

PRESENCIA DE *HIPPIDION* Y *EQUUS* (*AMERHIPPIUS*) (MAMMALIA, PERISSODACTYLA) Y SU DISTRIBUCION EN EL PLEISTOCENO SUPERIOR DE CHILE

M. T. Alberdi * y D. Frassinetti **

RESUMEN

Se describen y sitúan taxonómicamente los restos de équidos de las localidades chilenas. Se identifican distintas especies de *Equus* (*Amerhippus*) e *Hippidion*, señalando su distribución geográfica y relaciones con otros équidos sudamericanos, además de referirlos al Pleistoceno superior. Se analiza su situación estratigráfica así como consideraciones de tipo paleoecológico.

Palabras clave: Equus (*Amerhippus*), Hippidion, Taxonomía, Distribución, Pleistoceno Superior, Chile.

ABSTRACT

Fossil remains belonging to Equidae from Chilean localities are described and taxonomically determined. *Equus* (*Amerhippus*) and *Hippidion* species are identified; its geographic distribution in Chile and relations with others South American Equidae are given; a Late Pleistocene age is regarded for them. Stratigraphic and paleoecological considerations are also included.

Key words: Equus (*Amerhippus*), Hippidion, Taxonomy, Distribution, Late Pleistocene, Chile.

Introducción

La familia Equidae Gray, 1821, no aparece en América del Sur sino hasta el cierre del istmo de Panamá como consecuencia del Gran Intercambio Biótico Americano hace unos 3 Ma (Webb, 1991). Como apuntan Alberdi y Prado (1993) y Prado y Alberdi (1994) la aparición de *Hippidion* en América del Sur es anterior a la de *Equus*. La cita más temprana de *Hippidion* corresponde a la localidad de Uquía (Argentina) asignada al Plioceno superior-Pleistoceno inferior, en torno a 2,5 Ma (Marshall *et al.*, 1982; Prado *et al.*, 1998), mientras que los primeros caballos *E. (Amerhippus)* proceden del Ensenadense de Tarija (Prado y Alberdi, 1994) datado por MacFadden *et al.* (1983) como Pleistoceno medio, en torno a 1,0-0,7 Ma.

Los restos de caballo fósil en Chile encontrados hasta la actualidad no son muy numerosos y pare-

cen proceder todos del Pleistoceno superior, tanto *Equus* como *Hippidion*. En la literatura hay numerosas citas detalladas en trabajos como los de Casamiquela (1976, 1999), Casamiquela *et al.* (1967), Tamayo y Frassinetti (1980), entre otros. Sin embargo, el estudio taxonómico lo llevaremos a cabo con el conjunto de restos fósiles que se han conservado hasta la actualidad en las colecciones.

Vamos a hacer mayor hincapié en la descripción de los restos de *Equus* (*Amerhippus*) procedentes de las localidades de Chacabuco, Taguatagua, Valle de Elqui, Calera, Los Vilos, Huimpil, así como también aquellos materiales de Conchalí y Colina comparables con *Equus* (*Amerhippus*) y los de San Bernardo, que siendo bastante recientes, los dejaremos como *Equus* sp.

En cuanto a la presencia de *Hippidion* describiremos los restos de Chacabuco, Santa Rosa de Chena, Tierras Blancas y haremos referencia a los proce-

* Departamento de Paleobiología. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid (España). malberdi@mncn.csic.es.

** Sección Paleontología. Museo Nacional de Historia Natural. Casilla 787. Santiago (Chile). dfrassinetti@mnhn.cl.

Tabla 1.—Dimensiones en milímetros de los dientes superiores e inferiores de *Equus (Amerhippus)* de Chile siguiendo Alberdi (1974) y Eisenmann *et al.* (1988).

| Dientes superiores Localidades | SIGLA | Ls | As | Lb | Ab | H | LPr | PLc | PLs fosetas | | | | Hy | Observaciones |
|-----------------------------------|------------------------------|------|------|------|------|----|--------|------|-------------|---------|-------|---------------|--|-------------------|
| | | | | | | | | | APre | DPre | Apost | Dpost | | |
| Chacabuco | SGO.PV.23 P ³⁻⁴ i | 31,8 | 28,2 | 27 | | 91 | 15,2 | | | | | | | germen |
| Chacabuco | SGO.PV.23 M ¹⁻² i | 28,5 | 27 | 25 | (30) | 85 | 15 | 1 | 1 | 3 | 3 | 2 | aislado | |
| Chacabuco | SGO.PV.23 M ¹⁻² d | 26,8 | 29 | 25,2 | 28,7 | 63 | 11,5 | 1 | 1 | 6 | 5 | 2 | alargado | algo estrangulado |
| Taguatagua | SGO.PV.35 P ³⁻⁴ i | 29 | 30,2 | | | | 13,4 | 1 | 2? | 4 | 4 | 1 | estrangulado | |
| Valle de Elqui | SGO.PV.53 M ¹⁻² d | 23 | 23 | 20,2 | 21,7 | 52 | 10,3 | 0 | 1 | 4 | 1 | 2 | abierto | |
| Calera, Lo Aguirre | SGO.PV.36 M ¹⁻² d | 24 | 25,1 | 21,9 | 24,8 | 34 | 13,5 | 1 | 2 | 4 | 3 | 1 | alargado | algo estrangulado |
| Dientes inferiores localidad | SIGLA | Ls | As | Lb | Ab | H | Lpostf | Lazo | PLc | Figuras | | Observaciones | | |
| Chacabuco | SGO.PV.23 DP ₂ d | 43,8 | 24,8 | | | 28 | | | | | | | germen figs. iniciadas | |
| Chacabuco | SGO.PV.23 P ₃₋₄ i | 27 | 16,5 | 24,3 | 15,5 | 51 | 8,5 | 15 | 0 | lisas | | | cemento | |
| Chacabuco | SGO.PV.23 M ₂ d | 26 | 15,5 | | | | 10,1 | 13,6 | 0 | lisas | | | ectofléxido atravesando el istmo | |
| Chacabuco | SGO.PV.23 M ₃ d | 34 | 15,2 | | | | 9,9 | 12,5 | | lisas | | | ectofléxido casi en contacto con linguaflexido | |

Ls: longitud mesio-distal en superficie; As: anchura buco-lingual en superficie; Lb: longitud mesio-distal en la base; Ab: anchura buco-lingual en la base; H: altura del diente; LPr: longitud mesio-distal del protocono en superficie; PLi: pliegue caballino; Pli: número de pliegues de las fosetas; APre: prefoseta anterior; DPre: prefoseta distal; APost: postfoseta anterior; DPost: postfoseta distal; Hy: hypocono; Lpostf: longitud mesio-distal del postfléxido en superficie; Lazo: longitud mesio-distal del lazo metaconido-metastflido en superficie.

dentes de las Cuevas Patagónicas. Asimismo, trataremos de discriminar si los restos procedentes de Taguatagua (1 MTIII, 1 AS y 1 CAL) corresponden a este género como apunta Casamiquela (1976) o bien a una de las especies de *Equus (Amerhippus)* sp.

El objetivo fundamental de este trabajo es analizar críticamente, relacionar e identificar taxonómicamente los restos de *Equus* e *Hippidion* de las distintas localidades de Chile, así como, en la medida de lo posible, situarlos geológicamente e indicar su distribución geográfica, como también deducir sus posibles vías migratorias, y condiciones paleoecológicas.

Situación geográfica

Las localidades más importantes donde encontramos restos de caballos fósiles están situadas en la parte central del Chile, Valle de Elqui, Chacabuco, Calera, Taguatagua, Los Vilos, Tierras Blancas, Sta. Rosa de Chena y Huimpil (fig. 1); en el Sur de Chile se encuentran los restos provenientes de la Patagonia austral, todos procedentes de cuevas como son: Cueva del Milodón, Cueva Fell, Cueva Pali Aike, Cueva del Medio, Cueva de los Chingues, Cueva de la Ventana, Cueva Lago Sofía 1 y 4 y el alero de Tres Arroyos 1 (fig. 2).

Las localidades que contienen un número importante de restos representan sitios paleoindios de cazadores-recolectores, como son por ejemplo los sitios de Quereo, Taguatagua, y Monte Verde más al sur.

Los hallazgos de Chacabuco, Tierras Blancas, Sta. Rosa de Chena, Valle de Elqui, etc., representan hallazgos puntuales. Las dataciones de algunas de estas localidades permiten deducir que la mayor parte de las localidades citadas en este trabajo corresponden al Pleistoceno superior, o Lujense.

Material y método

La mayor parte de los restos están depositados en las colecciones del Museo Nacional de Historia Natural de Chile, Santiago (SGO.PV.) y corresponden a hallazgos en su mayor parte antiguos y fortuitos y de las localidades siguientes:

CHACABUCO, situado a 30 km al N de Santiago, SGO.PV.23: cinco dientes aislados, 1DP₂, 1P₃₋₄, 1P³⁻⁴, 2M^{1,2} (tabla 1); un fragmento de mandíbula derecha portando M₂ y M₃; del esqueleto apendicular: un atlas y un axis; un calcáneo izquierdo, algo rodado; una 1^oFIII de *Equus*; dos fragmentos de diáfisis de fémur y varios fragmentos de vértebras difíciles de identificar. SGO.PV.30: un fragmento de escápula. SGO.PV.690: una 1^oFIII de *Hippidion*.

PUNTA RIELES, Macul, Santiago. SGO.PV.24: un fragmento de atlas (citada por Casamiquela (1967) con el núm. 24.XI.67).

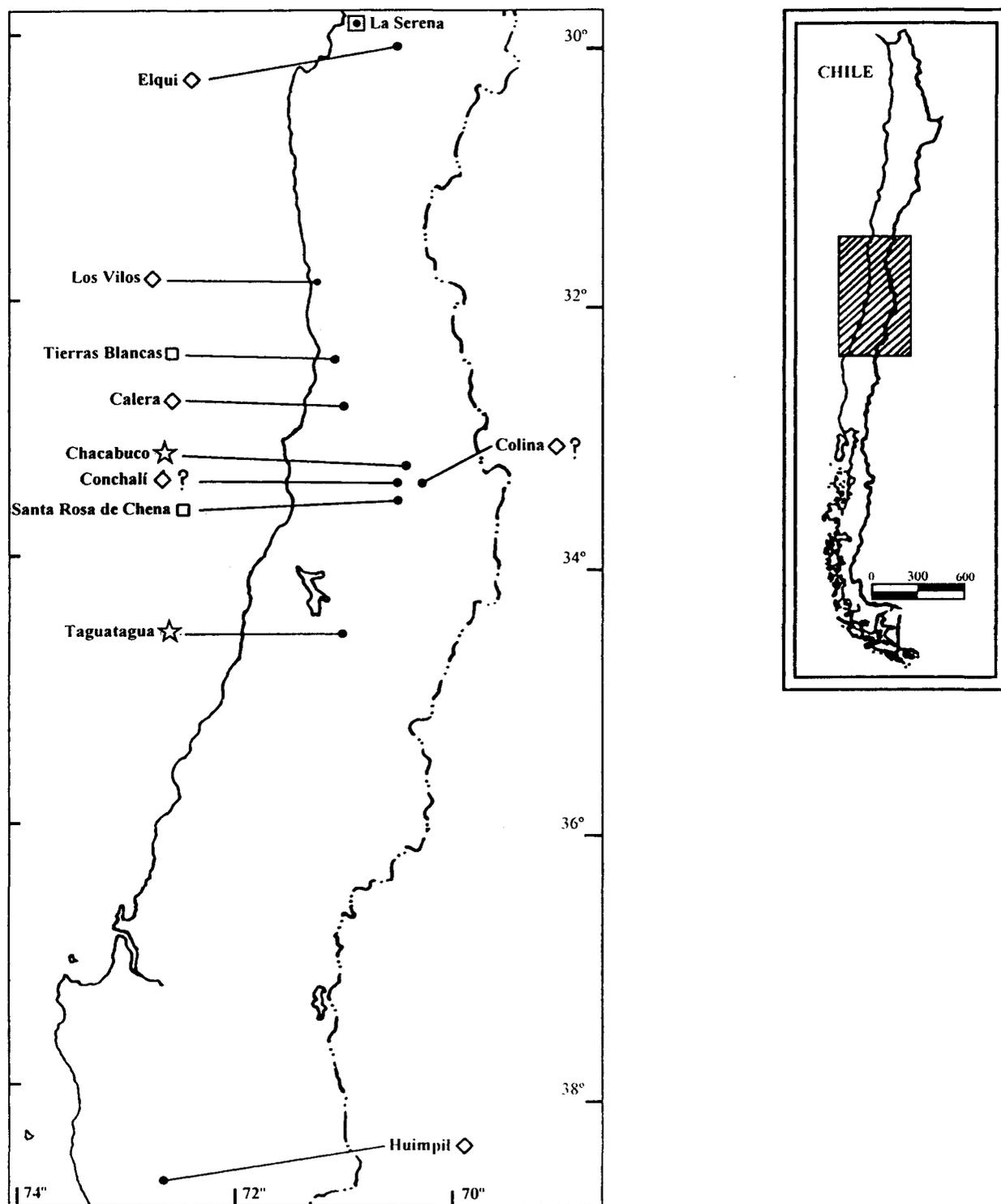


Fig. 1.—Distribución geográfica de las localidades con équidos fósiles en Chile central. \diamond localidades con *Equus* (*Amerhippus*); \square localidades con *Hippidion*; \star localidades con *Equus* (*Amerhippus*) más *Hippidion*. Localidades estudiadas en este trabajo: Valle de Elqui; Tierras Blancas; Calera; Chacabuco; Conchalí; Santa Rosa de Chena; Taguatagua; Los Vilos; Colina y Huimpil.

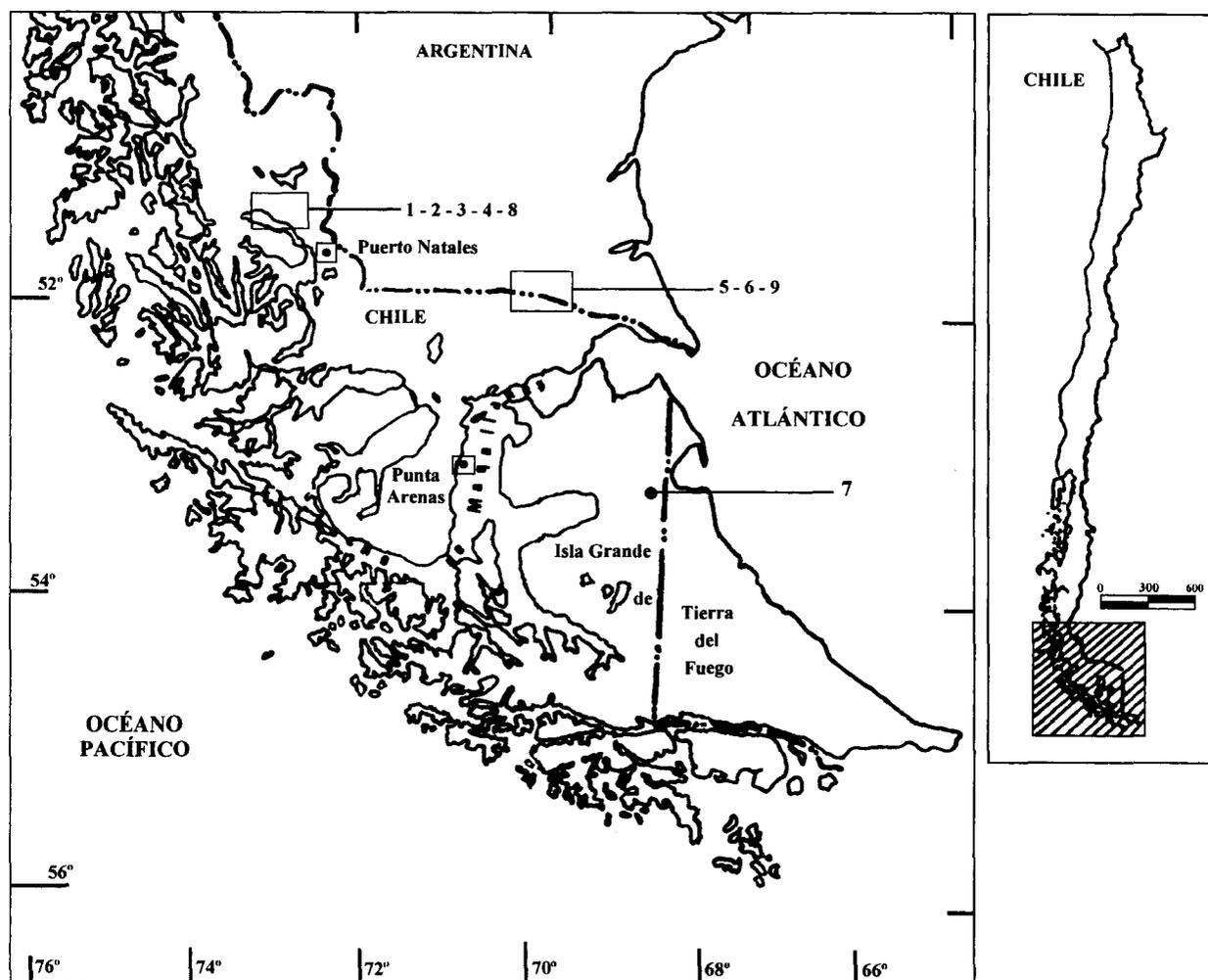


Fig. 2.—Distribución geográfica de las localidades con *Hippidion* en la Patagonia chilena: Magallanes y Tierra del Fuego. 1: Cueva del Milodón; 2: Cueva del Medio; 3: Cueva Lago Sofía 1; 4: Cueva Lago Sofía 4; 5: Cueva Fell; 6: Pali-Aike; 7: Alero Tres Arroyos 1; 8: Cueva de la Ventana; 9: Cueva de Los Chingues.

LOS VILOS, situado en la provincia de Coquimbo. SGO.PV.31: resto del acetábulo de una pelvis de *Equus* y algunos fragmentos de vértebras.

VALLE DE ELQUI, también en la provincia de Coquimbo. SGO.PV.53: M^{1,2} derecho de caballo de talle pequeña (tabla 1).

TIERRAS BLANCAS, La Ligua, provincia de Aconcagua, del cual sólo se conservan restos óseos que fueron identificados tanto por Philippi (1892-93), como por Fuenzalida (1936a) como *Hippidion* de talla grande. SGO.PV.32: tres fragmentos de tibia, dos izquierdos conservan la epífisis distal, y uno que sólo conserva la diáfisis; y una articulación distal de húmero izquierdo.

CALERA, Lo Aguirre, situado en la provincia de Quillota. SGO.PV.36: un diente algo rodado, M^{1,2} derecho, de *Equus* (ver tabla 1).

CONCHALI, La Palmilla, próximo a Santiago. SGO.PV.38: fragmento de mandíbula de *Equus* sin dientes, que debe corresponder a la citada por Casamiquela (1969: 2.IV.68.4) como correspondiente a un caballo.

ESTERO DE COYANCO, La Laja, situado en la provincia de Bío-Bío. SGO.PV.211: fragmento de vértebra no identificable.

TAGUATAGUA, situada en las proximidades de San Vicente de Taguatagua en la provincia de Cachapoal, Región del

Libertador General Bernardo O'Higgins, corresponde a un sitio de caza de mastodontes y ha suministrado escasos restos de caballo. SGO.PV.35: molar superior P^{3,4} izquierdo (algo roto). SGO.PV.246: metatarso derecho del tercer dedo procedente del nivel paleoindio; un fragmento de fémur juvenil al que le faltan las dos epífisis. TT-58: astrágalo derecho. TT67: calcáneo derecho, ambos enormes en talla. Al calcáneo le falta la tuberosidad, posiblemente corresponde a un animal joven. Casamiquela (1976) indica que podrían pertenecer a un *Hippidion* debido a su tamaño.

SANTA ROSA DE CHENA, Marruecos, Santiago. SGO.PV.37: metatarso central izquierdo de *Hippidion*.

COLINA, situada en los alrededores de la ciudad de Santiago. SGO.PV.307: dientes superiores de caballo, 2 P² derecho e izquierdo, 2 P^{3,4} derecho e izquierdo, 2 M^{1,2} derecho e izquierdo, 2 M³ derecho e izquierdo, un I1 superior (¿), un fragmento del cráneo, y fragmentos de vértebras y huesos.

SAN BERNARDO (Ex Fundo Catemú), de la provincia de Santiago. SGO.PV.251: 7 dientes superiores: P2, P3, P4, M1 izquierdos y P4, M1 y M3 derechos, 5 dientes inferiores izquierdos: P2, P3, P4 o M1, M1 y M3. Estos pueden corresponder a un asno.

HUIMPIL (Temuco). SGO.PV.689: M3 superior izquierdo de *Equus*.

PATAGONIA CHILENA: los restos de las provincias de Magallanes y Tierra del Fuego proceden de las Cuevas Lago Sofía 1 y 4, Cueva de la Ventana, Cueva de los Chingues, Cueva Fell, Cueva del Medio y el alero de Tres Arroyos 1 referidos en Alberdi y Prieto (2000) como *Hippidion saldiasi*.

Debido a que los restos del esqueleto apendicular tanto de *Equus* como *Hippidion*, son escasos, analizaremos las piezas comparándolas con los datos estudiados por Alberdi y Prado (1993) y Prado y Alberdi (1994), con el fin de realizar un análisis multivariado (PCA) y discriminante (DA) que nos permita situar los restos de los caballos fósiles de Chile, comparativamente con los datos de otros países de América del Sur. Los detalles sobre el análisis discriminante se pueden encontrar en Marcus (1990) y Reyment (1991).

Esto nos puede permitir identificar los ejemplares no incluidos en el análisis original en el que se establecieron los grupos de *Hippidion* y de *Equus (Amerhippus)* (Alberdi y Prado, 1993; Prado y Alberdi, 1994), así como evaluar si las diferencias entre ellos son significativas o no.

Desde el punto de vista metodológico seguiremos la nomenclatura y las mediciones recomendadas en la «*Hipparion Conference*» para el estudio de los équidos (Eisenmann *et al.*, 1988). Todas las dimensiones van expresadas en milímetros.

Descripción paleontológica

Orden PERISSODACTYLA Owen, 1848

Familia Equidae Gray, 1821

Subfamilia Equinae (Gray, 1821) Steinmann y Döderlein, 1890

Género *Equus* Linnaeus, 1758

Subgénero *Equus (Amerhippus)* Hoffstetter, 1950

Sinonimias (según Hoffstetter 1952, pág. 233).

Equus (parte), auct.

Neohippus (parte) Abel, 1913, 1914, 1919; Spillmann, 1931, 1938.

Hippidium Spillmann, 1931, non *Hippidium* Burmeister, 1875, nec *Hippidion* Owen, 1869.

Amerhippus Hoffstetter, 1950, 1952.

Especie tipo: *Equus (Amerhippus) andium* Branco, 1883, ex Wagner, 1860.

Distribución geográfica: América del Sur.

Distribución estratigráfica: Los restos de *Equus (Amerhippus)* proceden de diferentes niveles del Pleistoceno de América del Sur, en su mayoría de las edades de Mamíferos Ensenadense y Lujanense.

Diagnosis del subgénero: *Equus (Amerhippus)* tiene un cráneo grande con una afilada y marcada cresta supraoccipital. Este cráneo es proporcionalmente grande con relación al esqueleto postcranial, y presenta una estrecha y ligeramente excavada región preorbital y nasal. En general, se observa una separación ventral entre los cóndilos occipitales. El vómer tiene una peculiar disposición que alcanza el proceso palatino del maxilar anterior al palatino. Los dientes superiores tienen protoconos triangulares. En el protocono la parte distal es más larga que la mesial, y en algunos casos se observa pliegues

sobre su esmalte. En los bordes de las prefosetas y postfosetas de los dientes superiores se observan pocos pliegues desarrollados. Las mandíbulas son robustas y en la superficie oclusal de los dientes inferiores se observa que el doble bucle (lazo: metacónido-metastúlido), es redondeado y angular respectivamente. El linguaflexido es, en general, somero y más angular sobre P3-P4 y más abierto sobre M1-M2. El ectoflexido varía desde profundo a somero y nunca entra en contacto con el linguaflexido. El esqueleto apendicular, en general, presenta un cierto acortamiento de la parte distal de las extremidades, pero no tanto como en *Hippidion*, y más acentuado sobre la flexión distal del metatarsal. En general, todas las especies tienen metápodos robustos y el índice de gracilidad (IG) varía dentro de los límites de robustez de este subgénero.

Descripción del material

Equus (Amerhippus) andium BRANCO, 1883 ex Wagner 1860.

VALLE DE ELQUI, sólo un M¹⁻² derecho de talla pequeña (tabla 1), cuya morfología y talla recuerdan al caballo pequeño de Ecuador (*E. (A.) andium*) pero lo reducido del material disponible, nos hace dudar si dejarlo como *E. (A.) cf. andium*, ya que es significativamente más pequeño que los correspondientes a restos de las otras especies de *Equus* de América del Sur (Prado y Alberdi, 1994).

CALERA, Lo Aguirre, el único resto es un M^{1,2} derecho (tabla 1), que está algo rodado y con protocono triangular característico de *E. (Amerhippus)*. Las dimensiones de este diente le sitúan de lleno en la variabilidad de *E. (Amerhippus) andium* de Ecuador.

El disponer de un solo diente en cada localidad nos inclinaba a asignarlo a esta especie como cf., pero sus dimensiones (tabla 1) que no entran en la distribución de ninguna de las otras especies conocidas en América del Sur (Prado y Alberdi, 1994), nos ha inclinado a identificar ambos como *E. (Amerhippus) andium*.

Equus (Amerhippus) sp.

CHACABUCO, los escasos dientes superiores presentan protocono de forma triangular con la parte distal más alargada que la mesial, la prefoseta y la postfoseta presentan pliegues más numerosos en los bordes posterior y anterior, respectivamente, sin ser muy numerosos (ver tabla 1). Los dientes inferiores tienen el linguaflexido somero y más o menos abierto, el ectoflexido en el P_{3,4} (SGO.PV.23), no atraviesa el istmo mientras que en el M₂ del fragmento de la mandíbula derecha, se

Tabla 2.—Dimensiones en milímetros de los metatarsianos, astrágalos, calcáneos y primeras falanges del tercer dedo del esqueleto apendicular de *Equus (Amerhippus)* e *Hippidion* de distintas localidades de Chile, siguiendo la nomenclatura y recomendaciones de la «Hipparion Conference» (Eisenmann *et al.*, 1988).

| Hueso | Localidad | Sigla | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 |
|-----------|--------------------|------------|-----------|------|------|------|------|------|------|------|--------|--------|------|------|------|------|
| Astrágalo | Taguatagua | TT-58 | 74 | 69,6 | 37 | 70,8 | 60 | 41,7 | 60 | | | | | | | |
| Calcáneo | Taguatagua | TT-67 | (115-120) | (65) | 22,5 | 36 | 52 | 63,2 | 67,1 | | tuber | calcis | roto | | | |
| Calcáneo | Chacabuco | SGO.PV.23 | 120 | 79,4 | 21,5 | (26) | 50 | (52) | 51 | | rodado | | | | | |
| Metatarso | Taguatagua | SGO.PV.246 | 252 | 245 | 38 | 33 | 59 | 42 | 54 | 12,5 | 9,9 | 56,6 | 52,7 | 39 | 29,6 | 34,5 |
| Metatarso | Sta. Rosa de Chena | SGO.PV.37 | 186 | 178 | 36 | 28,8 | 50,5 | (36) | (44) | | | 53,6 | 49,4 | 34,8 | 26,5 | 29 |
| 1ºFIII | Chacabuco | SGO.PV.690 | 62 | 51 | 42,1 | 55 | 33 | 50 | 44,1 | 26,5 | 32 | | | | | |
| 1ºFIII | Chacabuco | SGO.PV.23 | 83 | 74 | 37 | 55 | 36,5 | 44,5 | 44 | 28 | 44,5 | | | | | |

Los números del 1 al 14 representan las dimensiones específicas de cada hueso siguiendo a Eisenmann *et al.* (1988).

pone en contacto con el linguaflexido (tener en cuenta que este M₂ está en un estado de desgaste avanzado). El lazo tiene el metacónido más bien redondeado y el metastílido anguloso, característica ésta de *Equus (Amerhippus)*.

Entre los restos del esqueleto apendicular destaca una primera falange y un calcáneo de *Equus* (tabla 2). Los caracteres morfológicos de la 1ºFIII y del calcáneo son los típicos de *Equus (Amerhippus)*. Además, disponemos de una diáfisis de fémur que mide 3 = 39 y 4 = 53. El análisis de componentes principales la 1ºFIII (PCA) la incluye entre las falanges de *E. (A) santaeelenae*, mientras que el análisis discriminante (DA) lo sitúa entre los restos de las especies *santaeelenae* e *insulatus* (fig. 6). La clasificación es correcta en el 95 % de los casos. Los factores que más contribuyen al primer componente son 1, 6, 7, 2 y 3, y al segundo componente el factor 4 (tabla 3). En el caso del calcáneo, tanto el análisis del PCA como el discriminante, lo sitúan entre las formas relativamente más grandes, pero alejado de las otras especies definidas de équidos (este calcáneo debe tomarse con reservas). Podría incluirse con dudas en la especie *santaeelenae* o *insulatus*.

TAGUATAGUA, los restos de équidos son reducidos. Un P³⁻⁴ roto en su parte mesial con un Pr reducido en longitud, robusto y característico de *Equus (Amerhippus)* (ver tabla 1). Este es un diente de talla grande, que también se sitúa entre la distribución de los dientes conocidos de las especies de *santaeelenae* e *insulatus* (Prado y Alberdi, 1994).

HUIMPIL, sólo un M³ izquierdo (SGO.PV.689), cuyas dimensiones lo sitúan de lleno en la distribución de los restos de la especie *santaeelenae*, y en los mínimos de *insulatus*.

LOS VILOS, el único resto fósil, un acetábulo de la pelvis cuya dimensión 1 = 62,3; tiene una morfología y talla que se puede asignar a *E. (Amerhip-*

pus), ya que es el único subgénero representado en América del Sur (Prado y Alberdi, 1994). Sin embargo, la escasez del material no nos permite identificarlo a nivel específico.

cf. *Equus (Amerhippus)* sp.

CONCHALI, la mandíbula de caballo pertenece a *Equus* por sus dimensiones y grosor, no a *Hippidion*. Desgraciadamente carece de dientes por lo que su identificación deberá quedar de esta manera.

COLINA, la mayoría de los restos dentarios de esta localidad entran en la variabilidad de los restos de *E. (Amerhippus) andium*, solamente los M³ parecen ser más largos en sentido mesio-distal. Los restos óseos, por otra parte, parecen indicar un grado de fosilización menor que los dientes. Por ello, creemos que no es oportuno clasificarlo a nivel específico.

Equus sp.

SAN BERNARDO, los dientes de esta localidad corresponden todos a un mismo individuo y no están fosilizados. La morfología de los mismos recuerda a los estenonianos por lo que podemos pensar que puedan corresponder a un asno como mucho prehistórico. No se puede clasificar a nivel específico, ni se puede incluir entre los caballos que vivieron en América del Sur durante el Pleistoceno.

Género *Hippidion* Owen, 1869

Sinonimias:

Onohippidium Moreno, 1891, págs. 65-71.

Parahipparion C. Ameghino, 1904, págs. 273-274.

Hyperhippidium Sefve, 1910, págs. 1-43.

Especie tipo: Se considera *Hippidion principale* descrita y figurada por Lund (1945).

Distribución geográfica: El género *Hippidion* se conoce sólo de América del Sur. Concretamente de Argentina, Bolivia, Brasil, Chile, Ecuador (sin loca-

Tabla 3.—Factores que más contribuyen a cada uno de los componentes principales de los huesos analizados: MtIII, astrágalos y 1°FIII del tercer dedo de *Hippidion*, y 1°FIII de *Equus* (*Amerhippus*).

| Espécimen | Componente principal | Carácter número | Eigenvalor |
|-------------------------------|----------------------|-----------------|------------|
| MtIII <i>Hippidion</i> | Primer componente | 4 | 0,909 |
| | | 12 | 0,909 |
| | | 5 | 0,904 |
| | | 7 | 0,899 |
| | Segundo componente | 14 | 0,887 |
| | | 11 | 0,619 |
| 13 | | 0,491 | |
| Astrágalos <i>Hippidion</i> | Primer componente | 1 | 0,953 |
| | | 2 | 0,951 |
| | | 7 | 0,930 |
| | | 5 | 0,891 |
| | | 4 | 0,425 |
| | Segundo componente | 4 | 0,425 |
| 1°FIII <i>Hippidion</i> | Primer componente | 7 | 0,928 |
| | | 5 | 0,926 |
| | | 8 | 0,912 |
| | | 4 | 0,901 |
| | Segundo componente | 9 | 0,491 |
| | | 2 | 0,452 |
| 1°FIII <i>E. (Amerhippus)</i> | Primer componente | 1 | 0,970 |
| | | 6 | 0,966 |
| | | 7 | 0,962 |
| | | 2 | 0,940 |
| | | 3 | 0,929 |
| | Segundo componente | 4 | 0,993 |

lización exacta) y Perú. En Chile se encuentra en las localidades de Chacabuco, Santa Rosa de Chena, Taguatagua, Tierras Blancas, y en las cavernas de la Patagonia.

Distribución estratigráfica: Los restos de *Hippidion* proceden de diferentes niveles del Plio-Pleistoceno de América del Sur. Los restos de Uquía, del Plioceno superior-Pleistoceno inferior según Kraglievich (1934), son los más antiguos y los más recientes proceden del límite Pleistoceno/Holoceno. Las localidades chilenas con *Hippidion* están todas asignadas al Pleistoceno superior.

Diagnosis del género: *Hippidion* se caracteriza por la retracción del nasal a nivel del M2 o posterior a M3. El hueso nasal es estrecho y largo en forma de estilete. La dentición es primitiva, tipo *Pliohippus*, con el protocono oval más o menos redondeado con el surco anterior y posterior más o menos desarrollado. La morfología dental varía en relación con el grado de desgaste (edad). Las extremidades son robustas y monodáctilas, con los dedos segundo y cuarto reducidos sobrepasando la mitad de la longitud del tercer dedo.

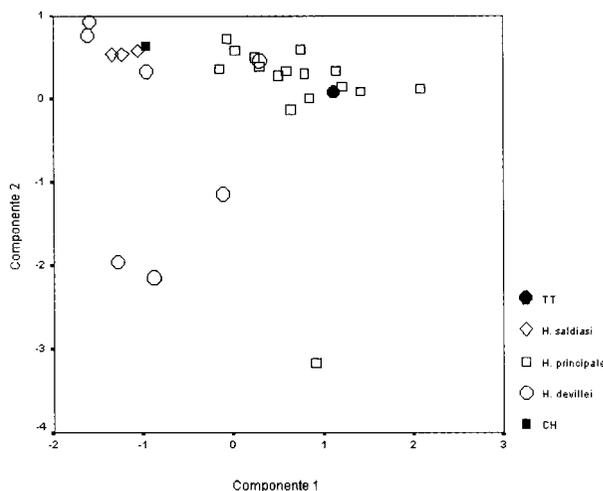


Fig. 3.—Componentes principales de los MtIII de *Hippidion*: Taguatagua (TT) y Santa Rosa de Chena (CH).

La revisión taxonómica del género *Hippidion* fue llevada a cabo por Alberdi y Prado (1993), mediante análisis multivariantes cuantitativos de los restos del esqueleto apendicular más significativos. Estos análisis indicaron la presencia de tres grupos distintos, que ellos correlacionan con las tres especies válidas que determinan (Alberdi y Prado, 1993).

Descripción del material

Hippidion principale (LUND, 1845)

TAGUATAGUA, entre los restos de esta localidad destacan un MtIII, un astrágalos y un calcáneo muy robustos (tabla 2). El metatarso del dedo central de talla grande, SGO.PV.246, procede del nivel paleoindio datado por Montané (1968) en 11.380 ± 320 años AP. El análisis de componentes principales indica que los parámetros de esta pieza que más contribuyen al primer componente son los 4, 12, 5 y 7, mientras que al segundo componente sólo contribuye y en menor grado el 14, 11 y 13 (tabla 3; fig. 3). Este MtIII se sitúa entre los *Hippidion* de talla más grande, *Hippidion principale*. El análisis discriminante confirma claramente esta aseveración en el 100 % de los casos.

Respecto al astrágalos y calcáneo, de un mismo individuo, muy robustos, que Casamiquela (1976) apuntó la posibilidad de que correspondieran a un *Hippidion* de talla grande, ocurre prácticamente lo mismo. Al calcáneo le falta la tuberosidad y el astrágalos está completo. Los análisis de componentes principales, a pesar de que estos elementos del esqueleto no son muy significativos en general, con-

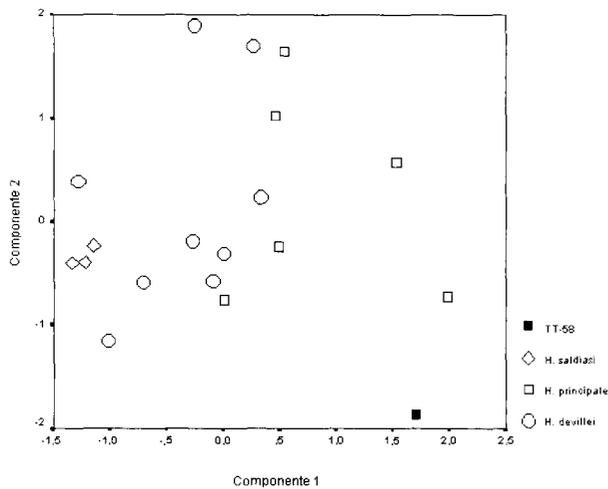


Fig. 4.—Componentes principales de los astrágalos de *Hippidion*: Taguatagua (TT-58) y Patagonia chilena (todos incluidos en *H. saldiasi*).

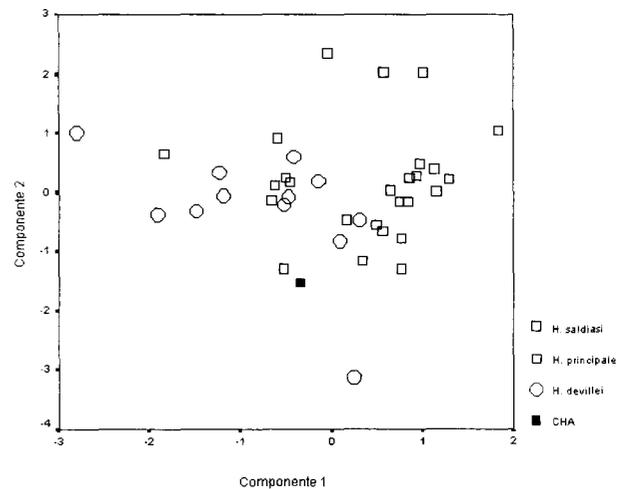


Fig. 5.—Componentes principales de las 1ª FIII del tercer dedo de *Hippidion*: Chacabuco (CHA) y Patagonia chilena (como en fig. 4).

firman su ubicación entre las formas de *Hippidion* de mayor tamaño (fig. 4). Su análisis discriminante confirma su asignación a *Hippidion* como apuntó Casamiquela (1976), en el 100 % de los casos.

Hay un fragmento de un fémur joven de 285 mm de largo, que le faltan las dos epífisis, y cuyas dimensiones en la diáfisis son 3 = 41,5 y 4 = 47,5, que puede pertenecer al *Hippidion* representado en esta localidad. No obstante, el estado de la pieza no permite mayores comentarios.

Hippidion saldiasi (ROTH, 1902)

SANTA ROSA DE CHENA, el único resto disponible corresponde a *Hippidion*; es un metatarso del tercer dedo izquierdo, MTIII, en buenas condiciones. Desde el punto de vista morfológico observamos que la extremidad distal está muy ensanchada en sentido transverso (dimensión 10), donde a su vez presenta una foseta supraparticular marcada, dividida en dos. Este es un carácter típico de *Hippidion*. Su longitud es relativamente corta y las dimensiones transversales muy anchas sobre todo en las epífisis. Sus medidas son muy próximas a los restos de *Hippidion* procedentes del sur, en la región Patagónica: *H. saldiasi* (tabla 2). El análisis de componentes principales indica que los parámetros que más contribuyen al primer componente son 4, 12, 5 y 7, mientras que al segundo componente sólo contribuye la 14, 11 y 13 (tabla 3); este análisis sitúa los restos en el entorno de los *Hippidion* más pequeños, *H. saldiasi* (fig. 3). El análisis discriminante de esta pieza, incluido en los análisis llevados a cabo por Alberdi y Prado (1993) y Alberdi *et al.* (2001), confirma esta asignación en el 100 % de los casos.

CHACABUCO, este fragmento de sínfisis con caninos robustos y muy gastados, podría corresponder a *Hippidion*. Sus dimensiones son las siguientes: 7 = 67,2; 13 = 92 ca.; 14 = 43,2; y la longitud I1-13 es aproximadamente de 43 mm. Comparado con los restos de las mandíbulas de otros *Hippidion* de Sudamérica, sus dimensiones son muy próximas a las de Mina Aguilar, donde hay varias mandíbulas (Alberdi *et al.*, 1987).

Además, entre los restos del esqueleto apendicular destaca una primera falange de *Hippidion* (tabla 2). Los caracteres morfológicos de esta 1ª FIII de *Hippidion*, como son robustez y anchuras transversas, son inconfundibles para su adscripción a este género. El análisis de componentes principales indica que los parámetros que más contribuyen al primer componente son el 7, 5, 8 y 4, y los que más contribuyen al segundo componente son 9, 2 y 3 (tabla 3) y sitúa esta falange de Chacabuco entre los *Hippidion* de talla más pequeña, *H. saldiasi*. El análisis discriminante del conjunto de los restos de las 1ª FIII de *Hippidion* nos da una seguridad del 97,4% de pertenencia a *H. saldiasi* (fig. 5).

Otros restos óseos de esta localidad, son un fragmento de escápula derecha robusta cuyas dimensiones son: 2 = 66 apróx.; 3 = 98; 4 = 66 y 5 = 54; una diáfisis de fémur muy robusta (3 = 54; 4 = 55), que podrían corresponder a *Hippidion*. Consideramos que todos los restos deberían corresponder al mismo *Hippidion*, y debido a que la primera falange es la pieza más significativa, asignamos todo el material de hippidiformes de esta localidad a *H. saldiasi*.

PATAGONIA, los restos pertenecen todos a las extremidades de un caballo robusto de tipo *Hippi-*

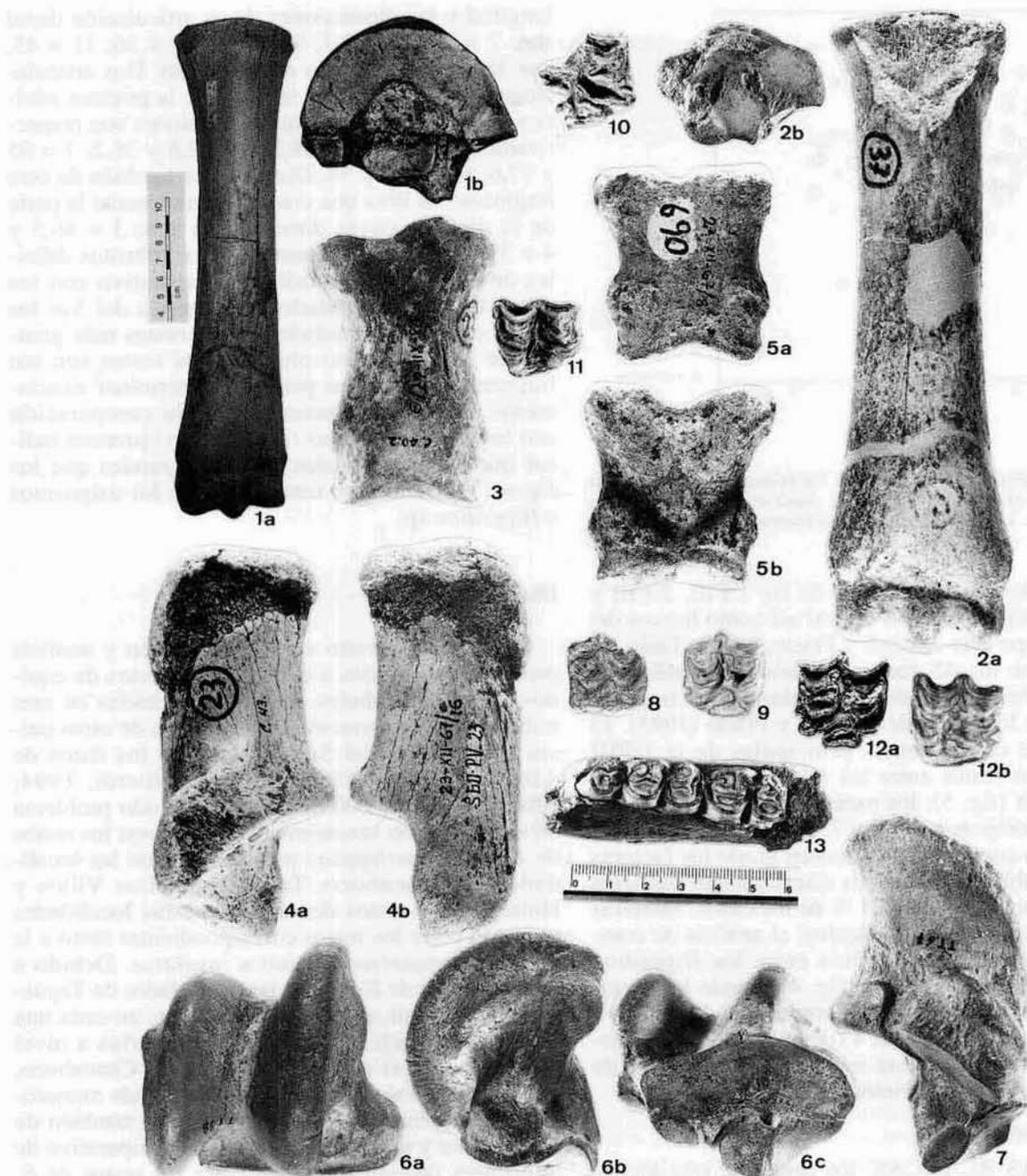


Lámina 1.—Principales dientes y huesos de los équidos fósiles de Chile estudiados en este trabajo, todos con la misma escala, excepto la figura 1a que la tiene al costado. 1) SGO.PV.246: MtIII derecho de *Hippidion principale* de Taguatagua: a, vista anterior; b, vista articulación proximal. 2) SGO.PV.37: MtIII izquierdo de *Hippidion saldiassi* de Santa Rosa de Chena: a, vista anterior; b, vista articulación proximal. 3) SGO.PV.23: 1FIII del tercer dedo de *Equus (Amerhippus)* sp., de Chacabuco, en vista anterior. 4) SGO.PV.23: Calcáneo izquierdo de *Equus (Amerhippus)* sp., de Chacabuco: a, vista lateral interna; b, vista lateral externa. 5) SGO.PV.690: 1FIII del tercer dedo de *Hippidion saldiassi* de Chacabuco: a, vista anterior; b, vista posterior. 6) TT-58: Astrágalo derecho de *Hippidion principale* de Taguatagua: a, vista anterior; b, vista lateral interna; c, articulación para el MtIII. 7) TT-67: Calcáneo derecho de *Hippidion principale* de Taguatagua, vista lateral interna. 8) SGO.PV.53: M¹⁻² derecho de *Equus (Amerhippus) andium* de Valle de Elqui, en vista oclusal. 9) SGO.PV.36: M¹⁻² derecho de *Equus (Amerhippus) andium* de Calera (Lo Aguirre), en vista oclusal. 10) SGO.PV.35: P³⁻⁴ izquierdo de *Equus (Amerhippus)* sp., de Taguatagua, en vista oclusal. 11) SGO.PV.689: M³ superior izquierdo de *Equus (Amerhippus)* sp., de Huimpil en vista oclusal. 12) SGO.PV.23: Dientes superiores aislados de *Equus (Amerhippus)* sp., de Chacabuco en vista oclusal: a, M¹⁻² derecho; b, M³ izquierdo. 13) SGO.PV.23: Fragmento de mandíbula derecha con M2 y M3 de *Equus (Amerhippus)* sp., Chacabuco, en vista oclusal.

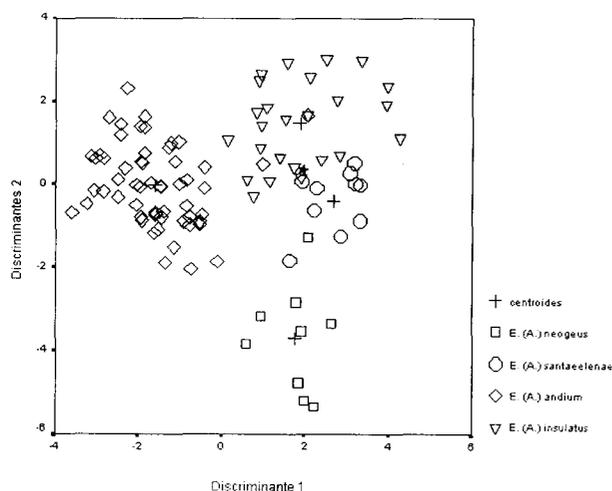


Fig. 6.—Análisis discriminante de las falanges de las distintas formas de *Equus* (*Amerhippus*) de América del Sur incluidas las de Chile. La 1ª FIII de Chacabuco marcada con una estrella.

dion. Predominan los restos de las 1ª FIII, 2ª FIII y 3ª FIII falanges del dedo central así como huesos del tarso y carpo (ver Alberdi y Prieto, 2000). Tanto las 1ª FIII como los AS fueron sometidos al análisis de componentes principales y discriminante conjuntamente con los datos de Alberdi y Prado (1993). El análisis de componentes principales de la 1ª FIII sitúan estos restos entre los *Hippidion* más pequeños en talla (fig. 5); los parámetros que más contribuyen al componente 1 son 7, 5, 8 y 4, mientras que al segundo contribuyen en menos grado los factores 9, 2 y 3 (tabla 3). El análisis discriminante confirma esta asignación en un 97,4 % de los casos. Mientras que en el caso de los astrágalos, el análisis de componentes principales lo sitúa entre los *Hippidion* más pequeños, *H. saldiasi* (fig. 4), siendo los factores que más contribuyen al componente 1, el 1, 2, 7 y 5, y al componente 2 el 4 (tabla 3); el análisis discriminante confirmó esta asignación en el 100 % de los casos (Alberdi y Prieto, 2000).

Hippidion sp.

TIERRAS BLANCAS, los restos de esta localidad fueron identificados como *Hippidion* tanto por Philippi (1892-93), responsable de las colecciones del Museo Nacional, como por Fuenzalida (1936b). Ellos se basaron únicamente en la talla grande y las proporciones que representan estos restos óseos, al no disponer de ningún elemento dentario tan característico en este género. Incluso, Fuenzalida (1936b) apunta la posibilidad de que puedan pertenecer a *H. principale* por el gran tamaño de los restos (SGO.PV.32). Estos son: articulación distal de húmero izquierdo, cuyo fragmento mide 187 de

longitud y las dimensiones de su articulación distal son: 7 = 74; 8 = 73,7; 9 = 51,6; 10 = 36; 11 = 45, que indican un húmero muy robusto. Dos articulaciones distales de tibias izquierdas, la primera adulta y la segunda juvenil; sus dimensiones son respectivamente: 3 = 53,5 y 44,5; 4 = 42,8 y 38,2; 7 = 85 y 77,6; y 8 = 57 y 54. Disponemos también de otro fragmento de tibia que conserva únicamente la parte de la diáfisis, cuyas dimensiones son: 3 = 46,5 y 4 = 39. Hay otros fragmentos óseos robustos difíciles de identificar. El análisis comparativo con los restos de otras localidades de América del Sur los sitúan en las proximidades de los restos más grandes de *Hippidion*, no obstante, los restos son tan fragmentarios que no permiten determinar exactamente su situación taxonómica. Su comparación con los restos de *Equus* (*Amerhippus*) parecen indicar que estos materiales son más grandes que los *Equus*. Por todo ello, tentativamente los asignamos a *Hippidion* sp.

Discusión

Como hemos visto en la descripción y análisis precedentes llevados a cabo con los restos de équidos de las localidades chilenas estudiadas en este trabajo y su comparación con los datos de otros países de América del Sur (a partir de los datos de Alberdi y Prado, 1993; Prado y Alberdi, 1994; Alberdi y Prieto, 2000), no hemos tenido problema en su asignación taxonómica, excepto con los restos de *Equus* (*Amerhippus*) provenientes de las localidades de Chacabuco, Taguatagua, Los Villos y Huimpil. Los restos dentarios de estas localidades se sitúan entre los restos correspondientes tanto a la especie *santaeelenae* como a *insulatus*. Debido a que los restos de *Equus* en las localidades de Taguatagua y Huimpil se reducen a un diente en cada una de ellas nos inclinamos a no identificarlos a nivel específico. En el caso de los restos de Chacabuco, amén de que los dientes que son algo más numerosos (7 ejemplares, tabla 1), disponemos también de un calcáneo y una 1ª FIII. El análisis comparativo de la primera falange sitúa ésta entre los restos de *E. (A.) santaeelenae* (PCA), mientras que en el análisis discriminante (DA) queda emplazada entre los restos de las especies *santaeelenae* e *insulatus* (fig. 6). El calcáneo, sin embargo, tanto en el análisis del PCA como en el discriminante, se sitúa entre las formas relativamente más grandes, pero alejado de las otras especies de équidos definidas en América del Sur. Como por otra parte, este calcáneo está bastante alterado creemos que como en el caso de Taguatagua es mejor no identificarlo a escala específica.

La presencia de *E. (Amerhippus) andium* indica que estos han debido desplazarse por la Cordillera hacia el sur procedentes de Ecuador, y el nivel más austral corresponde a Calera, Lo Aguirre.

La presencia de *Hippidion saldiasi* en Chile central, hasta ahora sólo había sido encontrada en las localidades de la Patagonia austral, nos permite plantear el origen de *H. saldiasi* como una forma evolucionada a partir de *H. devillei* procedente de Tarija y Ulloma (Bolivia) y Tirapatá (Perú), y que pudo seguir primero el río Desaguadero llegando al norte de Chile como posible vía migratoria hacia el sur. Esto puede conllevar una adaptación a niveles más australes y posiblemente con condiciones ambientales más duras (como en el caso de la Patagonia), que pueden quedar reflejadas en ese particular acortamiento de la parte distal de las extremidades, tan característico de *H. saldiasi*. Oliver (1927) ya apuntó la posibilidad de una vía similar para *E. curvidens* y *Mastodon andium*.

Dado que *Hippidion devillei* es la primera forma de *Hippidion* que aparece en América del Sur, hace unos 2,5 Ma (Alberdi y Prado, 1993), nosotros planteamos la posibilidad que sea *H. principale* la forma característica de zonas bajas y de ambientes más suaves (Brasil y Argentina entre otros), mientras que *H. devillei* en su camino hacia el sur habría seguido la vía de la Cordillera de Los Andes y debido a las condiciones ambientales encontradas, seguramente más rigurosas, dio lugar a *H. saldiasi*.

Consideramos que *H. saldiasi* pudo encontrar un medio más adecuado en el extremo sur de la Patagonia, provincias de Magallanes y Tierra del Fuego. Esto conlleva una mayor frecuencia de los hallazgos en dicha zona, mientras que a lo largo de Chile esta especie, que sólo aparece de forma esporádica, no llegó a asentarse debido tal vez a condiciones ambientales poco favorables.

De la misma manera, podemos interpretar que la Cordillera de los Andes fue la vía que facilitó la dispersión del género *Equus* hacia el sur. Aunque Núñez *et al.* (1983) y Moreno *et al.* (1994) plantean posibles pasos de dispersión de faunas de mamíferos a través de la Cordillera de los Andes procedentes de Argentina. Los restos que hemos analizado en este trabajo, tanto de *Equus (Amerhippus)* como de *Hippidion*, parecen tener una relación más directa con las formas de Bolivia y Ecuador.

Conclusiones

De los restos analizados y la bibliografía consultada parece correcto aseverar que las localidades con caballos fósiles de Chile se sitúan estratigráficamente en el Pleistoceno Superior o Edad Mamífero Lujanense.

Queda justificada la presencia de *Equus (Amerhippus)* e *Hippidion* en Chile.

Equus (Amerhippus) andium se encuentra presente en Valle de Elqui y Calera (Lo Aguirre). En Chacabuco, Taguatagua y Huimpil está representado un caballo de talla grande, cuyos restos quedan distribuidos entre los restos correspondientes a las especies *santaeelenae* e *insulatus*. Por ello, los identificamos como *Equus (Amerhippus)* sp. Asimismo, incluimos en esta nomenclatura el resto de Los Vilos. Los escasos restos de Conchalí y Colina los atribuimos a cf. *Equus (Amerhippus)* sp. Y los restos de San Bernardo quedan simplemente como *Equus* sp.

Hippidion está presente en Chacabuco, Santa Rosa de Chena, Taguatagua, Tierras Blancas y en la Patagonia. Los restos de Taguatagua son asignados a *Hippidion principale*, mientras que la 1^oFIII de Chacabuco y el MIII de Santa Rosa de Chena, así como todos los restos de las localidades de la Patagonia chilena son asignados a *H. saldiasi*. Los restos de Tierras Blancas, solamente del esqueleto apendicular e incompletos, permiten asignarlos únicamente a nivel genérico *Hippidion* sp.

En general se puede plantear la hipótesis de que estos équidos tendrían su fuente de dispersión similar a aquella de los Gomphotheriidae (*Cuvieronius hyodon*). En el caso particular de *Hippidion saldiasi*, podría explicarse su origen a partir de *Hippidion devillei* cuya dispersión a través de la Cordillera de los Andes explicaría su llegada a la Patagonia, tanto Chilena como Argentina. En el caso de *Equus (Amerhippus)* también se puede plantear esta hipótesis, o bien la vía migratoria de la Cordillera hacia el sur procedente de Ecuador. En el caso de *E. (A.) andium* sería la única vía. Mientras que los restos de Chacabuco y/o Taguatagua podrían derivar, en su caminar hacia Chile y el sur, junto con *Hippidion*, en el caso de que estos restos se pudieran asignar a *E. (A.) insulatus*, o bien, con *E. (A.) andium* en el caso de que pudieran identificarse como *E. (A.) santaeelenae*.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a Gustavo Gómez la colaboración en la elaboración de las figuras. Este trabajo ha sido posible gracias al Convenio bilateral entre CONICYT-CSIC para el bienio 1999-2000. Otros proyectos PB97-1250 DGICYT de España.

Referencias

- Alberdi, M. T., Menegaz, A. N., y Prado, J. L. (1987). Formas terminales de *Hippidion* (Mammalia, Perissodactyla) de los yacimientos del Pleistoceno tardío-

- Holoceno de la Patagonia (Argentina y Chile). *Estudios Geol.*, 43, 107-115.
- Alberdi, M. T., y Prado, J. L. (1993). Review of the genus *Hippidion* Owen, 1869 (Mammalia; Perissodactyla) from the Pleistocene of South America. *Zool. J. Linnean Soc.*, 108, 1-22.
- Alberdi, M. T., y Prieto, A. (2000). Restos de *Hippidion saldiasi* en las cuevas de la Patagonia chilena. *Anales Inst. de la Patagonia*, 28, 00-00.
- Alberdi, M. T., Prado, J. L., y Miotti, L. (2001). *Hippidion saldiasi* Roth, 1899 (Mammalia, Perissodactyla) at the Piedra Museo Site (Patagonia): their implication for the regional economy and environmental. *J. Archaeol. Sci.*, 28, 000-000.
- Casamiquela, R. M. (1969). Enumeración crítica de los mamíferos continentales pleistocenos de Chile. *Rehue* (Revista del Centro de Antropología, Universidad de Concepción), 2, 143-172.
- (1976). Los vertebrados fósiles de Taguatagua, Chile. *Primer Congr. Geol. Chileno*, Santiago, 1, C87-C102.
- (1999). The Pleistocene vertebrate record of Chile. *Quater. South Amer. Antarctic Peninsula*, 7, 91-107.
- Casamiquela, R. M., Montané, J., y Santana, R. (1967). Convivencia del hombre con el mastodonte en Chile central. *Noticiario Mensual Mus. Nac. Hist. Nat., Chile*, 132, 1-6.
- Eisenmann, V., Alberdi, M. T., De Giuli, C., y Staesche, U. (1988). Collected papers after the «New York International Hipparion Conference, 1981». In: Woodburne, M., Sondaar, P. (eds.). *Studying fossil horses*, 1, Methodology. Leiden: E. J. Brill, 1-72.
- Fuenzalida, V. H. (1936a). Notas sobre nuevos hallazgos de mastodontes hechos en Chile. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat., Chile*, 15, 63-66.
- (1936b). Los caballos fósiles encontrados en Chacabuco y otros con los cuales se relacionan. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat., Chile*, 15, 47-62.
- Hoffstetter, R. (1950). Algunas observaciones sobre los caballos fósiles de América del Sur. *Amerhippus* gen. nov. *Bol. Informaciones Cient. Nac.*, 3, 426-454.
- (1952). Les mammifères Pléistocènes de la République de l'Equateur. *Mém. Soc. Géol. France*, 66, 1-391.
- Kraglievich, L. (1934). *La antigüedad Pliocena de las faunas de Monte Hermoso y Chapadmalal deducidas de su comparación con las que le precedieron y sucedieron*. Montevideo, 433 págs.
- MacFadden, B. J., Siles, O., Zeitler, P., Johnson, N. M., y Campbell, K. E. (1983). Magnetic polarity stratigraphy of the middle Pleistocene (Ensenadan) Tarija Formation of southern Bolivia. *Quater. Res.*, 19, 172-187.
- Marcus, L. F. (1990). Traditional morphometrics. In: Rohlf, F. J., y Bookstein, F. L. (eds.). *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop, University of Michigan, Museum of Zoology, Special Publication*, 2, 78-122.
- Marshall, L. G., Butter, R. F., Drake, R. E., y Curtis, G. H. (1982). Geochronology of Type Uquian (Late Cenozoic) land mammal age, Argentina. *Science*, 216, 986-989.
- Montané, J. (1968). Primera fecha radiocarbónica de Taguatagua. *Noticiario Mensual Mus. Nac. Hist. Nat., Chile*, 139, 11.
- Moreno, P. I., Villagrán, C., Marquet, P. A., y Marshall, L. G. (1994). Quaternary paleobiogeography of northern and central Chile. *Rev. Chilena Hist. Nat.*, 67, 487-502.
- Núñez, L., Varela, J., y Casamiquela, R. (1983). Ocupación paleoindio en Quereo: reconstrucción multidisciplinaria en el territorio semiárido de Chile (IV Región). *Imprenta Universitaria. Universidad del Norte, Antofagasta*, 1-131.
- Oliver, C. (1927). Las condiciones biológicas de la Fauna Vertebrada de Chile en la era cenozoica. *Bol. Soc. Biología de Concepción*, 1, 68-79.
- Philippi, R. A. (1892-1893). Noticias preliminares sobre los huesos fósiles de Ulloma. *Anales Univer. Chile*, 82, 499-506.
- Prado, J. L., y Alberdi, M. T. (1994). A quantitative review of the horse *Equus* from South America. *Paleontology*, 37, 459-481.
- Prado, J. L., Alberdi, M. T., y Reguero, M. A. (1998). El registro más antiguo de *Hippidion* Owen, 1869 (Mammalia, Perissodactyla) en América del Sur. *Estudios Geol.*, 54, 85-91.
- Reyment, R. A. (1991). *Multidimensional paleobiology*. Pergamon Press, 1-416.
- Tamayo, M., y Frassinetti, D. (1980). Catálogo de los mamíferos fósiles y vivientes de Chile. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat., Chile*, 37, 323-405.
- Webb, S. D. (1991). Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology*, 17, 266-280.

Recibido el 29 de noviembre de 1999.

Aceptado el 11 de octubre de 2000.