

Presencia de *Antifer ultra* Ameghino (= *Antifer niemeyeri* Casamiquela) (*Artiodactyla, Cervidae*) en el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano de Chile central (30-35°S)

Rafael Labarca E.¹, M. Alejandra Alcaraz²

¹ Programa de Doctorado, Facultad de Ciencias Sociales, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires, Avenida del Valle 5737, Olavarría, Provincia de Buenos Aires, Argentina.
r.labarca.e@gmail.com

² Centro de Ecología Aplicada del Litoral, Consejo Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (CECOAL-CONICET) y Universidad Nacional del Nordeste (UNNE) Ruta 5, km 2,5. CC 128. CP (3400). Corrientes, Argentina.
alejandraalcaraz@argentina.com

RESUMEN. El presente trabajo discute el estatus taxonómico de la especie *Antifer niemeyeri* Casamiquela, 1984, definida a partir de astas completas procedentes de la laguna Taguatagua y la quebrada de Quereo (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano), en Chile central (30-35°S). Se concluye, a partir de un estudio morfológico y morfométrico detallado, que *Antifer niemeyeri* debe ser considerado sinónimo de *Antifer ultra* Ameghino, 1889 dados los caracteres anatómicos compartidos con esta especie. Los resultados amplían la distribución geográfica del taxón, que previamente se registraba en Argentina, Uruguay y sur de Brasil, y confirman su biocron para el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (edad Lujanense), aun cuando las fechas radiocarbónicas de Chile central (ca. 9.900 años ¹⁴C AP) corresponden a las más tardías para la especie. A la luz de la evidencia paleoclimática disponible, se vincula *A. ultra* durante el Pleistoceno de Chile central a ambientes cálidos y abiertos. Considerando estos requerimientos, se discute su posible vía de ingreso al actual territorio chileno a través de corredores ubicados hacia el sur del macizo andino, y su coexistencia con *Hippocamelus bisulcus* Molina, 1782. De acuerdo a la información estratigráfica y paleoambiental, se postula que ambas especies habrían sido alopatridas, por lo menos en el área de estudio.

Palabras clave: Cervidae, Taxonomía, *Antifer*, Pleistoceno tardío-Holoceno temprano, Chile central.

ABSTRACT. Presence of *Antifer ultra* Ameghino (= *Antifer niemeyeri* Casamiquela) in the late Pleistocene-early Holocene of Central Chile (30-35°S). This paper discusses the taxonomic status of *Antifer niemeyeri* Casamiquela, 1984, defined from complete antlers from Taguatagua lake and Quereo canyon, both located in central Chile (30-35°S). From a detailed morphological and morphometrical study, it is concluded that *Antifer niemeyeri* should be considered synonymous with *Antifer ultra* Ameghino, 1889, due to the anatomical characters shared between both forms. These results expand the geographical distribution of this taxa previously recorded in Argentina, Uruguay and southern Brazil, confirming their late Pleistocene-early Holocene biochron, in spite the fact that radiocarbon dates obtained in central Chile (ca. 9.900 ¹⁴C yr BP) imply the youngest age for the species. According to the available paleoclimate evidence, *A. ultra* is linked to warm climate and an open landscape during the late Pleistocene of central Chile. Its possible routes of entry to central Chile through corridors located at the south of the Andean range and its coexistence with *Hippocamelus bisulcus* Molina, 1782, are also discussed. According to the stratigraphic and paleoenvironmental data we suggest that both species have been allopatric, at least in the study area.

Keywords: Cervidae, Taxonomy, *Antifer*, Late Pleistocene-early Holocene, Central Chile.

1. Introducción

Los ciervos fósiles tienen por principal rasgo diagnóstico la morfología de las astas, carácter que, sin embargo, varía no solo ontogenéticamente, sino también entre individuos de una misma especie. Tal particularidad muchas veces no ha sido tenida en cuenta en las determinaciones taxonómicas. Esto llevó en el pasado a reconocer (en un contexto taxonómico fundamentalmente tipológico/morfológico) un gran número de géneros y especies que sobredimensionaron la verdadera diversidad de los representantes fósiles del grupo, por lo que muchas de las especies antiguamente definidas requieren de nuevas revisiones comparativas. Uno de los géneros más discutidos es *Antifer* Ameghino, 1889, cuya validez ha sido cuestionada por diversos autores (Lydekker, 1893, 1898, 1915; Churcher, 1966, entre otros). Actualmente se reconocen en *Antifer* dos especies nominales con una distribución estratigráfica bien documentada en Argentina: *Antifer ultra* Ameghino, 1889, registrada durante el Bonaerense-Lujanense (Pleistoceno medio-Holoceno temprano; ca. 0,400-0,0118 Ma) (Menegaz, 2000; Alcaraz *et al.*, 2005) y *Antifer ensenadensis* Ameghino, 1888, que se encontraba restringida al Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio; ca. 2,0 - 0,126 a) (Menegaz 2000), pero nuevos hallazgos extienden su biocrón al Lujanense (Pleistoceno temprano-Holoceno tardío; ca. 0,126 - 0,0117 Ma) (Alcaraz, información inédita del autor). Los principales rasgos que diferencian a ambas especies corresponden principalmente a la morfología del pedúnculo del asta, además de la robustez y el mayor tamaño de *A. ensenadensis*. Desde una perspectiva paleobiogeográfica, en el resto de América del Sur, el género *Antifer* se encuentra presente además en el Pleistoceno tardío de Uruguay (Kraglievich, 1932) y en el sur de Brasil (Souza Cunha y Magalhães, 1981), así como también en el Pleistoceno de Chile (Casamiquela, 1968, 1984; Tavera, 1978; Labarca y López, 2006).

En Chile el registro fósil de la familia Cervidae es escaso. Solo existen evidencias para el límite Pleistoceno-Holoceno del área Patagónica (40-55°S) (Nordenskjöld 1996 [1900], Labarca *et al.*, 2008), con las especies *Hippocamelus bisulcus* Molina, 1782, y *Pudu puda* Molina, 1782. En Chile central (30-35°S) se ha mencionado *H. bisulcus* y una especie del género *Antifer* aparentemente distinta a las registradas en la vertiente oriental de los Andes,

denominada *A. niemeyeri* Casamiquela, 1984. Este taxón fue descrito por Casamiquela (1984) sobre la base de tres astas completas procedentes de la laguna Taguatagua y la quebrada Quereo, a partir de caracteres relacionados con el tamaño de las astas y la distancia entre las ramas, obviando la variabilidad que presentan estos apéndices óseos.

Este trabajo revisa el estatus taxonómico de *A. niemeyeri* a partir de las astas utilizadas por Casamiquela (1968, 1984) en la definición de la especie, desde una perspectiva morfológica y morfométrica. Las mismas fueron comparadas con otros representantes del género (MLP 9-20- tipo de *Antifer ultra*; MLP 9-44 tipo de *Antifer ensenadensis*, MLP 57-III-7-1; CICYTTP-PV-M-1-94; MHN 516 (Col. Berro, Uruguay)).

La escala temporal utilizada en este trabajo corresponde, en parte, a la establecida por Cione y Tonni (1999, 2005) basada en unidades bioestratigráficas y cronoestratigráficas de la región Pampeana de Argentina, que es utilizada en el resto de Sudamérica. Además, se usó la propuesta de la Internacional Union of Geological Sciences (2009, Unión Internacional de Ciencias Geológicas) donde el Cuaternario estaría dividido en Pleistoceno inferior o temprano (ca. 2,588-0,781 Ma); Pleistoceno medio (ca. 0,781-0,126 Ma); Pleistoceno superior o tardío (ca. 0,126-0,0117 Ma) y Holoceno (ca. 0,0117-1800 AD). En la escala cronoestratigráfica elaborada por Cione y Tonni (2005), las distintas unidades se correlacionarían con la escala internacional de la siguiente manera: Ensenadense (Pleistoceno temprano a medio), Bonaerense (Pleistoceno medio), Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano) y Platense (Holoceno anterior al siglo XVI). Soibelzon *et al.* (2008) establecen la base del Ensenadense en ca. 1,95 Ma. Según Verzi *et al.* (2004), el Bonaerense tiene su base en ca. 0,4 Ma.

Abreviaturas. MNHN, Museo Nacional de Historia Natural de Chile; MALS, Museo Arqueológico de La Serena; MDL, Museo del Limarí (Ovalle).

2. El registro paleontológico de la familia Cervidae en Chile central

Las primeras referencias a restos fósiles de la familia Cervidae en Chile central corresponden a Domeyko (1868), quien en su trabajo sobre la geología de la laguna de Taguatagua (Región de O'Higgins) apuntó: '...(junto) con estos restos de

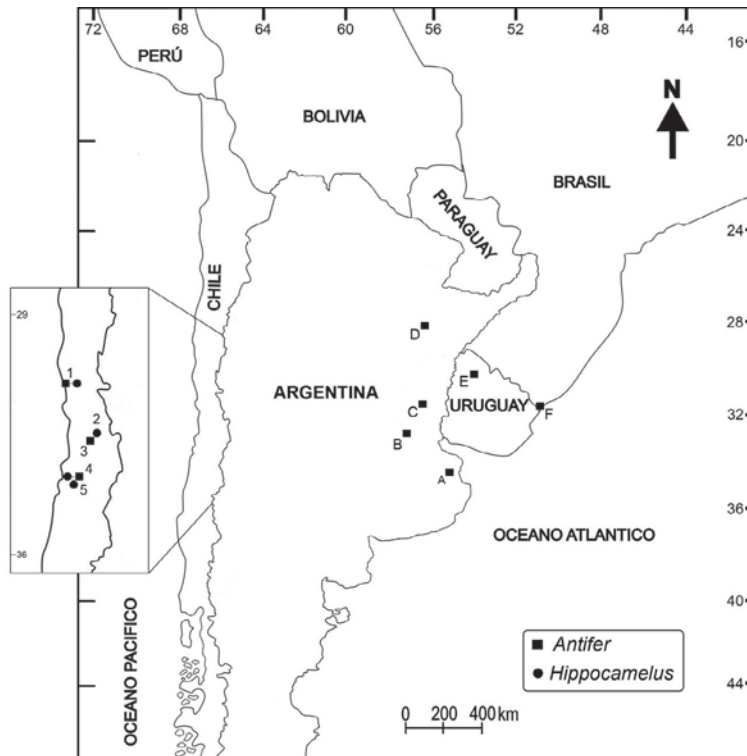


FIG. 1. Mapa de distribución del género *Hippocamelus* en Chile central y de *Antifer* en América del sur. Chile: 1. Quebrada Quereo; 2. Las Pozas de Chacabuco; 3. Pudahuel; 4. Laguna Taguatagua; 5. Patagüilla. Argentina: A. Provincia de Buenos Aires; B. Provincia de Santa Fe; C. Provincia de Entre Ríos; D. Provincia de Corrientes. Uruguay; E. Formación Sopas, Estado de El Salto. Brasil; F. Estado de Río Grande Do Sul.

mastodonte no se hallaron hasta ahora en Taguatagua, sino cuernos bastante bien conservados de una gran especie de ciervo' (Domeyko, 1868: 373) (Fig. 1). Años más tarde, Fuenzalida (1936) identificó la presencia de *Hippocamelus bisulcus* (huemul) (fragmentos de metacarpo y metatarso) entre los materiales exhumados del yacimiento de Las Pozas de Chacabuco en 1929 (Fig. 1). Este mismo investigador detectó la presencia de 'un antepasado de mayor tamaño que el (huemul) actual, o una especie muy vecina' (Fuenzalida, 1936: 99) entre los restos que en 1899 recolectó A.G. Phillips de la localidad de 'Queredo', cerca de Los Vilos (Región de Coquimbo) (cf. Sundt, 1903) (Fig. 1). Estos materiales fueron posteriormente asignados por Casamiquela (1968) a *Hippocamelus* sp.

Posteriores investigaciones realizadas en la laguna de Taguatagua permitieron identificar un sitio arqueológico con instrumentos líticos asociados a mamíferos extintos, denominado Taguatagua 1 (Casamiquela *et al.*, 1967). La capa portadora de los fósiles fue datada

en torno a los 11.300 AP sin calibrar (Casamiquela *et al.*, 1967; Montané, 1968; Casamiquela, 1976). Entre los restos fósiles se identificaron fragmentos de un maxilar y una mandíbula, así como porciones proximales de radio y ulna de un individuo juvenil de *Hippocamelus bisulcus* (Casamiquela, 1976). En estas mismas investigaciones se exhumaron, en un pozo prospectivo a 5,5 m de profundidad, un asta izquierda completa de gran tamaño comparable en dimensiones a las de *Blastocerus dichotomus* Illiger, 1815 (ciervo de los pantanos), porciones de su contraparte derecha, así como un fragmento de ulna, posiblemente del mismo individuo (Casamiquela, 1968, 1976). Teniendo como base estos materiales, Casamiquela (1968) mencionó por primera vez la presencia del género *Antifer* Ameghino para el Pleistoceno tardío de Chile. Tavera (1978) dio cuenta del descubrimiento de una porción de asta, correspondiente a un pedúnculo muy erosionado, que atribuyó a *Antifer* sp. Este hallazgo, procedente de la localidad de Pudahuel (Región Metropolitana),

se encontraba dentro de una toba de cenizas blancas de grano fino a ca. 8 m de profundidad (Fig. 1). De acuerdo a las observaciones de Varela (1976, 1981), la toba mencionada por Tavera tendría su origen durante la explosión de la caldera de laguna del Diamante-volcán Maipo, evento datado por U-Th-He en circones extraídos de piroclastos pumíceos en 150.000 años (Lara *et al.*, 2008).

Los trabajos arqueológicos realizados por Núñez y colaboradores en la quebrada Quereo arrojaron una significativa cantidad de restos fósiles de Cervidae (Núñez *et al.*, 1983, 1994a). Del nivel cultural Quereo I, datado en ca. 11.600 AP sin calibrar (Núñez *et al.*, 1983), se recuperaron 12 fragmentos óseos asignados a *Antifer*, entre los que destaca un asta izquierda completa (Núñez *et al.*, 1983; Casamiquela, 1984). Del nivel cultural Quereo II, con fechados absolutos que oscilan entre 11.100 y 9.400 AP sin calibrar (Núñez *et al.*, 1983), provienen 11 especímenes óseos incluyendo un asta izquierda de un individuo juvenil prácticamente completa, todos asignados a este mismo taxón (Núñez *et al.*, 1983; Casamiquela, 1984; Núñez *et al.*, 1994a). Se suman a estos hallazgos, un fragmento de rama obtenido previamente por Montané y Bahamondes (1973) del nivel Quereo II, mencionado por Casamiquela (1984).

Casamiquela (1984), sobre la base de las astas fósiles de Taguatagua y Quereo, fundó la especie *Antifer niemeyeri* a partir de variaciones en la morfología y tamaño de las astas, sin designar su holotipo. En este trabajo mencionó un total de 13 porciones de astas provenientes de las distintas excavaciones de los sitios mencionados. La denominación *A. niemeyeri* fue utilizada en posteriores investigaciones arqueológicas realizadas en el sitio Taguatagua 1, en donde se identificaron 19 nuevos especímenes óseos de Cervidae (Núñez *et al.*, 1994b), y en un nuevo yacimiento ubicado muy cercano al anterior, denominado Taguatagua 2 (Núñez *et al.*, 1994b), del que proviene un fragmento de asta. Las dataciones obtenidas indicaron una antigüedad cercana a los 9.900 AP sin calibrar (Núñez *et al.*, 1994b). Labarca y López (2006) reexaminaron el material paleontológico del yacimiento de Quereo (Niveles I y II) y reasignaron los restos de Cervidae allí exhumados a *Antifer* sp. Los autores indicaron que ‘mientras no se realice una revisión exhaustiva de los materiales fósiles asignables a este género, la especie *A. niemeyeri* debe mantenerse en reserva’

(Labarca y López, 2006: 95). Finalmente, Tagle *et al.* (2008) reportaron la presencia de *Hippocamelus bisulcus* en contextos funerarios en el valle del río Tinguiririca (Región de O'Higgins), específicamente en la localidad de Patagüilla, con fechas cercanas a los 11.000 cal AP (Fig. 1).

3. Contexto geomorfológico, geológico, geográfico y paleoambiental

3.1. Quebrada Quereo

El yacimiento arqueológico de Quereo (31°55'S-71°34'W) se ubica en el extremo meridional de la costa del desierto semiárido de Chile (Fig. 1), específicamente en la porción occidental de un corredor tectónico relleno con depósitos cuaternarios. De acuerdo a Núñez *et al.* (1983, 1994a) en este lugar se identificaron seis miembros estratigráficos compuestos por arenas, calizas y turbas, los que constituyen la Formación Quebrada Quereo (Pleistoceno tardío-Holoceno) (Fig. 2a). Dentro de esta se reconocieron cuatro eventos culturales denominados Quereo I, II, III y IV, dos de los cuales, Quereo I y Quereo II, presentan asociación entre mamíferos extintos y restos óseos con modificaciones antrópicas (Núñez *et al.*, 1983, 1994a; Labarca *et al.*, 2003). El nivel cultural Quereo I se ubica en la discordancia depositacional del techo del Miembro 1 y en la base del Miembro 2 de la Formación Quebrada Quereo (ca. 4 m de profundidad) (Fig. 2a). Los fechados radiocarbónicos tomados sobre elementos vegetales para este nivel cultural, indican edades que fluctúan entre los 11.600±190 AP (N-2965) (13.822-13.114 cal AP)¹ y 11.400±155 AP (N-2964) (13.595-12.966 cal AP), esta última asociada estratigráficamente con el asta de *Antifer* S3-E0-18 (Núñez *et al.*, 1983). Los autores han discutido la validez de estos fechados radiocarbónicos debido a la posición estratigráfica en la que se ubica el nivel cultural Quereo I (Fig. 2a), argumentando una posible contaminación de las muestras datadas con aguas subterráneas (Núñez *et al.*, 1983). Atendiendo a la tasa depositacional inferida para el yacimiento, este nivel cultural tendría una antigüedad de entre 22.500 a 20.000 años AP (Núñez *et al.*, 1983). Los estudios palinológicos y sedimentológicos indican que durante la depositación de la parte superior del Miembro 1, las condiciones climáticas registradas variaron

¹ Todas las fechas se encuentran calibradas con dos sigmas con el programa Calib 5.1.0. (Stuiver y Reimer, 1993).

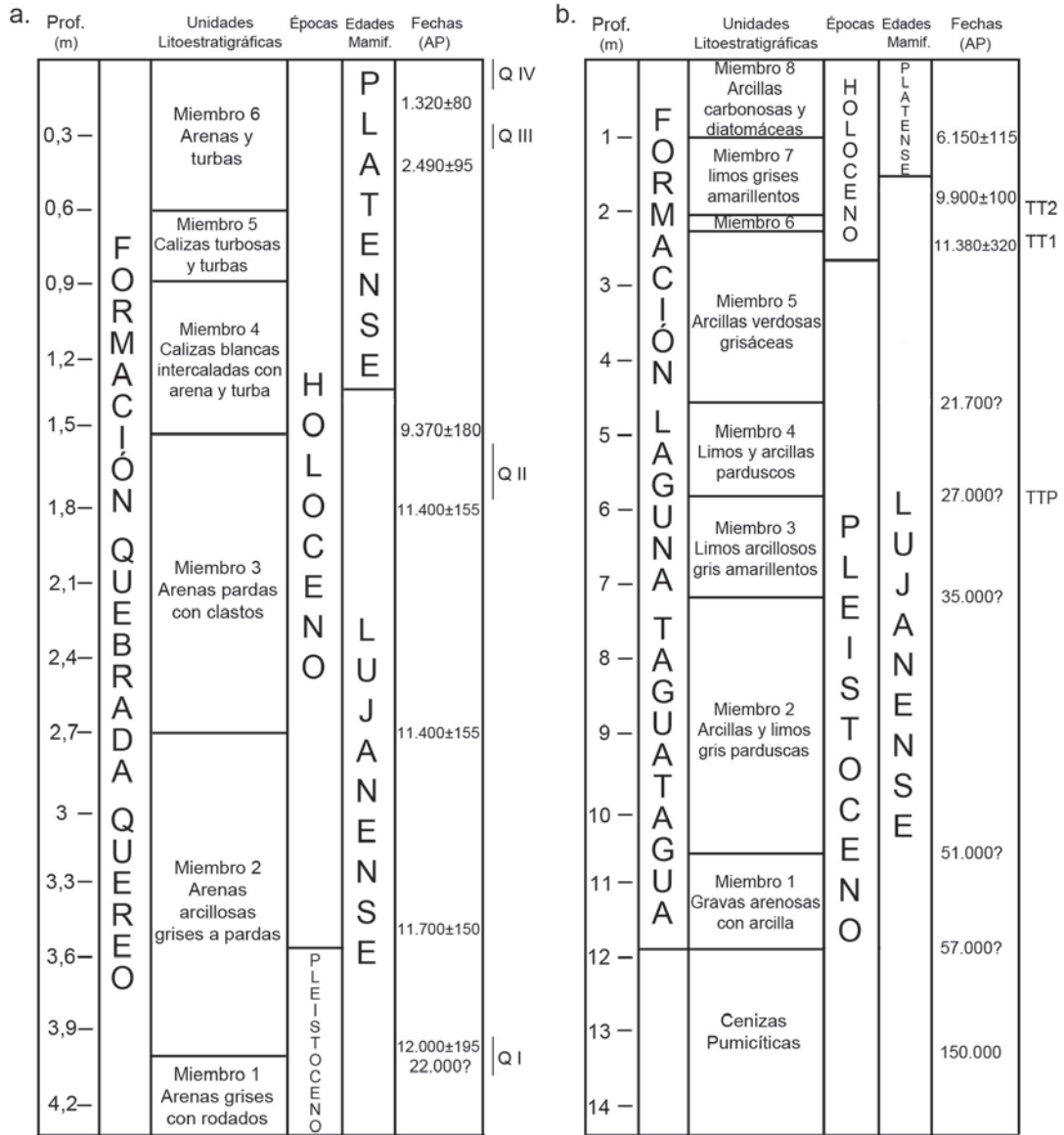


FIG. 2. Esquema estratigráfico y cronológico de las formaciones a. Quebrada Quereo y b. Laguna de Taguatagua de Chile central.

desde más húmedas hacia más cálidas y secas que en la actualidad, a juzgar por una elevada presencia de taxones no arbóreos (Núñez *et al.*, 1994a). Por su parte, el nivel Quereo II, ubicado en torno a 1,8 m de profundidad, se desarrolló en la parte superior del Miembro 3, entre los 11.100±150 AP (N-2963) (13.252-12.836 cal AP) y un momento anterior a los 9.370±180 AP (N-2484) (11.156-10.231 cal AP) (Núñez *et al.*, 1994a) (Fig. 2a). Este segmento se relaciona igualmente con

condiciones más cálidas y secas que en la actualidad, situación inferida a partir del predominio de taxones no arbóreos como umbelíferas y compuestas (Villagrán y Varela, 1990). La composición paleofaunística de ambos niveles es relativamente similar, registrándose *Equus (Amerhippus) sp.*, *Palaeolama sp.*, *Stegomastodon sp.*, *Antifer sp.*, *Mylodontinae indet.*, *Lycalopex culpaeus*, cf. *Panthera onca*, anuros y roedores (Núñez *et al.*, 1983; Labarca y López, 2006).

3.2. Laguna de Taguatagua

Los yacimientos Taguatagua 1 (TT-1) y Taguatagua 2 (TT-2) (34°30'S-71°06'W) se ubican en la depresión intermedia de Chile central, específicamente en el margen norte de la cuenca que conformaba una antigua laguna homónima (Fig. 1), la que fue desecada artificialmente en el siglo XIX (Núñez *et al.*, 1994b). Esta posee un origen tectónico y se encuentra rodeada por cerros conformados principalmente por rocas del Jurásico y Cretácico (Varela, 1976; Núñez *et al.*, 1994b). Los rellenos de la cuenca pueden dividirse en dos unidades principales: una inferior compuesta por depósitos de cenizas ignimbríticas y una superior lacustre denominada Formación Laguna de Taguatagua, segmentada en ocho miembros conformados por limos, arcillas y arenas de grano fino (Núñez *et al.*, 1994b) (Fig. 2b). La depositación de las cenizas habría ocurrido en torno a los 150.000 AP (Lara *et al.*, 2008), mientras que el inicio de la depositación lacustre tendría una data aproximada de 59.000 cal AP (Varela, 1976; Núñez *et al.*, 1994b). Particularmente, el yacimiento Taguatagua 1 se ubica en el techo del Miembro 5 (Capa SV-15), a 2,35 m del nivel actual (Fig. 2b). Aquí se ha documentado una ocupación cultural pleistocena definida por la asociación entre instrumentos líticos y mamíferos extintos (Casamiquela *et al.*, 1967; Montané, 1968). Muestras de carbón indican una antigüedad de 11.380±320 AP (GX-1205) (13.934-12.788 cal AP) y 11.000±250 AP (Gif-1265) (13.417-12.247 cal AP) (Montané, 1968; Palma, 1969). De acuerdo a Heusser (1983, 1990), posterior a los ca. 16.000 cal. AP, los registros de pastos de requerimientos cálidos como Chenopodiaceae, Amaranthaceae y Gramíneas comienzan a aumentar, apuntando hacia una progresiva acentuación en la temperatura y una concomitante disminución en los niveles lacustres (Núñez *et al.*, 1994b).

El sitio Taguatagua 2 se ubica a 70 m al sur de TT-1. Estratigráficamente se dispone en la base del Miembro 7 (ca. 2 m de profundidad) (Fig. 2b). La evidencia cultural indica la presencia de puntas del tipo 'cola de pescado' en conjunto a herramientas de procesamiento asociados a restos de mastodonte (*Stegomastodon* sp.) (Núñez *et al.*, 1994b). Los fechados radiocarbónicos obtenidos sobre carbón sitúan este evento en el Holoceno temprano: 10.120±130 AP (Beta-45520) (12.231-11.264 cal AP) y 9.900±100 AP (Beta-45519) (11.762-11.156 cal AP) (Núñez *et al.*, 1994b), teniendo en cuenta que la Unión

Internacional de Ciencias Geológicas (International Union of Geological Sciences, 2009) establece la base de este en 11.800 años AP. Para el período temporal señalado por los fechados radiocarbónicos, la formación de parques arbolados de coníferas y fagáceas (tipo *Nothofagus dombeyi* y *Prumnopitys andina*) disminuye sensiblemente, aumentando los registros de Chenopodiaceae y Amaranthaceae, situación que se vuelve más evidente cercano a los 11.000 cal. AP cuando los taxones palustres y acuáticos (*Anagallis*, *Cyperaceae* y *Typha*) decrecen y dan lugar a compuestas y umbelíferas (Heusser, 1983, 1990), registro que apuntaría a condiciones cálidas y secas (Núñez *et al.*, 1994b). La composición faunística de ambos yacimientos es relativamente similar, identificándose *Stegomastodon* sp., *Equus (Amerhippus)* sp., *Hippidion principale* Lund 1846, *Antifer niemeyeri*, *Hippocamelus bisulcus*, Canidae indet., Mylodontinae indet., roedores, aves y anuros (Casamiquela, 1976; Núñez *et al.*, 1994b; Alberdi y Frassinetti, 2000; Frassinetti y Alberdi, 2005).

Bajo Taguatagua 1 se detectó un nivel exclusivamente paleontológico (TTP), que arrojó restos de Cervidae a una profundidad de 5,5 m (Casamiquela, 1976). Estos hallazgos se ubican estratigráficamente en el techo del Miembro 3 (Capa SV-23) (Fig. 2b). De acuerdo a la tasa de depósito de los sedimentos sugerida por Heusser (1990), este nivel tendría una antigüedad aproximada de 30.000 cal. AP. A juzgar por los elevados registros de Chenopodiaceae y Amaranthaceae registrados en la columna polínica estudiada por Heusser (1990), es posible inferir el desecamiento de la antigua laguna de Taguatagua, lo que sumado a la reducción de los taxones arbóreos indica condiciones secas y cálidas, relacionadas con un momento interestadial.

4. Materiales y métodos

Se reanalizaron desde una perspectiva morfológica y morfométrica las astas completas referidas a *A. niemeyeri*, que provienen de los yacimientos arqueológicos y paleontológicos de Taguatagua y Quereo estudiadas por Casamiquela (1968, 1984). En términos morfológicos, se cotejaron las descripciones originales de las mismas con los caracteres de los tipos de *A. ultra* (MLP 9-20) y *A. ensenadensis* (MLP 9-44). Por otro lado, se las comparó con el ejemplar CICYTTP-PV-M-1-94 de *A. ultra* y el MLP 57-III-7-1 de *A. ensenadensis*, correspondiente a las astas

más completas de ambos taxones en Argentina. Este análisis se llevó a cabo teniendo en cuenta su morfología general y las particularidades de cada especie. En cuanto al análisis morfométrico, se tomaron nuevas medidas a las astas de Chile que fueron comparadas con los ejemplares mencionados y con la pieza MCNM 516 (Col. Berro), figurada en la contribución de Kraglievich (1932).

Los materiales analizados del sitio Quereo (Núñez *et al.*, 1983 y 1994b; Casamiquela, 1984) se encuentran depositados en las colecciones del MAL, MDL y Sección de Paleontología del MNHN. Del nivel cultural Quereo I provienen: un asta izquierda completa (S3-E0-18) (Fig. 3a); Quereo II: un asta izquierda prácticamente completa (S3-E0-17) (Fig. 3b), una garceta distal derecha (SGO-PV-140). Los materiales exhumados del yacimiento Taguatagua (Casamiquela, 1968, 1976; Núñez *et al.*, 1994b) están depositados en la Sección de Paleontología del MNHN, y corresponden a Taguatagua 1: un asta derecha completa (SGO-PV-245-1) (Fig. 3c), un candil completo

(SGO-PV-245-2); Taguatagua 2: un fragmento de pedúnculo y roseta (TT-2-C2-H18).

Las astas fueron descritas de acuerdo a su posición en vida, distinguiéndose en ellas un borde anterior (siempre cóncavo), un borde posterior (plano o algo convexo), una cara externa (convexa) y una cara interna (cóncava, con todas las ramas del asta dirigidas hacia el plano sagital). La nomenclatura de las partes constituyentes de las astas se detallan a continuación (Fig. 4):

Base: hace referencia al inicio del asta. Es la superficie sobre la que se unen a los ceratóforos (prolongaciones óseas de los huesos frontales) o a partir de la que se desprenden, cuando se producen los volteos anuales de las astas.

Roseta: conjunto de pequeñas excrescencias o tubérculos óseos, que se disponen en círculo alrededor de la base de las astas.

Pedúnculo: porción proximal del asta que se encuentra a continuación de la roseta, a partir del cual se proyectan las ramas anterior y la posterior del asta.

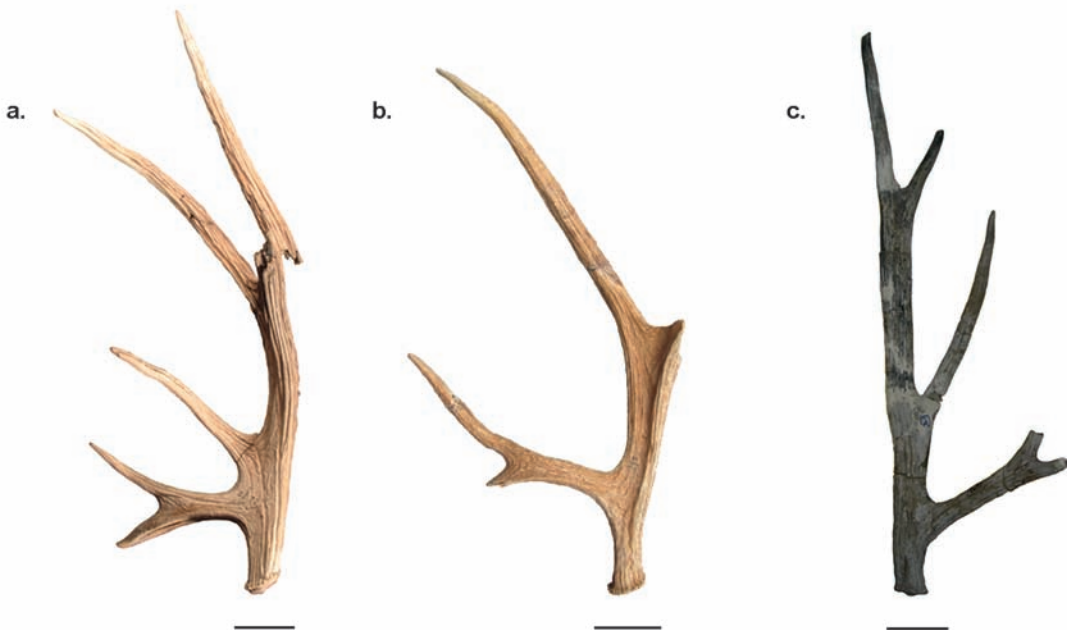


FIG. 3. Astas asignadas en este trabajo a *Antifer ultra* Ameghino, vista sagital. a. Nivel Quereo I (S3-E0-18) (Casamiquela, 1984); b. Nivel Quereo II (S3-E0-17) (Casamiquela, 1984); c. Taguatagua (SGO-PV-245-1) (Casamiquela, 1968, 1976). Las escalas miden 10 cm.

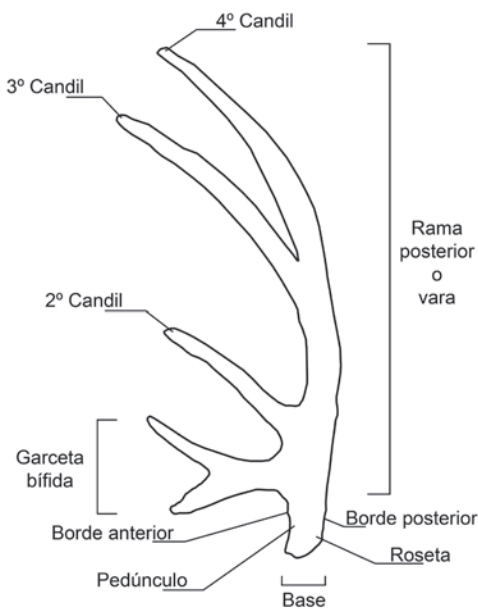


FIG. 4. Nomenclatura de las distintas partes que componen un asta.

Garceta (=primera rama, rama anterior, mogote ocular, primer mogote o primer candil): es la primera rama que se encuentra en el borde anterior del asta desde la base, y que se dispone a distancia variable de ella, dependiendo de la especie en este caso. Puede ser una rama simple o bifida, si es bifida da origen a dos ramas pequeñas (superior e inferior).

Vara o rama posterior: es la rama principal del asta, en los ciervos que presentan apéndices multiramados. Sobre ella se disponen el resto de las ramificaciones, cuyo número también es variable.

Ramas, mogotes o candiles sucesivos: a partir de la garceta, que sería la primera rama, el resto de los candiles (ramificaciones) se cuentan como: segundo, tercero, cuarto y así sucesivamente hasta completar todas las ramas que tiene el asta adulta.

Primera bifurcación: es la división que se da entre la garceta y el resto de la vara.

Segunda bifurcación: se toma como segunda bifurcación la división existente entre la segunda rama y el resto de la vara.

Tercera bifurcación: es la que se da entre la tercera rama y el resto de la vara.

Horquilla terminal: es la última bifurcación del asta, que en este género suele coincidir con la tercera bifurcación.

Crestas y surcos longitudinales: son estrías marcadas que recorren el asta en toda su extensión, desde la base siguiendo por la rama principal hasta su respectiva ramificación.

5. Discusión

5.1. Reasignación taxonómica de *Antifer niemeyeri*

De acuerdo a Ameghino (1889), el género *Antifer* se caracteriza por la presencia de 'Cuernos largos y con numerosas ramificaciones; primer mogote u ocular colocado inmediatamente encima de la base; todas las ramas aplastadas y ensanchadas en las bifurcaciones tomando la forma de las del reno y del *Megaloceros*' (Ameghino, 1889: 420). La validez del género *Antifer* fue durante mucho tiempo cuestionada por diversos autores, quienes discutieron sus afinidades con otros géneros fósiles y actuales (Lydekker, 1893, 1898, 1915; Churcher, 1966 entre otros). En 1932, Kraglievich argumentó convincentemente a favor de la efectiva existencia del género como una entidad independiente, estableciendo las dos especies actualmente aceptadas: *A. ultra* y *A. ensenadensis*. No obstante, este autor es claro en mencionar que las diferencias entre ambas son escasas, remitiéndose al menor tamaño de *A. ensenadensis* y a una convexidad del borde posterior de las astas encima de la base, carácter que sin embargo no sería constante en todos los ejemplares (Kraglievich, 1932). Respecto de las piezas chilenas, Casamiquela (1968) en la descripción original del espécimen de Taguatagua SGO-PV-245-1 (Casamiquela, 1968) (Fig. 3c) indicó explícitamente las fuertes afinidades de esta pieza con las astas de *Antifer ultra*: 'intencionalmente inicié la descripción de la cornamenta con palabras utilizadas por Kraglievich para definir a *Antifer ultra*; es que prácticamente ambas descripciones podrían superponerse' (Casamiquela 1968:130). Este autor definió al espécimen en cuestión como de gran tamaño, muy curvado internamente y convexo en el exterior, con el pedúnculo y la roseta subcilíndricos, como lo estableció Kraglievich (1932) para *A. ultra*. Además, agregó que el pedúnculo se va deprimiendo hacia la región distal, lo que deja ver que el achatamiento se repite a lo largo del asta, sobre todo a nivel de las bifurcaciones, como se observa comúnmente en los ejemplares pertenecientes al género *Antifer* y en particular en *A. ultra*. Las características estrías y surcos longitudinales que recorren tanto la cara interna como externa del ejemplar tipo de *Antifer*

ultra (MLP 9-20), también fueron mencionadas para el espécimen SGO-PV-245-1. Sobre la cara interna de este, Casamiquela mencionó la prolongación de uno de los canales hacia la base de la garceta achatada y bífida, formando un canal corto. Este carácter junto al de la garceta bífida, fue observado también en el material CICYTTP-PV-M-1-94 de *A. ultra* (Alcaraz *et al.*, 2005). Sin embargo, Casamiquela en su trabajo de 1968 designó el ejemplar SGO-PV-245-1 a *Antifer* (=Blashtocerus?), dadas las discusiones que existían respecto a la validez de ambos géneros. En un trabajo posterior, Casamiquela (1984) propuso la nueva especie *Antifer niemeyeri* sobre la base de las astas de Taguatagua y quebrada Quereo, sin designar holotipo. Respecto a los materiales procedentes de esta última localidad el autor consideró: ‘estos nuevos materiales son notablemente parecidos en sus caracteres generales, no solo entre sí, sino también con el espécimen de Tagua-Tagua’ (Casamiquela, 1984: 43, traducción nuestra). Además, agregó: ‘como ya ha sido mencionado respecto del asta de Taguatagua (Casamiquela, 1968), estos materiales pueden ser sin dudas asignados al género *Antifer* e incluso a la especie *Antifer ultra*’ (Casamiquela, 1984:47, traducción nuestra). Aun observando la morfología tan similar entre los tres especímenes bajo estudio con la especie *A. ultra*, Casamiquela planteó la segregación de los materiales analizados en una especie distinta. Este autor consideró en su diagnóstico de *A. niemeyeri*, el mayor tamaño de las astas, así como la mayor extensión de la vara entre la ramificación de la primera rama y la segunda. El análisis morfométrico comparado (Tabla 1) permite constatar que el mayor tamaño de la especie reconocida por Casamiquela (1984) no es tal, ya que dependiendo del carácter que se tome, las medidas obtenidas de los ejemplares de Chile caen dentro del rango de variación conocido para *Antifer ultra*. Las diferencias entre los distintos ejemplares, van desde unos pocos milímetros a varios centímetros dependiendo del carácter morfológico considerado. En este contexto, el diámetro antero-posterior de la garceta y la distancia desde la roseta a cualquier punto de bifurcación de las astas son los que muestran más variabilidad, ya que dependen del desarrollo ontogenético que alcance el espécimen. En este caso ambas medidas son diferentes en los tres ejemplares.

Respecto a la especie *A. ensenadensis*, el material tipo (MLP 9-44) corresponde a un fragmento de asta que conservó solo el pedúnculo entero y rastros del origen de la garceta. En este sentido, el hallazgo de un ejemplar completo de esta especie (MLP 57-III-

7-1) procedente del Pleistoceno de la provincia del Neuquén en Argentina, apoya la inclusión de los ejemplares de Chile dentro de *Antifer ultra*. Los nuevos caracteres observados en él tales como: la presencia de un pedúnculo muy desarrollado, largo, recto y cilíndrico desde su origen hasta casi la primera bifurcación, de base circular ancha y casi recta, además de su robustez y tamaño general (Alcaraz, información inédita del autor), no han sido observados en los materiales de Taguatagua y Quereo. Estos rasgos otorgan a las astas de *Antifer ensenadensis* una morfología muy distinta a la observada en *Antifer ultra*, y constituyen los únicos caracteres distintivos a considerar en la diferenciación entre las dos especies del género (Alcaraz, información inédita del autor). En contraposición a esta situación, *A. ultra* constituye una especie a cuya diagnosis y dimensiones se ajustan los especímenes de Chile central. En consecuencia, se considera que, a partir de ambos análisis, los ejemplares de Taguatagua y quebrada Quereo deben ser incluidos dentro de *Antifer ultra*, constituyendo *A. niemeyeri* un sinónimo de aquel.

Por su parte, los ejemplares del nivel cultural Quereo II: SGO-PV-140, y los exhumados en Taguatagua 1: SGO-PV-245-2 y Taguatagua 2: TT-2-C2-H18 solo pueden ser asignados al género *Antifer*, dada la escasez del material y la ausencia de caracteres diagnósticos que permitan clasificarlos a nivel específico.

5.2. Paleobiogeografía y Paleoambiente

La presencia en el actual territorio chileno del género *Antifer* permite discutir respecto de las relaciones faunísticas entre ambas vertientes de los Andes y las eventuales vías de entrada de este taxón o de una forma ancestral, ya que en forma previa había sido descrito exclusivamente en el sur de Brasil, Uruguay y Argentina. Moreno *et al.* (1994) han postulado la existencia de corredores transandinos que habrían favorecido la dispersión de taxones desde el actual territorio argentino hacia el occidente de los Andes, los que se ubicarían en el sector sur de Chile, puesto que el macizo andino pierde altitud a partir de los 38°S. La presencia del Xenarthra pampeano *Glossotherium robustum* Owen, 1842 (Casamiquela, 1999; Labarca en prensa) en la cordillera de Lonquimay (ca. 38°30’S) apoyaría esta hipótesis, ya que en esta área las formaciones de estepa penetran aún en la actualidad hacia territorio chileno. Moreno *et al.* (1994) sugirieron además que los momentos

TABLA 1. COMPARACIÓN MORFOMÉTRICA EXPRESADA EN MM: MATERIALES DE TAGUATAGUA (CASAMIQUELA, 1968, 1976) Y QUEBRADA QUERO (CASAMIQUELA, 1984); TIPO DE A. ULTRA AMEGHINO, 1889; ESPECIMENES COMPLETOS DE A. ULTRA EXTRAÍDOS DE LA BIBLIOGRAFÍA.

Caracteres de las astas	SGO PY-245 (Taguatagua 2)	S3-E0-18 (Quero I)	S3-E0-17 (Quero II (juvenil))	CICYTTP-PV-M-1-94 <i>A. ultra</i> (Alcaraz <i>et al.</i> , 2005)	9-20 MLP Tipo <i>A. ultra</i> Ameghino, 1889	516 (Col. Berro) <i>A. ultra</i> Kraglievich, 1932
Diámetro antero-posterior de la roseta	57,6	60	61,1	49	rota	67
Diámetro transverso de la roseta	51,7	55,2	57,2	42	rota	no se tomó
Diámetro antero-posterior de la base del pedúnculo	47	48,9	47,4	54	roto	51
Diámetro transverso de la base del pedúnculo	44,6	46,2	44,8	44	roto	49
Longitud del pedúnculo	94,7	55,8	97,2	52	roto	100?
Longitud del asta en línea recta	886,8 (ápice fracturado)	870	fracturado	675	550 (rota)	760
Longitud del asta siguiendo la curvatura	895,2	981	fracturado	727 (medida no publicada)	no se tomó	930
Diámetro antero-posterior de la garceta	41,8	45	37,9	69	66	55
Diámetro transverso de la garceta	32,2	32,6	35,2	31	35	32
Longitud de la garceta hasta su bifurcación	206,9	147,4	171,9	115	rota	rota
Diámetro antero-posterior de la vara (por encima de la garceta, a nivel de la bifurcación)	49,8	60,3	80,4	89	138	140
Diámetro transverso de la vara (idem anterior)	32,8	44	45,8	30	no se tomó	38
Diámetro antero-posterior del 2º candil	29,6	29	37,3	40	45	40
Diámetro transverso del 2º candil	28,6	31	40,3	40	30	40
Diámetro antero-posterior de la vara (por encima del 2º candil)	47,5	61,7	fracturado	no se tomó	64	60
Diámetro transverso de la vara (idem anterior)	33,7	41	fracturado	no se tomó	no se tomó	no se tomó
Distancia desde la roseta hasta la bifurcación principal	311,8	238	447	385	carece de roseta	330
Distancia desde la roseta hasta la punta del 2º candil	646,9	420	778	385	carece de roseta	670
Distancia desde la roseta hasta la horquilla terminal de la vara	658,2	450,2	381	385	carece de roseta	470
Longitud del 3º y 4º candil en que se divide la horquilla terminal de la vara (desde su bifurcación)	3º : 118,9 4º : 245,7	3º : 401 4º : 500	3º fracturado 4º no tiene	no se tomó	no se tomó	3º : 330 4º : 310
Envergadura	404,7	420	asta fracturada	765	asta fracturada	800? (es un supuesto de Kraglievich)

interstadiales del Pleistoceno habrían favorecido particularmente la entrada de las faunas pampeanas, debido al aumento de la temperatura y disminución de las placas glaciares de la cordillera de los Andes. Por el momento esta hipótesis no puede ser contrastada para el caso de *Antifer* debido principalmente a los requerimientos ambientales definidos para este género (Menegaz y Ortiz-Jaureguizar, 1995). En efecto, *Antifer* se registra en el Pleistoceno de Argentina en la región Mesopotámica, en donde se han postulado ambientes cálidos y húmedos; en la región Pampeana con preponderancia de condiciones un poco más frías y áridas (Carlini *et al.*, 2004; Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006); en la provincia de Neuquén (38°S), de la que no se dispone de datos en cuanto a las condiciones imperantes para este lapso, y posiblemente en Norpatagonia (ca. 41°S), donde existieron condiciones frías y húmedas (Hadjuk *et al.*, 2004; Lezcano y Hadjuk, 2008). Si bien esta amplitud geográfica apuntaría hacia una importante capacidad adaptativa del género, todos estos sectores tienen por denominador común la ausencia de comunidades boscosas densas. Los registros polínicos de localidades cercanas a los pasos mencionados por Moreno *et al.* (1994) (ca. 40-41°S), poseen una antigüedad máxima cercana a los 70.000 AP (Heusser *et al.*, 1999, 2000), los que distan de los ca. 150.000 AP inferidos para los primeros registros de *Antifer* en Chile central; pese a esto, pueden ser utilizados como un marco de referencia para esta discusión. Heusser *et al.* (1999, 2000) mencionaron el avance y retroceso de los bosques patagónicos y valdivianos como respuesta a los eventos glaciares e interglaciales. En efecto, para el Máximo Glacial (ca. 20.000 años AP), las condiciones inferidas son frías y secas con un paisaje abierto dominado por una vegetación de parque subantártico, momento que coincide con la mayor expansión de la placa de hielo patagónico (Rabassa *et al.*, 2005). Cuando las condiciones se vuelven más templadas, hacia finales del Pleistoceno, comienza el avance de los bosques más densos, hasta el definitivo asentamiento de la selva valdiviana en torno a los 10.000 AP (Heusser *et al.*, 1999, 2000). Ambas condiciones descritas habrían impedido el ingreso de *Antifer* hacia el actual territorio chileno, ya que en momentos glaciales, las grandes masas de hielo registradas hasta la depresión intermedia de Chile (Glasser *et al.*, 2008) frenaron cualquier intercambio faunístico, mientras que en momentos interstadiales la aparición del bosque lluvioso

habría actuado de igual forma. En consecuencia, la resolución de esta problemática biogeográfica aún requiere de nuevas y mejores evidencias, tanto paleoclimáticas como paleofaunísticas.

5.3. Paleoecología

El registro finipleistoceno de la familia Cervidae en Chile central indica la presencia de *H. bisulcus* y *A. ultra*. Se trata de dos taxones con requerimientos ecológicos distintos, ya que la primera de estas especies está adaptada actualmente a ambientes montañosos restringidos a los bosques subantártico, y matorrales periglaciares (Serret, 1997), aun cuando existe evidencia de su presencia en ambientes de estepa, como en las localidades de Río Negro y la costa atlántica de Santa Cruz en Argentina (39°S-69°W) (Menegaz y Ortiz-Jaureguizar, 1995). Para *Antifer* se infieren condiciones climático-ambientales comparativamente más diversas, aunque asociado fundamentalmente a paisajes abiertos con vegetación arbustiva dispersa (Menegaz y Ortiz-Jaureguizar, 1995). No deja de ser sugerente el hecho de que *Antifer* se relaciona en Chile central con momentos de mayor calidez y reducción de los taxones arbóreos, como apuntan los registros polínicos de Taguatagua, tanto en el nivel paleontológico (ca. 30.000 cal. AP) como en el yacimiento arqueológico Taguatagua 2 (11.700 cal AP) (Heusser, 1990; Núñez *et al.*, 1994b). De manera opuesta, Casamiquela (1976) solo identificó la presencia de *Hippocamelus* en Taguatagua 1 (ca. 13.000 cal AP), donde las condiciones ambientales inferidas para ese lapso temporal fueron más frías y lluviosas. En esta localidad, no han sido recuperados restos óseos de *Hippocamelus* y *Antifer* asociados de manera estratigráfica, por lo que es posible sugerir que al menos localmente, se trataría de dos formas alopatridas en el Pleistoceno tardío. En consecuencia, es posible que bajo un régimen cálido aumentara la distribución de *Antifer*, restringiéndose por consiguiente la de *Hippocamelus*, taxón que posiblemente se refugió en lugares montañosos y/o en sectores más sureños. Una situación inversa ocurriría en momentos más fríos y húmedos.

6. Conclusiones

En primer término se establece que *Antifer niemeyeri* constituye un sinónimo de *Antifer ultra*, y dentro de este último deben incluirse los ejem-

plares completos procedentes de Taguatagua y quebrada Quereo.

Desde el punto de vista cronológico se resalta la presencia del género *Antifer* desde el Pleistoceno tardío (ca. 150.000 años AP), aunque la escasez del material impide una determinación específica. Así mismo, se confirma el registro de *Antifer ultra* para el Pleistoceno tardío-Holoceno temprano (edad Lujanense) de Chile central, a la vez que los hallazgos de Taguatagua 2 y Quereo (ca. 13.000-11.000 cal AP) (transición Pleistoceno-Holoceno) constituyen los registros más recientes del género y la especie en Sudamérica. Esta situación amplía el biocrón de *Antifer* más allá de los 50.000 años AP como se había determinado para la Argentina, llevándolo hasta el Pleistoceno más tardío y Holoceno temprano. Desde una perspectiva paleobiogeográfica, se extiende la distribución de la especie de manera considerable al oeste de la cordillera de los Andes, ya que los registros previos estaban acotados al sur de Brasil, Uruguay y Argentina. Sin embargo, el momento y las condiciones ambientales imperantes durante la llegada de este taxón al actual territorio chileno aún deben aclararse.

Desde el punto de vista paleoambiental, estudios palinológicos vinculan al género *Antifer* en Chile central a momentos cálidos con clara reducción de los estratos arbóreos, lo que coincide con las condiciones ambientales propuestas para el género, el que se asocia a ambientes abiertos con vegetación de tipo arbustiva (Menegaz y Ortiz-Jaureguizar, 1995).

Antifer ultra e *Hippocamelus bisulcus* no aparecen estratigráficamente asociados en el Pleistoceno tardío de Chile central, lo cual puede ser explicado como un caso de alopatría local entre ambos taxones, vinculados a momentos climático-ambientales distintos. Esto sugiere que sus roles alimenticios (ramoneadores, pastadores) no se solaparon y, en consecuencia, ambas especies no habrían competido ecológicamente entre sí. La amplia distribución espacial y temporal de *Antifer* y la plasticidad para adaptarse a ambientes bajo condiciones diferentes, podrían estar señalando que fue una forma eurifágica. En cuanto al huemul, estudios acerca de su dieta revelaron que ésta sería amplia y que abarcaría todos los estratos, especialmente el herbáceo (Serret, 1997).

Agradecimientos

Al Dr. D. Rubilar (Museo Nacional de Historia Natural), G. Cobo (Museo Arqueológico de La Serena), D. Serani y G. Villar (Museo del Limarí, Ovalle) por la posibilidad de estudiar las colecciones que se encuentran bajo su cuidado. G. Cabello colaboró en la toma de las medidas de la pieza S3-E0-18. También al Dr. E.P. Tonni (Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata), al Dr. A.E. Zurita (Centro de Ecología Aplicada del Litoral y Universidad Nacional del Nordeste), así como a A. Rubilar (Servicio Nacional de Geología y Minería), por las sugerencias aportadas que ayudaron a mejorar la calidad del manuscrito.

Referencias

- Alberdi, M.T.; Frassinetti, D. 2000. Presencia de *Hippidion* y *Equus* (*Amerhippus*) (Mammalia, Perissodactyla) y su distribución en el Pleistoceno superior de Chile. *Estudios Geológicos* 56 (5-6): 279-290.
- Alcaraz, M.A.; Ferrero, S.B.; Noriega, J.I. 2005. Primer registro de *Antifer ultra* Ameghino, 1889 (Artiodactyla: Cervidae) en el Pleistoceno de Entre Ríos. *Instituto Superior de Correlación Geológica, Misceláneas* 14: 65-70.
- Ameghino, F. 1888. Rápidas diagnosis de algunos mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina. *Obras Completas* 5: 471-480.
- 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.
- Carlini, A.A.; Zurita, A.E.; Gasparini, G.M.; Noriega, J.I. 2004. Los mamíferos del Pleistoceno de la Mesopotamia argentina y su relación tanto con aquellos del Centro Norte de la Argentina, Paraguay y Sur de Bolivia, como con los del Sur de Brasil y Oeste de Uruguay: Paleobiogeografía y Paleoambientes. *Revista del Instituto Superior de Correlación Geológica (Misceláneas)* 12: 83-90.
- Casamiquela, R. 1968. Catalogación crítica de algunos vertebrados fósiles chilenos. I. Los Ciervos. La presencia de *Antifer* (= *Blastocerus*?) en el Pleistoceno Superior. *Revista Universitaria* 53: 101-106.
- Casamiquela, R. 1976. Los vertebrados fósiles de Taguatagua, Chile. *In Congreso Geológico Chileno, No. 1, Actas* 1: C87-C102. Santiago.
- Casamiquela R. 1984. Critical catalogue of some Chilean fossil vertebrates. I. The Deers: Complementary considerations on *Antifer* (*Antifer niemeyeri* n.sp.), the Pleistocene Giant Deer. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 2: 41-50.

- Casamiquela, R. 1999. The Pleistocene vertebrate record of Chile. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 7: 91-107.
- Casamiquela, R.; Montané, J.; Santana, R. 1967. Convivencia del hombre con el mastodonte en Chile central. *Noticiero Mensual Museo Nacional de Historia Natural de Chile* 132: 1-6.
- Churcher, C.S. 1966. Observaciones sobre el status taxonómico de *Epieuryceros* Ameghino, 1889 y sus especies *E. truncus* y *E. proximus*. *Ameghiniana* 10: 351-362.
- Cione, A.; Tonni, E.P. 1999. Biostratigraphy and chronological scale of uppermost Cenozoic in the Pampean area, Argentina. *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 7: 23-52.
- Cione, A.; Tonni, E.P. 2005. Bioestratigrafía basada en mamíferos del Cenozoico superior de la provincia de Buenos Aires. *In* Congreso Geológico Argentino No. 16, Actas 1: 183-200. La Plata.
- Domeyko, I. 1868. Algunas palabras sobre el terreno en que se hallan huesos de mastodonte en Chile. *Anales de la Universidad de Chile* 31 (3): 369-374.
- Frassinetti, D.; Alberdi, M.T. 2005. Presencia del género *Stegomastodon* entre los restos fósiles de mastodontes de Chile (Gomphotheriidae), Pleistoceno superior. *Estudios Geológicos* 61: 101-107.
- Fuenzalida, V. 1936. Noticia sobre los fósiles encontrados en la Hacienda Chacabuco, en Abril de 1929. *Revista Chilena de Historia Natural* 40: 96-99.
- Glasser, N.F.; Harrison, S.; Jansson, K.N.; Kleman, J. 2008. The glacial geomorphology and Pleistocene history of southern South America between 38°S and 56°S. *Quaternary Science Review* 27: 365-390.
- Hajduk, A.; Albornoz, A.; Lezcano, M.J. 2004. El 'Mylo-don' en el patio de atrás. Informe preliminar sobre los trabajos en el sitio El Trébol, ejido urbano de San Carlos de Bariloche. *In* Jornadas de Arqueología de la Patagonia, No. 4, Actas 715-731. Buenos Aires.
- Heusser, C. 1983. Quaternary Pollen Record from Laguna de Tagua Tagua, Chile. *Science* 219: 1429-1432.
- Heusser, C. 1990. Ice age vegetation and climate of subtropical Chile. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 80: 107-127.
- Heusser, C.; Lowell, T.; Heusser, L.; Moreira, A.; Moreira, S. 2000. Pollen sequence from Chilean Lake District during Llanquihue glaciation in marine Oxygen isotope Stages 4-2. *Journal of Quaternary Science* 15 (2): 115-125.
- Heusser, L.; Heusser, C.; Kleczkowski, A.; Crowhurst, S. 1999. A 50,000-yr pollen record from Chile of South American millennial-scale climate instability during the Last Glaciation. *Quaternary Research* 42: 154-158.
- Illiger, A. 1815. Überblick der Säugthiere nach ihrer Vertheilung über die welttheile. Akademie der Wissenschafte, Berlin, 1804-1811.
- International Union of Geological Sciences 2009. Request for IUGS Ratification to Establish the Quaternary as a System/Period of the Cenozoic and revise the associated base of the Pleistocene Series. <http://www.iugs.org/>.
- Kraglievich, J.L. 1932. Contribución al conocimiento de los ciervos fósiles del Uruguay. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo* 2 (3): 355-438.
- Labarca, R. En prensa. La meso y megafauna terrestre extinta del Pleistoceno de Chile. *In* Los vertebrados fósiles de Chile (Rubilar, D.; Salaberry, M.; editores). Editorial Universitaria.
- Labarca, R.; López, P. 2006. Los mamíferos finpleistocénicos de la Formación Quebrada Quereo: (IV Región-Chile): biogeografía, bioestratigrafía e inferencias paleoambientales. *Mastozoología Neotropical* 13 (1): 89-101.
- Labarca, R.; López, P.; Núñez, L. 2003. Nuevas consideraciones en torno a los niveles I y II (Paleoindio) del sitio Quereo (IV Región): Una aproximación tafonómica y zooarqueológica. *In* Congreso Nacional de Arqueología Chilena, No. 16, Actas 1: 517-527. Tomé.
- Labarca, R.; Fuentes, F.; Mena, F. 2008. Los conjuntos faunísticos pleistocénicos de cueva las Guanacas (Región de Aisén, Patagonia chilena): alcances taxonómicos y tafonómicos. *Magallania* 36 (2): 157-176.
- Lara, L.; Wall, R.; Stockl, D. 2008. La ignimbrita Pudahuel (Asociación Piroclástica Pumicea) y la caldera El Diamante (33°S): Nuevas edades U-TH-HE. *In* Congreso Geológico Argentino, No. 17, Actas 1: 1365. Jujuy.
- Lezcano, M.J.; Hajduk, A. 2008. El menú a la carta en el bosque, ¿entrada o plato fuerte?: zooarqueología de los niveles tempranos del sitio El Trébol (Lag. Nahuel Huapi, Pcia. de Río Negro). *In* Congreso Nacional de Zooarqueología Argentina, No 1, Resúmenes: 20. Malargüe.
- Lund, P.W. 1846. Meddelse af det Udbytte de I 1844 undersøgte Knoglehuler Have avgivet til hundskaben om Brasiliens Dyreverden for sidste Jordomvæltning. *Det kongelige Danske Videnskabernes Selskabs naturvidenskabelige og mathematisk Afhandlinger* 12: 57-94.
- Lydekker, R. 1893. Estudios sobre los Ungulados extinguidos de la Argentina. *Paleontología Argentina. Anales del Museo de La Plata* 2: 1-91.
- Lydekker, R. 1898. The deer of all lands: a history of the family. Cervidae, living and extinct. Rowland Ward: 329 p. Londres.

- Lydekker, R. 1915. Catalogue of the Ungulate mammals in the British Museum (Natural History) Vol. IV. Artiodactyla, families Cervidae (deer), Tragulidae (chevrotains), Camelidae (camels and llamas), Suidae (pigs and peccaries), and Hippopotamidae (hippopotamuses). *Rustees of the British Museum*: 438 p. Londres.
- Menegaz, A.N. 2000. Los Camélidos y Cérvidos del Cuaternario del Sector Bonaerense de la Región Pampeana. Tesis Doctoral (Inédito). Universidad Nacional de La Plata, 240 p. Argentina.
- Menegaz, A.N.; Ortiz-Jaureguizar, E. 1995. Los Artiodáctilos. *In* Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental (Alberdi, M.T.; Leone, G.; Tonni, E.P.; editores). Museo Nacional de Ciencias Naturales. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Monografías 12: 311-337. Madrid.
- Molina, J.I. 1782. Saggio sulla storia naturale del Chili. Stamperia di S. Tomase D' Aquino: 367 p. Bologna.
- Montané, J. 1968. Paleo-Indian Remains from Laguna de Tagua Tagua, Central Chile. *Science* 161: 1137-1138.
- Montané, J.; Bahamondes, R. 1973. Un nuevo sitio paleoindio en la provincia de Coquimbo. *Publicaciones del Museo Arqueológico de La Serena* 15: 215-222.
- Moreno, P.; Villagrán, C.; Marquet, P.A.; Marshall, L.G. 1994. Quaternary paleobiogeography of Northern and Central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 487-502.
- Nordenskjöld, E. 1906 [1900]. Observaciones y descubrimientos en cuevas de Última Esperanza en Patagonia Occidental. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Humanas* 24: 99-124.
- Núñez, L.; Varela, J.; Casamiquela, R. 1983. Ocupación paleo-indio en Quereo: reconstrucción multidisciplinaria en el territorio semiárido de Chile (IV Región). Imprenta Universitaria. Universidad del Norte: 130 p. Antofagasta.
- Núñez, L.; Varela, J.; Casamiquela, R.; Villagrán, C. 1994a. Reconstrucción multidisciplinaria de la ocupación prehistórica de Quereo, centro de Chile. *Latin American Antiquity* 5: 99-118.
- Núñez, L.; Varela, J.; Casamiquela, R.; Núñez, L.; Varela, J.; Casamiquela, R.; Schiappacasse, V.; Niemeyer, H.; Villagrán, C. 1994b. Cuenca de Taguatagua en Chile: el ambiente del Pleistoceno superior y ocupaciones humanas. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 503-519.
- Ortiz-Jaureguizar, E.; Cladera, G. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environment* 66: 489-532.
- Owen, R. 1842. Description of the skeleton of an extinct gigantic sloth, *Myloodon robustus*, Owen, with observations on the osteology, natural affinities, and probable habits of the megatherioid quadruped in general. R. and J.E. Taylor: 176 p. London.
- Palma, J. 1969. El sitio de Tagua-Tagua en el ámbito paleo-americano. *In* Congreso Nacional de Arqueología Chilena, No. 5, Actas 1: 315-325. La Serena.
- Rabassa, J.; Coronato, A.; Salemme, M. 2005. Chronology of the late Cenozoic Patagonian Glaciations and their correlation with biostratigraphic units of the Pampean Region (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 20 (1-2): 81-103.
- Serret, A. 1997. Distribución geográfica actual del huemul (*Hippocamelus bisulcus*). *In* Los ciervos autóctonos de la Argentina y la acción del hombre (Dellafiore, C.M.; Maceira, N.O.; editores-compiladores). GAC, Grupo Abierto Comunicaciones: 57-66. Buenos Aires.
- Soibelzon, E.; Tonni, E.P.; Bidegain, J.C. 2008. Cronología, magnetoestratigrafía y caracterización bioestratigráfica del Ensenadense (Pleistoceno Inferior-Medio) en la ciudad de Buenos Aires. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 63 (3): 421-429.
- Souza Cunha, F.L.; Magalhães, R.M.M. 1981. Cérvidos pleistocénicos de Santa Vitoria do Palmar, Rio Grande do Sul, Brasil. *In* Congresso Latino-Americano Paleontología No. 2, Anais II: 795-803. Porto Alegre.
- Stuiver, M.; Reimer, P.J. 1993. Extended ¹⁴C data base and revised CALIB 3.0 ¹⁴C Age calibration program. *Radiocarbon* 35 (1): 215-230.
- Sundt, L. 1903. Restos de un mastodonte encontrados cerca de Los Vilos. *Anales de la Universidad de Chile* 113: 555-560.
- Tagle, M.B.; del Río, C.; Henríquez, M. 2008. Los túmulos funerarios del valle del río Tinguiririca en la Región de O'Higgins. *In* Taller de arqueología del centro chileno y argentino, No. 4, Resúmenes. Versión on line sin paginación www.arqueología.cl
- Tavera, J. 1978. Noticia sobre el hallazgo de material de cornamenta de cérvido en depósito cuaternario (Pleistoceno) de Pudahuel. Departamento de Geología, Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad de Chile Comunicaciones 23: 26-29.
- Varela, J. 1976. Geología del Cuaternario de Laguna de Taguatagua (Provincia de O'Higgins). *In* Congreso Geológico Chileno, No. 1, Actas 1: D81-D114. Santiago.
- Varela, J. 1981. Geología del Cuaternario del área Los Vilos-Ensenada del Negro (IV Región) y su relación con la existencia del bosque 'relictivo' de Quebrada Quereo. Departamento de Geología, Facultad de

Ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad de Chile Comunicaciones 33: 17-30.

Verzi, D.H.; Deschamps, C.M.; Tonni, E.P. 2004. Biostratigraphic and palaeoclimatic meaning of the Middle Pleistocene South American rodent *Ctenomys kraglie-*

vichi (Caviomorpha, Octodontidae). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 212 (3-4): 315-329.

Villagrán, C.; Varela, J. 1990. Palynological evidence for increased aridity on the central Chilean coast during the Holocene. Quaternary Research 34: 198-207.

Manuscript received: April 01, 2009; revised/accepted: July 05, 2010.