

## Los Mastodontes y sus Parientes: El Registro Fósil de los Proboscidios

**Jorge D. Carrillo-Briceño**

Los únicos representantes vivientes del orden Proboscidea son tres especies de elefantes; sin embargo, el grupo fue mucho más diverso en el pasado. De las tres especies vivientes, dos habitan en el continente africano (*Loxodonta africana* y *L. cyclotis*) y una en el continente asiático (*Elephas maximus*). El registro fósil es mucho más extenso: se reconocen aproximadamente 175 especies de proboscídeos, entre las que se encuentran los gonfoterios, que habitaron gran parte de América del Sur durante un período principalmente comprendido entre 2,5 Millones de años (Ma) y 8 mil años (Ka) antes del presente. Sus restos fósiles cuentan en algunas localidades entre los más comunes y las evidencias encontradas en los yacimientos paleontológicos y arqueológicos sugieren la importancia que estos animales pudieron tener como sustento para los primeros pobladores de América.

Durante la mayor parte de la era Cenozoica, abarcando los últimos 65 millones de años, los proboscidios fueron uno de los grupos más exitosos en función de su diversidad y de la variedad de hábitats que pudieron colonizar. Los miembros vivientes del grupo y sus más cercanos parientes extintos se caracterizan por poseer las fosas nasales por arriba de las orbitas oculares, siendo su característica más representativa, la presencia de una proboscis o trompa carnosa muy desarrollada y segundos incisivos, los comúnmente denominados “colmillos” o “defensas”, bien desarrollados. Los restos más antiguos que se conocen de los proboscidios provienen del Eoceno inferior del norte de África, de la cuenca de

Oulad Abdoun en Marruecos, con una edad de aproximadamente 55 millones de años, y los mismos corresponden a un cráneo muy primitivo y pequeño, de la especie *Phosphatherium escuilliei*, al cual se le ha calculado un peso entre 10 y 15 Kg. Desde entonces y durante el resto de la era Cenozoica, el linaje de los proboscidos se ramificó en diferentes grupos y sus especies se adaptaron a innumerables hábitats tanto anfibios como terrestres, con una distribución geográfica muy amplia.

## Los Proboscídeos fósiles del Continente Americano

Para principios del Neógeno (23 Ma) la distribución de los proboscidos abarcaba Europa y Asia, ampliándose hasta Norteamérica a mediados del Mioceno, hace unos 15 millones de años antes del presente, probablemente cuando un puente natural que unía Alaska con Asia fue utilizado como ruta de migración por estos grandes herbívoros. La diversidad de hábitats potencialmente aprovechables en América del Norte promovieron la radiación especialmente de los gonfoterios y sus parientes, lo cual se puede evidenciar gracias a restos fósiles que llegan aproximadamente hasta unos 10 mil años antes del presente.

En el registro de los fósiles de Norte y Centroamérica, se reconocen tres familias: Gomphotheriidae, Mammutidae y Elephantidae. De los Gomphotheriidae se conocen ocho géneros desde el Mioceno medio hasta el Pleistoceno tardío: *Gomphotherium*, *Rhynchotherium*, *Amebelodon*, *Serbelodon*, *Platybelodon*, *Torynobelodon*, *Stegomastodon* y *Cuvieronius*. La familia Mammutidae está representada desde el Plioceno tardío al Holoceno temprano por *Mammut americanum*, conocido comúnmente como el mastodonte americano. Esta especie representa además el primer proboscídeo fósil en ser registrado en el continente americano, hacia 1778, por el naturalista francés Georges Louis De Buffon. Su distribución hacia el sur abarca hasta Costa Rica. La familia Elephantidae estuvo

representada entre el Pleistoceno y principios del Holoceno por *Mammuthus primigenius*, *M. imperator*, *M. hayi* y *M. columbi*, teniendo una amplia distribución que abarca desde Alaska en la parte más septentrional de América del Norte, hasta América Central.

### **El arribo de los gonfoterios a América del Sur**

Con la aparición del Istmo de Panamá durante el Plioceno, hace aproximadamente unos 3 millones de años, se produce el *Gran Intercambio Biótico Americano*, en el cual biotas provenientes de América del Norte ingresan al continente Suramericano y viceversa, ocasionando la ocupación de nuevos hábitats en ambos lugares por especies inmigrantes, y la sucesiva competencia con las especies endémicas por los recursos. Entre los grupos que ingresaron en América del Sur están los perisodáctilos, artiodáctilos, carnívoros y proboscidos gonfoterios. Sobre este último no existe certeza del momento exacto en el se produjo su entrada. Algunas propuestas sugieren que el arribo de los mastodontes ocurrió entre finales del Plioceno y comienzos del Pleistoceno; siendo la cronología más antigua la del sitio de Tarija, en Bolivia, cuyos fechados absolutos han arrojado edades superiores a un millón de años. No obstante, el hallazgo de un proboscido en la amazonía peruana (*Amahuacatherium peruvium*) proveniente de rocas de probable edad Mioceno tardío plantea la posibilidad de un ingreso de faunas norteñas antes del Plioceno.

Los proboscidos fósiles encontrados en América del Sur han sido mencionados en innumerables estudios e investigaciones durante finales del siglo XIX y todo el siglo XX, conociéndose en sedimentos que van desde mediados del Pleistoceno hasta el Holoceno temprano. Todos los restos de proboscídeos sudamericanos han sido asignados a la familia Gomphotheriidae, y a pesar de la gran variedad de sinonimias existentes, en la actualidad se reconocen dos géneros: *Cuvieronius*, representado por una sola

especie, *Cuvieronius hyodon*, y *Stegomastodon* representado por las especies *Stegomastodon platensis* y *S. waringi*. Aunque es bien sabido que fue sólo la familia Gomphotheriidae la que se dispersó por toda América del sur, algunas evidencias como la de un molar aislado, encontrado en Cayena, en La Guyana Francesa, a mediados del siglo XIX, referido a *Mammuthus columbicayennensis*, y más recientemente, restos de un molar sin identificar proveniente de la amazonia brasilera, con características zigodontas (molares con laminas en paralelo) similares al molar de La Guyana Francesa, ratifican que la familia Elephantidae, llegó por lo menos, hasta el norte de América del Sur, y que América Central no constituyó el límite más austral de los elefántidos norteamericanos, como clásicamente se sostenía.

## Los gonfoterios en el registro fósil de Venezuela

El primer registro de mamíferos fósiles en Venezuela data de finales del siglo XVIII y corresponde a la mención de los restos de un gran animal hallado en las cercanías de Cumanacoa, Estado Sucre. El material fósil fue referido por el naturalista alemán Alexander Humboldt a un mastodonte, pese a que nunca vio los huesos personalmente. Posteriormente, desde el siglo XIX hasta principios del XXI, el registro de los proboscidos comprende gran parte del territorio nacional, contándose sitios que van desde las zonas costeras hasta altitudes que superan los 2000 m.s.n.m. En la actualidad, se totalizan alrededor de treinta localidades con registros fósiles para la zona de los Andes, La Serranía de la Costa, la Cordillera Oriental, el Sistema Coriano, la Región de los Llanos y la región al Sur del Orinoco, lo cual da una idea de la paleodistribución que tuvo este grupo en lo que hoy es Venezuela.

## Sistemática y morfología de los gonfoterios fósiles de Venezuela

Los proboscidios gonfoterios, comúnmente llamados mastodontes, constituyen uno de los grupos fósiles más comunes de megamamíferos procedentes de los yacimientos del Pleistoceno de Venezuela. Estos gonfoterios al igual que los del resto de América del Sur, están representados por los géneros *Cuvieronius* y *Stegomastodon*. Ambos se caracterizan por poseer cuerpos robustos, un cráneo algo deprimido con relación a los elefantes actuales, incisivos superiores hipertrofiados en forma de colmillos o defensas largas, más o menos curvadas, las cuales también presentan una torsión en espiral en el caso de *Cuvieronius*, y una banda de esmal-



*Figura 20.1. Reconstrucción artística de Stegomastodon waringi en una zona de sabana. Dibujo Jorge González.*

te; la mandíbula siempre es corta y carece de colmillos inferiores, aunque en algunos ejemplares de *Cuvieronius* se han podido determinar vestigios de pequeñas defensas inferiores. Los molares son bunolofodontes, con crestas uniendo cúspides; el número de molares puede variar desde uno a tres, en función de la edad y desarrollo del individuo. Estos molares presentan un alargamiento de la superficie oclusal desde un patrón entre bilofodonte y trilofodonte, con hileras transversales de dos o tres crestas respectivamente en los pares M1/m1 y M2/m2, hasta molares entre tetra y pentalofodonte en los pares M3/m3. Las series de colinas transversales presentan cúspides o conos redondeados y cónulos accesorios más pequeños que cubren los espacios intermedios del molar, y que al ser desgastados por el proceso de masticación durante la alimentación, generan dibujos de desgaste en el área oclusal que tienden a formar figuras treboladas, las cuales van desde sencillas a complejas.



*Figura 20.2. Reconstrucción artística de Cuvieronius hyodon en una zona de valles y montañas. Dibujo Jorge González.*

## Material fósil de gonfotéridos reconocidos para Venezuela

El registro fósil de los gonfoterios de Venezuela está basado principalmente en molares y restos postcraniales aislados, de los cuales algunos han sido identificados hasta categoría de especie únicamente en función de la morfología de los molares y defensas.

*Cuvieronius hyodon* (Osborn 1923)

Sinonimias: *Mastodon andium*, *M. bolivianus*, *M. chilensis* y *M. tariensis*.

Diagnosis: este género está caracterizado por poseer un cráneo alargado y deprimido, con una mandíbula corta, en cuya sínfisis tiene una curvatura hacia abajo. Las defensas inferiores están ausentes, y las superiores son largas y recurvadas en espiral, con una banda de esmalte que sigue toda la torsión de la misma y que está presente tanto en juveniles como en los adultos. Los alvéolos de las mismas se presentan en una posición más divergente que en otros géneros. Los molares son de tipo bunolofodonte, con una serie doble de cúspides y conos accesorios más pequeños, cuyo desgaste generan principalmente dibujos con forma de “tréboles simples”, a un lado de la línea media del diente, aunque en este género, el desgaste es muy variable y pueden conseguirse formas más desarrolladas y complejas.

Aspectos paleobiogeográficos: en América del Sur se ha registrado en las zonas de alta montaña y altiplánicas de la Cordillera de los Andes, desde Venezuela hasta Chile. En Colombia se han encontrado restos a más de 3.500 m.s.n.m., por lo cual se cree que esta especie estaba adaptada a condiciones climáticas frías o templadas. Sin embargo, nuevas evidencias en Norteamérica (México) sugieren que esta especie no solo se restringía a las zonas montañosas. En Venezuela, restos asignados a *Cuvieronius hyodon*

han sido referenciados para la zona de Los Andes en los estados Lara, Mérida y Trujillo.

*Stegomastodon waringi* (Ameghino 1888)

Sinonimias más comunes: *Mastodon humboldti*, *M. brasiliensis*, *M. waringi*, *Haplomastodon waringi*, *H. chimborazi*, *Stegomastodon brasiliensis*.

Diagnosis: morfológicamente esta especie es un poco más robusta y grande que *Cuvieronius hyodon*, diferenciándose principalmente por tener un cráneo menos deprimido y más redondeado (es decir, más “elefantoide”), carece de defensas inferiores y las defensas superiores pueden ser ligeramente rectas o curvadas hacia arriba, sin torsión y esmalte ausente o presente (en forma

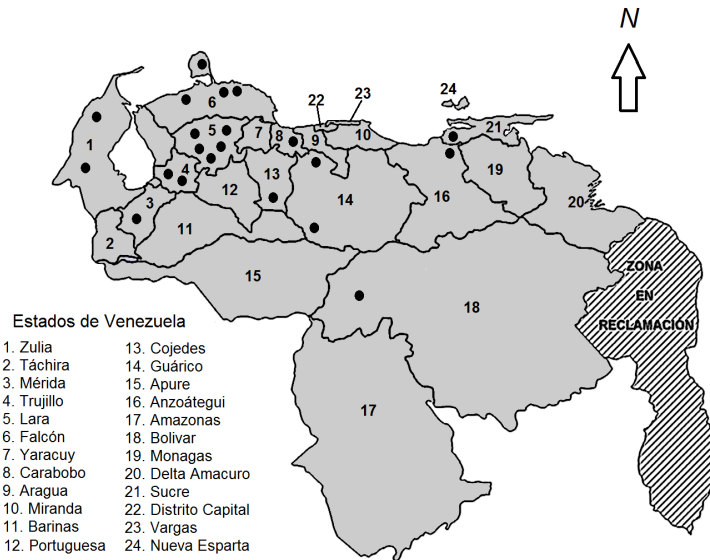


Figura 20.3. Mapa de Venezuela con las localidades donde se han reportado proboscídeos fósiles.

de banda o en su totalidad), a excepción de algunos ejemplares juveniles. Presenta molares bunolofodontes, con la última colina en forma de un talón bien desarrollado. El área oclusal tiene una doble serie de cúspides principales con conos accesorios más pequeños a ambos lados de la línea media del diente, lo cual generan un desgaste con tendencia a figuras treboladas dobles, aunque existen ejemplares asignados a este género con figuras treboladas simples. Los caracteres morfológicos de los fósiles de *Stegomastodon waringi* recolectados en toda América del Sur, demuestran que esta especie posee una gran variabilidad en cuanto a la robustez y curvatura de las defensas superiores, al igual que una marcada complejidad de las cúspides principales y accesorias de los molares, siempre con patrones de desgaste más complejos que los del género *Cuvieronius*.

Aspectos paleobiogeográficos: La especie *Stegomastodon waringi* es reconocida para el Pleistoceno de Brasil, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela. Sus restos fósiles están asociados a llanuras y zonas costeras, lo que sugiere una preferencia por ambientes cálidos y húmedos. Se cree que el género *Stegomastodon* utilizó una ruta oriental de las tierras bajas, que le permitió desplazarse desde el norte de América del Sur hasta la zona pampeana de Argentina y viceversa, utilizando todo el borde costero continental y la Amazonía brasilera. En Venezuela, restos de *Stegomastodon waringi*, han sido reportados en el Estado de Lara, los Andes merideños y el Estado de Falcón. Los registros del Estado de Falcón, en la localidad de Taima-Taima, son de gran importancia arqueológica y paleontológica, debido a que los restos fósiles de los gonfoterios se han encontrado asociados a puntas de flecha y otros elementos líticos que sugieren evidencias de antiguas cacerías realizadas por los primeros pobladores del territorio venezolano.

## **La Caracterización Taxonómica de los Gonfotéridos**

Para una caracterización taxonómica confiable de los proboscidios fósiles de América del Sur, se deben utilizar elementos diagnósticos como el cráneo y las defensas, ya que en los molares la variabilidad morfológica impide distinguir si las formas intermedias corresponden a uno u otro género cuando se trata de restos aislados. Los restos fósiles recuperados de los yacimientos venezolanos corresponden principalmente con elementos aislados y desarticulados, entre ellos molares, fragmentos de defensas y elementos postcraniales, cuya procedencia es incierta en la mayoría de los casos por tratarse de hallazgos ocasionales; y no de excavaciones sistemáticas, en las cuales pueden ser recuperados ejemplares más completos y en mejor estado de conservación, permitiendo una determinación taxonómica más confiable. De igual forma, la falta de estudios detallados, referidos a yacimientos paleontológicos del Pleistoceno, con información consistente y actualizada en cuanto a la estratigrafía, dataciones radiométricas y contexto de fauna asociada, impiden una correcta ubicación de los registros fósiles en edades exactas y su comparación con ejemplares de otras regiones.