

UCH-FC

MAG-B

S 714

C-L



UNIVERSIDAD DE CHILE-FACULTAD DE CIENCIAS-ESCUELA DE POSTGRADO

**ANÁLISIS MORFOMÉTRICO Y  
PALEOBIOGEOGRÁFICO DE LOS MOLARES DE LA  
FAMILIA GOMPHOTHERIIDAE EN SUDAMÉRICA**

**Tesis**

**Entregada A La  
Universidad De Chile  
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos  
Para Optar Al Grado De**

**Magíster en Ciencias Biológicas**

**Facultad De Ciencias**

**Por**

**Carlos Andrés Soto Tardón**

**Enero, 2017**

**Director de Tesis: Dr. Michel Sallaberry  
Co-Director de Tesis: Dr. Francisco Fontúrbel**



UNIVERSIDAD DE CHILE  
INFORME DE APROBACIÓN

TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de magíster presentada por el candidato.

Carlos Andrés Soto Tardón

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 19 de octubre de 2016.

Director de Tesis:

Dr. Michel Sallaberry

Co-Director de Tesis

Dr. Francisco Fontúrbel

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Patricio Moreno

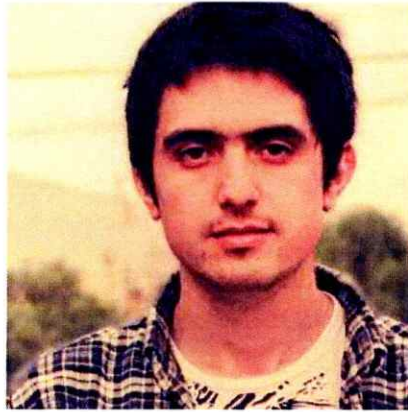
Dr. Alexander Vargas

Enero, 2017.

Quien se atreva a enseñar nunca debe dejar de aprender.

**John Cotton Dan**

## BIOGRAFÍA



Nací el 19 de febrero de 1991 en Santiago de Chile. Desde muy pequeño sentí la curiosidad por conocer y entender los fenómenos que sucedían en la naturaleza. Fue así como estudié la carrera de Pedagogía en Biología y Ciencias. Durante mi carrera, me interesó profundizar en el área de Biología, ingresando al programa de Magíster en Ciencias Biológicas en la Universidad de Chile. Ahí conocí el mundo de la paleontología, área en la que investigue por estos dos años. Además de ser profesor, soy un convencido del cuidado al medio ambiente y del respeto hacía esta.

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a mis padres por el apoyo dado, quien gracias a ellos descubrí el mundo de los estudios y la perseverancia. A mis hermanas; Angelina, que me da alegría todos los días y a Dahiana, quien me apoya y me hace reír. A mi abuelo, don Raúl Tardón; quien me enseñó a dar mis primeros pasos y con quien atesoro mis mejores recuerdos de niñez cuando salíamos a jugar, un ejemplo a quien dedico este magíster.

Agradecer al Dr. David Rubilar de MNHN del departamento de Paleontología, por permitirme investigar. Al Dr. Michel Sallaberry por sus orientaciones en la construcción de esta tesis y al Dr. Francisco Fontúrbel por su asesoramiento y sus constructivas críticas.

Agradecer a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile por permitirme perfeccionarme. A la Srta. Janet Guzmán por su carisma y buena voluntad en atender cada duda de manera oportuna.

Finalmente, quiero agradecer a mi comisión evaluadora constituida por el Dr. Patricio Moreno y el Dr. Alexander Vargas por sus constructivos comentarios y ayuda técnica en la generación de esta tesis.

## ÍNDICE DE MATERIAS

AGRADECIMIENTOS.....	IV
ÍNDICE DE MATERIAS.....	V
ÍNDICE DE TABLAS.....	VI
ÍNDICE DE FIGURAS.....	VII
ABREVIACIONES Y SIGLAS EN CASTELLANO.....	IX
RESUMEN.....	X
ABSTRACT.....	XII
Introducción.....	1
Registros de la Megafauna Fósil en Chile y Sudamérica.....	12
Hipótesis.....	26
Objetivo General.....	27
Objetivo Específicos.....	27
Materiales y métodos.....	28
Resultados.....	36
Discusión.....	42
Conclusión.....	50
Bibliografía.....	52
Anexos.....	63

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Edad Cronológica de Mamífero de América del Sur.....	14
Tabla 2. Registros Paleoecológicos en Chile hacia finales del Pleistoceno.....	15
Tabla 3. Tabla comparativa de la megafauna fossil hacia finales del Pleistoceno.....	22
Tabla 4. Agrupación de los datos de los molares.....	30
Tabla 5. Medida de molares de presentes en Chile.....	36
Tabla 6. Prueba a Posteriori de Tukey sobre los tres primeros AC.....	38
Tabla 7. Prueba a posteriori de Tukey de la Longitud.....	41

### INDICE DE TABLA DEL ANEXO.

Tabla A1. Medidas de molares de la familia Gomphotheriidae en bruto por grupos geográficos .....	72
---	----

## ÍNDICE DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Diferencias morfológicas entre los gonfoterios <i>C. hyodon</i> y <i>N. platensis</i> .....	3
<b>Figura 2.</b> Molar M3/m3.....	5
<b>Figura 3.</b> Distribución paleobiogeográfica de los hallazgos reportados de la Familia Gomphotheriidae. América del Norte y Sur.....	10
<b>Figura 4.</b> Distribución paleobiogeográfica de los hallazgos reportados de la Familia Gomphotheriidae. Chile.....	11
<b>Figura 5.</b> Distribución paleobiogeográfica de los grupos analizado de la Familia Gomphotheriidae. América del Norte y Sur.....	29
<b>Figura 6.</b> Modelo con las medidas realizadas para el análisis morfométrico.....	34
<b>Figura 7.</b> Escalamiento no métrico multidimensional para los 5 grupos diferenciados por colores.....	39
<b>Figura 8.</b> Gráfico de diagrama de caja ( <i>box plot</i> ) correspondiente a la variable Longitud.....	41

### ÍNDICE DE FIGURAS DEL ANEXO:

<b>Figura A1.</b> Molar m3/M3, SGO.PV.1e.....	63
<b>Figura A2.</b> Molar m3/M3, SGO.PV.43.....	64
<b>Figura A3.</b> Mandíbula inferior derecha. Los Vilos.....	65
<b>Figura 4A.</b> Molar M3/m3, SGO.PV.44.....	66



<b>Figura 5A.</b> Mandíbula inferior, SGO.PV.12.....	67
<b>Figura 6A.</b> Molar M3/m3 completo, SGO.PV.47.....	68
<b>Figura 7A.</b> Cráneo completo de Gomphotheriidae con molares m3/M3.....	70
<b>Figura 8A.</b> Defensas de la familia Gomphotheriidae asignada a la especie <i>Notiomastodon platensis</i> .....	71

## ABREVIACIONES.

AC: Ancho colina

Cal A.P: Años antes del presente

LT: Longitud total

m.a: Millones de años

m.s.n.m: Sobre el nivel del mar

SGO.PV: Colección de vertebrados fósiles del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago (Chile)

MNHN: Museo Nacional de Historia Natural de Santiago de Chile

## RESUMEN

La familia Gomphotheriidae se distribuyó ampliamente por América del Norte y del Sur. En Sudamérica se registran desde finales del Mioceno hasta el límite Pleistoceno/Holoceno, encontrándose fósiles en Venezuela, Brasil, Ecuador, Perú, Bolivia, Argentina, Chile y Uruguay. Se han postulado dos rutas migratorias para explicar el ingreso de esta familia a Chile: (1) por la vía andina ingresando por el Norte de Chile y (2) por las planicies brasileñas y zonas del Cono Sur ingresando a Chile desde Argentina (aproximadamente por los 38°S Región de la Araucanía).

Se midieron y analizaron molares provenientes de las colecciones del MNHN de Santiago de Chile y de la recolección de mediciones publicadas en la literatura, las cuales se agruparon en 5 grupos geográficos (Grupo A: México-Venezuela, Grupo B: Bolivia-Perú, Grupo C: Minas de Gerais, Grupo D: Chile y Grupo E: Santiago del Estero, Buenos Aires, Uruguay, Río Grande do Sul). Luego esto procedió a un análisis morfométrico mediante una prueba de MANOVA, prueba a posteriori de Tukey y un escalamiento no métrico multidimensional.

Los resultados mostraron que la variable AC3 es la más variable entre grupos, y la que mejor explica las diferencias entre el grupo de Chile con los otros, tratándose de la variable más sensible a las variaciones entre los grupos. Los análisis morfométricos sobre los anchos de las colinas evidenciaron que el grupo de Chile, presenta una morfología más parecida al grupo de Bolivia-Perú que al grupo procedente del Cono Sur (Santiago del Estero, Buenos Aires y Río Grande do Sul), lo cual sugiere que la vía de ingreso más

probable a Chile fue por la zona norte. En tanto que para el análisis morfométrico de la variable longitud, los resultados no permitieron proyectar una hipótesis biogeográfica.

## ABSTRACT

The Gomphotheriidae family is widely distributed in North and South America. In South America, they have been registered since the late Miocene to Pleistocene / Holocene boundary, finding fossils in Venezuela, Brazil, Ecuador, Peru, Bolivia, Argentina, Chile and Uruguay. Two migratory pathways were proposed in order to explain their entry into Chile. (1) by the Andean pathway entering via the north of Chile and (2) by the Brazilian plains and parts of the Southern Cone entering Chile from Argentina (approximately by 38 ° S region of Araucanía).

The MNHN's molars from Santiago of Chile and the gathering of measurement from literature published, were measured and analyzed, which were grouped into five geographic groups (Group A: Mexico-Venezuela Group B: Bolivia-Peru, Group C: Minas Gerais, Group D: Chile and Group E: Santiago del Estero, Buenos Aires, Uruguay, Rio Grande do Sul). Then, we proceeded to make a morphometric analysis through a MANOVA test, then a Tukey test and a non-metric multidimensional scaling.

The results showed that the AC3 variable is the most fluctuating among groups, and which explains best the difference between Chile with others, being the most sensitive variable to variations among groups. The morphometric analysis on the widths of the hills showed that Chile's group has a morphology similar to the Bolivia-Peru group that the group from the Southern Cone (Santiago del Estero, Buenos Aires and Rio Grande do Sul), suggesting that North of Chile was the most probable Chilean entry pathway. While for

morphometric analysis of variable length, its results are not allowed to project a biogeographic hypothesis.

## INTRODUCCIÓN

En Sudamérica, el Orden Proboscidea está representado exclusivamente por una sola familia, Gomphotheriidae (conocidos en español como gonfoterios), la que aparentemente habría ingresado al continente Sudamericano desde Norteamérica a través del Istmo de Panamá en torno a 2,5 – 3 Ma (Labarca et al. 2016) durante el gran intercambio biótico americano (Webb, 1991). La cual se distribuyó ampliamente por Venezuela, Brasil, Ecuador, Perú, Bolivia, Argentina, Uruguay y Chile, registrándose desde el Mioceno tardío hasta el límite Pleistoceno/Holoceno.

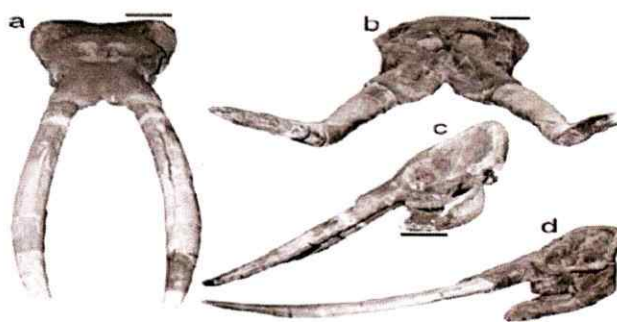
Desde comienzos del siglo XX han habido propuestas par darles una clasificación taxonómica a los gonfoterios la que aún se encuentra en debate (Mothé et al. 2012b). Muchos autores consideraron inicialmente que la familia Gomphotheriidae estaba representada por 3 géneros: *Cuvieronius* (Osborn, 1923), *Haplomastodon* (Hoffstetter, 1950) y *Stegomastodon* (Pohlig, 1912; citado en Mothé et al. 2012b). Más tarde, otros autores (Alberdi & Prado 1995; Alberdi et al. 2002; 2004, 2007; Prado et al. 2001; Prado & Alberdi, 2008; citado en Mothé et al. 2012b) sinominizaron el género *Haplomastodon* con *Stegomastodon*, reduciendo la diversidad de géneros de tres a dos, pero manteniendo tres especies: *Cuvieronius hyodon* (Fisher, 1814), *Stegomastodon platensis* (Ameghino, 1888) y *Stegomastodon waringi* (Hollan, 1920) (Fisher, 1814; Amenghino, 1888 y Hollland, 1920; citado en Mothé et al. 2012b). Posteriormente, Mothé et al. (2012a) propuso unir *S. platensis* y *S. waringi* bajo el nombre de *Notiomastodon platensis*, planteando además éste como un género endémico de Sudamérica. Este autor, no reconoce el género *Stegomastodon*

presente en Sudamérica bajo el argumento de que este género habitó en Norteamérica y que además presenta variantes morfológicas que permiten diferenciarlo de *Notiomastodon platensis*, tales diferencias se ven reflejadas en el número de lofos entre ambas especies en tipos de molares m2/M2 y m3/M3, disimilitudes morfológicas en la escápula, húmero, pelvis y fémur (Mothé et al. 2012b). Adicionalmente un estudio de morfometría geométrica realizada recientemente por Mothé & Avilla (2015) reveló diferencias en la forma mandibular entre *Stegomastodon* de Norteamérica y *Notiomastodon* en Sudamérica. Sin embargo, pese a las diferencias morfológicas mostrada entre ambos ejemplares, algunos autores como Labarca et al. (2016) consideran *Notiomastodon* como sinónimo de *Stegomastodon*, argumentando que se requiere de un número mayor de materiales de *Stegomastodon* de Norteamérica para evaluar posibles diferencias morfológicas entre éste y las formas Sudamericanas. Dado aquello, en la actualidad se reconoce en Sudamérica las especies *Notiomastodon platensis* (*Stegomastodon*), *Cuvieronius hyodon* y *Amahuacaterium peruvium*.

Algunas diferencias morfológicas entre *C. hyodon* y *N. platensis* incluyen la presencia o ausencia de una banda de esmalte en los incisivos superiores, formas de los incisivos y forma del cráneo. Con respecto a la primera diferencia, la banda de esmalte está presente en individuos juveniles y adultos en *C. hyodon*. En tanto que para *N. platensis*, sólo ha sido visualizado en algunos individuos juveniles pero no en adultos. En cuanto a la forma de los incisivos, la especie *N. platensis* presenta una curvatura en la cara más posterior (Fig. 1a y 1c), mientras que los incisivos de *C. hyodon* muestran una retorsión (Fig. 1b y 1d), Los alvéolos de los premaxilares son más divergentes en *C. hyodon* que en *N. plantesis*. Finalmente, con respecto a la forma del cráneo, *C. hyodon* presenta un cráneo más bajo y



alargado en comparación con *N. platensis*, que muestra un cráneo más corto y alto (Fig. 1a, 1b, 1c y 1d). En relación a una de las características compartidas entre ambas especies, se encuentra la ausencia de incisivos inferiores, lo que contrasta con *A. peruvium* donde se ha reportado su presencia (Mothé et al. 2012b).

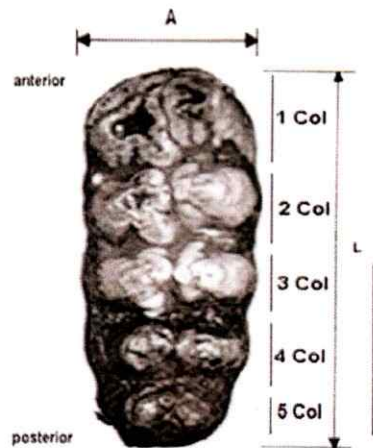


**Fig. 1:** Diferencias morfológicas entre los gonfoterios *C. hyodon* y *N. platensis*. **a.** Vista anterior de un cráneo de *Notiomastodon platensis* con defensas curvadas provenientes de la provincia de Buenos Aires, Argentina (MLP 8-1, Museo de La Plata colección paleontológica). **b** Vista anterior de un cráneo de *Cuvieronius hyodon* con defensas retorcidas de la localidad de Bolivia, Tarija (MACN Pv 1291, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" colección paleontológica). **c** Vista lateral del mismo espécimen mostrado en **a**. **d** Vista lateral del espécimen descrito en **b** (Figura tomada de Mothé et al. 2012b) Nota: No fue posible acceder a la escala.

Los molares de la familia Gomphotheriidae son caracterizados como bunodontos. Estos presentan a lo largo de la cara oclusal un patrón de hileras transversales llamado lofos (o colinas). A su vez, cada lofo está integrado por un par de cúspides en forma de conos y cúspides de menor tamaño (o cónulos) que cubren los espacios intermedios entre los lofos. Además, dependiendo del número de lofos que pueda exhibir cada molar, éstos pueden ser

clasificados como trilofodontos (molares m1/M1 y m2/M2), tetra, penta y/o heptalofodontos (m3/M3) (Alberdi et al. 2002), donde el lobo alojado en el lado más posterior del molar es llamado talón. Cabe señalar, que se le designa con letras mayúsculas si el molar pertenece al maxilar superior y con letras minúsculas si se localiza en el maxilar inferior. En cambio, se usa la terminología M3/m3 cuando no es posible identificar si el molar pertenece a la mandíbula superior o inferior; mismo criterio que se emplea para los demás molares (Recabarren, 2007). Finalmente, producto del desgaste que genera la masticación puede dar lugar a la aparición de figuras treboladas sobre la cara oclusal, las cuales pueden ir de simples (presencia de pocos cónulos entre las cúspides principales) a complicadas (mayor presencia de cónulos entre las cúspides principales) (Gadens, 2007). En la Figura 2 se presenta un molar m3/M3.

Los molares de la familia Gomphotheriidae presentan una alta variabilidad, ya sea en el tamaño como en la forma de la cara oclusal lo que hace sólo posible una diagnosis a nivel de familia. En consecuencia, esto supone un inconveniente al clasificarlos a nivel de especie cuando sólo se cuentan con molares. Sin embargo, cuando estas piezas son halladas junto a incisivos y cráneos, es posible inferir a qué especie corresponden (Recabarren et al. 2014).



**Fig. 2:** Molar M3/m3. Vista desde la cara oclusal. 1Col = primera colina; 2Col = segunda colina; 3Col = tercera colina; 4Col=cuarta colina; 5Col= quinta colina; A= Ancho. Museo histórico municipal de Osorno (MHMO/PI/14). La barra negra representa la escala y equivale a 10 cm. (Imagen tomada de Recabarren et al. 2014).

Dado que hasta la fecha las únicas características diagnósticas en gonfoterios se limitan al hallazgo de cráneos e incisivos, ha sido posible comprobar qué ejemplares han ocupado determinadas zonas. Es así que se conoce que los reportes diagnósticos asociados a *C. hyodon* se restringen en Sudamérica a Ecuador, Perú y Bolivia, siendo en éste último donde más han abundando sus registros (localidad de Tarija – Bolivia). En tanto que para *N. platensis*, sus hallazgos que han permitido diagnosticarla a esta especie donde se ha encontrado en Colombia, Ecuador, Venezuela, Perú, Brasil, Argentina y Chile (ver figura 3 donde se exponen el número de registros diagnósticos reportados por la literatura para cada ejemplar) (Mothé & Avilla, 2015; Frassinetti & Alberdi, 2000; Gadens, 2007; Labarca & Alberdi, 2016; Alberdi et al. 2004; Alberdi & Corona, 2005).

Tradicionalmente, se han postulado dos hipótesis referentes a la presencia inicial de los gonfoterios en Sudamérica. La primera de ellas sostiene que provienen desde

poblaciones de gonfoterios de Norteamérica, ocurriendo durante el Pleistoceno medio o temprano (2.5 - 3 Ma) tras el surgimiento del Istmo de Panamá (Labarca & Alberdi, 2011). Si se acepta este planteamiento bajo la premisa de aceptar el endemismo de *N. platensis*, se reconocería que sólo un linaje evolutivo ingreso a Sudamérica (atribuible a la especie *Cuvieronius hyodon*, que también se ha reportado en Norteamérica), y luego de su arribo, *C. hyodon* habría dado origen a *N. platensis* en Sudamérica según el planteamiento de Lucas (2013). La segunda hipótesis, plantea la presencia de gonfoterios en Sudamérica desde el Mioceno tardío (9,5-9,0 Ma) tras el hallazgo de la especie *Amahuacatherium peruvium* en la Amazonía Peruana (Campbell et al. 2009). Sin embargo, su descubrimiento aún está en discusión en espera de nueva evidencia fósil que permita estudiar mejor su origen y edad.

En cuanto a la ruta de ocupación que utilizaron los gonfoterios en Sudamérica, se han propuesto dos corredores migratorios: uno por la vía andina usado preferentemente por *C. hyodon*, y otro por las planicies brasileñas usado por *N. platensis* (Alberdi & Prado, 1995; Prado et al. 2003 y Mothé et al. 2012b). Dichas propuestas se fundan bajo la razón que evidencia la distribución paleobiogeográfica de los hallazgos reportados y actualizados en gonfoterios (Fig. 3). En relación al tipo de hábitat, *C. hyodon* mostró una preferencia por habitar pastizales abiertos de climas fríos o templados por sobre altitudes de 1500 m.s.n.m, siendo hallados por Ecuador, Perú y Bolivia (Labarca & Alberdi, 2011). En tanto que para *N. platensis*, se postula a que prefirió ambientes templados con llanuras más cálidas y húmedas localizados en tierras bajas, mostrando una dispersión geográfica a través de planicies y sectores costeros de Venezuela y Brasil, dispersándose además hacia el sur en Argentina (Alberdi & Prado, 1995; Frassinetti & Alberdi, 2005; Chávez-Aponte et al. 2008). Sin

embargo, hallazgos recientes han documentado restos atribuibles a *N. platensis* en localidades andinas de alta altitud en Colombia (Nemocón, Cundinamarca), Ecuador (Punin, Chimborazo) y Perú (Leclishpampa, Lima), en el caso de éste último; sus restos fueron hallados por sobre los 3900 m.s.n.m. (Mothé & Avilla, 2015). Estos registros sugieren que *N. platensis* fue una especie capaz de habitar latitudes altas en zonas Andinas.

En cuanto a la procedencia paleobiogeográfica de las poblaciones de gonfoterios en Chile, se han postulado dos hipótesis. La primera de ellas, enunciada por Labarca & Alberdi, (2011) y Moreno et al. (1994) sostiene que los gonfoterios colonizaron territorio nacional desde poblaciones provenientes del altiplano boliviano, donde habría utilizado un corredor desértico entre los 18°S y 29°S, lo que coincide con la formación de paleolagos producto de un aumento fluvial, generando una expansión de la biota en tierras bajas. Asimismo, Moreno et al. (1994) proponen un corredor de alta altitud entre los 23°S y 29°S, probablemente a través de valles transversales que conectan los Andes con tierras bajas, donde la migración pudo haber continuado hacia el Sur. A su vez, éste corredor desértico pudo permanecer abierto durante finales del Pleistoceno, en la cual con el aumento pluviosidad trajo humedad en la zona del altiplano y al oeste del borde de los Andes (Santoro & Latorre. 2009). En tanto que para la segunda hipótesis biogeográfica, enunciada también por Moreno et al. (1994), se propone que su arribo provino desde Argentina, ingresando a Chile mediante corredores disponibles en aquellos puntos donde la cordillera de los Andes es de reducida altitud (aproximadamente por los 38°S Región de la Araucanía) durante periodos interestadiales (periodos de calidez) en el Pleistoceno, desde la cual colonizaron al centro de Chile expandiéndose hacia Chile centro/sur (31°S - 42°S)

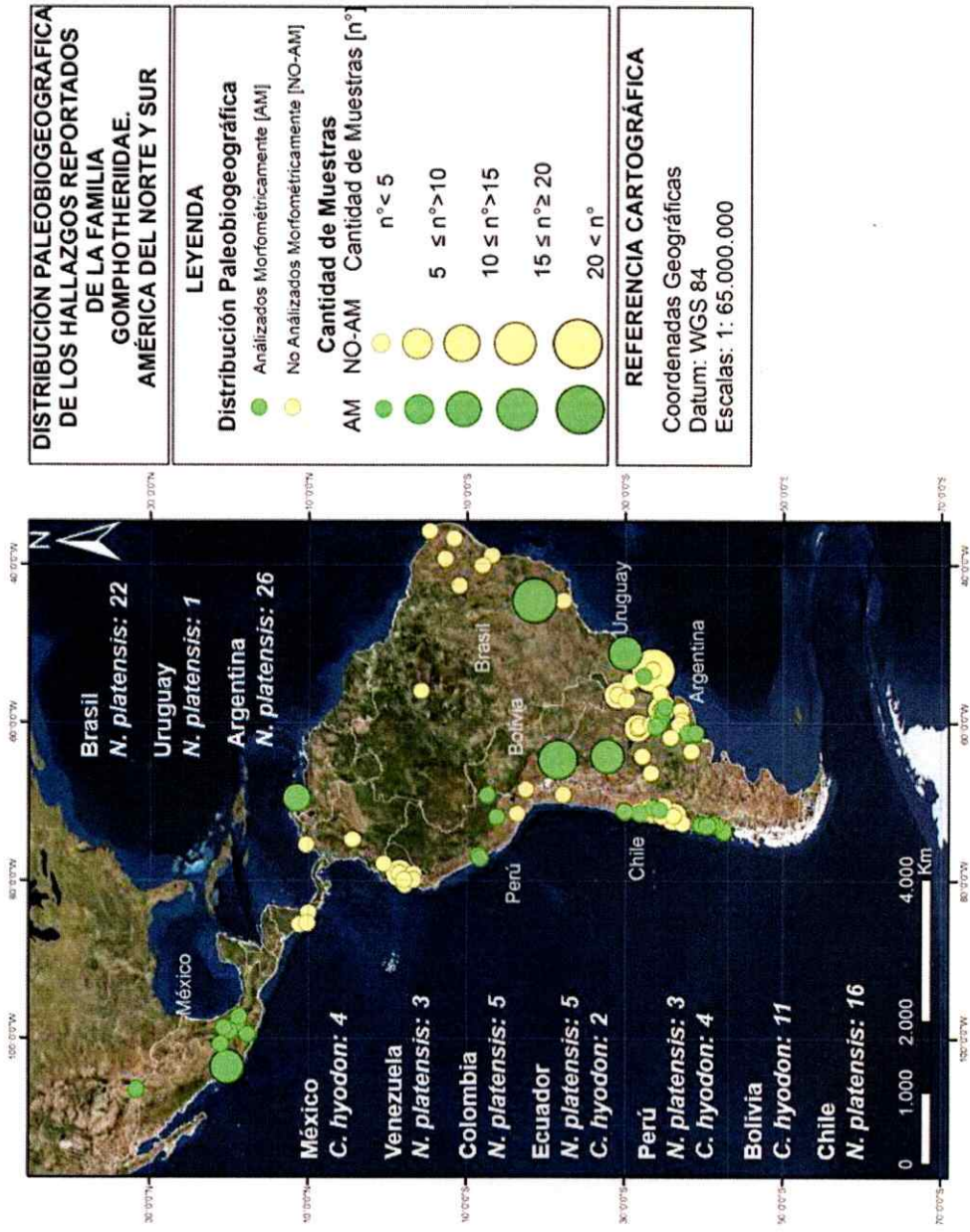
Al estudiar el registro de los gonfoterios en Chile, éste es el más abundante entre los mamíferos del Pleistoceno (Casamiquela, 1999; Frassinetti & Alberdi, 2000, 2005 y Moreno et al. 1991). Su distribución geográfica se concentra en la zona Centro-Sur cercana a la costa y en el valle Central (Casamiquela, 1999), cuyos hallazgos reportados se han dado desde la Región de Antofagasta (Río Salado, 22°S) hasta la región de los Lagos (Castro, 42°S) según lo mostrado en la Figura 4. Con respecto a la zona norte, algunos autores como Moreno et al. (1991) mencionan la presencia de restos que pueden corresponder a gonfoterios en la zona andina de Ollague (Región de Antofagasta). Sin embargo, estos restos son conocidos a partir de descripciones inexactas y su material no está disponible en colecciones científicas. Una evidencia que parece indicar la presencia del género *Cuvieronius* en la alta meseta andina (Región de Tarapacá) es un dibujo de un colmillo completo atribuible a este género descrita por Latcham (1929) depositada en el Museo de Historia Natural (Santiago de Chile). Sin embargo, su evidencia no ha sido encontrada. Una evidencia que comprueba la presencia de la familia Gomphotheriidae en la Zona norte, está en el hallazgo de dorsal de costilla proveniente de Río Salado (Región de Antofagasta) (López, et al. 2010). En relación a la presencia del género *Notiomastodon*, su presencia fue reportada el año 2011 en la Región Metropolitana tras el hallazgo de un cráneo junto a incisivos que lo hacen clasificar a éste género, así como también otros hallazgos fortuitos en San Vicente de Tagua Tagua y Tierras Blancas (Región de Coquimbo). No obstante, pese a estos hallazgos aún persiste incertidumbre taxonómica en reconocer la presencia de uno o ambos géneros, debido a la escasez de colmillos y cráneos que permitan una identificación más precisa, dado que hasta ahora abundan molares y piezas que no sirven

para la diagnosis entre *C. hyodon* y *N. plantesis* (Frassinetti y Alberdi, 2005.; citado en Labarca & Alberdi, 2011). Si bien un estudio realizado por Nuñez et al. 1994 cita la presencia de restos asignado al ejemplar *Cuvieronius* en la localidad de Quereo (Región de Coquimbo), su descripción sólo se limita a mencionar que se trata de un adulto joven, no dando así una representación más detallada sobre las características morfológicas que permitan zanjar su diagnosis. Asimismo, Casamiquela et al. 1996 menciona la presencia de *Cuvieronius* en Monte Verde (Región de los Lagos) tras el hallazgo de un incisivo. Sin embargo, su descripción actual corresponde al ejemplar de *Notiomastodon* tras una asignación inequívoca, dado que esta muestra presenta una curvatura en la cara más posterior y no una retorsión como es el caso de *Cuvieronius hyodon*. Sin bien también Casamiquela et al. 1996 también menciona la presencia del *Cuvieronius* en San Vicente de Tagua Tagua, no detalla bajo qué criterio morfológico realizó su clasificación.

Hasta la actualidad existe una incertidumbre sobre la vía de ingreso de los gonfoterios a Chile donde no ha habido estudios previos que respondan a esta pregunta. Desde este punto de vista, no se puede asegurar que los gonfoterios vienen de una vía trasandina desde la Argentina a pesar de tener una distribución comprobada desde la IV Región hasta la XIV Región, sí se han documentado restos atribuibles a *N. platensis* en la localidad La Huaca (Provincia de Piura), Arequipa y en la Provincia de Canta (Lima) en Perú (Alberdi et al. 2004 y Mothé & Avilla, 2015), y de *C. hyodon* en Ayusbamba (Cuzco) y Tarija (Bolivia), y un fragmento dorsal de costilla reportado por López et al. (2010) atribuible a Gomphotheriidae (Sector de Río Salado Región de Antofagasta). Esto sugiere más de una probable vía de ingreso al territorio nacional, vía que también es sugerida por otros autores como Labarca & Alberdi, (2011) y Labarca (2015).

Para finalizar esta sección, recientes hallazgos pertenecientes a la familia Gomphotheriidae en Chile ha favorecido a aportar al patrimonio cultural nacional e internacional en torno a esta familia y, en consecuencia, ha habido un reciente interés en potenciar su difusión social y su investigación científica. Es por eso, que el presente trabajo busca aportar un conocimiento novedoso sobre la paleobiogeografía de gonfoterios en Sudamérica, con especial énfasis en Chile.





**Fig. 3:** Distribución de hallazgos de la Familia Gomphotheriidae en América del Norte y Sur. Entre paréntesis representa la cantidad de evidencia diagnóstica reportada (cráneos e incisivos) encontrada por país para *C. hyodon* y *N. platensis*

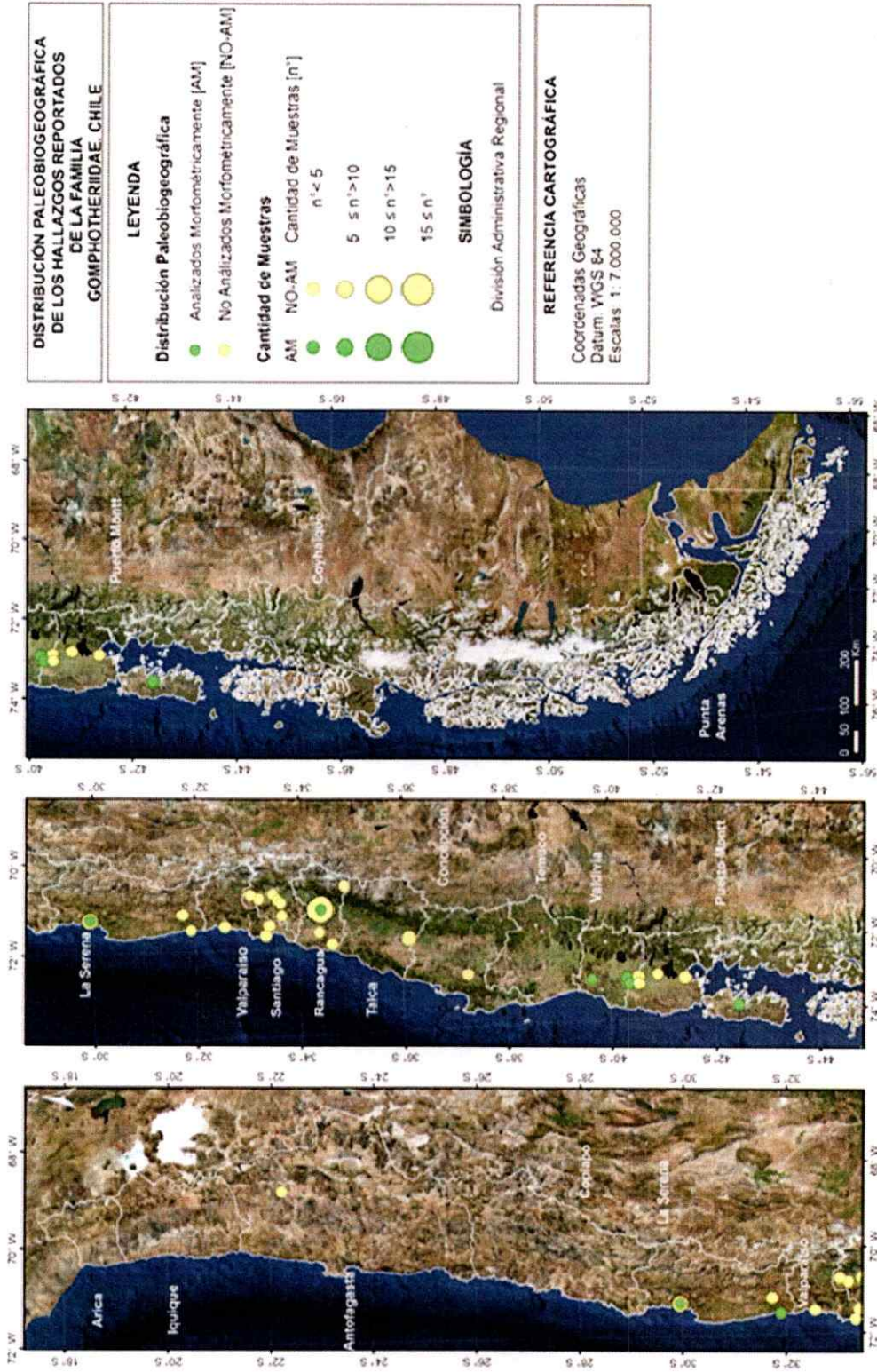


Fig. 4: Distribución de hallazgos reportados de la Familia Gomphotheriidae. Chile.

## REGISTROS DE LA MEGAFaUNA FÓsIL EN CHILE Y SUDAMÉRICA

Existe un amplio registro de la megafauna fósil en Chile que data hacia finales del Pleistoceno, la cual abarca desde la Región de Arica y Parinacota hasta la Región de Magallanes. El registro que se expone a continuación, viene a despejar incógnitas tales cómo con qué megafauna convivieron los gonfoterios en Chile y el resto de Sudamérica. Qué registros han sido hallados de megafauna fósil en la zona norte, centro y sur de país y de qué manera dichos registros pueden servir para potenciar las rutas biogeográficas de ingreso a Chile abordadas en esta tesis.

En la zona norte (19 – 31°S) se han documentado numerosos registros fechados hacia finales del Pleistoceno, las cuales son un claro indicio del establecimiento de una vía andina que posibilitó la colonización hacia el Centro - Sur de Chile. Algunos de los principales registros que han sido hallados en el Norte de Chile (Región de Antofagasta y Región de Tarapacá) pertenecen a los géneros *Megatherium*, *Equus*, *Scelidodon*, *Diabolotherium*, *Macrauchenia* y *Vicugna* (Oliver, 1926; Casamiquela, 1969; Moreno et al. 1991; Casamiquela, 1967; Casamiquela, 1999; Oliver, 1935; Bostelmann et al. 2011; Pardiñas et al. 2008; Casamiquela, 1969-70; Gelfo et al. 2008; Labarca & Prieto 2009; Nordenskjold, 1996; López et al. 2010. Citado en Labarca, 2015), en el caso de los 4 últimos géneros mencionados, comparten las mismas especies con la zona del Altiplano como se indica en la tabla 3 al final de este capítulo.

En la zona centro y sur (32 – 53°S) del país también se han hallado numerosos registros de la megafauna fósil fechados hacia finales del Pleistoceno. Estos registros tienen como características en común estar ausente en el norte del país y tener una marcada presencia en el centro y sur de Chile. Algunos de los ejemplares que cumplen esta condición son el género *Myiodon* (Reportado en la Región de Aysén y Magallanes) (Brandoni et al. 2010; Esteban, 1996 & Scillato-Yané et al. 1995), *Glossotherium* (Región de la Araucanía) (Casamiquela, 1958), *Hemiauchenia* (Región de los lagos) (Labarca, 2015) y *Antifer* (limitada en la Región de Coquimbo y Metropolitana) (Núñez et al. 1994 y Labarca & Alcaraz, 2011). Cabe señalar que los géneros antes mencionados se han reportado también en Argentina y en el Altiplano, a excepción de *Myiodon* quien no muestra una distribución en el Altiplano. Las edades por la cual se han asignado estos hallazgos derivan desde el Pleistoceno final (Casamiquela, 1999; Núñez et al. 1994; Moreno et al. 1994 y Labarca, 2015).

Frente al estudio de la megafauna fósil en Chile, es importante contextualizar y mencionar previamente las condiciones medio ambientales en territorio nacional de Norte a Sur en la que se enfrentaron estos ejemplares. Por lo que a continuación se expone en la tabla 1 las edades cronológicas que se abordan en este capítulo y en la tabla 2, los principales registros paleoecológicos en Chile.

Tabla 1. Edad mamífero - terrestres de América del Sur

Ka*	Épocas	Pisos – Edades América del Sur
-8	Holoceno (11.7 A.P Ka) (IUGS, 2009; Walker et al. 2009)	Platense (desde los 8 Ka A.P) (Cione et al. 2007)
-130		Lujanense (desde los 130 Ka A.P) (Cione et al. 2007)
-400		Bonaerense (desde los 400 Ka) (Verzi et al. 2004)
-1200		Ensenadense (2 desde los Ma) (Soibelzon, 2010)
2000	Pleistoceno (2.59Ma) (IUGS, 2009)	

\*Ka: Miles de Años antes del presente

Tabla 2. Registros paleoecológicos hacia finales del Pleistoceno en Chile.

<p><b>Norte</b></p> <p>Aumento de la pluviosidad entre 18.000 – 14.100 y 13.800 – 9.700 cal A.P. Esto propició la formación de extensos paleolagos y establecimiento de paleohumedales distribuidos ampliamente entre 1.200 – 3.500 m.s.n.m (latitud 18°S a 25°S). En consecuencia, estos cambios habrían facilitado un descenso y expansión de la línea de vegetación bajo los 3.000 m.s.n.m sobre un paisaje que es dominado actualmente por un desierto hiperárido. Esta vegetación se caracterizó por ser herbácea en las que se encontraron vegetación perteneciente a la Familia Poaceae, Brasicaceae, Fabaceae, Asteraceae, Chenopodiaceae, Portulacaceae y Caryophyllaceae (Santoro et al. 2001; Latorre, 2005; Santoro &amp; Latorre, 2009; Quade et al. 2008; Nester et al. 2007).</p>
<p><b>Centro</b></p> <p>Uno de los registros mejor estudiados está en Tagua Tagua. En esta localidad, se registró periodos de aridez entre 21.000-19.500 y 17.000-15 000 cal A.P., y dos intervalos húmedos entre 19.500 a 17.000 cal AP (correspondiente al último máximo glaciar) y 13.500 a 11.500 cal AP. Entre los 21.500 – 13.790 cal A.P. se registra un aumento de Chenopodiaceae y gramíneas. Así como también, se reporta la presencia de <i>N. dombeyi</i>, <i>Prumnopitys andina</i> y una disminución de <i>Acaena</i>, Gunneraceae y <i>Nothofagus</i>. Entre los 13.790 – 11.790 cal A.P. se registra un aumento de Cyperaceae, Asteraceae-Tubuliflorae, Amaryllidaceae, Apiaceae, Euphorbiaceae y Typha, en tanto una disminución de <i>Nothofagus</i> tipo <i>dombeyi</i> y <i>Prumnopitys</i> (Valero-Garcés et al. 2005 y Latorre, 2008).</p>
<p><b>Sur</b></p> <p>Estudios en la X región indican condiciones de hiperhumedad entre los 24.000 – 17.800 cal A.P. Posterior a esta fecha, hubo aumento de la temperatura que conllevó a la desglaciación y establecimiento del bosque nordpatagónico (<i>Myrtaceae</i>, <i>Drimys</i>, <i>Weinmannia</i>, <i>Hydrangea</i>, <i>Pseudopanax</i>, <i>Podocarpus</i>, entre otros) sobre áreas que eran ocupadas anteriormente por las lenguas glaciares. Ya a los 11.000 cal A.P. hubo un aumento de <i>Eucryphia</i> y <i>Caldcluvia</i>, seguido de un clima más frío y húmedo entre los 7.500 – 5.500 cal A.P., continuando con el establecimiento actual del bosque mixto Valdiviano / Nordpatagónico (Moreno et al. 2015).</p>

A continuación se detallan los ejemplares de la megafauna fósil encontrados en Chile y Sudamérica:

A) Familia Megatheriidae: Estuvo representada en Chile por el género *Megatherium*. Éste género se ha registrado desde el norte Grande hasta el centro sur del país. En el norte se ha encontrado en la Región de Arica y Parinacota (Pampa del Tamarugal) (Oliver, 1926 y Casamiquela, 1969), Región de Antofagasta (Chiu-Chiu y Jalquincha) (Moreno et al. 1991 y López et al. 2010), Región Metropolitana (Chacabuco, Peñalolen) y en la Región de O'Higgins (Colchagua) (Frassinetti y Azcárate, 1974; Fuenzalida, 1936; Fuenzalida, 1963 y Oliver, 1926). Aunque se desconoce la datación exacta de estos hallazgos, se estima que son alrededor del Pleistoceno final (Lujanense) (Casamiquela, 1999. Citado en Labarca, 2015). A nivel sudamericano se presupone que esta familia abarcó desde el Mioceno Medio al Holoceno temprano (Carlini et al. 2002; De Iullis, 2006; Politis. et al. 2003; Pujós 2006. Citado en Labarca, 2015).

B) Familia Mylodontidae: Estuvo representada en Chile por el género *Mylodon*, *Glossotherium* y *Scelidodon*. Para el caso del género *Mylodon*, éste ha sido encontrado en la Región de Aysén y Magallanes, la cual ha sido datada en sitios de la Región de Magallanes desde los  $14.240 \pm 60$  A.P. hasta  $9.700 \pm 100$  A.P. (Citado en Labarca, 2015). En tanto que para su distribución en Sudamérica, estos se registran en Sur de Brasil, Paraguay, Uruguay y Argentina (Brandoni et al. 2010; Esteban, 1996 y Scillato- Yané et al. 1995). Con respecto al género *Glossotherium*, ha sido registrado sólo en el sector de Lonquimay (Región de la Araucanía) (Casamiquela, 1968). Este hallazgo ha servido para postular una colonización desde Argentina por medio de una vía trasandina en la cordillera de los Andes en el Sur de

Chile (Casamiquela 1968 y Moreno et al. 1994), asignando este ejemplar hacia el Lujanense (Pleistoceno Superior) (Casamiquela, 1999). En cuanto a su distribución en Sudamérica, se ha reportado en Venezuela, Colombia, Perú, Bolivia, Brasil, Uruguay y Paraguay; siendo asignados al Pleistoceno Superior (Esteban, 1996; Paula Couto, 1979; Pujós y Salas 2004; Scillato-Yané et al. 1995; Ubilla et al. 2004. Citado en Labarca, 2015). Finalmente, para el género *Scelidodon*, hasta el momento sólo se ha registrado en Chile específicamente en la Pampa del Tamarugal (Región de Tarapacá), la cual se asigna al Pleistoceno Superior (Lujanense) (Casamiquela, 1967; Casamiquela, 1999 y Oliver, 1935). Cabe destacar, que la subfamilia de esta familia es considerada endémica para Sudamérica (Subfamilia *Scelidotheriinae*) no participando en consecuencia durante el Gran Intercambio Biótico Americano (Miño-Boillini y Carlini, 2009. Citado en Labarca, 2015). Algunos hallazgos reportados de restos postcraneales de *Scelidotheriinae* se han citado en la comuna de Conchalí y San Bernardo (Región metropolitana) según lo señalado por Moreno et al. (1991); y Tamayo y Frassinetti, (1980). En cuanto a su distribución en Sudamérica, la subfamilia *Scelidotheriinae* ha sido reportada durante el Pleistoceno en Ecuador, Brasil, Uruguay, Bolivia, Perú, Argentina y Chile (Carlini et al. 2005; McDonald y Perea, 2002; Miño-Boillini y Carlini, 2009; Pujós y Salas 2004. Citado en Labarca, 2015); siendo reportada desde el Mioceno medio como registro más antiguo en Argentina (Labarca, 2015).

C) Familia Megalonychidae: En Chile estuvo representada por el género *Diabolotherium*. Este género se ha hallado en la Región de los Lagos (Sector Baño Nuevo), con un fechado que indica un periodo final del Pleistoceno (Mena y Stafford, 2006). Así como también, se reportan hallazgos de este género en el Desierto de Atacama, Patagonia Argentina y zona del Altiplano (Perú y Bolivia) (Casamiquela 1969-70; Bostelmann et al. 2011; Pardiñas et al. 2008. Citado en Labarca, 2015).



D) La Familia Macraucheniidae: En Chile estuvo representada por el género *Macrauchenia*. Este género ha sido documentado en la Región de Antofagasta, Región de Coquimbo, Región Metropolitana, Región de Aysen y Región de Magallanes. En los fechados radiocarbónicos que se han realizado en la cueva del Milodón y Cueva las Guanacas (Región de Aysén y Magallanes) estiman un rango entre 13.500 y 10.200 A.P. En tanto que para Chile central su datación también se diagnóstica hacia el Pleistoceno superior (Casamiquela, 1999). Lo interesante de esta familia, es que es considerado un género endémico para Sudamérica, la cual no sólo ha sido registrada en Chile, sino que también en Uruguay, Argentina, Perú y Bolivia desde la edad Bonaerense hasta el Lujanense (Pleistoceno medio al Pleistoceno final) (Bond et al. 1995; Casamiquela, 1999; Guérin y Faure, 2004b; Paula Couto, 1979; Pujós y Salas, 2004; Ubilla et al. 2004. Citado en Labarca, 2015).

D) Familia Equidae: En Chile estuvo representado por los géneros *Equus* y *Hippidion*. Para el caso del género *Equus*, se ha registrado en la Región de Antofagasta (Río Salado, Ojo de Opache); Región de Coquimbo (Valle del Elqui, Quereo, Placilla y La Serena); Región de Valparaíso (La Calera y Lagunillas), Región Metropolitana (Chacabuco, Lo Prado), Región de O'Higgins (San Vicente de Tagua – Tagua), Región del Maule (Nirvillo), Región del Bio-Bio (Laguna de San Pedro, Concepción) y Región de la Araucanía (Carahue) (Moreno et al, 1991). Los hallazgos anteriores han dado una datación radiocarbónica hacia finales del Pleistoceno ( $11.457 \pm 140$  A.P.), según lo reportado en el sitio de Pilauco (Pino, 2008). En cuanto a su distribución en Sudamérica, el género *Equus* se ha registrado en Ecuador, Perú y Bolivia atribuibles al Pleistoceno final. Finalmente, debido a la presencia en el Norte del

género *Equus*, Alberdi & Prado (2004) sostienen que este género pudo haber utilizado un corredor andino para llegar al centro del país, corredor que probablemente también fue utilizado por Gomphotheriidae. Con respecto al género *Hippidion*, este se ha registrado en San Vicente de Tagua Tagua datado en el límite Pleistoceno – Holoceno (Alberdi y Frassinetti, 2000). En tanto que en Sudamérica ha sido descrito en Brasil, Uruguay y Bolivia (Alberdi y Frassinetti, 2000; Alberdi y Prado, 1995b, Alberdi y Prado, 2004; Alberdi et al. 2001. Citado en Labarca, 2015) desde el Ensenadense – Bonaorense (Pleistoceno medio) al Lujanense (Pleistoceno superior) (Alberdi & Prado, 1995b).

E) Familia Camelidae: En Chile estuvo representada por los géneros *Palaeolama*, *Hemiauchenia* y *Vicugna*. Para el caso de *Palaeolama*, este género se registró sólo en la localidad de los Vilos, en yacimientos datados hacia el Pleistoceno final (Labarca & Lopez, 2006 y López, 2005). A nivel sudamericano este género se ha sido encontrado en Venezuela, Ecuador, Perú, Bolivia, Paraguay, Argentina y Brasil desde el Plio-Pleistoceno hasta el Holoceno temprano (Guérin & Fare, 1999; Marshall et al. 1984; Salas et al. 2003; Scherer, 2009; Scherer et al. 2007. Citado en Labarca, 2015). Al analizar el registro del género *Hemiauchenia*, se ha encontrado sólo en la localidad de Pilauco (Región de los Lagos), la cual ha sido datado desde los 12.500 y 11.000 años A.P (Labarca et al. 2013 y Pino, 2008). En tanto que a nivel sudamericano se registra en Bolivia, Argentina, Uruguay y Sur de Brasil desde el Plio-Pleistoceno hasta el Pleistoceno final (Marshall & Sempere, 1991; Menegaz, 2000; Ubilla et al. 2004; Scherer 2009. Citado en Labarca, 2015). Finalmente, para el género *Vicugna*, se registra a desde el Pleistoceno temprano (Ensenadense) hasta la actualidad (Labarca, 2015), en la cual a nivel sudamericano se registró en Bolivia y Argentina y Tierra del Fuego (Menegaz, 2000; Prieto & Canto 1997; Scherer, 2009; Tauber 1999. Citado en Labarca, 2015).

F) Familia Cervidae: En Chile estuvo presentada por el género *Antifer* en el cual se reportó en Taguatagua, Quereo y Pudahuel (Región de O'Higgins, Coquimbo y Metropolitana respectivamente) (Domeyko, 1868; Casamiquela, 1984; Labarca & Alcaraz 2011; Tavera 1978. Citado en Labarca, 2015). Este género presenta un registro geológico cuyas fechas van desde los 150.000 A.P. (Pudahuel) hasta los 11.100 y 9.300 A.P. (Quereo) (Labarca y Alcaraz, 2011 y Nuñez et al. 1994). A nivel de Sudamérica se registra en Uruguay, Argentina y sur de Brasil desde la edad Bonaerense hasta el Lujanense (Menegaz, 2000).

G) Familia Canidae: En Chile estuvo representada por el género *Dusicyon* en la cual se registró en la Patagonia austral y meridional (Labarca, 2015). Sus fechados radiocarbónicos tiene una data cercana a los  $10.575 \pm 75$  A.P. (Cueva Baño Nuevo – Región de Aysen) y los  $10.490 \pm 80$  A.P. (Cueva de los Chingues – Región de Magallanes) (Labarca, 2015). A nivel de Sudamérica se registra desde el Ensenadense en la Región Pampeana (Labarca, 2015) llegando hasta al menos al Holoceno medio (Miotti & Salemne, 1999).

H) Familia Ursidae: En Chile estuvo representado por el género *Arctotherium* en donde se reportó en la Cueva de los Chingues, Cueva del Puma y Cueva del Milodón (Región de Magallanes) (Oliver, 1935; Prevosti et al. 2003; Martin et al. 2004. Citado en Labarca, 2015), registrándose desde el Lujanense (Pleistoceno final). A nivel de Sudamérica se ha reportado en Venezuela, Bolivia, Argentina y Uruguay desde el Plioceno – Pleistoceno hasta el Holoceno medio (Labarca, 2015).

I) Familia Felidae: En Chile estuvo representado por el género *Panthera* y *Smilodon*. Para el caso de *Panthera*, este género se reportó en la Patagonia Austral en los sitios de

Tres Arroyos, Cueva Chica, Cueva del Milodón, Cueva Lago Sofía y Cueva del Puma en la región de Magallanes y la Antártica Chilena, de la cual todos estos sitios se dataron hacia finales del Pleistoceno (Latorre, 1998; Martín, 2008; Martín et al. 2004; Nami & Menegaz, 1991; Roth, 1902. Citado en Labarca, 2015). En cuanto a su distribución global, se da desde el sur de Estados Unidos hasta la Patagonia Austral (Perovic & Herran 1998 y Latorre, 1998). Postulándose un ingreso hacia comienzo del Pleistoceno, en tanto que otros indican una entrada más tardía (Pleistoceno Superior) (Pomi & Prevosti, 2005). En cuanto al género *Smilodon*, en Chile se ha encontrado en la misma zona que fue hallado *Panthera* (Región de Magallanes) en la cual su datación se asigna al Pleistoceno final (Canto, 1991; Prieto et al. 2010; Barnett et al. 2005, Labarca & Sierpe, 2010). Citado en Labarca, 2015). Se ha registrado desde Venezuela hasta la Patagonia Austral (Latorre, 1998) (Documentándose a partir del Ensenadense).

Con el objetivo de revisar los géneros y las especies compartidas entre Chile, Altiplano (Perú y Bolivia) y Argentina a continuación en la tabla 3 se exponen las localizaciones exactas en donde fueron halladas diversas muestras para fines comparativos.

Tabla 3. Tabla comparativa de la megafauna fósil hacia finales del Pleistoceno Final

Familia	Chile	Bolivia - Perú	Argentina
Megatheriidae	<p>Género: <i>Megatherium</i> Especie: <i>M. mediane</i> Distribución: (Pampa del Tamarugal, Región de Tarapacá, Chacabuco, Peñalolén (Región Metropolitana) y Colchagua (Región de O'Higgins) (Frassinetti &amp; Azcárate, 1974; Fuenzalida 1936, Fuenzalida, 1963 y Oliver 1926).</p>	<p>A) Género: <i>Megatherium</i> Especie: <i>M. tarijense</i> Registrada en en Tarija (Bolivia) (Coltorti et al. 2006).  B) Género: <i>Megatherium</i> Especie: Indeterminada Registrada en Arequipa (Perú) (Pujos &amp; Salas, 2004).</p>	<p>Género: <i>Megatherium</i> Especie: Sin identificar. Se ha documentado en la Región Chaqueña en Argentina (Chimento &amp; Agnolin, 2011).</p>
Myodontiidae	<p>A) Género: <i>Mylodon</i> Especie: <i>M. darwini</i>. Se ha registrado en la Región de Aysén y Magallanes) (Bird, 1993; Borrero et al. 1988; Borrero et al. 1997; Labarca et al. 2008; Latorre, 1998; López, 2009; Martin et al. 2004; Martinic, 1996; Nami, 1987; Prieto, 1991, San Román et al. 2000 y Martin et al. 2013).  B) Género: <i>Glossotherium</i> Especie: <i>G. robustum</i> Se ha registrado en Lonquimay (Región de La Araucanía) (Casamiquela, 1968).  C) Familia: Mylodontidae Subfamilia Scelidotheriinae</p>	<p>A) Género: <i>Lestodon</i> Especie: <i>L. Armatus</i> Registrada en Tarija (Bolivia) (Coltorti et al. 2006).  B) Género: <i>Glossotherium</i> Especie: <i>G. robustum</i> Se ha registrado en Perú en la localidad de Piura (Pujos &amp; Salas, 2004).  C) Subfamilia <i>Scelidotheriinae</i> Género: <i>Scelidodon</i> Especie: <i>S. chilensis</i> Registrada en Tarija (Bolivia) (Coltorti et al. 2006). En Perú se registra en el área andina y en la localidad de Piura (Guérin y Faure 2004a; Miño-Boillini et al. 2007; Pujos 2000 y Pujos &amp; Salas, 2004).</p>	<p>A) Género: <i>Mylodon</i> Especie: <i>M. darwini</i>. Se ha registrado en Buenos Aires – Argentina (Esteban, 1996).  B) Género: <i>Glossotherium</i> Especie: <i>G. robustum</i> Se ha registrado en Buenos Aires – Argentina (Esteban, 1996).  C) Subfamilia <i>Scelidotheriinae</i> Género: <i>Scelidodon</i> Especie: Sin identificar Se ha registrado en Buenos Aires, Córdoba, Tucumán y San Luis (Chimento &amp; Agnolin, 2011).</p>

	<p>Género: <i>Scelidodon</i> Especie: <i>S. chilense</i> Distribución: Procedente de Pampa del Tamarugal, Región de Tarapacá, Chile (Pleistoceno superior) (Casamiquela, 1967; Casamiquela, 1999 y Oliver, 1935).</p>		
Megalonychidae	<p>A) Género: <i>Diabolotherium</i> Especie: <i>D. nordesnkioi</i> Ha sido documentado en el desierto de Atacama y Patagonia Chilena (Casamiquela 1969-70, Bostelmann et al. 2011 y Pardiñas et al. 2008).</p>	<p>A) Género: <i>Diabolotherium</i> Especie: <i>D. nordesnkioi</i> Ha sido documentado en el Sur de Perú (Departamento de Puno) (Pujos et al. 2007)</p>	<p>A) Género: <i>Diabolotherium</i> Especie: <i>D. nordesnkioi</i> Se ha registrado en la Patagona Argentina (Casamiquela 1969-70; Bostelmann et al. 2011 y Pardiñas et al. 2008).</p>
Macrauchenidae	<p>Género: <i>Macrauchenia</i> Especie: <i>M. patachonica</i> Se documenta desde la Región de Antofagasta hasta la Región Magallanes (Geifo et al. 2008; Labarca &amp; Prieto, 2009; Labarca et al. 2008; López 2009 y Nordenskjöld, 1996).</p>	<p>A) Género: <i>Macrauchenia</i> Especie: <i>M. patachonica</i> Registrada en Tarija (Bolivia) (Colforti et al. 2006). B) Familia: Macrauchenidae Género: <i>Macrauchenia</i> Especie: Sin identificar Registrada se ha documentado en la Localidad de la Huaca (Martínez &amp; Jacay, 2000. Citado en Pujos &amp; Salas, 2004).</p>	<p>Género: <i>Macrauchenia</i> Especie: <i>M. patachonica</i> Se ha registrado en la localización Austral en Argentina (Provincia de Santa Cruz) (Chimento &amp; Agnolin, 2011).</p>
Equidae	<p>A) Género: <i>Equus</i> Especie: <i>E. andium</i> Se ha reportado desde la Región de Antofagasta hasta la Región de la Araucanía (Moreno et al.</p>	<p>A) Género: <i>Equus</i> Especie: <i>E. insulatus</i> Ha sido registrado en Bolivia (McFadden &amp; Shockey, 1997). Hasta el momento no se ha registrado la</p>	<p>A) Género: <i>Equus</i> Especie: <i>E. neogeus</i> Se ha documentado en el extremo norte de Argentina (Región Chequeña) (Chimento &amp; Agnolin,</p>

	<p>1991).</p> <p>B) Género: <i>Hippidion</i> Especie: <i>H. principale</i> Se ha registrado en San Vicente de Tagua Tagua (Alberdi &amp; Frassinetti, 2000).</p>	<p>especie <i>E. andium</i> y <i>H. principale</i> en el Altiplano (Labarca, 2015). En Perú la familia Equidae ha sido documentada en la Huaca (Martínez &amp; Jacay, 2000. Citado en Pujos &amp; Salas, 2004).</p>	<p>2011).</p> <p>B) Género: <i>Hippidion</i> Especie: <i>H. principale</i>. Se ha registrado en la Región Patagónica Argentina (Provincia de Santa Cruz) y en Buenos Aires (Forasiepi et al. 2007).</p>
Cameiidae	<p>A) Género: <i>Palaeolama</i> Especie: <i>P. weddelli</i> Ha sido localizada en la localidad de los Vilos. (Labarca &amp; López, 2006 y López, 2005).</p> <p>B) Género: <i>Hemiauchenia</i> Especie: <i>H. paradoxa</i>. Registrada en la Región de los Lagos (Pilauco) (Labarca et al. 2013).</p> <p>C) Género: <i>Vicugna</i> Especie: <i>V. provicugna</i> Registrada en la Región de Antofagasta (López et al. 2010).</p>	<p>A) Género: <i>Palaeolama</i> Especie: <i>P. weddelli</i> Registrada en Tarija-Bolivia (Cabrera, 1935).</p> <p>B) Género: <i>Hemiauchenia</i> Especie: <i>H. paradoxa</i>. Registrada al Sur de Bolivia (Menegaz, 2000; Scherer, 2009; Webb y Stehli 1995). En Perú se ha documentado en costa de Perú (Atiquipa).</p> <p>c) Género: <i>Vicugna</i> Especie: <i>V. provicugna</i> Registrada en Tarija- Bolivia (MacFadden &amp; Shockey, 1997).</p>	<p>a) Género: <i>Palaeolama</i> Especie: <i>P. weddelli</i> Se ha reportado en Argentina (Chimento &amp; Agnolin, 2011)</p> <p>b) Género: <i>Hemiauchenia</i> Especie: <i>H. paradoxa</i>. Se ha registrado en el Noreste de Argentina (Provincia Entre Ríos) (Chimento &amp; Agnolin, 2011)</p> <p>c) Género: <i>Vicugna</i> Especie: <i>V. provicugna</i> Ha sido documentada en Argentina en la Región Pampeana (Labarca &amp; Prieto, 2009).</p>
Cervidae	<p>Género: <i>Antifer</i> Especie: <i>A. ultra</i> Registrado en la Región de Coquimbo y Metropolitana (Núñez et al. 1994) (Labarca y Alcaraz, 2011).</p>	<p>Género: <i>Antifer</i> Especie: No identificada Registrada en Tarija (Bolivia) (Coltorti et al. 2006). En Perú se ha registrado en la localidad de la Huaca (Martínez &amp; Jacay, 2000. Citado en Pujos &amp; Salas, 2004).</p>	<p>Familia: Cervidae Género: <i>Antifer</i> Especie: <i>A. ultra</i> Se ha registrado en la noreste de Argentina (Provincia Entre Ríos) y en la provincia de Buenos Aires (Meganez, 2000 y Zurita &amp; Lutz, 2002).</p>

Ursidae	<p>Género: <i>Arctotherium</i>          Especie: <i>A. tarijense</i>          Se ha registrado sólo en la Región de Magallanes (Oliver, 1935; Prevosti et al. 2003; Martín et al. 2004. Citado en Labarca et al. 2015).</p>	<p>Familia: Ursidae          Género: <i>Arctotherium</i>          Especie: <i>Arctotherium tarijense</i>          Se ha documentado en Tarija – Bolivia (Labarca, 2015).</p>	<p>Género: <i>Arctotherium</i>          Especie: <i>A. tarijense</i>          Se ha documentado en la Provincia de Santa Luis, Santa fe, Buenos Aires y Entre Ríos (Soibelzon et al. 2005).</p>
Felidae	<p>a) Género: <i>Panthera</i>          Especie: <i>P. onca</i>          Se ha registrado en la Región de Magallanes (Latorre, 1998)</p> <p>b) Género: <i>Smidolon</i>          Especie: <i>S. Populator</i>          Registrado en la Región de Magallanes.          (Canto 1991 y Prieto et al. 2010)</p>	<p>A) Género: <i>Smilodon</i>          Especie: Sin determinar.          Registrada en Monte Sur – Tarija (Bolivia) (Coltori et al. 2006).</p> <p>B) Género: <i>Panthera</i>          Especie: Sin determinar          Se ha documentado en Perú (Cajamarca) (Pujos &amp; Salas, 2004).</p>	<p>A) Género: <i>Panthera</i>          Especie: <i>P. onca</i>          B) Género: <i>Smidolon</i>          Especie: <i>S. populator</i>          Ambos, se han registrado en la Región Mesopotámica y Chaqueña en el lado norte de Argentina (Álvarez, 1974; Ferrero et al. 2007; Iriondo, 1994, Perovic &amp; Herrán, 1998 y Zurita et al. 2002).</p>



## Hipótesis

- i) Hipótesis 1: Las poblaciones de la familia Gomphotheriidae halladas en Chile, presentan una mayor similitud morfológica en la morfometría molar con las poblaciones de gonfoterios provenientes del Altiplano. Por ende se postula, que la llegada de Gomphotheriidae a Chile procedieron desde poblaciones del Altiplano, la cual siguieron una ruta paleobiogeográfica de ingreso por el norte de Chile según la ruta biogeográfica propuesta por Moreno et al. (1994) y Labarca & Alberdi (2011).
  
- ii) Hipótesis 2: Las poblaciones de la familia Gomphotheriidae halladas en Chile, presentan una mayor similitud morfológica en la morfometría molar con las poblaciones de gonfoterios provenientes de Argentina. Por ende se postula, que la llegada de Gomphotheriidae a Chile provino desde poblaciones de Argentina, donde siguieron una ruta paleobiogeográfica de ingreso a Chile por medio de corredores disponibles en la cordillera de los Andes, de acuerdo a la propuesta biogeográfica de Moreno et al. (1994).

iii) **Objetivo General:**

Plantear la vía de ingreso más probable a Chile de la familia Gomphotheriidae, en base a análisis morfométricos de piezas molares fósiles.

**Objetivos Específicos:**

- i) Determinar si existen diferencias morfológicas en molares provenientes de distintas ubicaciones geográficas mediante técnicas de morfometría tradicional.
- ii) Determinar las variables morfológicas de los molares que contribuyen a diferenciar los grupos geográficos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El material de estudio del presente trabajo proviene de la colección de molares de gonfoterios del Museo Nacional de Historia Natural de Santiago (MNHN), procedente de diferentes localidades de la zona centro sur de Chile (San Vicente de Tagua Tagua, Parral, Tierras Blancas, Río Bueno, Tramalhue, Los Vilos y Padre Hurtado). Con dicho material, se realizó un análisis descriptivo, identificando factores tales como la forma de la cara oclusal del molar, presencia de talón, tamaño y coloración de este mediante evidencia fotográfica. Paralelamente, también se analizaron incisivos y un cráneo hallado en la localidad de Padre Hurtado. Las descripciones y fotografías de estas piezas se exponen desde la figura A1 a la A8.

### Morfometría:

Para realizar los análisis morfométricos, se utilizaron las medidas de molares M3/m3, M2/m2 y M1/m1 procedentes de una revisión bibliográfica y medidas recolectadas en el MNHN (Tabla 4). Los datos recolectados de la literatura comprenden información de México, Venezuela, Bolivia, Perú, Brasil, Argentina, Uruguay y Chile. Posterior a la recolección de datos, se decidió agrupar éstos en grupos de acuerdo a criterios geográficos tales como la altitud y distancia entre las localidades. Quedando finalmente ordenados en cinco grupos (del grupo A al grupo E) como se muestra a continuación en la Figura 5 y en la Tabla 4 (las medidas originales de todos los molares analizados se muestran en la Tabla A1).

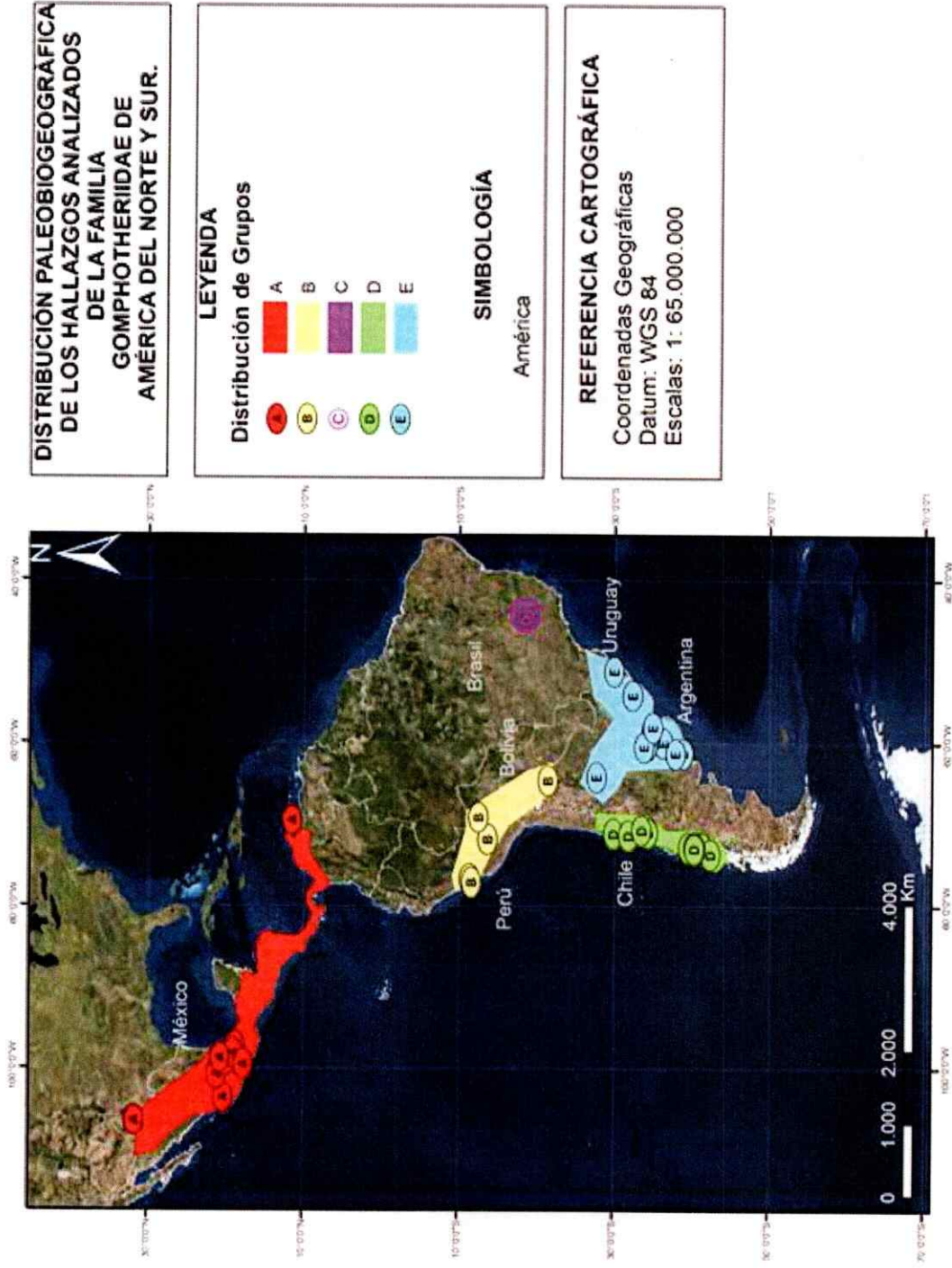


Fig. 5: Distribución paleobiogeográfica de los grupos analizados de la Familia Gomphotheriidae. América del Norte y Sur.

**Tabla 4.** Agrupación de los datos de los molares. Se muestran los grupos a los cuales pertenecen, número de molares y fuente bibliográfica.

Grupos	Localidad	Número de piezas	Fuente
Grupo A (N = 33)	Aguas calientes (El Ocoté-Rancho Gerardo) (México)	5	Alberdi & Corona (2005)
	Chihuahua (Yapómera) (México)	1	
	Guerrero (Zumpango del Río) (México)	1	
	Hidalgo-Zacualtipán (México)	1	
	Jalisco Chalapa - Zacoalco (México)	11	
	México-Tequixquiac (México)	1	
	Puebla - Acultzingo - Valsequillo (México)	3	
	Veracruz de Ignacio de	1	

	la Llave-Acultzingo		
	Venezuela (Estado de Falcon) (México)	9	Chavez-Aponte et al. (2008)
Grupo B (N=26)	Tarija-Bolivia *	18	Recabarren (2007). Frassinetti & Alberdi (2000)
	Cuzco (Perú)	4	Alberdi & Prado <i>et al.</i> , (2004)
	Lima (Perú)	3	
	Amazona (Perú)	1	
Grupo C (N=24)	Minas Gerais (Brasil)	24	Gadens (2007)
Grupo D (N=14)	Región de los Ríos (Chile)	3	Recabarren (2007) Recabarren et al. (2014)
	Región de los Lagos (Chile)	6	
	Región Libertador Bernardo O'Higgins (Chile)	2	
	Región de Coquimbo (Chile)	2	
	Región Metropolitana (Chile)	1	

Grupo E (N=35)	Río Grande do Sul (Brasil)	11	Gadens (2007)
	Buenos Aires (Argentina)	12	Prado, J. L., Alberdi, M. T. & Gómez, G. (2002)
	Santiago del Estero (Argentina)	12	Alberdi, Cerdeño et al. (2008)
Total		132	

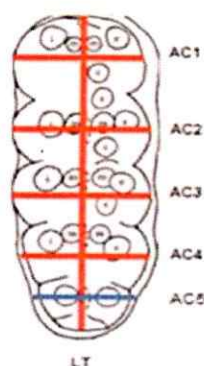
\*Para el caso de los molares de Bolivia, los datos fueron suministrados bajo el consentimiento de Recabarren (2007) provenientes de una tesis no publicada, tras extraer los datos de las medidas de los molares bolivianos con el programa Vismetrix de los gráficos bivariantes de Frassinetti & Alberdi (2002). En tanto para los molares de Chile, siete datos molares provienen de Recabarren et al. (2007) provenientes de las localidades de Lomas Blancas, Mulpulmo, Nochaco, Castro, Máfil, Monte Verde y Pilauco, cuyos datos anexos como sus siglas y/o lugar de depósito fue dada por la publicación de Recabarren et al. (2014). En tanto que los otros siete molares fueron medidas desde el MNHN de Santiago de Chile.

Posteriormente, se procedió a realizar una serie de medidas en los molares procedentes del MNHN bajo el criterio de Medición establecido por Alberdi et al. (2002). Éste consiste en medir con un pie de metro, la anchura máxima a nivel de cada colina o lofos (AC) y su longitud máxima (LT) (modelo de medición representado en la Figura 6). Asimismo, es importante mencionar que las otras medidas recolectadas que corresponden a los grupos de la Tabla 4, siguieron el mismo criterio de medición de Alberdi et al. (2002). Finalmente, tiene relevancia mencionar que en algunos casos se presentó más de un molar perteneciente al

mismo individuo. Para solucionar esta problemática, se procedió a obtener un promedio de aquellos molares que presentaron el mismo número de lofos, así como también considerar el tipo de molar M3/m3 (de estar ausentes, se consideraron el tipo de molar m2/M2 o en la ausencia de ambos tipos de molares, se consideró el tipo de molar m1/M1) frente a otros tipos de molares que pudiera presentar el mismo individuo. Dicha elección se hizo debido a que en la mayoría de la literatura reportan la medición de m3/M3. En consecuencia, para no comprometer los análisis estadísticos con una alta heterogeneidad de molares y con un N total acorde para realizar los análisis, se decidió optar por esta medida en estos casos individuales.

Dado que se obtuvo una alta diversidad en el número de lofos en los molares recolectados por ende la longitud del molar aumenta. Se procedió a realizar dos análisis morfométricos. El primero de ellos fue contar sólo con los tres primeros AC, dado que al considerar la longitud; no hacía posible cumplir con el supuesto de homocedasticidad requerido para llevar a cabo el análisis multivariado de la varianza. (MANOVA, por sus siglas en inglés). Este es un test que detecta diferencias significativas entre los grupos, usando las variables morfométricas medidas en los molares como un vector respuesta. En tanto que el segundo análisis, fue sólo contar solo con la variable longitud para llevar a cabo el análisis de la varianza (ANOVA, por sus siglas en inglés). En donde este es un test que detecta diferencias significativas sobre los promedios entre los grupos.





**Fig. 6:** Modelo con las medidas realizadas para el análisis morfométrico. LT: Longitud Total; AC 1: Ancho máximo a nivel de la colina 1; AC 2: Ancho máximo a nivel de la colina 2; AC 3: Ancho máximo a nivel de la colina 3, AC 4: Ancho máximo a nivel de la colina 4, AC5: Ancho máximo a nivel de la colina 5.

Con la finalidad de eliminar el efecto del tamaño que generaban algunas variables mediante la presencia de valores atípicos asociados al ancho de las colinas y la longitud, se procedió a realizar una transformación logarítmica sobre la longitud y los tres primeros AC en toda la base de datos, llevando a cabo posteriormente los análisis morfométricos siguientes. Esta transformación logarítmica permite reducir los *outliers* mediante el cambio de escala de lineal a logarítmica. En el caso particular de la variable Longitud, previo a la transformación logarítmica, se estandarizó su valor dividiéndolo por el número de AC presente en cada molar, esto se hizo debido a la diversidad de medidas que presentaba esta variable. La decisión de trabajar en el análisis de MANOVA sobre sólo los tres primeros AC, se fundamenta bajo la razón de que independiente del número de lófos que pueda presentar cada molar, todos los molares analizados en este estudio presentan como mínimo 3 lófos, lo que evita datos faltantes que puedan comprometer el desempeño de las pruebas estadísticas debido a la existencia de datos perdidos y desbalances. Los análisis multivariados se realizaron con el software PAST versión 3.06 (Hammer et al. 2001) y el software SPSS versión 17.0 para Windows (SPSS Inc. 2008). Para comprobar los supuestos estadísticos requeridos por

MANOVA y ANOVA, se procedió a realizar pruebas de Homocedasticidad (Covarianza de Box y contraste de Levene).

Dado que MANOVA y ANOVA detectaron diferencias significativas, se realizó una prueba *a posteriori* con el fin de encontrar qué pares de grupos presentan diferencias significativas. Para eso, se utilizó una prueba *a posteriori* de Tukey para comparar las variables dependientes entre los distintos niveles del factor "grupo". Dichas comparaciones en el caso de Chile (Grupo D) son con el grupo A (México- Venezuela), con el grupo proveniente de la vía andina que incluye a Perú y Bolivia (Grupo B), Minas de Gerais (Centro Brasil - Grupo C) y zona del Cono Sur que incluye a Santiago del Estero, Buenos Aires (Argentina), Uruguay y Río Grande do Sul en Brasil (Grupo E). La prueba de Tukey, permitió evidenciar qué pares de grupos son distintos.

Finalmente, se procedió a realizar un escalamiento no métrico multidimensional (basado en la métrica de similitud Bray-Curtis) y una representación gráfica mediante un diagrama de caja (*Box plot* en inglés). El primero de ellos es una técnica multivariada en la que se utilizó para examinar visualmente los posibles solapamientos entre los cinco grupos estudiados, y de esta forma inferir una similitud morfológica entre los molares para dar respuesta a la hipótesis propuesta. Así como también se calculó un valor de stress, que da cuenta del nivel de ajuste del modelo a los datos (mientras más bajo el stress es mejor el ajuste). En tanto que el diagrama de caja, se utilizó para visualizar la distribución de los datos entre los distintos grupos organizados en percentiles, permitiendo observar valores mínimo y máximo, mediana y los valores atípicos.

## RESULTADOS

Los análisis morfométricos detectaron diferencias morfológicas entre los grupos de la familia Gomphotheriidae (Prueba MANOVA, valor Traza de Pillai: 0,382 y  $P < 0,001$ ). Al desglosar el análisis por cada variable morfológica, se encontró que todas presentan diferencias significativas entre los grupos (AC1:  $F_{4,127} = 10,08$ ,  $p < 0,001$ ; AC2  $F_{4,127} = 11,40$ ,  $p < 0,001$ ; AC3  $F_{4,127} = 15,94$ ,  $p < 0,001$ ). En consecuencia, las mediciones realizadas en los molares presentan una variación geográfica. En la Tabla 5 se resumen las medidas de los molares correspondientes al grupo D (Chile).

**Tabla 5. Medida de molares de presentes en Chile (mm)**

Sigla	Localidad	Longitud	AC1	AC2	AC3	AC4	AC5	Tipo de molar
GEOUACHP/MA/1	Máfil/Valdivia	222	79	83	82	83		M3/m3
MHMOP/LB/13	Lomas Blancas/Osorno	197	83	83	90	86		M3/m3
A01925	Monte verde	230	81	70	83	78		M3/m3
GEOUACHP/CA/6	Castro/Chiloé	225	100	98	103	94		M3/m3
MHMOP/NO/10	Nochaco/Osorno	213	89	89	94	84		M3/m3
MHMOP/PI/14	Pilauco	235	86	88	92	89		M3/m3
MHMOP/PI/15	Pilauco	216	82	90	94	88		M3/m3
SGO.PV.47	San Vicente de Tagua Tagua	197.1	90	93,6	94,2	78,3	50.8	M3/m3
SGO.PV.44	Río Bueno	228	88,3	91,8	92,2	88,7	70,7	M3/m3

SGO.PV.43	Tramalhue	148,1	83,3	86,6	88,1	88,6	47,6	M3/m3
Sin número	Los Vilos	186,1	87,8	84,7	81,1	75	61,7	m3
SOG.PV.1e	San Vicente de Tagua Tagua	220	104,9	100,8	100,4	90,6	58,8	M3/m3
Padre Hurtado		236,2	103,6	112,9	104,7	91,1	25,1	M3 izq
SGO.PV.12	Tierras Blancas	206	90,7	93,6	84,6	63,4	46,2	m3der
Promedio		211,36	89,2	90,4	91,7			
Desviación Estándar		23,71	8,2	9,9	7,5			
Promedio considerando todos los grupos		179,94	77,5	79,8	79,9			
Desviación estándar considerando todos los grupos		48,38	11,2	10,9	11,5			

Los resultados muestran que el grupo D tiene una similitud morfológica más cercana con las poblaciones de gonfoterios provenientes de la vía andina (grupo B), que con el grupo proveniente del Cono Sur (Grupo E). Lo anterior se explica por el ancho de las colinas 1 y 2, donde el grupo de Chile no evidencia una diferencia con el grupo B según lo revelado por la prueba a posteriori de Tukey (Tabla 6). No obstante, al comparar con el grupo E, no comparte ninguna similitud en la morfología molar siendo distinta sobre los tres AC.

Finalmente, se descubrió que el grupo A es el más variable morfológicamente. Al analizar los grupos B, D y E, la evidencia morfológica muestra que el grupo D es más parecido al grupo altiplánico B, resultado clave para sugerir una hipótesis biogeográfica de ingreso a Chile. Así como también, se observa que el grupo E solapa dentro de la distribución dada por el grupo B de acuerdo a lo mostrado por el escalamiento no métrico multidimensional (Figura 7), hallazgo coincidente con la similitud morfológica establecida entre ambos grupos. Finalmente, se muestra que el grupo C presenta una distribución más apartada donde no solapa completamente sobre los otros grupos, resultados se

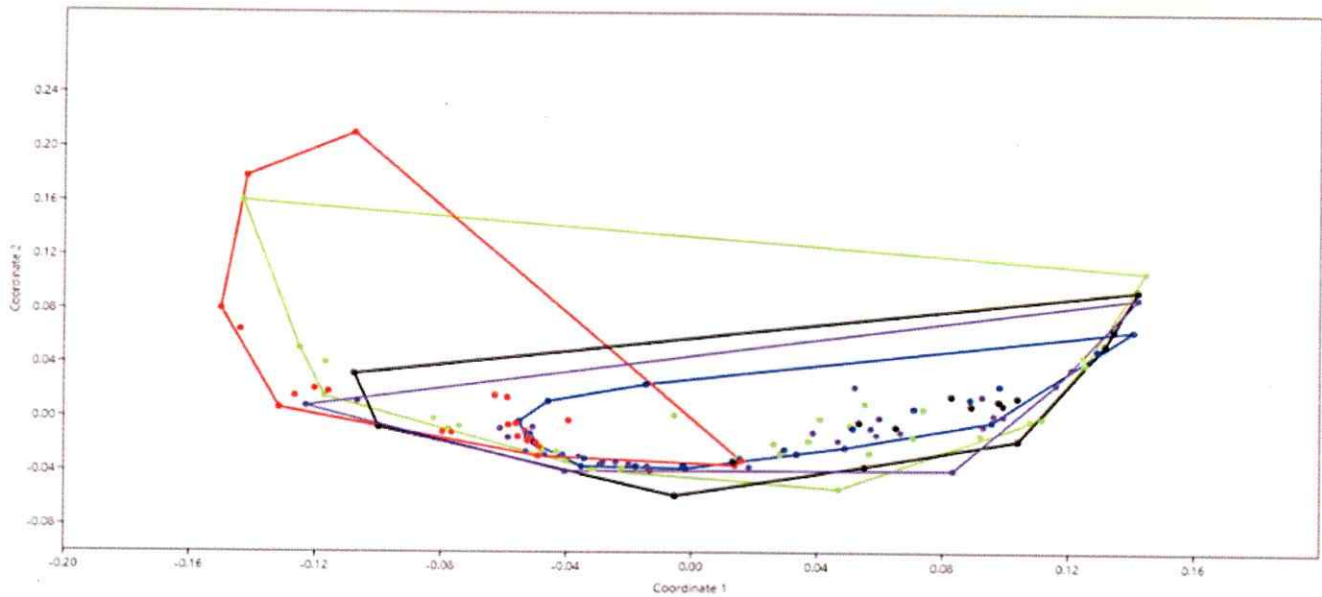
corresponden con los análisis morfométricos tras las diferencias morfológicas que mostraban sobre los tres AC al comparar con los demás grupos.

**Tabla 6. Prueba a Posteriori de Tukey sobre los 3 primeros AC.**

\*Valores sobre la diagonal son la diferencia entre las medias de los grupos comparados.

\*Valores bajo la diagonal sobre la diagonal representa los P-valor (en cursiva los significativos)

AC1					
Grupo	A	B	C	D	E
A	-	-0.0143	0.0560	-0.0658	-0.0070
B	0.889	-	0.0703	-0.0514	0.0073
C	<i>0.006</i>	<i>0.001</i>	-	-0.1218	-0.0630
D	<i>0.006</i>	0.075	<i>0.000</i>	-	0.0587
E	0.988	0.990	<i>0.001</i>	<i>0.019</i>	-
AC2					
Grupo	A	B	C	D	E
A	-	-0.0040	0.0612	-0.0510	-0.0012
B	0.998	-	0.0653	-0.0470	0.0028
C	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>	-	-0.1123	-0.0624
D	<i>0.022</i>	0.057	<i>0.000</i>	-	0.499
E	1	1	<i>0.000</i>	<i>0.025</i>	-
AC3					
Grupo	A	B	C	D	E
A	-	-0.0007	0.0815	-0.0548	-0.0021
B	1	-	0.0822	-0.0541	-0.0014
C	<i>0.000</i>	<i>0.000</i>	-	-1.363	-0.0836
D	<i>0.018</i>	<i>0.029</i>	<i>0.000</i>	-	0.0527
E	1	1	<i>0.000</i>	<i>0.024</i>	-



**Fig. 7:** Escalamiento no métrico multidimensional para los 5 grupos diferenciados por colores. Cada punto representa un molar. El color verde representa a México-Venezuela (Grupo A), Azul (Bolivia-Perú -Grupo B), Rojo (Centro Brasil-grupo C), negro (Chile-Grupo D), morado (Cono Sur-Grupo E). Valor Stress: 0,13.

### **Análisis biogeográfico con la variable Longitud:**

Al considerar sólo la variable Longitud como criterio de comparación biogeográfica, se encontró que su medida también presenta una variación biogeográfica, lo que posibilita poder diferenciar entre los grupos (Prueba de ANOVA,  $F_{4,127} = 6,554$ .  $p < 0,001$ ). Los resultados obtenidos al analizar la variable longitud, fue encontrar que el grupo D esta vez presenta una similitud morfológica tanto con las poblaciones provenientes de la vía andina, así como también con el grupo proveniente del Cono Sur, según lo revelado por la prueba a posteriori del test de Tukey (Tabla 7). Al considerar estos resultados desde una perspectiva biogeográfica, podría indicar que presumiblemente el grupo D, son originarias tanto de las poblaciones del Cono Sur, así como también de las poblaciones altiplánicas según las posibles rutas biogeográficas mencionadas anteriormente (vía andina desde el desde el altiplano o paso trasandino desde el Sur). Sin embargo, para efectos de diferenciación a nivel biogeográfico, la variable longitud no es un buen indicador como para diferenciar entre los grupos. Esto se debe a que sus medidas muestran escasas diferencias significativas entre los diferentes grupos estudiados según lo revelado por el test de Tukey (Tabla 7). Lo anterior, se ve reflejado en el análisis de *box plot* (Figura 8) donde gráfica la longitud estandarizada, observándose en esta variable una tendencia a ser una medida homogénea entre los 5 grupos estudiados. En consecuencia, la variable longitud no mostró ser lo suficientemente variable como para mostrar diferencias que permitan hacer alguna inferencia a nivel biogeográfico

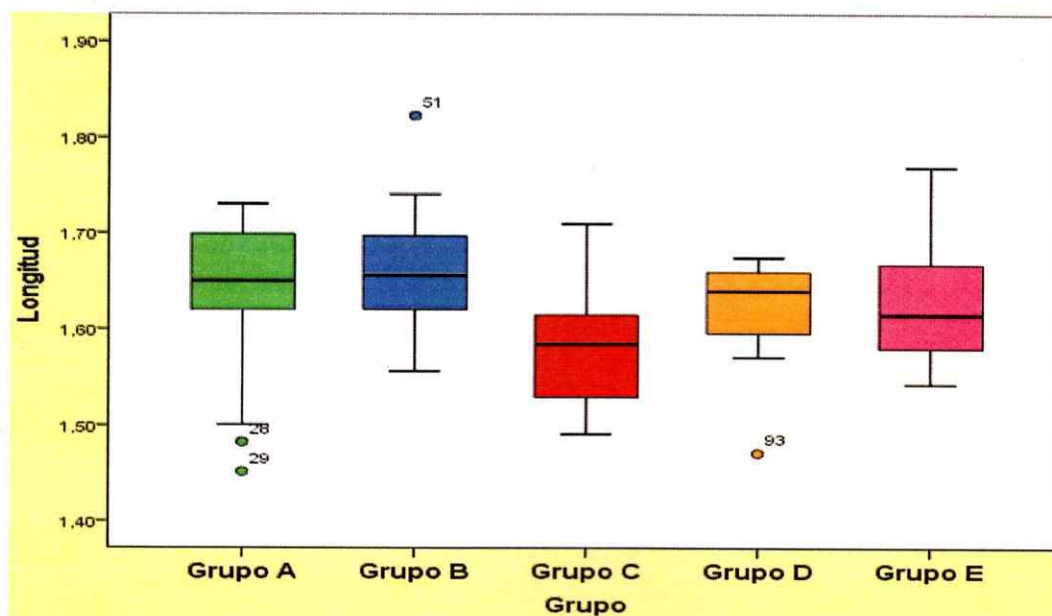
Finalmente, pese a las limitaciones que impone la variable longitud para proyectar una hipótesis biogeográfica. Se encontró que esta vez el grupo C, presenta una similitud morfológica en el tamaño de la longitud con las poblaciones del Cono Sur y el grupo

originario de Chile (Tabla 7), resultado se contrapone al analizarla desde las variables AC (Tabla 4).

**Tabla 7. Prueba a Posteriori de la longitud (Test de Tukey)**

\*Valores sobre la diagonal son la diferencia entre las medias de los grupos comparados y aquellos valores bajo la diagonal sobre la diagonal representa los P-valor (en cursiva los significativos)

Longitud					
Grupo	A	B	C	D	E
A	-	-2.337	5.9741	1.8031	1.6497
B	0,569	-	8.3077	4.1368	3.9834
C	<i>0.003</i>	<i>0.000</i>	-	-4.1709	-4.3244
D	0.887	0.229	0.235	-	-0.1534
E	0.784	0.080	0.054	1	-



**Fig. 8:** Gráfico de diagrama de caja (*box plot*) correspondiente a la variable Longitud para los 5 grupos diferenciados por colores. Los puntos diferenciados representan los valores atípicos.



## DISCUSION

Los análisis morfométricos y paleobiogeográficos de los molares de la familia Gomphotheriidae evidencia que el grupo de Chile, presenta una morfología más parecida al grupo de Bolivia-Perú que al grupo procedente del Cono Sur (Santiago del Estero, Buenos Aires y Rio Grande do Sul). A pesar de las limitaciones que tiene este análisis morfológico basado en restos fósiles, la evidencia presentada sugiere que la vía más probable de ingreso a Chile fue por el norte según lo propuesto por la hipótesis 1, en lugar de lo que se creía previamente que su entrada se dio a través de un cruce trasandino desde Argentina en ciertos puntos donde la cordillera de los Andes presenta una reducida altitud (aproximadamente 38°S Región de la Araucanía) (Hipótesis 2). Las razones que apoyan a la hipótesis 1, pueden deberse a la existencia de un corredor desértico camino al sur entre los 18°S y 29°S a lo largo del borde oeste de la cordillera de los Andes, donde el actual desierto hiperárido impone una restricción sobre la biota (Moreno et al. 1994), el cual pudo permanecer abierto a finales del Pleistoceno. El núcleo del argumento anterior, está en la existencia de condiciones paleoclimáticas húmedas en el altiplano y Desierto de Atacama al final de Pleistoceno, debido a un aumento de la pluviosidad entre los 18.000 – 14.100 y 13.800 – 9.700 cal A.P. Este aumento fluvial conllevó principalmente a la formación de extensos paleolagos entre los 18.100 – 11.000 cal A.P. (Paleolagos de Tauca y Coipasa) en la cuenca del salar de Uyuni (Bolivia), al desarrollo de paleohumedales distribuidos ampliamente entre los 1.200 – 3.500 m.s.n.m (latitud 18°S a 25°S), al establecimiento de caudales de tipo perenne y/o efímero y al aumento de los niveles de aguas subterráneas las cuales se depositaron en vertientes ubicadas bajo los 3000 m.s.n.m entre los 15.400 y

9.000 A.P. en el desierto de Atacama. En consecuencia, estos cambios habrían facilitado un descenso y expansión de la línea de vegetación bajo los 3.000 m.s.n.m sobre un paisaje que es dominado actualmente por un desierto hiperárido. Esta vegetación se caracterizaba por ser extra local (especies de plantas que actualmente se encuentran a una mayor altitud), de tipo predominantemente herbácea en las que se encontraron macrorrestos vegetales perteneciente a la Familia Poaceae, Brasicaceae, Fabaceae, Asteraceae, Chenopodiaceae, Portulacaceae y Caryophyllaceae (Santoro et al. 2004; Latorre et al. 2005; Santoro & Latorre, 2009; Quade et al. 2008 y Nester et al. 2007); las que pudieron servir como suministro alimenticio a los gonfoterios al momento de seguir esta ruta biogeografía al cruzar el actual desierto de Atacama camino al sur. Además, numerosos registros fósiles han sido hallados entre la Región de Tarapacá y Antofagasta, los cuales se han fechado hacia finales del Pleistoceno, lo que apoya el establecimiento de un corredor desértico. Entre los ejemplares que fueron encontrados en estas zonas pertenecen a las especies *Megatherium medinae*, *Equus andium*, *Scelidodon chilense*, *Diabolotherium nordeskioldi*, *Macrauchenia patachonica* y *Vicugna provicugna* (Casamiquela, 1967; Casamiquela, 1999; Oliver, 1935; Guérin y Faure 2004a; Miño-Boillini et al. 2007; Pujós, 2000; Pujos & Salas, 2004; Casamiquela, 1969-70; Bostelmann et al. 2011; Pardiñas et al. 2008; Pujos et al. 2007; Gelfo et al. 2008; Labarca & Prieto, 2009; Labarca et al. 2008; López 2009; Nordenskjöld, 1996; Martínez & Jacay, 2000; Chimento & Agnolin 2011; López et al. 2010; MacFadden & Shockey, 1997; Labarca & Prieto, 2009 y Labarca, 2015). De las cuales, las 4 últimas especies también marcan sus registros en la zona del altiplano hacia del Pleistoceno (Consultar tabla 3 para mayor detalle sobre sus ubicaciones). Finalmente, cabe señalar que se ha comprobado la presencia de Gomphotheriidae en la localidad de Río Salado (Región de Antofagasta), tras el hallazgo de un fragmento dorsal de una costilla atribuible a esta familia, cuyo sitio tendría una antigüedad atribuible al Pleistoceno final (López et al. 2010).

En consecuencia, las condiciones medio ambientales favorables para el establecimiento de una vía desértica y el hallazgo ejemplares fósiles compartidos con la zona del Altiplano, refuerzan esta hipótesis. En cambio las limitaciones que impone la hipótesis 2, está en las restricciones biogeográficas que ocasionaba el avance de los bosques templado-lluvioso durante periodos de aumento de la temperatura al sur de los 38°S, la cual se contradice con las condiciones que requiere Gomphotheriidae para su avance (paisajes abiertos) (Heusser et al. 1999, 2000). Considerando además, que especies de gran tamaño corporal se asocian con ambientes abiertos y especies de pequeño tamaño corporal con ambientes complejos para desplazarse (Bro-Jørgensen, 2007). El fundamento de estas restricciones biogeográficas, está en los registros que evidencian un aumento del polen arbóreo posterior a los 17.800 cal A.P. en el noroeste de la Patagonia luego de un aumento progresivo de la temperatura de la atmosfera, la cual indica la fase principal de la terminación del último máximo glacial en donde comenzó con pulsos cálidos en los 17.800 y 17.100 cal A.P., esto favoreció el establecimiento y la expansión del bosque templado-lluvioso en áreas que anteriormente eran ocupadas por lenguas glaciares. La cual 1.000 años después del comienzo de estos pulsos cálidos, alrededor de los 16.800 cal A.P. se expande hacia tierras bajas árboles termófilos del bosque templado-lluvioso del tipo Nordpatagónico (*Myrtaceae*, *Drimys*, *Weinmannia*, *Hydrangea*, *Pseudopanax*, *Podocarpus*, entre otros) marcado por un previo comienzo por la expansión de *N. dombeyi*. Posteriormente ya a finales del Pleistoceno, alrededor de los 13.000 cal A.P. se visualiza un fuerte aumento de *Podocarpus*, *Pseudopanax*, *Nothofagus* y pasado los 10.750 cal A.P. de *Eucryphia* y *Caldcluvia* según los estudios realizados en Canal de Puntilla y Huelmo (Moreno et al. 2015). En consecuencia, la marcada presencia del bosque templado-lluvioso en el Sur de Chile, pudo haber obstaculizado el ingreso de la Familia Gomphotheriidae desde una vía trasandina según lo postulado por la hipótesis 1. Si bien es cuestionable el hecho de que la mayoría de los

hallazgos reportados de la Familia Gomphotheriidae provenga desde las latitudes 29°S – 42°S según lo mostrado en la distribución global de la Figura 3 y en la distribución nacional en la Figura 4, contrario a lo que sucede en el Norte donde se han reportado escasos hallazgos, algunos de ellos reportado por Moreno et al. (1991) en la localidad de Ollague (Región de Tarapacá) y López et al. (2010) en la Región de Antofagasta, es probable que tal vez hallan otras evidencias bajo el llano territorio desértico las cuales aún no han sido reportadas o descubiertas.

Otra situación que se evidenció en los análisis morfométricos sobre los anchos de las colinas, fue que el grupo del Cono Sur, presenta una morfología más parecida al grupo altiplánico que al grupo proveniente de Minas Gerais del Centro de Brasil. Por ende, esto puede ser sujeto de un mayor estudio y exploración biogeográfica que permita postular que el grupo del Cono Sur probablemente derive de poblaciones procedentes de una vía andina (Altiplánicas), en vez de poblaciones originarias de las planicies brasileñas dadas las diferencias mostradas con el grupo de Minas de Gerais. Esta propuesta también es potenciada tras la numerosa megafauna fósil que es compartida entre el grupo Altiplánico y Argentina según lo mostrado por la tabla 3. Asimismo, se evidenció que los gonfoterios de Minas de Gerais son diferentes a todos los grupos. Lo que puede postularse a esta región como una Isla Biogeográfica.

Es importante enfatizar las diferencias que causa el AC3, donde la prueba de Tukey (Tabla 6) evidenció ser una de las principales variables causantes en la diferenciación entre los grupos y su particular influencia que hace diferenciar al grupo de Chile con los demás grupos. Las razones del por qué se debe esto son desconocidas. Sin embargo, parte de la respuesta podría estar en el aumento progresivo del ancho de la corona dental a medida que se desciende a nivel de cada lofo desde la parte anterior, existiendo un mayor ancho al llegar

a la parte medial, la cual es coincidente con la ubicación aproximada del lofo AC3 en tipo de molares M3/m3, luego de este lofo se observa un descenso de los anchos de las colinas a medida que se llega a la cara posterior. Con respecto a los molares M1/m1 y M2/m2, también se notó esa tendencia en AC3 de presentar una medida mayor (excepto en algunos molares), lo que lo hace ser una medida muy variable. Dado aquello, sería recomendable que futuros estudios se enfoquen en la medición del AC3 dado que es más sensible a las variaciones entre los grupos. En tanto que para la variable "longitud", está no mostró ser lo suficientemente variable como para mostrar diferencias que permitan hacer alguna inferencia a nivel biogeográfico. El principal motivo de esto, se funda bajo la razón de que esta variable evidencia escasas diferencias significativa entre los grupos según lo revelado por la prueba de Tukey (Tabla 7), tendiendo a ser una medida homogénea entre los 5 grupos estudiados. Dado aquello, fue excluida para dar respuesta a las hipótesis biogeográficas planteadas.

Si bien hasta el momento sólo se ha comprobado la presencia de *N. plantesis* en Chile. Es importante enfatizar que esta especie no sólo estuvo presente en el grupo del Cono Sur, sino también se ha registrado en Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela. En el caso de Perú, incisivos atribuibles a esta especie han sido hallados en la localidad de Quebrada el Jahuay (Arequipa) y en la provincia de Canta (Lima) (Mothé & Avilla, 2015). Además, un cráneo en el distrito de la Huaca (Piura) ha sido diagnosticado como *N. platensis* (Alberdi et al. 2004). Por ende, los registros de *N. plantensis* en Perú sugieren una vía de ingreso desde el Altiplano, evidencia que también ha sido acompañado bajo los estudios morfométricos abordado en este estudio.

Actualmente existe una propuesta inicial sobre el endemismo de *N. plantesis* en Sudamérica. Dicha propuesta elaborada por Lucas (2013) sostiene que *C. hyodon* dio origen a *N. plantesis* en Sudamérica. Sin embargo, hasta la fecha no se ha argumentado

fehacientemente los fundamentos de esta propuesta ni el lugar geográfico en donde probablemente ocurrió. El postulado de Lucas (2013) puede fundamentarse en: (1) la ausencia de *N. platensis* en Centro América; (2) en las diferencias morfológicas en la mandíbula entre *Stegomastodon* en América del norte y *Notiomastodon* en Sudamérica según los estudios de morfometría geométrica realizada por Mothe & Avilla (2015); (3) en las diferencias estratigráficas entre las formas norteamericanas y sudamericanas según lo mencionado por Lucas et al. (2011) y Labarca et al. (2016), en la cual señalan que los registros de *Stegomastodon* en Norteamérica son fechados desde el Plioceno al Pleistoceno medio, en cambio las formas sudamericanas de *Notiomastodon* sería atribuible al Pleistoceno Superior (Lujanense); y (4) finalmente en las dataciones que hay entre *C. hyodon* y *N. platensis*. La datación más antigua de la especie *C. hyodon* se registra desde Ensenadense (760.000 ± 30.000 años) en Tarija - Bolivia (MacFadden et al. 2013), en cambio que para *N. platensis* se registra desde el límite Ensenadense – Bonaerense (464.000 ± 65.000 años) en Rio Grande do Sul (Brasil) (Lopes et al. 2010).

Como se postula, el origen de *N. platensis* a partir de *C. hyodon* requirió un fenómeno de especiación. Para que haya acontecido la formación de esta nueva especie, fue necesaria una diferenciación entre poblaciones hasta alcanzar la independencia evolutiva. Si bien el tema central de este estudio no se centra en identificar el mecanismo de especiación en *N. platensis*, no es descartable discutir y proponer de manera pionera qué mecanismo pudo actuar y en qué lugar geográfico pudo haberse originado debido a que no se han tenido propuestas anteriores. Si se asume un mecanismo de especiación Simpátrica tipo divergente, requiere que *N. platensis* haya sido originado dentro del rango de distribución de la especie ancestral (*C. hyodon*). Para que esto sucediera, probablemente fue requerible que un grupo de individuos proveniente de la población ancestral comenzará a utilizar un nicho

diferente al utilizado por la especie ancestral (Mendez & Navarro, 2014). Este mecanismo de especiación pudo haber provocado que los individuos se adaptaran a un determinado recurso y tengan un cambio en su comportamiento (Soler, 2003), y en consecuencia cause que las poblaciones se separen y se diferencien en el tiempo dando origen a *N. plantensis*. Sin embargo, la gran limitante que tiene este mecanismo de especiación está en que no se han hallado nunca en simpatria restos de *N. plantensis* y *C. hyodon* en el mismo espacio geográfico, lo que descarta por el momento este mecanismo de especiación. Un segundo mecanismo que pudo haber dado origen a *N. platensis* es la especiación de tipo Alopátrica mediante aislamiento geográfico a través de dispersión y colonización (Mendez & Navarro, 2014). Si se aborda bajo este mecanismo, puede plantearse que en un principio sólo existía una sola población gonoforios en Sudamérica representada por la especie *C. hyodon* donde podían cruzarse entre sí. Posterior a un tiempo, un grupo de individuos se dispersan y llegan a colonizar otras áreas. Tiempo después y de manera gradual, las adaptaciones locales y el aislamiento geográfico provocan que se generen diferencias entre los individuos de la población ancestral y la nueva, dando origen a *N. platensis*. Si bien en esta última propuesta existe la limitante de requerir una población ancestral relativamente grande (lo que no se cumple hasta la fecha debido a los escasos descubrimientos diagnósticos en *C. hyodon*), se considera que es la propuesta más plausible por el momento dada a la gran capacidad dispersiva y de colonización por parte de *N. platensis* y de *C. hyodon* en Sudamérica, sumada a la nula evidencia simpátrica entre ambas especies. Finalmente, frente al lugar donde pudo originarse este fenómeno de especiación, existe la probabilidad de que se haya originado en Ecuador, Perú o Bolivia. Sería esperable proponer a la localidad de Tarija – Bolivia debido a que ha sido el lugar donde se concentra la mayor parte de la población de *C. hyodon* en Sudamérica cuya datación indica ser más antiguo que *N. platensis* y además, ser más antiguo entre los registros en sudamérica que permitan diagnosticar a la familia

Gomphotheriidae a nivel de especie. Sin embargo, dado que el número de ejemplares para este ejemplar son escasos, resulta difícil proponer un punto de especiación si se cuenta con escasa evidencia fósil, por lo que es preferible guardar cautela frente a esta propuesta a espera de nueva evidencia fósil.

Finalmente, los análisis morfométricos de los molares mostraron importantes hallazgos extrapolables a la paleobiogeografía de gomfoterios. Dichos resultados, no sólo generan un nuevo conocimiento para la paleontología nacional, sino que también se expande hacia Sudamérica. Sin embargo, es importante mencionar las limitaciones y proyecciones que tiene este estudio. Al tratarse del análisis de sólo una parte corporal, impide descartar los efectos generados por la homoplasia. Por ende, para testear una hipótesis biogeográfica de manera más concluyente queda como proyección hacer filogenias que consideraren gran parte de su esqueleto. De todas formas, la información que aportó este trabajo permite postular un ingreso biogeográfico sustentado bajo la evidencia morfométrica, la cual puede ser incorporada para desarrollar una investigación biogeográfica que permita resolver de manera definitiva el tema biogeográfico nacional. No obstante, la dificultad que se enfrentan hasta el momento dichas proyecciones, está en la escasez de la evidencia fósil en Chile de otras partes óseas que permitan obtener más caracteres de estudio.



## CONCLUSIÓN

Sobre los análisis morfométricos realizados en este estudio, planteo que el ingreso más probable de los gonfoterios a Chile fue por el norte. Por lo tanto, la evidencia presentada concuerda con la hipótesis 1, la cual sugiere que los gonfoterios provinieron desde poblaciones del altiplano utilizando como vía un corredor desértico establecido entre los 18°S y 29°S a lo largo del borde oeste de la cordillera de los Andes (Labarca & Alberdi, 2011; Moreno et al. 1994)

Con respecto al cumplimiento de los objetivos específicos, esto se sustenta en las diferencias morfológicas encontradas entre los distintos grupos geográficos las que estuvieron dadas principalmente por la variable AC3. En el caso de Chile, esta variable tuvo su particular influencia en diferenciarla con los otros grupos.

En relación a la variable Longitud total, resulto tener ser una medida homogénea entre los grupos. Dado aquello, no permitió proyectar una hipótesis biogeográfica para el grupo D ni con el resto de los grupos. En consecuencia, se concluye que no importa el tamaño de la longitud en el diente, sino la complejidad presente en el tamaño del ancho de las colinas lo que permite diferenciar a los grupos en este contexto.

Finalmente, este estudio también arrojó otros resultados morfométricos sobre los anchos de las colinas que aportan a la biogeografía a los otros grupos. En la que evidencio que el grupo Minas de Gerais puede constituir una isla biogeográfica, así como también en la similitud morfológica encontrada entre el grupo proveniente del Cono Sur y los gonfoterios

del altiplano. Razón por la cual, no sólo fue un aporte para la paleobiogeografía nacional, sino que también para la paleobiogeografía en Sudamérica.

## BIBLIOGRAFÍA

- Alberdi, M. & Prado, J. (1995). Los mastodontes de América del Sur. In: Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos 5 millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental (Eds. M.T. Alberdi, G. Leone y E.P. Tonni). *Monografías Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC*, 2, 277-292.
- Alberdi, M & Prado, J. (1995b). Los équidos de América del Sur, en Alberdi, M, Leone, G. & Tonni, E. (eds.), Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos 5 millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental Monografías, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, pp. 293-307 (Madrid).
- Alberdi, M. & Frassinetti, D. (2000). Presencia de *Hippidion* y *Equus* (*Amerhippus*) (*Mammalia*, *Perissodactyla*) y su distribución en el Pleistoceno superior de Chile. *Estudios Geológicos*, 56(5-6): 279-290.
- Alberdi, M., Zárate, M & Prado, J. (2001). Presencia de *Hippidion principale* en los acantilados costeros de Mar del Plata (Argentina). *Revista Española de Paleontología*, 16(1), 1-7.
- Alberdi, M., Cartelle, C. & Prado, J. (2002). El registro de *Stegomastodon* (*Mammalia*, *Gomphotheriidae*) en el Pleistoceno superior de Brasil. *Revista Española de Paleontología*, 17(2), 217-235.
- Alberdi, M. & Prado, J. (2004). Los caballos fósiles de América del Sur. Una historia de 3 millones de años. Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires, INQUAPA Serie monográfica 3, 269 pp.
- Alberdi, M., Prado, J. & Salas, R. (2004). The Pleistocene Gomphotheriidae (Proboscidea) from Perú. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 231(3), 423-452.
- Alberdi, M. & Corona, E. (2005). Revisión de los gonfoterios en el Cenozoico tardío de México. *Revista mexicana de Ciencias Geológicas*, 22(2), 246-260.
- Alberdi, M., Prado, J., Ortiz-Jaureguizar, E., Posadas, P. & Donato, M. (2007). Historical biogeography of trilophodont gomphotheres (*Mammalia*, Proboscidea) reconstructed applying dispersion vicariance analysis. En: 4th European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin América. Cuadernos del Museo Geominero, 8, 9-14.
- Alberdi, M., Cerdeño, E. & Prado, J. (2008). *Stegomastodon platensis* (Proboscidea, Gomphotheriidae) en el Pleistoceno de Santiago del Estero, Argentina. *Revista de Asociación de Paleontología Argentina*, 45(2), 257-271.
- Álvares, B. (1974). Los mamíferos fósiles del Cuaternario de Arroyo Toropí, Corrientes (Argentina). *Ameghiniana*, 11(3), 295-311.
- Ameghino, F. (1888). Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina. *Obras Completas*, 3-17.

- Barnett, R., Barnes, I., Phillips, M., Martín, L., Harington, C., Leonard, J. & Cooper, A. (2005). Evolution of the extinct sabretooths and the America cheetah-like cat. *Current Biology*, 15: R589–R590.
- Bird, J. (1993). Viajes y arqueología en Chile austral. Ediciones de la Universidad de Magallanes. Punta Arenas.
- Borrero, L., Lanata, & Borella, F. (1988). Reestudiando huesos: nuevas consideraciones sobre sitios de Última Esperanza. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Sociales*, 18, 133–156.
- Borrero, L., Martín, F. & Prieto (1997). La Cueva Lago Sofía 4, Última Esperanza: una madriguera de felino del Pleistoceno tardío. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas*, 25, 103–122.
- Bond, M., Cerdeño, E. & López, G. (1995). Los ungulados nativos de América del Sur, en: Alberdi, M., Leone, G. & Tonni, E. (eds.), Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos 5 millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental. Monografías, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, pp. 259–275 (Madrid).
- Bostelmann, E., López, P., Salas-Gismondi, R. & Mena, F. (2011). First record of *Diabolotherium* cf. *nordeskioldi*, Kraglievich 1926, (Mammalia, Tardigrada, Megalonychidae), from the late Pleistocene of Chile. *Ameghiniana*, 48(4), R146.
- Brandoni, D., Ferrero, B. & Brunetto, E. (2010). *Myiodon darwini* Owen (Xenarthra, Mylodontinae) from the late Pleistocene of Mesopotamia, Argentina. Remarks on individual variability, paleobiology, paleobiogeography and paleoenvironment. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(5), 1547–1558.
- Bro-Jørgensen, J. (2007). Dense habitats selecting for small body size: a comparative study on bovids. *Journal compilation*. 17(5), 729–737.
- Cabrera, A. (1935). Sobre la osteología de *Palaeolama*. *Anales Museo Argentino de Ciencias Naturales, Paleontología de vertebrados*, 66(38), 283–312.
- Campbell, K., Frailey, C. & Romero-Pittman, L. (2009). In defense of *Amahuacatherium* (Proboscidea: Gomphotheriidae). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 252(1), 113–128.
- 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*, 20, 96–99.
- Carlini, A., Brandoni, D. & Pujos, F. (2002). Una nueva especie de megaterio del Mio-Plioceno de Catamarca, Argentina. *Ameghiniana*, 39, 367–377.
- Carlini, A., Zurita, A., Scillato-Yané, J., Miño, A. & Lutz. (2005). *Scelidodon* Ameghino (Tardigrada Scelidotheriinae) en el Lujanense (Pleistoceno tardío) de la Provincia de Corrientes. En: Actas XVI Congreso Geológico Argentino. La Plata, 255–260.
- Casamiquela, R. (1967). Nota sobre los restos de desdentados fósiles (Mylodontidae, Scelidotheriinae) de Conchali, suburbios de Santiago. *Revista Universitaria*, 52, 127–135.

- 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*, 2, 143–172.
- Casamiquela, R. (1969-70). Primeros documentos de la paleontología de vertebrados para un esquema estratigráfico y zoogeográfico del Pleistoceno de Chile. *Boletín de Prehistoria de Chile*, 2, 65–73.
- Casamiquela, R. (1984). Critical catalogue of some Chilean fossil vertebrates. I. The deers: Complementary considerations on *Antifer* (*Antifer niemeyeri* n.sp.), the Pleistocene giant deer. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 2, 41–50.
- Casamiquela, R., Shoshani, J. & Dillehay, T. (1996). South American proboscidean: general introduction and reflections on Pleistocene extinctions, en: Shoshani, & Tassy (eds.), *The Proboscidea. Evolution and palaeoecology of elephants and their relatives*, pp. 316-320; Oxford University Press.
- Casamiquela, R. (1999): The Pleistocene vertebrate record of Chile. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 7, 91-107.
- Chávez-Aponte, E., Alfonso-Hernández, I. & Carrillo-Briceño, J. (2008). Morfología dentaria de los gonfoterios de la localidad de Muaco, estado Falcón, *Interciencia*, 33(10), 771-775.
- Chimento, R. & Agnolin, L. (2011). Mamíferos del Pleistoceno superior de Santiago del estero (Argentina) y sus afinidades paleobiogeográficas. *Pap. Avulsos Zool*, 51 (6), <http://dx.doi.org/10.1590/S0031-10492011000600001>.
- Cione, A., Tonini, E., Bargo, M., Bond, M., Candela, M., Carlini, A., Deschamps, C., Dozo, M., Esteban, G., Goin, F., Montalvo, C., Nasif, N., Noriega, J., Ortiz – Jaureguizar, E., Pascual, R., Prado, J., Recuero, M., Sillato-Yane, G., Soibelzon, L., Verzi, D., Vieytes, E., Vizcaíno, S. & Vucetich, M. (2007). Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudios. *Asociación paleontológica Argentina. Publicación Especial*, 11, 257-278.
- Coltorti, M., Abbazii, L., Ferretti, M., Lacumin, P., Paredes, F., Pellegrini, M., Pieruccini, P., Rustioni, M., Tito, G. & Rook, L. (2006). Last glacial mammals in south America: A new cenario from the Tarija basin (Bolivia). *Naturwissenschaften*, 94, 288-299.
- De Iullis, G. (2006). Sobre la posición taxonómica de *Megatherium sundti* Philippi, 1893 (Mammalia: Xenarthra: Megatheriidae). *Ameghiniana* 43(1): 161–169.
- Domeyko, I. (1868). Algunas palabras sobre el terreno en que se hallan huesos de mastodonte en Chile. *Anales de la Universidad de Chile*, 31(3), 369–374.
- Esteban, G. (1996). Revisión de los *Mylodontinae* cuaternarios (Edentata, Tardigrada) de Argentina, Bolivia y Uruguay. Sistemática, Filogenia, Paleobiología, Paleozoogeografía y Paleocología. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales, Instituto Miguel Lillo, 235 p.

- Ferrero, B., Brandoni, D., Noriega, J. & Carlini, A. (2007). Mamíferos de la Formación El Palmar (Pleistoceno tardío) de la provincia Entre Ríos, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 9(2), 109-117.
- Fischer, G. (1814). Zoognosia. Tabulis synopticis illustrata, 3. 694 pp.; Mosquera (Vsevolozsky).
- Forasiepi, A., Martinelli, A. & Blanco, J. (2007). Mamíferos del Pleistoceno en la Argentina. Buenos Aires: Albatros saci.
- Frassinetti, D. & Azcárate, V. (1974). Presencia de *Megatherium* en los alrededores de Santiago (Chile). *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, Chile 33, 35-42.
- Frassinetti, A. & Alberdi, M. (2000). Revisión y estudio de los restos fósiles de mastodontes de Chile (Gomphotheriidae): *Cuvieronius hyodon*, Pleistoceno superior. *Estudios Geológicos*, 56 (3.4), 197-208.
- Frassinetti, D. & Alberdi, M. (2005). Presencia del género *Stegomastodon* entre los restos fósiles de Mastodontes de Chile (Gomphotheriidae), Pleistoceno superior. *Estudios Geológicos*, 61, 101-107.
- Fuenzalida, H. (1936). Noticia sobre los fósiles encontrados en la Hacienda Chacabuco, en Abril de 1929. *Revista Chilena de Historia Natural*, 40, 96-99.
- Fuenzalida, H. (1963). Un *Megatherium* de Tarapacá. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural*, 79, 4-5, 8.
- Gadens, G. (2007). Contribucao ao estudo dos proboscidea (Mammalia, Gomphotheriidae) do cuaternrio do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Tesis de Maestria publicada. Universidad Federal de Rio Grande do Sul. Rio Grande do sul. Brasil.
- Gelfo, J. López, P. & Martínez, I. (2008). Una manada de *Macrauchenia* (*Litopterna*, Mammalia) del Pleistoceno tardío de Kamac Mayu, Calama II Región, Chile. En: Actas III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Neuquén, p, 110.
- Guérin, C. & Faure, M. (1999). *Palaeolama* (*Hemiauchenia*) *niedae* nov. sp. Nouveau camelidae du nordeste bresilien et sa place parmi les lamani d' Amerique du sud. *Geobios*, 34(2), 620-659.
- Guérin, C. & Faure, M. (2004a). *Scelidodon piauiense* nov. sp., nouveau Mylodontidae Scelidotheriinae (Mammalia, Xenarthra) du Quaternaire de la région du parc national Serra da Capivara (Piauí, Brésil). *Comptes Rendus Palevol*, 3: 35-42.
- Guérin, C. & Faure, M. (2004b). *Macrauchenia patachonica* Owen (Mammalia, *Litopterna*) de la région de São Raimundo Nonato (Piauí, Nordeste brésilien) et la diversité des Macraucheniiidae pléistocènes. *Geobios*, 37, 516-535.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., and P. D. Ryan, (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.
- Heusser, L., Heusser, C., Kleczowski, A. & Crowhurst, S. (1999). A 50.000-yr pollen record from Chile of South American millennial-scale climate instability during the last glaciation. *Quaternary Research*, 52(2), 154-158.

- Heusser, C., Lowell, T., Heusser, L., Moreira, A. & Moreira, S. (2000). Pollen sequence from Chilean Lake District during Llanquihue glaciation in marine Oxygen isotope Stages 4-2. *Journal of Quaternary Science*, 15 (2), 115-125.
- Hoffstetter, R. (1950). Observaciones sobre los mastodontes de Sudamérica y especialmente en Ecuador. *Haplomastodon*, subgn. Nov. de *Stegomastodon*. *Publicaciones de la Escuela politécnica nacional*, 1, 1-51.
- Holland, W. (1920): Fossil mammals collected at Pedra Vermelha, Bahia, Brazil, by Gerald A Waring. *Annals of the Carnegie Museum*, 13, 224-232.
- International Union of Geological Sciences (IUGS). (2009). International Stratigraphic Chart
- Iriondo, M. (1994). Los climas cuaternarios de la Región pampeana. *Comunicaciones del Museo provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino"*, 4(2), 1-46.
- Latorre, C. (1998). Paleontología de mamíferos del Alero Tres Arroyos 1, Tierra del Fuego, XII Región, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Naturales*, 26, 77-90.
- Latcham, R. (1929). Los mastodontes chilenos. *Revista de Educación*, 6, 423-432.
- Latorre, C. (2005). 23° Archaeology and environmental history of the southern deserts. *National Museum Of Australia Press*, 73-90.
- Latorre, C. (2008): Fluctuaciones Climáticas Cuaternarias y Sus Impactos Sobre La Biodiversidad En Chile. En CONAMA, Biodiversidad de Chile, Patrimonio y Desafíos, pp 60-65. Ocho Libros Editores, Santiago de Chile.
- Labarca, R. & López, P. (2006). Los mamíferos finipleistocénicos de la Formación Quebrada Quereo: (IV Región-Chile): biogeografía, bioestratigrafía e inferencias paleoambientales. *Mastozoología Neotropical* 13(1), 89-101.
- Labarca, R., Fuentes, F. & Mena, F. (2008). Los conjuntos faunísticos pleistocénicos de Cueva las Guanacas (Región de Aisén, Patagonia chilena): Alcances taxonómicos y tafonómicos. *Magallania* 36(2), 123-142.
- Labarca, R. & Prieto, A. (2009). Osteometría de *Vicugna vicugna* Molina, 1782 en el Pleistoceno final de Patagonia meridional chilena: Implicancias paleoecológicas y biogeográficas. *Revista del Museo de Antropología*, 2, 127-140.
- Labarca, R. & Sierpe, V. (2010). Presence of *Smilodon populator* Lund (Carnivora, Felidae, Machairodontinae) in the late Pleistocene of southern Chilean Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83 (2), 299-307.
- Labarca, R. & Alcaraz, A. (2011). Presencia de *Antifer ultra* (= *Antifer niemeyeri*) en el Pleistoceno tardío - Holoceno temprano de Chile central (30-35°S). *Andean Geology*, 38 (1), 156-170.

- Labarca, E. & Alberdi, M. (2011). An updated taxonomic view on the family Gomphotheriidae (Proboscidea) in the final Pleistocene of south-central Chile. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 262,43-57.
- Labarca, R., Pino, M. & Recabarren, O. (2013). Los Lamini (Cetartiodactyla: Camelidae) extintos del yacimiento de Pilauco (Norpatagonia chilena): aspectos taxonómicos y tafonómicos preliminares. *Estudios Geológicos*, 69(2), 255–269.
- Labarca, R. (2015). La Meso y Megafauna Terrestre Extinta Del Pleistoceno de Chile. Publicación Ocasional del Museo Nacional de Historia Natural, Chile, 63: 401-465.
- Labarca, R., Alberdi, M., Prado, J., Mansilla, P. & Morgues, F. (2016). Nuevas evidencias acerca de la presencia de *Stegomastodon platensis* Ameghino 1888, Proboscidea: Gomphotheriidae, en el Pleistoceno tardío de Chile central. *Rev. Estudios geológicos*, en prensa.
- López, P. (2005). Tafonomía en la costa meridional del norte semiárido de Chile (IV región). Alcances culturales y paleoecológicos hacia el Pleistoceno final en la Comuna de Los Vilos (31° latitud S). Tesis de Pregrado, Departamento de Ciencias Sociales de la Universidad de Chile, 215 pp.
- López, P. (2009). El mundo perdido de Patagonia central: Una aproximación tafonómica al estudio de los mamíferos extintos del sitio Baño Nuevo 1 (XI Región-Chile), en: López, P., Cartajena, M., García, C. & Mena, F. (eds), Zooarqueología y tafonomía del confín del mundo. Monografías arqueológicas N°1, pp.115–133; Universidad Internacional SEK-Chile, Facultad de Estudios del Patrimonio Cultural, Área de Arqueología.
- López, P., Rojas, O., Mansilla, P., Olivares, & Martínez, I. (2010). Mamíferos extintos del Pleistoceno de la Cuenca de Calama (Segunda Región, Chile). Nuevos registros y viejas colecciones. *Treballs de Museu de Geologia de Barcelona*, 17, 11–25.
- Lopes, R., Oliveira, L., Figueiredo, A, Kinoshita, A., Baffa, O. & Buchmann, F. (2010). ERS dates of the pleistocene mammal teeth and its implications for the biostratigraphy and geological evolution of the coastal plain, Rio Grande do Sur, southern Brazil. *Quaternary International*, 212, 213-222.
- Lucas, S., Aguilar, R. & Spielmann, J. (2011). *Stegomastodon* (Mammalia, Proboscidea) from the pliocene of jalisco, exico and the species level taxonomy of *Stegomastodon*. *New México Museum of Natural History and Science Bulletin*, 53, 517-553.
- Lucas, S. (2013). The paleobiogeography of South American Gomphotheres. *Journal of Paleogeography*, 2(1), 19-40.
- Marshall, L. & Sempere, T. (1991). The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context: a review. *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, 12(3/4), 631–652.
- Marshall, L., Berta, A., Hoffstetter, R., Pascual, D., Bombim, M. & Mones, A. (1984). Mammals and stratigraphy: geochronology of the continental mammal-bearing *Quaternary of South America*. *Paleovertebrata*, Memoire Extraordinaire, 1–76.



- Martin, F., Prieto, A., San Román, M., Morello, F., Prevosti, F., Cárdenas, P. & Borrero, L. (2004). Late-Pleistocene megafauna at Cueva del Puma, Pali-Aike lava field, Chile. *Current Research in the Pleistocene*, 21, 101–103.
- Martin, F. (2008). Bone-crunching felids at the end of the Pleistocene in Fuego-Patagonia, Chile. *Journal of Taphonomy*, 6(3–4), 337–372.
- Martín, F. (2013). Tafonomía y paleoecología de la Transición Pleistoceno - Holoceno en Fuego-Patagonia. Interacción entre humanos y carnívoros y su importancia como agentes en la formación del registro fósil. Ediciones de la Universidad de Magallanes.
- Martinic, M. (1996). La Cueva del Milodón: Historia de los hallazgos y otros sucesos. Relación de los estudios realizados a lo largo de un siglo (1895–1995). *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas*, 24, 43–80.
- Martínez, J. & Jacay, J. (2000). Evolución sedimentológica y paleontológica del paleodelta del Chira (Departamento de Piura) durante el Pleistoceno, datos preliminares. In: *X Congreso Peruano de Geología*: 37R; Lima
- McDonald, G. & Perea, D. (2002). The large Scelidotherid *Catonyx tarijensis* (Xenarthra, *Mylodontidae*) from the Pleistocene of Uruguay. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(3), 677–683.
- Macfadden, B. & Shockey, B. (1997). Ancient feeding ecology and niche differentiation of Pleistocene mammalian herbivores from Tarija, Bolivia: morphological and isotopic evidence. *Paleontology*, 23 (1), 77–100.
- Macfadden, B., Zeitler, P., Anaya, F. & Cottle, J. (2013). Middle Pleistocene age of the fossiliferous sedimentary sequence from Tarija, Bolivia. *Quaternary Research*, 79, 268–273.
- Mena, F. & Stafford, T. (2006). Contexto estratigráfico y fechación directa de esqueletos humanos del Holoceno temprano en Cueva Baño Nuevo (Patagonia Central, Chile). En: *Actas II Simposio Internacional del Hombre Temprano en América*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, 139–154.
- Méndez, M. & Navarro, J. (2014). *Introducción a la Biología Evolutiva*. Santiago de Chile: Méndez, M. & Navarro, J.
- Menegaz, A. (2000). Los camélidos y cérvidos del cuaternario del sector bonaerense de la Región Pampeana. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, 211 p.p.
- Miño-Boillini, A., Chiesa, N., Lucero, A., Zurita, A. & Carlini, A. (2007). Los Xenarthra (Mammalia) del Pleistoceno tardío de la provincia de San Luis, Argentina. En: *Resúmenes de la Reunión anual de comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina*. *Corrientes*, 16R.
- Miño-Boillini, A. & Carlini, A. (2009). The Scelidotheriinae Ameghino, 1904 (Phyllophaga, Xenarthra) from the Ensenadan–Lujanian Stage/Ages (early Pleistocene to early-Middle Pleistocene–early Holocene) of Argentina. *Quaternary International* 210, 93–101.
- Miotti, L. & Salemme, M. (1999). Biodiversity, taxonomic richness and specialists-generalists during late Pleistocene/early Holocene times in Pampa and Patagonia (Argentina, Southern South America). *Quaternary International*, 53/54, 53–68.

- Moreno, P., Marshall, L. & Salinas, P. (1991). Mamíferos pleistocenos del Norte y Centro de Chile en su contexto geográfico: una síntesis. *Actas del 6º Congreso Geológico Chileno*, 670-673; Santiago.
- Moreno, P., Villagrán, C., Marquet, P. & Marshall, L.G. (1994). Quaternary paleobiogeography of northern and central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 67, 487 – 502.
- Moreno, P., Denton, G., Moreno, H., Lowell, T., Putnam, A. & Kaplan, M. (2015). Radiocarbon chronology of the last glacial maximum and its termination in northwestern Patagonia. *Quaternary Science Reviews*, 122, 233-249.
- Mothé, D., Avilla, L., Cozzuol, M. & Winck, G. (2012a). Taxonomic revision of the Quaternary gomphotheres (Mammalia: Proboscidea: Gomphotheriidae) from the South American Lowlands. *Quaternary International*. 276-277, 2-7.
- Mothé, D., Avilla, L. & Cozzuol, M. (2012b). The South American Gomphotheres (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae): Taxonomy, Phylogeny, and Biogeography. *Journal of Mammalian Evolution*, 20(1), 23-32.
- Mothé, D. & Avilla, L. (2015). Mythbusting evolutionary issues on South American Gomphotheriidae (Mammalia: Proboscidea). *Quaternary Science Reviews*, 110, 23-35.
- Nami, G. & Menegaz, A. (1991). Cueva del Medio: aportes para el conocimiento de la diversidad faunística hacia el Pleistoceno-Holoceno en la Patagonia Austral. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas*, 20, 117–132.
- Nester, P., Gayo, E., Latorre, C., Jordan, T. & Blanco, N. (2007). Perennial stream discharge in the hyperarid Atacama Desert of northern Chile during the latest Pleistocene. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA*, 104(50), 19724–19729.
- Nordenskjöld, E. (1996). Observaciones y descubrimientos en cuevas de Última Esperanza en Patagonia Occidental. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas*, 24, 99–124.
- Núñez, L., Varela, J. & Villagrán, C. (1994). Reconstrucción multidisciplinaria de la ocupación prehistórica de Quereo, centro de Chile. *Latin American Antiquity*, 5, 99–118.
- Oliver, C. (1926). Lista preliminar de los mamíferos fósiles de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 30, 144–156.
- Oliver, C. (1935). Mamíferos fósiles de Chile. Adiciones y correcciones a una lista preliminar. *Revista Chilena de Historia Natural*, 39, 297–304.
- Osborn, H. (1923). New subfamily, generic, and stages in the evolution of the proboscidea. *Am Mus Novitates*, 99:1-4.
- Pardiñas, U., Udrizar-Sauthier, D., Carlini, A., Borrero, I. & Salazar-Bravo, J. (2008). ¿El último Tardígrado de la Patagonia? En: III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Neuquén, 191.
- Paula Couto, C. (1979). Tratado de paleomastozoología. Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro, 599 pp.

- Perovic, P. & Herrán, M. (1998). Distribución del jaguar *Panthera onca* en las Provincias de Jujuy y Salta, noroeste de Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 5(1), 47–52.
- Pino, M. (2008) (Ed.). Pilauco: un sitio complejo del Pleistoceno tardío, Osorno, Norpatagonia chilena. Universidad Austral de Chile. Valdivia. *Imprenta América*, 164p
- Pohlig, H. (1912). Sur une vieille mandibule de *Tetracaulodon ohoticum* Blum., avec défense in situ. *Bulletin de la Société Bierge de Géologie*, 26, 187-193.
- Politis, G., Johnson, E., Gutiérrez, M. & Hartwell, W. (2003). Survival of Pleistocene fauna: New radiocarbon dates on organic sediments from La Moderna (Pampean region, Argentina). en: L. Miotti, M. Salemme Y N. Flegenheimer (eds.), *Where the south winds blow: Ancient evidence of Paleo South Americans*, pp. 45–50; Center for the Study of the First Americans (Texas A&M).
- Pomi, L. & Prevosti, F. (2005). Sobre el status sistemático de *Felis longifrons* Burmeister, 1866 (Carnivora: Felidae). *Ameghiniana*, 42(2): 489–494.
- Prado, J.L., Alberdi, M., Azanza, B., Sánchez, B. & Frassinetti, D. (2001). The Pleistocene gomphotheres (Proboscidea) from South America. *The World of Elephants - Proceedings of the 1st International Congress*, pp. 337–340.
- Prado, J., Alberdi, M. & 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*, 225, 275–296.
- Prado, J., Alberdi, M., Sanchez, B. & Azanza, B. (2003): Diversity of the Pleistocene Gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea) from South America. *Deinsea*, 9, 347-363.
- Prado, J. & Alberdi, M. (2008). A cladistic analysis among trilophodont gomphotheres (Mammalia, Proboscidea), with special attention to the South American genera. *Palaeontology*, 51(4), 903–915.
- Prevosti, F., Soibelzon, L., Prieto, A., San Román, M. Y Morello, F. (2003). The southernmost bear: *Paracotherium* (Carnivora, Ursidae, Tremarctinae) in the latest Pleistocene of Southern Patagonia, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(3), 709–712.
- Prieto, A. (1991). Cazadores tempranos y tardíos en la Cueva 1 del Lago Soffa. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Sociales*, 20, 75–96.
- Prieto, A. & Canto, J. (1997). Presencia de un lamoide atípico en cueva Lago Soffa 4 (Última Esperanza) y Tres Arroyos (Tierra del Fuego) región de Magallanes, Chile. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas*, 25: 147–150.
- Prieto, A., Labarca, R & Sierpe, V. (2010). Presence of *Smilodon populator* Lund (Carnivora, Felidae, Machairodontinae) in the late Pleistocene of southern Chilean Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural*, 83 (2): 299–307.
- Pujos, F. (2000). *Scelidodon chilensis* (Xenarthra. Mammalia) du pleistocene terminal de "Pampa de los fósiles" (Nord-Pérou). *Quaternaire*, 11, 197-206.
- Pujós, F. & Salas, R. (2004). A systematic reassessment and paleogeographic review of fossil Xenarthra from Peru. *Bulletin de l'Institut Francais d'Etudes Andines*, 33, 331–378.

- Pujós, F. (2006). *Megatherium celendinense* sp. nov. from the Pleistocene of the Peruvian and the phylogenetic relationship of the megatheriines. *Paleontology*, 49(2): 285–306.
- Pujos, F., De Iuliis, G., Argot., C. & Werdelin, L. (2007). A systematic reassessment and paleogeographic review of fossil *Xenarthra* from Peru. *Bulletin de l'Institut Francais d'Etudes Andines*, 33, 331–378.
- Recabarren, O. (2007). Análisis de restos óseos de Gonfoterios del área comprendida entre los 39° 39' y 42°49' S, centro-sur de Chile. Tesis no publicada. Universidad Austral de Chile, Santiago-Chile.
- Recabarren, O., Pino, M. & Alberdi, M. (2014). La Familia Gomphotheriidae en América del Sur: evidencia de molares al norte de la Patagonia chilena. *Estudios Geológicos*, 70(1), doi:10.3989/egol.41346.273.
- Roth, S. (1899). El mamífero misterioso de la Patagonia *Grypotherium domesticum*. II. Descripción de los restos encontrados en la Caverna de Última Esperanza. *Revista del Museo de La Plata*, 9: 421–453.
- Salas, R., Stucchi, M. & Derives, T. (2003). The presence of plio-pleistocene *Palaeolama* sp. (Artiodactyla: Camelidae) on the southern coast of Perú. *Bulletin de l'Institut Francais d'Etudes Andines*, 32(2), 347–359.
- San Román, M., Prieto, A. & Morello, F. (2000). Cueva de los Chingues (Parque Nacional Pali Aike), Magallanes, Chile. Historia natural y cultural I. Anales del Instituto de la Patagonia, *Serie Ciencias Humanas*, 28, 125–146.
- Santoro, C & Latorre, C. (2009). Propuesta metodológica interdisciplinaria para poblamientos humanos Pleistoceno tardío/ Holoceno temprano, precordillera de Arica, Desierto de Atacama Norte. *Andes*, 7, 13-35.
- Santoro, C., Osorio, D., Standen, V., Ugalde, P., Herrera, K., Gayó, E., Rothhammer, F. & Latorre, C. (2004). Ocupaciones humanas tempranas y condiciones paleoambientales en el Desierto de Atacama durante la transición Pleistoceno-Holoceno. *Boletín de Arqueología PUCP*, 15, 395-314.
- Scherer, C., Ferigolo, J., Ribeiro, A. & Castelle, C. (2007). Contribution to the knowledge of *Hemiauchenia paradoxa* (Artiodactyla, Camelidae) from the pleistocene of southern Brazil. *Revista brasileira de paleontologia*, 10(1): 35–52.
- Scherer, C. (2009). Os Camelidae Lamini (Mammalia, Artiodactyla) do Pleistoceno da América do Sul: Aspectos taxonômicos e filogenéticos. Tesis de Doctorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 460 pp.
- Scillato-Yané, G., Carlini, A., Vizcaíno, S. & Ortíz Jaureguizar, E. (1995). Los xenarthros en: Alberdi, M., Leone, G. Tonni, E. (eds). Evolución biológica y climática de la Región Pampeana durante los últimos 5 millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental, pp. 183-209; Monografías, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC (Madrid)
- SPSS Inc. Released 2008. SPSS Statistics for Windows, Version 17.0. Chicago: SPSS Inc.
- Soibelzon, L., Tonni, E. & Bond, M. (2005). The fossil record of the south American short-faced bears (Ursidae, Tremarctinae). *Journal of South American Earth Sciences*, 20(1-2), 105-113.

- Soibelzon, E., Miño-Boilini, A., Zurita, A. & Krmporic, C. (2010). Los xenarthra (Mammalia) del Ensenadense (Pleistoceno inferior a medio) de la Región Pampeana (Argentina). *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27 (3), 449-469.
- Soler, M. (2003). Evolución. La base de la Biología. Granada. España: Proyecto Sur Ediciones.
- Tamayo, M. & Frassinetti, D. (1980). Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile*, 37, 323-405.
- Tauber, A. (1999). Hallazgo de una vicuña en el Pleistoceno de la Provincia de Córdoba. *Ameghiniana*, 36(1): 55-62.
- Tavera, J. (1978). Noticia sobre el hallazgo de material de cornamenta de cérvido en depósito Cuaternario (Pleistoceno) de Pudahuel. Comunicaciones Departamento de Geología Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas Universidad de Chile, 23, 26-29.
- Ubilla, M., Perea, D., Goso, C., Aguilar, & Lorenzo, N. (2004). Late Pleistocene vertebrates from northern Uruguay: tools for biostratigraphic, climatic and environmental reconstruction. *Quaternary International*, 114, 129-142
- Valero-Garcés, B., Jenny, B., Rondanelli, M., Delgado-Huertas, A., Burns, S. J., Veit, H. and Moreno, A. (2005). Palaeohydrology of Laguna de Tagua Tagua (34° 30'S) and moisture fluctuations in Central Chile for the last 46 000 yr. *J. Quaternary Sci*, 20. 625-641.
- Verzi, D., Deschamps, C. & Tonni, E. (2004). Biostratigraphic and paleoclimatic meaning of the Middle Pleistocene South American rodent *Ctenomys kraglievichi* (Caviomorpha, Octodontidae). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeocology*, 212, 315 - 329.
- Quade, J., Rech, J., Betancourt, J., Latorre, C., Quade, B., Rylander, K. & Fisher, T. (2008). Paleowetlands and regional climate change in the central Atacama Desert, northern Chile. *Quaternary Research*, 69, 343-360.
- Walker, M., Johnsen, S., Rasmussen, S., Popp, T., Steffensen, J., Gibbard, P., Hoek, W., Lowe, J., Andrews, J., Björck, S., Cwynar, L., Hughen, K., Kershaw, P., Kromer, B., Litt, T., Lowe, D., Nakagawa, T., Newnham, R. & Schwander, J. (2009). Formal definition and dating of the GSSP (Global Stratotype Section and Point) for the base of the Holocene using the Greenland NGRIP ice core, and selected auxiliary records. *Journal of Quaternary Science*, 24(1), 3-17.
- Webb, S. (1991). Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology*, 17(3), 266-280.
- Webb, S. & Stehli, F. (1995). Selenodont Artiodactyla (Camelidae and Cervidae) from the Leisey Shell Pits, Hills Borough County, Florida. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 37(19), 621-643.
- Zurita, E. & Lutz, A. (2002). La fauna pleistocena de la Formación Toropi en la provincia de Corrientes (Argentina). *Mastozoología Neotropical*, 9(1), 47-56.

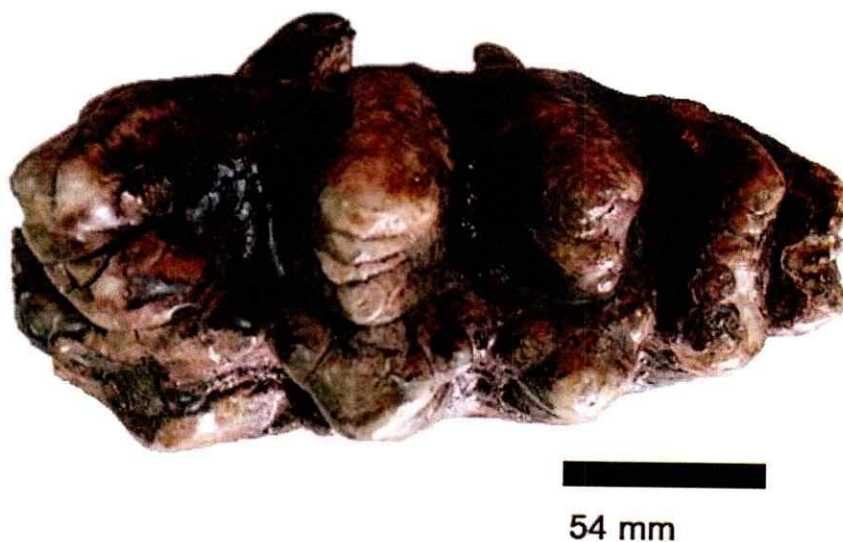
## ANEXOS

A continuación se describe el material morfológico, sus medidas detalladas se adjuntan en el anexo. (Tabla A1) y en la tabla 2. Se considera como lofo 1 desde la cara contraria a la ubicación del talón.

**Material referido: SGO.PV.1e, molar M3/m3 completo**

**Procedencia:** Comuna de San Vicente de Tagua Tagua (Región del libertador Bernardo O' Hignis).

**Descripción morfológica:** Molar pentalofodonto. Color marrón oscuro en la cara oclusal y marrón claro en las cúspides. Presenta presencia de conos a lo largo de la línea media y cónulos entre los interlofos 1-2, 2-3 y 4-5; así como también formas de desgaste simple en forma de trébol a un lado de la línea media en la primera y cuarta colina con presencia de talón (Fig. A1). Su longitud es 220 mm.



**Fig. A1:** Molar m3/M3 SGO.PV.1e

**Material referido:** SGO.PV.43, molar M3/m3 completo.

**Procedencia:** Tramalhue (Región de los lagos).

**Descripción morfológica:** Molar pentafodonto. Color marrón oscuro y claro en la cara oclusal. Presenta presencia de conos a lo largo de la línea media y cónulos entre los lofos; así como también presenta desgaste en forma trebolar a ambos lados de la línea media en el primer y segundo lofo. Dentro de las figuras de desgaste se observa un color pardo oscuro en la cual las figuras de trébol poseen bordes irregulares, para el caso del segundo lofo en la colina derecha se observa un desgaste en forma semi-circular. Además cabe señalar que posee presencia de talón (Fig. A2). Su largo es 141,2 mm.



**Fig. A2:** Molar m3/M3 SGO.PV.43.

**Material Referido:** Mandíbula inferior rama izquierda

**Procedencia:** Los Vilos (Región de Coquimbo).

**Descripción morfológica:** Se trata de una mandíbula inferior derecha. Presenta un largo máximo de 63 cm y un alto de 38 cm desde su base. Se encuentra alojado en ella un molar m2 incompleto, con desgaste total en su cara oclusal sin presencia de conos ni cónulos, lo que podría indicar una edad avanzada de este gonfoterio. Tras este molar, se encuentra un m3 de 148,1 mm de largo, de tipo pentalofodonto. En las dos primeras colinas presentan forma trebol, las cuales se encuentra a cada lado de la línea media; mostrando bordes irregulares. El molar m3 no presenta cónulos pero sí colinas sin figuras treboladas en los lofos 3ro, 4to y 5to, presentando en la cara posterior el talón (Fig. A3).



**Fig. A3:** Mandíbula inferior derecha. Los Vilos.



**Material referido:** SGO.PV.44, molar M3/m3 completo.

**Procedencia:** Comuna de Rio Bueno (Región del Bio - Bio)

**Descripción morfológica:** Molar pentalofodonto. Color marrón oscuro en la cara oclusal y claro en los bordes de las figuras treboladas. Presenta presencia de conos sin desgaste trebolador en los lofos 4to y 5to y cónulos entre los lofos 4to y 5to. En tanto al desgaste que presenta figuras treboladas, estas se encuentran en los lofos primero, segundo y tercero, las cuales se encuentran divididos por la línea media. Tanto al interior de las figuras treboladas como en el resto de la clara oclusal presenta una tonalidad marrón oscura; con una leve curvatura y presencia de talón (Fig. A4). Su longitud total es 228 mm.



**Fig. 4A:** Molar M3/m3, SGO.PV.44.

**Material referido-** SGO.PV.12, mandibular izquierda incompleta con m2 y m3.

**Procedencia:** Comuna de San Vicente de Tagua Tagua (Región del libertador Bernardo O' Higgs).

**Descripción morfológica:** Se trata de una pieza mandibular incompleta desprovista de una rama mandibular. Presenta un largo máximo de 47 cm. En ella se encuentra alojado en ella un molar m2 y m3. En el caso del molar m2, este es un molar trilofodonto en la cual sus tres lofos presentan desgaste a cada lado de la línea media cuyo largo es de 144.4 mm. En cambio en el molar m3 (con un largo de 228 mm), se trata de un molar pentafodonto la cual sólo presenta figuras de desgaste en el primer lofo, no así en los otros lofos. Además, muestra entre los interlofos cónulos y conos a lo largo de la línea media. Ambos molares presentan una tonalidad marrón oscuro y no se observa presencia de talón en el molar m3 (Fig. A5).

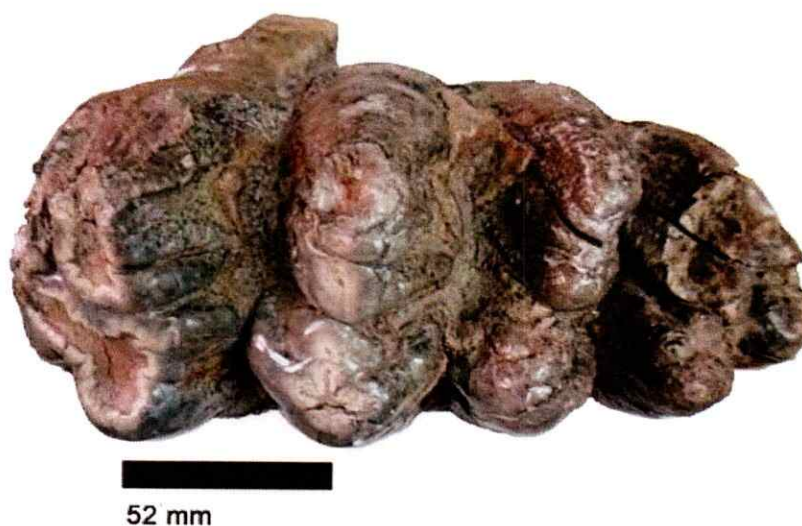


**Fig. A5:** Mandíbula inferior, SGO.PV.12.

**Material referido-** SGO.PV.47, molar M3/m3 completo.

**Procedencia:** Comuna de San Vicente de Tagua Tagua (Región del libertador Bernardo O' Higgs).

**Descripción morfológica-** Molar pentalofodonto. Color marrón oscuro en gran parte de la cara oclusal, excepto en los bordes de las figuras treboladas. Presenta presencia de cónulos en los espacios interlofos y conos a lo largo de la línea media. Además, posee un patrón desgastado de figuras treboladas la cual en el primer lofo es más evidente, siendo un desgaste trebolado simple sin presencia de cónulos a sus alrededores. En tanto en el segundo lofo, también se puede observar un patrón de desgaste. Sin embargo, no es tan evidente con respecto al lofo uno. Con respecto al tercero, cuarto y quinto lofo, no se observan figuras treboladas, pero sí un aparente desgaste tras una fisura que se observa en el lofo tercero y cuarto. Este molar presenta presencia de talón (Fig. A6). Su medida se adjunta en anexo.



**Fig. A6:** Molar M3/m3 completo, SGO.PV.47.

**Material referido:** Cráneo completo con molares m3/M3.

**Procedencia:** Padre Hurtado (Región metropolitana).

**Descripción morfológica:** Se trata del primer cráneo completo junto a 2 incisivos superiores documentado en territorio nacional descubierto de manera fortuita el año 2013. Este cráneo, tiene un largo máximo de su cara lateral de 66cm y un alto máximo de 48,3 cm. A ambos lados presenta molares M3 y M2 (Fig. A7). Detallando su morfología a continuación:

**Molar m3 izquierdo:** Pieza incompleta la cual sólo tiene presente 2 lofos  $\frac{1}{2}$ . El primer lofo presenta un desgaste trebolado simple, lo que es compartido también por el segundo lofo quien también presenta este tipo de desgaste sin la presencia de cólunos ni cúspides. La coloración en los bordes del desgaste es marrón claro, en tanto en el interior es de una coloración marrón oscuro.

**Molar m3 derecho:** Molar pentalofodonto con presencia de talón y ausencia de colinas y cúspides. Los tres primeros lofos presentan desgaste siendo una superficie completamente lisa el en que el lofo izquierdo es aparentemente más grande que el lofo derecho, teniendo por ende una mayor superficie de desgaste. En el caso de la cuarta colina, carece del lofo derecho, pero no perjudica la medida de este lodo debido a que no está incompleto desde su parte basal. El desgaste en la cara oclusal periférica tiene sus bordes blancos, las se trata de un desgaste trebolado simple al estar ubicado a cada lado de la línea media. En tanto que en su cara oclusal más interna tiene una tonalidad marrón oscuro. Este molar tiene presencia de talón y fue considerado dentro de las medidas para los análisis morfométricos que se llevaran

posteriormente. Una de las características únicas encontradas en este molar es que su cara oclusal es completamente lisa, sin la presencia de cónulos. Su largo es de 236,2 mm.

Molar m2 izquierdo y derecho: Ambos molares trilofodontos, en la cual en los tres primeros lofos se observan un completo desgaste en la cara oclusal siendo una superficie plana, por la cual no hay presencia de conos ni cónulos. Además, los tres lofos presentan desgastes dobles en donde no se observa una demarcación de la línea media. A los bordes del desgaste presentan un color marrón claro, en tanto en el interior se observa una coloración marrón oscuro.



147 mm

**Fig. A7:** Cráneo completo de Gomphotheriidae con molares m3/M3

Defensas: Incisivos superiores sin presencia de banda de esmalte y torsión, lo que hace presumible a la clasificación a la especie de *Notiomastodon Plantensis*. Presente una coloración marrón oscuro y clara. Su largo es 114,3 cm y 112,2 cm respectivamente (Fig. A8).



**Fig. A8:** Defensas de la familia Gomphotheriidae asignada a la especie *Notiomastodon platensis*.

**Tabla A1: Medidas de molares de la familia Gomphotheriidae en bruto por grupos geográficos.**

\*Medidas de la "longitud" consideran el largo estandarizado.

PAÍS	GRUPOS	SIGLA	LOCALIDAD	DIENTE	LT	AC1	AC2	AC3	AC4	AC5	AC6
México	Grupo A	MGUNAM-235	Zumpango del Rio	m2 izq	38,33	75,60	85,00	84,20			
México	Grupo A	MRG-10-307995	Chalapa-Zacoalco	M3 izq/M3 der	45,55	86,05	85,65	82,75	73,50		
México	Grupo A	MPG-712	Chalapa-Zacoalco	M3 der	47,25	90,00	88,00	86,50	70,00		
México	Grupo A	MPG-713	Chalapa-Zacoalco	m3 der	41,75	67,00	68,50	69,00	61,00		
México	Grupo A	MPG-718	Chalapa-Zacoalco	m2 izq	38,66	57,00	65,00	66,00			
México	Grupo A	MPG-722	Chalapa-Zacoalco	M3 izq	42,75	98,00	91,00	88,00	76,00		
México	Grupo A	MPG-723	Chalapa-Zacoalco	M3 izq	50,50	76,00	87,00	85,00	72,00		
México	Grupo A	MPG-724	Chalapa-Zacoalco	m3 izq	45,00	70,00	74,70	74,00	59,00		
México	Grupo A	IGM-4007	Tequixquiac	m3 izq/m3 der	50,00	79,00	85,50	93,50	79,00		
México	Grupo A	MUGNAM-237	Acultzingo	m3 izq	37,10	73,40	79,00	83,30	71,30	45,40	
México	Grupo A	IGM-6084	Rancho Gerardo	m2 izq/m2 der	41,75	74,00	79,50	89,00			
México	Grupo A	MRP 66R17-2	Valsequillo	m2 izq	44,66	72,00	77,00	84,00			
México	Grupo A	MGUNAM-236	Acultzingo	M3 izq	43,50	100,00	97,00	96,50	87,70		
México	Grupo A	LACM(CTI)105/106	Yepómera	m3 izq	36,20	69,00	78,50	76,00	64,00	56,00	
México	Grupo A	IGCU2634-Gto2	El Ocote	m3 izq	48,87	80,50	81,30	86,70	76,00		
México	Grupo A	ICGU408-Gto2c	El Ocote	m3 der	51,25	81,00	84,30	90,00	76,20		

México	Grupo A	IGCU6725-Gto2	El Ocote	M3 izq	53,25	109,00	114,60	105,00	91,00
México	Grupo A	IGCU677-Gto2c	El Ocote	m3 der	50,92	75,20	74,20	77,00	73,8
México	Grupo A	MGUNAM-239	Zacualtipán	M3 der	44,00	94,80	98,20	101,70	59,00
México	Grupo A	MRG-10-295046	Chalapa-Zacoalco	M3 izq/M3 der	46,18	89,00	85,00	76,50	69,00
México	Grupo A	MGR-10-295049	Chalapa-Zacoalco	m2 izq	44,66	65,00	69,00	70,00	
México	Grupo A	MPG-4	Chalapa-Zacoalco	m2 der	47,33	69,20	77,00	81,00	
México	Grupo A	MPG-725	Chalapa-Zacoalco	m3 izq	53,00	85,00	80,00	88,00	87,00
México	Grupo A	MRP-64-IY-4	Valsequillo	m3 izq	46,00	80,00	84,00	87,00	79,5
Venezuela	Grupo A	VF-107	Muaco	m3	52,75	92,81	93,81	87,62	73,01
Venezuela	Grupo A	VF-117	Muaco	M2/m2	42,33	68,20	74,90	74,60	
Venezuela	Grupo A	VF-118	Muaco	M2/m2	41,66	71,20	73,40	72,50	
Venezuela	Grupo A	VF-119	Muaco	M1/m1	30,40	50,30	54,40	54,40	
Venezuela	Grupo A	VF-134	Muaco	M1/m1	28,30	66,80	67,80	67,90	
Venezuela	Grupo A	VF-144	Muaco	M1/m1	32,26	58,70	65,80	67,10	
Venezuela	Grupo A	VF-145	Muaco	M1/m1	31,70	64,60	67,40	62,20	
Venezuela	Grupo A	VF-262	Muaco	m3	53,05	83,50	86,30	92,20	80,10
Venezuela	Grupo A	VF-263	Muaco	m3	53,72	83,10	90,20	85,30	71,70
Bolivia	Grupo B	Colecciones Europeas	Tarija-Bolivia	M3/m3	40,25	73,20	71,50	68,10	56,70
Bolivia	Grupo B	Colecciones Europeas	Tarija-Bolivia	M3/m3	41,25	76,40	75,40	66,60	61,90
Bolivia	Grupo B	Colecciones Europeas	Tarija-Bolivia	M3/m3	41,75	71,50	73,2	72,20	68,90
Bolivia	Grupo B	Colecciones Europeas	Tarija-Bolivia	M3/m3	43,25	73,40	71,00	72,90	65,80
Bolivia	Grupo B	Colecciones Europeas	Tarija-Bolivia	M3/m3	43,50	70,50	73,00	71,20	65,50





Perú	Grupo B	MUSM-84	Quipan (Canta, Lima)	m3 izq	44,40	87,00	90,00	99,50	91,50	67,00
Perú	Grupo B	MUSM-80	Serprntin Pasamayo	m3 izq/m3 der	40,30	80,75	83,00	85,00	82,30	64,50
Perú	Grupo B	INGEMMET	Rio madre de Dios	m3 izq/m3 der	37,80	76,15	85,05	83,50	72,50	54,00
Brasil	Grupo C	MCL-3097	Agua Araxa- Minas Gerais	M3 der	31,00	73,00	72,00	71,00	62,00	48,00
Brasil	Grupo C	MCL-3094	Agua Araxa- Minas Gerais	M3 der	35,60	75,00	75,00	73,40	64,00	45,00
Brasil	Grupo C	MCL-3070	Agua Araxa- Minas Gerais	M3 der	41,00	77,00	85,5	82,00	81,50	73,00
Brasil	Grupo C	MCL-3095	Agua Araxa- Minas Gerais	M1 der	33,66	64,00	70,00	70,50		
Brasil	Grupo C	DGM 74-M	Aguas Araxa- Minas garias	M2 izq	40,33	70,00	71,00	73,00		
Brasil	Grupo C	DGM 100-M	Aguas Araxa- Minas garias	M1 izq	32,33	68,00	63,00	61,00		
Brasil	Grupo C	DGM 73-M	Aguas Araxa- Minas garias	M1 der	32,00	51,00	55,00	48,00		
Brasil	Grupo C	DGM 136-M	Aguas Araxa- Minas garias	M2 der	40,00	73,00	70,00	69,00		
Brasil	Grupo C	DGM 72-M	Aguas Araxa- Minas garias	m3 izq	51,25	64,00	68,00	60,00	38,00	
Brasil	Grupo C	DGM 132-M	Aguas Araxa- Minas garias	m3 izq	44,20	64,00	69,00	71,00	63,00	54,00
Brasil	Grupo C	DGM 141-M	Aguas Araxa- Minas garias	m1 izq	33,00	43,00	52,00	53,00		
Brasil	Grupo C	DGM 139-M	Aguas Araxa- Minas garias	m2 der	40,66	58,00	61,00	62,00		
Brasil	Grupo C	DGM 769-M	Aguas Araxa- Minas garias	m2 der	41,66	58,00	62,00	57,00		
Brasil	Grupo C	DGM 76-M	Aguas Araxa- Minas garias	m2 der	41,33	72,00	74,00	75,00		

<b>Brasil</b>	Grupo C	DGM 78-M	Aguas Araxa- Minas garias	m2 der	43,33	71,00	74,00	71,00		
<b>Brasil</b>	Grupo C	DGM 138-M	Aguas Araxa- Minas garias	m3 der	35,60	64,00	66,00	64,00	61,00	47,00
<b>Brasil</b>	Grupo C	DGM 69-M	Aguas Araxa- Minas garias	M3 izq	38,80	81,00	77,00	74,00	73,00	61,00
<b>Brasil</b>	Grupo C	DGM 127-M	Aguas Araxa- Minas garias	M3 izq	32,40	73,00	72,00	63,00	53,00	38,00
<b>Brasil</b>	Grupo C	DGM 128-M	Aguas Araxa- Minas garias	M3 izq	38,00	82,00	83,00	78,00	66,00	44,00
<b>Brasil</b>	Grupo C	DGM 70-M	Aguas Araxa- Minas garias	m3 izq	34,00	68,00	72,00	70,00	48,00	27,00
<b>Brasil</b>	Grupo C	DGM 133-M	Aguas Araxa- Minas garias	m3 izq	39,00	70,00	72,00	67,00	57,00	40,00
<b>Brasil</b>	Grupo C	DGM 71-M	Aguas Araxa- Minas garias	m3 der	41,40	67,00	76,00	74,00	67,00	55,00
<b>Brasil</b>	Grupo C	DGM 122-M	Aguas Araxa- Minas garias	m3 der	36,00	66,00	64,00	63,00	56,00	36,00
<b>Brasil</b>	Grupo C	DGM 771-M	Aguas Araxa- Minas garias	m3 der	38,00	74,00	72,00	64,00	53,00	34,00
<b>Chile</b>	Grupo D	GEOUACHP/MA/1	Máfil/Valdivia	M3/m3	44,40	79,00	83,00	82,00	83,00	
<b>Chile</b>	Grupo D	MHMOP/LB/13	Lomas Blancas/Osorno	M3 izq	39,40	83,00	83,00	90,00	86,00	
<b>Chile</b>	Grupo D	A01925	Monte verde	M3/m3	46,00	81,00	70,00	83,00	78,00	
<b>Chile</b>	Grupo D	GEOUACHP/CA/6	Castro/Chiloé	M3/m3	45,00	100,00	98,00	103,00	94,00	
<b>Chile</b>	Grupo D	MHMOP/NO/10	Nochaco/Osorno	M3/m3	42,60	89,00	89,00	94,00	84,00	
<b>Chile</b>	Grupo D	MHMOP/PI/14	Pilauco	M3/m3	47,00	86,00	88,00	92,00	89,00	
<b>Chile</b>	Grupo D	MHMOP/PI/15	Pilauco	M3/m3	43,20	82,00	90,00	94,00	88,00	
<b>Chile</b>	Grupo D	SGO.PV.47	San Vicente de Tagua Tagua	M3/m3	39,42	90,00	93,60	94,20	78,30	50,80
<b>Chile</b>	Grupo D	SGO.PV.44	Río Bueno	M3/m3	45,60	88,30	91,80	92,20	88,70	70,70
<b>Chile</b>	Grupo D	SGO.PV.43	Tramalhue	M3/m3	29,62	83,30	86,60	88,10	88,60	47,60

Chile	Grupo D	SGO.PV	Los Vilos	m3	37,22	87,80	84,70	81,10	75,00	61,70
Chile	Grupo D	SOG.PV.1e	San Vicente de Tagua Tagua	M3/m3	44,00	104,90	100,80	100,40	90,60	58,80
Chile	Grupo D	Padre Hurtado	sn	M3 izq	47,24	103,60	112,90	104,70	91,10	25,10
Chile	Grupo D	SGO.PV.12	Tierras Blancas	m3 izq	41,20	90,70	93,60	84,60	63,40	46,20
Rio grande do Sul	Grupo E	MAP 927	Maquiné- Rio Grande do Sul	m1 izq	36,66	59,00	68,00	68,00		
Rio grande do Sul	Grupo E	MCN-PV 1426	Santa Vitoria do palmar- Rio grande do Sul	m1 der	37,00	63,00	66,00	71,00		
Rio grande do Sul	Grupo E	MCP 400-PV	Pantano Grande-Rio grande do Sul	m3 der	46,00	67,00	75,00	80,00		
Rio grande do Sul	Grupo E	UMVT-4022	Santa Vitoria do palmar- Rio grande do Sul	m2 der	48,33	78,00	79,00	80,00		
Rio grande do Sul	Grupo E	DGM 47-M	San gabriel-Rio Grande do Sul	M3 der	39,60	68,00	70,00	71,00	64,00	52,00
Rio grande do Sul	Grupo E	MCP 1081-PV	Nova palma-Rio Grande do Sul	M3 der	37,20	87,00	91,00	87,00	82,00	62,00
Rio grande do Sul	Grupo E	MCP 3407-PV	Dom pedrito-Rio Grande do Sul	M3 der	42,60	97,00	96,00	93,00	81,00	66,00
Rio grande do Sul	Grupo E	MN 2603-V	Santa Vitoria do palmar- Rio grande do Sul	m3 izq	37,00	76,00	72,00	72,00	69,00	63,00
Rio grande do Sul	Grupo E	MOM 005	Santa Vitoria do palmar- Rio grande do Sul	m3 der	39,16	89,00	88,00	90,00	86,00	54,00
Rio	Grupo E	MN 2601-V	Santa Vitoria do	m3 der	38,33	88,00	91,00	89,00	81,00	75,00 61,00

grande do Sul		palmar- Rio grande do Sul									
Rio grande do Sul	Grupo E	MOM 0001	Santa Vitoria do palmar- Rio grande do Sul	m3 der	39,00	81,00	90,00	87,00	78,00	64,00	55,00
Buenos Aires	Grupo E	P71.IV.15.27	Tapalqué	M2 der	44,33	78,00	79,00	77,00			
Buenos Aires	Grupo E	P71.IV.15.8	Tapalqué	M3 izq	50,00	96,00	93,00	102,00	98,00	81,00	
Buenos Aires	Grupo E	P71.IV.15.7	Tapalqué	m3 der	42,50	74,00	75,00	78,00	69,00		
Buenos Aires	Grupo E	MLP-8.2	Mercedes	M3 izq/M3 der/m3 izq/m3 der	41,15	82,63	85,00	88,75	84,75	75,50	
Buenos Aires	Grupo E	MLP-8.4	Mercedes	m3 izq/m3 der	42,30	68,50	71,00	76,00	74,50	55,50	
Buenos Aires	Grupo E	MACN 2157	Monte hermoso- Buenos Aires	m2 der	48,33	63,00	65,00	69,00			
Buenos Aires	Grupo E	MLP 43-V-21-1	Angel Etcheverry- Buenos Aires	m3 izq/m3 der	44,50	84,50	91,00	94,00	99,00	62,00	
Buenos Aires	Grupo E	MLP 8-6	Salto-Buenos Aires	M3 izq/M3der/m3 izq/ m3 der	38,90	81,00	77,50	77,75	73,25	60,25	
Buenos Aires	Grupo E	MLP 8-25	Mercedes- Buenos Aires	M3 izq	43,20	83,00	83,00	78,00	60,00	51,00	
Buenos Aires	Grupo E	MLP 40-XII-17-1	Rio Quequém Grande-Buenos Aires	M3 izq	41,20	81,00	86,00	86,00	76,00	63,00	
Buenos Aires	Grupo E	MLP 59	Rio Sauce- Grande-Buenos Aires	M3 izq/ M3 der	34,90	69,00	70,50	68,00	62,00	50,00	
Buenos Aires	Grupo E	MLP 8-8	Pergamino- Buenos Aires	m3 izq/ m3 der	43,16	77,50	86,00	88,50	92,50	80,00	48,20

Santiago del Estero	Grupo E	MCNA-SE-00165	Santiago del Estero	M3 izq	36,00	68,00	75,00	75,30	71,00	64,00
Santiago del Estero	Grupo E	MCNA-14016-96	Santiago del Estero	M3 izq	40,40	93,50	85,60	83,00	74,00	55,00
Santiago del Estero	Grupo E	MCNA-S3-00151	Santiago del Estero	m3 izq	47,12	83,00	84,00	91,00	85,00	77,00
Santiago del Estero	Grupo E	MCNA-SE-00143	Santiago del Estero	m3 izq	58,75	85,00	79,00	94,20	93,50	
Santiago del Estero	Grupo E	MCNAM-PV-13	Santiago del Estero	m2 der	38,66	72,00	72,00	71,00		
Santiago del Estero	Grupo E	MCNAM-PV-80	Santiago del Estero	m1 izq	35,33	75,00	81,00	79,00		
Santiago del Estero	Grupo E	MACN-13661-97	Santiago del Estero	m3 der	52,00	80,00	89,00	87,00	82,00	
Santiago del Estero	Grupo E	MACN-6726 (ABD)	Santiago del Estero	m2 izq	37,33	64,50	69,00	60,00		
Santiago del Estero	Grupo E	MACN-19164-27	Santiago del Estero	m2 der	37,66	74,50	74,50	82,20		
Santiago del Estero	Grupo E	MACN-18176-94	Santiago del Estero	m3 der	50,50	74,50	78,00	77,00	73,00	
Santiago del Estero	Grupo E	MACN-13009-25	Santiago del Estero	m3 izq	47,00	72,00	80,00	79,00	77,00	
Uruguay	Grupo E	FHCDPV-1804	Cerro Largo	M3 der/M3 izq	48,30	107,50	107,75	103,50	93,00	75,50