



Nuevo registro de *Equus (Amerhippus) santaeelenae* (Mammalia, Perissodactyla) del pozo de asfalto de Inciarte (Pleistoceno Superior), estado Zulia, Venezuela

Ascanio D. RINCÓN R.¹, María Teresa ALBERDI² y José Luis PRADO³

Abstract. NEW RECORD OF *EQUUS (AMERHIPPIUS) SANTAEELENAE* (MAMMALIA, PERISSODACTYLA) FROM THE POZO DE ASFALTO DE INCIARTE SITE (LATE PLEISTOCENE), ZULIA STATE, VENEZUELA. Fossil remains of Equidae from the asphaltic well of Inciarte quarry are described and taxonomically determined. We compared the lower p3-4 from Inciarte with *Equus (Amerhippus) andium*, *Equus (A.) santaeelenae*, *E. (A.) insulatus* and *Equus (A.) neogeus* remains from several localities in South America using multivariate analysis. The results of this analysis indicate that *Equus (Amerhippus) santaeelenae* (Spillmann) is represented in the quarry. Its paleoecological implications are discussed. The resource partitioning preference of this species supports the several nutritional hypotheses to explain latest Pleistocene extinctions.

Resumen. Los fósiles de Equidae del pozo de asfalto de Inciarte son descritos y determinados taxonómicamente. Se han comparado los p3-4 inferiores de Inciarte con los de *Equus (Amerhippus) andium*, *Equus (A.) santaeelenae*, *Equus (A.) insulatus* y *Equus (A.) neogeus* de varias localidades de América del Sur mediante análisis multivariante. Los resultados de este análisis indican que la especie *Equus (Amerhippus) santaeelenae* (Spillmann) está representada en el yacimiento. Se discuten sus implicaciones paleoecológicas. Algunos autores sugieren que un estrés nutricional, producto de un cambio rápido en las comunidades vegetales, podría ser una de las causas que expliquen la extinción de fines del Pleistoceno. La especialización en la dieta que se atribuye a esta especie es una evidencia en favor de esta teoría.

Key words. *Equus (Amerhippus) santaeelenae*. Taxonomy. Late Pleistocene. Inciarte. Venezuela. South America.

Palabras clave. *Equus (Amerhippus) santaeelenae*. Taxonomía. Pleistoceno Superior. Inciarte. Venezuela. América del Sur.

Introducción

Los datos más recientes señalan que la aparición de *Equus* Linnaeus en el registro de América del Sur es posterior a la de *Hippidion* Owen. La cita más temprana de *Equus* corresponde al Ensenadense de Tarija (Bolivia) datado por MacFadden *et al.* (1983) como Pleistoceno medio, en torno a 1,0-7,0 Ma.

En 1950, el paleontólogo francés Robert Hoffstetter creó el subgénero *Equus (Amerhippus)* para incluir todas las especies de caballos de América del Sur. Este autor justifica este subgénero por un solo carácter:

la falta del infundíbulo marcado en la superficie de los incisivos inferiores y, como consecuencia, la pérdida de esmalte en la superficie de masticación. En un trabajo posterior sobre la revisión de los mamíferos del Ecuador, Hoffstetter (1952) indicó que el cúbito es más fuerte en los caballos de América del Sur que en otros *Equus*. El reconocimiento del subgénero *Equus (Amerhippus)* a partir de este único carácter es controvertido. No obstante, Prado y Alberdi (1994, 1996) sugieren que es correcto usar el subgénero *Equus (Amerhippus)* para reunir las distintas especies de *Equus* de América del Sur, debido a que todas presentan la misma morfología dentaria, un cráneo grande en relación a la estructura del cuerpo y un acortamiento y robustez característico de las extremidades.

En años recientes, se han publicado varios artículos tendentes a sistematizar el conocimiento de las especies de *Equus (Amerhippus)*. En este sentido, MacFadden y Azzaroli (1987) describen un cráneo de Tarija como *E. (A.) insulatus* y discuten el *status* de las especies citadas por Hoffstetter (1952). Posteriormente, Prado y Alberdi (1994) revisan la sistemática

¹Laboratorio de Biología de Organismos, Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Carretera Panamericana, Km 11, Aptdo. 21827, 1020A Caracas, Venezuela. arincon@ivic.ve

²Departamento de Paleobiología, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez Abascal, 2.28006 Madrid. España. malberdi@mncn.csic.es

³INCUAPA-Departamento de Arqueología, Universidad Nacional del Centro UNC, Del Valle 5737, 7400 Olavarría, Argentina. jprado@soc.unicen.edu.ar

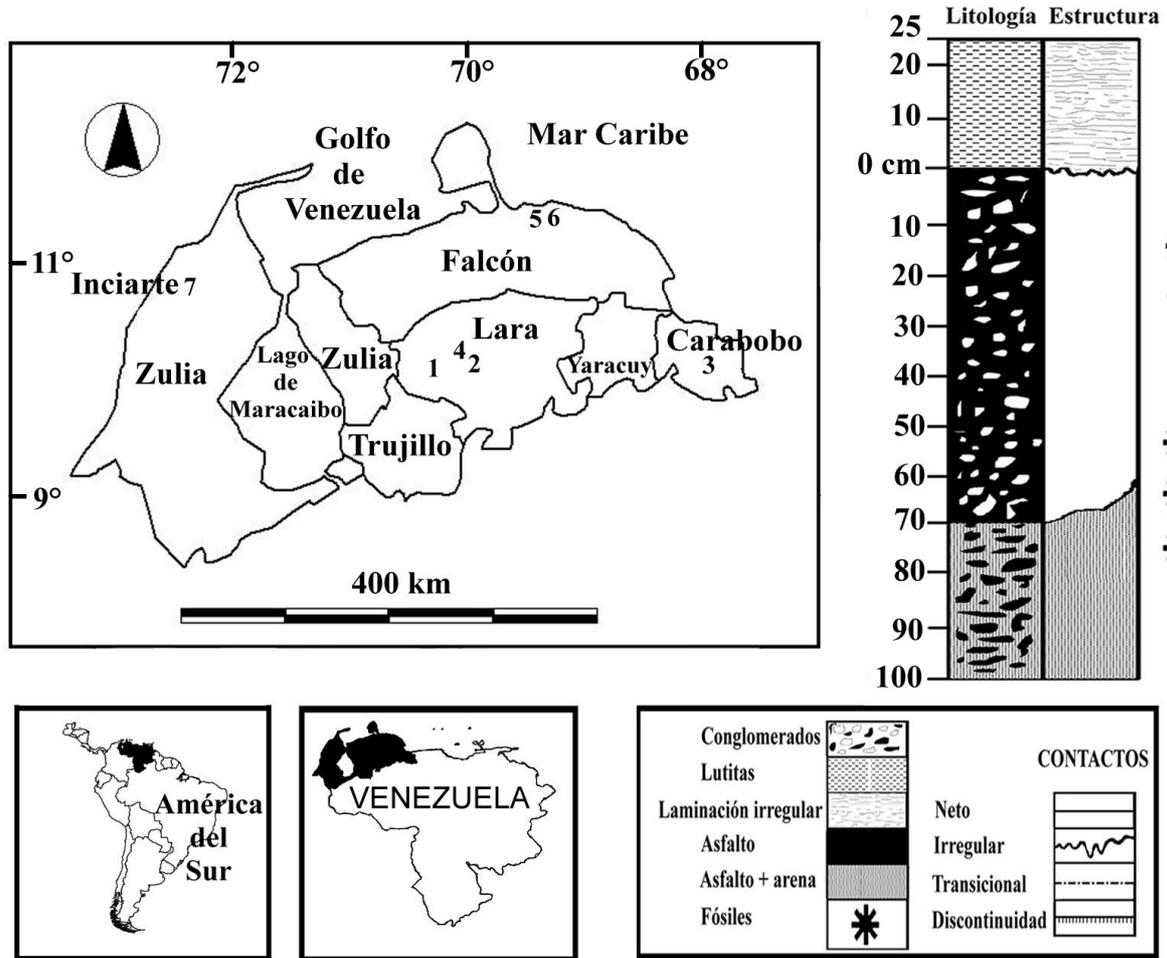


Figura 1. Ubicación de los primeros registros de *Equus* (*Amerhippus*) del pozo de asfalto de Inciarte y columna estratigráfica. Referencias: 1, Barbacoas (estado Lara); 2, Río Claro (estado Lara); 3, Lago de Valencia (estado Carabobo); 4, San Miguel (estado Lara); 5, Muaco (estado Falcón); 6, Taima-Taima (estado Falcón); 7, Inciarte (estado Zulia). *Indica las distintas profundidades a las que se han sacado los restos / geographical location of the records of *Equus* (*Amerhippus*) in asphaltic well of Inciarte quarry and their stratigraphic sequence. Referencias: 1. Barbacoas (State Lara); 2. Río Claro (State Lara); 3. Lago de Valencia (State Carabobo); 4. San Miguel (State Lara); 5. Muaco (State Falcón); 6. Taima-Taima (State Falcón); 7. Inciarte (State Zulia). *Indicate different depth where the remains were found.

de este grupo y reconocen cinco especies: *E. (A.) andium* Branco, *E. (A.) insulatus* Ameghino, *E. (A.) neogeus* (Lund), *E. (A.) santaeelenae* (Spillmann) y *E. (A.) lasallei* Daniel. Esta revisión está basada en gran parte en los hallazgos de Argentina, Bolivia, Ecuador y Brasil. Uno de los estudios pendientes eran los materiales procedentes de Venezuela. Este trabajo intenta completar el conocimiento sobre un registro escaso y que, en parte, proviene de hallazgos antiguos, con pocas referencias estratigráficas. Los primeros registros proceden del sitio Barbacoas, estado Lara (Karsten, 1850), referidos a *Equus andium* (Schaub, 1935). Hallazgos posteriores de caballos provienen del Río Claro, estado Lara (Nectario María, 1937) y del Lago de Valencia, estado Carabobo (Berry, 1939). Durante los años 1938 y 1939, George Gaylord Simpson coleccionó escasos restos provenientes del sitio Pleistoceno de San Miguel, los cuales se encuentran

depositados en el *American Museum of Natural History*, Nueva York (Van Frank, 1957). Posteriormente, se registra la presencia de *Equus* (*Amerhippus*) *santaeelenae* en el sitio Muaco, estado Falcón, referido al Pleistoceno Superior en base a un fechado de ¹⁴C (16.375±400 años AP, Royo y Gómez, 1960). En el sitio arqueológico de Taima-Taima, estado Falcón, se registran unos pocos restos referidos a *Equus* y cf. *Hippidion* asociados con industria lítica, la cual fue datada por ¹⁴C entre 10.030±90 y 13.390±130 años AP (Bryan y Gruhn, 1979; Bocquentin-Villanueva, 1982; Casamiquela, 1979).

El objetivo principal de este trabajo es describir y determinar taxonómicamente los restos de *Equus* (*Amerhippus*) procedentes de la localidad de Inciarte, estado Zulia, Venezuela. Este hallazgo fue comunicado de manera preliminar como *Equus* sp. en el contexto de un conjunto faunístico que se encuentra en

estudio (McDonald *et al.*, 1999). Para su determinación, estos restos fueron comparados por métodos multivariantes con la base de datos de los materiales estudiados de América del Sur (Alberdi y Frassinetti, 2000; Alberdi y Prado, 1992, 1995; Alberdi *et al.*, 2003; Prado y Alberdi, 1994).

Procedencia geográfica y estratigráfica

Los depósitos de asfalto que contienen restos de vertebrados son frecuentes en el norte de América del Sur. Se han recuperado vertebrados de la localidades de Talara en Perú, La Carolina en Ecuador y en la isla Trinidad. El pozo de asfalto de Inciarte (10° 47' 42,6'' N y 72° 14' 20,8'' O) está ubicado en las cercanías del río Cachirí, en el piedemonte de la sierra de Perijá, al noroeste de los campos petroleros de La Paz, en el estado Zulia, Venezuela (figura 1). En el mismo estado, han sido localizados cerca de 200 brotes naturales de asfalto alrededor de la cuenca del Lago Maracaibo al oeste de Venezuela (McDonald *et al.*, 1999). La vía de acceso a Inciarte parte de la carretera entre La Paz y el Caserío La Línea (Cachirí), cerca de la Hacienda El Milagro (Urbani y Galárraga, 1991).

En el yacimiento de Inciarte se encuentran dos localidades fosilíferas: la localidad 185, la cual es un montículo arenoso producto de las excavaciones realizadas para el aprovechamiento del asfalto, donde todos los hidrocarburos volátiles se han perdido, quedando un conjunto de huesos y sedimentos mezclados sin ninguna estratigrafía; y la localidad 198, que consiste en dos pozos de prueba, uno al lado del otro, donde se realizaron excavaciones sistemáticas cada 20 cm de profundidad, alcanzando en la actualidad 1,10 metros de profundidad.

En el pasado, el asfalto de Inciarte fue comercialmente explotado y era llevado en ferrocarril hasta Carrasquero, de allí el nombre del Caserío La Línea (por la línea férrea), embarcado luego en piraguas sobre el río Limón, las cuales transportaban el asfalto hasta un puerto en el lago de Maracaibo (Urbani y Galárraga, 1991). Este extenso depósito de asfalto tiene una longitud de 1.200 metros en dirección noreste-sudeste y hasta 400 metros de ancho en su parte más amplia. Debido a que la superficie de este depósito de asfalto se quema espontáneamente de manera regular, una buena parte de la misma se encuentra endurecida, pero existen otras partes que forman pequeños lagos y charcos de asfalto totalmente fluido donde aún burbujan gases.

La geología local ha sido interpretada por Urbani y Galárraga (1991) como afloramientos de rocas sedimentarias poco consolidadas correspondientes a terrazas pleistocenas. Su emanación, según estos auto-

res, proviene de estratos más profundos en el subsuelo, los cuales están cubiertos por los mencionados aluviones pleistocenos.

Recientemente se dieron a conocer varias edades radiocarbónicas de Inciarte obtenidas de colágeno de hueso por Accelerator Mass Spectrometry. Una de osteodermos de *Glyptodon* cf. *G. clavipes* que indicó una edad de 25.500±600 años AP, y otra sobre osteodermos del pampaterio *Holmesina occidentalis* de 41.000±1300 años AP (Jull *et al.*, 2004).

La fauna asociada a los restos de caballos incluye tres formas de ranas y varios reptiles entre tortugas, lagartos, serpientes y cocodrilos que se encuentran en estudio (McDonald *et al.*, 1999). Entre los mamíferos, se recuperaron dos comadrejas o rabipelados, una de ellas asignada al género *Didelphis*; entre los Xenarthra, se recuperaron restos de *Dasyppus*, un pampatherinae, un gliptodonte y restos de *Eremotherium*; también hay restos asignados a primates, carnívoros como *Smilodon* y *Canis dirus*, roedores y los artiodáctilos *Paleolama* (*Palaeolama*), *Mazama* y *Odocoileus*. En función de estos datos preliminares, McDonald *et al.* (1999) refieren esta localidad al Pleistoceno Superior.

Abreviaturas. MBLUZ-P: Sección de Paleontología del Museo de Biología de la Universidad del Zulia, Maracaibo, estado Zulia, Venezuela; MEPN: Museo de la Escuela Politécnica Nacional de Quito; AD: análisis discriminante; ACP: análisis de componentes principales; SALMA: Edades mamífero de América del Sur; L max.: longitud máxima; L min.: longitud mínima; A max.: anchura máxima; H: altura; DT: diámetro transversal; DAP: diámetro antero-posterior; P/M: premolares y molares superiores; p/m: premolares y molares inferiores. En los casos en que corresponde, en las dimensiones se especifican entre paréntesis las equivalencias con el número de cada variable definida por Eisenmann *et al.* (1988).

Materiales y métodos

El material objeto de este estudio se encuentra depositado en el MBLUZ-P. Concretamente, de la Loc. 185 (10° 47' 49'' N y 72° 14' 15'' O) un m3 (MBLUZ-P-1.942); y de la localidad Loc. 198 (10° 47' 42'' N y 72° 14' 20'' O) 10 dientes superiores e inferiores. Entre los superiores, hay un P2 (MBLUZ-P-2.253, prof. 60-70 cm), un P4 (MBLUZ-P-2.249, prof. 30-40 cm) y un M2 (MBLUZ-P-2.293, prof. 30-40 cm) izquierdos y un P2 (MBLUZ-P-2.248, prof. 30-40 cm) derecho; entre los inferiores, un p2 (MBLUZ-P-2.641, prof. 60-70 cm), un p3 (MBLUZ-P-2.677, prof. 70-80 cm) y un p4 (MBLUZ-P-2.676, prof. 60-70 cm) derechos y un p4 (MBLUZ-P-2.250, prof. 30-40 cm), un m1 (MBLUZ-P-1.944, prof. 0-20 cm) y un m2 (MBLUZ-P-1.943, prof. 0-20 cm) izquierdos (figura 2). También en la Loc. 198 se encontró un fragmento distal de húmero izquierdo (MBLUZ-P-1.959, prof. 20-40 cm), un fragmento distal con su diáfisis de radio derecho (MBLUZ-P- 2.029,

prof. 30-55 cm), una articulación distal de metápodo de un individuo juvenil (MBLUZ-P-3231, prof. 60-80 cm), un mágnun derecho (MBLUZ-P-2.667, prof. 60-75 cm), un pisiforme izquierdo (MBLUZ-P-2.814, prof. 60-70 cm) y un fragmento de sesamoideo proximal (MBLUZ-P-4.107, prof. 60-80 cm) (figura 3).

Desde el punto de vista metodológico, las variables cuantificadas son las propuestas en la "Hipparion Conference" para el estudio de los équidos (Eisenmann *et al.*, 1988). Todas las dimensiones van expresadas en milímetros.

A fin de comparar estos materiales con los procedentes de otras localidades de América del Sur, hemos realizado los análisis incluyendo los datos de restos dentarios estudiados por Alberdi y Frassinetti (2000), Alberdi y Prado (1992), Alberdi *et al.* (2003) y Prado y Alberdi (1994).

Se ha realizado un análisis discriminante (AD) sobre 49 p3-4 de *Equus (Amerhippus)*. La correlación entre caracteres fue obtenida calculando el coeficiente de correlación de Pearson entre cada par de caracteres. Estas matrices sirven como entrada en el análisis de componentes principales (ACP). Todos los grupos fueron identificados a partir del examen del ACP (Prado y Alberdi, 1994). El AD fue usado para establecer una regla de diferenciación de estos grupos. AD, igual que ACP, es una función lineal de la variable original pesada por coeficiente. En el AD se obtiene un arreglo espacial por rotación de los ejes de coordenadas, ya que el objetivo es llegar a una orientación que maximice la separación entre los grupos identificados. AD puede también ser usado para evaluar si los centroides son diferentes significativamente o no y, a menudo, para identificar, como en este caso, ejemplares no incluidos en el análisis original con el que se establecieron los grupos (Marcus, 1990; Reyment, 1991).

En este trabajo se ha realizado un AD incluyendo los 49 restos más completos de p3-4 inferiores de *E. (A.) andium*, *E. (A.) santaeelenae*, *E. (A.) insulatus* y *E. (A.) neogeus*. No se incluyeron en este análisis dientes de *E. (A.) lasallei* porque sólo contamos con dos variables medidas en dos dientes a nivel de superficie.

Paleontología sistemática

Orden PERISSODACTYLA Owen, 1848
Familia EQUIDAE Gray, 1821

Género *Equus* Linnaeus, 1758
Subgénero *Equus (Amerhippus)* Hoffstetter, 1950

1950. *Amerhippus* Hoffstetter, p. 433, figs. 2, 3 y 4.

1952. Hoffstetter, p. 233-245, figura 61, incluye en el subgénero *Amerhippus: Equus* (parte), auct.; *Neohippus* (parte) Abel, 1913, 1914, 1919; Spillmann, 1931, 1938; *Hippidium* Spillmann, 1931, non *Hippidium* Burmeister, 1875, nec *Hippidion* Owen, 1869.

AMEGHINIANA 43 (3), 2006

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

Distribución geográfica. América del Sur hasta los 39° latitud Sur.

Distribución estratigráfica. Los restos de *Equus (Amerhippus)* proceden de diferentes niveles del Pleistoceno Medio y Superior de América del Sur, en su mayoría de las SALMA 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 región preorbital y nasal estrecha y ligeramente excavada. 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 mismo. Los dientes superiores tienen protoconos triangulares. En el protocono, la parte distal es más larga que la mesial y en algunos casos se observan pliegues en 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-metastílido) 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 sólo en algunos m3 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 metatarso. En general, todas las especies tienen metápodos robustos.

Equus (Amerhippus) santaeelenae (Spillmann), 1938

1938. *Neohippus santaeelenae* Spillmann, pp. 384-386, fig. 1D.

Neotipo. Cráneo parcial de un macho adulto, depositado en el MEPN, número V-3037, Hoffstetter (1952 fig. 85A). El cráneo dibujado y fotografiado por Azzaroli (1992 p. 138, Text-Figs 1d y 2) corresponde a la pieza V-3037 (no V-68).

Paratipos. V-68, V-187, V-176, V-69, V-242, V-191, V-102, V-215, V-216, V-224, V-3795, V-1407, V-12, V-1404, V-1403, V-1402 V-178, V-179, V-180, V-182, V-183 V-177, V-1461, V-5, V-6, V-1460, V-26 V-37, V-44, V-59, V-63, V-27, V-29, V-1457, V-175, V-1, V-3, V-18, V-20, V-23, V-25, V-28, V-35, V-1462, V-10, V-40, V-52, V-65, V-30 (Hoffstetter 1952, pp. 287-288).

Distribución geográfica. Las localidades de La Carolina y Salinas Oil Fields, en la península de Santa Elena (Ecuador) y Llanos de Venezuela.

Distribución estratigráfica. Tanto los materiales de Venezuela como los de Ecuador proceden de depósitos asfálticos referidos al Pleistoceno Superior.

Diagnosis. Esta especie se caracteriza por tener una

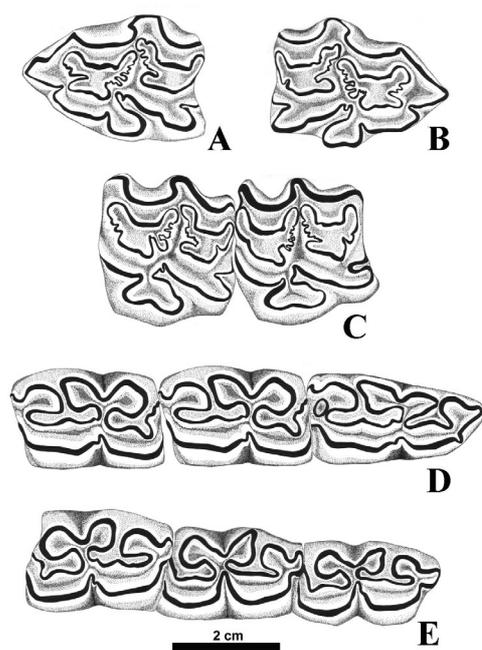


Figura 2. Restos dentarios fósiles de *Equus (Amerhippus) santaeleenae* del pozo de asfalto de Inciarte (Loc. 185). **A**, P2 izquierdo (MBLUZ-P-2.253); **B**, P2 derecho (MBLUZ-P-2.248); **C**, P4 y M2 izquierdos (MBLUZ-P-2.249 y MBLUZ-P-2.293, respectivamente); **D**, p2-p3-p4 derechos (MBLUZ-P-2.641, MBLUZ-P-2.677 y MBLUZ-P-2.676, respectivamente); **E**, p4-m1-m2 izquierdos (MBLUZ-P-2.250, MBLUZ-P-1.944 y MBLUZ-P-1.943, respectivamente) / several cheek teeth of *Equus (Amerhippus) santaeleenae* from the asphaltic well of Inciarte quarry (Loc. 185). **A**, left P2 (MBLUZ-P-2.253); **B**, right P2 (MBLUZ-P-2.248); **C**, left P4 and M2 (MBLUZ-P-2.249, and MBLUZ-P-2.293, respectively); **D**, right p2-p3-p4 (MBLUZ-P-2.641, MBLUZ-P-2.677 and MBLUZ-P-2.676, respectively); **E**, left p4-m1-m2 (MBLUZ-P-2.250, MBLUZ-P-1.944 and MBLUZ-P-1.943, respectively).

mandíbula robusta similar a la de las otras especies de *Equus (Amerhippus)* y con una posición más posterior del canino. Los molares son proporcionalmente más anchos en relación a su longitud. En los dientes superiores el esmalte está más rizado que en *E. (A.) andium* mientras que en los dientes inferiores el rizo es más complejo. El esqueleto postcranial es más grande y más fuerte que en *E. (A.) andium*, pero similar en morfología. El acortamiento de las longitudes del radio y de los metápodos son también similares a los observados en *E. (A.) andium*, pero *E. (A.) santaeleenae* tiene un esqueleto más ancho y más pesado.

Material estudiado. Referidos más arriba, corresponden a tres individuos, uno proveniente de la localidad Loc. 185, representado por un m3, y los otros dos provenientes de la localidad Loc. 198, representados por 10 dientes superiores e inferiores, un fragmento distal de húmero izquierdo, un fragmento distal de radio derecho, una articulación distal de metápodo juvenil, un mágnium derecho, un pisiforme izquierdo y un fragmento de sesamoideo proximal.

Descripción de los restos de Inciarte. Los restos den-

tarios están bien conservados y la morfología de los dientes es típica de *Equus (Amerhippus)*, con protocolos subtriangulares, un pliegue caballino, número de pliegues en las fosetas reducidos, el hipocono ovalado más o menos estrangulado, con seno distal entrante más acusado que el lingual, reducido, el M3 con el hipocono prácticamente perdido; los estilos anchos en premolares y estrechos y finos en molares (figura 2). Las dimensiones están detalladas en el cuadro 1.

Del análisis morfológico y morfométrico de estos restos deducimos que todos deberían corresponder a una misma especie. Por su tamaño corresponden a un caballo grande y dentro de *Equus (Amerhippus)* sus caracteres y dimensiones indican su proximidad con las especies más grandes: *E. (A.) neogeus* y *E. (A.) santaeleenae*. Los grupos fueron identificados como resultado del ACP y el AD realizados y confirma su asignación a esta última especie que en algunos rasgos es de talla levemente mayor.

Los restos del esqueleto apendicular tienen las siguientes dimensiones:

-fragmento distal de húmero: A máx. (variable 3 de Eisenmann *et al.*, 1988): 32,5; diámetro perpendicular (4): 44,5; A máx. de la tróclea (7): 68,3; DAP (8): 70,7; H máx. de la tróclea (9): 46,2; H mín. de la tróclea (10): 31,6; H de la tróclea a nivel de la cresta sagital (11): 38,1 (figura 3.A).

-fragmento distal de radio: DT (3): 39,2; DAP de la diáfisis (4): 27,1; A máx. de la articulación distal (8): 59,5; DAP de la articulación distal (9): 36,8; A máx. distal (10): 68,4; A máx. del cóndilo radial (11): 24,5; A máx. del cóndilo ulnar (12): 15,7 (figura 3.B).

-articulación distal de metápodo: A máx. de la articulación distal (11): 35,7; DAP de la quilla (12): 28,9; DAP del cóndilo lateral (13): 22,8; DAP del cóndilo interno (14): 24,0 (figura 3.E).

-mágnium derecho: H: 23,2; DT: 41,2; DAP: 41,6 (figura 3.D).

-pisiforme: L máx. total: 42,67; L máx. y A máx. de la zona de las facetas de articulación: 26,47 y 16; L máx. y min. de la articulación con el piramidal: 13,88 y 12,66; L máx. y min. de la articulación con el cúbito: 12,2 y 9,69 (figura 3.C).

Discusión y conclusiones

El estudio de los fósiles recuperados en pozos de asfalto se remonta a 1875 cuando William Denton registró la presencia de restos esqueléticos de animales extintos en los depósitos de Rancho La Brea (California, EE.UU.). La extraordinaria preservación que presentan estos yacimientos y la abundancia de restos recuperados ha permitido tener un minucioso registro de las faunas del Pleistoceno Superior de América del Norte (Stock y Harris, 2001). En América

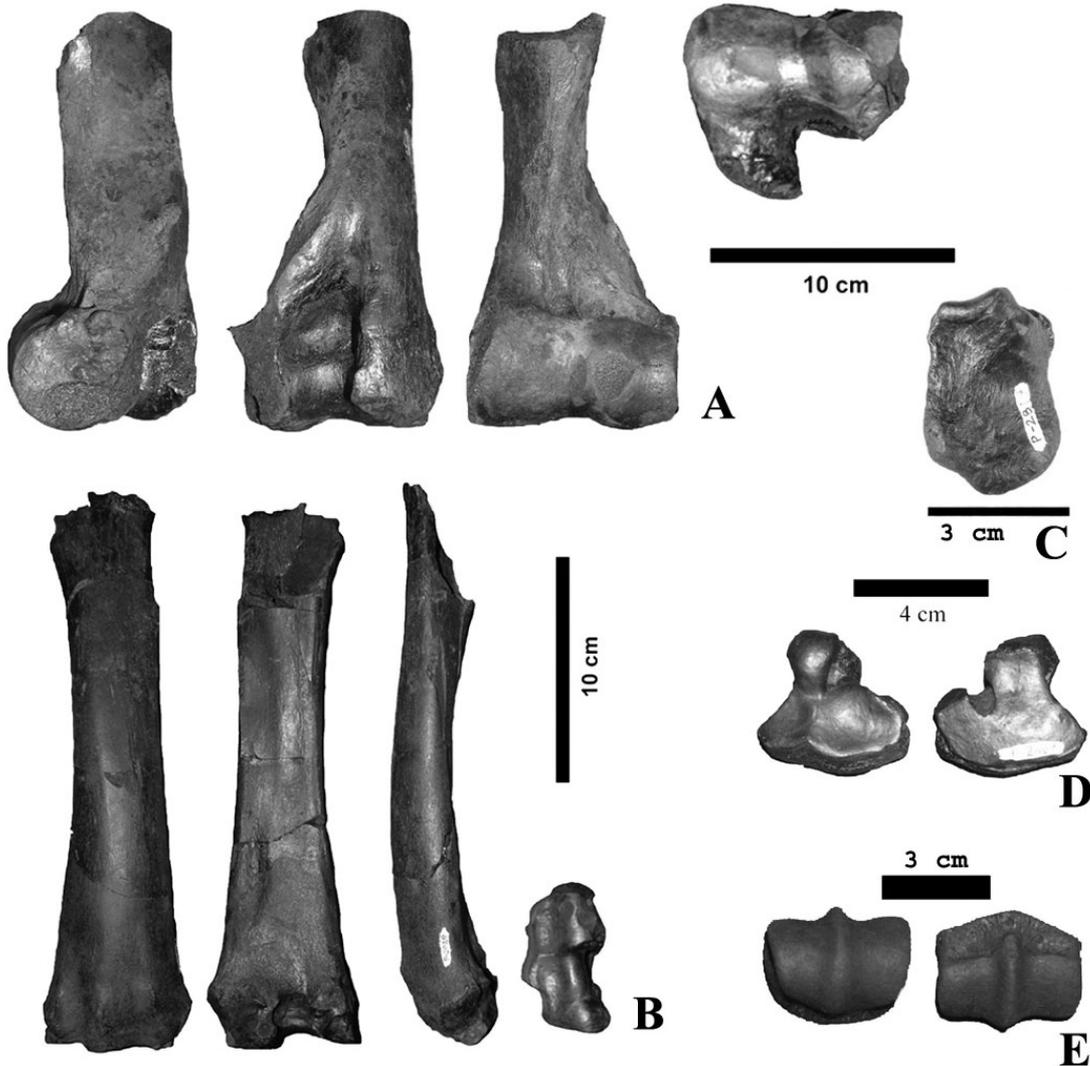


Figura 3. Restos del esqueleto apendicular de *Equus (Amerhippus) santaeelenae* del pozo de asfalto de Inciarte (Loc.198). **A**, fragmento distal de húmero izquierdo (MBLUZ-P-1.959); **B**, fragmento distal de radio derecho (MBLUZ-P- 2.029); **C**, pisiforme izquierdo (MBLUZ-P-2.814); **D**, mágnium derecho (MBLUZ-P-2.667); **E**, articulación distal de metápodo juvenil (MBLUZ-P-3231) / several appendicular remains of *Equus (Amerhippus) santaeelenae* from the asphaltic well of Inciarte quarry (Loc.198). **A**, distal fragment of left humerus (MBLUZ-P-1.959); **B**, distal fragment of right radius (MBLUZ-P-2.029); **C**, left pisiform (MBLUZ-P-2.814); **D**, right magnum (MBLUZ-P-2.667); **E**, distal articulation of metapodial from a subadult specimen (MBLUZ-P-3231).

del Sur, los yacimientos de asfalto mejor conocidos se encuentran en la península de Santa Elena en Ecuador (Hoffstetter, 1952) y en la región de Talara en Perú (Lemon y Churcher, 1961).

En Venezuela, la localidad fosilífera de Inciarte es uno de los mejores ejemplos de este tipo de yacimiento. En la mayoría de estos depósitos la gran abundancia de fósiles de vertebrados se explica porque al quedar atrapados en los charcos de asfalto o brea, los animales se entierran rápidamente o son cubiertos por otros brotes de asfalto y sedimentos que los preservan de los agentes físico-químicos responsables de la meteorización.

Como se observa en la figura 4, los escasos restos de Inciarte se agrupan en el 100% de los casos con los

materiales de *E. (A.) santaeelenae* de Ecuador. Este grupo se separa del resto por la función discriminante número 2. En el gráfico bivalente de 41 casos de *E. (A.) neogeus* y *E. (A.) santaeelenae*, que son las especies cuyo rango de variabilidad se solapa en algunas variables, vemos que la longitud y la anchura en la base del diente, donde las dimensiones son más estables, no varían como a nivel de la corona con los distintos estados de desgaste y confirman la determinación de los restos de Inciarte como *E. (A.) santaeelenae*. En particular vemos que los p3-4 inferiores de esta especie son más largos en su base que los de *E. (A.) neogeus* procedentes de Brasil y Argentina (figura 5).

El reconocimiento de *E. (A.) santaeelenae* en este yacimiento amplía la distribución geográfica de esta

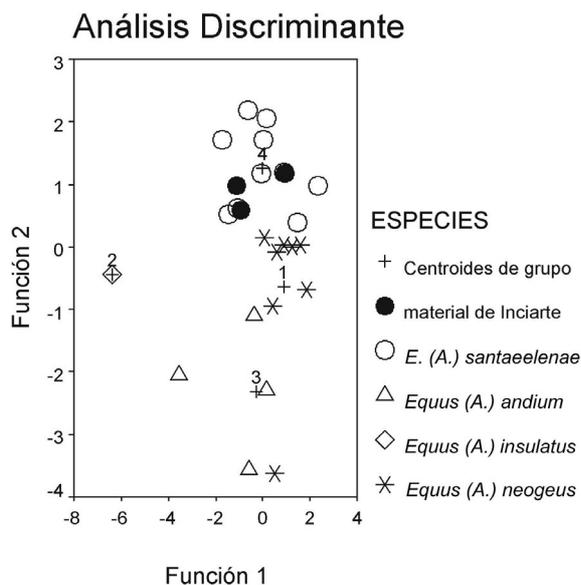


Figura 4. Análisis discriminante de los p3-4 inferiores de *Equus (Amerhippus) santaeelenae* del pozo de asfalto de Inciarte comparados con los de *E. (A.) andium*, *E. (A.) insulatus* y *E. (A.) neogeus* de otras localidades de América del Sur / *discriminant analysis of lower p3-4 of Equus (Amerhippus) santaeelenae* from the asphaltic well of Inciarte quarry compared with *E. (A.) andium*, *E. (A.) insulatus* and *E. (A.) neogeus* remains from several localities in South America.

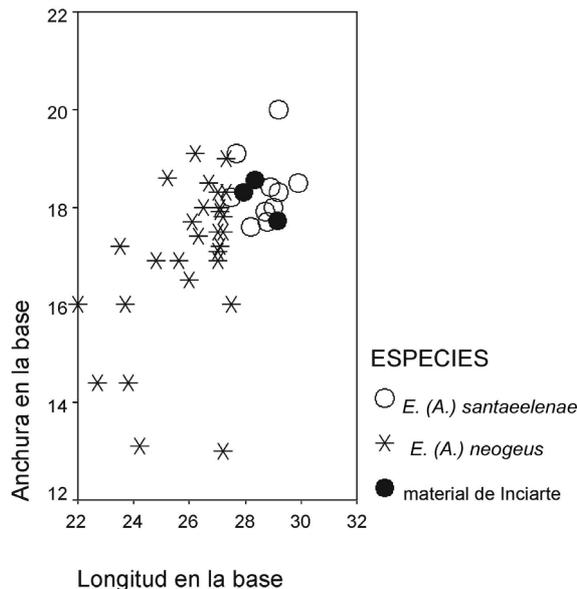


Figura 5. Análisis bivalente comparando los p3-4 inferiores de *Equus (Amerhippus) santaeelenae* del pozo de asfalto de Inciarte y los de *E. (A.) neogeus* de Argentina y Brasil. / *bivariate analysis of lower p3-4 of Equus (Amerhippus) santaeelenae* from the asphaltic well of Inciarte quarry compared with *E. (A.) neogeus* remains from Argentina and Brazil.

especie en Venezuela y es importante desde un punto de vista estratigráfico, ya que se trata de una especie característica del Pleistoceno Superior de las regiones de llanuras de Ecuador y Perú.

Si bien esta especie guarda cierta similitud con *E. (A.) neogeus* de Argentina y Brasil (Alberdi *et al.*, 2003), ya que ambas presentan los metápodos laterales II y IV comparativamente más reducidos, en una posición más posterior, sobresaliendo escasamente del eje del metápodo, *E. (A.) santaeelenae* se diferencia por su robustez. Esta característica está, posiblemente, relacionada con el ambiente donde se ha registrado, correspondiente a llanuras con suelos arenosos y blandos. *E. (A.) neogeus* es la especie más grácil comparativamente y se registra en las llanuras áridas de Argentina y Brasil, donde los datos paleoambientales indican, para el Pleistoceno Superior, un predominio de pastizales xerófilos y suelos más compactados. Asimismo, ambas especies tienen una clara diferenciación en sus preferencias dietarias. Los datos de $\delta^{13}\text{C}$ presentados por MacFadden *et al.* (1999) sugieren que *E. (A.) santaeelenae* tendría una dieta basada en pastos estrictamente C4, mientras *E. (A.) neogeus* tendría una dieta mixta entre pastos C3 y C4. Esta particularidad nos permite inferir para el yacimiento de Inciarte un ambiente de llanuras o sabanas abiertas, de suelos arenosos, tal vez dominadas por plantas con metabolismo C4, como gramíneas y poáceas.

Actualmente, la mayoría de los autores conside-

ran que el Pleistoceno en América del Sur se caracteriza por frecuentes y rápidas fluctuaciones climáticas que serían la causa de los avances y retrocesos de los hielos continentales. Estas oscilaciones han sido estudiadas principalmente en el extremo austral de América del Sur, donde se registran al menos dos avances durante el último glacial, en torno a 15.000-14.000 y 12.000-10.000 años AP (Clapperton, 1993). Las evidencias paleoclimáticas indican un cambio de condiciones áridas y secas a húmedas o subhúmedas en gran parte del continente. También se ha registrado un cambio significativo del nivel del mar, de aproximadamente 120 m (Fray y Ewing, 1963; Fairbanks, 1989) que en algunas regiones de la costa atlántica restringió estos ambientes. La coincidencia desde un punto de vista cronológico de estos eventos con la extinción de todas las especies de caballos en América del Sur ha producido más de una controversia sobre la causalidad de dichos eventos (Borrero, 1984; Politis *et al.*, 1995). En este sentido, los registros de caballos en los sitios paleo-indios de América del Sur son abundantes y frecuentemente se observan marcas de cortes o fracturas helicoidales en los huesos que evidencian su utilización como recurso alimenticio (Mengoni Goñalons, 1983; Miotti y Salemme, 1999). Las evidencias mejor documentadas proceden de la Región Pampeana (Martínez, 2001; Politis *et al.*, 1987, 1995; Politis y Gutiérrez, 1998) y la Patagónica (Alberdi *et al.*, 2001; Bird, 1988; Borrero, 2003;

Cuadro 1. Dimensiones de los dientes superiores e inferiores de *Equus (Amerhippus) santaeelenae* del pozo de asfalto de Inciarte siguiendo a Eisenmann *et al.* (1988). **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; **Pls:** número de pliegues de las fosetas; **APre:** prefoseta anterior; **DPre:** prefoseta distal; **APost:** postfoseta anterior; **DPost:** postfoseta distal; **Lpostf:** longitud mesio-distal del postfléxico en superficie; **Lazo:** longitud mesio-distal del lazo metacónido-metastilido en superficie / upper and lower tooth dimensions (in millimeters) of *Equus (Amerhippus) santaeelenae* from the asphaltic well of Inciarte quarry, following the nomenclature of the "Hipparion Conference" (Eisenmann *et al.*, 1988). **Ls:** mesio-distal surface length; **As:** buco-lingual surface width; **Lb:** mesio-distal basal length; **Ab:** buco-lingual basal width; **H:** tooth height; **LPr:** mesio-distal surface length of the protocone; **Pli:** pli caballin; **Pls:** number of plis in the fosettes; **APre:** anterior preffosette; **DPre:** distal preffosette; **APost:** anterior postffosette; **DPost:** distal postffosette; **Lpostf:** mesio-distal surface length of the postflexide; **Lazo:** surface length of the double knot: metaconide-metastylide.

| Inferiores | Sigla | L sup | A sup | L base | A base | Altura | L postfl. | L lazo | | |
|--------------|-------|-------|-------|--------|--------|--------|-----------|--------|--|--|
| MBLUZ-P-2641 | p2d | 36.02 | 15.63 | 31.15 | 14 | 54.07 | 16.14 | 17.15 | | |
| MBLUZ-P-2677 | p3d | 29.71 | 17.71 | 29.16 | 15.04 | 67.52 | 14.65 | 17.33 | | |
| MBLUZ-P-2676 | p4d | 28.52 | 18.56 | 28.34 | 15.2 | 80.43 | 12.86 | 16.2 | | |
| MBLUZ-P-2250 | p4i | 28.07 | 18.3 | 27.93 | 14.9 | 81.24 | 12.8 | 15.47 | | |
| MBLUZ-P-1944 | m1-2i | 26.34 | 17.39 | 25.07 | 14.3 | 63.22 | 11.9 | 14.96 | | |
| MBLUZ-P-1943 | m1-2i | 27.58 | 15.43 | . | . | 60.39 | 11.7 | 13.87 | | |

| Superiores | Sigla | L sup | A sup | L base | A base | Altura | L Pr | Forma Pr | Plc | Pls fosetas |
|--------------|-----------|-------|-------|--------|--------|--------|-------|---------------------|-----|-------------|
| MBLUZ-P-2253 | P2i | 38.43 | 26.34 | 39.7 | 25.14 | 58.93 | 8.07 | triangular reducido | 1 | 0-4-5-2 |
| MBLUZ-P-2248 | P2d | 39.11 | 27.15 | 38.59 | 25.85 | 60.92 | 8.06 | triangular reducido | 1 | 1-4-6-2 |
| MBLUZ-P-2249 | P3-4i(P4) | 28.91 | 27.96 | 26.9 | 29.3 | 80.04 | 12.53 | triangular | 1 | 3-4-3-1 |
| MBLUZ-P-2293 | M1-2i(M2) | 26.9 | 26.87 | 24.75 | 27.92 | 77.14 | 12.04 | triangular | 0 | 3-5-3-2 |
| MBLUZ-P-1942 | M3d | 28.65 | 23.95 | 27.5 | 21.6 | 34.16 | 11.78 | triangular | 1 | 3-5-3-1 |

Mengoni Goñalons, 1987; Martinic, 1992; Miotti y Salemme, 1999; Nami y Menegaz, 1991) de Argentina; del centro y sur de Chile (Dillehay y Collins, 1988; Montane, 1968; Núñez *et al.*, 1994); de Brasil (Guérin, 1991) y de Colombia (Correal Urrego, 1982).

En particular, las evidencias de coexistencia de cazadores-recolectores y poblaciones de *E. (A.) santaeelenae* provienen de dos sitios arqueológicos: el sitio El Cautivo ubicado en la zona costera de la Península de Santa Elena en Ecuador (Ficcarelli *et al.*, 2003) y el sitio Taima-Taima en Venezuela donde aparece una asociación de megafauna e industria lítica (Bryan *et al.*, 1978). Las evidencias de ambos sitios permiten suponer que *E. (A.) santaeelenae* fue un recurso alimenticio importante en la dieta de estas comunidades. En consecuencia, cabe suponer que por lo menos sobre algunas especies de équidos existió una presión cazadora importante que pudo haber afectado su equilibrio poblacional. Por otra parte, la particular especialización de *Equus (Amerhippus) santaeelenae* a una dieta estricta de pastos C4 pudo haber sido desventajosa hacia finales del Pleistoceno, cuando las evidencias paleoambientales indican un cambio significativo en las comunidades vegetales.

Agradecimientos

Agradecemos a E. Cerdeño y M. Ubilla sus comentarios críticos que han mejorado considerablemente el manuscrito. Queremos agradecer a J. Moody por todo su apoyo y por permitir el acceso a las colecciones, a H. Prieto, N. Cifuentes, L. Liseth, M. S. Nuñez, R. Ribera, E. Infante, T. Barros, A. Fariñas y A. Vilorio por su ayuda en las actividades de campo y laboratorio. También queremos agradecer a E. González por las tomas fotográficas del material. Este trabajo ha sido posible gracias al proyecto de investigación BTE2001-1864 de la DGICYT de España, así como a los subsidios de la SECYT-UNCEN, PICTO-04-11503, y el PIP-02773 del CONICET a JLP.

Bibliografía

- Alberdi, M.T. y Frassinetti, D. 2000. Presencia de *Hippidion* y *Equus (Amerhippus)* (Mammalia, Perissodactyla) y su distribución en el Pleistoceno Superior de Chile. *Estudios Geológicos* 56: 279-290.
- Alberdi, M.T. y Prado, J.L. 1992. El registro de *Hippidion* Owen, 1869 y *Equus (Amerhippus)* Hoffstetter, 1950 (Mammalia, Perissodactyla) en América del Sur. *Ameghiniana* 29: 265-284.
- Alberdi, M.T. y Prado, J.L. 1995. Los Équidos de América del Sur. En: M. T. Alberdi, G. Leone y E. P. Tonni (Eds.), *Evolución biológica y climática de la región pampeana durante los últimos cinco millones de años*. Monografía del Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, España 12: 293-308.

- 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. *Journal of Archaeological Science* 28: 411-419.
- Alberdi, M.T., Cartelle, C. y Prado, J.L. 2003. El registro Pleistoceno de *Equus* (*Amerhippus*) e *Hippidion* (Mammalia, Perissodactyla) de Brasil. Consideraciones paleoecológicas y biogeográficas. *Ameghiniana* 40: 173-196.
- Azzaroli, A. 1992. The present status of knowledge on the Ecuatorian species of the genus *Equus*. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 31: 133-139.
- Berry, C.T. 1939. Geology and Paleontology of Lake Tacarigua, Venezuela. *American of Philosophical Society Proceeding* 81: 200-215.
- Bird, J.B. 1988. *Travels and Archaeology in South Chile*. University of Iowa Press, Iowa City, 246 pp.
- Bocquentin-Villanueva, J. 1982. Notas sobre la fauna del Pleistoceno Superior de Taima-Taima depositada en el Museo del Hombre de Coro, Estado Falcón, Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 33: 479-487.
- Borrero, L.A. 1984. Pleistocene extinctions in South America. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 2: 115-125.
- Borrero, L.A. 2003. Taphonomy of the Tres Arroyos 1 Rockshelter, Tierra de Fuego, Chile. *Quaternary International* 109-110: 87-93.
- Bryan, A.L. y Gruhn, R. 1979. The radiocarbon dates of Taima-Taima. En: C. Ochsenius y R Gruhn (eds.), *Taima-Taima, A late Pleistocene kill site in Northernmost South America - Final reports of 1976 excavations*. CYPICS/South American Quaternary Documentation Program, Alemania, p. 53-58.
- Bryan, A., Casamiquela, R., Cruxent, J., Gruhn, R. y Ochsenius, C. 1978. An El Jobo Mastodon Kill at Taima Taima, Venezuela. *Science* 200: 1275-1277.
- Casamiquela, 1979. An interpretation of the fossil vertebrates of the Taima-Taima site. En: C. Ochsenius y R Gruhn (eds.), *Taima-Taima, A late Pleistocene kill site in Northernmost South America - Final reports of 1976 excavations*. CYPICS/South American Quaternary Documentation Program, Alemania, p. 59-76.
- Clapperton, C.M. 1993. *Quaternary Geology and Geomorphology of South America*. Elsevier Amsterdam, London, New York, Tokio, 796 pp.
- Correal Urrego, G. 1982. Restos de megafauna en la Sabana de Bogotá. *Caldasia* 13: 487-547.
- Dillehay, T.D. y Collins, M. 1988. Early Cultural Evidence from Monte Verde in Chile. *Nature* 332: 150-152.
- Eisenmann, V., Alberdi, M.T., De Giuli, C. y Staesche, V. 1988. Collected papers after the "New York International Hipparian Conference, 1981". En: M. Woodburne y P. Sondaar (eds.), *Studying fossil horses, 1, Methodology*. Leiden: E. J. Brill: 1-72.
- Fairbanks, R.G. 1989. A 17,000 year glacio-eustatic sea level record: influence of glacial melting rates of the Younger Dryas event and deep ocean circulation. *Nature* 347: 637-647.
- Ficcarelli, G., Coltorti, M., Moreno Espinosa, M., Pieruccini, P.L., Rook, L. y Torre, D. 2003. A model for the Holocene extinction of the mammals megafauna in Ecuador. *Journal of South American Earth Sciences* 15: 835-845.
- Fray, C. y Ewing, M. 1963. Pleistocene sedimentation and fauna of the Argentinian shelf. I. Winsconsin sea level as indicated in Argentine continental shelf sediments. *Proceedings of the Academy of Natural Science, Philadelphia* 115: 113-125.
- Guérin, C. 1991. La faune de vertébrés du Pléistocène supérieur de l'aire archéologique de Sao Raimundo Nonato (Piauí, Brésil). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série II* 312: 567-572.
- Jull, A.J.T., Iturralde-Vinent, M., O'Malley, J.M., MacPhee, R.D.E., McDonald, H.G., Martin, P.S., Moody, J. y Rincón, A. 2004. Radiocarbon dating of extinct fauna in the Americas recovered from tar pits. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research*, B223-224: 668-671.
- Karsten, H. 1850. Beiträgh zur kenntniss der gesteine des nördliche Venezuela. *Seits Deutschland Geologia Gesellschaft* 2: 345-361.
- Hoffstetter, R. 1950. Algunas observaciones sobre los caballos fósiles de América del Sur. *Amerhippus* gen. nov. *Boletín Informaciones Científicas Nacionales* 3: 426-454.
- Hoffstetter, R. 1952. Les mammifères Pléistocènes de la République de l'Equateur. *Mémoires de la Société Géologique de France* 66 : 224-232.
- Lemon, R.R.H. y Churcher, C.S. 1961. Pleistocene geology and paleontology of the Talara region, Northwest Peru. *American Journal of Science* 259: 410-429.
- MacFadden, B.J. y Azzaroli, A. 1987. Cranium of *Equus insulatus* (Mammalia, Equidae) from the Middle Pleistocene of Tarija, Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 7: 325-334.
- 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. *Quaternary Research* 19: 172-187.
- MacFadden, B.J., Cerling, T.E., Harris, J.M. y Prado, J. 1999. Ancient latitudinal gradients of C3/C4 grasses interpreted from stable isotopes of new World Pleistocene horse (*Equus*) teeth. *Global Ecology and Biogeography* 8: 137-149.
- Marcus, L.F. 1990. Traditional morphometrics. En: F.J. Rohlf y F.L. Bookstein (Eds.), *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop, University of Michigan, Museum of Zoology, Special Publication* 2: 78-122.
- Martínez, G. 2001. Archaeological research in Paso Otero 5 site. "Fish-tail" projectile points and megamammals in the Pampean Region of Argentina. *Antiquity* 75: 523-528.
- Martinic, M.B. 1992. *Historia de la Región Magallánica*. Santiago, 298 pp.
- McDonald, G.H., Moody, J.M. y Rincón A. 1999. Preliminary report on Pleistocene vertebrates from asphalt deposits in the Maracaibo basin, Venezuela. *Congreso Internacional-Evolución Neotropical del Cenozoico* (La Paz), Programa y Resúmenes 1: 27.
- Mengoni Goñalons, G.L. 1983. Prehistoric utilisation of faunal resources in arid Argentina. En: J. Clutton-Brock y C. Grigson (Eds) *Animals and Archaeology: I. Hunter and their prey*. *British Archaeological Reports* 163: 325-335.
- Mengoni Goñalons, G.L. 1987. Modificaciones culturales y animales en los huesos de los niveles inferiores del sitio Tres Arroyos 1 (Tierra del Fuego, Chile). *Anales del Instituto de la Patagonia* (Serie Ciencias Sociales) 17: 61-66.
- Miotti, L. y Salemme, M. 1999. Biodiversity, taxonomic richness and specialists-generalists during Late Pleistocene/Early Holocene times in Pampa and Patagonia (Argentina, Southern South America). *Quaternary International* 53/54: 53-68.
- Montane, J. 1968. Paleoindian remains from Laguna Tagua-tagua Central Chile. *Science* 161: 1137-1138.
- Nami, H.G. y Menegaz, A.N. 1991. Cueva del Medio: aportes para el conocimiento de la diversidad faunística hacia el Pleistoceno-Holoceno en la Patagonia Austral. *Anales del Instituto de la Patagonia* 20: 117-132.
- Nectario María, H. 1937. Los grandes mamíferos fósiles de la región de Barquisimeto. *Boletín de Geología y Minas*, Caracas 1: 1-20.
- Núñez, L., Varela, J., Casamiquela, R., Schiappacasse, V., Niemeyer, H. y Villagrán, C. 1994. Cuenca de Taguatagua en Chile: el ambiente del Pleistoceno superior y ocupaciones humanas. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 503-519.
- Politis, G. y Gutiérrez, M. 1998. Gliptodontes y Cazadores-Recolectores de la Región Pampeana (Argentina). *Latin American Antiquity* 9: 111-134.
- Politis, G.G., Prado, J.L. y Beukens, R.P. 1995. The human impact in Pleistocene-Holocene extinctions in South America. The Pampean case. En: E. Johnson (ed.), *Ancient Peoples and Landscapes*. Museum of Texas Tech University Lubbock, Texas, 187-205 pp.

- Politis, G., Tonni, E.P., Fidalgo F., Salemme, M. y Meo Guzmán, L. 1987. Man and Pleistocene Megamammals in the Argentine Pampa: Site 2 at Arroyo Seco. *Current Research in the Pleistocene* 4: 159-161.
- Prado, J.L. y Alberdi, M.T. 1994. A quantitative review of the horses *Equus* from South America. *Palaeontology* 37: 459-481.
- Prado, J.L. y Alberdi, M.T. 1996. A cladistic análisis of the horses of the tribe Equini. *Palaeontology* 39: 663-680.
- Reyment, R.A. 1991. *Multidimensional paleobiology*. Pergamon Press, 416 pp.
- Royo y Gómez, J. 1960. El yacimiento de vertebrados fósiles del pleistoceno superior de Muaco, estado Falcón, Venezuela, con industria lítica humana. *Report of the twenty - first session order. Part 4º Proceeding of section 4. Chronology and climatology of the Quaternary*, Copenhagen 1: 154-157.
- Schaub, S. 1935. Säugetierfunde aus Venezuela und Trinidad. *Schweizerischen Paläontologie Gessellschaft Abhandlungen* 55: 1-21.
- Spillmann, F. 1938. Die fossilen Pferde Ekuadors der Gattung *Neohippus*. *Palaeobiologica* 6: 372-393.
- Stock, C. y Harris, J. 2001. Rancho La Brea-A record of Pleistocene life in California. Seventh edition-Second Printing, Science Series, *Natural History Museum of Los Angeles County* 37: 1-113.
- Urbani, F. y Galárraga, F. 1991. [Inventario de menes de la Sierra de Perijá. Universidad Central de Venezuela. Facultad de Ingeniería. Escuela de Geología, Minas y Geofísica. Informe interno, 80 pp. Inédito.].
- Van Frank, R. 1957. A fossil collection from northern Venezuela. I. Toxodontidae (Mammalia: Notoungulata). *American Museum Novitates* 1850: 1-38.

Recibido: 4 de agosto de 2004.

Aceptado: 14 de julio de 2005.