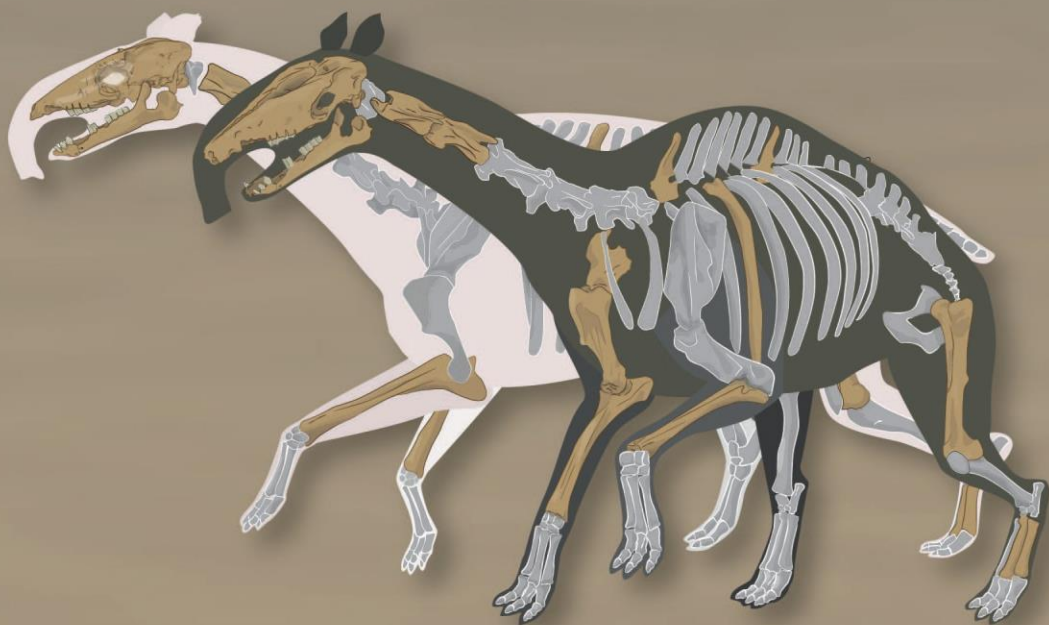


Ismael Martínez Rivera y Osvaldo Rojas Mondaca, Eds.

Macrauchenia

(*Macrauchenia patachonica*)

Un enigmático animal extinto de la
Cuenca de Calama



Publicación Especial N°1

Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama
Calama, Chile

Macrauchenia.

Un enigmático animal extinto de la Cuenca de Calama

Publicación Especial del Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama

© **Ismael Martínez Rivera y Osvaldo Rojas Mondaca**

ISBN 978-956-402-496-7

Impreso por Gráfica LOM

Impreso en Chile - Printed in Chile

Santiago de Chile, 2020.

Macrauchenia

Un enigmático animal extinto de la Cuenca de
Calama.

Publicación Especial del Museo de Historia Natural y Cultural
del Desierto de Atacama.

Ismael Martínez Rivera y Osvaldo Rojas Mondaca (Editores)



Autores

Javier N. Gelfo
Marcos Fernández-Monescillo
Valentina Flores-Aqueveque
Ismael Martínez Rivera

Diseño

Daniel Varas Allende

Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama

Corporación de Cultura y Turismo de Calama

Ilustre Municipalidad de Calama

Codelco, Distrito Norte

2020

Contenidos

Agradecimientos	7
Palabras Iniciales	9
Introducción	11
Capítulo 1	
<i>Macrauchenia</i> y la evolución de los Liptoterna	17
Capítulo 2	
<i>Las Macrauchenias</i> de Kamac Mayu	29
Capítulo 3	
Reconstrucción digital de la cavidad endocraneal de <i>Macrauchenia patachonica</i>	39
Capítulo 4	
Contexto geológico del sitio Kamac Mayu	51
Capítulo 5	
<i>De Macrauchenia</i> y otros huesos: La formación del Bonebed del sitio paleontológico Kamac Mayu	65
Capítulo 6	
<i>Guía anatómica de Macrauchenia patachonica</i>	85
Glosario	93
Edades de la Tierra, carta cronoestratigráfica	100
Plano de excavación de Kamac Mayu	

Agradecimientos

Esta publicación es fruto de la dedicación de variados colaboradores e instituciones que aunaron esfuerzos en la concreción de este libro.

Ismael Martínez Rivera, agradece a Osvaldo Rojas y al personal del Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama, a la amistad y colaboración mutua a lo largo de los años. A Nuriluz Hermosilla, por su confianza depositada en el rescate de Kamac Mayu. Al Dr. Patricio López, por involucrarse con el rescate y la colección, así como años de colaboración. A mi querida Vane Sanz, quien colaboró en la conservación del rescate de Kamac Mayu y posteriormente con el embalaje de la colección. Agradezco especialmente al Dr. Javier Gelfo (Museo de La Plata, Argentina) por su colaboración en la identificación de los especímenes de *Macrauchenia* y su espaldarazo en esta publicación. Al Dr. Marcos Fernández García, por su colaboración y promover el estudio endocraneal de *Macrauchenia*. A la Dra Valentina Flores-Aqueveque, por su entusiasmo e interés en participar en este libro. Al Dr. Luis A. Borrero, por su amistad y sus acertados comentarios del manuscrito. Al Dr. Marcelo Galvez y a Carlos Montoya, del Servicio de Diagnóstico por Imágenes de Clínica Las Condes, quienes colaboraron desinteresadamente en las tomografías de las *Macrauchenias*. Daniel Varas Allende, por el trabajo de diseño de este ejemplar. Finalmente, a Ingrid Rivas y Manuel Yañez de Gráfica Lom, toda mi gratitud.

Javier Gelfo agradece a Ismael Martínez por la invitación a participar en este volumen. Y a Patricio López Mendoza, por su generosidad al vincularme con los restos de Kamac Mayu.

Marcos Fernández García agradece fundamentalmente al Lic. Ismael Martínez Rivera, por brindar la posibilidad de estudio de estas faunas icónicas y todo el apoyo durante el proceso. Así mismo, agradece a la Dra. Mercedes Prámparo,

vice-directora del Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA), Mendoza, Argentina, por brindar apoyo y patrocinio institucional a este interesante proyecto paleontológico de Kamac Mayu, Calama, Chile. Por último, se agradece a la Dra. Maeva Orliac del Institut des Sciences de l'Évolution Montpellier (ISEM), Universidad de Montpellier, Francia; por enseñarme todo lo que sé sobre el estudio de estructuras endocraneales fósiles.

Valentina Flores-Aqueveque agradece a "*Manuel y Rodrigo, compañeros de mis días y del porvenir*".

Palabras iniciales

La Corporación de Cultura y Turismo y su Dirección de Museos y Patrimonio, entregan los resultados de sus investigaciones en publicaciones propias, de variados sitios patrimoniales de la Comuna de Calama, en esta oportunidad se entrega a público, esta publicación especial, con valiosa información científica del sitio Kamac Mayu en la ciudad de Calama, donde fueron descubierto valiosos vestigios de megafauna cuaternaria, el cual ha sido estudiado por importantes especialistas en estas materias, es así como se entrega el resultado que hoy llega a sus manos.

Se inician de esta forma, las publicaciones especiales, las que serán emitidas cuando se generen investigaciones específicas, en determinadas materias referidas, como en este caso, a las ciencias naturales. En esta oportunidad presentamos los importantes hallazgos de los vestigios de mamíferos fósiles, de la antigua cuenca que ocupa Calama en la actualidad, donde producto del traslado del Campamento Minero de Chuquicamata, en el proceso de construcción de sus complejos habitacionales, se encontraron variados vestigios de mamíferos fósiles, donde se destacan la presencia de macrauchenias (*Macrauchenia patachonica*), que constituyen los más abundantes ejemplares encontrados en el cono sur sudamericano, complementan, caballos y otros mamíferos extintos que habitaron esta zona a fines del Pleistoceno, lo que nos permite aproximarnos a un medio ambiente totalmente diferente al que conocemos hoy, sin duda con abundante vegetación y significativos recursos hídricos que permitieron el desarrollo de estas magnificas especies, creando el ambiente propicio para el asentamiento del hombre en tiempos posteriores.

Sin duda en este trabajo, no se puede avanzar solo, y es aquí donde siempre encontramos el permanente interés

en el resguardo, mantención y difusión de nuestro patrimonio natural y cultural de nuestro territorio. Agradezco a la Ilustre Municipalidad de Calama, representada en su Alcalde Sr. Daniel Augusto Pérez y su Cuerpo de Concejales, a Codelco Distrito Norte representada por su Gerente de Asuntos Comunitarios y Sustentabilidad, Señor Claudio Flores Álvarez, a nuestra Corporación de Cultura y Turismo de Calama, representada por su Directora Señora Evelyn Pizarro Peña, al Señor Patricio López Mendoza, por sus asesorías y sabia orientación en múltiples interrogantes relacionadas con estas materias, a la Señorita Jennyfer Rojas Vásquez por sus registros y ayuda en los terrenos, al Señor Javier Gelfo, de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad de Nacional de la Plata, Argentina, a la Dra. Valentina Flores-Aqueveque de la Facultad de Geología de la Universidad de Chile, al Señor Marcos Fernández García del Instituto IANIGLA de Mendoza, Argentina y al Señor Ismael Martínez Rivera, investigador asociado al Centro de Estudios del Hombre Austral, Instituto de la Patagonia, Punta Arenas, Chile, por su invaluable ayuda y empeño en la concreción del presente estudio.

Oswaldo Rojas Mondaca

Introducción

El yacimiento paleontológico de Kamac Mayu surgió de la tierra un día de 2004. Quien suscribe se encontraba efectuando un monitoreo arqueológico, relacionado con el proyecto habitacional Nueva Calama, de Codelco. Fue debido a la acción de una retroexcavadora que se encontraba haciendo una zanja para alcantarillado, se descubrió uno de los conjuntos óseos más representativos del Pleistoceno para territorio chileno.

Con la arqueóloga Nuriluz Hermosilla de Nawel consultores, a cargo del proyecto, se diseñó una estrategia para efectuar un plan de rescate. Gracias a la ayuda de la Dra. Isabel Cartajena, de la Facultad de Ciencias Sociales de la Universidad de Chile, se convocaron zooarqueólogos con orientación por la transición Pleistoceno-Holoceno, así como arqueólogos, una bióloga y una conservadora para la protección de evidencias.

Tuve la oportunidad de dirigir la excavación de rescate, en donde se colectaron un gran número de evidencias fósiles, las que configuran una de las colecciones más interesantes del Pleistoceno de nuestro país. La *Macrauchenia* es un animal relativamente escaso y a pesar que hay hallazgos a lo largo del Chile estos son más bien minoritarios (Ver López *et al.* 2018).

La excavación sistemática permitió la recuperación de un cúmulo de información, y si bien son numerosas las publicaciones académicas que se han desarrollado a partir de la colección, esta permanecía olvidada en un depósito de una universidad en la capital. Fue gracias a la gran gestión de Lílían Rosales de Codelco-DMH y del Museo de Historia Natural y Cultural del Desierto de Atacama y en particular de Osvaldo Rojas, que esta gran colección pudo ser digitalizada y devuelta a Calama en óptimas condiciones.



Fotografía del día del descubrimiento, de una serie de huesos fracturados se encontró un fragmento de mandíbula que coincidía con un maxilar y fragmento de cráneo *in situ*. Se observa la diferencia marcada entre las series dentales, considerado un rasgo para definir la especie *Macrauchenia*.

Este libro, por tanto, representa un esfuerzo de difusión de información científica acerca de una especie extinta en particular, *Macrauchenia patachonica*, y la comprensión que podemos tener actualmente de su desarrollo evolutivo y ambiente. El texto está pensado para alumnos de enseñanza media en adelante, básicamente por la terminología técnica empleada, sin embargo, adjuntamos un glosario que servirá de ayuda a cualquier entusiasta.

En el primer capítulo de este libro, Javier Gelfo, nos acerca a la evolución natural de *Macrauchenia*. ¿Cual es su lugar dentro de la cadena evolutiva?, ¿con que especies está emparentada?, ¿Tiene parientes vivos? Y otras preguntas podrán ser resueltas con su lectura.

El segundo capítulo, nuevamente el Dr. Gelfo aborda al conjunto de *Macrauchenias* que mejor conocemos, las del sitio paleontológico Kamac Mayu. Esta vez, el autor se enfoca en datos de huesos y frecuencia relativa y nos contará acerca de una manada de *Macrauchenias*.

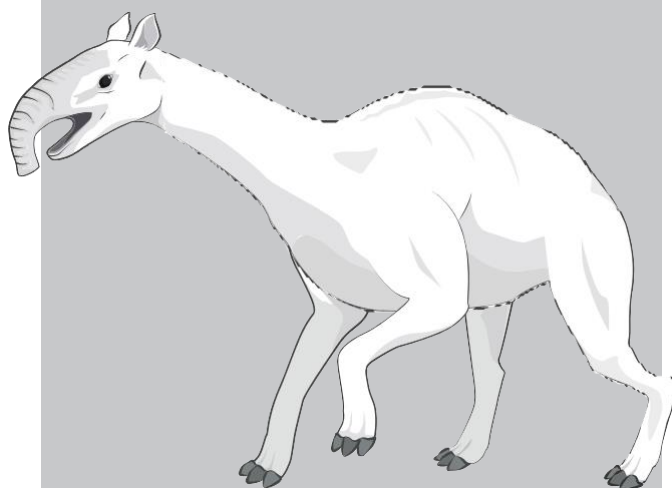
El tercer capítulo, a cargo de Marcos Fernández-Monescillo, aborda un estudio en profundidad de un par de cráneos fósiles de *Macrauchenia*, procedentes de Kamac Mayu, mediante tomografías el autor efectúa por primera vez la reconstrucción del neurocráneo de esta especie fósil.

Para el cuarto capítulo, Valentina Flores-Aqueveque aborda el estudio geológico del sitio Kamac Mayu, dándonos una pincelada de varios miles de años de evolución del paisaje de la Cuenca de Calama y en especial del yacimiento.

En el quinto capítulo, quien suscribe, aborda un estudio sobre la formación del conjunto óseo de Kamac Mayu, en relación a cómo pudieron haber muerto y como se preservaron los animales representados en el registro, aportando datos que contribuyen a la visión del paleoambiente, identificando procesos y agentes que ayudaron a la formación y preservación del conjunto.

Finalmente, en el sexto capítulo hacemos un acercamiento a los especímenes óseos de *Macrauchenia*, con la finalidad de mostrar su variabilidad y servir como guía a quienes quieran dar pasos en la paleontología del Pleistoceno. Desde ya les agradecemos.

Ismael Martínez Rivera



Capítulo I

Macrauchenia y la evolución
de los Litopterna

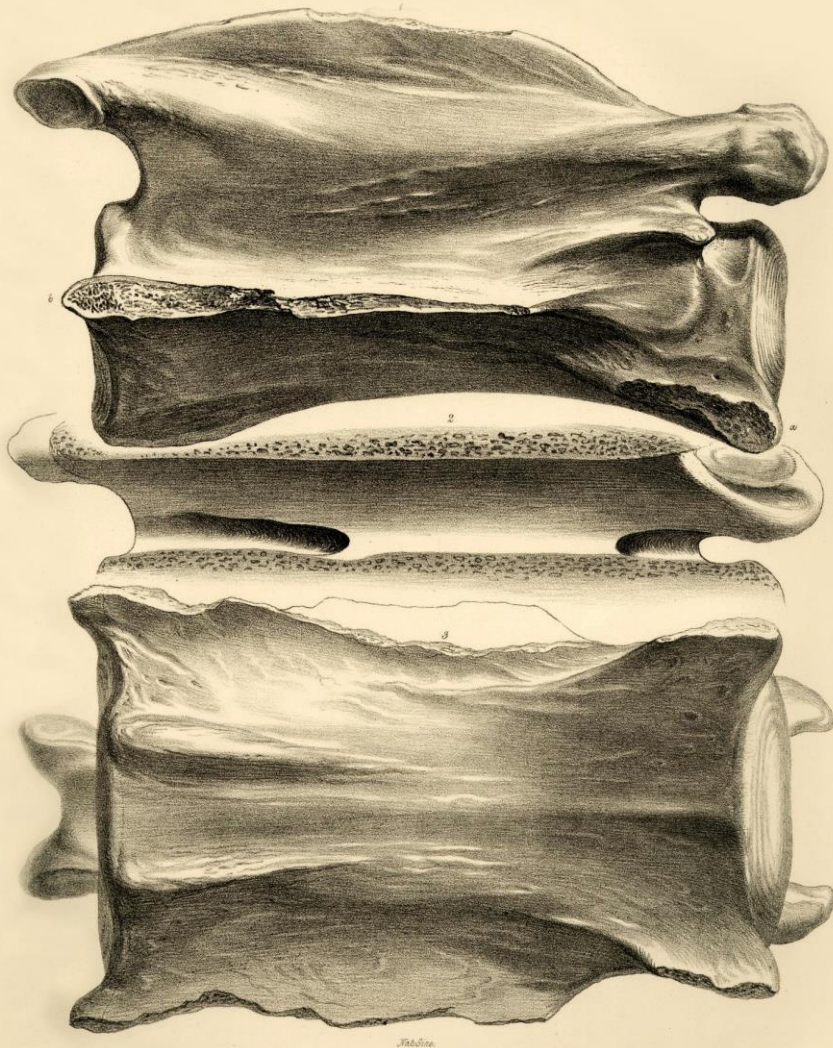
Macrauchenia y la evolución de los Litopterna

Javier N. Gelfo*

Hasta el momento, *Macrauchenia patachonica* constituye el último representante de un importante linaje de mamíferos herbívoros que evolucionó y se diversificó en América del Sur y la Antártida, durante un lapso de casi 50 millones de años, entre el Paleoceno y las postrimerías del Pleistoceno. Además de ser el último conocido, *Macrauchenia* es también desde una perspectiva de histórica, el primer fósil descrito dentro del linaje de los Litopterna.

Los primeros restos de *Macrauchenia* fueron descubiertos por Charles Darwin en 1834 en las proximidades del Puerto San Julián, provincia de Santa Cruz, Argentina. Los restos correspondían a varias vértebras, una porción del sacro y pelvis, y la mayor parte de la porción izquierda del esqueleto con la escápula, radio, ulna, pie anterior, fémur, tibia, fíbula, un metatarsal y la pata. Estos restos fueron estudiados y nominados como *Macrauchenia patachonica* por Owen (1838), quien utilizó para el género, el prefijo griego macro (μακρο), y a partir de las similitudes con los camélidos americanos, sumó el entonces nombre genérico de la llama y la vicugna, *Auchenia*. Por entonces se pensó que *Macrauchenia* correspondía a una forma intermedia entre los camélidos, otros rumiantes del orden Artiodactyla y un grupo que en las clasificaciones del siglo XIX reunía elefantes, caballos, hipopótamos y damanes, los Pachydermata.

* Paleontólogo. CONICET. División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n W1900FW A La Plata, Argentina.
(jgelfo@fcnym.unlp.edu.ar)
<http://jgelfo.wixsite.com/gelfo>



Cervical Vertebra of Macrauchenia.

Published by Smith, Elder & Co. 65, Cornhill, London.

Vértebra cervical de *Macrauchenia patachonica*. Reproducida con el permiso de John van Wyhe ed. 2002. The Complete Work of Charles Darwin Online (<http://darwin-online.org.uk/>)

Los Litopterna, constituyen uno de los cinco órdenes extintos de los denominados ungulados nativos de América del Sur (unAS), y uno de los experimentos evolutivos más interesantes de la historia de los mamíferos. La categoría Litopterna fue creado por Ameghino (1889) como una subdivisión dentro de los Perissodactyla. Sin embargo, en clasificaciones posteriores (Ameghino, 1904, 1906) desestimó su uso y consideró simplemente dentro de los Perissodactyla, a las familias que lo conformaban. El reconocimiento de los Litopterna como un orden distinto y endémico de América del Sur fue dado por Scott (1910). Si bien algunos autores plantearon agrupar a los Litopterna como un subgrupo del más diverso de los unAS, los Notoungulata (Gregory, 1910; Loomis, 1914), la propuesta de Scott fue la más utilizada hasta el presente, aunque como veremos, con algunas modificaciones en cuando a la incorporación o no de algunas familias. Esta determinación sistemática que los ubicó como un grupo endémico e independiente de otros ungulados conocidos, generó sin embargo cierta incertidumbre en cuanto al origen del grupo, algo que caracterizó también el estudio de los unAS en líneas generales.

Un gran número de autores han sugerido que los Litopterna, al igual que los restantes unAS evolucionaron *in situ* a partir de un mamífero placentario ancestral, emparentado a alguno de los ungulados arcaicos del Hemisferio Norte, formas que en algún momento fueron agrupados en el orden parafilético Condylarthra (e.g. Simpson, 1948, Cifelli, 1983a). Estas formas, de distribución prácticamente cosmopolita durante el Paleógeno, conformaron un grupo artificial que compartía mayoritariamente, una dentición bunodonte y braquiodonte, considerada usual y erróneamente, como un rasgo primitivo en sí mismo. La interpretación de la evolución de los caracteres dentales de los más tempranos Litopterna, llevó a Simpson (1948) a expresar la idea que los mismos, eran la evolución directa de los condilartros en América del Sur a lo largo del Cenozoico, mientras sus representantes se habían extinguido en otras latitudes. Pero el origen y las relaciones

filogenéticas de los Litopterna con otros grupos de mamíferos placentarios, se mantuvo durante demasiado tiempo a la sombra de clasificaciones artificiales que no expresaban en la taxonomía grupos monofiléticos. La propuesta de reunir a todos los unAS en el mirorden Meridiungulata (McKenna y Bell, 1997), si bien pretendió expresar un relativo consenso sobre la identidad única de éstos ungulados, excluía por ejemplo a sus posibles ancestros, los grupos sudamericanos de Condylarthra (i.e. Didolodontidae), a los que ubicaba en el mirorden Eparctocyona.

Parte de las preguntas sobre las relaciones filogenéticas de los unAS se zanjaron con la recuperación de colágeno antiguo y de ADN mitocondrial en restos fósiles, a través de un refinamiento permanente de las técnicas de extracción. Y fue nuevamente *Macrauchenia* el taxón que ha permitido incorporar información molecular a los análisis filogenéticos, determinando que los Litopterna, al igual que los Notoungulata, comparten un ancestro en común con los Perissodactyla antes que con cualquier otro grupo de mamíferos (Buckley, 2015; Welker *et al.*, 2015; Westbury *et al.*, 2017). Todos estos ungulados de dedos impares, quedaron reunidos en un nuevo agrupamiento los Panperissodactyla (Figura 1) que, de algún modo, retoma las primeras interpretaciones planteadas ya por Ameghino.

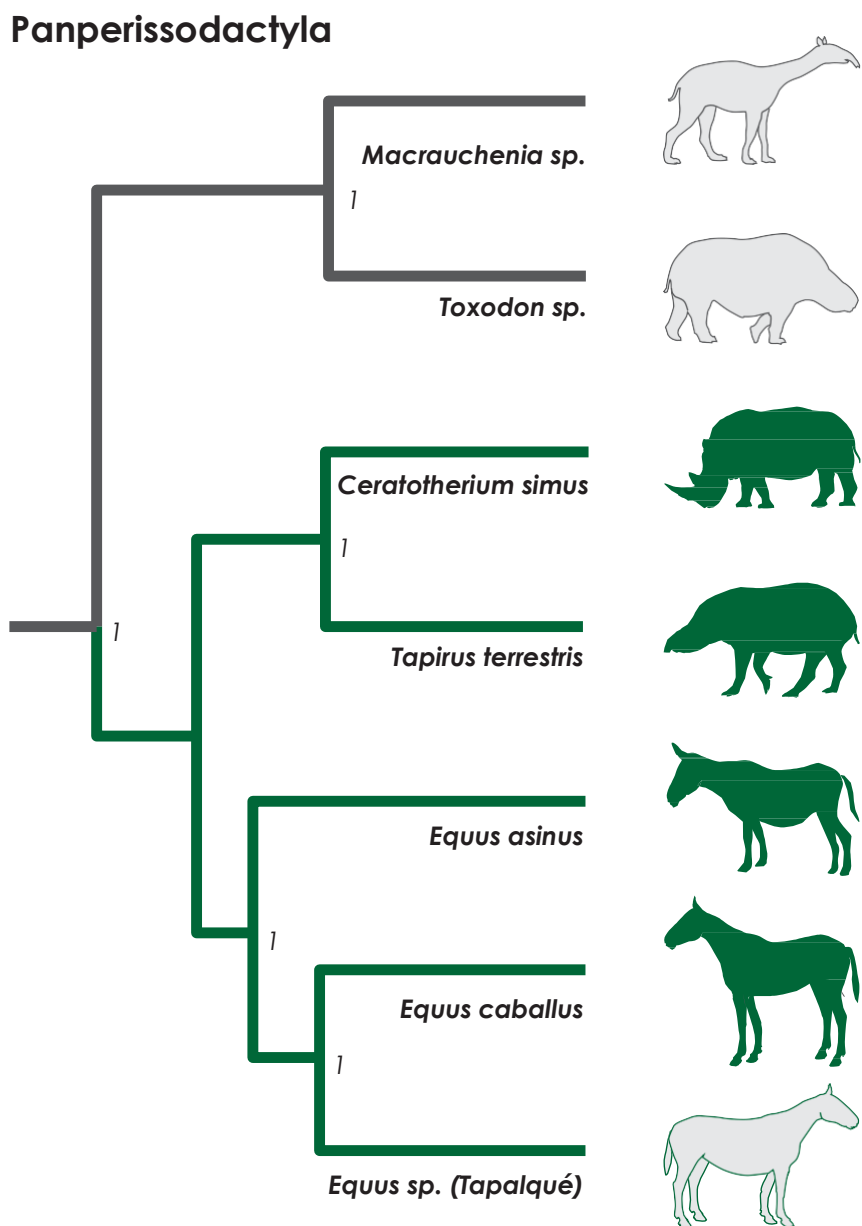


Figura 1. Relaciones filogenéticas de los Panperissodactyla indicando la posición de los Litopterna (arriba) y los Perissodactyla (abajo). Modificado de Welker et al., 2015.

El registro fósil más antiguo de los Litopterna corresponde a los Notonychopidae, del Paleoceno temprano. Durante el lapso Mioceno inferior - Plioceno temprano registraron su mayor diversidad, declinando hacia principios del Plioceno, y sobreviviendo con una única especie -i.e. *Macrauchenia patachonica*- registrada en diversos sitios arqueológicos en América del Sur.

La sistemática interna de los Litopterna en las revisiones más recientes, discute la ubicación de formas bunodontes como los Didolodontidae dentro de éste orden (Gelfo et al., 2016). Se reconocen entre los litopternas, diversos grupos como los Adianthidae que reúnen a formas del Eoceno al Mioceno temprano, con una tendencia al desarrollo de dientes selenodontes y una clara molarización del P4. Los Indaleciidae paleógenos fueron considerados alternativamente como parte de los Adianthidae, como una familia independiente y como parte de otro orden fuera de los Litopterna, los Notopterna (Soria, 1984). Una familia de gran importancia paleobiogeográfica dentro de los Litopterna, lo constituyen los Sparnotheriodontidae acotados al Eoceno temprano y que presentan una amplia distribución en América del Sur y dos especies registradas en el continente Antártico (Gelfo et al., 2017). Estos Litopterna, al igual que otro grupo de unAS, los Astrapotheria, habrían arribado al continente Antártico en algún momento del Paleoceno, antes de la interrupción del denominado Arco de Scotia y la posterior conformación de la Corriente Circumpolar Antártica durante el límite Eoceno-Oligoceno (Reguero et al., 2014).

A pesar de los grupos mencionados, tradicionalmente la macrosistemática de los Litopterna reconoció dos grandes agrupamientos familiares, los Proterotheriidae y los Macraucheniidae (Simpson, 1945). Los Proterotheriidae con un biocrón Oligoceno - Pleistoceno tardío, constituyen una de las formas clásicas dentro de los Litopterna. Aquí se reúnen herbívoros cursoriales de pequeño a mediano tamaño con dentición braquiodonte y tendencia a la bunolofo-selenodoncia, con incisivos usualmente transformados en defensas (I2-i3), caninos

ausentes, y nasales parcialmente reducidos (Soria, 2001). Estas formas reúnen a los Megadolodinae representados sólo por dos taxones exclusivamente bunodontes y geográficamente restringidos a bajas latitudes; y los Proterotheriinae, con denticiones más lofoselenodontes y una distribución más amplia en América del Sur. En los proterotheriinae se evidencia un importante paralelismo con la evolución de los miembros de los caballos, dada su temprana tendencia hacia la monodactilia funcional, con un miembro mesoaxónico en el cual el tercer dígito es el más desarrollado, y los dígitos dos y cuatro son reducidos, o en particular en el género *Thoatherium*, ausentes como ocurre con los dígitos uno y el cinco.

Un grupo particular de litopternas, con dentición más braquiodonte; mayor desarrollo de cúspides estilares labiales en los p3-4; protostilo en P3-M3; y paralófido en m1-3, conformó los Anisolambdidae, fueron considerados como una subfamilia dentro de los Proterotheriidae (Cifelli, 1983a,b) aunque también como formas del Eoceno temprano al Mioceno, convergentes con los proterotéridos del Oligoceno-Plioceno (Soria, 2001).

Los Macraucheniidae incluyen formas de mediano a gran tamaño registradas entre el Eoceno temprano y el Pleistoceno tardío de América del Sur. La dentición es completa, con dientes bunoselenodontes a selenodontes, y de braquiodontes o pseudohisodontes. Los cráneos son estrechos y bajos y presentan el rostro alargado. Un aspecto sobresaliente es la retracción de las narinas que se observa a lo largo de su evolución, lo cual ha permitido inferir la presencia de una probóscide en las formas más tardías. Las extremidades son robustas, tridáctilas y estructuralmente mesoaxónicas.

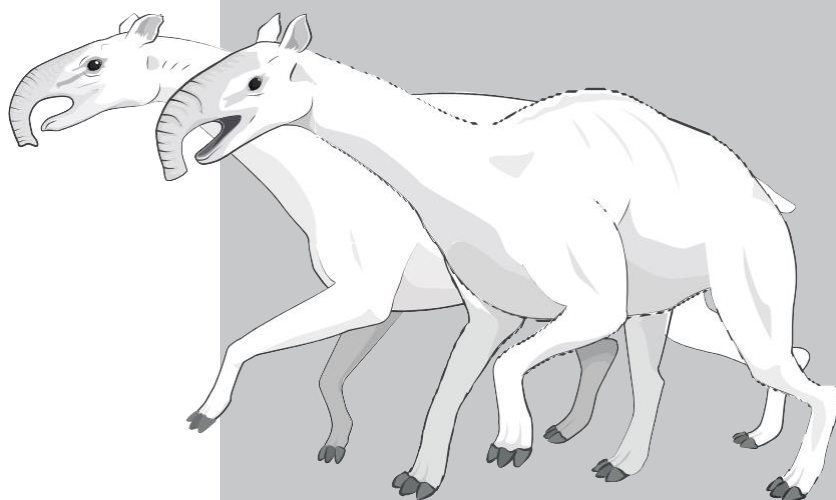
Dentro de los Macraucheniidae se han reconocido a los Cramaucheniinae y Macraucheniinae (Soria, 1981). La primera de estas subfamilias considerada como parafilética (Schmidt & Ferrero, 2014) reúne formas con caracteres primitivos y más generalizados. Desde éstas formas a los macraucheniinae se observan diversas tendencias evolutivas, tales como el alargamiento del rostro, la migración de las narinas a una posición posterodorsal; reducción extrema de nasales;

órbitas de abiertas a cerradas; el paso de una dentición bunoselenodonte a selenenodonte y de braquiodonte a protohypsodonte; desarrollo de fosetas en el trigónido; aparición de cemento en la superficie oclusal; y fusión de elementos del zeugopodio. Dentro de este grupo se ubica *Macrauchenia patachonica*, el último representante de un linaje que se desarrolló en América del Sur y la Antártida y que dejó una huella indeleble en la conformación de las comunidades de mamíferos del Cenozoico.

Bibliografía

- Ameghino, F. 1904. La perforación astragaliana en los mamíferos no es un carácter originariamente primitivo. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires*, 11, 349-460.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du crétacé supérieur et du tertiaire de Patagonie avec un parallèle entre leurs faunes mammalogiques et celles de L'ancien continent. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires, Series 3*, 15 (8), 1-658.
- Buckley, M. 2015. Ancient collagen reveals evolutionary history of the endemic South American 'ungulates'. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1806), 20142671.
- Cifelli, R.L. 1983a. The origin and affinities of the South American Condylarthra and early Tertiary Litopterna (Mammalia). *American Museum Novitates* 2772, 1-49.
- Cifelli, R.L. 1983b. Eutherian tarsals from the late Paleocene of Brazil. *American Museum Novitates* 2761, 1-31.
- Gelfo, J.N., López G. M. y M. Lorente. 2016. Los ungulados arcaicos de América del Sur: "Condylarthra" y Litopterna. *Contribuciones del MACN*, 8: 283-289.
- Gelfo, J. N., López, G. M., y S.N. Santillana. 2017. Eocene ungulate mammals from West Antarctica: implications from their fossil record and a new species. *Antarctic Science*, 1-11.
- Gregory, W.K. 1910. The orders of mammals. *Bulletin American Museum of Natural History*, 27: 1-524.
- McKenna, M.C. y S.K. Bell. 1997. *Classification of mammals above the species level*. New York: Columbia University Press.
- Loomis, F.B. 1914. *The Deseado Formation of Patagonia*. The Rumford Press, Concord, 232 pp.
- Owen, Richard. *The Zoology of the Voyage of HMS Beagle, During the Years 1832-1836*. Vol. 1. Nova Pacifica, 1980.

- Schmidt, G. y B. Ferrero. 2014. Taxonomic reinterpretation of *Theosodon hystatus* Cabrera and Kraglievich, 1931 (Litopterna, Macraucheniidae) and phylogenetic relationships of the family. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34 (5): 1231-1238.
- Scott, W. B. 1910. Mammalia of the Santa Cruz beds. Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia (1896-1899), 7: 1-156.
- Simpson, G.G. 1948. The beginning of the age of mammals in South America. Part 1. Bulletin of the American Museum of Natural History, 91, 1-232.
- Soria, M. F. 1981. Los Litoterna del colhuehuapense (Oligoceno tardío) de la Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales.
- Welker, F., Collins, M. J., Welker, F., Collins M. J., Thomas, J. A., Wadsley, M., Brace, S., Cappellini, E., Turvey, S.T., Reguero, M., Gelfo, J. N., Kramarz, A., Burger, J., Thomas-Oates, J., Ashford, D. A., Ashton, P., Rowsell, K., Porter, D. M., Kessler, B., Fisher, R., Baessmann, C., Kaspar, S., Olsen, J., Kiley, P., Elliott, J.A., Kelstrup, C., Mullin, V., Hofreiter, M., Willerslev, E., Hublin, J. J., Orlando, L., Barnes, I. y R.D.E. MacPhee. 2015. Ancient Proteins Demonstrate South American Ungulates are Laurasiatheres, not Afrotheres. *Nature*, 522, 81-84.
- Westbury, M., Baleka, S., Barlow, A., Hartmann, S., Paijmans, J. L. A., Kramarz, A., Forasiepi A.M., Bond, M., Gelfo, J.N., Reguero, M., López-Mendoza, P., Taglioretti, M., Scaglia, F., Rinderknecht, A., Jones, W., Mena, F., Billet, G., de Muizon C., Aguilar, J.L, Mac Phee, R. y M. Hofreiter. 2017. A mitogenomic timetree for Darwin's enigmatic South American mammal *Macrauchenia patachonica*. *Nature Communications*, 8, 15951.



Capítulo II

Las macrauchenias de
Kamac Mayu

Las macrauchenias de Kamac Mayu

Javier N. Gelfo*

En el yacimiento excepcional de Kamac Mayu, una importante concentración de fósiles se encuentra representada en niveles fluviales conformados por gravas arenosas y arenas, depositados sobre canales kársticos de la Formación Chiu-Chiu (Chong Diaz y Jensen, 2004). La diversidad faunística conservada comprende restos de Aves Rheidae y mamíferos representados por el équido *Hippidion saldiasi*, Xenarthra indeterminados, camélidos como *Lama gracilis* (Camelidae, Mammalia) (López y Labarca 2005, Alberdi *et al.* 2007, Martínez *et al.* 2009) y una profusa cantidad de restos de *Macrauchenia patachonica* indicando la presencia de varios individuos (Gelfo *et al.*, 2008).

Tafonómicamente se destaca que, si bien algunos de los restos analizados presentan fracturas, no hay evidencia de meteorización, lo que permite inferir condiciones rápidas de sepultamiento (López y Labarca, 2005). El conjunto de restos muestra la preponderancia de huesos largos, en particular se destacan los elementos metacarpales y metatarsales, seguidos de húmeros y fémures. También existen cráneos y mandíbulas en buen estado de preservación (Figura 2).

Si bien se coleccionaron un total de 14 metapodios, los que constituyen los elementos más abundantes, muchas de sus epífisis proximales se encuentran fracturadas. Esto dificulta la correcta diferenciación de metacarpales y metapodios, por lo cual un número mínimo de 3 individuos fue inferido a partir de los restantes elementos.

* Paleontólogo. CONICET. División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata. Paseo del Bosque s/n W1900FW A La Plata, Argentina.
(jgelfo@fcnym.unlp.edu.ar)
<http://jgelfo.wixsite.com/gelfo>

Prácticamente, la totalidad del esqueleto se encuentra representado (Figura 3). Existen distintos elementos a tener en cuenta para realizar estimaciones sobre la edad que habrían tenido las *Macrauchenias* al morir y así poder realizar inferencias paleobiológicas. A pesar de que el desgaste de las piezas dentarias se incrementa a lo largo de la vida del individuo y como consecuencia de un mayor uso de la batería dentaria, existen otros elementos que pueden influir en el mismo. El incremento en el desgaste puede corresponder a la incorporación de vegetales más abrasivos en la dieta o incluso a factores externos, como ser la incorporación involuntaria ceniza volcánica.

En la dentición de los cráneos y mandíbulas descubiertos en Kamac Mayu, puede observarse, sin embargo, un bajo desgaste en las superficies oclusales de los dientes, sugiriendo un escaso uso de los mismos. Otro elemento importante en la inferencia etaria lo constituye la erupción de las distintas piezas dentarias. Los últimos molares tanto superiores como inferiores (M3/3) no se encuentran en ninguno de los cráneos o mandíbulas completamente erupcionados. Por otra parte, uno de los cráneos de *Macrauchenia* exhibe una fractura en el sector del maxilar derecho en donde puede constatarse los P3 y P4 en pleno proceso de erupción (Figura 4). Éstas características permiten atribuir la mayor parte sino todos los restos a individuos juveniles. En efecto, utilizando un parámetro actualista, cabe destacar que los P3 en los Bovidae erupcionan aproximadamente entre el primer año y medio y el segundo año y medio de vida, mientras que en los équidos, más próximos a *Macrauchenia* desde una perspectiva filogenética, lo hacen durante el tercer año. La erupción del P4 suele ser posterior a la del M1 en los mamíferos placentarios, y éste evento ocurre entre el segundo año y medio y el tercer año de vida en los bóvidos, mientras que en los caballos, la aparición se dilata al cuarto año.

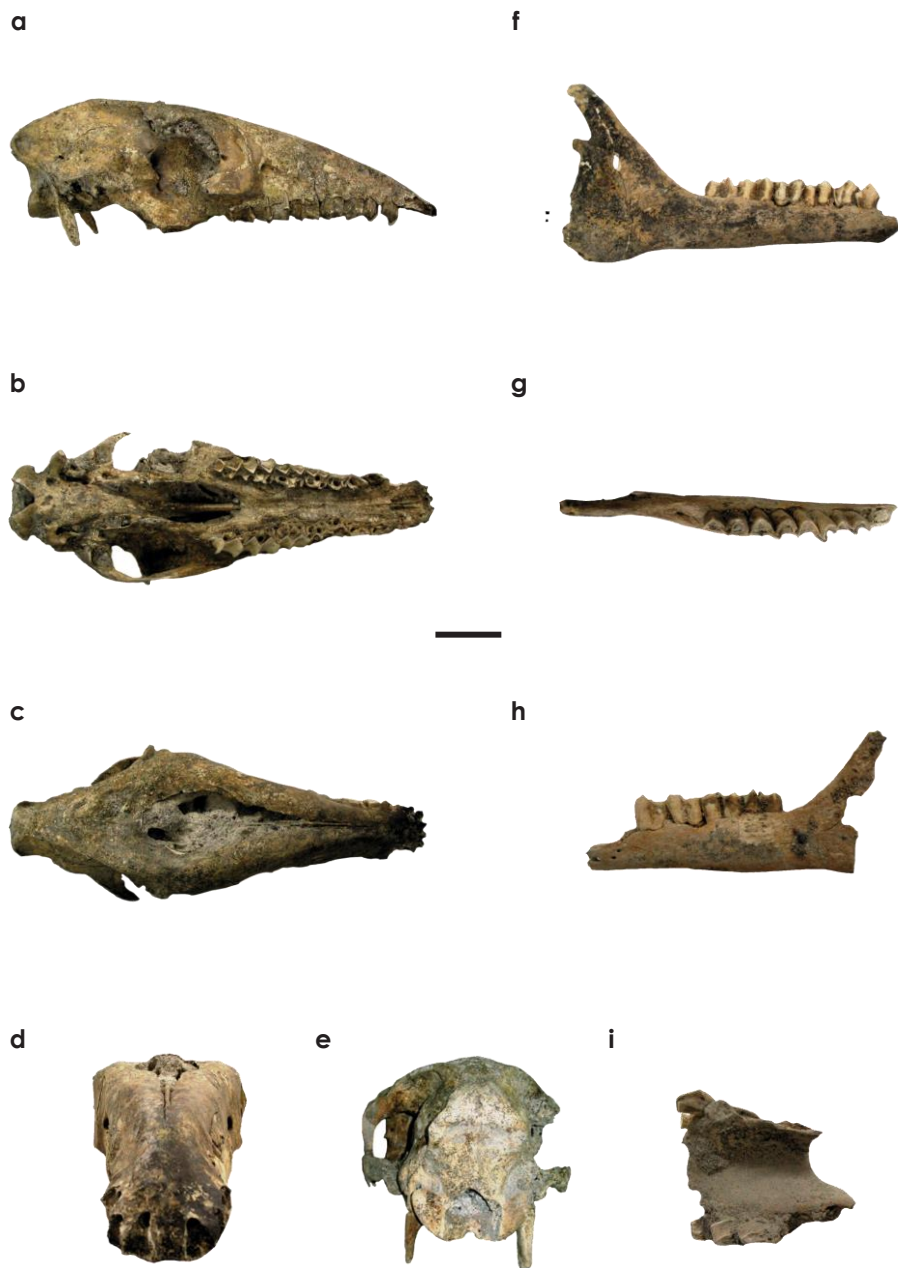


Figura 2. Restos craneanos de *Macrauchenia patachonica* de Kamac Mayu. Cráneo en distintas vistas (a-e), hemimandíbula derecha vista lateral (f), hemimandíbula izquierda en distintas vistas (g-h), fragmento de premaxilar (i). Escala aproximada 10 cm.

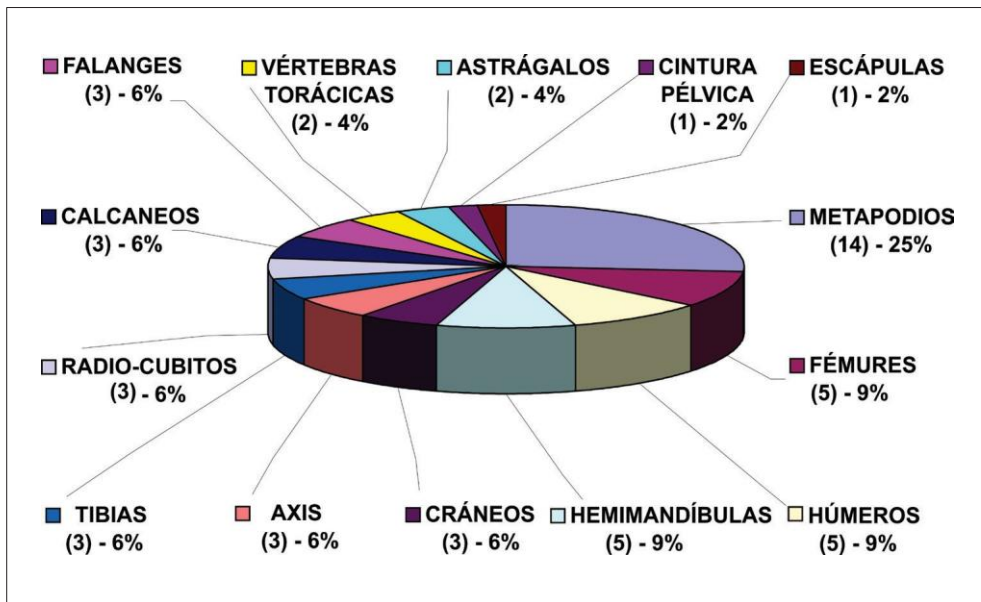


Figura 3. Representatividad de las partes esqueléticas de los restos de *Macrauchenia patachonica* encontrados en Kamac Mayu. Entre paréntesis se destaca la cantidad de cada elemento.

Los restos esqueléticos muestran además otros aspectos interesantes y complementarios para la inferencia de la edad de los individuos. El autopodio de *Macrauchenia* es comparable por la presencia de tres dígitos al de los *Perissodactyla*, en particular al del género viviente *Rhinoceros* que también es tridáctilo. Sin embargo, entre ambos géneros existen algunas diferencias sustanciales a nivel del zeugopodio. *Macrauchenia* presenta radio y ulna robustos y bien desarrollados, los cuales quedan completamente fusionados en los individuos adultos (Figura 5) mientras que en los rinocerontes éstos elementos permanecen independientes. Elementos fusionados parcialmente pueden encontrarse en otros perisodáctilos. En *Equus* la epífisis distal de la ulna se osifica antes del año de vida a partir de un núcleo independiente de la diáfisis, y se fusiona al extremo distal del radio. La diáfisis ulnar sin embargo, esta reducida y termina distalmente en punta, en una posición algo más distal a la parte media del radio.

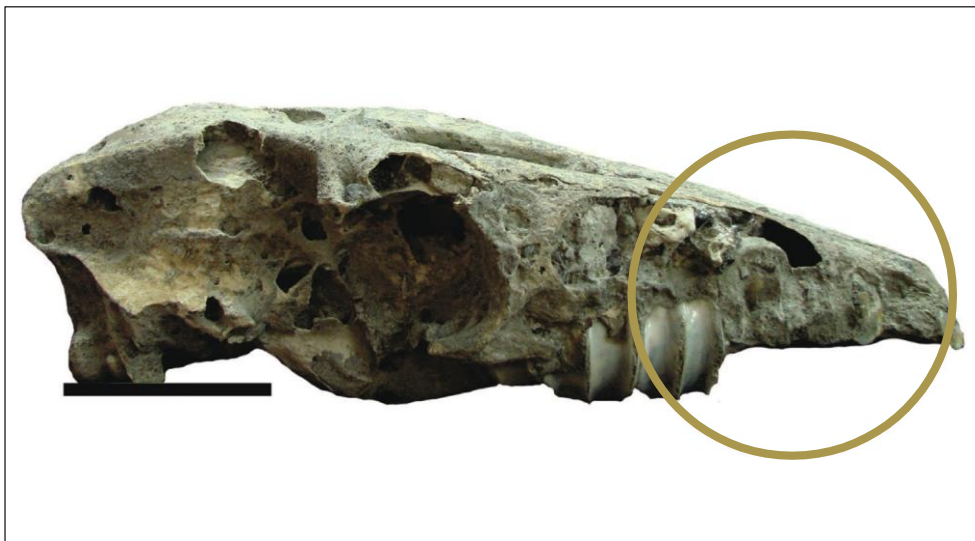


Figura 4. Detalle de uno de los cráneos mostrando la erupción de P3-4. Escala aproximada 10 cm.

En contraste, con lo expuesto ciertos aspectos morfogenéticos del zeugopodio de *Macrauchenia*, pueden compararse con el de algunos *Artiodactyla*. *Bos taurus* presenta un radio corto y ancho, mientras que la ulna no se encuentra reducida como en los équidos. En estos bóvidos, antes de los tres años la epífisis distal de la ulna se fusiona a la diáfisis de este hueso. El radio y ulna quedan fusionados en los adultos a excepción de los forámenes interóseos proximal y distal. En los radios y ulnas de las macrauchenias recuperadas pueden observarse elementos parcialmente fusionados (epífisis proximales y la mayor parte de la diáfisis); radio y ulna asociadas pero sin llegar a encontrarse completamente fusionadas y al menos una ulna aislada sin ninguna evidencia de unión con elementos del radio e incluso con la epífisis distal completamente desprendida (Figura 5).

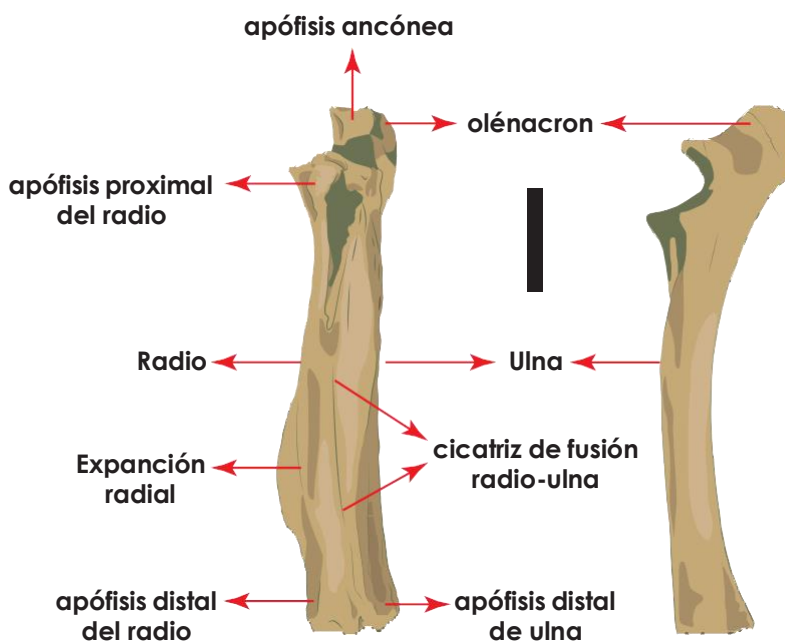


Figura 5. Zeugopodio de *Macrauchenia patachonica*. Izquierda: radio y ulna fusionados en un individuo adulto (MLP 12-1424). Derecha: ulna aislada de Kamac Mayu. Escala aproximada 10 cm.

En síntesis, la falta de fusión entre radio y ulna, la escasa osificación general entre las diáfisis y las epífisis en los huesos largos, las series eruptivas de molares y premolares, y el escaso desgaste de las piezas dentales, permite inferir que los restos óseos representados pertenecían en todos los casos a individuos juveniles de *Macrauchenia patachonica*.

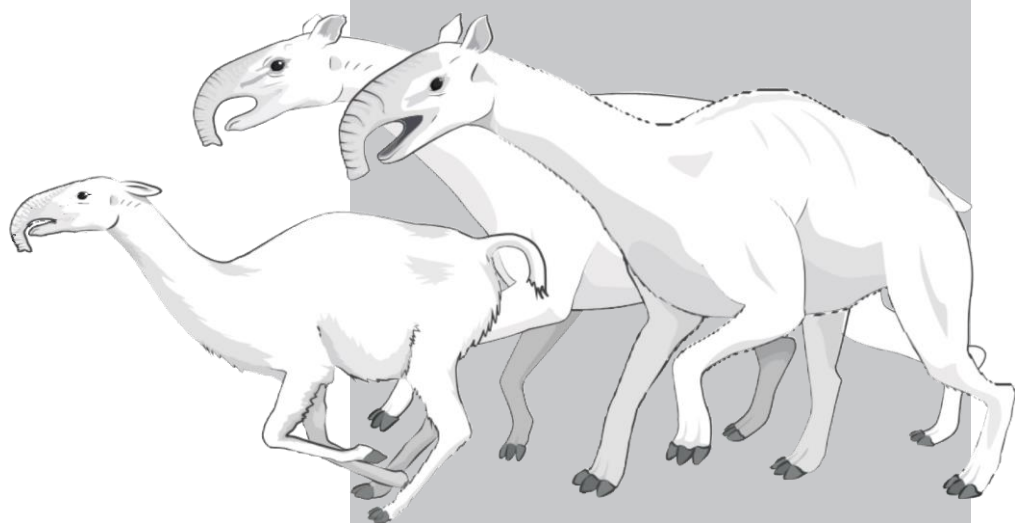
El análisis en su conjunto indica la presencia no solo del registro más abundante de macrauchenias, sino que la acumulación de individuos juveniles permite especular sobre las posibles conformaciones de manadas. La misma en este caso se encontraba conformada por un NMI de tres, aunque es muy probable que el número de individuos haya sido superior. Los individuos parecen haber sido sepultados conjuntamente en un único evento catastrófico fluvial,

brindando una evidencia fuerte sobre la presencia de hábitos gregarios en *Macrauchenia patachonica*. Desde un punto de vista comparativo, actualmente las manadas de vicuñas y de guanacos presentan una media de 4.8 y 3.5 individuos respectivamente (Lucherini, 1996), por lo cual en el caso analizado el NMI de tres, parece numéricamente significativo. El sesgo en la composición etaria podría explicarse por el mismo evento que generó la muerte y sepultamiento de los individuos. La ausencia de adultos en edad reproductiva en la muestra, puede explicarse por una respuesta diferencial, dada la mayor fortaleza física respecto a los juveniles, ante el evento catastrófico que generó el sepultamiento. Si se asume una expectativa de supervivencia al mencionado evento, similar entre individuos adultos de edad postreproductiva y juveniles, podría inferirse la ausencia de los primeros en la manada. Por otra parte, la asociación conjunta de individuos juveniles de *Macrauchenia* con *Hippidion saldiasi* y *Lama gracilis* en Kamac Mayu, permite plantear la hipótesis de territorios comunes de cría y reproducción para estos ungulados.

La riqueza de estos restos en su conjunto trasciende la valorización de los fósiles como objetos. Las jóvenes macrauchenias de Kamac Mayu no solo enriquecen la diversidad del afloramiento, sino que cuentan una nueva página en la historia de los Litopterna.

Bibliografía

- Alberdi, M. T., J. L. Prado, P. López, R. Labarca e I. Martínez. 2007. *Hippidion saldiasi* Roth, 1899 (Mammalia, Perissodactyla) en el Pleistoceno tardío de Calama, norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 157-171.
- Chong Díaz, D. y A. Jensen. 2004. Informe geológico del sitio de hallazgo de restos de vertebrados en el sector urbano de la ciudad de Calama, sector de Kamac Mayu. Antofagasta, Chile. 5 pp.
- Gelfo, J. N.; López, P. e I. Martínez. 2008. Una manada de *Macrauchenia* (Litopterna, Mammalia) del Pleistoceno Tardío de Kamac Mayu, Calama II Región, Chile. *Actas del III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados – Neuquen, Patagonia, Argentina*. p.: 110.
- López, P. y R. Labarca. 2005. *Macrauchenia* (Litopterna), *Hippidion* (Perissodactyla), Camelidae y Xenarthra en Calama (II Región): comentarios taxonómicos y tafonómicos. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* 355: 7-10.
- Lucherini M. 1996. Group size, spatial segregation and activity of wild sympatric vicuñas *Vicugna vicugna* and guanacos *Lama guanicoe*. *Small Ruminant Research*, 20: 193-198.
- Martínez, I., Cartajena, I. y P. López. 2009. Presence of Late-Pleistocene Rheidae in the Oasis of Calama (Second Region, Chile). *Current Research in the Pleistocene* 26:164-166.



Capítulo III

Reconstrucción digital de la
cavidad endocreaneal de
Macrauchenia patachonica

Reconstrucción digital de la cavidad endocraneal de *Macrauchenia patachonica*.

Marcos Fernández-Monescillo*

Los litopternos —Orden Litopterna— son un grupo peculiar de mamíferos que habitaron en el continente sudamericano durante el Cenozoico, y que llegaron incluso al continente antártico (Gelfo et al. 2017). Estos animales junto con otras faunas nativas sudamericanas (p.ej., Toxodontidae) se extinguieron en el evento de extinción de megafauna del Cuaternario. Los litopternos se dividen en dos superfamilias Macrauchenioidea y Proterotheroidea.

La especie *Macrauchenia patachonica* fue “bautizada” por el naturalista, anatomista y paleontólogo Richard Owen. Este autor en el año 1883 describió algunas partes de varios restos craneales y poscraneales de este taxón. Estos restos a su vez, fueron descubiertos por Charles Darwin en el puerto San Julián en las costas de Patagonia (Ameghino 1889). La primera clasificación, basada en las características morfológicas, lo ubicaron como miembro del orden de los paquidermos, con fuerte afinidad con los rumiantes y en especial con los camélidos. Las características más notables en las primeras descripciones hacen referencia a su largo cuello, precisamente el nombre *Macrauchenia* viene del griego Μακρά (largo) y αυχήν, (cervix). Ameghino (1889) creó el orden Litopterna que consideró dentro del Ungulata y concretamente en Perissodactyla. Ameghino en esa misma obra, indica los sucesivos descubrimientos que llevaron a conocer más y mejor a los miembros de la familia Macrauchenidae y más concretamente al género *Macrauchenia*. Estos nuevos descubrimientos efectuados en las décadas del 50 y 60 del siglo XIX, fueron realizados por

* Museo de Paleontología, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Vélez Sarsfield 249, X5000JJC, Córdoba, Argentina. mfernandezmonescillo@gmail.com

personajes tan ilustres como Bravard, Burmeister, Gervais, y Huxley.

Los últimos análisis filogenéticos (basados en colágeno) identifican a los litopternas y los notoungulados (faunas simpátricas a estos) como próximos filogenéticamente a los ungulados actuales y más concretamente a los perisodáctilos (Buckley 2015, Welker *et al.* 2015), lo que serían équidos, tapires y rinocerontes actualmente. En este sentido, propone crear el superorden Panperissodactyla para aunar a los litopternos, los notoungulados y los perisodáctilos actuales (Welker *et al.* 2015).

En los últimos años se ha comenzado a usar la tomografía axial computarizada en el campo de la paleontología de vertebrados. El propósito es el estudio de las estructuras internas de los fósiles de forma no destructiva y con una gran calidad de imagen. Estos estudios, fundamentalmente se centran en cavidades endocraneales como la cavidad cerebral (Radinsky 1981, Dozo & Martínez 2015; Fernández-Monescillo *et al.* 2019), o por ejemplo la cavidad de los senos craneales (Siliceo *et al.* 2011), o la de los conductos auditivos (Macrini *et al.* 2013, Forasiepi *et al.* 2016).

Los primeros estudios paleoneuronales fueron realizados en base a la propia fosilización de las cavidades endocraneales, seguidos de la realización de moldes de la cavidad cerebral, mediante el empleo de gomas o látex, que se introducían a través del foramen magnum (Gervais 1869; Simpson 1932, 1933; Patterson 1937; Dechaseaux 1956, 1962; Radinsky 1981). La forma del cerebro está íntimamente ligada con la biología del propio taxón de estudio, y por lo tanto es un reflejo de la misma; en este sentido, su forma y tamaño relativo respecto al total del cuerpo, además de las características locomotoras óseas del esqueleto poscraneal, permite realizar inferencias paleoecológicas sobre el ambiente en el que se encontraban estos taxones.

Los estudios endocraneales de los fósiles permiten conocer de manera cuantitativa y cualitativa las características cerebrales. Los estudios cuantitativos se basan fundamentalmente en la presencia/ausencia y disposición de distintas estructuras como:

i) circunvoluciones cerebrales (p.ej., surco silviano, surco lateral), ii) lóbulos (p.ej., lóbulo olfatorio o piriforme); iii) disposición de los nervios craneales; iv) disposición de los forámenes craneales (p.ej., fenestra piriforme). Por otro lado, las estimaciones cuantitativas formalmente estudiadas son: i) volumen de la cavidad cerebral; ii) volumen del lóbulo olfatorio; iii) superficie del neocórtex; iv) superficie del lóbulo piriforme.

El coeficiente de encefalización (EQ, Radinsky 1981) informa de la relación del tamaño cerebral respecto a la masa total del individuo fósil o taxón de estudio. Las estimaciones de EQ más empleadas en mamíferos se basan fundamentalmente en las siguientes ecuaciones: $EQ1 = EV/0.12 (EM)^{0.67}$, definido por Jerison (1973), o $EQ2 = EV/0.055 (EM)^{0.74}$ definido por Eisenberg (1981). Ambos cálculos requieren previamente de la estimación de la masa corporal del individuo fósil del taxón de estudio, así como del volumen de la cavidad endocraneal (EV). En este sentido, las estimaciones de la masa corporal del taxón que nos ocupa (*Macrauchenia patachonica*) ofrece un rango de valores muy amplio. Las estimaciones menores indican un resultado de 781 y las mayores llegan a 2843,3 (ver Fariña et al. 1998). Los valores intermedios, y por lo tanto los más conservativos, indican: i) 830 kg (basado media aritmética basada en la longitud del fémur), ii) 1100 kg (valor obtenido en base a escalado respecto a modernos camélidos sudamericanos [Fariña 1996] modelo en escala (*scale model*, Fariña 1995).

En el yacimiento de estudio de este libro, Kamac Mayu, se han conseguido recuperar dos cráneos de *M. patachonica* sin signos de deformación, el cráneo KM.A4B4.C3.RP3 se encuentra completamente conservado (Fig. 1), mientras que el cráneo KM.B3.C3.RP22 es fragmentario rostralmente, pero en el que se conserva enteramente la mitad caudal y por lo tanto la cavidad cerebral (Fig. 2).

Los antecedentes en el estudio de la cavidad cerebral de los litopternos no son muy amplios a día de hoy, siendo esta la bibliografía existente: i) *Proterotherium* (Simpson 1933); ii) *Diadiaphorus* (Scott 1910); iii) *Toatherium* (ver Radinsky 1981);

iv) *Promacrauquenina* (ver Radinsky 1981), v) *Huayqueriana* cf. *H. cristata* y *Tetramerorhinus lucarius* (Forasiepi et al. 2016). En la mayoría de casos, se han descrito las características morfológicas fundamentalmente del neocórtex, la disposición de los surcos cerebrales y lóbulos olfatorios. En el caso de *Huayqueriana* cf. *H. cristata* además se ha estimado la EQ con un valor de 0,46 y 0,41 (Fernández-Monescillo et al. 2019).

Las estimaciones preliminares de la EQ de *M. patachonica* indican valores similares al rango que actualmente muestran los perisodáctilos ceratomorfos actuales (tapir amazónico, *Tapirus terrestris* EQ1=0,52 y EQ2=0,49; rinoceronte indio, *Rhinoceros unicornis* EQ1=0,36 y EQ2=0,28; rinoceronte blanco, *Ceratotherium simum* EQ1=0,40-0,41 y EQ2=0,32-0,34; y rinoceronte negro, *Diceros bicornis* EQ1=0,39-0,62; y EQ2=0,32-0,53; ver Kruska 1973); mientras que son valores muy por debajo de los que muestran perisodáctilos hipomorfos actuales y más concretamente del género *Equus* (EQ=0,95-1,78; EQ2=0,88-1,68; ver Kruska 1973). Si se compara con faunas extintas, pero simpátricas durante el Pleistoceno, nos encontramos valores menores pero similares a los que muestra, por ejemplo, *Toxodon platensis* (EQ1=0,43 o EQ2=0,35; Fernández-Monescillo et al. 2019).

Los resultados preliminares sobre la evolución del tamaño relativo del linaje macrauquénido (Fam. Macraucheniiidae) desde el Mioceno superior de Huayquerías (*H. cristata*; IANIGLA-PV 29, holotipo) hasta el Pleistoceno de Kamac Mayu (KM.A4B4.C3.RP3, y KM.B3.C3.RP22) indicarían una pequeña reducción en los valores de EQ. Estos datos vendrían a confirmar tal y como ocurre en Notoungulados (Fernández-Monescillo et al. 2019), la hipótesis de una selección neutral en la presión depredadora sobre el cerebro de los macrauqueninos. Durante el Pleistoceno, la presencia de carnívoros procedentes de Norteamérica en Sudamérica se ve fuertemente incrementada, y por lo tanto pasan a ser ambientes con una mayor presión depredadora. Jerison (1973) propuso a una mayor presión depredadora (ambiente con mayor presencia de carnívoros), como un posible modificador de la EQ, lo cual de forma preliminar no parece afectar en el caso de las faunas nativas sudamericanas en su conjunto.

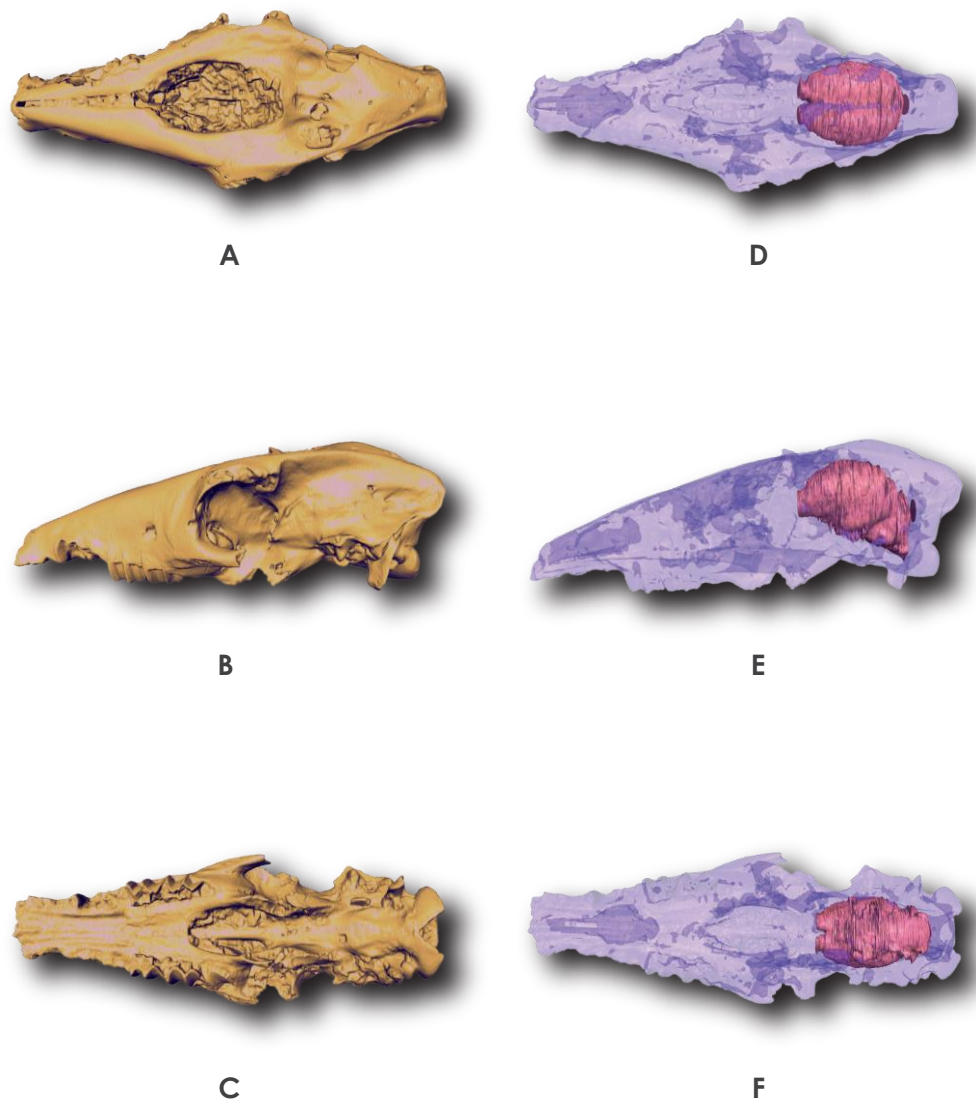


Figura 1. Cráneo de *Macrauchenia patachonica* (KM.A4B4.C3.RP3.)

Reconstrucción digital del cráneo; **A.** Vista dorsal; **B.** Vista lateral izquierda; **C.** Vista ventral. **D-F** reconstrucción digital con transparencia dejando ver la reconstrucción digital de la cavidad cerebral. **D.** Vista dorsal; **E.** Vista lateral izquierda; **F.** Vista ventral.

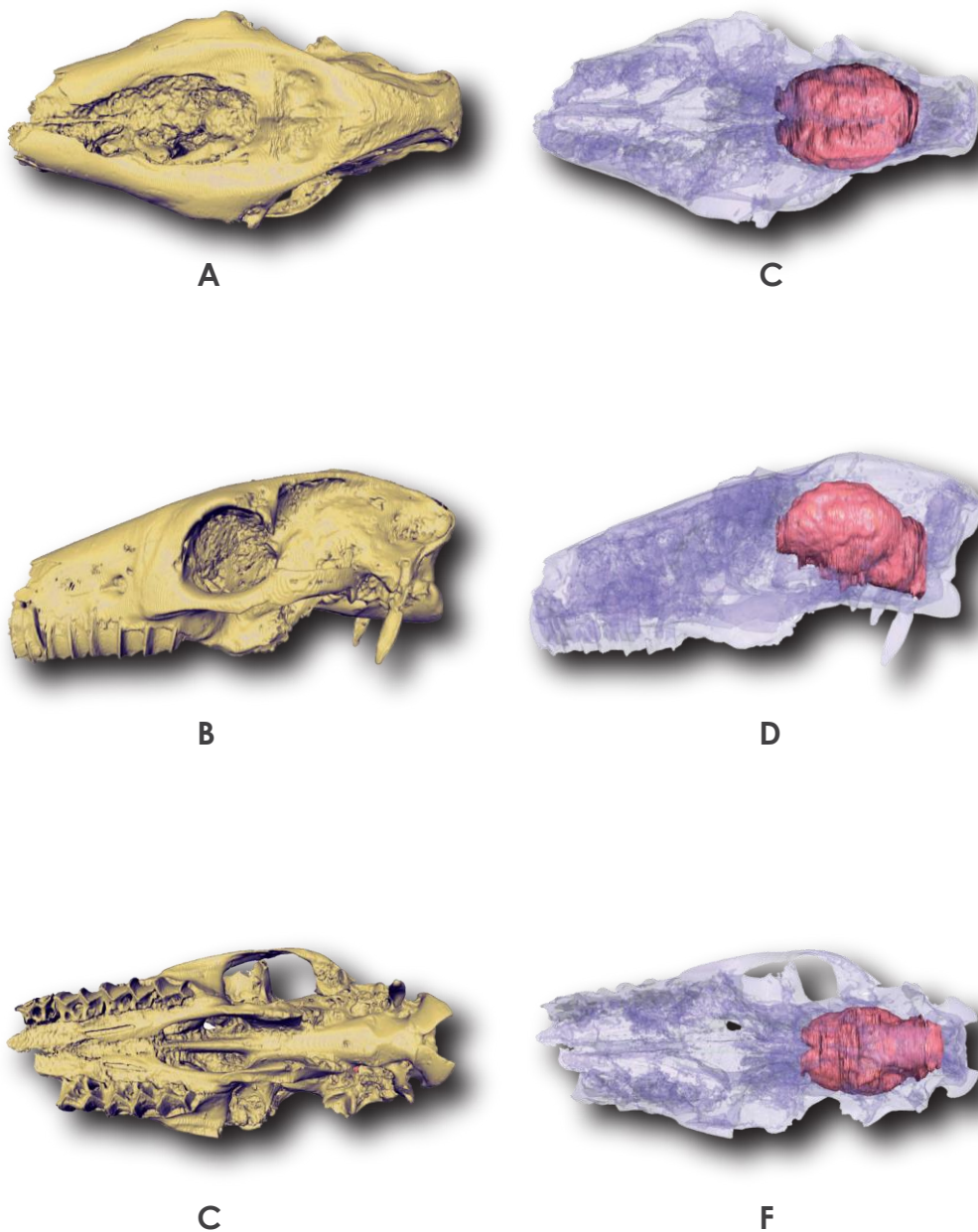


Figura 2. Fragmento craneal de *Macrauquenya patachonica* (KM.B3.C3.RP22.)

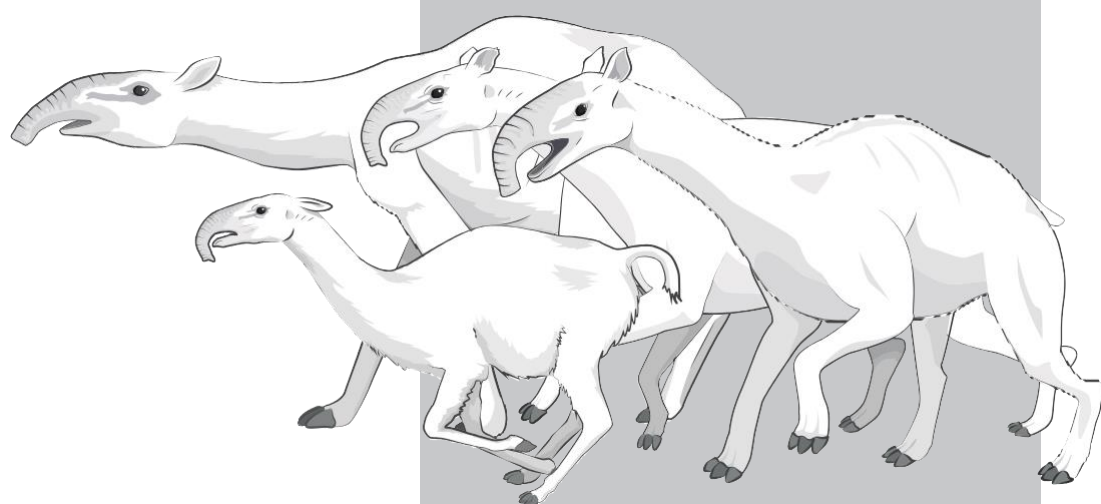
Reconstrucción digital del cráneo; **A.** Vista dorsal; **B.** Vista lateral izquierda; **C.** Vista ventral. **D-F** reconstrucción digital con transparencia dejando ver la reconstrucción digital de la cavidad cerebral. **D.** Vista dorsal; **E.** Vista lateral izquierda; **F.** Vista ventral.

Bibliografía

- Ameghino, F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 6: 1-1027.
- Boscaini A., Iurino, D. A., Sardella, R., Tirao, G., Gaudin, T.T. Pujos, F. 2018. Digital Cranial Endocast of the Extinct Sloth *Glossotherium robustum* (Xenarthra, Mylodontidae) from the Late Pleistocene of Argentina: Description and Comparison with Extant Sloths. *Journal of Mammalian Evolution* <https://doi.org/10.1007/s10914-018-9441-1>.
- Buckey, M. 2015. Ancient collagen reveals evolutionary history of the endemic South American 'ungulates'. *Proceedings of the Royal Society B* 282: 20142671
- Dechaseaux, C. 1956. L'encephale de *Protypotherium*, Mamifère miocène d'Amerique du Sud. *Académie des sciences* 1753-1755.
- Dechaseaux, C. 1962. Encéfalos de Notoungulados y de Desdentados Xenartros fósiles. *Ameghiniana* 2, 193-209.
- Dozo M. T., y Martínez, G. 2015. First digital cranial endocast of late Oligocene Notohippidae (Notoungulata): implications for endemic South American ungulates brain evolution. *Journal of Mammalian Evolution* 23: 1-16.
- Eisenberg, J. F. 1981. The Mammalian Radiation. An Analysis of Trend in Evolution, Adaptation, and Behavior. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Fariña, R. A. 1995. Bone strength and habits in large glyptodonts. *Lethaia* 28:189-196.
- Fariña, R. A. 1996. Trophic relationships among Lujanian Mammals. *Evolutionary Theory* 11:125-134.
- Fariña, R. A., Vizcaíno, S.F., y Bargo, M. S. 1998. Body Mass Estimations in Kujanian (Late Pleistocene-Early Holocene of South America) Mammal Megafauna. *Mastozoología Neotropical* 5(2): 87-108.

- Fernández-Monescillo, M., Antoine, P.-O., Pujos, F., Gomes Rodrigues, H., Mamani Quispe, B., Orliac, M. 2019. Virtual Endocast Morphology of Mesotheriidae (Mammalia, Notoungulata, Typotheria): New Insights and Implications on Notoungulate Encephalization and Brain Evolution. *Journal of Mammalian Evolution* 26:85-100.
- Forasiepi, A. M., MacPhee, R.D.E., Hernández Del Pino, S., Schmidt, G. I., Amson, E., Grohé, C. 2016. Exceptional Skull of *Huayqueriana* (Mammalia, Litopterna, Macrauchaniidae) from the Late Miocene of Argentina: anatomy, systematics, and paleobiological implications. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 404. 76 pp.
- Gelfo, J. N., López, G. M., y Santillana, S. N. 2017. Eocene ungulate mammals from West Antarctica: implications from their fossil record and a new species. *Antarctic Science* 29(5):445-455.
- Gervais, P. 1869. Mémoire sur les formes cérébrales propres aux édentés vivants et fossiles: précédé de remarques sur quelques points de la structure anatomique de ces animaux et sur leur classification. *Nouvelles archives du Muséum d'histoire naturelle de Paris* 1-78.
- Jerison, H. J. 1973. Evolution of the Brain and Intelligence. Academic Press, New York.
- Jerison, H. J. y Barlow, H. B. 1985. Animal Intelligence as Encephalization [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 308: 21-35.
- Kruska, D. 1973. Cerebralisierung, Hirnevolution und domestikationsbedingte Hirngrößenänderungen innerhalb der Ordnung Perissodactyla Owen, 1848 und ein vergleich mit der Ordnung Artiodactyla Owen, 1848. Sonderdruck aus *Z. f. zool. Systematik und Evolutionsforschung* 11:82-103.
- Macrini, T.E., Flynn, J. J., Ni, X., Croft, D.A., Wyss, A. R. 2013. Comparative study of notoungulate (Placentalia, Mammalia) bony labyrinths and new phylogenetically informative inner ear characters. *Journal of Anatomy* 223 (5): 442-461.

- Patterson, B. 1937. Some notoungulate braincast. *Field museum of natural history. Field Museum of Natural History* 273-301.
- Radinsky, L. B. 1981. Brain evolution in extinct South American ungulates. *Brain Behaviour Evolution* 18: 169-187.
- Scott, W.B. 1910. Mammalia of the Santa Cruz beds. *Patl. Litopterna. Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia* 7: 1-156.
- Siliceo, G., Salesa, M. J., Antón, M., Pastor, J.F., Morales J. 2011. Comparative anatomy of the frontal sinuses in the primitive sabre-toothed felid *Promegantereon ogygia* (Felidae, Machairodontinae) and similarly sized extant felines. *Estudios Geológicos* 67(2): 277-290.
- Simpson, G. G. 1932. Skull and brains of some mammals from the Notostylops beds of Patagonia. *American Museum Novitates*. 1-11.
- Simpson, G. G. 1933. Brain of Phenacodus, Notostylops and Rhyphodon. *American Museum Novitates*. 1-19.
- Welker, F., Collins, M.J., Thomas, J.A., Wadsley, M., Brace, S., Cappellini, E., Turvey, S.T., Reguero, M., Gelfo, J., Kramarz, A., Burger, J., Thomas-Oates, J., Ashford, D.A., Ashton, P.D., Porter, D.M., Kressler, B., Fischer, R., Baessmann, C., Kaspar, S., Olsen, J.V., Killey, P., Elliott, J.A., Christian, D.K., Mullin, V., Hofreiter, M., Willerslev, E., Hublin, J-J., Orlando, L., Barnes, I., MacPhee, R.D.E. 2015. Ancient proteins resolve the evolutionary history of Darwin's South American ungulates. *Nature* 522: 81-84.



Capítulo IV

Contexto geológico del sitio

Kamac Mayu

Contexto geológico del sitio Kamac Mayu

Valentina Flores-Aqueveque*

El sitio Kamac Mayu, descubierto en 2004, es uno de los yacimientos paleontológicos pleistocénicos más importantes del territorio chileno. Una de las principales características de este sitio, ubicado en la Cuenca de Calama, en el sector noreste de la ciudad homónima (Coordenadas UTM: 7518251N - 0509008E; Fig. 1) es el abundante registro de restos fósiles de gastrópodos y ostrácodos, restos macrobotánicos y fragmentos de megafauna extinta (Alberdi et al. 2007; López y Labarca 2005; López y Rojas 2011; López et al., 2007; Jackson y López, 2008; Cartajena et al., 2010; Martínez et al., 2009; Labarca, 2009; Der Sarkissian et al., 2015; Seguin-Orlando et al., 2015; Westbury et al., 2017), distribuidos muy localizadamente, entre los cuales se destaca la abundante presencia de *Macrauchenia patachonica*.

Desde un punto de vista geológico, este sitio involucra diversos procesos que abarcan desde la formación de la unidad sedimentaria que aloja al registro fósil hasta los fenómenos que permitieron la acumulación y preservación de su contenido óseo.

* Departamento de Geología, Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad de Chile (vfloresa@uchile.cl)



Figura 1. Mapa e imagen satelital con la ubicación de los yacimientos paleontológicos Kamac Mayu y Ojo de Opache en la ciudad de Calama, Región de Antofagasta.

Según los autores Chong-Díaz y Jensen (2004), el registro estratigráfico permite interpretar 4 etapas principales asociadas a la formación de este yacimiento paleontológico (Fig. 2) desarrollado en un contexto geomorfológico caracterizado por relieves suaves:

1. **Etapla lacustre:** Esta primera etapa está evidenciada por una unidad litológica consistente en rocas carbonatadas (margas) estratificadas, con intercalaciones de diatomitas (Fig. 2). Estos depósitos representan sedimentación en lagos poco profundos, de baja pendiente, con agua dulce producto del aporte fluvial (Naranjo y Paskoff, 1981). Esta

unidad se ha asignado a parte de la Formación Chiu Chiu correspondiente a diatomitas y evaporitas depositadas en pequeñas depresiones de la Cuenca de Calama (Naranjo y Paskoff, 1981) durante el Plio-Pleistoceno, edad que se estimó en base a restos fósiles de vertebrados (Salinas et al. 1991). La parte superior (techo) de esta formación geológica se observa expuesta actualmente en las cercanías y al sur del pueblo Chiu Chiu.

2. **Etapa kárstica:** Representada por una superficie de erosión asociada a procesos de disolución que forman cavidades irregulares (Figs. 2 y 4). Este tipo de erosión se produce inicialmente por meteorización química de rocas ricas en minerales solubles, como carbonatos o yeso, producto de la interacción con aguas meteóricas levemente ácidas. En este caso la disolución afectó parcialmente las margas descritas en la etapa anterior (etapa lacustre) permitiendo el desarrollo de oquedades irregulares en las cuales se depositaron posteriormente sedimentos fluviales (Figs. 3 y 4).

Evidencias de procesos de disolución se observan también en sectores aledaños al centro de Calama. Aproximadamente 9 km al suroeste del sitio Kamac Mayu se encuentra el sitio paleontológico Ojo de Opache (Coordenadas UTM: 7513640N – E0499761E; Fig. 1), el que presenta características similares como superficies de erosión y cavidades de disolución rellenas con grava arenosa y arena (López et al., 2005, 2018).

3. **Etapa fluvial:** Corresponde a depósitos de sedimentos, caracterizados por grava polimíctica redondeada y arena media a gruesa con estratificación cruzada en artesa, que forman secuencias granodecrecientes de escala centimétrica (Figs. 3, 4a, 4b) indicando la migración de flujos unidireccionales en canales menores. Estos sedimentos se encuentran relleno canales formados por acción de un río, sobre la superficie de erosión desarrollada en la etapa anterior (etapa kárstica) hasta alrededor de 1,8 m de profundidad. Dada su relación con los sedimentos fluviales, se estima que en esta etapa se habrían depositado los restos

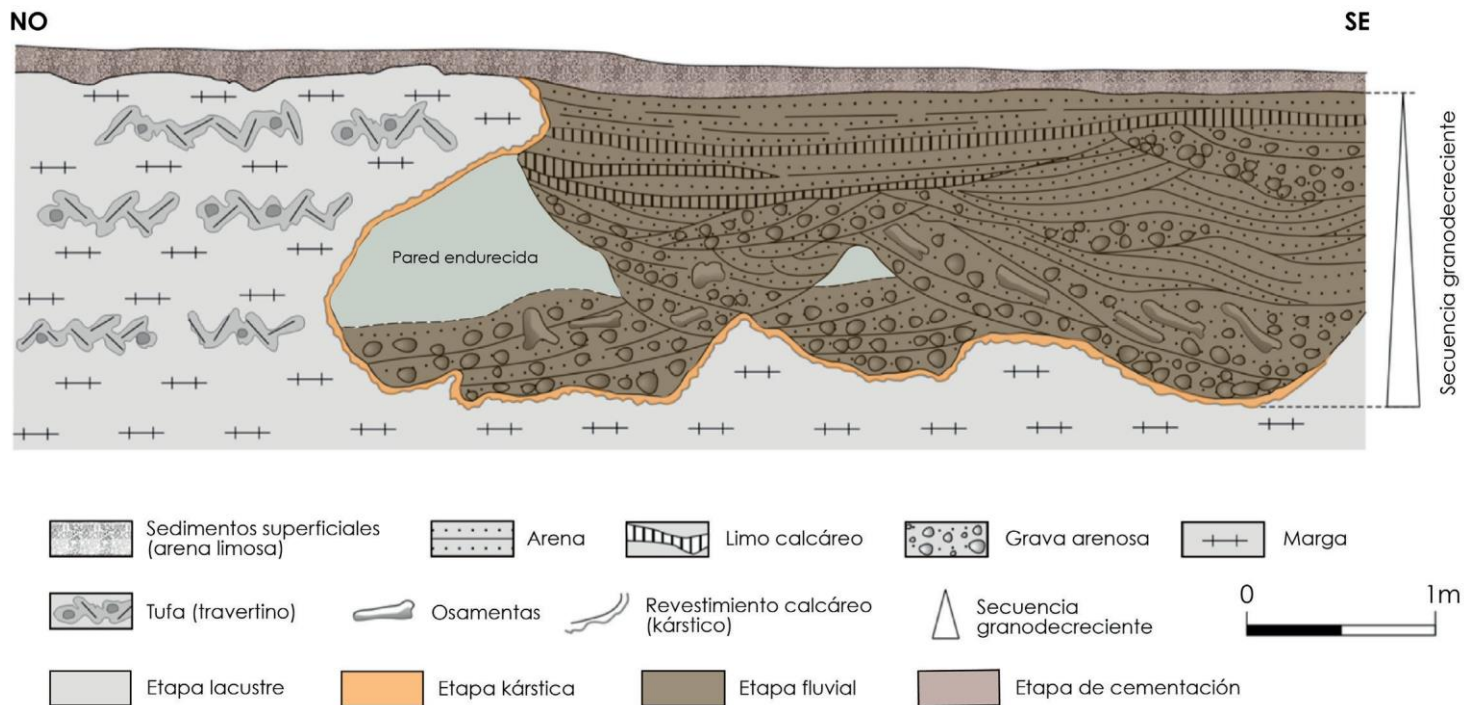


Figura 2. Perfil estratigráfico del sitio Kamac Mayu donde se señalan los depósitos asociados a cada etapa de formación. Modificado de Chong-Díaz y Jensen (2004).

fósiles (Fig. 4). De acuerdo a Chong-Díaz y Jensen (2004), la asociación faunística y la geología del lugar, permitirían determinar que esta deposición habría ocurrido durante el Pleistoceno tardío.

La presencia de sedimentos relativamente gruesos (diámetro máximo = 6 cm; moda = 4-16 mm de diámetro) de forma redondeada con estratificación cruzada y el desarrollo de secuencias en las que disminuye ascendentemente el tamaño de los clastos, son características propias de un sistema fluvial dinámico que migra lateralmente. Particularmente, se habría tratado de un río de patrón trenzado proximal (Miall, 1985), considerado el contexto geomorfológico y las características sedimentológicas observadas.

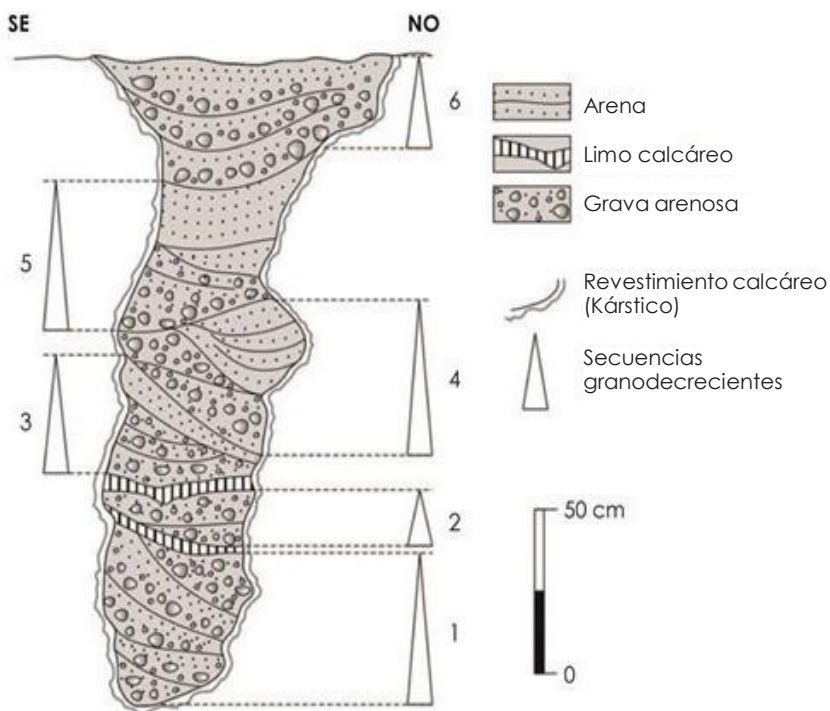


Figura 3. Esquema de sedimentos fluviales depositados al interior de un canal con revestimiento calcáreo. Notar la presencia de diversas (6) secuencias granodecrecientes en grava arenosa con estratificación cruzada en artesa, evidenciando el origen fluvial de los sedimentos. Modificado de Chong-Díaz y Jensen (2004).

Un sistema fluvial trenzado se caracteriza por una alta carga de sedimentos transportados en múltiples canales separados por pequeñas barras e islas de sedimento. Este tipo de río se desarrolla en condiciones de alta disponibilidad de sedimento y descargas de agua importantes y esporádicas, siendo comunes en la parte distal de abanicos aluviales desarrollados en climas áridos a semiáridos, entre otros.

La similitud entre los sitios paleontológicos Kamac Mayu y Ojo de Opache, permite inferir la existencia de un sistema de canales fluviales dinámicos, probablemente con patrón de río trenzado, desarrollados sobre una superficie descendente del relleno de la Cuenca de Calama. Estos canales habrían actuado como una trampa para los restos óseos retransportados.

Por otro lado, las características observadas en los restos fósiles aportan nuevas evidencias que ayudan a complementar la reconstrucción realizada a partir de los antecedentes estratigráficos y sedimentológicos.

De acuerdo a Labarca (2009), la excelente integridad general del conjunto de restos óseos sugiere un bajo grado de meteorización para los fragmentos óseos presentes en los canales kársticos, representado en ese trabajo principalmente por la presencia de microestrías. Estas evidencias se han interpretado como un rápido enterramiento que limitó la descomposición y desintegración de los restos. Sin embargo, una meteorización más avanzada se observa en un bajo porcentaje de huesos, sugiriendo una historia deposicional diferente o más larga para algunos de estos restos. Las diferencias observadas podrían relacionarse principalmente a la posición estratigráfica de los huesos, siendo los fragmentos más superficiales afectados por procesos de meteorización posteriores a la deposición.

Por otro lado, la textura superficial de los huesos indica además bajo grado de abrasión o desgaste, representada por un pulido general de las piezas, asociada presumiblemente a la acción del agua en conjunto con los sedimentos fluviales (Labarca, 2009). De igual manera que con la meteorización, un bajo porcentaje de huesos presenta abrasión intensa

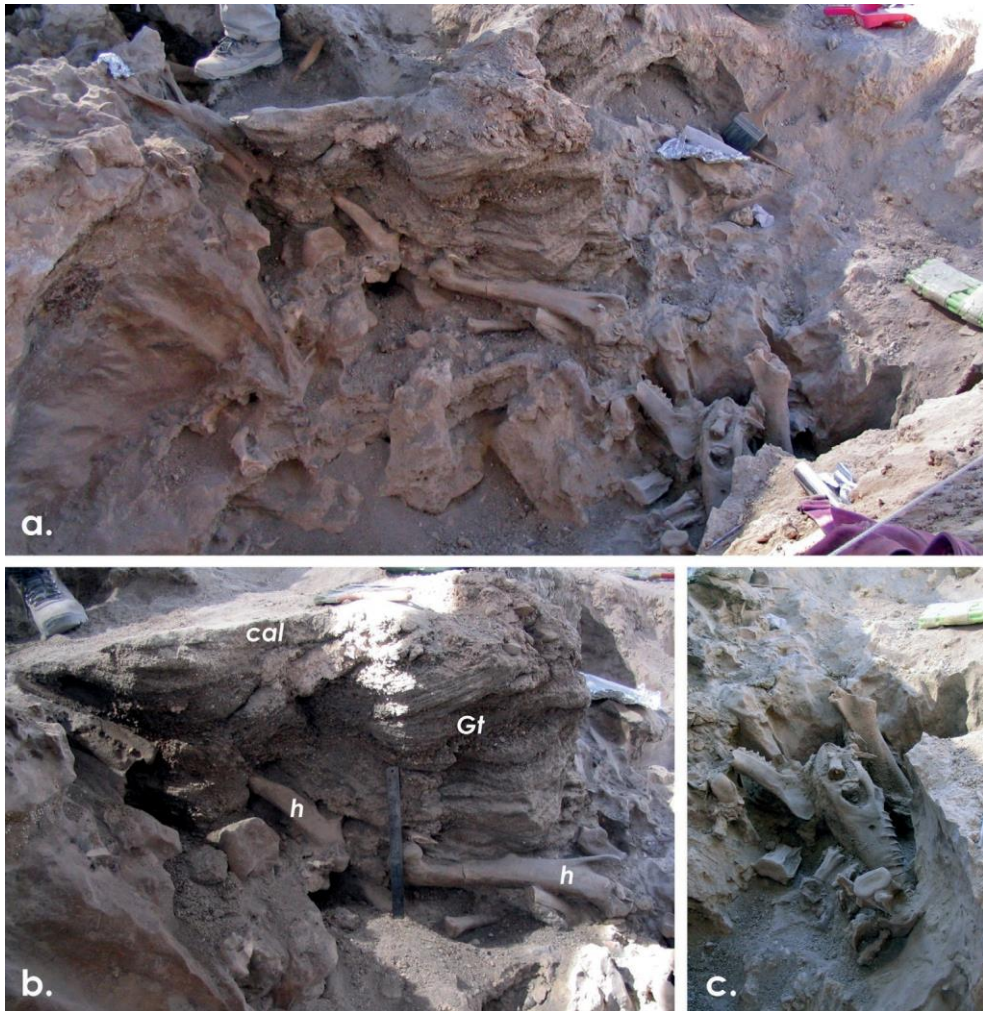


Figura 4. Fotografías del conjunto fosilífero del sitio Kamac Mayu: a) Vista general de restos óseos depositados en cavidades generadas por disolución, b) Fragmento óseo (h) intercalado entre sedimentos fluviales de grava fina arenosa con estratificación cruzada (Gt; Miall, 1985). Notar capa superficial de carbonatos (cal), c) Cráneo de *Macrauchenia* encontrado in situ al interior de irregularidad kárstica (Fotografías cortesía de Patricio López Mendoza).

indicando posiblemente una interacción más prolongada con los agentes erosivos. Estos ejemplares corresponden en su mayoría a fragmentos óseos asociados a sedimentos superficiales, por lo que las evidencias de un mayor grado de abrasión se relacionaría a su contexto estratigráfico, más que a un origen relativamente más antiguo, como se había interpretado inicialmente (Labarca, 2009).

El escaso desarrollo de los procesos tanto de meteorización como de erosión pre-enterramiento ha sido interpretado como una depositación de los huesos en estado fresco, posiblemente aún cubiertos por tejido, y un transporte muy limitado de los restos.

La integración de la información extraída a partir de las características geológicas (estratigrafía y sedimentología) y tafonómicas (distribución y orientación de restos y textura superficial de los huesos) del registro, es consistente con una depositación de los huesos asociada a un ambiente fluvial somero y dinámico de energía moderada, desarrollado sobre una superficie de suaves ondulaciones que desciende hacia el oeste, distribuido al menos entre los yacimientos paleontológicos Kamac Mayu y Ojo de Opache. Este sistema fluvial se habría desarrollado previamente al encajonamiento del actual Río Loa.

Referencias

- Alberdi, M. T., J. L. Prado, P. López, R. Labarca e I. Martínez. 2007. *Hippidion saldiasi* Roth, 1899 (Mammalia, Perissodactyla) en el Pleistoceno tardío de Calama, norte de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 157-171.
- Cartajena, I., P. López e I. Martínez. 2010. New camelid (Artiodactyla: Camelidae) record from the late Pleistocene of Calama (Second Region, Chile): a morphological and morphometric discussion. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 27(2): 197-212.
- Chong-Díaz, G. y A. Jensen. 2004. Informe geológico del sitio de hallazgo de restos de vertebrados en el sector urbano de la ciudad de Calama, sector de Kamac Mayu: Antofagasta, Chile, Informe de Impacto Ambiental, 5 pp.
- Der Sarkissian, C., J. T. Vilstrup, M. Schubert, A. Seguin-Orlando, D. Eme, J. Weinstock, M. T. Alberdi, F. Martin, P. López, J. L. Prado, A. Prieto, Ch. J. Douady, T. W. Stafford, E. Willerslev y L. Orlando. 2015. Mitochondrial genomes reveal the extinct *Hippidion* as an outgroup to all living equids. *Biology Letters* 11: 20141058.
- Jackson, D. y P. López. 2008. Associations of Freshwater Mollusks and Extinct Fauna in Kamac Mayu Site during the Late Pleistocene in the Arid North of Chile. *Current Research in the Pleistocene* 25: 172-174.
- Labarca, R. 2009. El yacimiento paleontológico "Kamac Mayu": tafonomía y procesos de formación en el Cuaternario kárstico de la Cuenca de Calama (Región de Antofagasta-Chile). *AMEGHINIANA* (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.) - 46 (1): 3-16.
- López, P. y R. Labarca. 2005. *Macrauchenia* (Litopterna), *Hippidion* (Perissodactyla), Camelidae y Edentata en Calama (II Región): Comentarios Taxonómicos y Tafonómicos. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* 355: 7-10.
- López, P., I. Martínez, R. Labarca y D. Jackson. 2005. Registro de *Hippidion*, Canidae, Camelidae y edentata en el sector de Ojo de Opache, Calama, II Región. *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural* (Santiago). Diciembre; 356: 22-26.

- López, P., I. Cartajena, R. Labarca, M. T. Alberdi, y J.L. Prado. 2007. Extinct Faunal Remains in Exokarstic Deposits from the Late Pleistocene in Calama (II Region, Chile). *Current Research in the Pleistocene* 24: 175-177.
- López, P. y O. Rojas. 2011. Extinct Fauna from the Calama-Chiuchiu Basin (North Arid Chile): Taphonomic and Archaeological Relevance in the Late Pleistocene. *Current Research in the Pleistocene* 28: 170-173.
- López-Mendoza, P., O. Rojas, V. Flores-Aqueveque, R. Loyola, I. Martínez e I. Cartajena. 2018. El Pleistoceno de la Cuenca de Calama, evidencias paleontológicas y arqueológicas. Editores: López-Mendoza, P., Rojas, O. LOM Ediciones, 156pp.
- Martínez, I., I. Cartajena, P. López. 2009. Presence of Late Pleistocene Rheidae in the Oasis of Calama (Second Region, Chile). *Current Research in the Pleistocene* 26: 164-166.
- Miall, A.D. 1985. Architectural-Element Analysis A New Method of Facies Analysis Applied to Fluvial Deposits. *Earth-Science Reviews*, 22, 261-308.
- Naranjo, J. y R. Paskoff. 1981. Estratigrafía de los depósitos cenozoicos de la región Chiu-Chiu, Calama, Desierto de Atacama. *Revista Geológica de Chile* 13-14: 79-85.
- Salinas, P., J.A. Naranjo, L.G. Marshall. 1991. Nuevos restos del perezoso gigante (Megatheriidae, Megatherium medinae) de la Formación Chiu-Chiu, Cuenca del Río Loa, Calama, Norte de Chile. 6º Congreso Geológico Chileno (Viña del Mar), Actas 1: 306-309.
- Seguin-Orlando, A., C. Gamba, C. Der Sarkissian, L. Ermini, G. Louvel, E. Boulygina, A. Sokolov, A. Nedoluzhko, E. Lorenzen, P. López, H. G. McDonald, E. Scott, A. Tikhonov, T. Stafford, B. Shapiro, E. Willerslev, E. Prokhortchouck, y L. Orlando. 2015. Evaluating the pros and cons of methylation-based enrichment methods for ancient DNA. *Scientific Reports, Nature* 5: 11826; doi: 10.1038/srep11826.

Westbury, M., S. Baleka, A. Barlow, S. Hartmann, J. Pajjmans, A. Kramarz, A. Forasiepi, M. Bond, J. Gelfo, M. Reguero, P. López, M. Taglioretti, F. Scaglia, A. Rinderknecht, W. Jones, J. Aguilar, G. Billet, Ch. de Muizon, R. D. E. MacPhee, M. Hofreiter. 2017. A mitogenomic timetree for Darwin's enigmatic South American mammal *Macrauchenia patachonica*. Nature Communications 8: 1595; doi: 10.1038/ncomms15951 www.nature.com/naturecommunications.



Capítulo V

De Macrauchenia y otros huesos:
la formación del *bonebed* del sitio
paleontológico Kamac Mayu

De *Macrauchenia* y otros huesos: la formación del *bonebed*¹ del sitio paleontológico Kamac Mayu.

Ismael Martínez Rivera*

El descubrimiento del yacimiento paleontológico Kamac Mayu en el año 2004, en Calama, evidenció un conjunto de restos óseos de fauna Pleistocénica, en un evento fluvial y depositacional que preservó diferencialmente especímenes de especies extintas, los que permanecían bajo la superficie actual de la ciudad. Si bien para nuestro país son minoritarios los casos con presencia de *bonebeds* o depósitos masivos de huesos (p.e.- Gutstein *et al.* 2008), es también cierto que este tipo de yacimientos generalmente corresponden a eventos únicos (Rogers *et al.* 2007).

A pesar que el sitio paleontológico contaba con variada *taxa*², los restos óseos del litopterno *Macrauchenia patachonica* son los más frecuentes. Estos yacían mayoritariamente – pero no exclusivamente –, en un canal kárstico, por lo que los estudios previos del sitio se concentraron en ese taxón y en esa concentración, así como en su tafonomía (López y Labarca 2005; Labarca 2009). En este texto, consideraremos las referencias previas y usaremos la evidencia del ensamblaje y los sedimentos para analizar la historia de su formación (Olson 1980).

*Investigador asociado al CEHA, Instituto de la Patagonia, Punta Arenas, Chile.
(ismart68@gmail.com).

1 *Bonebed*: concentración de partes duras de vertebrados preservadas en un área localizada o en una unidad sedimentaria estratigráficamente limitada y derivada de más de un individuo.

2 Aparte de *Macrauchenia patachonica*, *Hippidion saldiasi*, *Xenartra* indet., *Lama gracilis*, y *Rheidae* sp.

Si bien los estudios paleoecológicos derivan desde una perspectiva biológica, introducen al estudio variados problemas geológicos (Efremov 1958), por lo que nos centramos por esa vía, en relación a una descripción más precisa de los eventos involucrados en la formación del *bonebed*. De esta forma, planteamos la posibilidad que haya historias tafonómicas divergentes a partir de un mismo evento común o isócrono.

Sobre la tafonomía de Kamac Mayu

En una primera aproximación tafonómica del sitio se indicó que los especímenes: *“no presentan signos de meteorización, lo que indica una rápida depositación de los fósiles a lo largo del sitio”* (López y Labarca 2005). Posteriormente, fue descrito como: *“el ensamblaje mejor preservado de mamíferos extintos en Chile”* (López et al. 2007). En este sentido, en relación a la alteración de los huesos, por ejemplo, para López y Labarca (2005), existirían *“fracturas y deformaciones”*, así como *“aplastamiento de huesos menos densos”*, sin mayor descripción. Posteriormente, Labarca (2009) señala que: *“una pequeña porción del registro (4,7%) presenta fracturas de formas escalonadas, con orientaciones transversales y longitudinales al eje del hueso”* (Labarca 2009:8) sin profundizar su caracterización ni su origen, centrándose más bien en marcas de abrasión. Finalmente, en el mismo texto se señala que hay *“ausencia de fracturas”* (Labarca 2009:13). Estas disonancias pueden deberse a que la descripción sistemática de especies, es usualmente basada en ejemplares bien preservados, en donde sus estructuras no han sido significativamente afectadas por procesos tafonómicos (Behrensmeyer & Kidwell 1985).

Los estudios anteriores se concentraron en los datos provenientes del canal kárstico de Kamac Mayu, en donde serían trascendentes la influencia de la corriente en la elección y posición de los huesos (Labarca 2009). La distinción y control de esos parámetros se basa principalmente en un trabajo experimental de Voorhies (1969), desarrollado en un canal artificial con restos desarticulados de oveja (*Ovis aries*) y coyote

(*Canis latrans*), con lo cual caracterizó 3 grupos de elementos anatómicos que son ocupados para inferir diferentes grados de transporte y selección fluvial de un ensamblaje de huesos (Gutiérrez y Kaufmann 2007). Sin embargo, debe tenerse en cuenta que los resultados obtenidos por Voorhies (1969), son fuertemente dependientes de la densidad y peso de las partes esqueléticas del tipo de animal considerado. Este autor, señala además que no existe un único acercamiento o formula que dé respuestas inequívocas, ya que estima se deben efectuar más pruebas con otros tipos de esqueletos, así como con una gama más amplia de condiciones de flujo, las que serían necesarias para probar sus conclusiones acerca de la dispersión relativa de diferentes elementos del mismo esqueleto (Voorhies 1969; Frison y Todd 1986).

Consideramos que, a pesar de la importancia dada a los datos de selección de los huesos de *Macrauchenia* de Kamac Mayu en registros previos, hay dificultades teóricas que no han sido bien resueltas. Ya que, si el propósito del análisis es reconstruir los eventos de formación del sitio o trazar los agentes de concentración que actuaron dentro de un horizonte particular, el espectro de datos en la distribución vertical también debiera ser correspondientemente preciso (Shipman 1981). Los parámetros que operan en los contextos sedimentarios de acuíferos son variados, tal como el tipo de sustrato, topografía, velocidad del agua y/o turbulencia, y claramente aspectos como la morfología y peso del hueso (Fernández-Jalvo y Andrews 2003).

En estudios previos no se efectuó la contrastación de las historias tafonómicas entre el canal kárstico y de los materiales en capas más superficiales, en este sentido, consideramos que las irregularidades adyacentes al canal kárstico también sirvieron como trampas naturales, pero, a diferencia del canal, estos materiales estuvieron expuestos mayor tiempo a condiciones de abrasión hídrica e incluso a meteorización en períodos posteriores a la presencia fluvial en el área. Es por esto, que -debido a la presencia de materiales erosionados

en mayor grado-, planteamos la posibilidad que haya historias tafonómicas divergentes a partir de un mismo evento común o isócrono.

Sobre la formación del bonebed de Kamac Mayu

Las ideas previas en torno a los procesos de formación del sitio Kamac Mayu han señalado que: *“Un posible escenario depositacional apunta hacia muertes naturales de los animales”* (López y Labarca 2005), posteriormente la misma idea es tomada por uno de estos autores en donde señala que: *“La disposición de las osamentas a lo largo de este canal, sugiere un escenario depositacional de muertes naturales de los animales(sic), originada aguas arriba de un antiguo sistema de desagüe de formaciones lagunares, siendo sus restos arrastrados diferencialmente por la corriente y depositadas en cotas levemente más bajas”* (Labarca 2009).

Sin embargo, las ideas planteadas no son abordadas con mayores datos. Ya que, desde un punto de vista paleoambiental, las muertes masivas (Efremov 1958; Haynes 1984; Rogers *et al.* 2007) o muertes naturales de animales son abordadas por diversos autores, explicándolas de distintas maneras, por ejemplo:

- Estrés ambiental o sequía (Behrensmeyer y Dechant Boaz 1980; Haynes 1984).
- Pánico de manadas (Otto Abel c.1920, reseñado por Holz y Simões 2002; Schäfer 1972, en Rogers *et al.* 2007).
- Eventos catastróficos o aluviones (Voorhies 1969; Andrews 1995).

Entonces, para tener una mejor comprensión de cual o cuales de estos mecanismos estarían involucrados en la formación del bonebed de Kamac Mayu, debemos tener en mente un proceso de muerte y descomposición previa de los animales. La destrucción de los restos y de las asociaciones es realizada por seis mecanismos fundamentales: la putrefacción, la meteorización subaérea, el pisoteo (p.e. manadas de herbívoros) que además

produce enterramiento, la actividad predadora y/o carroñera de carnívoros y la actividad específicamente recolectora como la de algunos carnívoros (Arribas y Jordá 1999).

Por lo general, conjuntos óseos registrados en sedimentarios acuíferos, suelen ser los más representativos de los producidos por asociaciones paleobiológicas, si es que no sufren una posterior removilización fluvial anterior al enterramiento definitivo (Arribas y Jordá 1999). Además, el registro bioestratigráfico puede ser más completo debido a la precipitación de fósiles durante intervalos de baja sedimentación (Behrensmeyer & Kidwell 1985). En ese sentido, es considerable la presencia de caracoles de agua dulce en las capas fluviales que cubrieron los huesos depositados en el canal kárstico (Jackson y López 2008). Sin embargo, si bien anteriormente se han mencionado los términos: “*transporte fluvial*”, “*contextos fluviales*”, “*ambiente fluvial*” para Kamac Mayu (Labarca 2009:6), este contexto de transporte hídrico no ha sido caracterizado.

De vuelta al canal kárstico: redefiniendo el acuífero

Los flujos de agua son parte importante y a la vez compleja de sistemas tafonómicos que producen ensamblajes variados de vertebrados en ambientes sedimentarios y ecológicos, determinados fundamentalmente por las aguas y las variables que las caracterizan³. El entendimiento de sus efectos depende de la comprensión integrada de múltiples roles interdependientes que desempeñan en relación al transporte, destrucción y enterramiento de los restos de vertebrados (Hanson 1980). Con lo anterior en consideración, planteamos la posibilidad que dos procesos de dinámica sedimentaria acuífera habrían contribuido preponderantemente a la formación del sitio: un flujo de lodo inicial y una arroyada difusa posterior.

3 La génesis de yacimientos paleontológicos en contextos fluviales son fundamentalmente dos: el modelo de río (geometría transversal y longitudinal del cauce y de la cuenca de drenaje, velocidad, capacidad y competencia de las aguas, tamaño del sedimento, variación de la posición topográfica del cauce a lo largo del tiempo, etc.); y los tipos y extensión de los hábitats circundantes al cauce (Arribas y Jordá 1999).

- **Arrastre de huesos: flujo de lodo**

La posibilidad de un flujo de lodo (denominado también colada detrítica o colada de barro), como mecanismo de transporte de materiales en el área exterior del karst y que afecten las áreas interiores de éste, es sumamente factible. Solo se hubiesen requerido algunas características plásticas sedimentarias, dadas por presencia de agua, además que exista cierta pendiente para que esto ocurra. Generalmente, se da por el aumento imprevisto de disponibilidad hídrica, como lo puede ser una lluvia torrencial, posiblemente en un único evento de flujo (Voorhies 1969; Andrews 1995).

Las coladas detríticas disponen los materiales en su interior de forma caótica, y pueden manifestar procesos sedimentarios granodecrecientes, como es el caso de Kamac Mayu, además son comunes en climas templados (Jordá 1993). Es relevante en este sentido, que la grava de la parte inferior de los estratos de Kamac Mayu, es la que incluye los restos óseos de vertebrados que se encuentran cementados por calcita algo silicificada (Chon y Jensen 2004; Flores-Aqueveque, Cap. 4 de este volumen).

Se debió requerir de gran energía para el desplazamiento masivo de huesos, dejando medianamente fijos a los especímenes óseos en el canal kárstico de Kamac Mayu, el que actuó como trampa natural de los flujos detríticos. Lo anterior se relaciona además con: *"la presencia de una estratigrafía caracterizada por una secuencia grano-decreciente, indicaría que el inicio de los sedimentos (y probablemente de los restos óseos) se relaciona con eventos de mayor intensidad del flujo"* (Chon y Jensen 2004).

Consideramos que -a lo menos-, un flujo detrítico habría transportado la mayor parte del material del sitio, o bien, el material que quedó en el canal kárstico, el que, a la vez, actuó como trampa natural.

- **Abrasión y tapado de huesos: una arrollada difusa**

Para la comprensión del proceso sedimentario que continúa posterior al entrapamiento de huesos, el concepto de arrollada difusa (*sensu* Jordá 1993), es el que más se relaciona tanto con la abrasión de los huesos, como con la estratigrafía del sitio:

"Una arrollada difusa es un proceso de transporte y sedimentación por la cual, el agua que compone la escorrentía superficial se desliza por superficies ligeramente inclinadas de



Figura 1. Fragmentos posteriores de cráneos de *Hippidion saldiasi* y *Xenarthra* sp. procedentes de la superficie de Kamac Mayu, sometidos a abrasión hídrica.

manera laminar o formando pequeños sistemas de canalillos entrelazados. Los productos que moviliza este tipo de procesos son materiales detríticos de pequeño tamaño. Como limos y arenas finas, cuya procedencia suele ser alóctona o producto de la removilización de los depósitos previos situados en zonas externas del karst" (Jordá 1993).

Planteamos que una vez atrapado los huesos, hubo un período no determinado de arrollada difusa, la que se encargó de erosionar materiales entrampados en el canal kárstico y otros que quedaron expuestos más superficialmente, ya que fragmentos de hueso rodado y especímenes grandes y aislados pueden haber sido transportados y erosionados por corrientes (Bishop 1980).

El transporte por agua es un agente tafonómico frecuente en ambientes continentales que puede afectar y disturbar asociaciones de huesos (Fernández-Jalvo y Andrews 2003). Es así como encontramos materiales superficiales fuertemente erosionados por transporte hídrico, debido a la abrasión causada por contacto con el sedimento transportado suspendido en agua (Gutiérrez y Kaufmann 2007). En este sentido, se puede además considerar que los sedimentos finos, de flujos fluviales de baja energía, producen una mayor abrasión en el hueso fresco y en el hueso intemperizado con fracturas (Fernández-Jalvo y Andrews 2003) y por otra parte, mientras más pequeño el tamaño del grano, más rápido el proceso de abrasión (Shipman and Rose 1988; Fernández-Jalvo y Andrews 2003).

Discusión y conclusiones

Para el caso de Kamac Mayu, consideramos un ensamblaje atricional inicial, acumulándose y degradándose en superficie, que posteriormente es transportado por un flujo de lodo (Voorhies 1969; Andrews 1995), en donde los fósiles actuarían como partículas sedimentarias o bioclastos (Behrensmeyer 1975; Shipman 1981; Fernández 1990), las que generarían conjuntos aloctonos, en formaciones kársticas que actuaron como

trampas naturales⁴, para ser posteriormente cubiertos por los sedimentos contenidos en una arrollada difusa que generó un entorno físico-químico favorable para el entierro y preservación de material fósil. Debido a esto último, si los restos esqueléticos no hubiesen sido cubiertos por sedimentos en el canal kárstico, habrían sido degradados en un breve período de tiempo (Efremov 1958). Esto pareciera ser el destino de los huesos que fueron arrastrados en eventos isócronos con los de restos de *Macrauchenia* del canal kárstico, pero que no necesariamente cayeron en esa trampa natural (Ver Figs. 1 y 2).

Proponemos entonces, la presencia de movilización y abrasión hídrico-sedimentaria de los restos después de su posicionamiento o entrapamiento inicial, puesto que, tanto la dispersión como la reorientación de los huesos son dos modificaciones que pueden haber ocurrido independientemente durante el proceso de fosilización (Fernández 1990). Los especímenes óseos superficiales presentan variaciones en relación con su preservación, ya que básicamente, fueron sometidos a la erosión por agua y sedimentos, así como a ciclos de meteorización distintos una vez concluida la fase hídrica del lugar (Ver modelo tafonómico al final de este capítulo).

Así como la erosión proveniente de un ciclo árido puede ser resultado de una tendencia climática, también existen períodos de intensificación de mortalidad (durante la estación seca) que pueden causar concentración de carcasas en ambientes utilizados durante esos períodos (Behrensmeyer y Dechant Boaz 1980). Los conjuntos registrados en estos medios sedimentación fluvial son concordantes con: *“ciclos estacionales o a la existencia de precipitaciones esporádicas de tipo torrencial en climas que presentan un carácter semiárido”* (Jordá 1993).

Considerando la abundancia de *Macrauchenia* en el conjunto, esta puede deberse a mortalidad estacional

⁴ Los términos paleontológicos autóctono y alóctono sirven para expresar la coincidencia espacial (o la discrepancia) entre los lugares de vida, muerte y enterramiento de los organismos fósiles (Fernández 1990).



Figura 2. Cráneo de *Macrauchenia patachonica* de estratos superficiales de Kamac Mayu, mostrando tanto signos de aplastamiento como un mayor grado de meteorización que los ejemplares provenientes del canal kárstico.

de asociaciones de animales en un área húmeda de la Cuenca de Calama, posiblemente causada por el hambre y relacionada con un período de sequía (Behrensmeyer y Dechant Boaz 1980). Como cada especie se encuentra funcionalmente adaptada a un particular nicho, herbívoros como las *Macrauchenia* deben haber tenido patrones de alta movilidad forrajera dado su tamaño y sus características gregarias (Gelfo et al. 2008), por otra parte, si sumamos que *Macrauchenia* estaría adaptada a maniobras de esquivo rápido de sus predadores (Fariña et al. 2005), presumiblemente, este tipo de movimientos, permitió a estos animales hacer uso de largas áreas de nutrición en manadas. Con la distinción que, las formas de movimientos rápidos necesitan mucha más comida, siendo su punto más débil y bajo condiciones

desfavorables pueden resultar en muertes masivas (Efremov 1958).

Consideramos, se debe tener en cuenta que la aplicación que proporciona la tafonomía de análogos modernos es general y no específica para casos particulares (Olson 1980). Al respecto, resulta conveniente tener en cuenta los opuestos dialécticos de Efremov (1958), como son el reconocimiento de las áreas de erosión y las áreas de depositación en donde los restos se acumularon, esto nos puede dar ideas más congruentes de procesos de formación implicados en el registro paleontológico. Creemos que la aplicación de modelos zooarqueológicos a la hidrogeología de karst requiere una metodología especialmente adaptada, debido a las complejidades particulares asociadas a la gran heterogeneidad de un área de inundación de este tipo (Goldscheider y Andreo 2007). En este sentido, creemos que las investigaciones que no consideren la caracterización de los acuíferos involucrados en la generación de conjuntos óseos, pueden no solo invalidar relaciones de transporte diferencial, sino que pueden introducir imprecisiones sistemáticas en sus predicciones.

La preservación de los restos óseos es fuertemente afectada por las circunstancias previas a la muerte. Cambios en el habitat, del clima, o de la abundancia de especies puede causar diferencias tanto en la preservación como en la distribución espacial a través de diversos estratos de una misma localidad (Behrensmeyer & Kidwell 1985, Shipman 1981). Es así como, a nivel de macrozona, podemos postular para el área de la Cuenca de Calama la existencia de un sistema de canales fluviales kársticos (ver Flores-Aqueveque, Cap. 4 de este volumen), por lo que resulta bastante factible la aparición de nuevos sitios como Kamac Mayu u Ojo de Opache (López et al 2005), que habrían actuado como trampas naturales para restos de vertebrados, a lo menos para el Pleistoceno. Esperamos que nuevos descubrimientos aumenten los datos paleoclimáticos que permitan afinar tanto las secuencias regionales de los yacimientos, como los procesos involucrados en su formación.

Bibliografía

- Andrews, P. 1995. Time resolution of the Miocene fauna from Pasalar. *Journal of Human Evolution*, 28:343-358.
- Arribas, A. y Jordá, J. F. 1999. Los mamíferos del Cuaternario kárstico de Guadalajara (Castilla-La Mancha, España). En *La Huella del Pasado. Fósiles de Castilla-La Mancha*, E. Aguirreel. Rábano (eds.). PatrimonioHistórico. Arqueología Castilla-La Mancha: 327-353.
- Behrensmeyer, A. K. 1975. The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of lake Rudolf, Kenya. *Bulletin of Museum Comparative Zoology* 146:473-578.
- Behrensmeyer, A. K. y Dechant Boaz, D. E. 1980. The recent bones of Amboseli National Park, Kenya, in relation to East African Paleoecology. En *Fossils in the Making. Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*, Anna K. Behrensmeyer y Andrew P. Hill (eds.). The University of Chicago Press.
- Behrensmeyer, A. K., Kidwell, S. M. 1985. Taphonomy's contribution to paleobiology. *Paleobiology* 11(1):105-119.
- Bishop, W. W. 1980. Paleogeomorphology and continental taphonomy. En *Fossils in the Making. Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*, Anna K. Behrensmeyer y Andrew P. Hill (eds.). The University of Chicago Press.
- Chong G. y Jensen, A. 2004. *Informe geológico del sitio de hallazgo de restos de vertebrados en el sector urbano de la ciudad de Calama, sector de Kamac Mayu* (ms.)
- Efremov, I. A. 1958. Some considerations on biological bases of paleozoology. *Vertebrata Palasiatica*, Vol. II, Nº 2-3:83-98.
- Fariña, R. A., Blanco, R. E. y Christiansen P. 2005. Swerving as the escape strategy of *Macraucheniapatachonica* Owen (Mammalia; Litopterna). *Ameghiniana* (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.) 42(4):751-760. Buenos Aires.

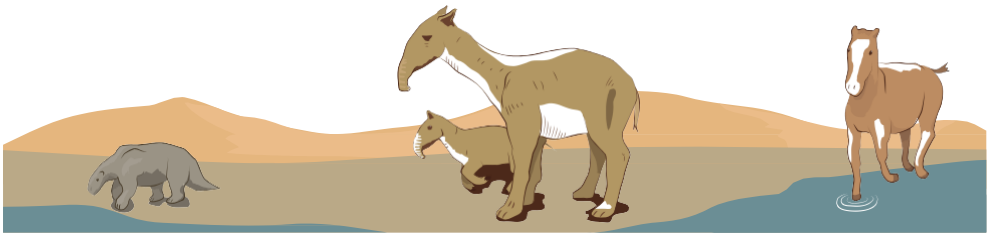
- Fernandez, S. 1990. El significado de la autoctonía/aloclonía tafonómica. *Com. Reunión de tafonomía y fosilización*:115-124. Madrid
- Fernández-Jalvo, Y. y Andrews, P. 2003. Experimental effects of water abrasion on bone fragments. *Journal of Taphonomy*, Vol 1(3).147-163.
- Frison, G. C. y Todd, L. C. 1986. *The Colby Mammoth Site: Taphonomy and Archaeology of a Clovis Killin Northern Wyoming*. University of New Mexico Press.
- Gelfo, J., P. López e I. Martínez. 2008. Una manada de *Macrauchenia* (Mammalia, Litopterna) del Pleistoceno tardío de Kamac Mayu, Calama II Región, Chile. Trabajo presentado en el III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, Neuquén, Argentina.
- Goldscheider, N. & Andreo, B. 2007. The geological and geomorphological framework. En *Methods in Karst Hydrogeology*. Ed. by Nico Goldscheider & David Drew. International Contributions to Hydrogeology. N° 26. Taylor & Francis Group.
- Gutstein, C., Yuri-Yañez, R., Soto-Acuña, S., Suárez, M. & Rubilar-Rogers, D. 2008. La fauna de vertebrados fósiles del bone bed de la Formación Bahía Inglesa y aspectos taxonómicos. *Actas I Simposio-Paleontología en Chile*, Santiago. P. 102-108.
- Gutiérrez, M. y Kaufmann, C. 2007. Criteria for the identification of formation process in guanaco (*Lama guanicoe*) bone assemblages in fluvial-lacustrine environments. *Journal of Taphonomy* 5:151-176.
- Hanson, C. B. 1980. Fluvial taphonomic processes: models and experiments. En *Fossils in the Making. Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*, Anna K. Behrensmeyer y Andrew P. Hill (eds.). The University of Chicago Press.

- Haynes, G. 1984. Observations on elephant mortality and bones in water holes. *Quaternary Research*, 22:189-200.
- Holz, M. y M. G. Simões. 2002. *Elementos Fundamentais de Tafonomia*. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Jackson, D. y López, P. 2008. Associations of Freshwater Mollusks and Extinct Fauna in Kamac Mayu Site during the Late Pleistocene in the Arid North of Chile. *Current research in Pleistocene*, 25:172-174.
- Jordá, J. F. 1993. Los depósitos karsticos y su contribución al conocimiento del medio ambiente en España durante el cuaternario. En *Síntesis del medio ambiente en España durante los dos últimos millones de años*. Informe temático. 105-128. ITGE-ENDESA. Madrid.
- Labarca, R.O. 2009. El yacimiento paleontológico "Kamac Mayu": tafonomía y procesos de formación en el Cuaternario kárstico de la Cuenca de Calama (Región de Antofagasta-Chile). *Ameghiniana* (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.) 46(1): 3-16.
- López, P. y Labarca, R. 2005. Macrauchenia (Litopterna), Hippidion (Perissodactyla), Camelidae y Edentata en Calama (II Región): comentarios taxonómicos y tafonómicos. *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural* (Chile). N° 355:7-10.
- López, P., Martínez, I., Labarca, R. y Jackson, D. 2005. Registro de Hippidion, Canidae, Camelidae y Edentata en el sector de Ojo de Opache, Calama, II Región. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* (Chile). N°356:22-26.
- López, P., Cartajena, I., Labarca, R., Alberdi, M. T., y Prado, J. L. 2007. Extinct faunal remains in exokarstic deposits from late Pleistocene in Calama (II Region, Chile). *Current research in Pleistocene*, 24:22-24.

- Olson, E. C. 1980. Taphonomy: Its history and role in community evolution. En *Fossils in the Making. Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*, Anna K. Behrensmeyer y Andrew P. Hill (eds.). The University of Chicago Press.
- Rogers, R. R., Eberth, D. A. y Fiorillo, A. R. (Eds.) 2007. *Bonebeds genesis, analysis, and paleobiological significance*. The University of Chicago Press.
- Shipman, P. 1981. *Life History of a Fossil. An Introduction to Taphonomy and Paleoecology*. Harvard University Press.
- Shipman, P. & Rose, J. J. 1988. Bone tools: an experimental approach. En *Scanning electron microscopy in archaeology*. British Archaeological Reports.
- Voorhies, M. R. 1969. Taphonomy and population dynamics of an Early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. University of Wyoming Contributions to Geology Special Paper I, Laramie, 69 pp.

Modelo tafonómico para el ingreso de huesos en sistemas fluviales kársticos de la Cuenca de Calama, las letras indican distintas condiciones en que los huesos son incorporados al registro, con varios procesos tafonómicos que ocurren previo a diferentes sistemas de entierro (Basado y modificado a partir de Shipman 1981, concepto y bocetos del autor)

A.- Representa un sistema esquemático de fauna viva, que pudo ser sometida a períodos de estrés ambiental, con la consiguiente muerte de individuos



(B), el carroñeo de carcasas.



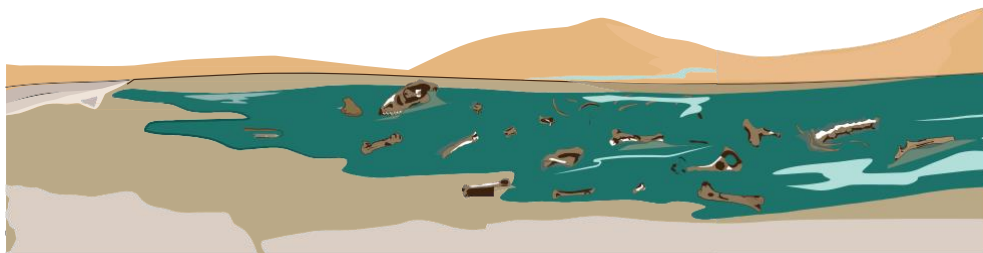
(C) el pisoteo de las mismas y su meteorización,



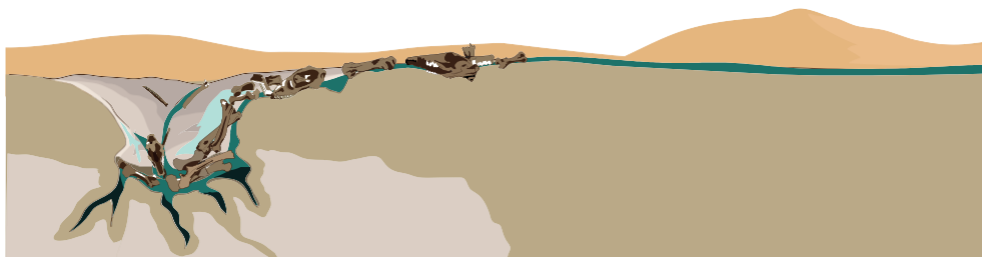
Así como diversas alteraciones de superficie.



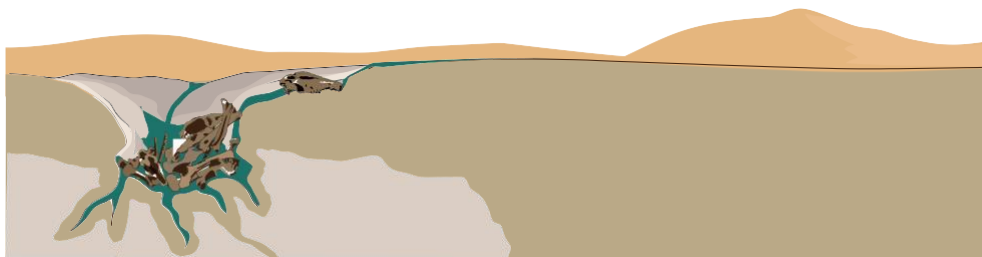
(D). Para que los huesos hayan sido posteriormente transportados por flujos de barro.



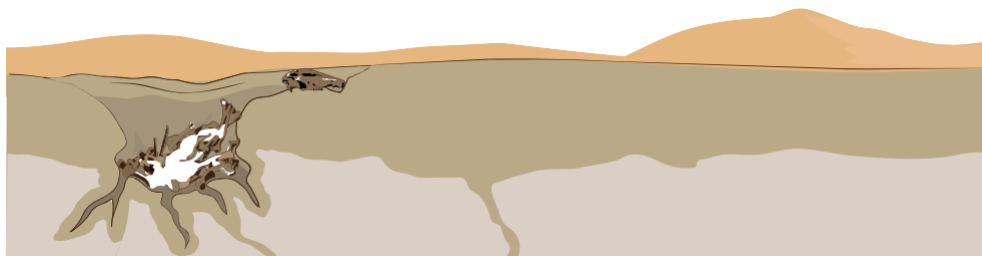
(E) y sean atrapados en cavidades kársticas.



(G). Abrasionados tanto en superficie como en las trampas naturales por arroyadas difusas con arenas y gravas



(H). Las que finalmente, fueron sellando los materiales contenidos en las cavidades y continuaron erosionando el material depositado en capas más superficiales, hasta cubrirlo completamente.





Capítulo VI

Guía anatómica de
Macrauchenia patachonica



10 cm

Cráneo



5 cm

Primera costilla



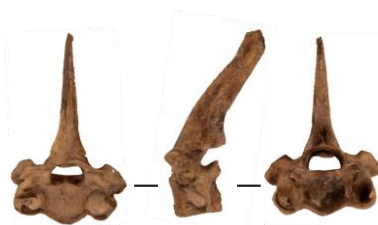
10 cm

Axis



5 cm

Vértebra Cervical



5 cm

Vértebra Torácica



5 cm

Calcaneo



5 cm

Astrágalo



Mandíbula derecha



Mandíbula Izquierda



Maxilar distal



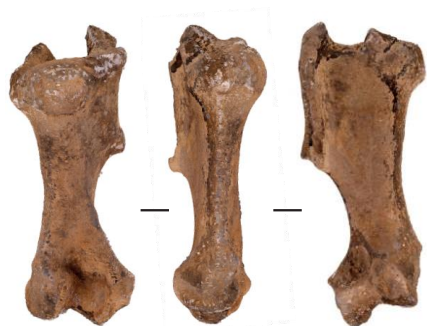
Vértebra lumbar



5 cm



5 cm



Húmero

10 cm



Pelvis

10 cm



Fémur

9 cm



Radio-Ulna

10 cm



Metatarso

5 cm



Radio-Ulna

10 cm



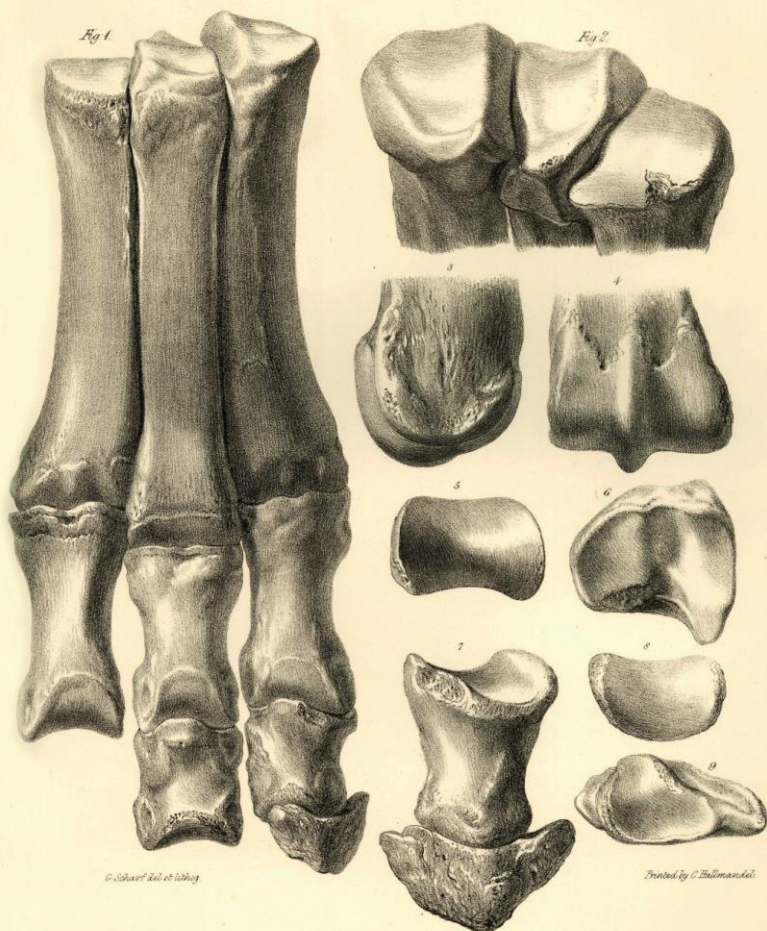
Metatarso

5 cm



Costilla

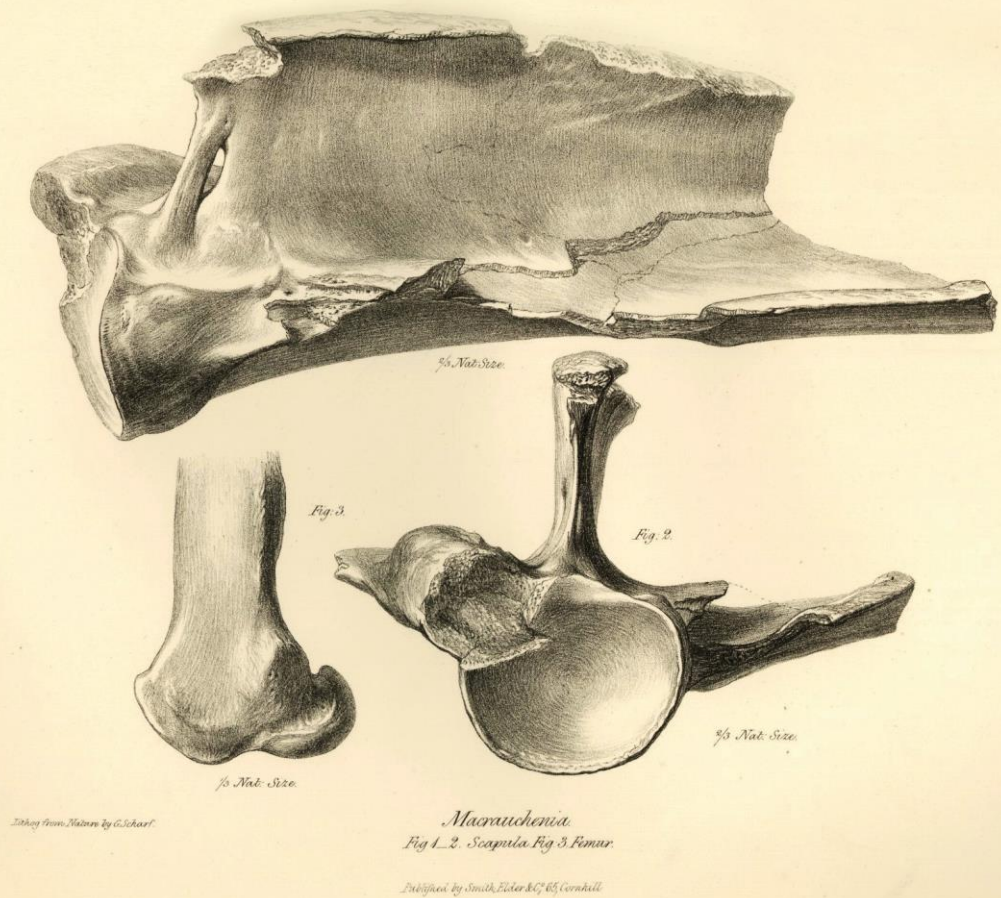
10 cm



Bones of the right fore-foot, Macrauchenia.
 Fig. 1, 2, 3. 4—9. Nat. Size.

Enlithed by Smith, Elder & Co. 65 Cornhill.

Huesos de la pata de *Macrauchenia patachonica*. Reproducida con el permiso de John van Wyhe ed. 2002-. The Complete Work of Charles Darwin Online. (<http://darwin-online.org.uk/>)



Escápula de *Macrauchenia patachonica*. Reproducida con el permiso de John van Wyhe ed. 2002-. The Complete Work of Charles Darwin Online. (<http://darwin-online.org.uk/>)

Cráneo de *Macrauchenia patachonica*

Museo de Historia Natural de París - MNHN.F.PAM69

Fotografías de Marcos Fernández Monescillo



Taxonomía

Filo: Chordata

Clase: Mammalia

Orden: Litopterna

Familia: Macraucheniidae

Género: Macrauchenia

Especie: *Macrauchenia patachonica*

Nombre: *Macrauchenia patachonica* OWEN, 1838

Glosario

Adianthidae: Familia del Orden Litopterna, constituida por formas pequeñas, características del Oligoceno.

ADN Mitocondrial: Material genético de mitocondrias, que son las estructuras que proveen de energía a las células.

Astrapotheria: Orden extinto de mamíferos placentarios que habitaron Sudamérica. Pertenecen al clado Meridiungulata, o grupo de los ungulados del continente sudamericano, donde se agrupan Litopterna, Notoungulata y Xenungulata.

Biocrón: Es el intervalo de tiempo correspondiente a la duración de una especie, otro taxón o de una biozona.

Braquiodonte: En los mamíferos, dícese de los dientes de corona corta cuyo crecimiento cesa al llegar al pleno desarrollo, en contraste con rumiantes o roedores.

Bunodonte: Define a los molares con coronas bajas, cúspides redondeadas y poco desarrolladas, como primates, incluyendo al ser humano, los cerdos y los osos.

Bunoseledontes: Series de molares que presentan mezcla de bunodontia (ver Bunodonte) y selenodontia (ver Selenodonte).

Cenozoico: Era geológica que se inicia hace unos 66 millones de años y se extiende hasta la actualidad.

Clado: Es como se denomina en la cladística (ver a continuación) a cada una de las ramificaciones que se obtiene después de hacer un único corte en el árbol filogenético. Empieza con un antepasado común y consta de todas sus descendientes, que forman una única rama en el árbol de la vida.

Cladística: Es una rama de la biología que define las relaciones evolutivas entre los organismos, basándose en similitudes derivadas.

Condilartros: Los condilartros (Condylarthra) son un orden extinto de mamíferos placentarios que vivieron desde el Cretácico Superior al Oligoceno. Eran poco especializados, pero muestran los primeros signos de esto hacia formas omnívoras o incluso herbívoras.

Cramaucheniinae: (Cramauchenia) es un género extinto de mamífero herbívoro, perteneciente al Orden de los litopternos, que vivió en Sudamérica entre el Oligoceno superior y el Mioceno inferior.

Detritos: Es el resultado de la descomposición de una masa sólida en partículas.

Diatomeas: Algas microscópicas unicelulares acuáticas de esqueleto silíceo que corresponden a uno de los tipos más comunes de fitoplacton. Este grupo está compuesto por numerosas especies que habitan en la columna de agua de cuerpos de agua dulce (lagos, lagunas, humedales) o en ambiente marino.

Diatomitas: Roca sedimentaria silíceas compuestas por la acumulación de restos fósiles de diatomeas.

Didolodontidae: Familia extinta de mamíferos placentarios del orden Condylarthra o quizá del orden Litopterna. Considerados ancestros del orden Litopterna y tal vez de otros órdenes de ungulados sudamericanos.

Eoceno: Época geológica perteneciente al período Paleógeno; dentro del cual, el Eoceno sigue al Paleoceno y precede al Oligoceno. Comenzó hace 56 millones de años y culminó hace unos 34 millones de años.

Eparctocyon: Es un clado de mamíferos placentarios que comprende los artiodáctilos (ungulados de dedos pares), cetáceos (ballenas y afines) y condilartros extintos.

Etaria(o): Del latín "aetas", que significa "edad", se refiere a diversos especímenes que tienen la misma edad.

Filogenética(o): Disciplina de la biología evolutiva que estudia la relación de parentesco entre especies o taxones en general, basada en datos morfológicos y moleculares.

Isócrono: Contemporaneo, no necesariamente sincrónico.

Kárstico: Morfología asociada a meteorización química (disolución) de rocas sedimentarias compuestas por minerales solubles en agua como carbonatos, yeso, entre otros. Recibe su nombre por Karst, palabra alemana para la región de Carso (Eslovenia) caracterizada por relieve de este tipo.

Litopterna: Los litopternos (Litopterna) son un orden extinto de mamíferos placentarios meridiungulados que vivieron exclusivamente en el Cenozoico de Sudamérica.

Lofoselenodonte: Molares con cúspides aisladas en forma de medialuna, que se unen por crestas o filos (lophos) que tienen función cortadora o desmenuzadora.

Macrauchiidae: Es una familia del extinto orden de ungulados sudamericanos Litopterna, que se parecía a varios camélidos. La familia Macrauchiidae incluye géneros como Theosodon, Xenorhinotherium y Macrauchenia. Macrauchenia es el macrauchenio más conocido y más reciente.

Marga: Roca sedimentaria carbonatada correspondiente a calizas con cierto contenido de arcillas. Se asocian a ambientes marinos o lacustres.

Megadolodinae: Es una familia extinta de proterotéridos, una familia extinta de mamíferos de pezuña nativos de Suramérica (meridiungulados) pertenecientes al orden de los litopternos.

Meridiungulata: Los meridiungulados (Meridiungulata, "ungulados meridionales") son un clado extinto de mamíferos placentarios originarios de Sudamérica.

Mesoaxónico: Se dice de los miembros de los mamíferos con un número impar de dedos rodeados de pezuñas, cuyo eje pasa por el dedo medio, que es el tercero.

Meteorización: Procesos físicos y químicos de degradación y desintegración de minerales producto de su interacción con la intemperie. Los tipos más comunes de meteorización química son oxidación, disolución, hidratación, hidrólisis y reemplazo, mientras que los procesos de meteorización física se refieren principalmente al fracturamiento de materiales por cambios de temperatura, presión y/o actividad orgánica.

Mioceno: Época geológica correspondiente al periodo Neógeno; dentro de este, el Mioceno precede al Plioceno. Comenzó hace 23 millones de años y terminó hace unos 5 millones de años.

Mirorden: En taxonomía de mamíferos, se considera un nivel extra entre Superorden y Orden. Su prefijo deriva del latín *mirus*, fantástico o extraño.

Moda: Valor más abundante dentro de una distribución de datos. Con respecto a tamaños de grano, una moda granulométrica se refiere al diámetro de partículas más común de una muestra de sedimento.

Monodactilia: Extremidad que tiene un solo dedo, como en los caballos modernos.

Monofilético: Cuando todos los organismos de un grupo provienen de un mismo antepasado común, que pertenece a su stirpe.

Narina: Cada uno de los orificios de las fosas nasales que las comunican con el exterior.

NMI: Medida de frecuencia que calcula el número mínimo de individuos

Notoungulata: Orden de mamíferos placentarios extintos de Sudamérica. Incluyen a los extintos Toxodon y Nesodon, entre muchos otros.

Oligoceno: Época geológica perteneciente a la era Cenozoica, abarca desde el final del Eoceno (unos 34 millones de años), hasta el inicio del Mioceno (hace 23 millones de años).

Ostrácodos: Crustáceos acuáticos microscópicos que habitan en agua dulce o salada. Cada habitat particular (lagos, lagunas, océanos) está representado por una asociación determinada de ostrácodos.

Paleoceno: Época geológica perteneciente al periodo Paleógeno; dentro de este, el Paleoceno ocupa el primer lugar precediendo al Eoceno. Comenzó hace unos 66 millones de años y terminó hace unos 56 millones de años.

Paleógeno: Período geológico que pertenece a la Era Cenozoica; dentro de esta, el Paleógeno ocupa el primer lugar precediendo al Neógeno. Comenzó hace unos 66 millones de años y acabó hace 23 millones de años.

Panperissodactyla: Es un clado de ungulados cuyo peso se distribuye en el tercer dedo de todas las piernas a través de la simetría plana de sus pies. Durante un tiempo, se consideró que solo contenía el orden Perissodactyla (que incluye a los equinos, rinocerontes y tapires). Un trabajo reciente en cladística morfológica y ADN antiguo sugiere que varios linajes extintos, como Desmostylia y algunos de los ungulados sudamericanos de Meridiungulata (ambos grupos tradicionalmente vistos como parientes afrotherianos) están relacionados con los perisodáctilos.

Parafiletica: Los grupos parafiléticos son aquellos que incluyen un ancestro común y no todos sus descendientes. Se dice que el grupo mayor es parafilético con respecto al (los) subgrupo(s) excluido(s).

Perissodactyla: Los perisodáctilos (Perissodactyla) son un orden de mamíferos placentarios. Son mamíferos ungulados que se caracterizan por la posesión de extremidades con un número impar de dedos terminados en pezuñas, y con el dedo central, que sirve de apoyo, más desarrollado que los demás. Son herbívoros. En la actualidad solo incluye a los caballos, asnos, cebras (suborden Hippomorpha), los tapires y los rinocerontes (suborden Ceratomorpha).

Pleistoceno: Época geológica, perteneciente al periodo Cuaternario, que se extiende entre 2,58 millones de años y 11.700 años.

Plioceno: Época geológica, perteneciente al periodo Neógeno, que se extiende entre 5,33 y 2,58 millones de años.

Polimíctico: Clasificación que caracteriza un conjunto heterogéneo de fragmentos de roca, es decir, de diverso origen y litología.

Probóscide: Apéndice alargado y tubular situado en la cabeza de un animal, generalmente usado para comer y absorber.

Proterotheriidae: Los proterotéridos fueron una familia de herbívoros suramericanos con pezuña del orden Litopterna, parientes del mejor conocido Macrauchenia.

Protohipsodonte: Forma inicial de hipsodonte, es decir de molares de corona alta con crestas complejas y replegadas.

Protostilo: Cúspide accesoria que se encuentra en la superficie vestibular de la cúspide mesiobucal de los molares inferiores.

Prototéridos: Ver Proterotheriidae.

Selenodonte: Molares de los ungulados, que poseen crestas cortantes en forma de medialuna y se orientan en sentido longitudinal.

Simpátrico(a): En biología, se dice que dos especies o poblaciones son simpátricas cuando viven en la misma área geográfica o en áreas que se solapan y son capaces de encontrarse entre ellas.

Tafonomía: Disciplina que estudia cómo se produce y que cambios experimenta el registro fósil, al igual que la formación y alteración de los yacimientos.

Taxón: Grupo de organismos emparentados que en una clasificación dada, han sido agrupados, asignándole al grupo un nombre en latín, una descripción si es una especie, y un tipo. Cada

descripción formal de un taxón es asociada al nombre del autor o autores que la realizan, los cuales se hacen figurar detrás del nombre.

Thoatherium: Es un género extinto de litopterno, grupo de mamíferos ungulados nativos de Sudamérica. Era del tamaño de una gacela, de patas largas terminadas en un dedo, como los caballos.

Tridáctilo(a): Que tiene tres dedos.

Trigónido: Estructura dental triangular formada por tres cúspides principales.

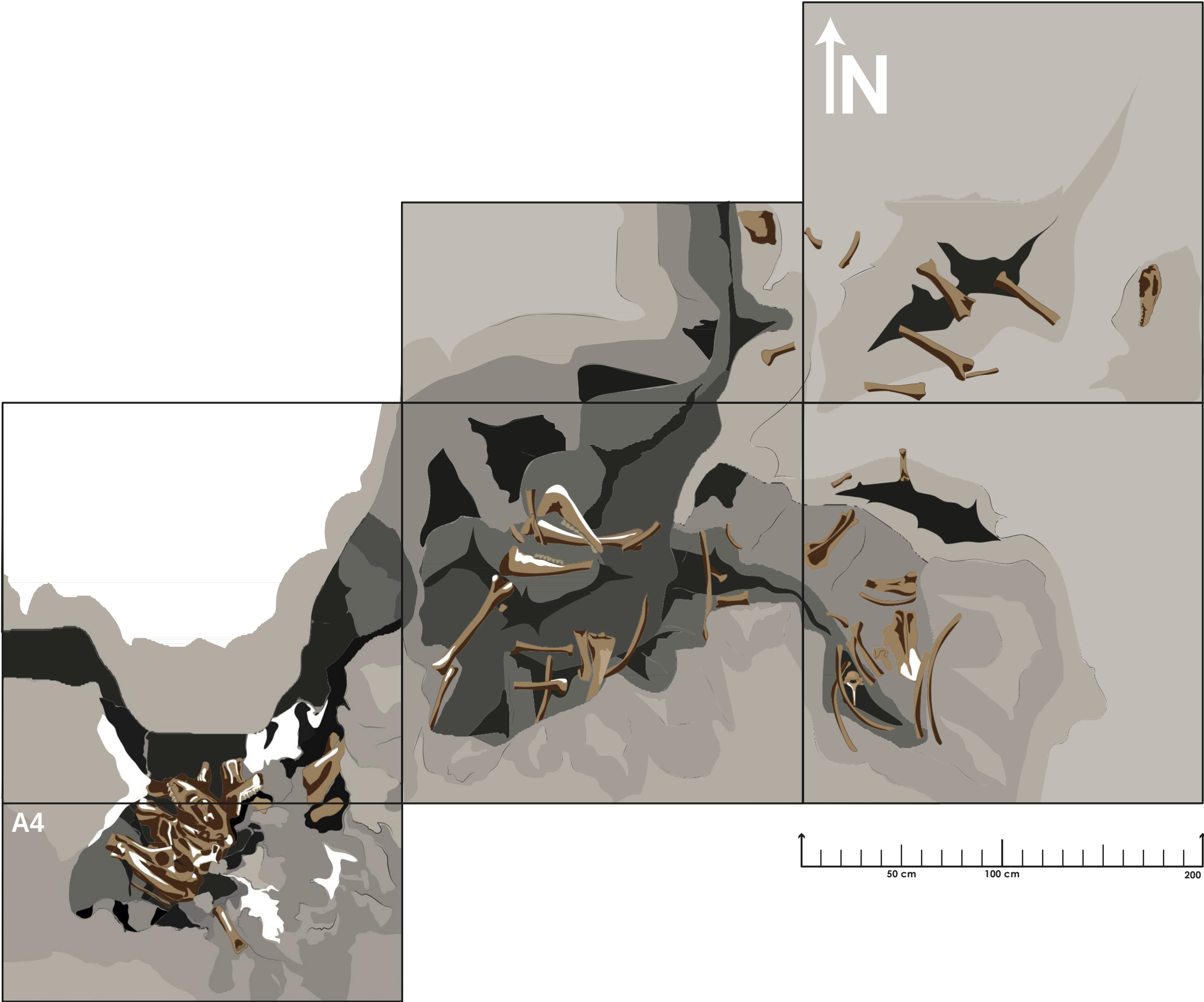
Ungulado: Los Ungulados (Ungulata) son un superorden de mamíferos placentarios que se apoyan y caminan con el extremo de los dedos, generalmente revestidos por pezuñas.

Zeugopodio: Parte del quiridio o estructura de extremidades de los vertebrados tetrápodos, que es componente de la adaptación a la locomoción terrestre. El zeugopodio o zigopodio se constituye por dos huesos paralelos: radio - ulna (extremidad anterior) o tibia-fíbula (extremidad posterior).

	<i>Época</i>	<i>Período</i>	<i>Era</i>	<i>Éon</i>
Actualidad	Holoceno	Cuaternario	Cenozoico	Fanerozoico
0.0117 Ma				
2.58 Ma	Pleistoceno			
5.33 Ma	Plioceno	Neógeno		
23.03 Ma	Mioceno			
33.9 Ma	Oligoceno	Paleógeno		
56.0 Ma	Eoceno			
66.0 Ma	Paleoceno			
100.5 Ma	Superior	Cretácico	Mesozoico	
145.0 Ma	Inferior			
163.5 Ma	Superior	Jurásico		
174.1 Ma	Medio			
201.3 Ma	Inferior			
237.0 Ma	Superior	Triásico	Paleozoico	
247.2 Ma	Medio			
251.9 Ma	Inferior			
259.1 Ma	Lopingiano	Pérmico		
272.9 Ma	Guadalupiano			
298.9 Ma	Cisuraliano			
323.2 Ma	Pennsylvaniano	Carbonífero		
358.9 Ma	Mississipiano			

	<i>Época</i>	<i>Período</i> <i>Era</i>	<i>Éon</i>
382.7 Ma	Superior	Devónico	Fanerozoico
393.3 Ma	Medio		
419.2 Ma	Inferior		
423.0 Ma	Prídoliano	Silúrico	
427.4 Ma	Ludlowiano		
433.4 Ma	Wenlockiano		
443.8 Ma	Llandoveryiano	Ordovícico	
458.4 Ma	Superior		
470.0 Ma	Medio		
485.4 Ma	Inferior	Cámbrico	
497.0 Ma	Furongiano		
509.0 Ma	Miaolingiano		
521.0 Ma	Serie 2	Paleozoico	
541.1 Ma	Terreneuviano		
1000 Ma	Neoproterozoico	Proterozoico	
1600 Ma	Mesoproterozoico		
2500 Ma	Paleoproterozoico		
		Arqueano	Precámbrico
4000 Ma		Hedeano	
4600 Ma		Hedeano	
		Hedeano	
		Hedeano	

Sitio paleontológico Kamac Mayu, Calama.
Región de Antofagasta, Chile.
Registro de planta.



Vista de perfil,
intersección
cuadrículas A4 y B4.



CORPORACIÓN DE
**CULTURA
y TURISMO**
CALAMA

