Los gonfotéridos (Mammalia, Proboscidea) de Uruguay: taxonomía, estratigrafía y cronología

The gomphotherids (Mammalia, Proboscidea) from Uruguay: taxonomy, stratigraphy and chronology

D. Perea¹, M.T. Alberdi²

¹ Instituto de Ciencias Geológicas, Facultad de Ciencias, UdelaR, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay. Email: perea@fcien.edu.uy

² Departamento de Paleobiología. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez Abascal, 2 28006-Madrid (España). Email: alberdi.maite@gmail.com

RESUMEN

En Uruguay se han hallado numerosos aunque relativamente fragmentarios restos de Gomphotheriidae. Pertenecientes a esta familia existen materiales asignados a la Formación Camacho (Mioceno tardío), y a unidades del Pleistoceno y Holoceno temprano (formaciones Sopas, Libertad y Dolores). Las formaciones Camacho y Sopas contienen restos de Gomphotheridae indeterminados, mientras que la especie *Stegomastodon platensis* está identificada para las formaciones Libertad y Dolores. Entendemos taxonómicamente adecuado el criterio de mantener a los gonfotéridos habitantes de las planicies sudamericanas bajo el género *Stegomastodon* y considerar dicha especie como única representante del género en Sudamérica.

Palabras clave: Gomphotheriidae; *Stegomastodon platensis*; Uruguay; Mioceno tardío; Pleistoceno-Holoceno temprano.

ABSTRACT

A large sample composed of relatively fragmentary remains of Gomphotheriidae was found in Uruguay. Belonging to this family there are materials assigned to Camacho Formation (Late Miocene), and to Pleistocene to Early Holocene units (Sopas, Libertad and Dolores formations). The Camacho and Sopas formations contain remains of indeterminate Gomphotheriidae, and the species *Stegomastodon platensis* is identified for the Libertad and Dolores formations. We think taxonomically suitable to support the opinion that all gomphotherids inhabitants of South American plains pertain to the genus *Stegomastodon* and to consider that species as the only representative of the genus in South America.

Keywords: Gomphotheriidae; *Stegomastodon platensis*; Uruguay; Late Miocene; Pleistocene-Early Holocene.

Recibido el 13 de agosto de 2014 / Aceptado el 6 de mayo de 2015 / Publicado online el 5 de noviembre de 2015

Citation / Cómo citar este artículo: D. Perea & M.T. Alberdi (2015). Los gonfotéridos (Mammalia, Proboscidea) de Uruguay: taxonomía, estratigrafía y cronología. *Estudios Geológicos* 71(2): e036. <http://dx.doi.org/10.3989/egeol.41864.346>.

Copyright: © 2015 CSIC. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution-Non Commercial (by-nc) Spain 3.0 License.

Introducción

Los “mastodontes” de Uruguay están representados por numerosos restos provenientes de variadas localidades geográficas y con un amplio registro estratigráfico. Lamentablemente, muchos de los ejemplares estudiados son muy fragmentarios lo que dificulta su análisis taxonómico. A esto a veces se agrega también una ubicación estratigráfica imprecisa. Una excepción a esto lo constituyen restos craneanos y mandibulares recientemente hallados, asignados a *Stegomastodon waringi* y detalladamente descritos por Gutiérrez *et al.* (2005) y Alberdi *et al.* (2007), provenientes de las formaciones Libertad y Dolores respectivamente, los cuales no se incluyen en la presente contribución.

La mayor parte de los trabajos anteriores a los arriba citados son referencias someras a diversos materiales de mastodontes de Uruguay y no consisten en revisiones sistemáticas ni descripciones detalladas. Un importante conjunto de estos trabajos están citados en Mones & Francis (1973).

En el presente trabajo se describe dicho material, referido a diferentes taxa dentro de Gomphotheriidae en obras anteriores a las descripciones de Gutiérrez *et al.* (2005) y Alberdi *et al.* (2007), así como otros ejemplares procedentes de Uruguay no considerados en ningún trabajo previo. Asimismo se discute el peculiar registro de gonfotéridos en la Formación Camacho y algunos aspectos de la taxonomía utilizada para los mastodontes sudamericanos.

Material y métodos

Los gonfotéridos estudiados se encuentran depositados en las siguientes colecciones de Uruguay: Facultad de Ciencias-Universidad de la República, Montevideo (FC-DPV); Museo Nacional de Historia Natural de Montevideo (MNHN); Museo “Bautista Rebuffo” (MBR) y Museo Paleontológico “Armando Calcaterra” (MPAC), Colonia; Museo Paleontológico “Francisco L. Roselli”, Nueva Palmira (MPFLR); Museo Paleontológico “Alejandro Berro”, Mercedes (MPAB).

Para la taxonomía se siguieron los criterios de Alberdi *et al.* (2002) y Prado *et al.* (2005) a diferencia de Mothé *et al.* (2012) y Lucas (2013), en el entendido que al momento no existen suficientes elementos de juicio concretos para diferenciar a

nivel genérico los restos asignables a *Stegomastodon* procedentes de Sudamérica de los de Norteamérica, por lo que el género *Notiomastodon* no exhibe caracteres morfológicos diagnósticos claros ni suficientes que justifiquen su distinción de aquél (Mothé *et al.*, 2012; ver discusión y conclusiones).

El carácter comúnmente utilizado para la separación de *Stegomastodon platensis* (Ameghino, 1888) respecto de *S. waringi* (Holland, 1920) fue el mayor grado de complejidad de los lofos de los molares que distinguen al primero (Gutiérrez *et al.*, 2005; Alberdi *et al.*, 2007). Este criterio resulta muy endeble, por lo que entendemos más adecuado considerar dentro del género una única especie, *S. platensis* al igual que Mothé *et al.* (2012; ver discusión y conclusiones).

Se siguieron las propuestas de la bioestratigrafía regional sugeridas por Cione & Tonni (2005) y la estratigrafía del Cuaternario de Uruguay actualizada por Ubilla & Perea (1999) y Ubilla *et al.* (2009). Las unidades litoestratigráficas que se han confirmado como claramente contentivas de gonfotéridos en Uruguay son las formaciones Camacho y Libertad, ambas definidas por Goso & Bossi (1966); y las formaciones Sopas, definida por Antón, y Dolores, definida por Goso (Martínez & Ubilla, 2004) (Fig. 1).

Las medidas y sus abreviaturas siguen los criterios de Gutiérrez *et al.* (2005) y Alberdi *et al.* (2007) (Fig. 2).

Fig. 1.—Principales localidades con gonfotéridos de Uruguay.

Fig. 2.—Esquema con la especificación de las medidas tomadas.

Taxonomía y descripción

Mammalia Linnaeus, 1758

Proboscidea Illiger, 1811

Gomphotheriidae Cabrera, 1929

Stegomastodon Pohlig, 1912

Stegomastodon platensis (Ameghino, 1888)

Material: MNHN-792, fragmento de cráneo con un D3 y la huella del alvéolo del D2, juvenil (Fig. 3, tabla 1); departamento de Río Negro, Arroyo Gutiérrez Grande; Formación Dolores.

Descripción: el fragmento da la idea de un cráneo bastante elevado, quizás por su condición de juvenil. El D3 de tres lófos muestra figuras de tréboles complicados con mediano grado de desgaste.

Fig. 3.—MNHN-792, A: fragmento de cráneo con un molar deciduo (D3); B: detalle de la superficie oclusal del D3 y de la huella del alvéolo del D2.

Tabla 1.—Medidas de cráneo y dentición superior, mm. Por abreviaturas ver materiales y métodos y fig. 2

	MNHN-792	MPAC-1313	MPAB-217	MPFLR-s/n
A D3	44,6			
L D3	59,1			
12		110		
13		124,5		97
A M2			93,5	
L M2			123	
A M3		86,5	95	88,5
L M3			190	
Ac2 M2			90	
Ac3 M2			90	
A c1 M3			94,5	
Ac2 M3			89,5	
Ac3 M3			81	
Ac4 M3			77,5	86

Comentarios: este material fue dado a conocer en forma preliminar por Perea & Martínez (1984). Existen dataciones por ^{14}C en madera que ubican los sedimentos portadores de este ejemplar en el entorno de 11000-12000 años de antigüedad (Ubilla & Perea, 1999).

Material: MPAC-1313, porción del paladar con los dos terceros molares, muy desgastados y deteriorados (Fig. 4, tabla 1); departamento de Colonia, Barranca del Arroyo El Caño; “Pleistoceno Superior (pardo rojizo)”, Formación Dolores.

Descripción: a pesar del desgaste en los molares se pueden observar láminas de esmalte sinuosas y coneletes externos. En el molar izquierdo se puede apreciar el esmalte algo rizado e incluso el final de la línea media.

Material: MPAB-217, fragmento de paladar con molares, mandíbula incompleta (Figs. 5-6, tablas 1 y 2) y defensa de un mismo

Fig. 4.—MPAC-1313, porción del paladar con los dos terceros molares.

Fig. 5.—MPAB-217, paladar con molares.

Fig. 6.—MPAB-217, mandíbula incompleta.

Fig. 7.—MPAB-217, defensa incompleta.

individuo (Fig. 7); departamento de Soriano, Arroyo Perico Flaco, campo de la viuda de Cannard; “Pampeano Superior Lacustre”, Formación Dolores.

Descripción: El paladar presenta M2 izquierdo bastante desgastado mesialmente y los M3 con un comienzo de desgaste en el primer lofo y algo menos en el segundo, ambos molares presentan tréboles complejos y coneletes accesorios en los valles, y se observa la línea media. La mandíbula conserva los restos de de la raíz y el alveolo de los m2 y los m3 con 5 colinas y talón reducido, al izquierdo le faltan las dos primeras colinas y el derecho está entero con las dos primeras colinas algo desgastadas donde se observa figuras treboladas complicadas, en el resto se observa la línea media. La mandíbula está bastante entera pero le falta la mayor parte de las ramas ascendentes. La defensa mide casi un metro. Es robusta y curva y no presenta torsión ni banda de esmalte.

Material: MPFLR-390, defensa incompleta, con una longitud aproximada de 1000 mm y un diámetro máximo aproximado de 120 mm en la base (Fig. 8); departamento de Soriano, Arroyo Arenal Grande; Formación Libertad.

Descripción: robusta y curva, sin banda de esmalte ni torsión.

Material: MPFLR-s/n, porción de paladar con dos molares incompletos (Fig. 9, tabla 1); departamento de Colonia, en el

Tabla 2.—Medidas de mandíbulas y dentición inferior, mm. Abreviaturas como en materiales y métodos y fig. 2

	MPAB-4021	MPAB-217	MBR-S/N	FC-DPV-1886	MNHN-909	MPFLR-408a
a	701					
b	132,5	170	135			150
c	140	129,5	125			120
e		106,5	80			
α	25°		30°	30°		
10	116					
A m2		93,5				
L m2		123				
A m3		83	70		84,5	87,5
L m3		215	185		239	
Ac1 m3		82,5	80		81,3	86,5
Ac2 m3		80,5	78		82,8	85,5
Ac3 m3		80	80		81,5	83,7
Ac4 m3		77	72		78,7	
Ac5 m3			65		61

Fig. 8.—MPFLR-390, defensa incompleta.

Fig. 10.—MBR-s/n, mandíbula.

Fig. 9.—MPFLR-s/n, porción de paladar con dos molares incompletos.

Fig. 11.—FC-DPV-1886, mandíbula incompleta.

lecho del Río de la Plata, sobre Punta Martín Chico; procedencia estratigráfica incierta.

Descripción: el material presenta los M3, con cinco lófos y talón reducido le falta el primer lófo y se observa muy bien en el M3 derecho, el esmalte muy plegado configurando tréboles complejos, la superficie oclusal está bastante desgastada.

Material: MBR-s/n en vitrina, mandíbula con las regiones articular y coronoides muy deterioradas (están rotas) presenta ambos m2 muy desgastados y ambos m3 (Fig. 10, tabla 2); departamento de Colonia, Arroyo San Pedro; procedencia estratigráfica incierta.

Descripción: mandíbula robusta; borde inferior curvo; sínfisis medianamente aguzada. Los m3 son largos con 5 lófos y talón, el m3 izquierdo está menos desgastado que el derecho, los tres primeros lófos presentan tréboles complejos y se observa bien la línea media.

Material: FC-DPV-1886, mandíbula incompleta, bastante deteriorada, conserva un fragmento de la rama mandibular izquierda con el tercer molar muy desgastado y deteriorado, la sínfisis y el inicio de la rama mandibular derecha donde se observa el alveolo del diente correspondiente (Fig. 11, tabla 2); departamento de Soriano, Estancia “La Perdiz”; procedencia estratigráfica incierta.

Descripción: mandíbula robusta, con borde inferior recto hasta el m3, curvándose luego hacia arriba. A pesar del grado de desgaste y el deterioro que presentan, se observa cierto grado de complejidad en los tréboles.

Material: MPFLR-408a, fragmento de hemimandíbula izquierda muy reconstruida, con m3 (Fig. 12, tabla 2); departamento de Colonia, Martín Chico, El Manzano; Formación Libertad.

Descripción: aunque muy deteriorado se observa un diente robusto y con figuras complicadas en los lófos. Se pueden observar 5 lófos con tréboles bien marcados y complejos, así como coneletes accesorios.

Material: MNHN-909, m3 inferior (Fig. 13, tabla 2); departamento de Lavalleja, 7ª Sección, Arroyo Sauce, Ruta 8, km 163, 500, Estancia Perdomo; procedencia estratigráfica incierta.

Descripción: molar muy elongado, con cinco lófos bien acusados y talón reducido; presenta un comienzo de desgaste en el primer lófo que apunta figuras de esmalte sinuosas y abundantes coneletes internos. Se observa una capa de cemento fuerte bordeando prácticamente todos los cónulos y coneletes y cíngulo mesial.

Gomphotheriidae g. et sp. indet.

Material: MPAB-4021, mandíbula con los dos m3 (Fig. 14, tabla 2); departamento de Soriano, Arroyo Curupí, campo “Don Lisandro”; “Pampeano Superior Lujanense”.

Fig. 12.—MPFLR-408a, fragmento de hemimandíbula izquierda con molar.

Fig. 13.—MNHN-909, m3 inferior.

Fig. 14.—MPAB-4021, mandíbula, vista oclusal.

Descripción: mandíbula grácil; borde inferior con curvatura continua desde el extremo anterior hasta los cóndilos conservando completo el cóndilo derecho; el proceso coronoide está roto en ambas ramas mandibulares; sínfisis aguda.

Comentarios: se trata de un individuo muy viejo con un avanzado desgaste de los molares, lo cual no permite observar las principales características morfológicas dentarias. Los m3 carecen, por rotura, de esmalte en varias partes lo cual no permite efectuar medidas excepto la longitud total. De acuerdo a los depósitos aflorantes en el Arroyo Curupí, el “Pampeano

Fig. 15.—MPFLR-290, fragmento de molar.

Superior Lujanense” que figura en el catálogo del museo, puede corresponderse con la Formación Dolores.

Material: MPFLR-290, fragmento de molar (Fig. 15); departamento de Colonia, Cantera Narbona (Camacho); Formación Camacho (Fig. 16).

Descripción: el fragmento de molar muestra al menos tres conos y tres coneletes bien marcados y con escaso grado de desgaste que corresponde a un diente claramente bunodont (gonfoterino).

Comentarios: Roselli (1976), define con este ejemplar una nueva especie *Cuvieronius narancioi*, pero el material, un fragmento de molar (Fig. 15), no resulta lo suficientemente diagnóstico como para trascender una determinación a nivel genérica. En la misma obra este autor describe y figura dos fragmentos más, con la misma procedencia, que asigna a la misma especie, pero no consigna su numeración de catálogo. La única pieza que se pudo observar de estas tres fue el ejemplar MPFLR-290.

Material: MNHN-57: fémur izquierdo (Fig. 17, tabla 3); departamento de Canelones, Arroyo Canelón Chico; procedencia estratigráfica incierta.

Descripción: fémur de mediana robustez, bien conservado, con fosa trocánterica medianamente acusada y epicóndilos sobresalientes; cabeza del fémur entera.

Material: MPAB- 914: fémur izquierdo (Fig. 18, tabla 3); departamento de Paysandú, Arroyo Mburucayupí; “Pampeano superior”, por su procedencia geográfica es probable su asignación tentativa a la Formación Dolores.

Descripción: fémur largo y robusto, con fosa trocánterica muy marcada y cabeza bien conservada. Podría corresponder a un animal relativamente joven.

Material: MPAB-4001, fémur derecho (Fig. 19, tabla 3); departamento de Soriano, Arroyo Coquimbo; procedencia estratigráfica incierta, aunque por su procedencia geográfica es probable su asignación tentativa a la Formación Dolores.

Descripción: fémur muy grácil, con trocánter mayor poco marcado y fosa trocánterica levemente acusada. Corresponde a un animal joven y algo rodado, la cabeza se conserva bastante bien.

Fig. 16.—Perfil estratigráfico esquemático de las areniscas de la Formación Camacho (Mioceno tardío) en el lugar de hallazgo del material MPFLR-290. La flecha indica el punto de colecta según Roselli (1976). Modificado de Martínez (1994).

Discusión y conclusiones

A pesar de las observaciones de Roselli (1976), consideramos a *Cuvieronius narancioi* un taxón no válido, ya que las piezas descritas para definir la especie, fragmentos de molariformes, no tienen suficiente valor diagnóstico para poder determinar un género o especie. Aunque, según expresa el autor, no parece haber dudas en cuanto a la procedencia estratigráfica de los materiales en cuestión. Las piezas fueron extraídas de niveles arenosos de la Cantera Narbona o Camacho (Fig. 16), Colonia, donde afloran únicamente secciones estratigráficas típicas del Miembro Cerro Bautista de la Formación Camacho (ver Martínez, 1994; Perea & Martínez, 2004). La probable presencia de un indudable gonfotérido en

esta unidad permite efectuar consideraciones interesantes que apuntan al ingreso muy temprano de esta familia a Sudamérica o a proponer una edad más tardía para la Formación Camacho, o por lo menos para su Miembro Cerro Bautista. Una hipótesis alternativa podría ser considerar estos restos como colados en la Formación Camacho y provenientes de depósitos más modernos que se erosionaron en esa localidad. Aunque muy cuestionado en lo que respecta a su taxonomía y estratigrafía (ver Lucas, 2013), existe también otro registro de Gomphotheriidae asignado por Campbell *et al.* (2000) al Mioceno tardío de Sudamérica. Este último ha sido discutido entre otros por Alberdi *et al.* (2004) y Ferretti (2008).

Aparte de este dato puntual y extremadamente curioso, el resto de los gonfotéridos de Uruguay con

Fig. 17.—MNHN-57, fémur izquierdo, vistas anterior y posterior.

Fig. 18.—MPAB-914, fémur izquierdo, vistas posterior y anterior.

datos estratigráficos precisos proceden indudablemente de unidades del Cuaternario. Los restos más completos provienen de la Formación Dolores (Alberdi *et al.*, 2007) y la Formación Libertad (Gutiérrez *et al.*, 2005; Corona *et al.*, 2012). Para la Formación Sopas se citan restos incompletos asignados a gonfotéridos indeterminados (Ubilla *et al.*, 2009).

En el presente trabajo se mantiene el criterio taxonómico conservador de mantener a los gonfotéridos de las tierras bajas sudamericanas dentro del género *Stegomastodon*. Esto se basa en el entendido que los caracteres morfológicos que sustentan la distinción entre dicho género y *Notiomastodon* Cabrera, 1929, no resultan al momento contundentes. Los caracteres diagnósticos considerados para distinguir a ambos (Mothé *et al.*, 2012; Lucas, 2013), como algunos caracteres del esqueleto postcraneano, el grado de graviportalidad y el número de lófidios en algunos molares, resultan taxonómicamente más consistentes con una separación a nivel específico o hasta posiblemente subespecífico. En este marco y

comparativamente, es mucho más evidente la identificación de *Cuvieronius* como entidad genérica que la diferenciación morfológica de *Stegomastodon* respecto de *Notiomastodon*. Los criterios biogeográficos y filogenéticos (Mothé *et al.*, 2013; Lucas, 2013) aportan significativamente a la discusión de la posible validez de *Notiomastodon*, pero entendemos que la morfología debe ser un factor preponderante

Fig. 19.—MPAB-4001, fémur derecho, vistas anterior y posterior.

Tabla 3.—Medidas de fémures, mm

	MNHN-57	MPAB-914	MPAB-4001
Longitud	1003	1020	880
Ancho máximo proximal	390	370	330
Ancho máximo distal	270	280	220

para definir la verdadera identidad de ese género, ya que la sistemática del grupo es compleja y su registro fósil en América Central y Sudamérica es aún bastante insuficiente comparado con Norteamérica (Lucas & Alvarado, 2010).

El mayor grado de complejidad de los lofos/lófidios de los molares ha sido un elemento para separar dos especies dentro de *Stegomastodon* (Gutiérrez *et al.*, 2005; Alberdi *et al.*, 2007). Ya que hay similares niveles de complejidad de los lofos distinguibles en muestras atribuibles a diferentes poblaciones asignadas a una u otra de las especies sudamericanas, *S. platensis* y *S. waringi*, consideramos que lo más adecuado es reconocer una única especie válida dentro del género, *S. platensis* siguiendo a Mothé *et al.* (2012).

De los datos precedentes y la presente revisión se desprende una importante representación en la Formación Dolores de integrantes de *Stegomastodon platensis*. Dicha unidad se distribuye principalmente al sur y litoral oeste y noreste de Uruguay y los datos cronológicos obtenidos en depósitos al sur, en la Cuenca de Santa Lucía la ubican en una antigüedad de entre 30.000 y 8.000 años (Ubilla *et al.*, 2011).

Con respecto a la Formación Libertad, existe una mandíbula asignada a *S. waringi* (Gutiérrez *et al.*, 2005; Corona *et al.*, 2012), para la cual se cita una datación radiométrica en base a ^{14}C AMS de 17.620 ± 100 AP. No obstante, tenemos nuevos datos más recientes realizados sobre esmalte de diente de *Toxodon* ver Corona *et al.* (2012). Por el momento, no existen datos cronoestratigráficos claros para esta unidad dentro del Cuaternario, aunque en principio se supone más antigua que la Formación Dolores (Martínez & Ubilla, 2004).

La Formación Sopas representa el Pleistoceno superior teniendo en cuenta su fauna, pero podría abarcar niveles más antiguos, hasta del Pleistoceno medio, atendiendo a algunas dataciones basadas en termoluminiscencia (Ubilla *et al.*, 2009).

En suma, se convalida el registro de gonfotéridos en la Formación Camacho (Mioceno tardío), aunque restan elementos más contundentes para dar precisión a este dato, y se confirma la presencia de la familia en la Formación Sopas (Pleistoceno tardío) y de *Stegomastodon platensis* en las formaciones Libertad (Pleistoceno) y Dolores (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido posible con una beca otorgada a uno de los autores (DP) por la Fundación Carolina, España y Udelar, Uruguay y es una contribución a los proyectos CGL2010-19116/BOS de la DGICYT, España y ANII-FCE-2011-6752, Uruguay.

Referencias

- Alberdi, M.T.; Prado, J.L. & Cartelle, C. (2002). El registro de *Stegomastodon* (Mammalia, Gomphotheriidae) en el Pleistoceno superior de Brasil. *Revista Española de Paleontología*, 17 (2): 217–235.
- Alberdi, M.T.; Prado, J.L.; Perea, D. & Ubilla, M. (2007). *Stegomastodon waringi* (Mammalia, Proboscidea) from the Late Pleistocene of Northeastern Uruguay. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 243 (2): 179–189. <http://dx.doi.org/10.1127/0077-7749/2007/0243-0179>
- Alberdi, M.T.; Prado, J.L. & Salas, R. (2004). The Pleistocene gomphotheres (gomphotheriidae, proboscidea) from Peru. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 231: 423–452.
- Ameghino, F. (1888). Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina. *Obras Completas*, Buenos Aires. Vol. 5, p. 469–480.
- Cabrera, A. (1929). Una revisión de los Mastodontes Argentinos. *Revista del Museo de La Plata*, 32: 61–144.
- Campbell, K.E. Jr.; Frailey, C.D. & Romero-Pittman, L. (2000). The late Miocene gomphothere *Amahuacatherium peruvium* (Proboscidea: Gomphotheriidae) from Amazonian Peru: implications for the Great American Faunal Interchange. *Boletín - Instituto Geológico Minero y Metalúrgico. Serie D, Estudios Regionales*, 23: 1–152.
- Cione, A.L. & Tonni, E.P. (2005). Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. In: *Geología y Recursos Minerales de la Provincia de Buenos Aires* (de Barrio, R.E.; Etcheverry, R.O.; Caballé, M.F. & Llambias, E., Eds.). XVI Congreso Geológico Argentino. La Plata, 2005. p. 183–200.
- Corona, A.; Perea, D.; Toriño, P. & Goso, C. (2012). Taphonomy, sedimentology and chronology of a fossiliferous outcrop from the continental Pleistocene of Uruguay. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 29 (2): 514–525.
- Ferretti, M. (2008). A review of South American Proboscideans. *New Mexico Museum of Natural History & Science Bulletin*, 44: 381–391.
- Goso, H. & Bossi, J. (1966). Cenozoico. In: *Geología del Uruguay* (Bossi, J., Ed.). Departamento de Publicaciones, Universidad de la República, Montevideo. 469 p.
- Gutiérrez, M.; Alberdi, M.T.; Prado, J.L. & Perea, D. (2005). Late Pleistocene *Stegomastodon* (Mammalia, Proboscidea) from Uruguay. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 11: 641–662.

- Holland, W.J. (1920). Fossil mammals collected at Pedra Vermelha, Bahia, Brazil, by Gerald A Waring. *Annals of the Carnegie Museum*, 13: 224–232.
- Illiger, C. (1811). *Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographis utriusque classis*. Berlin, C. Salfeld. 301 p.
- Linnaeus, C. (1758). *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, speciescum characteribus, differentiis, synonymes, locis*. Editio decima, reformata. Stockholm, Laurentii Salvii. Vol. I, 824 p.
- Lucas, S.G. (2013). The palaeobiogeography of South American gomphotheres. *Journal of Palaeogeography*, 2 (1): 19–40. <http://dx.doi.org/10.3724/SP.J.1261.2013.00015>
- Lucas, S.G. & Alvarado, G.E. (2010). Fossil Proboscidea from the Upper Cenozoic of Central America: taxonomy, evolutionary and paleobiogeographic significance. *Revista Geológica de América Central*, 42: 9–42.
- Martínez, S. (1994). *Bioestratigrafía (Invertebrados) de la Formación Camacho (Mioceno, Uruguay)*. Tesis doctoral, Universidad de Buenos Aires, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. 346 p.
- Martínez, S. & Ubilla, M. (2004). El Cuaternario en Uruguay. In: *Cuencas sedimentarias de Uruguay, Cenozoico* (Veroslavsky, G., Ubilla, M. & Martínez, S., Eds.). Ediciones DIRAC, Facultad de Ciencias, Montevideo, p. 195–227.
- Mones, A. & Francis, J.C. (1973). Lista de los vertebrados fósiles del Uruguay, II, Mammalia. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 1 (4): 39–97.
- Mothé, D.; Avilla, L.; Cozzuol, M. & Winck, G. (2012). Taxonomic revision of the quaternary gomphotheres (Mammalia: Proboscidea: Gomphotheriidae) from the South American lowlands. *Quaternary International*, 276–277: 2–7. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2011.05.018>
- Mothé, D.; Avilla, L. & Cozzuol, M. (2013). The South American Gomphotheres (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae): Taxonomy, Phylogeny, and Biogeography. *Journal of Mammal Evolution*, 20 (1): 23–32. <http://dx.doi.org/10.1007/s10914-012-9192-3>
- Perea, D. & Martínez, S. (1984). La fauna fósil (Mammalia, Reptilia y Mollusca) de los arroyos Gutiérrez Grande y Chico, Depto. de Río Negro, Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* (2da. Época), 2: 47–53.
- Perea, D. & Martínez, S. (2004). Estratigrafía del Mioceno–Pleistoceno en el litoral sur-oeste de Uruguay. In: *Cuencas sedimentarias de Uruguay, Cenozoico* (Veroslavsky, G., Ubilla, M. & Martínez, S., Eds.). Ediciones DIRAC, Facultad de Ciencias, Montevideo. p. 105–124.
- Pohlig, H. (1912). Sur une vieille mandibule de ‘Tetracaulodon ohiotocum’ Blum., avec défense in situ. *Bulletin de la Société Belge Géologique*, 26: 187–193.
- Prado, J.L.; Alberdi, M.T.; Azanza, B.; Sánchez, B. & Frassinetti, D. (2005). The Pleistocene Gomphotheriidae (Proboscidea) from South America. *Quaternary International*, 126–128: 21–30. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2004.04.012>
- Roselli, L. (1976). Contribución al estudio de la geología paleontológica. Departamentos de Colonia y Soriano (República Oriental del Uruguay). Imprenta Cooperativa, Montevideo, 174 p.
- Ubilla, M. & Perea, D. (1999). Quaternary Fossil Vertebrates from Uruguay. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, 12: 75–90.
- Ubilla, M.; Perea, D.; Rinderknecht, A. & Corona, A. (2009). Pleistocene mammals from Uruguay: biostratigraphic, biogeographic and environmental connotations. In: *Quaternário do Rio Grande do Sul* (Ribeiro, A.M., Bauermann, S.G. & Scherer, Eds.). Sociedade Brasileira de Paleontologia, Porto Alegre. p. 217–230.
- Ubilla, M.; Rinderknecht, A.; Perea, D. & Sánchez, A. (2011). Late Pleistocene–Early Holocene mammals of the Santa Lucía Basin (southern Uruguay). *Ameghiniana*, 48 (4): R131.