

LOS VERTEBRADOS CENOZOICOS DE COLOMBIA: YACIMIENTOS, FAUNAS, PROBLEMAS PLANTEADOS

(Con dos mapas de localidades)

ROBERT HOFFSTETTER¹

ADVERTENCIA

El presente informe fue presentado en el IV Congreso Latinoamericano de Zoología (Caracas, 10-16 de noviembre de 1968). Desgraciadamente la publicación del mismo, que corría a cargo de la Universidad Central de Venezuela, no pudo realizarse hasta la fecha.

Dado el tiempo transcurrido, hemos creído conveniente completar la versión original con adiciones bibliográficas posteriores al citado Congreso, y con algunas modificaciones del texto, teniendo en cuenta los trabajos recientes. Estos corresponden esencialmente a la descripción del piroterio *Colombitherium tolimense* (HOFFSTETTER 1970), al descubrimiento de un mono en el Oligoceno inferior sudamericano (*Branisella*: HOFFSTETTER 1969a) y sobre todo a las opiniones modernas al respecto del origen de los varios grupos de Mamíferos implantados en América del Sur antes del Mioceno.

INTRODUCCION

Debido a su situación geográfica y a sus caracteres fisiográficos, Colombia representa un campo de estudio particularmente interesante en lo que respecta a los Vertebrados Cenozoicos sudamericanos.

¹ Institut de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 8 rue de Buffon, Paris (59).

En efecto, nuestro conocimiento de dichos vertebrados se basa esencialmente en la sucesión de faunas recolectadas en Argentina, o sea en una zona marginal del continente sudamericano; Colombia se encuentra al extremo opuesto, en el NW del continente, y además corresponde a la zona intertropical; de manera que la comparación tiene que ser muy instructiva.

Por su misma posición geográfica, Colombia es el primer territorio interesado por los eventuales intercambios faúnicos con Norte América. Así, representa un lugar privilegiado para rebuscar las fechas, naturaleza y modalidades de tales intercambios. También puede informarnos sobre la localización y funcionamiento de las barreras o filtros biogeográficos que aislaron América del Sur en el transcurso del Terciario.

Por fin, la orogénesis larámica, seguida por varios solevantamientos hasta dentro del Pleistoceno, provocó la surrección de los Andes y consecuentemente una extraordinaria variedad de alturas y de condiciones ecológicas. Resulta de eso que será interesante poder comparar entre sí las varias faunas colombianas correspondientes a cada edad geológica.

Desgraciadamente, los documentos paleontológicos actualmente disponibles no permiten realizar en toda su amplitud un programa tan ambicioso. Pero los primeros resultados son ya prometedores.

YACIMIENTOS TERCIARIOS Y SUS FAUNAS

La mayoría de los yacimientos continentales terciarios de Colombia se sitúan en el Valle del Magdalena, correspondiente a un antiguo surco separando las Cordilleras Central y Oriental; durante casi todo el Terciario, funcionó como una depresión, donde se acumularon enormes cantidades de sedimentos detríticos continentales.

Los yacimientos son más escasos y más pobres en el Valle del Cauca (entre las Cordilleras Central y Occidental) y en la depresión de Maracaibo (entre las Sierras de Perijá y de Mérida, o sea los dos ramales septentrionales de la Cordillera Oriental). Eso se explica en parte por el hecho de que estas depresiones fueron frecuentemente ocupadas por el mar durante el Terciario.

Fuera de estas zonas interandinas, nuestro conocimiento sobre vertebrados terciarios de Colombia es casi inexistente. La región costanera del Pacífico no ha producido nada, lo que se explica por el carácter marino de sus sedimentos terciarios. Pero en la inmensa región oriental, a pesar del enorme desarrollo del Terciario continental, se recolectaron tan sólo un diente de Roedor (en Peneyita) y unos restos de Caimán gigante (en el río Guayabero).

Examinaremos a continuación los varios yacimientos, según una ordenación cronológica.

Eoceno superior (?). Tama (Santander), Form. Mugrosa. Véase STIRTON (1953 b) y LANGSTON (1965: Crocodylia).

Esta pequeña fauna comprende Teleostomos (dientes de Sparidae ?), Crocodylia (*Sebecus* y un Crocódilido), Tortugas y un mamífero (un molar inferior incompleto perteneciente a un Astrapoterio, vecino de *Astraponotus*, pero distinto). La edad, estimada por STIRTON gracias a este molar, es todavía imprecisa. Usando correlaciones basadas en palinología, VAN DER HAMMEN atribuye la Form. Mugrosa al Oligoceno inferior o medio.

Eoceno superior (u Oligoceno basal ?) Gualanday (Tolima). Grupo Gualanday. HOFFSTETTER (1970).

En la finca San Pedro, E de Gualanday, el campesino J. A. Santos encontró un maxilar con la serie molariforme completa ($P^3 - M^3$). La pieza, confiada sucesivamente a los doctores A. GALVIS, G. OVIEDO y H. GRANADOS, llegó finalmente a manos del suscrito para su estudio. Se trata de un representante de los Pyrotheria relativamente pequeño (125 mm de longitud de la serie $P^3 - M^3$), con dientes bilofodontos, cuya morfología y tipo de desgaste dentario difieren notablemente de los Pyrotheria clásicos. Corresponde a un género y especie propios, *Colombitherium tolimensis*. HOFFSTETTER 1970. La pieza fue encontrada en superficie sobre el Gualanday inferior, en una zona rodeada de relieves formados por el Gualanday medio y superior, pero proviene casi seguramente del Gualanday inferior o medio. Su edad corresponde probablemente al Eoceno superior, sin que se pueda descartar la posibilidad de una atribución a la parte basal del Oligoceno.

Oligoceno inferior. Chaparral (Tolima). Grupo Gualanday (Form. Tuné). Yacimientos descubiertos por la Cía. de Petróleos Texas, señalados por ROYO y GÓMEZ (1945). Fauna estudiada por STIRTON (1946 b, 1953 b) y LANGSTON (1965: Crocodylia).

Esta fauna comprende Teleostomos, Anuros (un fémur), Tortugas, Crocodylia Eusuchia (dientes de *Balanerodus* y de un Gaviálido ?) y Mamíferos. Estos comprenden Megalonychidae (fragmentos), Litopterna (medio diente de *Protheosodon*), Notoungulata (un diente de *Proadinothierium*), Astrapotheria (6 molariformes y unos incisivos) y Sirenia ? (*Lophiodolodus*, considerado por STIRTON como *inc. sed*, posiblemente Condilartro; MCKENNA 1956 sugiere que es probablemente un Sirenio).

Oligoceno inferior (?). Peneyita (Cuenca del Caquetá, S. Oriente). Véase STIRTON (1953 b).

Esta es la única localidad con mamíferos fósiles señalada en Colombia al E de los Andes. Pero la misma ha librado solamente un fragmento de maxilar con P^4 del Roedor *Eosteirromys*.

Oligoceno. Agrado (Tolima). Grupo Gualanday (Form. Barzalozza ?).
Véase ROYO y GÓMEZ (1941, 1945).

En la hacienda Tabor, se encontró un diente de *Crocodylidae*, de gran tamaño, en sedimentos que ROYO atribuye al Grupo Gualanday (Oligoceno).

Oligoceno superior. Coyaima (Tolima). Grupo Honda. Yacimientos descubiertos por HUBACH (1930) y la TEXAS. Véase ROYO y GÓMEZ (1945), STIRTON (1953 b), LANGSTON (1965), ESTES & SILL (1966).

La fauna comprende Teleostomos (Siluriformes y Perciformes), Tortugas, Sauria, *Crocodylia* (*Sebecus*, *Gavialis*, *Crocodylinae* y *Alligatorinae*) y Mamíferos. Entre los últimos, STIRTON señala: Edentata (*Megalonychidae*; *Dasypodidae*, incluso un Clamiterio grande), Rodentia (cf. *Scleromys*), Litopterna, Notoungulata (*Toxodontidae*; *Leontiniidae*; *Interatheriidae*: *Cochilius*) y *Astrapotheria*. Particularmente notable es la presencia de un "*Gavialis*" parecido a otra forma descubierta por PRICE en el Mio-Plioceno del Brasil occidental. A base de esta presencia y de la de un Roedor afín a *Scleromys*, ESTES & SILL (1966) piensan que Coyaima podría pertenecer al Mioceno. Este es un problema muy delicado que abarca también la posición del Colhuehuapiense argentino (véase R. PASCUAL et al., 1965, An. Com. Invest. Cient. Prov. Buenos Aires, vol. 6, p. 165-193).

Oligoceno sup. o Mioceno ? San Alfonso (Huila). Tope de Gualanday o base de Honda. Véase ROYO y GÓMEZ (1941, 1942c, 1945).

En las capas sapropélicas formando la base del acantilado sobre el río Cabrera, en San Alfonso, ROYO y GÓMEZ encontró restos de Anuros y de *Crocodylidae*. HOFFSTETTER & PORTA (inédito) recolectaron en 1966 fragmentos de peces y, algo más arriba, una defensa de *Astrapotherio*.

Mioceno superior. Villavieja - La Venta (Huila) y Carmen de Apicalá (Tolima). Grupo Honda. Véase CABRERA (1929), BOTERO ARANGO (1936-37), STEHLIN (1939), MOOK (1941), ROYO y GÓMEZ (1941, 1942 c, 1945), SAVAGE (1951 b), STIRTON (1953 b), etc.

Esta es la fauna mejor conocida de Colombia.

Peces: STIRTON (1953b) cita *Lepidosirénidos*, Siluri y Perciformes. Recolectaciones hechas en 1966 (HOFFSTETTER y PORTA, inédito) y examinadas por MELLE J. SIGNEUX contienen: numerosísimos dientes de *Lepidosiren*; varios Siluriformes (los más numerosos corresponden a grandes

peces ilustrados por huesos cefálicos, vértebras y espinas de diferentes tipos; se conocen también restos de cf. *Corydoras*, fam. Callichthyidae); *Myletes* (fam. Characidae), hasta ahora desconocido en estado fósil, está representado por un premaxilar con la serie dentaria y por dientes sueltos.

Anuros: Escasos. La primera determinación de STIRTON (Leptodactylidae) fue rectificada por ESTES y WASSERBURG (1963): se trata de *Bufo marinus*.

Tortugas: Muy comunes y frecuentemente gigantes. Se han señalado Pelomedusidae, Chelidae, Emydidae y Testudinidae (ROYO y GÓMEZ 1945, STIRTON 1953 b). Pero el estudio queda por hacer.

Sauria (ESTES 1961): Teiidae (*Tupunambis*, *Dracaena*) e Iguanidae.

Serpentes (HOFFSTETTER 1967 a, b): Boidae (*Eunectes*, sp.); Aniliidae (género inédito algo semejante a un *Cylindrophis* gigante); Colubridae (una vértebra única, la primera encontrada en el Terciario sudamericano).

Crocodylia (MOOK 1941, ROYO y GÓMEZ 1942, PATTERSON 1943, LANGSTON 1965, ESTES & SILL 1966, SILL 1968): Sebecidae (*Sebecus*); Gavialidae (cf. *Rhampostomopsis*); Crocodylidae (Crocodylinae: *Charactosuchus*; Alligatorinae: *Eocaiman*, *Caiman*, etc.; Nettosuchinae: *Mourasuchus* = *Nettosuchus*).

Aves (STIRTON 1953 b): Galliformes, escasos, no descritos.

Marsupialia (SAVAGE, 1951 b; STIRTON, 1953 b): Didelphidae; Borhyaenidae (*Lycopsis*, *Cladosictis*, cf. *Borhyaena*). No descritos.

Chiroptera (SAVAGE, 1951 a): Phyllostomatidae (*Notonycteris*).

Primate (STIRTON & SAVAGE, 1950; STIRTON, 1951): Cebidae (*Cebupithecia*, *Homunculus*, *Necsaimiri*).

Edentata (STIRTON, 1953 b; PORTA, 1962 b): Megalonychidae; Megatheriidae; Mylodontidae (varios géneros, la forma dominante es un gran Scelidoterino); Orophodontidae (un diente de la colección ROYO y GÓMEZ, 1945, conservado en Ingeominas, N° 2429, podría pertenecer a esta familia, cuyos representantes argentinos son exclusivamente oligocénicos: HOFFSTETTER, inédito). Myrmecophagidae. Dasypodidae (*Kraglievichia* y pequeños Armadillos); Glyptodontidae (*Asterostemma* y *Propalaeohoplophorus* según PORTA). Tan sólo las formas acorazadas han sido estudiadas (en parte).

Rodentia (FIELDS 1957): Dasyproctidae (*Scleromys*, *Olenopsis*), Caviidae (*Prodolichotis*). Capromyidae (*Neoreomys*), Erethizontidae (*Steiromys*?).

Condylarthra: Didolodontidae (*Megadolodus*), véase MCKENNA 1956.

Incertae sedis: cf. Isotemnidae (véase MCKENNA, 1956). También se puede mencionar aquí una forma inédita (HOFFSTETTER & PORTA, misión 1966) representada por una rama mandibular que sugiere los Polymorphinae (subfamilia de posición incierta, conocida solamente hasta ahora en el Eoceno de Patagonia).

Notoungulata: Leontinidae; Toxodontidae (2 géneros); Interatheridae (*Miocochilius* véase STIRTON 1953 a); Hegetotheriidae.

Astrapotheria: Astrapotheriidae (*Xenastrapotherium kraglievichi* Cabrera 1929; y también *Astrapotherium*, según STIRTON 1953 b).

Sirenia: Manatidae (*Potamosiren magdalenensis* REINHARDT 1951).

Mioceno probable.

El mismo grupo Honda, tan fosilífero en Villavieja-La Venta, se desarrolla al W del Magdalena y proporciona algunos Vertebrados (Crocodylia) y tal vez el tipo de *Xenastrapotherium kraglievichi* (Cabrera), probablemente equivalentes de la fauna de La Venta. Varias localidades se conocen desde Aipe (BOTERO, 1936) pasando por Guacirco (ROYO y GÓMEZ, 1945) hasta cerca de Neiva (MOOK, 1941).

En el Valle del Cauca, HUBACH (1957) menciona restos de Vertebrados (no determinados ni descritos) en unidades de edad miocénica: Formación Colombia (alrededores de Bugalagrande-Sevilla y Tuluá-Buga) y Formación carbonífera de Antioquia (Fredonia).

Es posible que pertenezca también al Mioceno el gran Caimán fósil encontrado por el Hermano Nicéforo en El Rodeo, cerca de Cúcuta (ANÓNIMO, 1936; CASTILLO, 1936).

En el S Oriente, sobre el río Guayabero, STIRTON (1953 b, p. 610, seg. OLSSON y MCGREGOR) señala el hallazgo de la escápula de un caimán (?) grande en sedimentos terciarios de agua dulce, no datados con precisión.

En la Sierra Peñata, N de Sincelejo (Bolívar), ROYO y GÓMEZ descubrió un resto de Roedor que STIRTON (1946 a) describió como (?) *Gyriabrus royoii*, refiriéndolo al Mioceno superior o Plioceno inferior. Según J. DE PORTA (1961 c), el yacimiento corresponde a la Form. Savana que WERENFELS atribuye al Mioceno; esta unidad continental descansa sobre capas marinas del Mioceno medio, de manera que debe representar el Mioceno superior.

Plioceno (?).

En la misma región de Sincelejo (Bolívar), la Form. Savana está

cubierta en discordancia por las Areniscas de Sincelejo, que se extienden por Corozal hasta los alrededores de El Carmen. PORTA (1961 c) atribuye estas areniscas al Plioceno y menciona en ellas varios yacimientos de Vertebrados, con Crocodylidae (cf. *Caiman*), Tortugas, y un Toxodónido que presenta caracteres mixtos entre los Toxodontinae y Haplodontheriinae.

Plio-Pleistoceno.

En Cocha Verde (Nariño), ROYO y GÓMEZ recolectó un fragmento de mandíbula que STIRTON (1946 a) describió como *Selenogonus nariñoensis* (Tayassuidae). Es posible que corresponda al Pleistoceno o al Plioceno superior.

Lo mismo puede decirse de unas recolecciones mencionadas (pero no descritas) por BOTERO ARANGO (1936) en Ortega (Tolima) y por ROYO y GÓMEZ (1942 a, 1945) en Santa Rosa de Viterbo (Boyacá).

COMENTARIOS SOBRE LAS FAUNAS TERCIARIAS

Por incompletos que sean, los resultados ya alcanzados son alentadores. Fuera de Argentina, Colombia es el único país sudamericano donde se conoce una sucesión de yacimientos (aunque muy desigualmente representados) escalonados desde el Eoceno superior hasta fines del Terciario.

Pero se debe notar que los mejores yacimientos se encuentran en el valle del Magdalena, y se formaron en zonas bajas, cálidas y pantanosas, marcadas por la abundancia de peces de agua dulce, cocodrilos, tortugas palustres, astrapoterios, etc. Vale decir que corresponden a un solo tipo de biotopo y, por consiguiente, no dan sino una idea fragmentaria de las varias faunas colombianas.

Datación de los yacimientos. La datación de las unidades continentales es bastante difícil. Las relaciones estratigráficas y la flora pueden dar algunas indicaciones generalmente poco precisas. Los mamíferos representan los mejores elementos de apreciación, por comparación con las faunas argentinas. Pero es necesario notar que ciertos grupos, precozmente extinguidos en Patagonia, sobrevivieron en la zona intertropical. De manera que una datación basada en un elemento fáunico único queda siempre insegura.

En lo que atañe a las faunas terciarias de Colombia, tan sólo la de Villavieja - La Venta - Carmen de Apicalá es suficientemente representada para permitir una datación satisfactoria: es seguramente posterior al Santacrucense y se paraleliza con el Friasiense (Mioceno superior).

En cambio, para las faunas anteriores, como Tama (Eoceno superior), Gualanday (Eoceno superior u Oligoceno inferior), Chaparral (Oligoceno inferior), Coyaima (Oligoceno superior), las edades indicadas no son sino aproximadas y pueden sufrir rectificaciones posteriores. Del mismo modo es difícil hacer una distinción segura entre el Plioceno y el Pleistoceno inferior.

Pisces. Los restos de peces de agua dulce abundan en casi todos los yacimientos señalados. Los más frecuentes son los Siluriformes y los Dipnoi (*Lepidosiren*). Se conocen también Cypriniformes (recordamos la presencia de un *Myletes* bien caracterizado en el Mioceno superior de La Venta) y Perciformes. Pero este material queda todavía por estudiar.

Amphibia. Solamente unos fragmentos poco significativos se encontraron en el Terciario Colombiano.

Chelonia. Los varios yacimientos contienen restos de Tortugas (que constituyen verdaderos indicadores en la prospección paleontológica). En particular ejemplares completos y variados abundan en el Mioceno superior de Villavieja. Este magnífico material merece un estudio, todavía por hacer.

Crocodylia. Sobre los *Crocodylia* fósiles de Colombia, también muy frecuentes, LANGSTON (1965) realizó un notable estudio, que le permitió elevarse a consideraciones sobre la historia del grupo en toda la región neotropical. Durante el Cenozoico, los *Crocodylia* se diversificaron rápidamente en esta región; alcanzaron tamaños gigantes, especialmente al final del Mioceno; ocuparon nichos ecológicos tan numerosos como en nuestros días, pero incluyeron elementos hoy desaparecidos.

Los *Sebecosuchia* constituyen un suborden esencialmente sudamericano (aunque no se puede descartar un posible cosmopolitismo inicial: véase LANGSTON 1956, BERG 1966)² conocido en el Cretáceo superior (*Baurusuchidae* del Brasil) y en el Terciario (*Sebecidae*). El género *Sebecus*, descrito en el Eoceno inferior de Patagonia y en el Paleoceno del Brasil, se encuentra en varios yacimientos colombianos, hasta el Mioceno superior. Este es un notable ejemplo de un grupo que, después de haberse extinguido en el Sur, perduró por largo tiempo en la zona intertropical, presentando además un progresivo aumento de talla. Su extinción final plantea un problema: es posible (pero no demostrado)

² Según dichos autores, es posible que *Hsisosuchus chungkingensis* YOUNG & CHOW (Jurásico, China meridional) represente un *Sebecosuchia* ancestral y que ciertas formas del Eoceno norteamericano [*Limnosaurus ziphodon* (MARSH)] y europeo [aff. *Sebecus*? n. sp. BERG 1966] pertenezcan a los *Sebecosuchia*. Pero no se puede excluir posibles convergencias. Así BERG demostró que *Pristichampsus* = *Weigeltisaurus*, cuyo hocico y dientes son sebecosuquiformes, tiene un paladar de tipo eusuquio.

que estos animales hayan tenido hábitos particularmente terrestres y que su desaparición sea debida a la competencia de los Mamíferos carnívoros (LANGSTON).

Entre los *Crocodylia* longirrostrós sudamericanos, algunos presentaban características de *Gavialidae*. Ya se conocían formas gavialoides en el Plioceno de Argentina (RUSCONI) y del Brasil (PRICE). Vivieron también en el Plioceno de Venezuela Occidental (Campo Mauroa, Formación Urumaco, con Tortugas, *Toxodontidae* y *Eumegamys*: Colección de la Escuela de Geología, Caracas). En Colombia, LANGSTON describe formas parecidas en el Oligoceno inferior (dientes de Chaparral), en el Oligoceno superior (*Gavialis colombianus*, de Coyaima) y en el Mioceno superior (cf. *Rhampostomopsis*, de La Venta). No se puede negar las semejanzas osteológicas evidenciadas por dicho autor: en la fauna moderna, los Gaviales representan los animales más cercanos (morfológicamente, lo que no significa obligatoriamente un parentesco inmediato) a los fósiles colombianos aquí considerados. Pero, considerando que los demás Gaviálidos son conocidos exclusivamente en la India (Mioceno-Reciente) y en Java (Pleistoceno), es difícil idear por qué vía el género *Gavialis* hubiera podido pasar de Colombia a la India (o viceversa) a mediados del Terciario. La interpretación de LANGSTON, aceptada por ESTES & SILL (1966), implicaría la presencia totalmente hipotética (e improbable) de auténticos Gaviales fósiles norteamericanos; ¡a menos de suponer que dichos animales hubieran llegado directamente a través del Pacífico (a partir de formas ante-miocénicas del Extremo Oriente) o del Atlántico (a partir de formas africanas totalmente desconocidas)! Es mucho más probable que nos encontramos frente a un caso de convergencia o paralelismo, debido a un mismo régimen piscívoro, entre dos ramas independientemente derivadas de los *Crocodylidae*, como lo encara también SILL (1968). Naturalmente, en tal caso, la atribución al género *Gavialis* de una especie colombiana sería ilegítima.

Los verdaderos *Crocodylidae* comprenden dos subfamilias, que algunos autores admiten como sendas familias. Los *Crocodylidae* nunca tuvieron un papel predominante en la fauna sudamericana. Los escasos fósiles pertenecen casi todos a tipos longirrostrós (ej. *Charactosuchus*), probablemente inmigrantes de origen nórdico. En cambio, los *Crocodylinae* brevirrostrós no parecen haber tenido éxito en su competencia con los *Caimanes* sudamericanos.

Precisamente los *Alligatorinae*, implantados en Sudamérica desde principios del Cenozoico (*Eocaiman*), presentaron una gran diversificación. Según LANGSTON el género *Eocaiman* (reunido a *Caiman* por otros autores) se mantuvo en Colombia hasta el Mioceno superior, coexistien-

do con el propio género *Caiman* s. s. que alcanza tallas gigantescas. Algunas formas particulares, caracterizadas por dientes redondeados, se desarrollaron, especialmente en el Oligoceno inferior (*Balanerodus*): se trata aparentemente de animales que se alimentaban con moluscos, crustáceos y tal vez tortugas. También derivado de los Alligatorinae, se puede citar un género muy especializado, *Mourasuchus* = *Nettosuchus* (Mioceno superior de Colombia, Plioceno del Brasil), caracterizado por un hocico enormemente alargado y ensanchado, en forma de "pico de pato"; LANGSTON, seguido por ESTES & SILL, lo separa en una familia propia, Nettosuchidae, pero nos parece representar a lo más una subfamilia.

Sauria. La presencia de Teiidae en La Venta concuerda con los datos obtenidos de otros países. Los Téidos, conocidos en América del Norte, desde el Cretáceo Superior (*Chamops*, *Polyglyphanodon*, *Paraglyphanodon*, etc.), no parecen franquear allí el Eoceno. Pero los mismos se instalan y se diversifican en América del Sur desde los principios del Terciario (material inédito del Paleoceno de Itaborai amablemente enseñado por el doctor LL. PRICE); se mantienen en dicho continente durante su aislamiento, constituyendo el elemento dominante en su fauna de lagartijas. Parecen reintroducirse en Norteamérica hacia el fin del Plioceno.

El trabajo de ESTES sobre la fauna de La Venta establece también la presencia de Iguanidae en la fauna de Sudamérica durante su aislamiento. Pero no conocemos la fecha de su llegada. En cuanto a Norteamérica, sabemos que alberga Iguánidos desde el Oligoceno inferior o aun el Eoceno superior. Es pues probable que dicha familia estaba instalada a la vez en ambos continentes, durante parte del Terciario, con líneas evolutivas separadas, unas nórdicas y otras australes. Eso explicaría, entre otras, la total ausencia, en el Terciario sudamericano, de posibles precursores del género *Iguana*.

No tenemos ninguna información sobre la fecha de implantación en Sudamérica de los demás Saurios (Gekkonoidea, Scincoidea, Anguioidea) ni tampoco de los Amphisbaenia.

Serpentes. La pequeña fauna de La Venta es bastante instructiva; comprende Henophidia (Boidae y Aniliidae) y Caenophidia (una vértebra única de Colubridae).

Los Boidae, aparentemente cosmopolitas desde fines del Cretáceo, formaron por mucho tiempo el elemento más numeroso de la fauna ofidiana sudamericana y son todavía dominantes en el Mioceno superior de La Venta.

Los Aniliidae, presentes en la fauna antigua de Norteamérica (Cre-

táceo superior - Eoceno) y de Europa (Eoceno) ocupan hoy día dos áreas muy alejadas, situadas respectivamente en América del Sur y en el SE de Asia. La presencia de un representante mioceno en Colombia conduce a suponer una antigua instalación de la familia en América del Sur. Además, el hecho de que dicho representante se parece más a un género asiático actual (*Cylindrophis*) que al neotropical (*Anilius*) confirma de parentesco de las dos ramas, hoy largamente separadas geográficamente.

Los Colubridae son más recientes. Nacidos en el Viejo Mundo, llegan a Norteamérica en el Mioceno. Es probable que el ejemplar de La Venta (hasta ahora el único conocido en el Terciario sudamericano) proviene de una inmigración por transporte pasivo a través de una barrera oceánica.

Notemos al respecto una opinión distinta expresada por J. DE PORTA (1969). Según él, una comunicación terrestre existiría entre ambas Américas durante el Oligoceno, y la misma hubiera facilitado la migración hacia el S de los Roedores, Monos y Colúbridos. Veremos más adelante que los Mamíferos no permiten defender tal hipótesis. Menos todavía los Colúbridos, ausentes de Norteamérica antes del Mioceno.

No tenemos documentos sobre la fecha de implantación en Sudamérica de las demás familias de Serpientes. Pero, considerando sus caracteres anatómicos y lo que se sabe de su historia mundial, es probable que los Scolecophidia (Typhlopidae y Leptotyphlopidae) corresponden a una instalación muy antigua, mientras que los Elapidae y Viperidae son inmigrantes recientes.

Muy tardíamente, en el Pleistoceno, los Caenophidia (Colubridae, Elapidae, Viperidae) ganaron en América del Sur la supremacía sobre los Henophidia.

Aves. Los yacimientos colombianos no han librado sino restos insignificantes.

Mammalia. Aunque las faunas pre-miocénicas son conocidas de una manera muy fragmentaria en Colombia, es evidente que la historia de dichas faunas durante el Terciario se paraleliza bastante bien con aquella que corresponde a las faunas de Patagonia. En ambos casos, los Mamíferos derivan esencialmente de un "stock" antiguo, constituido por Marsupiales, Edentados (Xenarthra) y un complejo de Ungulados y Penungulados (Condylarthra, Litopterna, Notoungulata, Trigonostylophia, Astrapotheria, Xenungulata y Pyrotheria). Este conjunto, cuyos fósiles se conocen en Sudamérica desde el Cretáceo superior, el Paleoceno o el Eoceno según los grupos, ha sido generalmente interpretado como un estrato fáunico (o cenocrón) único, resultando de una ola de inmi-

grantes desde Norteamérica. Tal concepto requiere una reexaminación (véase HOFFSTETTER 1970 a, b, c) : algunos de estos grupos remontan al Cretáceo y la mayoría de ellos resultan de una diferencia local. Esta interpretación estaba adoptada para los Litopterna, Trigonostylopia, Astrapotheria, Xenungulata y Pyrotheria, desconocidos fuera de Sudamérica. Pero la misma es también evidente para los verdaderos Edentata (de los cuales R. EMMY excluye los Palaenodonta norteamericanos) ; es casi segura para los Notoungulata, probable para los Condylarthra (HOFFSTETTER 1970), y posible para los Marsupialia (HOFFSTETTER 1970 b, SICÉ 1971).

A partir del Oligoceno inferior, dos nuevos órdenes aparecen en el registro paleontológico sudamericano: se trata de los Roedores (Caviomorpha) y de los Primates (Monos platirrinos, cuyo representante más antiguo, *Branisella boliviana* HOFFSTETTER 1969 a, proviene del Deseadense de Bolivia). Los antecesores de estos inmigrantes han sido rebuscados en vano en Norteamérica. En realidad, parecen oriundos de Africa, de donde llegaron por transportes pasivos (balsas) a través del Atlántico, en una fecha (probablemente Eoceno superior) en la cual el océano tenía una anchura mucho menor que la actual (véase LAVOCAT 1969; HOFFSTETTER & LAVOCAT 1970; HOFFSTETTER 1970 e, 1971).

Sea lo que fuere, durante el Terciario, la fauna sudamericana así constituida alcanzó un equilibrio propio (del cual el de La Venta es un buen ejemplo). Es notable que la repartición de los papeles ecológicos entre los constituyentes fáunicos es prácticamente la misma en Colombia y en Argentina. Debemos concluir que, durante el Cenozoico, ninguna barrera mayor separó las partes Norte y Sur de Sudamérica: este continente puede considerarse como un conjunto único desde el punto de vista biogeográfico.

Sin embargo, las asociaciones sincrónicas de Colombia y Argentina no son idénticas. Encontramos diferencias específicas, genéricas y aun de nivel superior. Por ejemplo, en el intervalo Eoceno superior - Oligoceno inferior, los Pyrotheria están representados por *Propyrotherium* y *Pyrotherium* (Pyrotheriidae) en Patagonia, *Pyrotherium* en Bolivia, *Griphodon* (familia indeterminada) en el Perú Oriental, y *Colombitherium* (Colombitheridae) en Colombia. Por otra parte, tal como los Reptiles (véase más arriba: *Sebecus*, *Eocaiman*), los Mamíferos muestran, en la zona intertropical, sobrevivencias de grupos extinguidos precozmente en Patagonia. Este es el caso, en el Mioceno superior de La Venta, de los Didolodontidae, de los Isotemnidae (?), de una forma inédita parecida a los Polymorphinae, y de un posible representante de los Orophodontidae (véase más arriba).

Todo eso sugiere la existencia de una zonación climática en Sudamérica durante el Terciario, pero esta zonación sufrió fluctuaciones ilustradas por la comparación de faunas argentinas, brasileñas, bolivianas, peruanas, colombianas y venezolanas (véase (HOFFSTETTER 1970 e)).

El carácter particular de los yacimientos colombianos facilita especialmente el estudio de los animales acuáticos, por ejemplo los Sirenia, mal ilustrados en otras faunas. Es así como *Potamosiren*, del Mioceno superior de La Venta, es el más antiguo representante conocido de los Manatidae. Por otra parte *Lophiodolodus*, del Oligoceno inferior de Chaparral, pertenece probablemente también a los Sirenia (MCKENNA). De manera que se puede esperar el descubrimiento de documentos interesantes sobre la historia y el origen del grupo.

AISLAMIENTO DE AMERICA DEL SUR

La comparación de las faunas cenozoicas sud y norteamericanas conduce a admitir entre ellas la presencia de una barrera oceánica por lo menos desde mediados del Paleoceno hasta tarde dentro del Plioceno. En efecto, las faunas sudamericanas del Paleoceno superior (río Chico, Itaborai) tienen ya un sello propio muy acusado. Por otra parte los intercambios fáunicos macizos y bilaterales (o sea por vía terrestre) se producen desde fines del Plioceno pero algunas migraciones se observan un poco antes (probablemente por transporte pasivo).

Es bastante difícil localizar dicha barrera oceánica. El estudio geológico regional demuestra que la América Central nuclear constituía durante el Cenozoico una península meridional de la América del Norte; además, el conocimiento de una fauna hondureña del Plioceno inferior (Form. Gracias: OLSON y MCGREW) demuestra que hasta esta época, dicha fauna conservaba un carácter típicamente norteamericano, lo que impone la persistencia de una barrera oceánica entre Honduras y Colombia.

Las conclusiones son menos claras en lo que respecta a la América Central ístmica (Costa Rica y Panamá). La misma está emergida a fines del Cretáceo y principios del Terciario. Una invasión marina se produce en el Eoceno superior y perdura hasta el Mioceno medio (incluido), pero varias tierras emergidas aparecen durante el Oligoceno y Mioceno inferior. En una de estas tierras (Form. Cucaracha, en la Zona del Canal de Panamá), un estudio de WHITMORE & STEWART (1965) evidenció hacia el Mioceno inferior una fauna de Ungulados norteamericanos (5 géneros) sin ninguna mezcla de elementos australes. Esto impone la existencia de un "puente" (por lo menos temporal) entre Panamá y América del Norte y al mismo tiempo una barrera oceánica más al Este.

De todos modos, dado que la inmersión temporal de Panamá y Costa Rica no puede explicar sino en parte el aislamiento de América del Sur, la barrera preponderante debía situarse más al E y corresponder a lo que OLSON llamó "geosinclinal de Bolívar", o sea una zona subsidente situada en la parte occidental de Colombia y Ecuador, más precisamente entre los golfos de Atrato y del Guayas.

Ahora bien, J. DE PORTA (1968) subraya la presencia de discordancias y hiatos dentro de los depósitos del Oligoceno y Mioceno inferior del N de Colombia. Concluye que comunicaciones terrestres han debido establecerse entre América del Norte y del Sur durante por lo menos el Oligoceno, explicando así la migración hacia el Sur de Roedores, Monos y Colúbridos. En realidad, estos varios grupos no llegaron simultáneamente y no tienen forzosamente el mismo origen geográfico. Como ya se dijo los Caviomorfos y Platirrinos, atestiguados desde el Oligoceno inferior (Deseadense), pueden corresponder a una inmigración algo más temprana, quizás del Eoceno superior; además existen serios argumentos que obligan a reconsiderar la procedencia de ambos grupos, que parecen oriundos de África y no de Norteamérica como se suponía clásicamente. En cambio, el testigo más antiguo de un Colúbrido sudamericano es mucho más tardío (Mioceno superior de La Venta) y resulta probablemente de una inmigración a partir de Norte o Centro América.

En todo caso, nada permite apoyar la hipótesis de un puente continental hacia el Oligoceno entre Norte y Sud-América, como lo supone J. DE PORTA. De haberse establecido tal comunicación terrestre, la misma hubiera facilitado un intercambio macizo, **simultáneo** y **bilateral** entre las faunas nórdicas y australes, lo cual no aparece en el registro paleontológico.

Frente a las indicaciones contradictorias, es preciso suponer que el mecanismo del aislamiento de Sudamérica ha sido bastante complejo, haciendo probablemente intervenir varias barreras alternantes. De todos modos una barrera severa (estrecho interoceánico) ha debido actuar por lo menos desde el Paleoceno entre Panamá y Colombia, ya que Costa Rica y Panamá se mantienen emergidos desde fines del Cretáceo hasta el Eoceno medio inclusive. Más tarde es posible, como lo afirma J. DE PORTA, que el Norte de Colombia haya sufrido repetidas emersiones durante el Oligoceno, pero entonces una comunicación interoceánica existía en América Central, impidiendo un intercambio libre entre las faunas del Norte y del Sur. Un solevantamiento de Costa Rica y Panamá, hacia el principio del Mioceno, ha debido permitir la llegada en Panamá de la fauna de Cucaracha, procedente del Norte. Pero, al mismo tiempo, un brazo de mar sumergía al NW de Colombia (esto concuerda con las ob-

servaciones de J. DE PORTA). Es probable que esta comunicación interoceánica haya perdurado hasta dentro del Plioceno, ya que desde el Mioceno superior, Panamá, Costa Rica y Nicaragua estaban emergidos y reunidos a la América Central nuclear. A partir de esta fecha, varios grupos norteamericanos se incluyeron en la fauna sudamericana; Colubridae en el Mioceno superior (HOFFSTETTER 1967 b), Procyonidae y luego Mustelidae, Cricetidae y Tayassuidae en el Plioceno (PATTERSON & PASCUAL 1968). También durante el Plioceno, algunos Edentados sudamericanos llegaron a Norteamérica. Probablemente estas primeras migraciones se efectuaron por transportes pasivos, cruzando un estrecho marino todavía existente. Pero es posible que otro obstáculo biológico o por lo menos un filtro severo haya podido desempeñar el mismo papel que la supuesta barrera marina.

Tan sólo en el Cuaternario, el istmo de Panamá funcionó como una vía de comunicación, o mejor dicho un filtro bastante abierto que permitió un importante intercambio faúnico entre Norte y Sur, realizado por varias olas de migraciones en ambos sentidos.

Como se ve, el estudio detenido de la paleogeografía y de las sucesivas faunas de Colombia podría resolver muchos de los problemas planteados: datación exacta de las varias migraciones; localización, naturaleza y funcionamiento de las barreras o filtros biogeográficos.

VERTEBRADOS CUATERNARIOS

La casi totalidad de los vertebrados descritos o citados en el Cuaternario colombiano son Mamíferos. Numerosos yacimientos (véase mapa) han sido señalados, pero los estudios correspondientes son todavía apenas esbozados y no dan sino una idea muy fragmentaria de estas faunas.

Datos históricos.

Al principio del siglo XIX, Humboldt recolectó dientes de Mastodontes, en el "Campo de los gigantes" (Sabana de Bogotá), los mismos que CUVIER (1806, 1812, 1821) describió y atribuyó (erróneamente) a su "Mastodonte à dents étroites". Entre los demás geólogos que visitaron a Colombia durante el siglo XIX, sólo KARSTEN (1886) menciona el hallazgo de "Mamíferos antediluvianos" en varios sitios de la Cordillera Oriental (desde Bogotá hasta El Cocuy) y también en tierras bajas (Cúcuta, El Plato, etc.). Se debe esperar hasta 1918 para que se manifieste localmente un interés para con tales hallazgos. Pero la mayoría de los escritos se limitan a mencionar localidades (a veces atribuidas erróneamente al Terciario) y algunos nombres de fósiles que no se pueden controlar.

El primer material científicamente estudiado fue un cráneo de Mastodonte, recolectado por LEWIS en el Páramo del Cocuy hacia 1850, llevado al Museo de París, y descrito por BOULE & THEVENIN (1920) bajo el nombre de "*Mastodon Humboldtii*". Los siguientes autores, MIER RESTREPO (1930), COLLINS (1933), BOTERO ARANGO (1936), CUERVO MÁRQUEZ (1938), HERMANO DANIEL (1941, 1944), STIRTON (1953 b), BÜRGL (1957 a, b), HUBACH (1957 b, c), traen datos interesantes, a veces figuran fósiles (esencialmente Mastodontes y Caballos), pero sin proporcionar estudios monográficos que permitan establecer y controlar la composición de las faunas cuaternarias de Colombia. Finalmente, nuestros conocimientos al respecto se fundan esencialmente sobre una serie de notas publicadas por J. DE PORTA desde (1959), y que conciernen a los Toxedontidae, Euidae, Bovidae y Megatheriidae.

Yacimientos.

Los yacimientos son bastante numerosos en la Cordillera Oriental: se extienden en toda la Sabana de Bogotá y por el N hasta El Cocuy y Málaga; corresponden por lo general a altitudes (actuales) de 2.500 a 3.000 m, pero algunos alcanzan los 4.000 m (Páramo del Cocuy). La Cordillera Central es mucho menos fosilífera: tan sólo en el S se pueden citar unas localidades, como Pasto y Túquerres, donde unos pocos fósiles fueron señalados. En tierras bajas, muchas localidades se conocen, por ejemplo Cúcuta (Santander) y sobre todo en la cuenca del Magdalena, desde Garzón hasta el litoral Caribe. En cambio la zona occidental es muy pobre (dientes de Mastodontes en Medellín) y los llanos orientales no han revelado todavía ningún resto de vertebrado cuaternario.

En cuanto a los yacimientos señalados pocos han sido estudiados estratigráficamente y de ninguno de ellos se conoce el inventario paleontológico completo. En estas condiciones es imposible datar con precisión cada hallazgo, menos aún tratar de distinguir faunas sucesivas.

Según J. DE PORTA, la mayoría si no la totalidad de las recolecciones corresponden al Pleistoceno superior o aun al Pleistoceno terminal. En verdad, algunos autores, basándose en alturas de terrazas por encima de los ríos actuales, tienden a envejecer ciertos yacimientos (Málaga, Garzón, etc.): pero J. DE PORTA (1961 b) insiste sobre la debilidad del criterio usado; de todos modos, las faunas correspondientes (Megatéridos y Mastodontes) no han sido descritas. Finalmente debemos recordar que ciertos yacimientos clasificados más arriba como del Plio-Pleistoceno, pueden pertenecer al Pleistoceno inferior.

Faunas.

El examen de los varios hallazgos hace resaltar dos conjuntos distintos dentro de las faunas del Pleistoceno superior.

1. El primer conjunto corresponde a los yacimientos situados por encima de la cota (actual) de 2.000 m. Comprende en particular los hallazgos hechos en la Sabana de Bogotá. Los Mastodontes constituyen el elemento dominante: todos los ejemplares determinables se refieren a *Haplomastodon*, y probablemente a la especie ecuatoriana *H. chimborazi* (PROAÑO) ³. Según J. DE PORTA la presencia de *Cuvieronius* en las mismas capas es posible pero no demostrada. El segundo elemento es un caballo, *Equus (Amerhippus) lasallei* DANIEL. Existe también un *Glossotherium* (citado como "Myلودon" por los varios autores) y un *Propraopus* (observación inédita del suscrito en las colecciones del Museo La Salle, Bogotá). Otros elementos han sido mencionados pero requieren una confirmación. Este es el caso de los Félicos (*Smilodon*), Megatéridos, Camélidos, Cérvidos, etc. Se trata de una fauna bastante parecida a aquella del Puninense del Ecuador, pero mucho menos conocida. Notemos sin embargo que las características estadísticas parecen diferentes (Equidos menos frecuentes, Camélidos ausentes o por lo menos escasos). El caballo pertenece a una especie distinta de *E. (A.) andium*, característico del Puninense. Por fin, HERNÁNDEZ PACHECO & PORTA (1960) señalan en Soatá la presencia de un Bóvido, *Colombibos*, del que trataremos más adelante. De todos modos este conjunto corresponde a una fauna de altura, aunque no se puede precisar cuál era la altitud exacta en que vivieron dichos animales (varios argumentos conducen a suponer un solevantamiento andino durante el Pleistoceno).

2. El segundo conjunto corresponde a tierras bajas y por consiguiente a un clima más cálido. El elemento dominante es un Megatérido, del género *Eremotherium* (véase PORTA 1961 a) encontrado en Cúcuta (300-350 m de altura), en Villavieja (400-450 m), en el Boquerón cerca de Rovira (ca. 1.000 m: restos de varios individuos descubiertos por H. GRANADOS y determinados por el suscrito), en Fusagasugá (ca. 1.000 m ?) ⁴. J. DE PORTA distingue 3 especies en Colombia, pero una revisión será necesaria cuando se pueda precisar la amplitud de las variaciones individuales. Se puede citar también, en la misma fauna, un *Glossotherium* (observado por J. DE PORTA en Cúcuta), un *Mixotoxodon* (en Chivolo, véase PORTA 1959), un *Haplomastodon*, etc.

³ J. DE PORTA, siguiendo a SIMPSON y PAULA COUTO, admite que *H. chimborazi* (PROAÑO 1922) es un sinónimo de *H. waringi* (HOLLAND 1920). Esta sinonimia es discutible y además *warangi*, *nomen nudum*, revalidado por SIMPSON y PAULA COUTO en 1957, no puede tener prioridad sobre *chimborazi* (véase HOFFSTETTER 1955).

⁴ La clásica Mesa o Terraza de Fusagasugá se sitúa a una altura de unos 1.600-1.700 m. Pero, según datos recogidos por J. DE PORTA (com. verbal) el *Eremotherium* de Fusagasugá se encontró mucho más abajo, en una terraza más reciente, que podría corresponder a unos 1.000 m de altitud.

Esta fauna se parece mucho a aquellas que vivían, también durante el Pleistoceno superior, en el N de Venezuela (Barquisimeto-San Miguel, Muaco-Taimataima, Lago de Valencia, etc.), en Panamá (Pesé y Ocú), y en la zona costanera del Ecuador (fauna carolinense) y del N del Perú (Talara). Todas se caracterizan por la asociación *Eremotherium* - *Haplomastodon*. En verdad existen algunas diferencias, unas debidas a nuestro conocimiento incompleto, pero otras quizás significativas. Estas faunas y sus antecesores tienen una importancia evidente, ya que ellas alimentaron las migraciones hacia el Norte y recibieron inmigrantes. Sería indispensable hacer nuevas recolecciones (por ejemplo en la localidad de El Plato, señalada por Karsten como una de las más fosilíferas de Colombia, pero que nunca fue explotada ni estudiada). Tales estudios nos informarían sobre las migraciones y permitirán precisar los límites de extensión de ciertos grupos (*Scelidotheriinae*, *Macraucheniiidae*, etc.) y por consiguiente los obstáculos biogeográficos.

Es interesante señalar aquí el yacimiento de Curití (1.500 m. alt.), descrito por J. DE PORTA (1965), y que corresponde a un relleno de grietas. La fauna comprende Anuros, Serpientes (*Synophis*, etc.) y Mamíferos (Marsupial; *Cryptotis*; Cricetidae; *Hydrochoerus*; *Haplomastodon*; *Tapirus*; *Tayassu*; *Mazama*). Es la primera localidad cuaternaria de Colombia que proporcionó pequeños mamíferos y también reptiles y anfibios. La presencia de un *Synophis* bien caracterizado sugiere un clima cálido, de modo que esta fauna se refiere probablemente al segundo conjunto aquí distinguido.

El estudio de las faunas cuaternarias de Colombia plantea también otros problemas de interés general:

¿Presencia de *Bovidae* en el Pleistoceno sudamericano?

HERNÁNDEZ CAMACHO & PORTA (1960) describen restos de un Bóvido, procedente de Soatá (Boyacá) y atribuido al Pleistoceno superior. Lo llaman *Colombibos atactodontus*, y lo definen esencialmente por su P⁴ molariforme, parecido a un DP⁴ de *Bos*.

Dicho trabajo obliga a reconsiderar un problema planteado por "*Platatherium*" en Argentina: el de la presencia de Bóvidos en el Pleistoceno sudamericano. A priori, tal presencia parece muy improbable; en efecto, cuando se implantan en una comarca, los Bóvidos suelen vivir en rebaños numerosos, lo que no concuerda con hallazgos aislados y escasísimos de sus restos. En cuanto a *Colombibos*, el examen de las figuras y su comparación con un *Bos* actual hacen sospechar que el pretendido P⁴ sea realmente un DP⁴, en todo conforme al DP⁴ de *Bos* como lo notaron los autores. Es normal que este diente de leche quede en su

sitio hasta que M^3 alcance el plano de desgaste (como es el caso de *Colombibos*), y es probable que una radiografía revelaría la presencia del auténtico P^4 todavía no salido. En resumen, es permitido pensar que *Colombibos* es en realidad un *Bos*, y que su edad geológica no es tan antigua como lo creyeron sus autores.

¿Coexistencia del hombre con faunas pleistocénicas en Colombia?

En Colombia, tal como en otros países sudamericanos, se ha pretendido demostrar la asociación de restos humanos con grandes animales hoy extinguidos. En particular BÜRGL (1957 b) señala un caso semejante en Garzón, en una terraza del Magdalena que BÜRGL (1957 b) y VAN DER HAMMEN (1957) datan del Pleistoceno medio o inferior. Como lo subraya PORTA (1961 b) se trata de una tumba, lo que vuelve sospechosa toda pretendida asociación. Por otra parte la falta de descripción estratigráfica, y el carácter muy dudoso de la pretendida "industria paleolítica" no permiten demostrar, aun fuera de la tumba, la asociación de señales de ocupación humana con huesos de animales gigantes (mastodonte y megaterio, según BÜRGL). En resumen el hallazgo no es nada demostrativo y el problema queda en pie.

Con todo, los trabajos recientes han evidenciado, en Sudamérica, artefactos humanos asociados con elementos fáunicos hoy extinguidos, que remontan a 16.000 años en la costa venezolana (J. M. CRUXENT) y a 20.000 años en la sierra peruana (R. S. MAC NEISH). Por otra parte, se conocen casos en los cuales animales pleistocénicos sobrevivieron hasta el principio del Holoceno: así, cerca del Lago de Valencia (Venezuela), restos de un *Ereotherium* han dado una edad de 9.000 años (E. PEÑALVER y F. TAKACS). Es pues probable que futuras investigaciones en Colombia lleguen a conclusiones semejantes.

BIBLIOGRAFIA

(Orden cronológico)

- 1806 CUVIER G. — Sur différentes dents du genre des Mastodontes... *Ann. Mus. Hist. Nat.*, t. 8, p. 401-424, pl. 66-69.
- 1812 CUVIER G. — Recherches sur les ossemens fossiles... Paris (Deterville), t. I mém. XI, 20 p., 4 pl.
- 1821 CUVIER G. — Recherches sur les ossemens fossiles... nouv. éd., Paris. (Dufour et d'Ocagne), t. I, Mastodontes, 2e. section: Mastodontes à dents étroites, p. 250-265, 4 pl.

- 1886 KARSTEN H. — Géologie de l'ancienne Colombie bolivarienne, Vénézuéla, Nouvelle Grenade et Ecuador. In 4^o, 62 p., 1 carte, 2 pl. sect., 8 pl. foss., Berlin (R. Friedländer).
- 1918 CUERVO MÁRQUEZ C. — Un gigante cuaternario. *Bol. Soc. Colomb. Cienc. Nat.*, N^o 52-54, p. 51-55, Bogotá.
- 1918-1930 ANÓNIMOS. — *Bol. Soc. Colomb. Cienc. Nat.*, Bogotá, n^o 52-54 (1918), p. 42-45; n^o 55 (1918), p. 62-65; n^o 56-57 (1919), p. 85-86; n^o 66 (1920), p. 150; n^o 67 (1921), p. 182-184; n^o 73 (1923), p. 353; n^o 87 (1926), p. 112; n^o 89 (1927), p. 2; n^o 97 (1928), p. 124; n^o 103 (1929), p. 184; n^o 108 (1930), p. 164-165.
- 1920 BOULE M. & THEVENIN A. — Mammifères fossiles de Tarija. In 4^o, VII + 156 p., 65 fig., 26 pl., Paris (Soudier).
- 1923 ARISTE HNO. — Los Mastodontes. *Bol. Inst. La Salle*, Bogotá, Año 10, n^o 86-87, p. 186-191, 1 lám.
- 1929 CABRERA A. — Un Astrapotérido de Colombia. *Physis*, Buenos Aires, t. 9, n^o 34, p. 436-439, 1 fig.
- 1930 HUBACH E. — Apreciación de los llanos de Tolima... *Bol. Minas Petrol.*, Bogotá, t. 3, p. 209-234, 2 lám.
- 1930 MIER RESTREPO J. — Notas sobre un equino fósil de la Sabana de Bogotá. *Rev. Soc. Colomb. Cienc. Nat.*, Bogotá, n^o 106, p. 123-127.
- 1933 COLLINS R. L. — Mylodon (Ground sloth) dermal ossicles from Colombia, South America. *Journ. Wash. Acad. Sci.*, vol. 23, n^o 9, p. 426-421, 1 fig.
- 1934 OLIVARES MALO A. — La fauna terciaria en la altiplanicie de Bogotá. *Bol. Soc. Geog. Colombia*, 2^a ep., año 1, n^o 2, p. 150-157, 4 fig., Bogotá.
- 1936 ANÓNIMO. Cerca del caserío de "El Rodeo" en la región de Cúcuta, se hizo un importante descubrimiento paleontológico. Un caimán fósil. *Bol. Inst. La Salle*, Bogotá, año 23, n^o 147, p. 110-113, 4 fig., 1 lám.
- 1936 BOTERO ARANGO G. — Bosquejo de Paleontología Colombiana. *An. Esc. Nac. Minas*, Medellín, n^o 35, 86 p., 70 fig., 3 cuadros, 4 mapas.
- 1936 CASTILLO V. M. — Un caimán fósil, restos de Mastodontes y objetos prehistóricos. *Dyna*, vol. 4, n^o 9, p. 329-330, Medellín.
- 1937 BOTERO ARANGO G. — Bosquejo de Paleontología Colombiana. *Rev. Indias*, n^o 3, p. 2-84, 10 lám., Bogotá.
- 1938 CUERVO MÁRQUEZ L. — Especies extinguidas. Hallazgos fósiles en la Sabana de Bogotá. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.*, Bogotá, vol. 2, n^o 5, p. 38-42, 5 lám. ((22 fig.)).
- 1939 STEHLIN H. G. — Ein Nager aus dem Miocæn von Colombien. *Eclog. Geol. Helv.*, vol. 32, n^o 2, p. 179-183, 1 fig.
- 1941 DANIEL, HNO. — El caballo americano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.*, vol. 4, n^o 14, p. 218-221.
- 1941 MOOK C. C. — A new fossil Crocodylian from Colombia. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, Washington, vol. 91, n^o 3122, p. 55-58, pl. 4-9.

- 1941 ROYO y GÓMEZ J.—Datos para la geología económica del Departamento del Huila. *Bol. Minas Petrol.*, Bogotá, n° 121-144, p. 149-205.
- 1942 ROYO y GÓMEZ J. (a).—Contribución a la Paleontología de la región Paipa-Duitama-Santa Rosa (Boyacá). *Compil. Est. Geol. of Colomb.*, t. V, p. 44-52.
- (b).—Datos para la geología económica de Nariño y Alto Putumayo. *Ibid.*, t. V, p. 53-168, 1 mapa, 39 fig.
- (c).—Contribución al conocimiento de la geología del valle superior del Magdalena (Departamento Huila). *Ibid.*, t. V., p. 261-324, 33 fig., 4 mapas.
- (d).—Un nuevo crocodilido fósil del Huila. *Ibid.*, t. V, p. 325-326.
- 1943 PATTERSON B.—Remarks on South American fossil Crocodiles. *Copeia*, 1943, n° 2, p. 123-124.
- 1944 DANIEL, HNO.—Los Mastodontes. *Univ. Cat. Bol.*, v. 10, n° 36, p. 375-383, 3 fig., Bogotá.
- 1944 ROYO y GÓMEZ J.—Cuarto informe preliminar sobre la geología del Departamento de Bolívar. *Bol. Minas Petrol.*, Bogotá, n° 149, p. 249-260, 1 sect. geol.
- 1945 ROYO y GÓMEZ J.—Los Vertebrados del Terciario continental colombiano. *Rev. Acad. Colomb. Cienc. Ex. Fis. Nat.*, Bogotá, vol. 6, n° 24, p. 496-512, 5 lám.
- 1946 STIRTON R. A. (a).—A rodent and a peccary from the Cenozoic of Colombia. *Compil. Est. Geol. of Colombia*, vol. 7, p. 317-324, 1 lám.
- (b).—The first Lower Oligocene fauna from northern South America. *Ibid.*, vol. 7, p. 325-340, 3 lám.
- 1948 DANIEL, HNO.—Nociones de geología y prehistoria de Colombia. 1 vol., 360 p., 81 fig., Medellín.
- 1950 STIRTON R. A. & SAVAGE D. E.—A new monkey from the La Venta, Miocene of Colombia. *Compil. Est. Geol. of Colombia*, vol. 8, p. 345-356, lám. XC-XCVII.
- 1951 REINHARDT R. H.—A new genus of sea cow from the Miocene of Colombia. *Univ. Calif. Publ., Bull. Dept. Geol. Sci.*, vol. 28, n° 9, p. 203-214, 2 fig.
- 1951 SAVAGE D. E. (a).—Miocene Phyllostomatid bat from Colombia, South America. *Univ. Calif. Publ., Bull. Dept. Geol. Sci.*, vol. 28, n° 12, p. 357-366, 15 fig.
- (b).—Report on fossil vertebrates from the Upper Magdalena Valley, Colombia. *Science*, vol. 114, n° 2955, p. 186-187.
- 1951 STIRTON R. A.—Ceboid monkeys from the Miocene of Colombia. *Univ. Calif. Publ., Bull. Dept. Geol. Sci.*, vol. 28, n° 11, p. 315-356, fig. 1-2, pl. 7-14.
- 1952 HOFFSTETTER R.—Les Mammifères fossiles de la République de l'Equateur. *Mém. Soc. Géol. France* (n. s.), t. 31, mém. 66, 391 p., 110 fig., 8 pl.

- 1953 STIRTON R. A. (a).—A new genus of Interatheres from the Miocene of Colombia. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, vol. 29, n° 6, p. 265-348, 3 fig., 2 mapas, pl. 8-31.
- (b).—Vertebrate Paleontology and continental stratigraphy in Colombia. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, vol. 64, p. 603-622, 13 fig.
- 1954 HOFFSTETTER R.—Les Mammifères fossiles de l'Amérique du Sud et la Biogéographie. *Rev. Gen. Sci.*, Paris, t. 51, n° 11-12, p. 348-378, 1 tabl., 3 fig.
- 1955 HOFFSTETTER R.—Remarques sur la classification et la phylogénie des Mastodontes sud-américains. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, (2), t. 27, n° 6, p. 481-497, 1 fig.
- 1956 LANGSTON W.—The Sebecosuchia: cosmopolitan Crocodylians? *Amer. Journ. Sci.*, vol. 254, p. 605-614, 1 fig.
- 1956 MCKENNA M. C.—Survival of primitive Notoungulates and Condylarthres into the Miocene of Colombia. *Amer. Journ. Sci.*, vol. 254, p. 736-743, 2 fig.
- 1957 BÜRGL H. (a).—Biostratigrafía de la Sabana de Bogotá y alrededores. *Bol. Geol. Bogotá*, vol. 5, n° 2, p. 113-145, 19 lám., 1 mapa.
- (b).—Artefactos paleolíticos de una tumba en Garzón, Huila. *Rev. Colomb. Antrop.*, vol. 6, p. 7-24, 11 lám.
- 1957 FIELDS R. W.—Hystricomorph rodents from the Late Miocene of Colombia, South America. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, vol. 32, n° 5, p. 273-404, 35 fig., pl. 36.
- 1957 HUBACH E. (a).—Contribución a las unidades estratigráficas de Colombia. *Inst. Geol. Nac.*, Bogotá, Informe 1212, 164 p.
- (b).—Apuntes sobre la geología de la provincia de García Rovira (Departamento de Santander). *Inst. Geol. Nac.*, Bogotá, Informe 1229 (inérito).
- (c).—Estratigrafía de la Sabana de Bogotá y alrededores. *Bol. Geol.*, Bogotá, n° 5, p. 95-112, 1 mapa.
- 1957 VAN DER HAMMEN T.—Las terrazas del río Magdalena y la posición estratigráfica de los hallazgos de Garzón. *Ibid.*, n° 6, p. 261-270, 2 fig.
- 1959 PORTA J. DE.—Nueva subespecie de Toxodóntido del Cuaternario de Colombia. *Bol. Geol.*, Bucaramanga, n° 3, p. 55-61, 2 fig.
- 1959 REINHARDT R. H.—A review of the Sirenia and Desmostylia. *Univ. Calif. Publ. in Geol. Sci.*, vol. 36, n° 1, p. 1-146, 19 fig., 14 pl.
- 1960 HERNÁNDEZ CAMACHO J. & PORTA J. DE.—Un nuevo Bóvido pleistocénico de Colombia: *Colombibos atactodontus*. *Bol. Geol.*, Bucaramanga, n° 5, p. 41-52, 1 lám.
- 1960 PORTA J. DE.—Los Equidos fósiles de la Sabana de Bogotá. *Bol. Geol.*, Bucaramanga, n° 4, p. 51-78, 10 fig., 2 lám.
- 1961 ESTES R.—Miocene Lizards from Colombia, South America. *Breviora*, n° 143, 11 p., 5 fig.

- 1961 PORTA J. DE (a).—Edentata Xenarthra del Pleistoceno de Colombia. Nota preliminar. *Bol. Geol.*, Bucaramanga, nº 6, p. 5-32, 9 fig. lám. I-IV.
- (b).—La posición estratigráfica de la fauna de mamíferos del Pleistoceno de la Sabana de Bogotá. *Ibid.*, nº 7, p. 37-54, 6 fig.
- (c).—Algunos problemas estratigráfico-faunísticos de los Vertebrados en Colombia (con bibliografía comentada). *Ibid.*, nº 7, p. 83-104, 2 fig.
- 1962 PORTA J. DE (a).—Consideraciones sobre el estado actual de la estratigrafía del Terciario en Colombia. *Bol. Geol.*, Bucaramanga, nº 9, p. 5-43, 1 fig., 5 tabl.
- (b).—Edentata Xenarthra del Mioceno de La Venta (Colombia). I. Dasyopodoidea y Glyptodontoidea. *Ibid.*, nº 10, p. 5-23, 1 fig., 4 lám.
- (c).—A propósito de *E. (Amerhippus) curvidens* en Pleistoceno de Colombia. *Geol. Colomb.*, nº 2, p. 35-39, lám. I.
- 1963 ESTES R. & WASSERBURG R.—A Miocene toad from Colombia, South America. *Breviora*, nº 193, 13 p., 5 fig.
- 1965 LANGSTON W.—Fossil crocodylians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, vol. 52, p. 1-168, 48 fig., 5 pl.
- 1965 PORTA J. DE.—Nota preliminar sobre la fauna de Vertebrados hallada en Curití (Departamento de Santander, Colombia). *Bol. Geol.*, Bucaramanga, nº 19, p. 112-115, 2 fig., 2 fotos.
- 1965 WHITMORE F. C. & STEWART R. H.—Miocene Mammals and Central American Seaways. *Science*, vol. 148, nº 3667, p. 180-185.
- 1966 BERG D. E.—Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus*?, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. *Abh. Hess. Landesamt. Bodenforsch.*, H. 52, 105 p., 11 fig., 6 Taf., Wiesbaden.
- 1966 ESTES R. & SILL W.—Review of Langston (1965): Fossil crocodylians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America. *Quart. Rev. Biol.*, vol. 41, Nº 3, p. 311-312.
- 1966 LANGSTON W.—*Mourasuchus* Price, *Nettosuchus* Langston, and the family Nettosuchidae (Reptilia: Crocodylia). *Copeia*, 1966, nº 4, p. 882-885, 1 fig.
- 1967 HOFFSTETTER R. (a).—Remarques sur les dates d'implantation des différents groupes de Serpents terrestres en Amérique du Sud. *C. R. S. Soc. Géol. France*, 1967, fasc. 3, p. 93-94.
- (b).—Observations additionnelles sur les Serpents du Miocène Colombie et rectification concernant la date d'arrivée des Colubridés en Amérique du Sud. *Ibid.*, 1967, fasc. 3, p. 209-210.
- 1968 PORTA J. DE.—Les Vertébrés fossiles de Colombie et les problèmes posés par l'isolement du continent sud-américain. *Palaeovertebrata*, 2 (2), 1968, p. 77-94, 2 fig., Montpellier.
- 1968 SILL W. D.—The Zoogeography of the Crocodylia. *Copeia*, 1968, nº 1, p. 76-88, 5 fig.

REFERENCIAS ADICIONALES

- 1968 HOFFSTETTER R. (a), en prensa.—Vertebrados cenozoicos de Colombia (con 2 mapas). *Actas IV. Congr. Latinoamer. Zool.*, Caracas, nov. 1968.
- (b), en prensa.—Yacimientos de Mamíferos cretáceos y terciarios recién descubiertos en la zona andina y pacífica (resumen de una conferencia con proyecciones). *Actas IV Congr. Latinoamer. Zool.*, Caracas, nov. 1968. por publicar.
- 1968 PATTERSON B. & PASCUAL R.—The fossil mammal fauna of South America. *Quart Rev. Biol.*, vol. 43, n° 4, p. 409-451, 13 fig., 12 tables.
- 1969 HOFFSTETTER R. (a).—Un Primate de l'Oligocène inférieur sud-américain: *Branisella boliviana*, gen. et sp. nov., *C. R. Acad. Sci.*, Paris, t. 269, sér. D. p. 434-437, 1 fig., 1 pl.
- (b).—Investigaciones recientes de Paleomamalogía en los países andinos (Resumen). *Primer Congr. Colomb. Geol.*, Resúmenes. Bogotá, agosto de 1969, 2 p.
- (c).—*Id.* (texto completo), por publicar.
- 1969 LAVOCAT R.—La systématique des Rongeurs hystricomorphes et la dérive des continents. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 269, sér. D. p. 1496-1497.
- 1970 HOFFSTETTER R. (a).—Radiation initiale des Mammifères Placentaires et Biogéographie. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 270, sér. D, p. 3027-3030.
- (b).—L'histoire biogéographique des Marsupiaux et la dichotomie Marsupiaux-Placentaires. *Ibid.*, t. 271, sér. D. p. 388-391.
- (c).—Les paléomammalogistes français et l'Amérique latine. 87e. Congr. *Ass. Franc. Av. Sc.*, (Nancy 1968), Paléontologie. *Bull. Acad. et Soc. Lorr. Sciences*, t. 9, n° 1 (1970), p. 233-243.
- (d).—*Colombitherium tolimense*, Pyrothérien nouveau de la formation Gualanday (Colombie). *Ann. Paléont. (Vertébrés)*, t. 56 (1970), fasc. 2, 147-170 (= 1-24), 7 fig., 1 pl.
- (e), en prensa.—Le peuplement mammalien de l'Amérique du Sud. Rôle des continents austraux comme centres d'origine, de diversification et de dispersion pour certains groupes mammaliens. *An. I^o Simposio Brasil. Paleont.*, Rio de Janeiro, sept. 1970. Por publicar en *An. Acad. Brasil. Ciencias. Supl.*
- 1970 HOFFSTETTER R. & LAVOCAT R.—Découverte dans le Déséadien de Bolivie de genres pentalophodontes appuyant les affinités africaines des Rongeurs Caviomorphes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 271, sér. D. p. 172-175, 1 fig.
- 1971 HOFFSTETTER R., en prensa.—Relationships, origins and history of the ceboid Monkeys and Caviomorph Rodents: a modern reinterpretation. *Evol. Biol.*, vol. 6.
- 1971 SIGÉ B.—Les Didelphoidea de Laguna Umayo (form. Vilquechico, Crétacé sup., Pérou) et le peuplement marsupial de l'Amérique du Sud. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 273, sér. D. p. 2479-2481, 1 fig.



