia – Ornithischia). *Revista Isurus*, Año 5, N° 5, p. 12-25.

Dzik, J. (2003). A beaked herbivorous archosaur with dinosaur affinities from the early Late Triassic of Poland. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(3): 556-574.

Huene, F.R. (1932). Die fossile Reptil-Ordnung Saurischia, ihre Entwicklung und Geschichte. *Monogr. Geol. Palaeontol.*, ser. 1.,4:1-361.

Langer, M.C., Ezcurra, M.D., Bittencourt, J.S., and Novas, F.E. (2010). The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews* 85:55-110.

Martínez, R. N. & Alcober, O. A. (2009). A Basal Sauropodomorph (Dinosauria: Saurischia) from the Ischigualasto Formation (Triassic, Carnian) and the Early Evolution of Sauropodomorpha. *Plos One*, vol.4, issue 2 E4397.

Nesbitt, S. J., Barrett, P. M., Werning, S., Sidor, C. A., & Charig, A. J. (2012). The oldest dinosaur? A Middle Triassic dinosauriform from Tanzania". *Biology letters.* 9: 1-5pp.

Novas F. E. (1992). Phylogenetic relationships of basal dinosaurs, the

Herrerasauridae. *Paleontology* 63:677-690.

Novas F. E. (1993). New information on the systematics and postcranial skeleton of *Herrerasaurus ischigualastensis* (Theropoda: Herrerasauridae) from the Ischigualasto Formation (Upper Triassic) of Argentina. *J. Vert. Paleontol.* 13: 400-423.

Owen, R. (1842). Report on British fossil reptiles, part II. Report of the British Association for the Advancement of Science 11:60-204.

Reig, O. A. (1963). La presencia de dinosaurios saurisquios en los "Estratos de Ischigualasto" (Mesotriásico superior) de las provincias de San Juan y La Rioja (República Argentina). *Ameghiniana*, 3:3-20.

Seeley, H. G. (1888). On the classification of the fossil animals commonly named

Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London* 43:165-171.

Sereno, P.C. (1993). The pectoral girdle and forelimb of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *J. Vert. Paleontol.* 13:425-450.

Sereno, P. C., & Novas, F. E. (1992). The complete skull and skeleton of an early dinosaur. *Science* 258: 1137-1140.

Sereno, P. C., & Novas, F. E. (1993). The skull and neck of the basal theropod *Herrerasaurus ischigualastensis*. *J. Vert. Paleontol.* 13: 451-476.

Sereno, P. C., Forster, C. A., Rogers, R. R., & Monetta, A. M. (1993). Primitive dinosaur skeleton from Argentina and the early evolution of the Dinosauria. *Nature* 361: 64-66.

# Siguiendo la huella de un ave del terror: el hallazgo de *Kelenken guillermoi* Bertelli *et al.*, 2007.

Roberto Díaz Aros<sup>1</sup> - Guillermo O. Aguirrezabala<sup>2</sup>

1. Centro de Estudios Paleontológicos de Chile

E-mail: cepchile@gmail.com

2. Museo Asociación Paleontológica de San Carlos de Bariloche, Argentina

E-mail: guillecomallo@yahoo.com.ar

CHILE, Santiago, enero de 2013.

**RESUMEN:** *Kelenken guillermoi* es una especie de ave de la familia Phorusrhacidae dentro de Ralliformes. Es el ave forosrácida más grande que se conoce, vivió en el Mioceno, hace  $\pm$  15 millones de años y fue encontrado en el verano de 1999 por el joven Guillermo O. Aguirrezabala en la Patagonia, en la estación de tren de Comallo, cerca de San Carlos de Bariloche, Argentina. Al momento del hallazgo, el cráneo de *Kelenken* se encontraba al pie de una pequeña ladera, casi totalmente cubierto por sedimento junto a un tarsometarso que se encontraba inmediatamente junto al cráneo. En principio, se encontraron algunos pequeños fragmentos óseos correspondientes a la zona occipital del cráneo. Los restos de esta zona posterior del cráneo estaban dispersos de manera amplia por el lugar y correspondían a unos pocos fragmentos pequeños. El hallazgo de *Kelenken guillermoi* permitió conocer al mayor ejemplar de ave forosrácida que hasta hoy se conoce.

**PALABRAS CLAVES:** Ave del terror, Phorusrhacidae, *Kelenken*.

## INTRODUCCIÓN

*Kelenken guillermoi* (Bertelli *et al.*, 2007) es una especie de ave de la familia Phorusrhacidae (Ameghino, 1889) dentro de Ralliformes (Reichenbach, 1852), que vivió en el Mioceno, hace  $\pm$  15 millones de años y fue encontrado en la Patagonia, en la estación de tren de Comallo, cerca de San Carlos de Bariloche, Argentina.

La aldea de Comallo es muy pequeña, con aproximadamente 1800 habitantes, pero apenas un poco más de 1000 que viven en el pueblo, el resto vive en zonas rurales cercanas. El pueblo fue fundado hace unos 85 años principalmente con relación a la actividad del ferrocarril. En sus comienzos fue el lugar de concentración para el embarque de lana ovina, una de las principales fuentes económicas del lugar.

La Patagonia en general es una vasta extensión de tierra llana y semidesértica destinada a la cría de ovejas. La línea de ferrocarril recorre la provincia de Río Negro, ubicada al norte de la Patagonia, en dirección oeste desde la ciudad de San Carlos de Bariloche, al pie de la cordillera de Los Andes, recorriendo en general aproximadamente unos 750 kilómetros hasta la ciudad de Viedma en el extremo este en una zona portuaria en las costas del Océano Atlántico. En su recorrido, la línea férrea pasa por pequeños pueblos ubicados a mucha distancia entre ellos, 70 a 100 kilómetros de distancia. Estos pueblos son pequeños y rara vez exceden los 10.000 habitantes. Estos pueblos en principio fueron fundados en relación con la actividad del ferrocarril, siendo el centro de recolección de la producción de lana ovina, que era trasladada en los trenes del ferrocarril hacia las ciudades portuarias para ser cargadas en los barcos que habrían de transportarla a distintos lugares de destino. Hoy, la producción principal de estos lugares sigue siendo la lana, pero el transporte de la misma se realiza por rutas en camiones. La función del ferrocarril actualmente se remite sólo al transporte de pasajeros, pero debido a la poca cantidad de gente en estos lugares la estación no presenta mucha actividad, solamente por la mañana cuando pasa un tren hacia la ciudad de San Carlos de Bariloche y por la tarde cuando regresa en su recorrido. Los pueblos como

Comallo, hoy en día continúan basando su economía principalmente en los recursos rurales, por lo que su economía es limitada y por lo tanto su crecimiento poblacional es bajo.

### **RELATO DEL HALLAZGO** **(Fuente: G.O. Aguirrezabala)**

El hallazgo de *Kelenken* fue realizado por Guillermo O. Aguirrezabala, quien reportó el hallazgo de un cráneo y de una porción de extremidad inferior de un ave muy grande procedente de un depósito fosífero del Mioceno Medio de Comallo, Provincia de Río Negro, Argentina. (Fig. 1)

En el verano de 1999 y cuando tenía 15 años, Guillermo O. Aguirrezabala, junto a su amigo Silvio Cordero recorrían la zona de Comallo en busca de fósiles. Los dos amigos ya tenían experiencia en el reconocimiento de afloramientos sedimentarios que eventualmente pudieran contener fósiles, habiendo ya encontrado algunos restos fósiles en oportunidades anteriores.

Al momento del hallazgo, el cráneo se encontraba al pie de una pequeña ladera, casi totalmente cubierto por sedimento. En principio, los dos amigos encontraron algunos pequeños fragmentos óseos correspondientes a la zona occipital del cráneo. Los restos de esta zona posterior del cráneo estaban dispersos de manera amplia por el lugar y correspondían a unos pocos fragmentos pequeños.



Fig. 1. Guillermo O. Aguirrezabala con el cráneo de *Kelenken* encontrado en la Provincia de Río Negro, Argentina.

Después de revisar minuciosamente el lugar y asomado levemente fuera de la tierra, visualizaron algo que parecía ser una garra o bien un gran colmillo de algún animal que ignoraban.

Guillermo y Silvio, sabían que aquellos sedimentos correspondían al Mioceno Medio y por tanto poseían una antigüedad aproximada de  $\pm 15 - 5$  millones de años. Lo anterior, les llevaba a razonar que aquellos restos aún no identificados, no podían corresponder a restos fósiles de algún dinosaurio.

Los dos amigos desconocían que durante el período Mioceno y en esa zona, en el pasado existieron las aves forosrácidas, conocidas más popularmente como las “aves del terror”, un grupo muy interesante de aves extintas y que para el Mioceno se ubicaban en la cúspide de la cadena alimenticia no sólo en Argentina, sino también de manera general en Sudamérica. Guillermo y Silvio, nunca imaginaron que lo que estaban observando empotrado en su lecho sedimentario, pudiera tratarse no de una garra o un colmillo de un animal desconocido, sino más bien el extremo distal del pico de un ave depredadora, un ave temible que había habitado la zona en el pasado prehistórico.

El cráneo estaba empotrado en el lecho sedimentario ubicado horizontalmente, exponiendo la zona del basicráneo y el complejo palatino, que en dirección a la superficie sólo permitía visualizar el extremo distal del pico córneo que afloraba como un gancho en medio del terreno. También se podía ver en dirección opuesta parte de la zona occipital del cráneo.

Ubicado de manera paralela y casi pegado al cráneo, aunque inicialmente no se podía ver, se encontraba un resto bien conservado de tarsometatarso.

Una vez efectuado el hallazgo, Guillermo dio aviso a la Asociación Paleontológica de San Carlos de Bariloche, agrupación a

la cual pertenecía desde hace unos años y que con gran esfuerzo de sus miembros fundó un pequeño museo paleontológico en esa ciudad, el Museo de la Asociación Paleontológica de San Carlos de Bariloche, ubicado en el ala este del centro cívico de San Carlos de Bariloche, una ciudad más bien pequeña de aproximadamente 200.000 mil habitantes y que se encuentra ubicada a unos 120 kilómetros de Comallo.

Cuando se realizó el hallazgo, Guillermo y Silvio ya conocían respecto a los métodos de prospección paleontológica y con anterioridad habían realizado algunas campañas con la Asociación Paleontológica de San Carlos de Bariloche. El propio Guillermo había realizado años antes del hallazgo de *Kelenken* un viaje a la ciudad de Buenos Aires, a uno de los museos más importantes de Argentina para realizar una pasantía en la preparación de fósiles.

Transcurrió aproximadamente un año desde el hallazgo de *Kelenken* hasta que comenzaron los trabajos de excavación y exhumación del fósil. EL propio Guillermo y su amigo Silvio, realizaron la extracción, ya que el costo en recursos económicos era un poco costoso para la Asociación, requiriéndose muchos días de trabajo en la extracción de las piezas fósiles desde el lecho sedimentario en que se encontraban.

Luego de extraer el fósil del sedimento y preparar el “bochón”, bloque de material que contiene el fósil exhumado, éste fue llevado a San Carlos de Bariloche, para ser guardarlo y conservado en la colección del museo, en espera de poder trabajar en su identificación ya que hasta el momento no se sabía de qué tipo de animal se trataba o a qué grupo taxonómico pertenecía. En el museo, pasó mucho tiempo, aproximadamente otro año más, hasta que se comenzó a trabajar el “bochón” a fin de descubrir lo que realmente contenía.

El Museo de la Asociación Paleontológica de San Carlos de Bariloche, es un pequeño museo fundado por gente aficionada a la paleontología y el estudio de los fósiles. En el museo no trabaja ningún paleontólogo, aunque algunas personas pertenecientes a la Asociación poseen el grado de Licenciatura en Biología de la Universidad de San Carlos de Bariloche.

Cuando los biólogos de la Asociación advirtieron que se trataba de un ave del terror, un ave forosrácida, dieron oportuno aviso a la paleontóloga argentina Dra. Claudia Tambussi, especialista en aves, del Museo de La Plata, a unos 1200 kilómetros de San Carlos de Bariloche.

El fósil estuvo esperando largo tiempo antes de ser revisado y estudiado ya que la Dra. Tambussi no pudo viajar de

manera inmediata para verlo. En Argentina, un país con una gran riqueza fosilífera, paradójicamente no hay muchos recursos económicos destinados a la investigación y a las ciencias en general, pero especialmente en paleontología estos recursos son más escasos y fue éste uno de los motivos principales y razón por la que pasó mucho tiempo desde el descubrimiento del fósil hasta su revisión, estudio y posterior publicación oficial del hallazgo.

En el verano de 2005, el Dr. Luis M. Chiappe fue avisado de la existencia del fósil y decide ir a revisarlo acompañado de la Dra. Sara Bertelli, una de sus estudiantes de postdoctorado. Para Guillermo fue toda una experiencia conocer al Dr. Chiappe, a quien sólo conocía a través de documentales de Discovery Channel. El Dr. Chiappe se hizo cargo de la investigación y realizó gestiones para que Guillermo realizara una pasantía de dos semanas en el Museo Edigio Feruglio de la ciudad de Trelew ubicada aproximadamente a 1000 kilómetros de San Carlos de Bariloche, a fin de que éste lograra una mayor especialización en la preparación de fósiles. Luego de esa pasantía, y durante las vacaciones de verano Guillermo se dedicó a preparar el fósil en la ciudad de San Carlos de Bariloche.

El Museo de San Carlos de Bariloche no cuenta con un taller adecuado ni con herramientas especializadas en la

preparación de fósiles, por lo que el trabajo fue muy dificultoso y lento, debiéndose realizarse además con herramientas manuales.

La comunicación con el Dr. Chiappe continuó vía correo electrónico, medio a través del cual él instruía mediante fotografías respecto a las zonas que era necesario limpiar del fósil

En el verano de 2006, volvió a San Carlos de Bariloche la Dra. Bertelli, para continuar con la investigación y agregar nueva información de las partes preparadas del cráneo, ya limpias de sedimento que ahora podían verse de manera más clara que en principio.

Durante la preparación del fósil, el hueso correspondiente al tarsometatarso del ave, que inicialmente estaba pegado al cráneo, fue separado en un bloque distinto a fin de trabajar de mejor manera en su preparación.

#### **SOBRE EL AUTOR DEL HALLAZGO DE KELENKEN GUILLERMOI**

Guillermo O. Aguirrezabala desde pequeño se sintió atraído por todo lo relacionado con los dinosaurios. Sus inicios en la paleontología fueron en salidas al campo que solía realizar con amigos, recorriendo amplios terrenos en bicicleta, a fin de pasar el día al aire libre.

En esa época Guillermo se interesaba en las rocas y minerales. En las zonas que

recorría encontraba cuarzos muy atractivos. Las salidas estaban más orientadas a buscar ese tipo de minerales hasta que encontraron un lugar, también cerca del pueblo, en que encontraron un fósil, un hueso que sobresalía del sedimento con forma de vértebra. Este bloque aún no ha sido preparado, ya que las condiciones de fosilización hacen dificultosa su preparación y en el Museo de San Carlos de Bariloche faltan los materiales para realizar este tipo de trabajo. En relación con ese hallazgo, comenzó la fascinación de este joven buscador de fósiles por los animales prehistóricos. En su búsqueda de información, compraba libros de dinosaurios, miraba documentales sobre temáticas paleontológicas y guardaba los recortes de periódicos cuando aparecían nuevos hallazgos de interés paleontológico. Todo esto se potenció considerablemente cuando Guillermo se dio cuenta que muchos restos fósiles de estos animales también se encontraban a la vuelta de su casa. A partir del hallazgo de ese primer fósil, comenzó a informarse más sobre el tema, recurrió a la Asociación Paleontológica de San Carlos de Bariloche y las salidas al campo fueron cada vez más habituales.

Entre otros hallazgos realizados por Guillermo también se puede nombrar un caparazón muy completo de armadillo, restos fósiles de roedores, algunos cráneos de distintos vertebrados, restos

mandibulares y otros restos fósiles de diversos mamíferos de gran tamaño. También un cráneo muy interesante de un marsupial carnívoro del tamaño de un perro pequeño que actualmente está siendo estudiado por distintos especialistas. Todos estos restos fósiles se encontraron en sedimentos de una antigüedad aproximada de  $\pm$  15 a 5 millones de años y los materiales fósiles extraídos se encuentran actualmente en la colección del Museo de la Asociación Paleontológica de San Carlos de Bariloche.

Actualmente, Guillermo está cursando Quinto Año de la Carrera Licenciatura en Biología con mención en Paleontología en la Universidad Nacional de La Plata. Una vez que termine su carrera, desea continuar sus estudios con alguna maestría, doctorado o postdoctorado. Las aves son los animales que más le fascinan, de modo que sus estudios estarán orientados a obtener una mayor especialización en el conocimiento de las aves, siguiendo los pasos del Dr. Luis M. Chiappe, su referente y modelo. En un futuro, le gustaría volver a su provincia, trabajar cerca de su familia y ayudar en el crecimiento y desarrollo del Museo de la Asociación Paleontológica de San Carlos de Bariloche.

## **LAS AVES DE LA FAMILIA PHORUSRHACIDAE**

Las aves de la familia Phorusrhacidae, a las que se conoce también como “forosrácidas” o “fororracoideas”, durante mucho tiempo han sido clasificadas dentro del orden Gruiformes (Bonaparte, 1854), un grupo de aves neognatas muy variado y que desde el punto de vista sistemático ha llegado a convertirse en un verdadero cajón de sastre ya que familias de aves terrestres o de hábitos cursoriales que no parecían pertenecer a un orden claramente definido eran clasificadas finalmente como pertenecientes al orden de las gruiformes, lo cual se traduce en un grupo de aves morfológicamente muy diverso. No obstante, en una revisión muy exhaustiva respecto de la correcta ubicación sistemática de las aves forosrácidas, finalmente Alvarenga y Hofling (2003), determinan que estas aves deben ser clasificadas en el orden Ralliformes, criterio sistemático que es seguido posteriormente por otros autores (e.g., Agnolin (2006); Blanco y Jones (2005)).

Las aves forosrácidas dominaron en América del Sur durante casi toda la Era Cenozoica, específicamente desde el Paleoceno Superior  $\pm$  55 millones de años) y hasta el Pleistoceno Inferior  $\pm$  1,8 millones de años, presencia esta última, documentada por el hallazgo de restos fósiles correspondientes a un tibiotarso

de un ave forosrácida realizado en San José (Uruguay) e informado por Tambussi *et al.*, (1999).

Durante la mayor parte de la Era Cenozoica, las aves forosrácidas habitaron en América del Sur, hasta que hace  $\pm$  3 millones de años atrás y como consecuencia de la unión de los bloques continentales de América del Norte y América del Sur tras emerger el puente terrestre del istmo de Panamá, las aves forosrácidas emigraron llegando hasta Estados Unidos.

Los registros más antiguos de aves forosrácidas y los ejemplares de más antigua datación se reportan en América del Sur, registrándose la presencia de estas aves en Norteamérica sólo en períodos más tardíos y ya hacía fines del Plioceno como resultado del Gran Intercambio Biótico Americano.

Las aves forosrácidas no poseían capacidad de vuelo y eran más bien de tipo cursoriales y dotadas de enormes y robustos picos córneos, se ubicaban entre los mayores depredadores de su tiempo, ocupando consecuentemente el nivel más alto de la cadena trófica.

Se piensa que las aves forosrácidas podían alcanzar grandes velocidades, característica que las convertía en veloces cazadoras. Estudios realizados por especialistas en estas aves, proponen para algunas de estas aves una velocidad cercana a los 97 kilómetros por hora

(Blanco & Jones, 2005). Otros investigadores en cambio, proponen que las aves forosrácidas alcanzaban rangos de velocidad más cercanos a los que actualmente alcanzan los avestruces por ejemplo, con una velocidad de aproximadamente 60 kilómetros por hora.

Las aves del terror podían alcanzar grandes dimensiones y de 1 a 3,10 metros de altura, reportándose ejemplares de gran tamaño como *Titanis walleri* (Brodkorb (1963), una de las especies de mayor tamaño, cuya presencia se reporta en Estados Unidos de Norteamérica. Los restos fósiles de *T. walleri* han sido exhumados en Florida y en otro sitio a lo largo de la costa de Texas. Esta ave extinta, junto a otras como *Paraphysornis brasiliensis* (Alvarenga, 1982), *Phorusrhacos longissimus* (Ameghino, 1887), *Andalgalornis steuletti* (Kraglievich, 1931) y *Mesembriornis milneedwardsi* (Moreno, 1889), conformaron un grupo de aves de gran tamaño, superando en general incluso la estatura de un hombre adulto normal de 1,70 metros como promedio.

Durante mucho tiempo se pensó que las aves forosrácidas eran endémicas de América del Sur y la mayoría de los hallazgos asignados a las aves de la familia Phorusrhacidae corresponden a exhumaciones fósiles realizadas en Argentina, sin embargo, fuera de

Argentina, las Phorusrhacidae son conocidas en Uruguay (Kraglievich, 1932; Tambussi *et al.* 1999; Alvarenga *et al.*, 2010), Brasil (Alvarenga, 1982 y 1985) y en Norteamérica (Brodkorb, 1963).

Otros reportes informan de la presencia de estas aves también en la Antártica (Case *et al.*, 1987) y últimamente también en África (Mourer - Chauviré *et al.*, 2011), dejando ver que la dispersión del grupo es mucho más amplia de lo que se pensó inicialmente.

El hallazgo de un ave forosrácida en el Eoceno de la Antártica (Case *et al.*, 1987) deja ver que América del Sur y la Antártica estaban unidas en el pasado, compartiendo una amplia diversidad de flora y fauna antes de su separación como resultado de la deriva continental, fenómeno geológico que considera el desplazamiento de las grandes masas continentales unas respecto de otras.

El registro fósil de las aves del terror se ha ido incrementando con el transcurso del tiempo y dentro de los últimos informes reportados se puede destacar el hallazgo de un fémur en buen estado de conservación asignado al género *Lavocatavis* (Maurier – Chauviré *et al.*, 2011) que evidenciaría la presencia de aves forosrácidas en el Eoceno de África.

El reporte de un ave forosrácida en África, no permite explicar la presencia de estas aves en África mediante un evento de vicarianza y como resultado

de la separación y posterior aislamiento geográfico de un grupo de población original, ya que este grupo de aves se registra por primera vez en el Paleoceno de América del Sur hace  $\pm$  55 millones de años, mientras que la separación de los continentes se ha datado en  $\pm$  135 millones de años.

En atención a lo anterior, se proponen dos explicaciones que pudieran dar cuenta de la presencia de aves forosrácidas en África, una de las cuales propone una dispersión temprana de estas aves hacia el antiguo continente africano en una época en que todavía estas aves eran capaces de mantener un vuelo transoceánico, la otra y que considera antecedentes paleogeográficos del Atlántico Sur, sugiere la existencia de islas de tamaño variable que habrían establecido una especie de puente terrestre discontinuo entre Sudamérica y África que habría ayudado a la dispersión transatlántica de las aves del terror.

### **KELENKEN GUILLERMOI LA MÁS GRANDE AVE DEL TERROR**

A las especies ya mencionadas se agrega el hallazgo del ave forosrácida más grande que se conoce, *Kelenken guillermoi*, con 3,10 metros de altura. El cráneo de esta ave forosrácida alcanza los 71,6 centímetros de longitud y en hecho es tan grande como el cráneo de un caballo y ha sido datada en  $\pm$  15 millones de años de antigüedad (Mioceno Medio). (Fig. 2)

*Kelenken* poseía un pico córneo de mortífera capacidad y que ha llevado a los investigadores a realizar un estudio biomecánico y análisis funcional de este elemento mortífero de las aves del terror (Degrange *et al.*, 2010). (Fig. 3)

El análisis biomecánico del pico córneo de las aves del terror deja ver que este tipo de aves empleaban una eficaz y mortífera estrategia de embestida y retroceso con golpes del pico direccionados del mismo modo en que lo haría un leñador con un hacha, aplicando golpes certeros con una gran intensidad de impacto, para matar con prontitud a la presa y reducir la carne de la presa a jirones y así devorar a la víctima con mayor facilidad.



Fig.3. Guillermo O. Aguirrezabala con el cráneo de *Kelenken guillermoi* permitiendo ver comparativamente el enorme tamaño de este cráneo en relación con un ser humano.

Dentro de los aspectos anatómicos particulares de *Kelenken*, más allá de sus dimensiones propias y que lo hacen ser singular, se puede señalar una prominente barra yugal y un cráneo muy

largo que termina en un fuerte gancho premaxilar.

La mayor parte del cráneo de *Kelenken* se conservó, aunque su conservación evidencia un ligero aplastamiento dorsoventral. El rostro se conservó prácticamente completo y con gran parte de las órbitas, el techo del cráneo compuesto por los huesos frontal y parietales se conservan también en buena condición, también se conservó el hueso cuadrado, aunque los huesos que palatinos no se encuentran conservados. El cráneo es muy masivo y evidencia una forma triangular cuando se le observa en vista dorsal, evidenciando desde el extremo del rostro y pasando por el centro de la cresta sagital y hasta la porción nugal, una longitud de 71,6 centímetros, como ya se había señalado anteriormente.

El tarsometatarso, junto a restos de falanges pedales, es lo único que se conservó del postcráneo de esta enorme ave. El tarsometatarso es de estructura moderadamente grácil, lo cual sumado a rasgos anatómicos del cráneo y morfología general pudiera indicar que *Kelenken* junto a *Phorusrhacos longissimus* (Ameghino, 1887), *Titanis walleri* (Brodkorb, 1963) y *Andalgalornis steuletti* (Kraglievich, 1931) por ejemplo, sea un miembro de la subfamilia Phorusrhacinae (Ameghino, 1889) tal y

como fue publicado por Bertelli *et al.*, 2007.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece al Sr. Daniel Banchemo Fernández-Niño por la imagen que complementa este trabajo.

## REFERENCIAS

Agnolin, F. L. (2006). Posición sistemática de algunas aves fororracoideas (Gruiformes; Cariamae) Argentinas. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 8:27–33.

Alvarenga, H.M.F. (1982). Uma gigantesca ave fossil do Cenozoico Brasileiro: *Physornis brasiliensis* sp. n. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 54(4): 697-812.

Alvarenga, H.M.F. (1985). Un novo Psilopteridae (Aves: Gruiformes) dos sedimentos Terciarios de Itaboraí, Río de Janeiro, Brasil. Séptimo Congresso Brasileiro de Paleontología, serie geología 27, Paleontología-Estratigrafía 2:17-20.

Alvarenga, H.M.F., & Hoffing, E. (2003): Systematic revision of the Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes). – Papeis Avulsos de Zoologia. Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, 43: 55-91.

Alvarenga, H.M.F., & Hofling, E. (2003). Systematic revision of the

Phorusrhacidae (Aves: Ralliformes). *Papéis Avulsos de Zoologia* 43:55–91.

Alvarenga, H.M.F., Jones W. & Rinderknecht, A. (2010). The youngest record of phorusrhacid birds (Aves, Phorusrhacidae) from the late Pleistocene of Uruguay. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 256/2, 229– 234 Article Stuttgart, published online April 2010

Ameghino, F. (1887). Enumeración sistemática de las especies de mamíferos fósiles coleccionados por Carlos Ameghino en los terrenos Eocenos de la Patagonia austral y depositados en el Museo de La Plata. *Boletín del Museo de La Plata*, 1:1-26.

Ameghino, F. (1889). Sinopsis geológico – paleontological. *Suplemento La Plata* pp. 1-3.

Bertelli, S., Chiappe, L., Tambussi, C. (2007). A new phorusrhacid (Aves, Cariamidae) from the middle Miocene of Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27:409-419.

Blanco E. R & Jones W. W. (2005): Terror birds on the run: a mechanical model to estimate its maximum running speed. *Proc. R. Soc. B* (2005) 272, 1769–1773.

Brodkorb P. (1963): A giant flightless bird from the Pleistocene of Florida. *The Auk. A Quarterly Journal of Ornithology*. Vol 80. Nº 2, 111-115.

Case, J.A., Woodbourne, M. & Chaney, D. (1987): A gigantic phororhacoid (?) bird from Antarctica. *Journal of Paleontology*. 61:1280-1284.

Degrange, F. J., Tambussi, C. P., Moreno, K., Witmer, L. M. & Wroe, S. (2010). Mechanical Analysis of Feeding Behavior in the Extinct “Terror Bird” *Andalgalornis steulleti* (Gruiformes: Phorusrhacidae) *Plos One* August 2010/Volume 5 / Issue 8 / e11856.

Kraglievich, L. (1931). Contribución al conocimiento de las aves fósiles de la época araucocentrorriana. *Physis* 10:304-315.

Kraglievich, L. (1932). Una gigantesca ave fósil del Uruguay. *Devincenzia gallinali* n. gen. n. sp., tipo de una nueva familia, *Devincenziidae*, del Orden *Stereornithes*. *Ann. Mus. Hist. Nat. Mont.* 3, 323–355.

Moreno, F. P. (1889). Breve reseña de los progresos del Museo La Plata, durante el segundo semestre de 1888. *Boletín del Museo La Plata* 3, 1-44.

Moreno, F., & Mercerat A. (1891): Catálogo de los pájaros fósiles de la República Argentina depositados en el Museo de La Plata. *Anales del Museo de La Plata* 1:7–71.

Mourer Chauvire, C., Tabuce, R., Mahboubi, M., Adacil, M., Bensalah, M. (2011): A Phororhacoid bird from the

Eocene of Africa. *Naturwissenschaften*  
DOI 10.1007 /s00114-011-0829-5.

Reichenbach, H.G.L. (1852). *Handbuch  
der specieleln Ornithologie, Lieferung 3.*

Tambussi C., Ubilla, M., Perea, D. (1999).  
The youngest large carnassial bird

(Phorusrhacidae, Phorusrhacinae) from  
South America (Pliocene - Early  
Pleistocene of Uruguay). *Journal  
Vertebrate Paleontology*. 19(2):404-406.

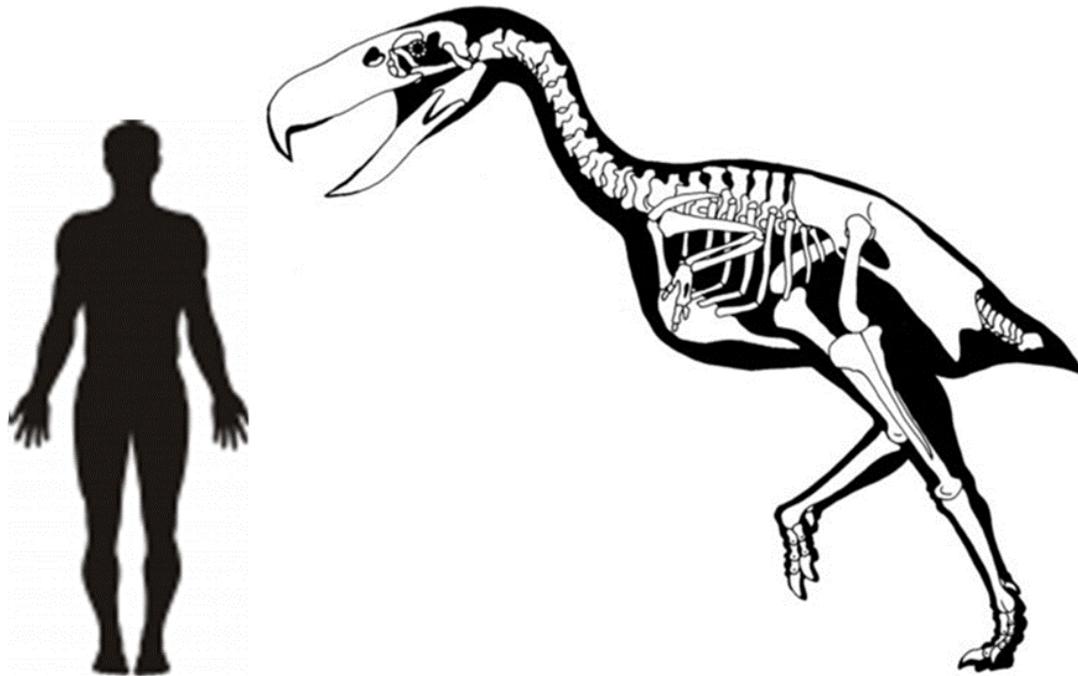


Fig. 2.- Reconstrucción del ave forosrácida *Kelenken guillermoi* comparada con un ser humano.

(Copyright © Daniel Banchemo Fernández - Niño)

# Presencia de gonfoterios en el Pleistoceno Superior de Chile (Proboscidea: Gomphotheriidae)

Roberto Díaz Aros  
Centro de Estudios Paleontológicos de Chile  
cepchile@gmail.com

CHILE, octubre de 2013

**RESUMEN:** Los gonfoterios registran durante el Pleistoceno Superior una amplia presencia y distribución en Chile, evidenciándose una ocupación del género *Stegomastodon* por el sur, correspondiente a poblaciones que pasaron desde Argentina hacia Chile probablemente por un paso cordillerano cerca de Puerto Montt (X Región) y poblaciones del género *Cuvieronius* procedentes de países que limitan con Chile por el norte. A la fecha se registran numerosos y diversos hallazgos de gonfoterios conformando una importante colección de materiales de referencia y que enriquece significativamente el registro fósil de Chile para este grupo de proboscídeos extintos.

**PALABRAS CLAVE:** Gomphotheriidae, gonfoterios, mastodontes, *Stegomastodon*, *Cuvieronius*.

## INTRODUCCIÓN

Los gonfoterios, constituyen un grupo ancestral de proboscídeos a los que se conoce también como "mastodontes" y que evidencia, específicamente en América, una distribución cronológica y geográfica bastante amplia. (Tobien, 1973; Lambert, 1996).

El nombre "mastodonte", tal y como plantea Recabarren (2007) se utiliza de manera amplia en la literatura popular y científica para referir a los proboscídeos sudamericanos, no obstante esta denominación fue usada inicialmente

para referir a miembros de la familia Mammutidae (Hay, 1922) y de manera muy específica para referir al género *Mammut americanum* (Kerr, 1792) también llamado "mastodonte americano". El nombre "mastodonte" hace alusión a la corona de los molares del género *Mammut* que habitó preferentemente en Norteamérica hasta fines del Pleistoceno, hace  $\pm$  12.000 años, ya que la corona de los molares de estos proboscídeos evidencia estructuras o coneletes semejantes a mamas o mamelones. En hecho, el nombre "mastodonte" significa "diente en forma

de mama". En consecuencia, la denominación de "mastodontes" para los proboscídeos sudamericanos, si bien aplica en cuanto a la morfología de sus molares con coneletes o mamelones, debe ser usada con precaución y de manera específica sólo respecto de los ejemplares norteamericanos, debiendo adoptarse para los proboscídeos sudamericanos de manera más acertada la denominación "gonfoterio", como se conoce de manera general a los miembros de la familia Gomphoteriidae (Hay, 1922).

El punto de inicio para la diversificación de la Familia Gomphoteriidae, ha sido señalado en Norteamérica (Cabrera, 1929) desde donde se habría dispersado hacia Sudamérica a fines del Plioceno o inicios del Pleistoceno, como parte del Gran Intercambio Biótico Americano hace  $\pm$  3 millones de años.

La Familia Gomphoteriidae documenta su presencia en América del Norte desde el Mioceno Medio hasta el Pleistoceno Superior (Kurtén y Anderson, 1980), sin embargo, la mayor diversidad alcanzada por el grupo (seis géneros registrados: *Gomphotherium*, *Rhynchotherium*, *Amebeledon*, *Serbeledon*, *Platybelodon* y *Torynobelodon*) se evidencia hacia el Mioceno tardío (Alberdi & Corona, 2005).

No obstante, ya para fines del Mioceno se registran en América del Norte sólo tres géneros (*Gomphotherium*,

*Rhynchotherium* y *Amebelodon*). En el Plioceno, sólo uno de estos géneros evidencia presencia, *Rhynchotherium*, y aparecen otros dos géneros en el registro: *Stegomastodon* (Pohlig, 1912) y *Cuvieronius* (Osborn, 1923). *Rhynchotherium* se extinguió en el Plioceno, *Stegomastodon* desapareció durante el Pleistoceno y *Cuvieronius* sobrevivió hasta fines del Pleistoceno. (Lambert, 1996).

Un aspecto interesante de notar es que mientras la Familia Gomphoteriidae declinaba y se acercaba a la extinción en Norteamérica, hubo sin embargo, poblaciones de *Stegomastodon* y de *Cuvieronius*, los últimos representantes del grupo, que se dispersaron hacia América del Sur formando parte de la fauna que participó en el llamado Gran Intercambio Biótico Americano hacia fines del Plioceno (Webb, 1976, 1991). Dentro de esa gran migración faunística, sólo la familia Gomphoteriidae, dentro de los proboscídeos, tiene registros en Sudamérica (Cabrera, 1929; Hoffstetter, 1950).

Los primeros estudios sistemáticos de la familia Gomphoteriidae registrados en Sudamérica fueron realizados por Cuvier en 1806 en base a restos exhumados en Perú, Colombia, Ecuador, Bolivia y Chile (Alberdi *et al.*, 2002; Recabarren, 2007), definiéndose que los restos de gonfoterios hallados en América del Sur corresponden a dos linajes diferentes, que corresponden a los géneros

*Cuvieronius* y *Stegomastodon* (Alberdi *et al.*, 2002; Prado *et al.*, 2002). El primer género es monoespecífico, mientras que el género *Stegomastodon*, es conocido por dos especies: *Stegomastodon platensis* (Ameghino, 1888) y *Stegomastodon waringi* (Holland, 1920), nombrada en homenaje a un investigador de apellido Waring, que descubrió restos de este gonfoterio en Brasil (Páramo-Fonseca & Escobar-Quemba, 2010).

Algunos investigadores han planteado que *Cuvieronius* y *Stegomastodon* iniciaron su ingreso a Sudamérica a fines del Plioceno o comienzos del Pleistoceno (Casamiquela *et al.*, 1996). No obstante, investigaciones posteriores han dejado ver que la presencia de estos gonfoterios se registra solamente en localidades correspondientes al Pleistoceno Medio hasta el Pleistoceno tardío (Alberdi *et al.*, 2002; Prado *et al.*, 2003). En hecho, la cronología absoluta más antigua aceptada para *Cuvieronius* aporta edades estimadas en 1.7 a 0.7–0.6 millones de años en la localidad de Tarija, Bolivia (MacFadden *et al.*, 1983; MacFadden, 2000).

En cuanto a la ruta de ocupación que utilizaron los gonfoterios para ingresar a Sudamérica, se ha sugerido que habiendo ingresado por Colombia y a través del istmo de Panamá, se produce una bifurcación en dicha ruta, que daría origen a la existencia de dos corredores migratorios, uno orientado hacia el Oeste

a través de la Cordillera de los Andes usado preferentemente por *Cuvieronius* llegando a Bolivia, Perú y Chile, y otro hacia el Este, por las planicies brasileñas usado preferentemente por *Stegomastodon*, ocupando principalmente Brasil y Argentina (Alberdi y Prado, 1995; Prado *et al.*, 2003, 2005), recorridos migratorios planteados por Webb (1991).

La presencia fósil de ambos géneros de manera definida y preferente en dos zonas distintas de América del Sur está bien documentada y hoy es aceptada de manera general, aunque la dicotomía en las rutas de dispersión no es absoluta, ya que se han identificado restos de *Stegomastodon* hasta Cuzco, Perú, así como también en Ecuador, permitiendo establecer que en algunos sitios, se habría evidenciado una coexistencia de las dos formas y ambas habrían mantenido su identidad específica y genérica.

En Sudamérica el género *Cuvieronius* se ha registrado en Ecuador (Hoffstetter, 1952), Perú, Bolivia y Chile (Alberdi y Prado, 1995, Frassinetti y Alberdi, 2000), también en Colombia (Bombin y Huertas, 1981; De Porta, 1969) y Venezuela (Chávez-Aponte *et al.*, 2008), mientras que *Stegomastodon* se ha registrado en Ecuador, Brasil, Uruguay, Argentina, Chile y Paraguay (Cabrera, 1929; Alberdi y Prado, 1995). También se registra el género *Stegomastodon* en Colombia

(Bombin y Huertas, 1981; Gómez, 2006; Rodríguez *et al.*, 2009) y Venezuela (Chávez-Aponte *et al.*, 2008).

### **GONFOTERIOS EN CHILE**

La presencia de gonfoterios en Chile es muy amplia y ha reportado una gran cantidad de material fósil para el registro de este linaje de proboscídeos, constituyendo uno de los linajes fósiles más representativos cuantitativamente y mejor documentados en el territorio chileno, constituyendo además una herramienta útil para datación y estudio paleogeográfico y paleoambiental del Pleistoceno del país (Casamiquela, 1972; Frassinetti, 1985; Frassinetti *et al.*, 1986).

Los restos fósiles de gonfoterios encontrados en Chile se han exhumado en la Región de Tarapacá, Región de Coquimbo (Los Vilos, Tierras Blancas), Región de Valparaíso (La Ligua, Casablanca), Región Metropolitana (Chacabuco, La Reina, Padre Hurtado), Región del Maule (Cauquenes, Talca, Parral), Región del Libertador Bernardo O'Higgins (San Vicente de Tagua Tagua), Región del BíoBío (Chillán), Región de la Araucanía (Carahue, Galvarino, Nueva Imperial, Alto de Boroa) y Región de Los Lagos (San Pablo de Trmalhue, Osorno, Monte Verde, Mulpulmo, Isla Grande de Chiloé) (Schneider, 1927; Latcham, 1929; Tamayo *et al.*, 1980; Frassinetti, 1985; Frassinetti y Salinas, 1986; Moreno *et al.*,

1994; Recabarren, 2007; Recabarren *et al.*, 2008).

En Chile, el estudio de los mamíferos fósiles y entre ellos específicamente de los gonfoterios no es muy amplio a pesar del material fósil depositado en las distintas colecciones de Museos y Universidades a lo largo del país, no obstante, ha sido tratado por Frassinetti y Alberdi (2000). Estos investigadores aportaron una síntesis fundamental de la historia de los gonfoterios revisando restos fósiles procedentes de distintas localidades de Chile (todos correspondientes al Pleistoceno Superior), y que fueron asignados inicialmente al género *Cuvieronius*. Anteriormente, Casamiquela (1972) había sugerido la presencia de *Cuvieronius* en el extremo norte de Chile, y de *Stegomastodon*, en el sector centro y sur de nuestro país. Investigaciones posteriores, informan la presencia de este último género incluso a la altura de la Isla Grande de Chiloé (Moreno *et al.*, 1994).

A partir de estas conclusiones, existía desde hace algún tiempo entre los investigadores chilenos la opinión que algunos materiales de los restos fósiles descritos para Chile, correspondían en verdad a materiales que pudieran ser asignados al género *Stegomastodon*, como sostenía Casamiquela, posiblemente como resultado de la dispersión de un género argentino

(*Stegomastodon platensis*) que evidencia presencia en el sur de ese país y que eventualmente habría pasado a Chile por algún paso cordillerano desconocido. Esta posibilidad, validaría la existencia de una vía migratoria a través de la Cordillera de los Andes, y que habría permitido, procedente de Argentina, el paso del género *Stegomastodon* hacia nuestro país (Casamiquela, 1969, 1999 y Moreno *et al.*, 1994).

Probablemente, esta vía migratoria para los gonfoterios debía ubicarse en la Cordillera de Nahuelbuta (37°45'S/72°44'W) o en sectores aún más australes en donde la Cordillera de los Andes comienza a perder altura hasta llegar a desaparecer finalmente más al sur. En hecho, uno de los puntos más extremos que registra la presencia de gonfoterios en Chile, corresponde al asentamiento indígena de Monte Verde y que está datado en  $\pm 13.000$  años. Los restos fósiles de gonfoterios colectados en ese sitio, podrían eventualmente ser asignados al género *Stegomastodon*.

La hipótesis de un paso cordillerano que permitió la dispersión de los gonfoterios desde Argentina hacia Chile, se fundamenta en el hallazgo de restos fósiles asignados a *Glossotherium* (Owen, 1839), un género extinto de perezoso gigante de la familia Mylodontidae (Gill, 1872) de la pampa argentina, en sectores de la precordillera en la Novena Región (Casamiquela, 1968), así como de otros

mamíferos pleistocénicos, entre ellos *Smilodon populator* (Lund, 1842), un félido macairodóntino cuyos restos fósiles se registran en el extremo sur de Chile (Canto, 1991, Labarca *et al.*, 2008, Prieto *et al.*, 2010).

Posteriormente, Frassinetti y Alberdi (2005) publican su trabajo: "Presencia del género *Stegomastodon* entre los restos fósiles de mastodontes de Chile (Gomphoteriidae), Pleistoceno Superior", sanjando definitivamente el problema *Cuvieronius-Stegomastodon*, y reconociendo este último género para el Pleistoceno Superior de Chile sur y central, confirmando además que este grupo de gonfoterios debió ingresar a Chile por el sur procedente de Argentina y por algún paso fronterizo aún no determinado, desde donde se dispersó hacia el centro, llegando hasta Illapel (31° - 33° S) como punto de dispersión más extremo hacia el norte.

La incorporación de nuevos materiales fósiles de gonfoterios a las colecciones chilenas, entre los que destacan nuevos restos de defensas, además de la recuperación de un cráneo procedente de San Vicente de Tagua Tagua (Región del Libertador Bernardo O'Higgins), que aporta datos diagnósticos informativos de importancia para la identificación de géneros dentro de Gomphoteriidae, llevaron a Frassinetti y Alberdi a revisar la identificación del grupo y a modificar su posición inicial frente al problema

*Cuvieronius-Stegomastodon* (Frassinetti y Alberdi, 2005). En efecto, estos investigadores asignaron los nuevos restos colectados al género *Stegomastodon*, fundamentando de esta manera la presencia de este género en el Pleistoceno terminal de Chile. Siendo así, Chile evidenciaría la presencia de dos géneros de gonfoterios en su territorio. En el Norte, habría habitado el género *Cuvieronius*, mientras que en el centro y sur, habría habitado el género *Stegomastodon*, tal como anticipara correctamente Casamiquela en 1972.

Según Frassinetti y Alberdi, el posible origen del género *Cuvieronius* que habitó el norte de Chile, se rastrearía en Tarija (Bolivia), cuyos fósiles han sido datados con edades del Pleistoceno Medio (Frassinetti y Alberdi, 2000).

Probablemente la extensa zona desértica (Desierto de Atacama) impidió que el género *Cuvieronius* se extendiera hacia el centro y sur de Chile. En cambio, *Stegomastodon* inicia su dispersión por el sur procedente de Argentina y alcanzando una amplia dispersión geográfica hacia el centro de nuestro país, sin poder llegar al extremo norte, quizás impedido por la misma barrera geográfica.

La taxonomía del género *Stegomastodon* registrado para Sudamérica y consecuentemente para Chile se encuentra actualmente dentro de un

amplio debate desde que algunos investigadores han propuesto enfáticamente que el género *Stegomastodon* nunca ingresó a América del Sur (Lucas y Alvarado (2010), Cozzuol *et al.* (2011) y Mothé *et al.* (2011, 2012). No obstante, Recabarren (2007) revisó exhaustivamente los restos de gonfoterios registrados para Chile especialmente para las latitudes 39° 30' y 42° 49' S, asignando estos restos a *Stegomastodon* siguiendo a Alberdi y Prado (1995) y Frassinetti y Alberdi (2005). En esta asignación se incluye los restos reportados en Pilauco (Pino *et al.*, 2012). Todo esto, concuerda con Labarca y Alberdi (2011) quienes realizaron una reciente revisión de los gonfoterios chilenos especificando la presencia de *Stegomastodon* para el sur de Chile. Se sigue este criterio en el presente trabajo.

#### **STEGOMASTODON Y CUVIERONIUS**

Con relación a los rasgos diagnósticos básicos que distinguen a los dos géneros de gonfoterios presentes en Chile, se ha seguido lo propuesto por Frassinetti y Alberdi (2005), quienes distinguen dos patrones generalizados para los miembros de la Familia Gomphoteriidae registrados en América del Sur (*Cuvieronius* y *Stegomastodon*). Estos patrones permiten definir dos rasgos concretos y bien diferenciados en las defensas: 1) la presencia o ausencia de torsión, y 2) la presencia o ausencia de banda de esmalte.

Para fines de este trabajo, se hace necesario agregar que mientras *Cuvieronius* presenta defensas más bien rectas, sin curvatura y con una torsión helicoidal hacia el ápice o sector distal de dichas piezas, *Stegomastodon* en cambio, presenta una leve curvatura que se ubica de manera general hacia el punto medio de las defensas. Siendo así, las defensas levemente curvadas, con ausencia de torsión y sin banda de esmalte corresponderían al género *Stegomastodon*, mientras que las defensas rectas, con presencia de torsión y con presencia de una banda de esmalte que se extiende longitudinalmente, identificaría al género *Cuvieronius*.

En la propuesta descriptiva de Frassinetti y Alberdi, se reconoce además que existe “una alta variabilidad en las proporciones de forma y tamaño” de las defensas de la Familia Gomphoteriidae. Lo propuesto, coincide con el criterio planteado por otros investigadores, quienes sostienen que la divergencia en la morfología de las defensas permite discriminar entre distintos géneros dentro de la familia Gomphoteriidae de América del Sur (Frassinetti y Alberdi, 2005).

Por su parte, el género *Stegomastodon*, presenta defensas más bien curvadas, sin torsión y sin presencia de esmalte, evidenciando aún dentro de este contexto una interesante divergencia en cuanto a los siguientes aspectos

morfológicos: a) Curvatura y ubicación espacial del punto de curvatura de la defensa; b) Uniformidad de las dimensiones de la defensa en cuanto a longitud y diámetro en los puntos de base, medio y ápice.

La divergencia morfológica del género *Stegomastodon* presente en Chile, se hace evidente a partir de una simple comparación del material colectado en la localidad de Tierras Blancas (La Ligua, Aconcagua) depositado en el Museo Nacional de Historia Natural y consignado con el acrónimo SGO.PV.8 (Fig. 1), respecto del material restante que forma parte de las colecciones del mismo museo (Fig. 2).



Figura 1 .- Restos de cráneo y defensas colectados en Tierras Blancas, La Ligua, Aconcagua (SGO.PV.8) depositados en el Museo Nacional de Historia Natural. (Fotografía R. Díaz, 2008)



Fig. 2.- Defensa de gonfoterio prácticamente completa colectada en San Vicente de Tagua Tagua, Región del Libertador Bernardo O'Higgins, (SGO.PV.41) depositada en el Museo Nacional de Historia Natural. (Fotografía R. Díaz, 2008)

Efectivamente y de acuerdo a lo observado por otros investigadores, la amplia diversidad morfológica de las defensas del género *Stegomastodon* se hace claramente observable respecto al ejemplar de Tierras Blancas con relación a los restantes materiales asignados al género *Stegomastodon* en Chile, dejando ver que el ejemplar de Tierras Blancas, presenta defensas más bien rectas, con una ligera curvatura en el sector distal de cada una de ellas (ápice) mientras que la generalidad de los restos atribuidos a *Stegomastodon*, deja ver defensas más bien curvadas y en que dicha curvatura se inicia en el tercio medio de la defensa.

De esta manera, el ejemplar de Tierras Blancas documenta la variabilidad morfológica aún dentro del mismo género ya que mientras el género *Stegomastodon*, tanto en los ejemplares de Brasil y Argentina, así como los del sur

de Chile, y la mayoría de los de la zona central, evidencian defensas más bien curvadas, el ejemplar de Tierras Blancas presenta defensas con tendencia a ser más bien rectas y con una pequeña curvatura en el sector distal.

Lo anterior, pudiera constituir un valor adaptativo probablemente para enfrentar una mayor exigencia de trabajo mecánico en aspectos relacionados con la búsqueda de agua y alimento por ejemplo. El grosor de estas defensas, aspecto que se ve acrecentado en el tercio proximal (punto de inserción en el alvéolo dental), indica que la pieza dental del ejemplar de Tierras Blancas podía desarrollar mayor resistencia frente al trabajo de excavación, tanto en la búsqueda de agua como de alimento, esfuerzo que probablemente constituya el origen inmediato de esta novedad adaptativa en el género.

En lo que respecta a estos dos géneros de proboscídeos, *Cuvieronius* y *Stegomastodon*, es claro que presentaban una dispersión geográfica distinta y que los llevó a vivir en ambientes climáticos diferentes. El género *Cuvieronius* registra presencia en ambientes templados o fríos a lo largo de la cordillera de Los Andes (Frassinetti y Alberdi, 2000), mientras que *Stegomastodon* evidencia presencia en ambientes más templados con llanuras más cálidas y húmedas, evidenciando una dispersión geográfica a través de

planicies y sectores costeros de Venezuela y Brasil, dispersándose además hacia Argentina (Alberdi y Prado, 1995, Frassinetti y Alberdi, 2005, Chávez-Aponte *et al.*, 2008).

En cuanto a los proboscídeos actuales, las defensas varían bastante en cuanto a forma especialmente, según las regiones en que éstos habitan, y tales diferencias son tan acentuadas que son utilizadas como rasgo diferenciador de los lugares de procedencia de cada uno. Las defensas más largas y curvadas son las de los elefantes africanos y en especial de aquellos ejemplares que viven en sectores con abundante presencia de agua. Los proboscídeos usan sus defensas para: recoger el alimento del suelo, desenterrar raíces y descortezar árboles, desprender sales minerales de las rocas, ahuyentar y agredir a sus enemigos, combatir con los machos rivales, e impresionar a las hembras en la época de celo.

### **MOLARES DE GONFOTERIOS**

Los restos fósiles de gonfoterios generalmente comprenden fragmentos de molares o molares completos que en su mayoría evidencian buen estado de conservación fósil. En general, los gonfoterios evidencian molares bunodontos que presentan mamelones o cúspides prominentes con superficie oclusal de morfología treboliforme producto del desgaste y que en algunos

casos desarrollan un talón en la parte posterior. (Simpson & Paula Couto, 1957; Ficarelli *et al.*, 1995; Alberdi & Prado, 1995, 2008; Ferretti, 2008).

Los molares de los gonfoterios dejan ver una línea media generalmente bien marcada y que se va perdiendo progresivamente en aquellas piezas con un desgaste muy avanzado producto del uso y de la edad (Chávez-Aponte *et al.*, 2008). En hecho y confirmando lo anterior, los coneletes que se ubican hacia la zona media de los molares, se observan como los mamelones más desgastados dando lugar a figuras característicamente treboladas. Los molares superiores son generalmente más masivos y cortos que los inferiores, probablemente en respuesta a un mayor esfuerzo en la biomecánica de la masticación.

Los gonfoterios eran animales que ramoneaban hojas de árboles, comiendo alternativamente hierba y ramas de arbustos. Para ello, necesitaban molares fuertes, con grandes coneletes o mamelones aptos para la masticación y molienda de los alimentos que consumían. Estos molares evidenciaban generalmente tres pares de coneletes (M1 y M2) o cuatro pares de coneletes (M3) que se iban desgastando con el uso y la intensa masticación, dando lugar a formas treboladas en las cúspides. Se ha reportado también, ejemplares con un tercer molar con cinco o incluso siete

pares de coneletes (Alberdi *et al.*, 2002; Chávez-Aponte *et al.*, 2008).

Un gonfoterio, durante el desarrollo de su vida, evidenciaba un total de 3 molares en cada lado de la mandíbula (un total de 12 molares distribuidos en ambas mandíbulas, superior e inferior). Los animales jóvenes tenían tres molares en cada quijada, pero la mayoría de los individuos maduros tenían solamente dos y los individuos viejos tenían a menudo solamente uno. Los molares gastados en el frente de cada mandíbula iban siendo substituidos por los molares que crecían en la parte posterior.

Recabarren (2007) propone la hipótesis del uso de características morfológicas en los molares de gonfoterios como un elemento diagnóstico para discriminar a nivel genérico entre *Cuvieronius* y *Stegomastodon*, analizando para ello y desde el punto de vista sistemático, los restos de gonfoterios exhumados en la zona comprendida entre los 39° 39' y 42° 49' S, para lo cual realizó un interesante trabajo en base al estudio y observación de material fósil procedente de colecciones privadas o bien depositado en dos museos de la X Región (Región de Los Lagos) y del Instituto de Geociencias de la Universidad Austral de Chile.

Si bien este investigador realizó un exhaustivo trabajo de carácter morfométrico con numerosos restos de gonfoterios reportados en Chile, sus

conclusiones validan lo anticipado por Frassinetti *et al.*, (2005) quienes señalan que los molares de gonfoterios no permiten discriminar taxonómicamente entre *Cuvieronius* y *Stegomastodon*, ya que no es posible, según estos investigadores, precisar caracteres significativos con valor taxonómico que distinguan a un género de otro.

Las conclusiones del trabajo de Recabarren, indican que la morfología de los molares de gonfoterios colectados para Chile, no aporta de manera significativa para discriminar entre géneros, reconociéndose que los molares no son buenos indicadores taxonómicos y poseen escaso valor diagnóstico, lo cual podría deberse a una división o divergencia evolutiva reciente a nivel de géneros y en consecuencia, siguen siendo los datos aportados por cráneo y defensas, los de mejor y mayor valor taxonómico para este grupo de proboscídeos (Chávez-Aponte *et al.*, 2008).

Todo lo anterior, viene a confirmar lo sostenido por la mayoría de investigadores en el sentido que no se evidencia una significativa variabilidad en la morfología de los molares de los gonfoterios sudamericanos, de manera que estos restos fósiles no pueden ser considerados como elementos diagnósticos en ausencia de restos más completos del cráneo y / o defensas de estos animales, que hasta aquí resultan

ser los más informativos desde el punto de vista diagnóstico. Siendo así, se puede decir concluyentemente, que los molares de los gonfoterios sudamericanos no constituyen por sí mismos elementos con valor diagnóstico taxonómico (Páramo-Fonseca & Escobar-Quemba, 2010; Frassinetti y Alberdi, 2005).

### **BIBLIOGRAFÍA Y REFERENCIAS**

Alberdi, M.T., Prado, J.L. (1995). Los mastodontes de América del Sur, en Alberdi, M.T., Leone, G., Toni, E.P. (eds.), Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos 5 millones de años; un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental: Madrid, España, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, (CSIC), Museo Nacional de Ciencias Naturales, Monografías, 12, 277-292.

Alberdi, M.T., Prado, J.L., Cartelle, C. (2002). El registro de Stegomastodon (Mammalia, Gomphoteriidae) en el Pleistoceno superior de Brasil: Revista Española de Paleontología, 17(2),217-235.

Alberdi M. T., Corona-M E. (2005). Revisión de los gonfoterios en el Cenozoico tardío de México. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, v. 22, núm. 2, p. 246-260.

Ameghino, F. (1888). Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de

la República Argentina. Obras Completas, Buenos Aires V:469-480.

Bombin, M. & Huertas, G. (1981): Los mastodontes de Colombia (Nota preliminar).- Revista CIAF, 6 (1-3): 19-42, Bogotá. ISSN: 0120-2499

Cabrera A. (1929). Una revisión de los mastodontes argentinos. Revista del Museo de la Plata 32:61-144.

Canto, J. (1991). Posible presencia de una variedad de *Smilodon* en el Pleistoceno tardío de Magallanes. Anales del Instituto de la Patagonia Serie Ciencias Sociales (Chile) 20:96-99.

Carroll, R.L. (1988). Vertebrate Paleontology and Evolution. W. H. Freeman and Company, New York 1-698.

Casamiquela R. (1968). Noticia sobre la presencia de *Glossotherium* (Xenartra, Mylodontidae) en Chile central. Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso 1:143-172.

Casamiquela R. (1969). Enumeración crítica de los mamíferos continentales pleistocenos de Chile. Rehue (Revista del Centro de Antropología, Universidad de Concepción) 2:143-172.

Casamiquela R. (1972). Catalogación crítica de algunos vertebrados fósiles chilenos. II Los mastodontes. Ameghiniana 9(3):193-208.

- Casamiquela, R.M., Shoshani, J., Dilehay, T.D. (1996). South American proboscidean; general introduction and reflections on Pleistocene extinctions, en Shoshani, J., Tass, P. (eds.), *The Proboscidea: Evolution and Paleoecology of Elephants and their relatives*: Oxford, Oxford University Press, 316-320.
- Casamiquela R. (1999). The Pleistocene vertebrate record of Chile. *Quaternary of South America & Antarctic Peninsula* 7:91-107.
- Chávez-Aponte, E.O, Alfonso-Hernández, I. y Carrillo-Briceño, J.D. (2008) Morfología dentaria de los gonfoterios de la localidad de Muaco, estado Falcón, Venezuela. *INCI v.33 n.10 Caracas oct. 2008*.
- Cozzuol, M.A., Mothé, D., Avilla, L.S. (2011). A critical appraisal of the phylogenetic proposals for the South American Gomphotheriidae (Proboscidea: Mammalia). *Quaternary International*. doi:10.1016/j.quaint.2011.01.038.
- De Porta, J. (1969): Les vertébrés fossiles de Colombie et les problèmes posés par l'isolement au continent Sud-américain. - *Palæovertebrata*, 2 (2):77-94. ISSN: 0031-0247.
- Ferretti, M.P. (2008): A Review of South American Proboscideans. Lucas, S. et al. (eds.). *Neogene Mammals*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin 44: 381-396. ISSN: 1524-4156.
- Ficcarelli, G., Borselli, V., Herrera, G., Moreno Espinosa, M. & Torre, D. (1995). Taxonomic remarks on the South American Mastodons referred to *Haplomastodon* and *Cuvieronius*. - *GEOBIOS*, 28 (6): 745-756. ISSN:0016-6995.
- Frassinetti, D. (1985). Restos de un mastodonte en Alto de Boroa y antecedentes de otros hallazgos en la región de la Araucanía. *Bol. Mus. Reg. Araucanía (Temuco)*. 2: 91-96.
- Frassinetti, D. & Salinas, P. (1986). Nuevos hallazgos de mastodonte ocurridos en Chile. *Noticiario Mensual Mus. Nac. Hist. Nat., Chile*. 311: 3-6.
- Frassinetti D. y Alberdi M. T. (2000), Revisión y estudio de los restos fósiles de mastodontes de Chile (Gomphotheriidae): *Cuvieronius hyodon*, Pleistoceno Superior. *Estudios Geol.*, 56:197-208.
- Frassinetti D. y Alberdi M. T. (2005). Presencia del género *Stegomastodon* entre los restos fósiles de mastodontes de Chile (Gomphotheriidae) Pleistoceno Superior. *Estudios Geol.*, 61: 101-107.
- Hay, O. P. (1922). Further observations on some extinct elephants. *Proc. Biol. Soc. Washington*. 35: 97 – 102.
- Hoffstetter, R. (1950). Observaciones sobre los mastodontes de Sud América y

especialmente del Ecuador. *Haplomastodon* subgen. Nov. De *Stegomastodon*. Publicaciones Escuela Politécnica Nacional, 1:1-39.

Hoffstetter, R. (1952). Les mammifères Pleistocènes de la République de l'Équateur. Mémoires de la Société Géologique de France, Nouvelle Série, 31:1-391.

Holland, W. J. (1920). Fossil mammals collected at Pedra Vermelha, Bahía, Brazil, by Gerald A. Waring. *Annals Carnegie Museum*. 13: 224-232.

Gómez, M. (2006): Revisión del registro fósil y distribución de los mastodontes (Proboscidea: Gomphotheriidae) del Cuaternario en Colombia. (Trabajo de Grado). 84p. Universidad de Antioquia, Facultad Ciencias Exactas y Naturales, Instituto de Biología, Medellín.

Kurten, B., Anderson, E. (1980). *Pleistocene Mammals of North America*: New York, Columbia University Press, 442.

Labarca, R; Prieto, A; Sierpe, V. (2008). Sobre la presencia de *Smilodon populator* Lund (Felidae, Machairodontinae) , en el Pleistoceno Tardío de la Patagonia meridional chilena. Actas del I Simposio de Paleontología en Chile, p. 131-135. 2-3 Oct. 2008.

Labarca, R., Alberdi, M.T. (2011). An updated taxonomic view on the family

Gomphotheriidae (Proboscidea) in the final Pleistocene of south-central Chile. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie e Abhandlungen* 262 (1), pp. 43e57 (15).

Lambert, W.D. (1996). The biogeography of the gomphotheriid proboscideans of North America, en Shoshani, J., Tassy, P. (eds.), *The Proboscidea; Evolution and Paleoecology of Elephants and their Relatives*: Oxford, Oxford University Press, 143-148.

Latcham, R. (1929). Los mastodontes chilenos. *Revista de Educación*. 6: 423-432.

Lucas, S.G., Alvarado, G.E. (2010). Fossil Proboscidea of the upper Cenozoic of central America: taxonomy, evolutionary and paleobiogeographic significance. *Revista Geológica de America Central* 42, 9e42.

MacFadden, B.J.; Siles, O.; Zeitler, P.; Johnson, N.M. & Campbell, K.E.Jr. (1983). Magnetic Polarity Stratigraphy of the Middle Pleistocene (Ensenadan) Tarija Formation of Southern Bolivia. *Quaternary Research*, 19: 172-187.

MacFadden, B.J. (2000). Middle Pleistocene climate change recorded in fossil mammal teeth from Tarija, Bolivia and upper limit of the Ensenadan Land-mammal age: *Quaternary Research*, 54, 121-131.

- Moreno, P. I., Villagrán, C., Marquet, P. A. y Marshall, L. G. (1994). Quaternary paleobiogeography of northern and central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 67: 487-502.
- Mothé, D., Avilla, L., Cozzuol, M., Winck, G. (2011). Taxonomic revision of the Quaternary gomphotheres (Mammalia: Proboscidea: Gomphotheriidae) from the south American lowlands. *Quaternary International*. doi:10.1016/j.quaint.2011.05.018.
- Mothé, D., Avilla, L., Cozzuol, M. (2012). The south American gomphotheres (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae): taxonomy, phylogeny, and biogeography. *Journal of Mammal Evolution*. doi:10.1007/s10914-012-9192-3.
- Osborn, H.F. (1923). New subfamily, generic and specific stages in the evolution of the Proboscidea: American Museum Novitates, 99, 1-4.
- Páramo-Fonseca, M.E., Escobar-Quemba, I.C. (2010). Restos mandibulares de mastodonte encontrados en cercanías de Cartagena, Colombia. *Geología Colombiana*, 2010 - Vol. 35 - ISSN 0072-0992.
- Pino, M., Chávez-Hoffmeister, M., Navarro-Harris, X., Labarca, R. (2012). The late Pleistocene Pilauco site, Osorno, south-central Chile. *Quaternary International* (2012), doi:10.1016/j.quaint.2012.05.001
- Prado, J. L., Alberdi, M. T. y Gómez, G. (2002). Late Pleistocene gomphotheres (Proboscidea) from the Arroyo Tapalqué locality (Buenos Aires, Argentina) and their taxonomic and biogeographic implication. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abh.*, 225: 275-296.
- Prado, J. L., Alberdi, M. T., Sánchez, B. y Azanza, B. (2003). Diversity of the Pleistocene Gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea) from South America. *Deinsea*, 9: 347-363
- Prado, J.L., Alberdi, M.T., Azanza, B., Sanchez, B. y Frassinetti, D. (2005). The Pleistocene Gomphotheriidae (Proboscidea) from South America. *Quaternary International* 126-128: 21-30.
- Prieto, A.; Labarca, R. & Sierpe, V. (2010) New evidence of the sabertooth cat *Smilodon* (Carnivora: Machairodontinae) in the late Pleistocene of southern Chilean Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 83: 299-307.
- Pohlig, H. (1912). Sur une vieille mandibule de 'Tetracaulodon ohiotocum' Blum., avec défense in situ: *Bulletin de la Société Belge Géologique*, 26, 187-193.
- Recabarren, O. (2007). Análisis de restos óseos de gomfoterios del área comprendida entre los 39° 39' y 42° 49'

S, Centro - Sur de Chile. Unpublished tesis para optar al grado de Licenciado en Ciencias Biológicas, Escuela de Ciencias, Universidad Austral de Chile, 53 pp.

Recabarren, O., Montero, I., Moreno, K., Chávez, M., Salvadores-Cerda, L., Martel\_cea, A., Canales, P., González, E., Navarro, X. R., Gallardo, M., Pino, M. (2008). Fauna fósil del sitio Pilauco, Osorno, Chile. I Simposio -Paleontología en Chile. Libro de Actas, p. 128-130.

Rodríguez, C., Rodríguez, E. & Rodríguez, C. (2009): Revisión de la fauna pleistocénica Gomphotheriidae en Colombia y reporte de un caso para el Valle del Cauca. - Boletín Científico Museo de Historia Natural, 13 (2): 78 - 85. ISSN: 0123-3068.

Schneider, C. O. (1927). Contribución a la Paleontología Chilena. Rev. Chilena Hist. Nat. 31: 272-276.

Simpson, G. & Paula Couto, C. (1957): The Mastodons of Brazil. - Bulletin of the American Museum of Natural History, 112 (2): 125-190, New York. ISSN: 0003-0090.

Tamayo, M. & Frassinetti, D. (1980). Catalogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat., Chile. 37: 323-399.

Tobien, H. (1973) On the Evolution of Mastodons (Proboscidea, Mammalia). Part I: The bunodont trilophodont groups. Notis. hezz. Landesant Bodensforsch., 101, 202-276.

Webb, S.D. (1976). Mammalian fauna dynamics of the Great American Interchange: Paleobiology, 2, 220-234.

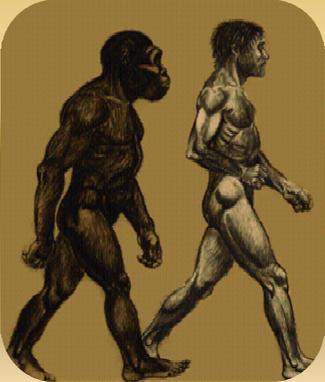
Webb, S.D. (1991). Ecogeography and the Great American Interchange: Paleobiologu, 17, 266-280.

Universidad de Santiago de Chile | Facultad Tecnológica Journal of Technological Possibilism





**Díaz, R. (2013). Paleontology and the fossil record: new answer to old question about the loneliness of human been as specie. Journal of Technological Possibilism. Volumen 1 Nº 2, p. 20-33. Julio 2013. ISSN 0719-174X.**



La paleontología humana o la búsqueda sistemática de nuestros antepasados y de los primeros homínidos (representantes del género humano y parientes cercanos de entre los primates), se ha constituido en una de las investigaciones científicas más apasionantes y llena de interrogantes. En cuanto al registro fósil, es posible averiguar el camino evolutivo del ser humano, señalando que vivía con otras especies con expresiones culturales y surgiendo el especismo como un fenómeno de extinción de homínidos cercanos.





Centro de Estudios Paleontológicos de Chile

**PALEONTOLOGY AND THE FOSSIL RECORD: NEW ANSWER TO OLD QUESTION ABOUT THE LONLINESS OF HUMAN BEEN AS SPECIE. (DÍAZ, R. 2013)**

The Journal of Thecnological Possibilism (J. technol. Possibilism) Volumen 1, Nº 2, p. 20-33. 2013. Universidad de Santiago de Chile

"Paleontology and the fossil record: a new answer to old question about the lonliness of human been as specie " (Díaz, R. 2013), es un artículo sobre paleontología humana que ha sido recientemente publicado en The Journal of Technological Possibilism (J. technol. possibilism) , una revista científica de la Universidad de Santiago (USACH) adscrita a Latindex "Sistema Regional de Información en Línea para Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal"(ISSN 0719-174X) y que busca dar a conocer trabajos sobre ciencia y tecnología. Puede ver y bajar el artículo en la siguiente dirección:

<http://www.possibilism.usach.cl/numero-actual-0>



**Centro de Estudios Paleontológicos de Chile**

**PALEONTOLOGÍA**

**BOLETÍN N° 1 AÑO 1 – CHILE, DICIEMBRE 2013**

**Una publicación del Centro de Estudios Paleontológicos de Chile**