

Estudios Geológicos, 64(2)
julio-diciembre 2008, 175-185
ISSN: 0367-0449
doi:10.3989/egeol.08642.044

Presencia de *Stegomastodon* (Gomphotheriidae, Proboscidea) en el Pleistoceno Superior de la zona costera de Santa Clara del Mar (Argentina)

Presence of Stegomastodon (Gomphotheriidae, Proboscidea) in the Upper Pleistocene of the coastal area of Santa Clara del Mar (Argentina)

M.T. Alberdi¹, J.L. Prado²

RESUMEN

Se describen restos bien conservados de gonfoterios (Mammalia, Proboscidea) encontrados en los niveles pleistocenos que afloran en los acantilados costeros de Santa Clara del Mar (Mar del Plata, Argentina). Se analizan algunos de sus caracteres más importantes y se compara con otros gonfoterios provenientes de distintas localidades de Argentina, Brasil y Bolivia. El estudio comparativo, mediante análisis multivariante del m3, permitió su identificación como *Stegomastodon platensis*. Nosotros consideramos que todos los Gomphotheriidae del territorio actual de Argentina deberían incluirse en un único género y una única especie: *Stegomastodon platensis*. Esta especie parece estar mejor adaptada a vivir en latitudes medias, y en condiciones climáticas templadas. Se discuten sus posibles vías de desplazamiento desde el norte hacia zonas o áreas más australes. *Stegomastodon* de América del Sur es una forma de gran tamaño, que se encuentra a lo largo de la ruta del este y en algunas áreas costeras de Ecuador y Perú. En el presente artículo se incluyen algunas consideraciones paleoecológicas y paleogeográficas de esta especie de América del Sur. A partir de una datación radiométrica por AMS de una muestra de esmalte dentario se sitúan estratigráficamente los restos de Santa Clara del Mar en el Pleistoceno superior (17.880 ± 60 AP).

Palabras clave: Gomphotheriidae, *Stegomastodon*, Pleistoceno Superior, Santa Clara del Mar, Argentina, América del Sur.

ABSTRACT

Gomphotheriidae fossil remains from shore level of Santa Clara del Mar (Mar del Plata, Argentina) are described. The comparative morphological and multivariate analysis of the m3 with other South American gomphotheres remains, mainly from Argentina, Bolivia and Brazil, allow their identification as *Stegomastodon platensis*. This species seems better adapted to live on the middle latitudes and warm climatic conditions. The possible movement routes from north to the most austral zones or areas are discussed. *Stegomastodon* from South America is a big-size form which is present along the East route and in several shore areas of Ecuador and Peru. In the present work some palaeoecological and palaeogeographical considerations are included. From a radiometric AMS datum, the remains of Santa Clara del Mar are dated in the late Pleistocene (17,880 ± 60 AP).

Key words: Gomphotheriidae, *Stegomastodon*, Late Pleistocene, Santa Clara del Mar, Argentina, South America.

¹ Departamento de Paleobiología. Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Spain. Email: malberdi@mncn.csic.es

² INCUAPA-Departamento de Arqueología, Universidad Nacional del Centro. Del Valle 5737. B7400JWI-Olavarría, Argentina. Email: jprado@soc.unicen.edu.ar

Introducción

La familia Gomphotheriidae Hay, 1922 es un grupo ancestral del cual se originan otros grupos de proboscídeos. Los representantes de esta familia tuvieron una radiación adaptativa en Europa, Asia y América del Norte desde el Eoceno superior al Pleistoceno superior (Shoshani & Tassy, 1996).

En América del Sur, los restos fósiles asignados a la familia Gomphotheriidae se registran desde el Plioceno superior hasta el Pleistoceno superior y se reconocen dos géneros, *Cuvieronius* y *Stegomastodon* (Alberdi *et al.*, 2002, 2007a; López *et al.*, 2001; Prado *et al.*, 2002). Se considera que los gonfoterios pasaron desde América del Norte a América del Sur a través del istmo de Panamá, como integrantes del Gran Intercambio Biótico Americano (Webb, 1991). El registro sudamericano más antiguo incuestionable corresponde a los mastodontes de la localidad boliviana de Tarija (1,0-0,7 Ma, MacFadden *et al.*, 1983; MacFadden, 2000). Si bien, en la actualidad algunos autores consideran que Tarija debe asignarse al Pleistoceno tardío (Coltorti *et al.*, 2006).

Casamiquela *et al.* (1996) han sugerido que los gonfoterios habrían ingresado en América del Sur durante el Plioceno o comienzos del Pleistoceno, pero no hay registros fiables que confirmen esta hipótesis. Hay un registro mencionado en la localidad de Uquía (Plioceno superior de Argentina, López *et al.*, 2001) pero se trata de varios fragmentos de una vértebra grande, que posiblemente podría asignarse a gonfoterio pero con dudas. Por otra parte, se han citado restos de gonfoterios en niveles asignados al Mioceno en la localidad Madre de Dios en Brasil (Campbell *et al.*, 2000, 2001) pero su posición estratigráfica es poco clara y de difícil confirmación por estar prácticamente cubierta por la selva amazónica.

Alberdi & Prado (1995) y Prado *et al.* (2003, 2005) plantean dos posibles vías migratorias, siguiendo las ideas de Webb (1991): una por la Cordillera de los Andes para el género *Cuvieronius* y que podría llegar hasta Chile; otra por las planicies brasileñas, que seguiría el género *Stegomastodon* y que llegaría a su nivel más austral en las Pampas de Argentina. Recientemente, Frassinetti & Alberdi (2005) han revisado los gonfoterios chilenos y concluyen que parte del material asignado por los mismos autores (Frassinetti & Alberdi, 2000) a *Cuvieronius hyodon* corresponde realmente a *Stegomastodon*. Prado *et al.* (2003) mantienen la validez de los géneros *Cuvieronius* y *Stegomastodon* en América del Sur y resaltan la homogeneidad de su dentición.

En la provincia de Buenos Aires se han registrado varios hallazgos de gonfoterios, pero muy pocos de estos registros cuentan con una referencia cronológica o estratigráfica precisa (Prado *et al.*, 2002).

El objetivo principal de este trabajo es el estudio descriptivo y sistemático de la mandíbula de gonfoterio procedente de la zona costera de Santa Clara del Mar, al norte de Mar del Plata, realizando un análisis comparativo con los datos existentes con otras localidades de América del Sur. Teniendo en cuenta los recientes hallazgos, se analiza la distribución geográfica, las condiciones ambientales y la extinción de *Stegomastodon platensis*.

Situación geográfica y estratigráfica

Los fósiles descritos en la presente contribución provienen de las barrancas costeras en las proximidades de la ciudad de Santa Clara del Mar, partido de Mar Chiquita (37° 50' 53"S y 57° 30' 20"O, fig. 1). Las amplias llanuras que se extienden al Este y Noreste del sistema serrano de Tandilia, en la zona de estudio, terminan abruptamente en el mar formando extensos barrancos. Los niveles sedimentarios que afloran en estos barrancos se han originado a partir de sedimentos loésicos retrabajados por acción áeua y/o eólica desde el Pleistoceno a la actualidad, como consecuencia de los frecuentes cambios del nivel del mar (Fasano *et al.*, 1984; Osterrieth, 2004; Osterrieth & Martínez, 1993; Schnack *et al.*, 1982). Estas variaciones, en el ámbito costero, han generado geofomas y microgeofomas en un régimen hídrico cambiante, que imprimen al ambiente características relevantes. Las geofomas generadas resultan en una sucesión de cuerpos edáficos específicos, a los que se asocian evidencias icnológicas de invertebrados (Osterrieth, 2004; Osterrieth *et al.*, 2004).

Ameghino (1908) asigna estos depósitos que afloran al Norte de Mar del Plata a la cima de la Formación Ensenada y a la Formación Buenos Aires. Posteriormente, Kraglievich (1953), propuso correlacionar el sector que va desde Mar del Plata a Santa Clara del Mar, con la parte superior de las secuencias que describió para el sector que va desde Mar del Plata a Miramar (Kraglievich 1952). Mas recientemente, Schnack *et al.* (1982), definieron la Formación Santa Clara (Pleistoceno superior), la cual correlacionan parcialmente con la Formación Pampiano de Fidalgo *et al.* (1973). Por su parte, Fasano (1991), divide la formación Pampiano en

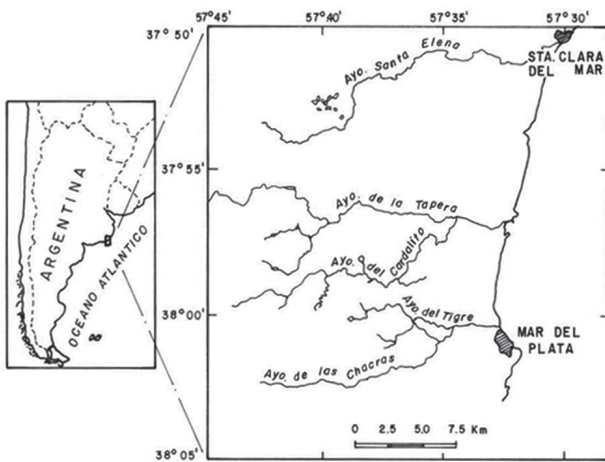
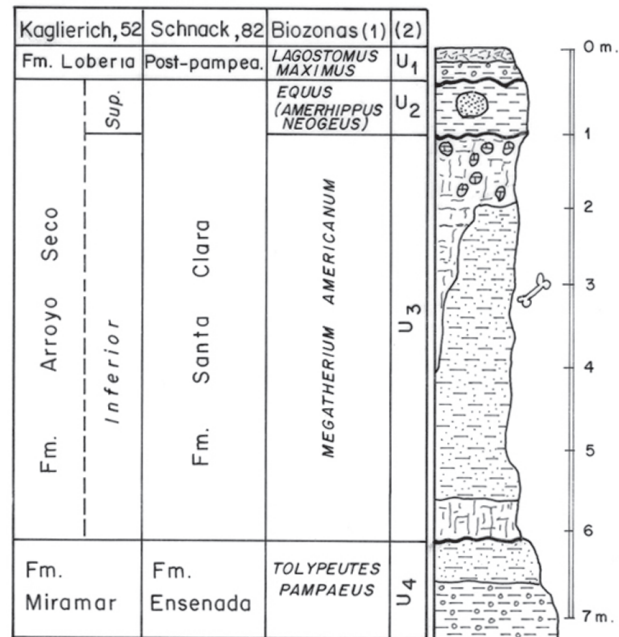


Fig. 1.—Situación geográfica del área de Santa Clara del Mar.

dos miembros: un miembro inferior de edad Pleistoceno inferior a medio y un miembro superior del Pleistoceno superior. El miembro inferior, aflora a 1 metro por encima del nivel de pleamar en Santa Clara del Mar, y lo correlaciona con el Ensenadense de Ameghino (1908), con la parte inferior de la Formación Pampiano de Fidalgo *et al.* (1973) y con la Formación Miramar de Kraglievich (1952). Por su parte, el miembro superior que aflora desde Mar del Plata hasta unos kilómetros al norte de Mar de Cobo, lo correlaciona con el Bonaerense de Frenquelli (1950, 1957), con la parte superior de la Formación Pampiano de Fidalgo *et al.* (1973) y con la Formación Arroyo Seco de Kraglievich (1952).

Según una reciente descripción (Bidegain *et al.*, 2005), el perfil geológico de Santa Clara del Mar tiene un espesor de unos 7,50 metros, de los cuales, aproximadamente 5 metros corresponderían a la Formación Santa Clara (U₂ y U₃) correlacionable con la Formación Buenos Aires del norte de la provincia de Buenos Aires (fig. 2). Los depósitos son limos arenosos y presentan concreciones carbonáticas muy duras y redondeadas, de distintos tamaños y venas carbonáticas. Estos mismos niveles, frecuentemente contienen conspicuos paleocanales. Por debajo, yacen las capas tabulares limo arenosas características, que podrían relacionarse con la parte cuspidal de la Formación Ensenada del norte de la provincia de Buenos Aires (U₄). La unidad designada como U₁ corresponde al Holoceno («post-pampeano»).

Desde un punto de vista bioestratigráfico, la Formación Santa Clara es referible a la edad mamífero Lujanense de Pascual *et al.* (1965) y a las biozonas locales de *Equus (Amerhippus) neogeus* y *Megathe-*



(1) - Cioni y Tonni, 2001
(2) - Unidades litológicas. Bidegain *et al.*, 2005

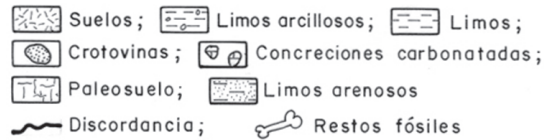


Fig. 2.—Perfil estratigráfico de las Barrancas costeras al sur de Santa Clara del Mar.

rium americanum de Cione & Tonni (2001). Por su parte, la Formación Ensenada, es referible a la edad mamífero homónima y la biozona local de *Tolypeutes pampaeus* (fig. 2), reemplazado recientemente por el Notoungulata *Mesotherium cristatum* (Cione & Tonni, 2005). Los restos fósiles de Gomphotheriidae estudiados provienen de la biozona de *Megatherium americanum*.

Los estudios paleomagnéticos recientes efectuados en la zona de Camet y Santa Clara (Bidegain *et al.*, 2005) muestran la existencia de niveles de polaridad normal (Brunhes) y reversa (parte superior de Matuyama) en la secuencia de Camet. En el perfil de Santa Clara sólo se registra polaridad normal (Brunhes), con niveles que se consideran transicionales al pie del acantilado (fig. 3).

El techo de la Formación Santa Clara fue datado en 9680 ± 73 y 9516 ± 512 AP (Osterrieth, 2004). Para esta unidad se han obtenido edades comprendidas entre 24.550 ± 600 y 21.000 ± 700 años AP (Osterrieth, 2004; Pardiñas *et al.*, 1998), las cuales

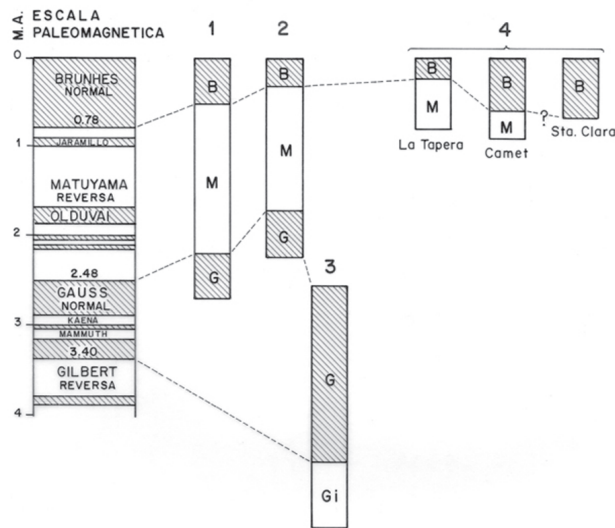


Fig. 3.—Perfiles paleomagnéticos de los acantilados costeros entre Santa Clara del Mar y el sur de Mar del Plata. 1 y 3) Orgeira & Valencio, 1984; 2) Ruocco, 1990; 4) Bidegain *et al.*, 2005.

indican, respectivamente, la antigüedad carbono 14 de los restos vegetales hallados en la unidad A y la edad de la ceniza volcánica intercalada en la unidad C de la Facies Camet Norte (Fasano *et al.*, 1984).

La datación obtenida por AMS (Laboratorio «Centrum voor Isotopen Onderzoek» de Groningen, Holanda) del esmalte dentario de uno de los m3 de la mandíbula aquí descrita permite acotar la edad de los sedimentos portadores del gonfoterio en torno a 17.880 ± 60 AP.

Material y método

El material estudiado es una mandíbula incompleta que conserva ambos m3, derecho e izquierdo, muy desgastados y sin ramas ascendentes. Se encuentra depositado en el Museo Municipal de Ciencias Naturales de Santa Clara del Mar (MMCNSCM-1; Argentina).

Los materiales incluidos en la comparación corresponden a restos dentarios provenientes de las localidades de Brasil (Alberdi *et al.*, 2002), Argentina (Prado *et al.*, 2002) y Uruguay (Gutiérrez *et al.*, 2005), y los restos de Bolivia incluidos en los trabajos anteriores. Se encuentran depositados en las siguientes instituciones: Argentina: Museo de La Plata (MLP), Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia» (MACN), Museo Municipal «Dámaso Arce» Olavarría (MMO-MEDA), Buenos

Aires; Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas «Hermanos Emilio y Ducan Wagner» (MCNA-SE) y Laboratorio de Antropología de la Universidad Nacional (UNSE), Santiago del Estero, en Argentina; Brasil: Museo de Historia Naturais de Belo Horizonte (MHNBH) y Museo de la Pontificia Universidad Católica de Belo Horizonte (MUCBH); Uruguay: Colección de Paleontología de Vertebrados, Facultad de Ciencias (FC-DPV); Francia: Museum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN); Dinamarca: Museum Zoologisk de Copenhage (MZK); y Alemania: Naturkunde Museum de Berlín (NMB).

Para la mandíbula se han considerado los parámetros seleccionados en Alberdi *et al.* (2002): 1) proceso coronoide; 2) incisura mandibular; 3) cóndilo articular; 4) fosa masetérica; 5) rama ascendente; 6) borde mandibular; 7) longitud de la serie dentaria; 8) forámenes mentonianos; 9) sínfisis mandibular; 10) longitud de la sínfisis en el plano sagital; 10bis) altura al mismo nivel; 11) fosa pterigoidea; a) longitud máxima en el plano sagital; b) altura de la mandíbula a nivel anterior de la serie molar; c) altura de la mandíbula a nivel posterior de la serie molar; d) anchura máxima de la rama ascendente; e) distancia mínima entre el borde antero interno de los molares; f) ángulo que forma el borde lateral de la sínfisis o cresta interalveolar con la superficie oclusal. Para los dientes se tomaron las siguientes dimensiones: longitud total (L); anchuras máximas a nivel de cada colina o lofos/lófidios (A1 a A5); anchura del talón (T). Se han realizado análisis bivariantes y multivariantes para los dientes. Concretamente, se comparó el diente de esta mandíbula con la base de datos de Alberdi y Prado, utilizando el programa SPSS versión 14.0. Las dimensiones están tomadas con un calibre digital y van expresadas en milímetros.

Sistemática paleontológica

La historia de los gonfoterios sudamericanos está resumida en numerosos trabajos previos (ver Alberdi *et al.*, 2002, 2004, 2007a; Prado *et al.*, 2002, 2003, 2005). Estos autores consideran que no hay evidencias significativas que sustenten la separación de las formas sudamericanas en dos subfamilias diferentes. Recientemente, en un estudio sobre la filogenia de los gonfoterios de América de Sur apuntan la hipótesis de que estos están más próximos a *Sinomastodon* de China que a otros grupos de América del Norte (Alberdi *et al.*, 2007b; Prado & Alberdi, 2008).

Los gonfoterios de América del Sur están caracterizados por la presencia de un cráneo braquicéfalo con una tendencia a alcanzar una forma elefantoidea y una mandíbula de tipo brevirrostrina. La longitud y torsión de las defensas superiores son variables. Pueden presentar o no banda de esmalte, que muchas veces desaparece en los especímenes adultos. Los molares son bunodontos y braquidontos o subhipsodontos y suelen presentar una disposición angular entre los conos principales —pretrite y postrite— en las últimas colinas (lofos/lófidios), con figuras treboladas en la superficie oclusal, más o menos complicadas, producidas por el desgaste. Los M2 son trilofodontos con un talón a veces desarrollado. El M3 varía desde tetralofodonto a pentalofofodonto.

Familia Gomphotheriidae Cabrera, 1929
Género *Stegomastodon* Pohlig, 1912

Sinonimias:

- 1842 *Mastodon*; Lesson, p. 157.
1906 *Mastodon*; Winge, p. 48.
1928 *Bunolophodon*; Spillmann, p. 67.
1929 *Notiomastodon* Cabrera, pp. 90-96, figs. 2 y 4.
1950 *Stegomastodon (Haplomastodon)* Hoffstetter, p. 22, figs. 2 y 3.
1952 *Haplomastodon (Aleamastodon)* Hoffstetter (en parte), p. 208.
1957 *Haplomastodon* Hoffstetter; Simpson & Paula Couto, p. 166.

Especie tipo: *Mastodon mirificus* Leidy, 1858, p. 10.

Distribución estratigráfica y geográfica: El género se registra desde el Plioceno superior hasta el Pleistoceno inferior en las regiones centrales y occidentales de América del Norte. En América del Sur, está presente en el Pleistoceno medio (?) y superior de Brasil, Argentina, Paraguay y Uruguay y en el Pleistoceno superior de Ecuador, Perú, Chile, Colombia y Venezuela.

Diagnosis: Gomphotheriidae con cráneo corto y alto, tipo elefantoideo, menos deprimido que en *Cuvieronius*. Mandíbula brevirrostra con dientes intermedios bunodontos y trilofodontos (P3/p3, P4/p4, M1/m1, M2/m2). M3/m3 con moderada alternancia de los conos externos e internos sobre las colinas o lofos/lófidios posteriores, moderadamente oblicuos. Patrón de figuras de desgaste en doble trébol que puede variar desde tréboles sencillos a com-

plicados. Las defensas varían de ligeramente curvadas a casi rectas, sin esmalte, aunque éste puede encontrarse en algunos ejemplares juveniles.

Stegomastodon platensis (Ameghino), 1888

Sinonimias:

- 1845 *Elephas humboldtii* Blainville, p. 249, nec Cuvier, 1824, p. 527.
1888 *Mastodon platensis* Ameghino, p. 7.
1888 *Mastodon superbus* Ameghino, p. 7; Casamiquela *et al.*, 1996, p. 316.
1888 *Mastodon bonaerensis* Moreno, p. 17, *nomen nudum*.
1889 *Mastodon rectus* Ameghino, p. 643.
1891 *Mastodon maderianus* Ameghino, p. 243.
1929 *Notiomastodon ornatus* Cabrera, p. 91; Casamiquela *et al.*, 1996, p.316.

Ver Cabrera (1929) y Simpson & Paula Couto (1957) para ampliar las sinonimias.

Holotipo: MLP-8-63, una defensa adulta de San Nicolás de los Arroyos (provincia de Buenos Aires). Notificado por Ameghino (1888:7) e ilustrado por Ameghino (1889).

Distribución estratigráfica: Edades mamífero Ensenadense y Lujanense (Pleistoceno medio y superior).

Distribución geográfica: es el gonfoterio más austral, típico de la Región Pampeana, Argentina, en especial en las provincias de Buenos Aires, Córdoba, Santa Fe, Chaco, Corrientes, Entre Ríos y Santiago del Estero. También está citado en Uruguay (Mones & Francis, 1973) y posiblemente esté presente en Paraguay (Cabrera, 1929; Simpson & Paula Couto, 1957).

Diagnosis: Cráneo corto y alto, similar al de la especie tipo. Los molares, M3/m3, tetralofodontos o pentalofofodontos; la morfología oclusal de los molares varía desde simple a complicada debido a la presencia de cónulos y coneletes centrales. Las defensas son largas y relativamente finas, sin banda de esmalte y algo más curvadas en los machos que en las hembras.

Descripción: La mandíbula está casi completa, sin ramas ascendentes y conserva los restos de los dos m3, derecho e izquierdo, bastante desgastados (fig. 4). El izquierdo conservaba una concreción calcárea totalmente adherida al diente y su extracción trajo consigo la rotura de la parte distal del mismo. Esta mandíbula está en buen estado aunque presenta roturas frescas en algunos puntos. En la zona anterior a los m3 se observa lo que podría corresponder a los

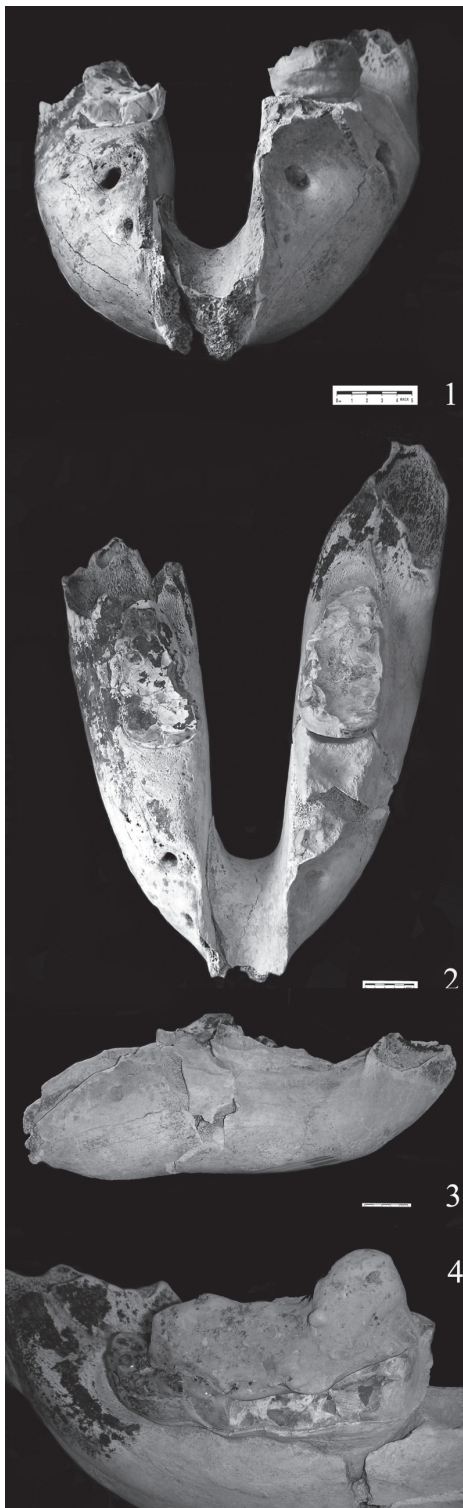


Fig. 4.—Mandíbula de *Stegomastodon platensis* procedente de Santa Clara del Mar (provincia de Buenos Aires, Argentina). 1) Vista anterior de la mandíbula y la sínfisis; 2) vista de la mandíbula en superficie oclusal; 3) vista lateral izquierda de la mandíbula; 4) detalle del m3 con la concreción calcárea sobre la superficie oclusal.

restos de la reabsorción de los alvéolos de los m2. Los forámenes mentonianos (uno a cada lado) se encuentran en la parte más mesial de la mandíbula, en ambos lados, un orificio de tamaño grande en cada lado. La longitud máxima de la mandíbula en el plano sagital está en torno a 590 mm (a), la altura de la mandíbula a nivel anterior a la serie molar es de 150 mm (b), la altura de la mandíbula a nivel posterior a la serie molar es de 140 mm (c), la distancia mínima entre los bordes antero internos de los molares es de 100 mm (e), y la longitud de la sínfisis en el plano sagital es de 130 mm (10). El diente más completo tiene una longitud máxima de 190 mm, y las anchuras de los lófidos son respectivamente de 75, 80, 75, 65 y 60 mm, es decir 4 colinas y un talón muy robusto. El que está mejor conservado es el izquierdo, con cuatro colinas y un talón fuerte. Los dientes están tan desgastados que no se puede seguir la línea media, ni las figuras de desgaste, ni la presencia de cónulos centrales (fig. 4).

Resultados y discusión

La morfología y tamaño de la mandíbula nos permite indicar que esta mandíbula es relativamente pequeña en talla, incluso los molares también son pequeños. Los caracteres de este ejemplar así como su tamaño parecen indicar que se trata de un ejemplar de talla media muy semejante en morfología a los clasificados como *Stegomastodon platensis*. Sin embargo, la superficie oclusal del m3 debido a su grado de desgaste no nos permite apuntar ningún elemento más significativo a la hora de su inclusión a nivel específico.

Los análisis morfométricos de los restos dentarios indican que sus tamaños son muy variables, con un amplio rango de variabilidad, no sólo entre dientes superiores e inferiores sino también entre el mismo tipo de dientes. Los análisis bivariante del m3 completo, comparado con los datos de otras localidades de Argentina, Chile, Bolivia, Perú, Ecuador y Brasil (Alberdi *et al.*, 2002, 2004, 2007a; Prado *et al.*, 2002), si bien presentan un rango de variabilidad en forma y tamaño, permiten ubicar al ejemplar de la zona costera de Santa Clara del Mar entre el tercio más pequeños de los representantes de este grupo (fig. 5). En el caso del análisis discriminante del m3 completo, realizado para ver cómo se agrupa este resto dentario con respecto a las poblaciones de proboscidos ya estudiadas de América del Sur, se observa que el tercer molar inferior (m3) se agrupa

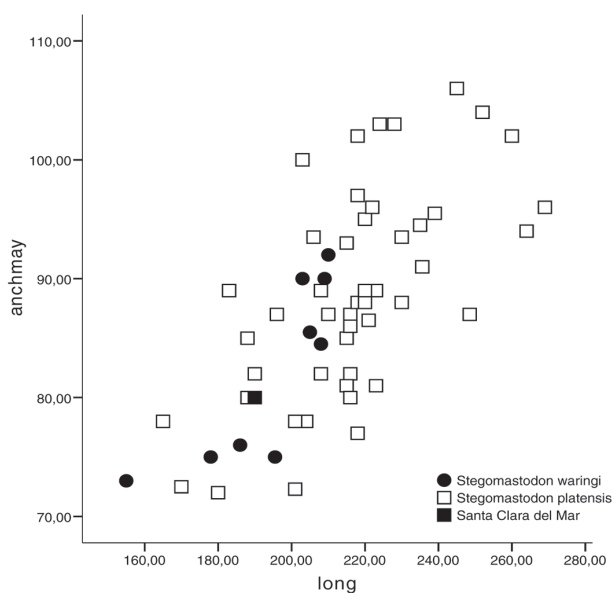


Fig. 5.—Diagrama bivalente de los m3 inferiores de distintos países de América del Sur. **long** = longitud máxima del diente; **anchmay** = anchura mayor del diente. Los restos de *Stegomastodon waringi* proceden de distintas localidades de Brasil, y los restos de *Stegomastodon platensis* de distintas localidades de Argentina (datos de Alberdi y Prado).

entre los restos más pequeños de las poblaciones de *Stegomastodon platensis* de Argentina, pero dada la gran variabilidad de los molares de los gonfoterios observamos que los porcentajes de su clasificación previa tanto con validación cruzada como sin ella son bajos. Estos están entre 60,2 y 59,1 en el caso de la inclusión por pasos de las variables independientes (Distancias de Mahalanobis) y 64,0 y 56,2 en el caso de la inclusión de todas las variables independientes juntas, respectivamente.

La extinción de los gonfoterios

Las causas que produjeron la extinción de los gonfoterios a fines del Pleistoceno son muchas, en consecuencia es difícil evaluar todos los fenómenos complejos que dieron lugar a la desaparición de una parte importante de la fauna pleistocena.

En líneas generales, se han postulado dos tipos de teorías para explicar la extinción de la megafauna. Las que atribuyen la extinción al impacto directo del hombre a través de la actividad de caza y las que sostiene que las extinciones se deben a cambios climáticos y ecológicos. La hipótesis del impacto humano fue principalmente sostenida por Martin (1984),

quién propuso que la extinción de mamíferos grandes de América del Norte, América del Sur y Australia, se relaciona con el impacto súbito de los cazadores-recolectores sobre las poblaciones naturales. En lo que respecta a los gonfoterios, Politis *et al.* (1995) sugieren que la presión de caza o la perturbación del hábitat afectaron a las poblaciones de estas formas hacia finales del Pleistoceno en América del Sur. Entre las actividades humanas que más afectan al ecosistema está el uso del fuego para la caza. La hipótesis «total overkill» se apoya en la sincronía de las extinciones y el arribo súbito de las bandas de cazadores-recolectores. Recientemente se ha simulado por ordenador la correlación entre el aumento de las poblaciones de cazadores-recolectores y la extinción de 41 especies de grandes mamíferos (Alroy, 2001). Los resultados de esta simulación apoyan una correlación entre la extinción de megaherbívoros y el aumento de la densidad en las poblaciones humanas.

En lo que respecta a los gonfoterios de América del Sur, existen distintos tipos de evidencias que sostienen la convivencia de estas formas con las poblaciones paleo-indias. Los datos referidos a su utilización en la alimentación provienen del sitio Monte Verde en el sur de Chile (Dillehay & Collins, 1988), Taguatagua en Chile central (Montané, 1968), Tibitó en la sabana de Bogotá, Colombia (Correal Urrego, 1981), y Taima-Taima en la Península de Coro, Venezuela (Bryan *et al.*, 1978). Estos sitios están datados entre *ca.* 13.000 y 11.000 años AP. Sin embargo, el registro de Argentina no presenta evidencias de presencia de gonfoterios en sitios paleo-indios. Su registro es Pleistoceno medio y superior pero no se conocen registros con dataciones más modernas que el último máximo glacial, es decir 18.000 años AP. Los datos más recientes con dataciones radiométricas sobre huesos o dientes de gonfoterios en Argentina son: Arroyo Tapalqué en la provincia de Buenos Aires (21.400 ± 450 AP y 18.280 ± 220 AP), Santiago del Estero (19.900 ± 120 AP; Alberdi *et al.*, 2008) y los datos presentados en este trabajo que dan la edad más reciente para *Stegomastodon platensis* en Argentina (17.880 ± 60 AP). En suma, los datos de Argentina indican que *Stegomastodon platensis* desapareció de estas latitudes, antes del arribo del hombre.

Recientemente, se han formulado varias hipótesis sobre la extinción de los gonfoterios vinculados con los cambios climáticos y ecológicos. Una de estas hipótesis sostiene que la extinción de la megafauna, incluidos los mastodontes y gonfoterios, habría sido consecuencia de una tensión nutricional como

consecuencia de cambios rápidos en comunidades vegetales (Graham & Lundelius, 1984; King & Saunders, 1984). Este modelo implica que los mamíferos de talla grande eran muy especializados en su dieta y que la desaparición de su dieta específica durante la transición Pleistoceno-Holoceno fue el motivo del stress nutricional. Los datos de los mastodontes y mamut de Florida (USA; Koch *et al.*, 1998) muestran un patrón que se ajusta a este modelo. Estos autores señalan que *Mammut* y *Mammuthus* de Florida presentan hábitat y dietas distintas. *Mammut* muestra valores de isótopos estables que indican una dieta rica en plantas C3 y *Mammuthus* presenta valores más altos y más variables que indican una dieta enriquecida en pastos C4. La especialización tan marcada sería por tanto el motivo de su extinción. En América del Sur, un patrón tan marcado de especialización en la dieta se observa sólo en las muestra de isótopos de *Stegomastodon waringi* de la Península de Santa Elena en Ecuador (Sánchez *et al.*, 2004).

Por otra parte, también en relación con las hipótesis sobre cambios climáticos y ecológicos, se ha sostenido que los principales grupos que se extinguieron tenían una dieta mixta de vegetales (Guthrie, 1984). Esta hipótesis asume que la diversidad de las plantas era alta durante el Pleistoceno y la estación de crecimiento de las mismas era prolongada. Con los cambios en la estacionalidad y diversidad durante el Holoceno, estos herbívoros no podrían obtener la mezcla tan diversa de plantas que ellos necesitaban para sobrevivir. Los datos isotópicos sugieren que la mayoría de los gonfoterios del Pleistoceno medio y tardío de América del Sur tienen un tipo de dieta similar a los elefantes modernos, en general presentando una gran variabilidad en relación al consumo de plantas C3/C4. Cabe destacar que los elefantes actuales viven en un hábitat bastante diverso, tienen una estrategia oportunista, y son capaces de mantenerse en base a casi cualquier mezcla de plantas (Bocherens *et al.*, 1996; Koch *et al.*, 1995). Si los gonfoterios de América del Sur tenían un nivel similar de oportunismo es improbable que fueran víctimas de una tensión nutricional debido al cambio en la flora.

Conclusiones

Los caracteres de este ejemplar así como su tamaño indican que se trata de un ejemplar de talla media a pequeña de *Stegomastodon platensis*. Hasta

el presente todos los ejemplares coleccionados en la provincia de Buenos Aires han sido incluidos en el género *Stegomastodon* y en caso de determinaciones específicas han sido asignados a *Stegomastodon platensis*. Recientemente, se ha mencionado el hallazgo de una rama mandibular incompleta en el lecho del Río de La Plata referida a *Stegomastodon waringi* (Cione *et al.*, 2005). Esta cita, equidistante de las costas de Argentina y Uruguay, es el registro más austral de esta especie y concuerda con los hallazgos recientes en el territorio uruguayo donde solo hemos encontrado restos asignados a *Stegomastodon waringi* (Gutiérrez *et al.*, 2005; Alberdi *et al.*, 2007a).

La datación de un fragmento de esmalte de molar inferior por medio del análisis AMS ^{14}C dio un resultado de 17.880 ± 60 AP, confirmando la edad Pleistoceno superior de estos niveles fosilíferos.

Stegomastodon parecería estar adaptado a llanuras con condiciones climáticas entre calurosas y húmedas a templadas. Recientes estudios isotópicos han puesto de manifiesto las preferencias dietarias de las especies de *Stegomastodon* de América del Sur (Sánchez *et al.*, 2004). *Stegomastodon platensis* de la provincia de Buenos Aires presenta una especialización que va desde los individuos del Pleistoceno medio que ostentan una dieta mixta a las formas del Pleistoceno tardío que muestran una adaptación a una dieta exclusiva de plantas C3.

Durante el Pleistoceno en América del Sur es posible diferenciar dos vías o corredores de dispersión faunística. Estos dos corredores han condicionado la historia paleobiogeográfica de la mayoría de los mamíferos norteamericanos en América del Sur. El modelo postulado más viable para el proceso de dispersión de los gonfoterios parece indicar que el pequeño *Cuvieronius* utilizó el corredor de los Andes, en tanto que las formas más grandes de *Stegomastodon* se dispersaron a través de la ruta oriental, y algunos se asentaron en bordes costeros (ejemplo *S. waringi* en la península de Santa Elena, Ecuador). Los datos presentados en este artículo representan el registro más austral y más reciente de este evento dispersivo por el corredor oriental.

AGRADECIMIENTOS

Expresamos nuestro sincero agradecimiento al Museo Municipal de Ciencias Naturales «Pachamama» de Santa Clara del Mar y a su director, Rubén Scian, por permitimos el estudio de este ejemplar. Al profesor Daniel Perea y un revisor anónimo por sus comentarios y recomendaciones. A Fernando Señor, del Laboratorio de Fotografía del MNCN, por la realización de las

fotografías y a José Arroyo por los dibujos. Este trabajo ha sido financiado, en parte, por el Proyecto Conjunto de Investigación AECI España-Argentina (2000-2002), y por los Proyectos CGL2004-00400/BTE y CGL2007-60790/BTE de la DGICYT, España, y las subvenciones de la Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires y el Proyecto PIP-02773, CONICET y ANPCYT PICTO 04-11503, Argentina.

Referencias

- Alberdi, M.T.; Cerdeño, E. & Prado, J.L. (2008). *Stegomastodon platensis* (Proboscidea, Gomphotheriidae) en el Pleistoceno de Santiago del Estero, Argentina. *Ameghiniana*, 45: 257-271.
- Alberdi, M.T.; Cartelle, C. & Prado, J.L. (2002). El registro de *Stegomastodon* (Mammalia, Gomphotheriidae) en el Pleistoceno superior de Brasil. *Revista Española de Paleontología*, 17: 217-235.
- Alberdi, M.T.; Prado, J.L.; Perea, D. & Ubilla, M. (2007a). *Stegomastodon waringi* (Mammalia, Proboscidea) from the Late Pleistocene of northeastern Uruguay. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 243: 179-189.
- Alberdi, M.T.; Prado, J.L.; Ortiz Jaureguizar, E.; Posadas, P. & Donato, M. (2007b). Historical biogeography of trilophodon gomphotheres (Mammalia, Proboscidea) reconstructed applying dispersion-vicariance analysis. In: *4th European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America* (Díaz-Matínez, E. & Rábano, I., eds.). Cuadernos del Museo Geominero, IGME, Madrid, 8: 9-14.
- Alberdi, M.R. & Prado, J.L. (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* (Alberdi, M.T.; Leone, G. & Tonni, E.P., eds.) Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, España, 12: 277-292.
- Alberdi, M.T.; Prado, J.L. & Salas, R. (2004). The Pleistocene Gomphotheriidae (Proboscidea) from Peru. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 231: 423-452.
- Alroy, J. (2001). A Multispecies Overkill Simulation of the End-Pleistocene Megafaunal Mass Extinction. *Science*, 292: 1893-1896. doi:10.1126/science.1059342
- Ameghino, F. (1888). *Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina*. Obras Completas, Buenos Aires, 5: 469-480.
- Ameghino, F. (1889). Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 6: 1-1027.
- Ameghino, F. (1891). Mamíferos y aves fósiles argentinos. Especies nuevas, adiciones y correcciones. *Revista Argentina de Historia Natural*, 1: 240-259.
- Ameghino, F. (1908). Las formaciones sedimentarias de la región litoral de Mar del Plata y Chapadmalal. *Anales del Museo Nacional, Buenos Aires*, Ser. 3a, 10: 843-428.
- Bidegain, J.C.; Osterrieth, M.; Van Velzen, A. & Rico, Y. (2005). Geología y registros magnéticos entre arroyo La Tapera y Santa Clara del Mar, Mar del Plata. *Revista de la Asociación Geológica. Argentina*, 60: 599-604.
- Blainville, H.M.D. de (1845). *Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des mammifères*. III. *Des éléphants*. Paris, J. B. Baillièrre et Fils, 367 pp.
- Bocherens, H.P.; Koch, L.; Mariotti, A.; Geraads, D. & Jaeger, J.J. (1996). Isotopic biogeochemistry (¹³C, ¹⁸O) of mammalian enamel from African Pleistocene hominid sites. *Palaios*, 11: 306-318. doi:10.2307/3515241
- Bryan, A.; Casamiquela, J.; Cruxent, J.; Gruhn, R. & Ochsenius, C. (1978). An El Jobo Mastodon Kill at Taima-Taima, Venezuela. *Science*, 200: 1275-1277. doi:10.1126/science.200.4347.1275
- Cabrera, A. 1929. Una revisión de los Mastodontes Argentinos. *Revista del Museo de La Plata*, 32: 61-144.
- Campbell, K.E.Jr.; Fraily, C.D. & Romero-Pittman, L. (2000). The late Miocene Gomphotherium *Amahuacatherium peruvium* (Proboscidea: Gomphotheriidae) from Amazonian Peru: implications for the Great American faunal Interchange. *Boletín de Estudios Regionales IGMEMET*, D23: 1-152.
- Campbell, K.E.Jr.; Heizler, M.; Fraily, C.D.; Romero-Pittman, L. & Prothero, D.R. (2001). Upper Cenozoic chronostratigraphy of the southwestern Amazon Basin. *Geology*, 29: 595-598. doi:10.1130/0091-7613(2001)029<0595:UCCOTS>2.0.CO;2
- Casamiquela, R.M.; Shoshani, J. & Dillehay, T.D. (1996). South American proboscidean: general introduction and reflections on Pleistocene extinctions. In: *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and their relatives* (Shoshani, J. & Tassy, P., eds.) Oxford University Press, Oxford, 316-320.
- Cione, L.A. & Tonni, P. (2001). Correlation of Pliocene to Holocene southern South American and European Vertebrate-Bearing units. *Bollettino della Società di Paleontologia Italiana*, 40: 167-173.
- Cione, L.A. & Tonni, P. (2005). Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires, Argentina. In: *Relatorio del XVI Congreso Geológico Argentino* (De Barrio, R.E.; Etcheverry, R.O.; Caballé, M.F. & Llambías, E., eds.) XI: 183-200.
- Cione, A.L.; Tonni, E.P. & Dondas, A. (2005). A mastodont (Mammalia, Gomphotheriidae) from the Argentinian continental shelf. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 2005: 614-630.
- Coltorti, M.; Abbazzi, L.; Ferreti, M.; Lacumin, P.; Paredes Ríos, F.; Pellegrini, M.; Pieruccini, P.; Rustioni, M.; Tito, G. & Rook, L. (2006). Last Glacial Mammals in South America: a new scenario from the Tarija Basin (Bolivia). *Naturwissenschaften*, 94: 288-299. doi:10.1007/s00114-006-0196-9
- Correal Urrego, G. (1981). Evidencias culturales y megafauna pleistocénica en Colombia. *Fundación de Investigación y Arqueología Nacional*, 12: 1-148.

- Cuvier, G. (1806). Sur différentes dents du genre des mastodontes, mais d'espèces moindres que celle de l'Ohio, trouvées en plusieurs lieux des deux continents. *Annales du Museum d'Histoire Naturelle*, 7: 401-420.
- Dillehay, T.D. & Collins, M. (1988). Early Cultural Evidence from Monte Verde in Chile. *Nature*, 332: 150-152. doi:10.1038/332150a0
- Fasano, J. (1991). Geología y geomorfología, Región III, Faro Querandí-Mar de Cobo, provincia de Buenos Aires. *Informe Final para la Evaluación del Recurso Hídrico Subterráneo de la Región Costanera Atlántica de la Provincia de Buenos Aires*. Consejo Federal de Inversiones-Universidad Nacional de Mar del Plata, 118 pp.
- Fasano J.L.; Isla, F. & Schnack, E. (1984). Significado paleoambiental de los depósitos del Pleistoceno Tardío de Camet Norte (Partido de Mar Chiquita, Provincia de Buenos Aires). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 39: 244-250.
- Fidalgo, F.; de Francesco, O. & Colado, U. (1973). Geología superficial en las Hojas Castelli, J.M. Cobo y Monasterio (provincia de Buenos Aires). *5° Congreso Geológico Argentino, Actas* 4: 27-39.
- Frassinetti, D. & Alberdi, M.T. (2000). Revisión y estudio de los restos fósiles de mastodontes de Chile (Gomphotheriidae): *Cuvieronius hyodon*, Pleistoceno superior. *Estudios Geológicos*, 56: 197-208. doi:10.3989/egeol.00563-4151.
- Frassinetti, D. & Alberdi, M.T. (2005). Presencia del género *Stegomastodon* entre los restos fósiles de mastodontes de Chile (Gomphotheriidae), Pleistoceno Superior. *Estudios Geológicos*, 61: 101-107. doi:10.3989/egeol.05611-245.
- Frenguelli, J. (1950). Rasgos generales de la morfología y la geología de la provincia de Buenos Aires. *Laboratorio de Ensayo de Materiales de Investigación y Tecnología*, Serie 2, 33: 1-72.
- Frenguelli, J. (1957). Neozoico en Geografía de la República Argentina. *GAEA, Sociedad Argentina de Estudios Geográficos*, 2: 1-218.
- Graham, R.W. & Lundelius, E.L. (1984). Coevolutionary disequilibrium and Pleistocene extinctions. In: *Quaternary extinction: A Prehistoric revolution* (Martin, P.S. & Klein, R.G., eds.) University of Arizona Press, Tucson, 223-249.
- Guthrie, R.D. (1984). Mosaics, allelochemicals and nutrients. An ecological theory of late Pleistocene Megafaunal Extinction. In: *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution* (Martin, P.S. & Klein, R.G., eds.) University of Arizona Press, Tucson, 259-298.
- 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*, 2005: 641-662.
- Hay, O.P. (1922). Further Observations on some extinct elephants. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 35: 97-102.
- Hoffstetter, R. (1950). Observaciones sobre los mastodontes de Sudamérica y especialmente del Ecuador. *Haplomastodon*, subgn. nov. de *Stegomastodon*. *Publicaciones de la Escuela Politécnica Nacional*, 1: 1-51.
- Hoffstetter, R. (1952). Les mammifères Pléistocènes de la République de l'Equateur. *Mémoires de la Société Géologique de France*, 66: 1-391.
- King, J.E. & Saunders, J.J. (1984). Environmental insularity and the extinction of the American mastodont. In: *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution* (Martin, P.S. & Klein, R.G., eds.) University of Arizona Press, Tucson, 315-339.
- Koch, P.L.; Heisinger, J.; Moss, C.; Carlson, R.W.; Fogel, M.L. & Behrensmeyer, A.K. (1995). Isotopic Tracking of Change in Diet and Habitat Use in African Elephants. *Science*, 267: 1340-1343. doi:10.1126/science.267.5202.1340
- Koch, P.L.; Hoppe, K.A. & Webb, S.D. (1998). The isotopic ecology of late Pleistocene mammals in North America. Part 1. Florida. *Chemical Geology*, 152: 119-138. doi:10.1016/S0009-2541(98)00101-6
- Kraglievich, J.L. (1952). El perfil geológico de Chapadmalal y Miramar, Provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradición*, 1: 1-8.
- Kraglievich, J.L. (1953). La llanura bonaerense a través de un perfil geológico. *Mundo Atómico*, septiembre 1953: 88-98.
- Lesson, R.P. (1842). *Nouveau tableau du règne animal: mammifères*. Arthus-Bertrand, Paris, 204 pp.
- Leidy, J. (1858). On new species of mastodon and elephant from Nebraska, *Mastodon mirificus*, *Elephas imperator*. *Proceedings of the Academie of Natural Science of Philadelphia*, 10: 10.
- López, G.; Reguero, M. & Lizuain, A. (2001). El registro más antiguo de mastodontes (Plioceno tardío) de América del Sur. *Ameghiniana, Suplemento Resúmenes* 38: 35R-36R.
- MacFadden, B.J. (2000). Middle Pleistocene Climate Change recorded in Fossil Mammal Teeth from Tarija, Bolivia, and Upper limit of the Ensenadan Land-Mammal Age. *Quaternary Research*, 54: 121-131. doi:10.1006/qres.2000.2146
- MacFadden, B.J.; Siles, O.; Zeitler, P.; Johnson, N.M. & Campbell, K.E., Jr. (1983). Magnetic Polarity Stratigraphy of the Middle Pleistocene (Ensenadan) Tarija Formation of Southern Bolivia. *Quaternary Research*, 19: 172-187. doi:10.1016/0033-5894(83)90003-0
- Martin, P.S. (1984). Prehistoric Overkill: The Global Model. In: *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution* (Martin, P.S. & Klein, R.G., eds.) University of Arizona Press, Tucson, 354-403.
- Mones, A. & Francis, J.C. (1973). Lista de los Vertebrados fósiles del Uruguay, II. *Comunicaciones de Paleontología del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 1: 39-97.
- Montané, J. (1968). Paleo-Indian Remains from Laguna de Tagua Tagua, Central Chile. *Science*, 161: 1137-1138. doi:10.1126/science.161.3846.1137
- Moreno, F.J.P. (1888). *Informe preliminar de los progresos del Museo La Plata durante el primer semestre de 1888*. Buenos Aires, 1-35.
- Osterrieth, M. (2004). Mineralogía y micromorfología de suelos y paleosuelos de la llanura fluvioeólica bonaerense.

- rense. *Resúmenes del XIX Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo*, 351 pp.
- Osterrieth, M. & Martínez, G. (1993). Paleosols on late Cainozoic Loessic Sequences in the Northeastern Side of the Tandilia Range, Buenos Aires, Argentina. *Quaternary International*, 17: 57-65. doi:10.1016/1040-6182(93)90081-P
- Osterrieth, M.; Alvarez, M.F. & Madella, M. (2004). Paleosuelos loésicos en secuencias sedimentarias del Cuaternario Tardío de la planicie fluvioeólica bonaerense. *Actas X Reunión Argentina de Sedimentología*, 123-124.
- Orgeira, M.J. & Valencio, D. (1984). Estudio paleomagnético de los sedimentos aflorantes en Barranca de Los Lobos, provincia de Buenos Aires. *Actas 9º Congreso Geológico Argentino*, 4: 162-173.
- Pascual, R.; Ortega Hinojosa, E.J.; Gondar, D. & Tonni, E. (1965). Las edades del cenozoico mamífero de la Argentina, con especial atención en aquellas del territorio bonaerense. *Anales y Comunicaciones de Investigación Científica, Provincia de Buenos Aires*, 6: 165-193.
- Pardiñas, U.F.J.; Tonni, E.P. & Figini, A.J. (1998). Camet Norte: diversidad faunística próxima al último máximo glacial en el sudeste de la provincia de Buenos Aires. *Actas X Congreso Latinoamericano de Geología y VI Congreso Nacional de Geología Económica*, 1: 257-262.
- Pohlig, H. (1912). Sur une vieille mandibule de «*Tetracaulodon ohioiticum*» Blum., avec défense in situ. *Bulletin de la Société Belge de Géologie*, 26: 187-193.
- Politis, G.G.; Prado, J.L. & Beukens, R.P. (1995). The human impact in Pleistocene-Holocene extinctions in South America. The Pampean case. In: *Ancient Peoples and Landscapes* (Johnson, E. ed.). Museum of Texas Tech University Lubbock, Texas, 187-205.
- Prado, J.L. & Alberdi, M.T. (2008). A cladistic analysis among Trilophodont Gomphotheres (Mammalia, Proboscidea) with special attention to the South American genera. *Palaeontology*, 51: 903-915.
- 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. doi:10.1016/j.quaint.2004.04.012
- Prado, J.L.; Alberdi, M.T. & Gómez, G.N. (2002). Late Pleistocene gomphothere (Proboscidea) remains from the Arroyo Tapalqué locality (Buenos Aires, Argentina) and their taxonomic and biogeographic implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 225: 275-296.
- Prado, J.L.; Alberdi, M.T.; Sánchez, B. & Azanza, B. (2003). Diversity of the Pleistocene Gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea) from South America. *Deinsea*, 9: 347-363.
- Ruocco, M.I. (1990). *Paleomagnetic analyses of continental deposits of the last 3 Ma from Argentina: Magnetostratigraphy and fine structures of reversals*. PhD Thesis, Department of Geology and Geochemistry, University of Stockholm, 100 p.
- Sánchez-Chillón, B.; Prado, J.L. & Alberdi, M.T. (2004). Feeding ecology, dispersal, and extinction of South American Pleistocene gomphotheres (Gomphotheriidae, Proboscidea). *Paleobiology*, 30: 146-161. doi:10.1666/0094-8373(2004)030<0146:FEDAE0>2.0.CO;2
- Schnack, E.J.; Fasano, J.L. & Isla, F.I. (1982). The evolution of Mar Chiquita lagoon coast, Buenos Aires province, Argentina. In: *Holocene Sea Level Fluctuations, Magnitude and Causes* (Colquhoun, D.J., ed.) IGCP-INQUA, 143-155.
- Simpson, G.G. & Paula Couto, C. (1957). The Mastodonts of Brazil. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 112: 125-190.
- Shoshani, J. & Tassy, P. (1996). *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and their relatives*. Oxford University Press, Oxford, 472 pp.
- Spillmann, F. (1928). *Tetrabelodon* nov. spec. *ayora* Spillman. *El Ecuador Comercial*, 6: 1-70.
- Webb, S.D. (1991). Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology*, 17: 266-280.
- Winge, H. (1906). *Jordfundne og nulevende Hovdyr (Ungulata) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien*. Copenhagen, E. Museo Lundii, 3: 1-9.

Recibido el 15 de abril de 2008

Aceptado el 10 de junio de 2008

Publicado online el 21 de octubre de 2008