

HISTORIA NATURAL ANTIGUA

GUILLERMO ALVARADO INDUNI



EDITORIAL TECNOLÓGICA
DE COSTA RICA

**HISTORIA NATURAL
ANTIGUA: LOS
INTERCAMBIOS BIOLÓGICOS
INTERAMERICANOS**

HISTORIA NATURAL ANTIGUA: LOS INTERCAMBIOS BIOLOGICOS INTERAMERICANOS

Guillermo E. Alvarado Induni



Editorial Tecnológica
de Costa Rica

Primera edición
Editorial Tecnológica de Costa Rica, 1994

508.972

A444h Alvarado Induni, Guillermo E.

Historia natural antigua: los intercambios biológicos
interamericanos / Guillermo Alvarado Induni. -- 1a ed. --
Cartago : Editorial Tecnológica de Costa Rica, 1994.
234 p. : il. ; cm.

ISBN 9977-66-067-0

1. Historia natural - América Central I. T.

© EDITORIAL TECNOLOGICA DE COSTA RICA
Instituto Tecnológico de Costa Rica.
Apdo 159-7050, Cartago, Costa Rica
Fax (506) 52-5354 Tel (506) 51-5333
Hecho el depósito de ley
Impreso en Costa Rica

A

Rodolfo
Nydia
Adelia y
Lupita

“Es deber de los profesores de ciencias no sólo dar la materia programada, sino despertar en sus alumnos inquietudes por la investigación. A ello dedico este trabajo, con la esperanza de que no lejano día sean ellos los que puedan continuar lo que inició en Costa Rica don Fidel Tristán. Continúo su obra, aportando más detalles sobre la existencia de fósiles en algunas regiones del país”.

Prof. José Antonio Echeverría C., 18 de setiembre de 1960; En: *Semana Científica Colegio San Luis Gonzaga: Agua Caliente Cementerio de Mastodontes (La Nación, p. 12)*

CONTENIDO

PREAMBULO	13
RESUMEN	17
PARTE I	19
1. Paleobiogeografía de América Central y el Caribe .	21
Introducción.	21
Marco Geológico General del Caribe.	25
Intercambios Faunísticos y Florísticos entre Norte y Sudamérica del Cretácico al Cuaternario.	28
Cretácico Superior: Primeros Inmigrantes del Mesozoico Tardío.	28
Paleoceno: Primeros Inmigrantes Cenozoicos. ..	36
Eoceno (?) – Oligoceno Inferior: Dispersiones Erráticas.	38
Mioceno: Viejos Saltadores de Islas.	44
Plio–Pleistoceno: Nuevos Saltadores de Islas e Inmigrantes Terrestres.	56
2. El Filtro Biogeográfico de Mesoamérica	61
Introducción.	61
El Filtro Ecológico sobre la Fauna.	61
El Filtro Ecológico sobre la Flora.	73

PARTE II	79
3. Reseña Histórica de la Paleontología de los Vertebrados en América Central	81
Introducción.	81
Etapa I: 1859–1926	82
Etapa II: 1927–1945	84
Etapa III: 1946–1959	91
Etapa IV: 1960–1993	91
4. Hallazgos de Megamamíferos Pleistocenos en Centroamérica y Costa Rica en particular	99
Introducción.	99
Mamíferos Pleistocénicos en Centroamérica.	100
Geología y Paleontología de las localidades de Proboscídeos en Costa Rica.	107
Región Chorotega	110
a. Hacienda Animas	110
b. Nicoya	111
c. Barra Honda (Río Nacaome)	117
ch. San Fernando	121
Valle Central y áreas circundantes	121
a. Palmares	121
b. Cirrí de Naranjo	124
c. San Miguel de Turrúcares	124

ch.	Puriscal	127
d.	Santa Ana	128
e.	Río María Aguilar	133
f.	Paseo Colón	135
g.	Tibás	135
h.	Santo Domingo	137
i.	Agua Caliente	141
j.	Cachí	143
	 Sector Litoral y Zona Sur	 144
a.	Playa del Silencio	144
b.	Potrero Grande	144
c.	Ciudad Neily	145
	 Otras localidades de Mamíferos Fósiles en Costa Rica	 145
e.	La asociación faunística Sudamericana de Bajo Barrantes	147
	 Equidae	 148
a.	Aserri	148
b.	San Ramón	150
c.	Saborío	150
5.	 Los primeros hombres en América y su Coexistencia con Megafauna Extinta: un enfoque Geo-arqueológico	 151
	 Introducción	 151
	 Estratigrafía y Cronología	 159
	 Hallazgos Arqueofaunales Principales en Mesoamérica	 161

a.	Alangasi, Ecuador	162
b.	El Jobo, Muaca y Taima–Taima, Venezuela	163
c.	Tibitó, Colombia	164
ch.	El Bosque, Nicaragua	164
d.	Valsequillo, México	165
e.	Otros casos	166
Posibilidades de hallazgos arqueofaunales en América Central.		167
Notas Generales sobre los Proboscídeos Pleistocenos con énfasis en Mesoamérica.		169
6.	CONCLUSIONES	177
EPILOGO		183
ANEXO		185
GLOSARIO		193
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS		209

PREAMBULO

El propósito de la presente obra es el de sintetizar los conocimientos científicos que se han adquirido sobre los intercambios faunísticos y florísticos que acontecieron entre Norte y Sudamérica durante los últimos 75 millones de años (m.a.), basado en las evidencias fósiles más relevantes halladas en dichos subcontinentes o en aquellas dejadas a su paso a través de las Antillas o de la América Central. Como corolario de todo lo anterior, se trata de dar las bases para entender mejor y buscar el reflejo parcial en la distribución de ecosistemas actuales y pasados, así como describir algunos hallazgos de grandes mamíferos extintos y los restos culturales de nuestros antepasados precolombinos en sus etapas tempranas.

Todo lo anterior está sustentado en una sólida y apreciable base de citas bibliográficas -no siempre de fácil alcance- de investigadores nacionales y extranjeros que, en las más diversas áreas de las ciencias y de la Tierra del hombre (geólogos, paleontólogos, biólogos, ecólogos, geógrafos, antropólogos y arqueólogos) han tratado estos problemas desde diferentes ángulos por más de un siglo en forma general o particular. En ningún momento se pretende suplantarlo con esta obra muchos de los trabajos magistrales que se mencionan a través de la lectura, base fundamental de esta síntesis e interpretación, sino más bien el de resaltarlos y engranarlos dentro de una misma línea, focalizada hacia nuestro contexto centroamericano. A ello se suman los estudios y análisis que, en sus ratos libres, el autor -geólogo de formación- ha realizado por espacio de más de 10 años desde que inició sus investigaciones en 1981, impulsado por la necesidad de conocer más acerca de la historia geológica del Cuaternario (período geológico en el cual vivimos) para así comprender nuestra profusa riqueza natural.

Resulta así esta obra, dirigida a todas aquellas personas que de una u otra forma estudian o tienen que ver con la historia natural antigua como una base para comprender la actual. La división de los capítulos va desde lo general y más antiguo -América del Norte y del Sur como subcontinentes- hasta lo particular y más reciente, culminando con ejemplos o casos específicos de Costa Rica.

El primer capítulo trata sobre los intercambios biológicos que se han dado entre América del Norte y del Sur desde hace 75 m.a. y el intercambio masivo que se dio hace unos 3 m.a. con el establecimiento del puente interamericano natural o Istmo de Panamá, sustentado por evidencias geológicas y paleontológicas. Este extraordinario acontecimiento trajo consigo, dada la variedad geográfica y climática de Mesoamérica, el hecho de que no todas las especies pudieran migrar substancialmente hacia el norte o hacia el sur por efecto del llamado "Filtro Biológico", aspecto que es tratado en el segundo capítulo.

El tercer capítulo habla sobre el desarrollo histórico de las investigaciones paleovertebradológicas en América Central desde que aparece el primer vertebrado fósil en 1859 hasta el presente, base fundamental para comprender parte de nuestra historia geológica y parte del desarrollo de las ciencias geológicas en esta región.

El capítulo cuarto describe en general los registros megamamíferos fósiles de Centroamérica y en particular de Costa Rica con detalles geológicos y paleontológicos. A su vez, se pretende enmarcar la presencia de los primeros hombres en América y su posible y controversial rol en la extinción de algunos megamamíferos en el continente, aspecto que es ampliamente tratado en el capítulo quinto. Finalmente, unas conclusiones generales, un glosario de complemento para el público o científicos en alguna de las diversas ciencias que se tratan y una rica cita de referencias bibliográficas para aquellos que quieran ampliar los conceptos aquí expuestos, son el cierre del libro.

Sin lugar a duda, para entender mejor el complejo mosaico geográfico, geológico, ecológico y arqueológico de Mesoamérica, hay que buscar las respuestas en lo pasado y a su vez, pueden éstas tener vital importancia para nuestro devenir y el del medio natural en el cual nos desenvolvemos. Se espera que el presente

trabajo sea un grano de arena en este sentido y que, particularmente con base en las últimas evidencias paleontológicas, paleogeográficas y de tectónica de placas, complemente las escasas obras que sobre los intercambios biológicos entre Norte y Sudamérica se encuentran en la literatura especializada del idioma español. A su vez, será el sustento, o más ambiciosamente el estímulo, para futuras investigaciones, el planeamiento de las mismas o la re-interpretación de la biogeografía histórica.

Como finalidad colateral, se espera que la información que se expone ayude a los arqueólogos, biólogos y geólogos a confrontar situaciones de investigación en las que se encuentren de por medio restos de fauna extinta. Este tipo de situaciones no son infrecuentes en América Central y la creciente actividad de investigación en el campo en los últimos años, amerita la compilación y evaluación de la información paleovertebradológica y geológica en dicha región.

De hecho, uno de los aspectos más apasionantes a la hora de encontrar un fósil -y que forma parte del romanticismo de las geociencias- son las diferentes interrogantes que rodean al hallazgo: ¿A qué clase de ser vivo corresponde?, ¿cuándo, cómo y en qué ambiente vivió y murió?, ¿hubo intervención humana para los hallazgos de megamamíferos extintos en Centroamérica en los últimos 11 000 años? Todas estas respuestas se pueden contestar cuando las condiciones del hallazgo lo permitan y cuando se realice una investigación sistemática y multidisciplinaria, siguiendo los pasos lógicos de acuerdo con la naturaleza del fósil y su contexto geológico.

Muchas personas han colaborado de diferentes formas en las distintas etapas de esta investigación través de los años, y a ellas extendo mi gratitud. Sin embargo, deseo agradecer en particular a los geólogos o paleontólogos Spencer Lucas, Peter Sprechmann, Teresita Aguilar y Hartmut Seyfried, así como a los arqueólogos Luis Hurtado de Mendoza y Juan Vicente Guerrero, por su motivación, sugerencias y valiosas discusiones, tanto en el campo como en el laboratorio. Al personal de la Escuela Centroamericana de Geología y la Sección de Arqueología, ambas en la Universidad de Costa Rica y al Museo Nacional de Costa Rica, que de uno u otro modo dieron su apoyo.

Gran parte del presente libro fue elaborado en el semestre de invierno 1990/1991 en el Centro de Investigaciones de Geociencias

Marinas, GEOMAR (Forschungszentrum für Marine Geowissenschaften), adscrito a la Universidad de Kiel, República Federal de Alemania, gracias al apoyo de una beca de estudio otorgada por el Servicio Alemán de Intercambio Académico, DAAD (Deutscher Akademischer Austauschdienst), Bonn.

La labor mecanográfica del caos de mis borradores estuvo a cargo de la Srta. Susan J. Briceño A. y de la Sra. Ma. Ester Torres y el arte de los dibujos finales a cargo de Manuel Gutiérrez de la O.

Finalmente, un reconocimiento especial para el Consejo Editorial de la Editorial Tecnológica de Costa Rica, Cartago, que no ha escatimado medios en su esmerada dedicación para mejorar y editar la presente obra, en particular a Paulina Retana y a Mario Castillo, y a tres lectores anónimos.

El presente trabajo es una contribución para los proyectos PICG 246: Eventos Neógenos del Pacífico en el tiempo y el espacio y 253: El fin del Pleistoceno. Además se encuentra enmarcado dentro de las actividades del Comité Costarricense de Historia y Filosofía de las Geociencias y las Geotecnologías (COHIFIGEO), adscrito al Colegio de Geólogos de Costa Rica, a la Asociación Costarricense de Historia y Filosofía de la Ciencia (ACOHIFICI) y a la International Commission on the History of Geological Sciences (INHIGEO).

RESUMEN

Basado en los estudios y comparaciones paleontológicas de América iniciadas desde hace más de un siglo por múltiples científicos, se presenta un compendio sobre los varios y cortos intercambios faunísticos y florísticos establecidos entre Norte y Sudamérica desde hace unos 75 m.a. Dicha información provee un sólido complemento para los futuros estudios paleogeográficos, sedimentológicos, geotectónicos y ecológicos de América Central y del Caribe.

Un primer intercambio biológico se documentó en el Cretácico Superior (Campaniano Tardío: hace 75 m.a.) a través del ancestral arco de islas de Las Proto-Antillas, manteniéndose hasta el Paleoceno Inferior (Riochicano: hace unos 58 m.a.). Después de estas cortas migraciones, América del Sur se mantuvo como una isla biogeográfica por espacio de varias decenas de millones de años, teniendo únicamente el casual arribo durante el Oligoceno Inferior (Deseadano: hace unos 33 m.a.) o quizás desde el Eoceno (entre 56 y 35 m.a.) de unos pocos grupos faunísticos procedentes probablemente de África o de Norteamérica por transportes erráticos o al azar a través del Océano Atlántico o del mar Caribe. Ya durante el Eoceno Superior, las Antillas Mayores ocupan su actual posición permitiendo el desarrollo de la vida terrestre. En el Mioceno Inferior (unos 20 m.a. de años atrás) América Central Meridional, ocupaba su posición actual, constituye una guirnalda de islas moderadamente continua, unida a Centroamérica Nuclear y a Norteamérica pero, sin embargo, persistían barreras oceánicas infranqueables. Durante el Mioceno Superior y en el Plioceno Inferior (Rusciniano?: hace unos 5 m.a.), las tierras emergidas centroamericanas permitían un tímido intercambio biológico. No fue sino hasta el Plioceno Superior (entre 3,7 y 3,1 m.a. atrás) en que el Istmo de Panamá funcionó como un verdadero puente panamericano, con el cierre concomitante del intercambio de aguas entre el Atlántico y el Pacífico, realizándose varias olas de migraciones en ambos

sentidos. Pese a ello, Mesoamérica actuó como un filtro biológico, situación que todavía persiste. Resultado de este último intercambio masivo y del endemismo, así como de la influencia de elementos antillanos, es la gran variedad de especies vegetales y animales en América Central. Al final del Pleistoceno (hace unos 11 000 años) el hombre arribó al continente americano, conviviendo y alimentándose de megamamíferos; no obstante, hasta el momento no se han reportado hallazgos arqueofaunales en Centroamérica. Los restos de megavertebrados Pleistocenos más abundantes en esta región corresponden a mastofauna y a équidos.

PARTE I

Esta primera parte comprende en forma general y resumida la historia geológica y paleontológica de Mesoamérica y del Caribe, y sus repercusiones en la flora y la fauna del Continente Americano, así como la evolución del esquema geográfico actual.

CAPITULO 1

PALEOBIOGEOGRAFIA DE AMERICA CENTRAL Y EL CARIBE

INTRODUCCION

Centroamérica puede considerarse como singular y privilegiada al ser la única región en el mundo cuya localización es a la vez intercontinental e interoceánica. Sus tierras unen en forma continua a dos grandes masas continentales, lo cual les confiere un enorme significado geológico, biológico, geográfico y arqueológico. Esta estrecha faja de tierra posee una historia geológica muy compleja con intensa actividad tectónica y volcánica, reflejada en grandes contrastes geomorfológicos y abruptos cambios topográficos, que inciden en forma significativa en el clima y en la flora, resultando en un complejo mosaico ecológico y paisajístico con una enorme variedad de recursos naturales; por ello es una de las regiones más interesantes del globo (Figura 1).

En el istmo centroamericano destacan las tierras altas con elevaciones de 1000 m o más, que en algunos puntos alcanzan hasta los 4000 m (Guatemala) y superan los 3000 m en Costa Rica y en Panamá. Estas elevaciones ocupan importantes porciones en la parte norte y central, desde el estado de Chiapas en México hasta Honduras y la porción norte de Nicaragua. Hacia el norte de esa franja central, se encuentran elevaciones menores y tierras bajas que se extienden sobre la Península de Yucatán. Hacia el sur y al este de las tierras altas hay una gran superficie con elevaciones menores, de abrupta topografía, que conforma la mayor parte de los territorios de Honduras y Nicaragua. Al sur de Nicaragua, al centro de Costa Rica y al occidente panameño, son prominentes las tierras con elevaciones que llegan hasta los 3819 m en el Cerro Chirripó en la Cordillera de Talamanca (Costa Rica). Al oriente de

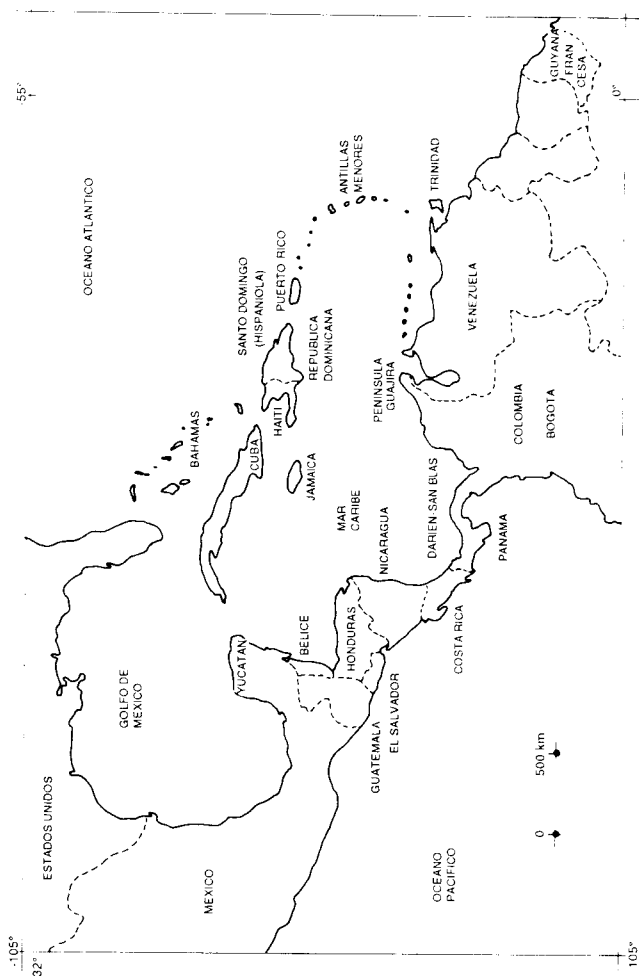


FIGURA 1. Grandes rasgos geográficos de Mesoamérica y del Caribe.

esas cadenas se encuentra la parte más angosta del istmo, unos 45 km entre el golfo de San Blas y la bahía de Panamá con una topografía moderada de montes, serranías y valles bajos que se prolongan sobre la mayor parte de Panamá hasta el noroeste de Colombia (Gómez, 1986).

En el norte de Mesoamérica se establece una extensa zona de transición entre dos dominios zoográficos del globo (**Neártica y Neotropical**), situación que le imprime a la fauna y a la flora una interesante dualidad con importantes consecuencias ecológicas (Figura 2).

Las condiciones geológicas imperantes en lo pasado, permitieron el intercambio casual o activo de especies animales y vegetales entre Norteamérica y Sudamérica en diversos períodos y por último, la migración y establecimiento de los amerindios.

Fue Wallace el primero en reconocer la existencia de este evento en 1876 pero hubo que esperar 15 años más para que con los trabajos de Cope y Marsh en Norteamérica y Carlos y Florentino en Sudamérica, se acumularan suficientes datos para clarificar y entender mejor este suceso. Ya para 1891 Zittel acuña el término de **punto biológico** y habla sobre la importancia que tuvo éste durante el Plioceno. Hill (1898), con base en evidencias geológicas y paleontológicas fragmentarias e incipientes, emite opiniones paleogeográficas que resultan revolucionarias para la época y que tendrían que esperar varias décadas para llegar a ser al menos en parte corroboradas. Hill ya hablaba acerca de un posible puente entre Norte y Sudamérica en el Cretácico, de conexiones marinas, aunque fuesen someras, entre el Pacífico y el Caribe en la mayor parte del Terciario (principalmente Eoceno-Oligoceno) y del establecimiento de un nuevo puente en el Plio-Pleistoceno.

Le siguen en el presente siglo los trabajos de Matthew en 1915, los de Schuchert en 1935, los de Scott en 1937, Simpson en 1940, Patterson y Pascual en 1972 y muchos otros más (véase Schuchert, 1935; Marshall *et al.*, 1982).

No obstante, fue Simpson (1940, 1950, 1965) quien afinó y dio a conocer con sorprendente precisión el rango temporal de las diferentes conexiones que existieron entre América del Norte y del Sur. A una primera invasión la denominó "**antiguos inmigrantes**", y aconteció del Cretácico Tardío al Paleoceno Temprano bajo

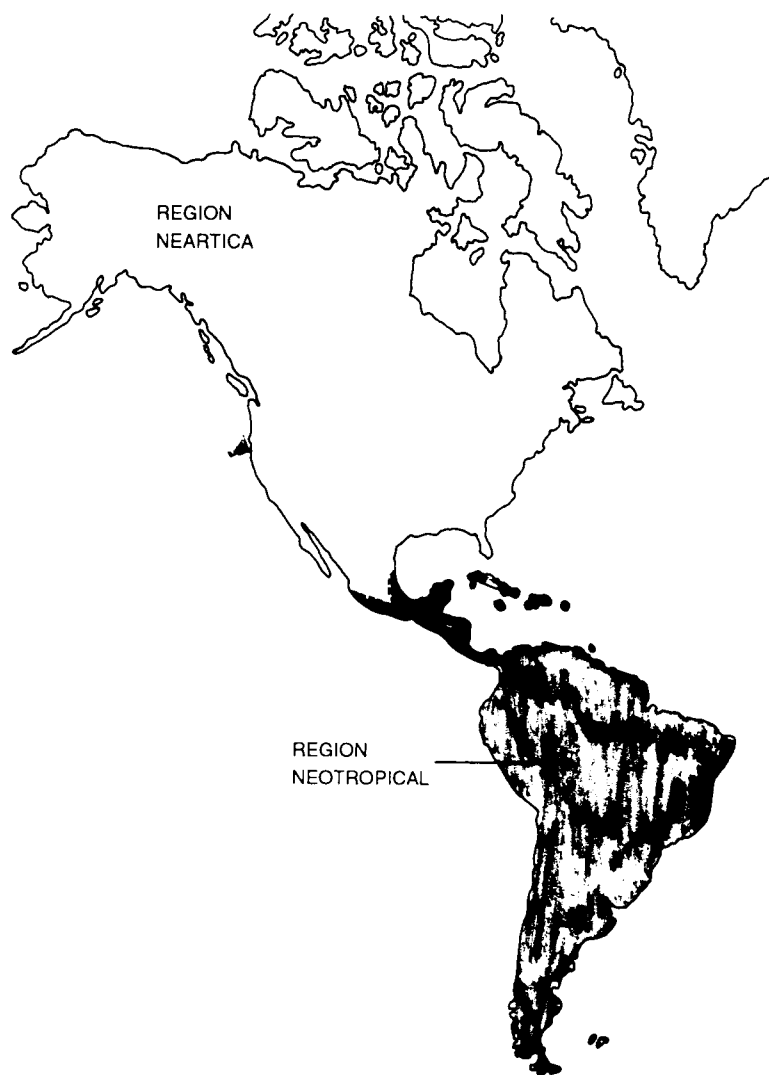


FIGURA 2. Grandes dominios zoográficos de América (Tomado de Il Mondo degli Animali, 1968).

(unos 65 m.a. atrás); una segunda de **“viejos saltadores de islas”** desde el Eoceno Tardío al Oligoceno (hace 35 m.a.), y una final de los **“últimos nuevos saltadores de islas”** seguidos por la de los **“últimos o nuevos inmigrantes”** verificada a partir del Mioceno Tardío (unos 8 m.a. atrás) hasta el Cuaternario.

Estudios ulteriores (Thenius, 1964; Ferrusquía-Villafranca, 1978a; Hoffstetter, 1971; Webb, 1976; Marshall *et al.* 1979, 1982; Bonaparte, 1984 a y b; Stehli y Webb, 1985; Gómez, 1986; Lucas, 1986, 1990, Alvarado, 1988, Range, 1988; Duque Caro, 1990; Lucas y Alvarado, en prensa b; entre otros) permiten precisar las conclusiones de Simpson. En ámbito más local, en América Central, se tienen varios estudios paleontológicos e intentos arqueofaunales, que serán tratados en los próximos capítulos.

El presente capítulo trata en forma resumida la transitabilidad biológica entre los continentes americanos, las épocas en que acontecieron y el modo de transporte, incluyendo evidencias geológicas complementarias.

MARCO GEOLOGICO GENERAL DEL CARIBE

La historia geológica del Caribe es muy compleja, y en ella, todavía quedan muchos cabos por atar. Sin embargo, el por qué de la complejidad geológica es muy sencillo. Se debe a que están interactuando en forma diversa seis placas tectónicas en un área de aproximadamente ocho millones de kilómetros cuadrados, a saber: la de Norteamérica, Sudamérica, Nazca, Pacífica, Cocos y Caribe.

América Central consta de dos basamentos totalmente diferentes en la constitución geológica (Figura 3), situación ya mencionada en forma somera por varios autores (Vaughn, 1918; Woodring, 1928; citados por Gómez, 1986; Schuchert, 1935; Sapper, 1937 y Sille, 1940; citados por Weyl, 1969). La parte norte de América Central (Chiapas, Guatemala, Honduras y norte de Nicaragua) según su estructura e historia forma parte del Continente Norteamericano, denominado **América Central Nuclear o Septentrional** o la **“tierra de Sapper”** con rocas desde el Paleozoico (unos 350 m.a.).

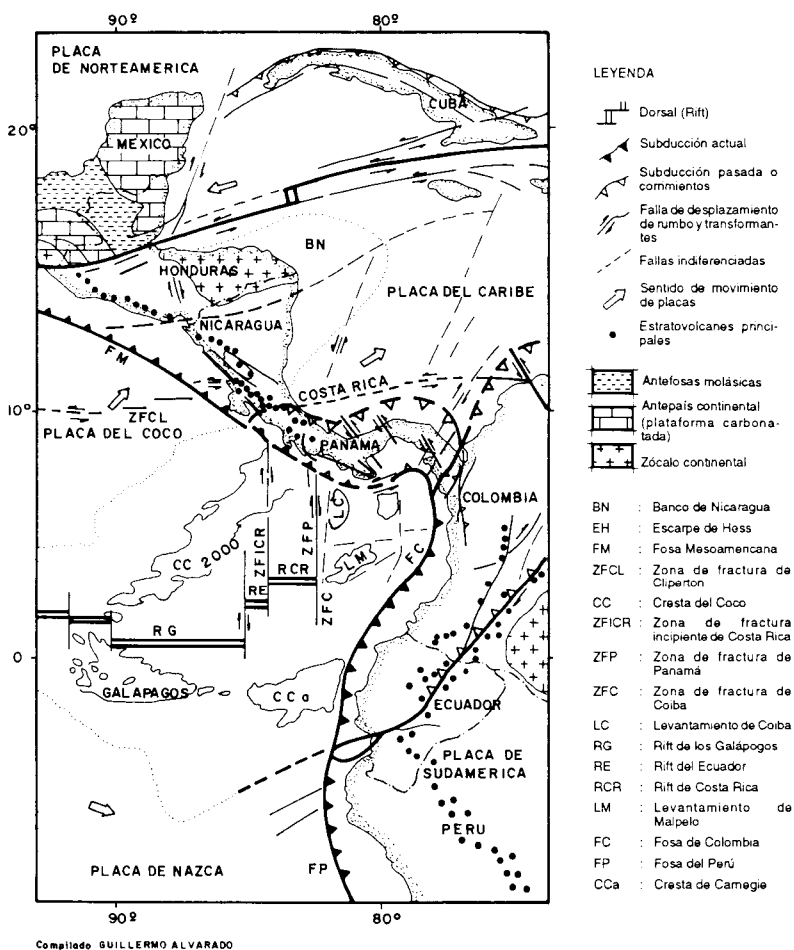


FIGURA 3. Marco Geotectónico de Mesoamérica.

América Central Meridional (parte austral de Nicaragua, Costa Rica y Panamá), por el contrario, posee características geológicas más afines a Sudamérica, en donde el basamento cristalino es prácticamente desconocido (Suess, 1888, en Gómez, 1986; Dengo, 1968, 1985; Weyl, 1969). Está constituida por complejos basálticos-radiolaríticos-calcáreos (Jurásico-Eoceno) y por sedimentos epiclásticos, calcáreos y silíceo-clásticos, tanto someros como profundos, desde el Campaniano (hace unos 75 m.a.) al reciente, desarrollados en cuencas sedimentarias, tectónicamente activas. Estas cuencas estaban adyacentes a un arco volcano-plutónico, que desde el Cretácico terminal ha sufrido múltiples modificaciones, culminando con un arco orogénico maduro, petrológicamente similar al margen continental activo tipo Andino (Alvarado, 1984; Tournon, 1984; Baumgartner *et al.*, 1984; Seyfried y Sprechman, 1985; De Wever *et al.*, 1985; Seyfried *et al.*, 1987; Berrangé y Thorpe, 1988; Alvarado *et al.*, 1993).

La zona del Caribe constituye un sector particular caracterizado por el desarrollo de un arco insular que dibuja una curva de 18 grados desde Venezuela hasta México por las pequeñas y grandes Antillas "uniendo" de esta manera, los sistemas montañosos de América del Sur y del Norte. Dentro de estas Antillas se reconocen (Aubouin *et al.*, 1975):

- Un **arco externo** (siendo el lado externo el de la convexidad de la curvatura), formado por islas no volcánicas y en el que los terrenos sedimentarios son recientes (Trinidad, Tobago, Barbados y después, más al noroeste, el archipiélago de las Bahamas);
- Un **arco interno** constituido por islas volcánicas con lavas calco-alcalinas con terrenos de edad e historia variadas (San Vicente, la Martinica, Guadalupe y después más lejos al noroeste, Puerto Rico, Haití y Cuba).

El mar Caribe evoca, por determinados rasgos, el mismo significado de mar intramontañoso que el Mediterráneo, tanto por su tectónica de mantos periféricos como por la neotectónica de fallas que rigen su morfología: las fallas de Oca-Pilar al sur, en Venezuela; de Polochic-Motagua al norte, en Guatemala, cuyas prolongaciones limitan la fosa de Caimán y la de Puerto Rico (Aubouin *et al.*, 1975). Las Antillas Mayores, en algunos aspectos

pueden correlacionarse con la historia geológica de Norteamérica, mientras que las Antillas Menores poseen un basamento de carácter oceánico formado durante el Paleógeno, sobreimpuesto al cual está el vulcanismo dominante del Neógeno y Cuaternario (Donnelly, 1989).

INTERCAMBIOS FAUNISTICOS Y FLORISTICOS ENTRE NORTE Y SUDAMERICA DEL CRETACICO AL CUATERNARIO

A continuación se expondrán las principales migraciones acaecidas desde el Cretácico terminal (hace unos 75 m.a), entre las masas continentales del norte y del sur, sustentado en evidencias geológicas y paleontológicas.

Para la posición de los continentes norteamericano y sudamericano y de los arcos de las Antillas y de Centroamérica a través del tiempo, se presenta un modelo sinóptico (Figura 4) basado en los trabajos clásicos de Malfait y Dinkelman (1972), Coney (1982), Briggs (1987), Gose (1985); Anderson y Schmidt (1983), Wadge y Burke (1983), Smith (1985), Donnelly (1985, 1989) y Pindel y Barret (1988), Burke (1988), Morris *et al.* (1990), Krzowski (1991), entre muchos otros. Sin embargo, muchos detalles permanecen inciertos o en vivo debate, aportando continuamente las diversas investigaciones geológicas, granos de arena hacia un modelo cada vez más "próximo" a la realidad.

Cretácico Superior: primeros inmigrantes del Mesozoico Tardío

Durante el Cretácico Temprano existía una amplia región biogeográfica marina (**Provincia Protomesoamericana o Tethys Oeste**) en lo que hoy es Mesoamérica septentrional, la cual tenía estrechas afinidades con la provincia del **Mar de Tethys** y que constituía una barrera eficaz interpuesta entre las provincias biogeográficas terrestres Norte y Sudamericanas (Ferrusquía-Villafranca, 1978 b) (Figura 5).

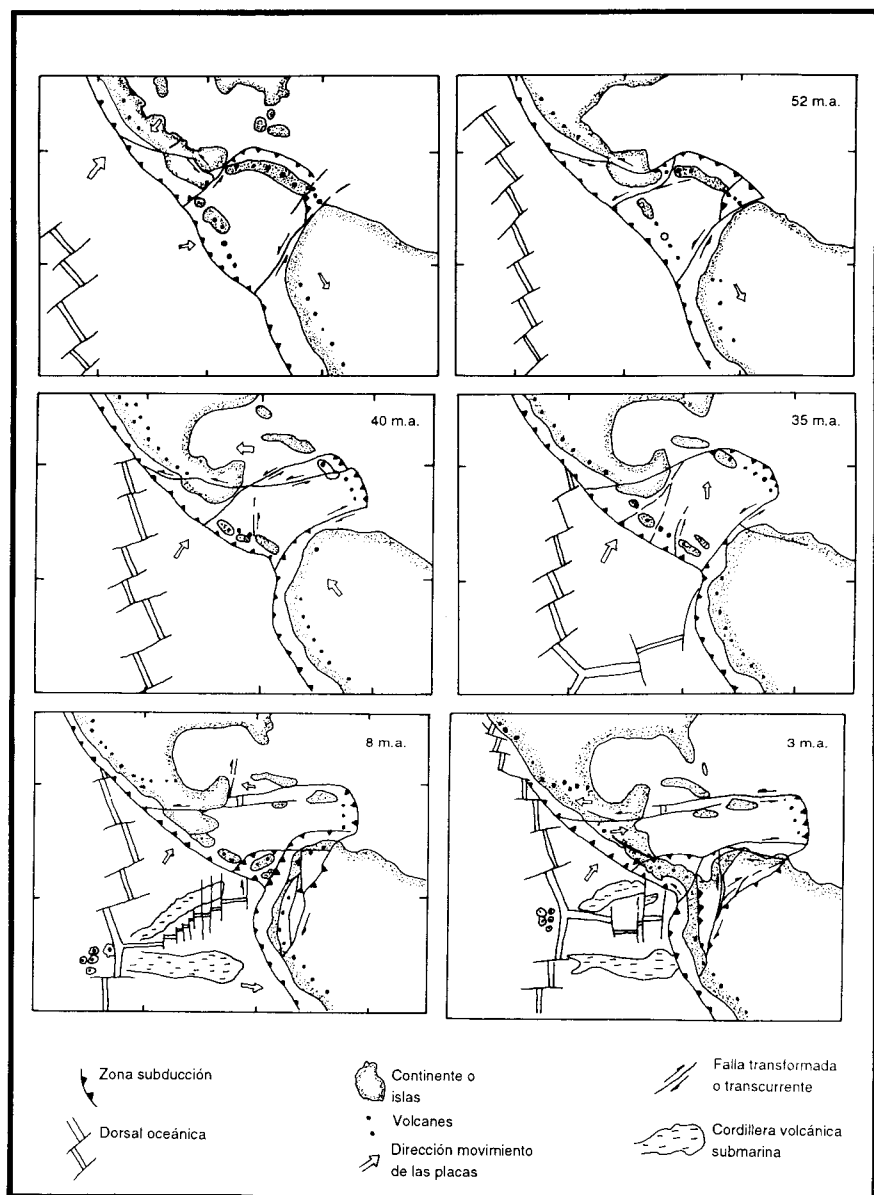


FIGURA 4. Modelo sobre la evolución geotectónica de Mesoamérica (ver referencias dentro del texto). Compilado por el autor.

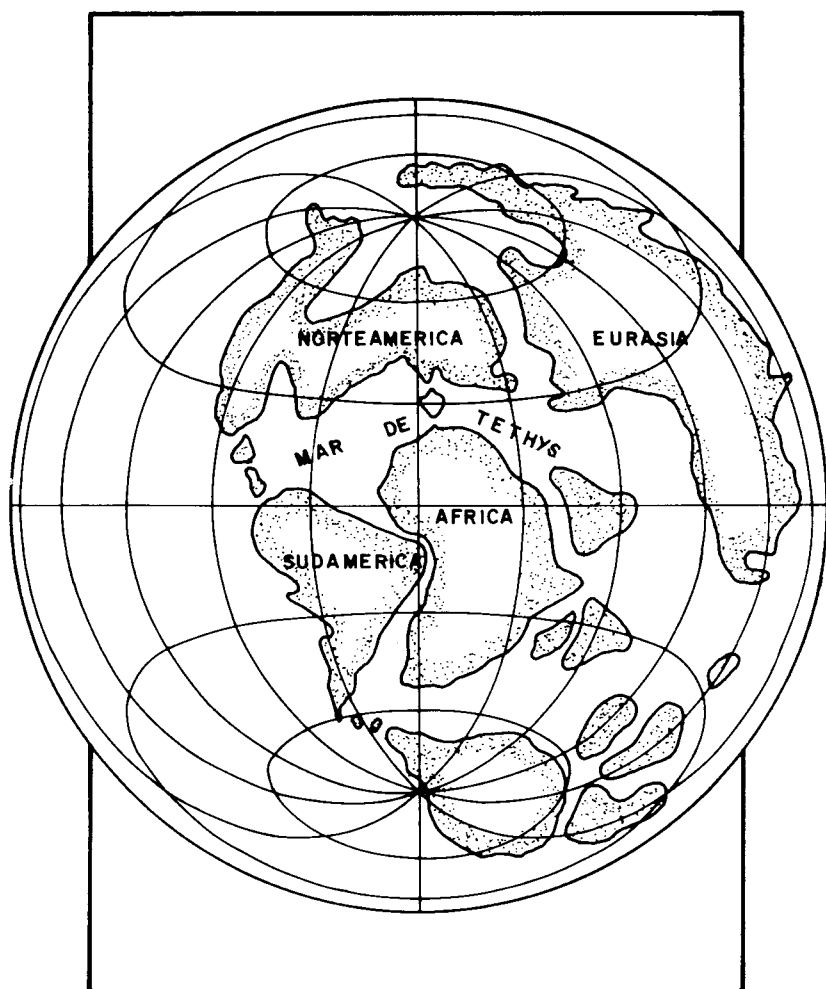


FIGURA 5. Situación geotectónica de los continentes durante el Cretácico Temprano, se observa claramente el mar Tethys. (Basado en Stehli y Webb, 1985).

Simpson (1950) estableció que durante el Cretácico Tardío-Paleoceno Temprano bajo existió una primera invasión e intercambio entre América del Norte y del Sur. Rage (1981) establece que dicho evento ocurrió durante el Campaniano-Maastrichtiano. Bonaparte (1984 a y b) precisa estas conclusiones indicando que el primer intercambio faunístico terrestre se verificó en el Campaniano tardío (entre 88 y 74 m.a atrás) y tuvo una duración de 4 a 6 m.a. a través de un puente con condiciones ecológicas variadas. Así, la magnitud de las migraciones acaecidas posibilitó el paso de asociaciones de tetrápodos continentales de "tierras altas", como los grandes tiranosaurios (prodigiosos nadadores), aves Enanthiornites, lagartijas y serpientes booideas; y de "tierras bajas" como los hadrosaurios, condilartros, tortugas pelomedúsidas y pequeños mamíferos (Figura 6 y Cuadro 1). Aspectos complementarios sobre paleomastozoología del Cretácico Tardío y los intercambios son tratados por Ferrusquía-Villafranca (1978 a); Estes y Baez (1985) y Lucas (1990). Sin embargo, resulta sorprendente el trabajo de Hill (1898) quien, hace casi un siglo, basándose en las limitadas evidencias geológico-paleontológicas marinas de ese entonces, supone la existencia de una conexión, tipo puente, entre las Américas.

Es un hecho casi aceptado por la comunidad científica que, durante el Cretácico Superior, se efectuó un activo intercambio biológico entre las Américas. En vista de que las evidencias paleomagnéticas sugieren que Centroamérica se encontraba durante este tiempo más hacia el este (e. g. Gose, 1984) y que las Antillas incipientes se ubicaban ocupando el lugar de Centroamérica (Rosen, 1976; Hedges, 1983 en Briggs, 1987; Duncan y Hargraves, 1985; Burke, 1988) se concluye que las Proto-Antillas fueron la vía terrestre para este significativo intercambio biótico (Figura 6). La ruta terrestre para la dispersión debió de estar proveída por un archipiélago volcánico denso que se extendía desde la plataforma de Yucatán (México), hasta el Complejo Villa de Crura en la cuenca venezolana (Lucas, 1990). Las rocas del Cretácico Tardío de las Antillas son litológicamente muy variadas (rocas volcánicas y sedimentarias dominadas por las calizas) y con una fuerte compresión acompañante al vulcanismo de arco de islas (Donnelly, 1989).

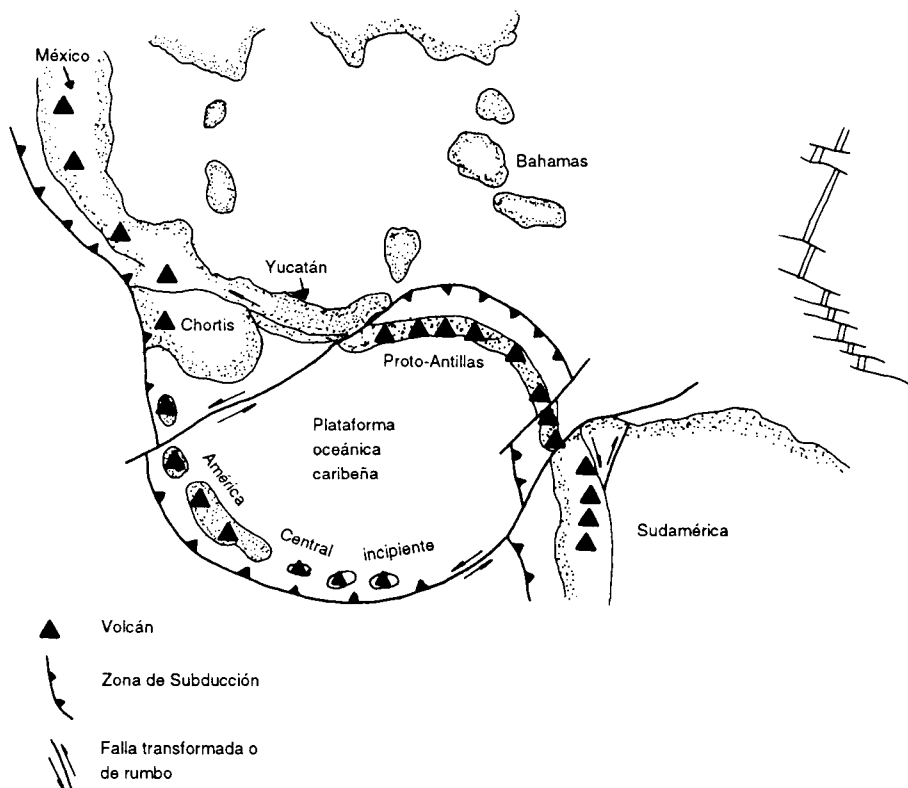


FIGURA 6. Modelo simplificado sobre la situación geotectónica y paleogeográfica de América Central y las Antillas al final del Cretácico, es decir hace unos 80 m.a. (basado entre otros en Duncan y Hargraves, 1985; Burke, 1988 y Krzowski, 1991).

EDAD Millones de años	PERIODO	EPOCA	EDAD DE LOS MAMIFEROS SUDAMERICANOS	PICO Millones de años	PRIMERA APARICION DE LOS GRUPOS SUDAMERICANOS EN NORTEAMERICA
5	CUATERNARIO	PLEISTOCENO	-Lucaniano	0,01	Nivel 3b
			-Ensenadano	0,5	
			-Uquiuno	1,5	
		PLIOCENO	-Chapaomalalano	2,5	-(Cricetidae)
			Montehermosano	2,8	
		MIOCENO	HUAYQUERIANO	6,0	Nivel 3a (Procenoidae)
			CHASICOANO	9,0	
			FRAISIANO	12,0	
			SANTACRUCIANO	15,0	
		MIOCENO	COLHUEHUAPIANO	18,0	Soricidae Heteromysidae Sciuridae Leporidae Mustelidae Tayassuidae Canidae Felidae Ursidae Camelidae Cervidae Equidae Tapiridae Gomphotheriidae Maminiidae Geomyidae Cricetidae
				19,0	
				21,5	
			DESEADANO	23,3	
		OLIGOCENO		30,0	
				34,0	
		TERCIARIO	DIVISADERANO	35,4	
		EOCENO		45,0	
			MUSTERSANO	51,0	
			CASAMAYORANO		
		PALEOCENO		56,5	
			RIOCHICANO	61,0	
			ITABORAIANO	63,6	
65	CRETACICO				Nivel 1
70					Pandodonta Xenarthra Litopterna Astrapotheria Pyrotheria Trigonostylopoidea Xenungulata Marsupialia Condylarthra Notoungulata Proteutheria

CUADRO 1, Cronología de las edades de los mamíferos terrestres sudamericanos y su primera aparición en Norteamérica. Basado en Marshall (1985) con modificaciones basadas en Thenius (1964) y Reshetov (1982). La tabla del tiempo geológico está basada en Harland et al. (1990).

En oposición a lo anterior, Milner y Norman (1984) proponen la hipótesis del efecto de vicariancia, que aunque no es aceptada por un amplio grupo de paleontólogos, anularía, en criterio de algunos, la importancia paleogeográfica de los grupos en el Cretácico tardío (véase los comentarios de Rage, 1988).

De menor importancia y al parecer también durante el Cretácico (Santoniano/Campaniano) y quizás durante el Paleoceno, ocurrieron pequeños intercambios a modo de saltos y transportes pasivos entre Sudamérica y África posiblemente a través de los levantamientos intra-atlánticos de Walvis y Río Grande (véase Rage, 1981, 1988).

Durante el Cretácico, en Costa Rica tenemos el Complejo de Nicoya Inferior que representa una corteza oceánica *sensu stricto* formada en una dorsal activa del Océano Pacífico oriental, aproximadamente al noroeste del continente sudamericano (Wildberg, 1984). Las radiolaritas intercaladas en el Complejo de Nicoya representan, en criterio de Wildberg, una interrupción cronológica y paleogeográfica extendida del magmatismo basáltico. Se depositaron sobre el Complejo Inferior en un ambiente de mar profundo en condiciones relativamente estables y uniformes. Se formaron posiblemente a profundidades de 3000 a 4000 m, en regiones ecuatoriales (Gursky, 1989). En el Cretácico Superior se formaron la Serie Oceánica y la Serie de Arco Insular Primitivo (Wildberg, 1984) del Complejo Superior concomitante con una extensa y espesa sedimentación de lutitas negras originadas por eventos anóxicos (Astorga, 1987). La formación de la Serie Oceánica (corteza oceánica secundaria) terminó alrededor del límite Santoniano/Campaniano, mientras que la Serie de Arco Insular Primitivo terminó en el Maastrichtiano (véase Gursky, 1989) (Figura 7).

A partir del Senoniano Superior se instalan pequeñas plataformas carbonatadas (Figura 8), sobre rocas precampanienses, bordeadas por cuencas profundas donde se depositaron extensas secuencias sedimentarias de pelagitas y turbiditas (Astorga, 1987; Calvo, 1987). Estas plataformas en su mayoría están constituidas por bioconstrucciones de rudistas de edad Campaniano), y con endemismo a nivel de especies, a las cuales están asociadas nerineas, conformando las primeras comunidades fósiles de moluscos en el área de afinidad mediterránea o sea del Tethys

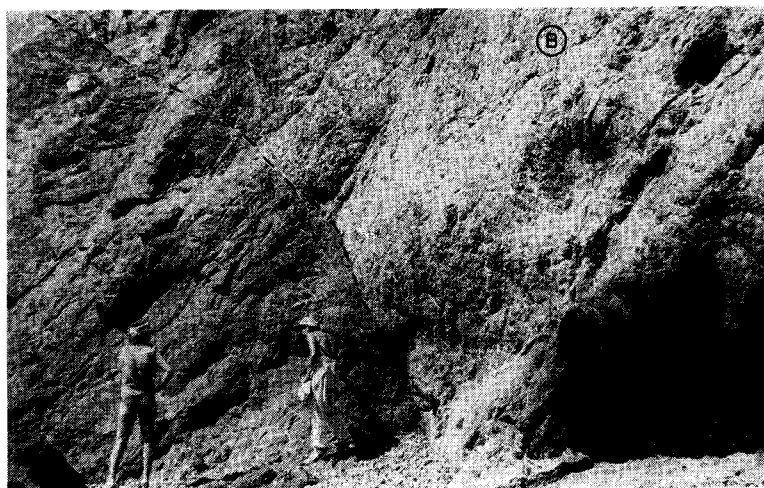
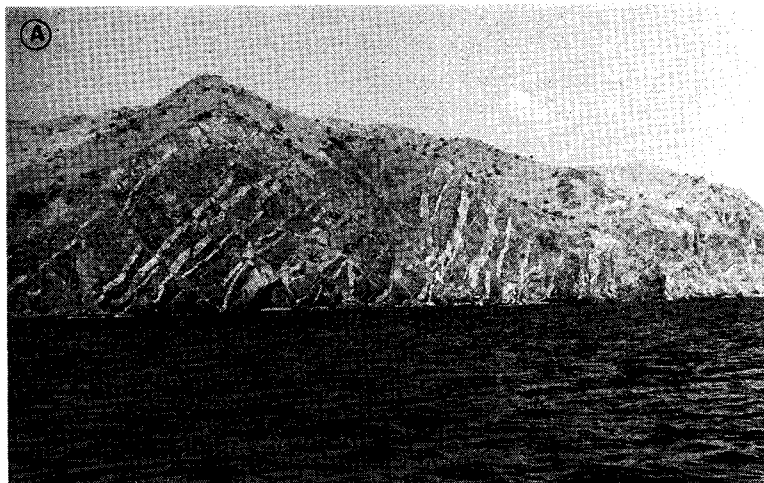


FIGURA 7. A) Complejo de diques del Cretácico cortando la peridotita de Santa Elena, en la península del mismo nombre (Costa Rica). B) Contacto entre dos coladas de lava (basaltos) del Complejo Ofiolítico de Nicoya en la península de Santa Elena.



FIGURA 8. Laderas subverticales del cerro Barra Honda. Al fondo el cerro Quebrada Honda, Guanacaste, Costa Rica (Fotografía Sergio Mora). Dichos cerros están constituidos por caliza de edad Senoniano Superior (Calvo, 1987).

Occidental (Skelton, 1988, Aguilar, 1990) (Figura 9). Todo esto sugiere la existencia de altos fondos y aún de tierras emergidas (Seyfried y Sprechmann, 1985).

Paleoceno: primeros inmigrantes cenozoicos

Durante la mayor parte del Terciario, América del Sur estuvo aislada de los otros continentes por barreras oceánicas. Los primeros grupos de inmigrantes Cenozoicos datan del Paleoceno (unos 60 m.a. atrás) e incluyen, entre otros, a los marsupiales, que probablemente arribaron desde el Cretácico Tardío, los edentados, los mamíferos de pezuña, los piroterios, así como los ahora extintos ungulados sudamericanos (Simpson, 1950; Thenius, 1964; Muizon y Marshall, 1987; Marshall y Muizon 1988; Lucas, 1990). (Cuadro 1).

La primera aparición de los piroterios en América del Sur se dio durante el Paleoceno Tardío (Riochicano: unos 58 m.a. en el

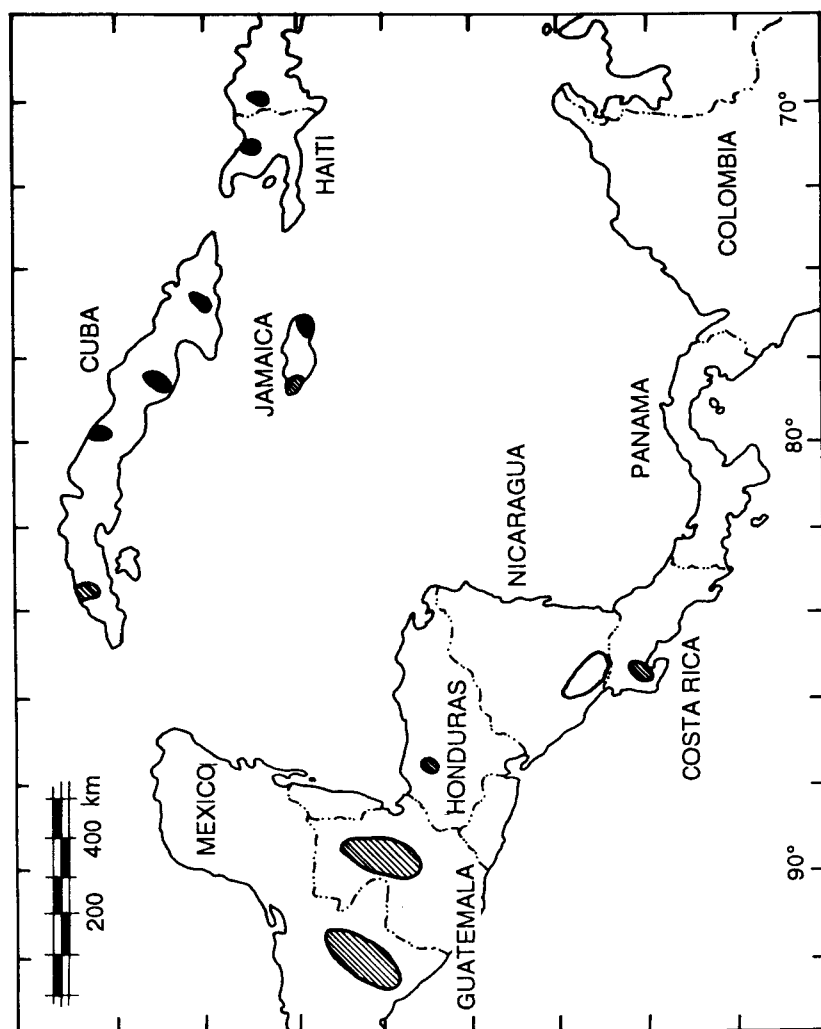


FIGURA 9.
Localidades con
restos de rudistidos
del Cretácico de la
Provincia Protome-
soamericana
(basado en Aguilar,
1990).

tiempo), al mismo tiempo que aparecieron los dinoceratas en Asia y en América de Norte (Tiffaniano Tardío). La suma relativamente pequeña de divergencias morfológicas entre los tempranos piroterios (*Carodnia*) y los tempranos uintateres (*Prodinoceras*) implica un ancestro común de estas taxas durante el pre-Riochicano.

Esta hipótesis filogenética predice que este ancestro debió tener una documentada distribución trans-caribeña durante el Paleoceno, vía puente terrestre (Gingerich, 1985; Lucas, 1986). Weyl (1969) había planteado la hipótesis de la existencia de una unión entre las Antillas y la América Central Nuclear durante el Paleoceno, teniendo como soporte evidencias paleovertebradológicas aportadas por Thenius (1964). Lo anterior parece comprobarse con los recientes análisis de la tectónica de la placa Caribe y con base en evidencias geológicas y geofísicas (Figura 4), que traducen la existencia de una probable conexión (arco de islas) entre Norte y Sur América (e. g. Duncan y Hargraves, 1985; Mattson, 1984). Es bien conocido lo inestables, dinámicos y policíclicos que resultan los volcanes en un arco de islas incipiente, lo cual explicaría la conexión e interrupción temporal de los puentes, además de la neotectónica de fallas transcurrentes de límites de placas, característica de la cuenca Caribe.

El vulcanismo Paleoceno, con una sedimentación epiclástica (principalmente turbiditas) y deformación contemporánea, estaba de manifiesto en las Antillas Mayores y la parte meridional de Centro América (Figuras 4 y 10). Sin embargo, el arco de América Central estaba aislado por barreras marinas (Weyl, 1969; Baumgartner *et al.*, 1984; Seyfried y Sprechman, 1985), mientras que las Antillas menores tuvieron un archipiélago volcánicamente denso, que se extendió desde la plataforma de Yucatán hasta el margen norte de Sudamérica (Lucas, 1986).

Eoceno (?) - Oligoceno Inferior: dispersiones erráticas

Schuchert (1935), Simpson (1950, 1965) y más recientemente Marshall (1984) y Wood (1984) argumentan que durante el Oligoceno Inferior (unos 30 m.a. atrás) arribaron nuevas órdenes y familias a Sudamérica, permitiendo la entrada de los primates (nuevos

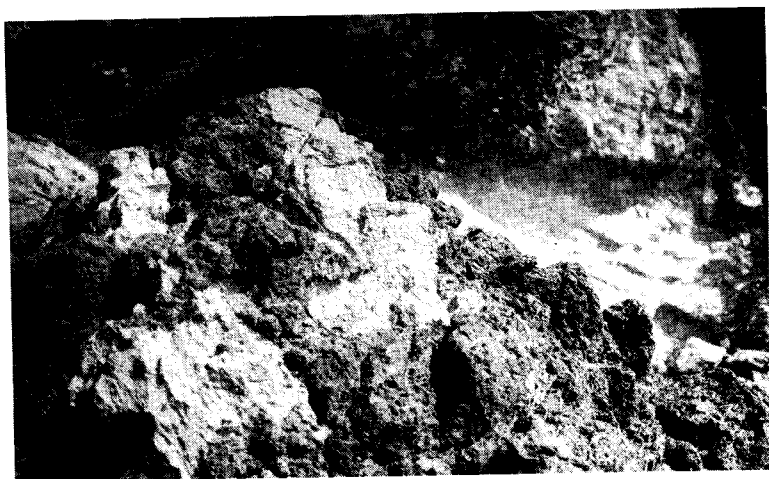


FIGURA 10. Basaltos alcalinos del Paleoceno (roca gris) mezclados y sobreyacidos por calizas decimétricas rosadas (roca color claro) en la región de Quepos, Costa Rica.

platirrininos cuyo representante más antiguo, *Branisella boliviana*, proviene del Deseadano de Bolivia; Hoffstetter, 1971) y de los roedores caviomorfa y ceboidea. Es probable que este acontecimiento sucediera durante el Eoceno Medio o Superior, pero el registro fósil de esa época resulta insuficiente. Al parecer los antecesores de estos inmigrantes podrían provenir de África por transportes pasivos (balsas naturales) a través del Atlántico, en una época en la cual el océano tenía una anchura mucho menor que la actual (Hoffstetter, 1971, 1972) o a través de las ancestrales Antillas por transportes erráticos desde Norteamérica; la presencia del homínido *Rooneyia* en el Oligoceno Temprano (unos 30 m.a. atrás) del oeste de Texas es significativo dentro de este contexto (Ferrusquía-Villafranca, 1977a). Pese a ello, existen otras posibilidades como el modelo del efecto de vicariancia (Hershkovitz, 1977).

Referente a quelonios fósiles, se tiene el hallazgo superficial de tortuga terrestre fósil que se halló en Peralta de Limón. Segura (1944) le asigna una edad Oligocena Superior o Miocena Inferior, describiéndolo y clasificándolo como *Testudo costarricensis*

(Figura 11). Posteriormente, Auffenberg (1971) y Coto y Acuña (1986) lo reclasifican como *Geochelone costarricensis*. Auffenberg (1971) propone que *G. costarricensis* está cercanamente relacionado al subgénero *Indotestudo* y que probablemente fue este grupo el que colonizó Sudamérica, por dispersiones erráticas a través de barreras oceánicas, en algún momento del Oligoceno. Más recientemente, Coto y Pritchard (com. verbal, 1991) reexaminan este interesante espécimen y llegan a la conclusión de que se trata de un nuevo género, posiblemente del Eoceno Tardío, al que denominan *Archiemys costarricensis*. No obstante, al parecer en el sitio en donde apareció esta tortuga no hay rocas de edad Eocena (e.g. Fernández, 1987), por lo cual se requiere de verificar su edad.

La aparición del género *Geochelone* en rocas del Oligoceno de Sudamérica, proveniente de Norteamérica y de Centroamérica por dispersión errática (Auffenberg, 1971) y del género *Bufo* en Norteamérica durante el Oligoceno Medio a Tardío procedente de Sudamérica (Mattson, 1984, Vanzolini y Heyer, 1985, ambos en Briggs, 1987), son ejemplos adicionales de los pobres y causales intercambios durante este período.

Pese a ello, existen otras posibilidades para el arribo de otras especies contemporáneas, como podría ser la existencia del levantamiento de un puente discontinuo entre Sudamérica y África (e.g. promontorios de Céara/Medio-Atlántico/Sierra Leona) durante

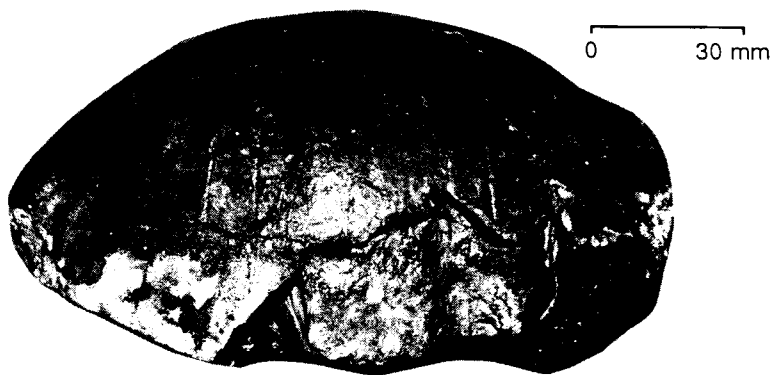


FIGURA 11. Tortuga fósil (*Archiemys costarricensis*) terrestre de edad presumiblemente Eocena Tardía.

el Eoceno/Oligoceno, que estaría apoyado por la presencia de marsupiales de edad Eocena en África (véase Rage, 1988).

En fin, desde el Oligoceno hasta el Mioceno inclusive, la fauna y la flora sudamericana alcanzaron un "equilibrio" único, presentándose este conjunto como una isla biogeográfica pura por espacio de 20 m.a.

Durante el Terciario Medio, Weyl (1969) comenta que el norte de Centroamérica permaneció como tierra firme. La parte meridional centroamericana presenta una serie de islas volcánicas, separadas por barreras marinas, la mayor de ellas la depresión de Nicaragua. Los estudios sedimentológicos (Baumgartner *et al.*, 1984; Seyfried y Sprechman, 1985; Botazzi *et al.*, 1990, entre otros), indican que durante el Eoceno Medio-Superior la región fue afectada por un tectonismo compresivo, lo cual provoca el levantamiento de las porciones marginales de las cuencas y de altos estructurales. El fuerte aporte volcánico se redujo y se pudieron depositar temporalmente secuencias de sedimentos silíceos o se establecieron plataformas carbonatadas de macroforaminíferos y algas de ambiente nerítico e incluso dulceacuícola, al pie de un archipiélago andesítico. Además agregan que durante el Oligoceno las zonas de Nicoya, Quepos e islas volcánicas activas, estaban en gran parte emergidas, pero queda claramente establecido que el arco era discontinuo con una sedimentación de rocas clásticas y calcáreas de mar somero. La drástica caída del nivel del mar del Oligoceno Superior origina una discordancia regional (Figura 12).

Los estudios paleomagnéticos, aunque contradictorios, indican por su parte que Centroamérica tenía una posición distante de la América del Norte y del Sur, por lo cual no era factible un intercambio entre ellas a través de esta ruta (Figura 5). Schuchert (1935) y Lucas y Alvarado (en prensa b) con base en las evidencias fósiles (e.g. caviomorfos) concluye que hubo migraciones de fauna y flora hacia las Antillas Mayores desde el Eoceno procedentes de América Septentrional.

Con respecto a Cuba, Iturralde-Vinent (1989) confirma lo anterior al decir que aunque es usual afirmar que el origen de Cuba se remonta por lo menos al Mesozoico, esto no implica de ninguna manera que la isla ya existiera como tal desde ese entonces. Por el contrario, es posible precisar que, con toda probabilidad, ningún ecosistema o biotopo terrestre, entre los límites del territorio actual



FIGURA 12. A) Conglomerados del Eoceno constituidos por bloques andesíticos procedentes del vulcanismo de Arco de Islas (Punta Descartes, Costa Rica). El bloque mayor es de 50cm de diámetro.

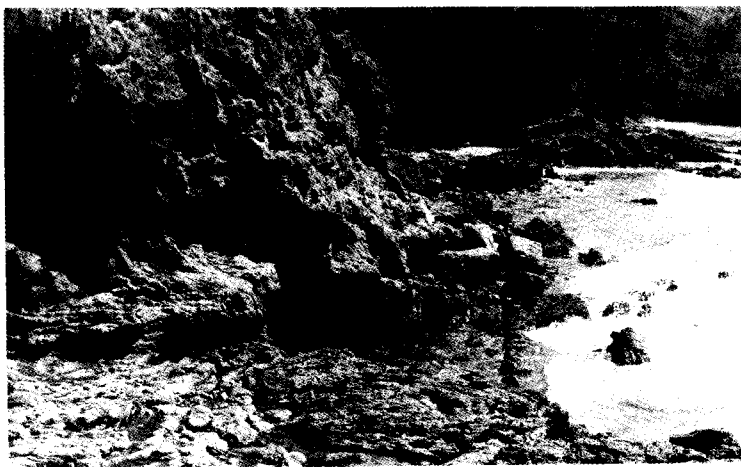


FIGURA 12. B) Calizas silíceas de Quepos del Paleoceno Superior-Eoceno Inferior, cerca de Playa Macha, Quepos, Costa Rica.

de Cuba es anterior al Eoceno Superior (cerca de 40 m.a. antes del presente). Cuba ocupa probablemente su posición actual con respecto a las Bahamas desde esa época. Las rocas sedimentarias del Eoceno Superior y más jóvenes conforman un manto neo-autóctono, que se prolonga sin interrupción desde el área de la plataforma de Bahamas hasta todo el territorio cubano, cubriendo con una marcada discordancia angular las rocas del substrato pre-Eoceno Superior. En efecto, en el Eoceno terminal el sistema fosa-arco de las Antillas Mayores cesa al colisionar con la plataforma de Florida-Bahamas (Coney, 1982, Donnelly, 1989).

Contrariamente, las rocas de la cobertura neo-autóctona cubana están muy poco deformadas, indicando que no han sufrido fuerte tectonismo desde el Eoceno Tardío. Esto demuestra, según lo expone Iturralde-Vinent (1989), que dicho territorio existe como una unidad geomorfológica desde el Eoceno Superior, ocupando la misma posición que en la actualidad.

Durante el Oligoceno (33,4 a 23,3 m.a. atrás) se presentan en Cuba secuencias terrígenas-carbonáticas de aguas profundas (< 200 m) hasta neríticas (> 200 m). El Eoceno-Oligoceno estuvo

marcado por una regresión marina parcial y por la emersión y erosión de masas terrestres, que aportaban los sedimentos terrígenos a las cuencas adyacentes. Así el contacto Eoceno-Oligoceno es normalmente concordante y solamente es discordante en las áreas marginales (Iturralde-Vinent, 1972).

Resulta interesante que al comparar las posibles localidades cubanas con mayores posibilidades de haber estado emergidas desde el Eoceno Superior al reciente (últimos 40 m.a.) con la fitogeografía de las especies endémicas cubanas, muchas coinciden con estos bloques hórsticos, siendo esto una prueba sólida, a criterio de Iturralde-Vinent (1989), de que se trata de biotopos antiguos, post-Eoceno Superior, que aún persisten (Figura 13).

Al parecer, una conclusión similar puede establecerse para el actual territorio costarricense. Con probabilidad los biotopos terrestres que pudieron haberse establecido previo al Eoceno Superior, sufrieron sumersión en diferentes épocas, dejando sin sustentación toda vida terrestre que pudiera haberlos habitado.

Mioceno: viejos saltadores de islas

Durante el Oligoceno Superior al Mioceno Inferior se dio el paso definitivo de mares carbonatados a mares siliciclásticos con un fuerte desarrollo de sistemas estuarinos, deltaicos y de barras arenosas costeras en el Mioceno Inferior/Medio, controlados por tectónica y por el aporte terrígeno. La continua subsidencia y los sedimentos de plataforma cubren a los depósitos costeros (Calvo, 1987; Botazzi *et al.*, 1990).

El Mioceno de Centroamérica Meridional (lapso entre 23 y 5 m.a.), estaba caracterizado por un fuerte magmatismo que aportaba sedimentos a las cuencas someras y subsidentes, en las cuales se desarrollaban barras carbonatadas. Las zonas emergidas de Nicoya y de Quepos, volcánicamente inactivas, aportaban igualmente sedimentos (Mora, 1979; Rivier, 1979; Tournon, 1984). En las formaciones del Mioceno Medio-Superior de Costa Rica se evidencia un paso de ambiente marino somero sublitoral a litoral y por último continental, sellado por el profuso vulcanismo del Mioceno Superior-Plioceno (Kussmaul *et al.*, 1991 y Alvarado *et al.*, 1993) (Figuras 14, 15, 16 y 17).

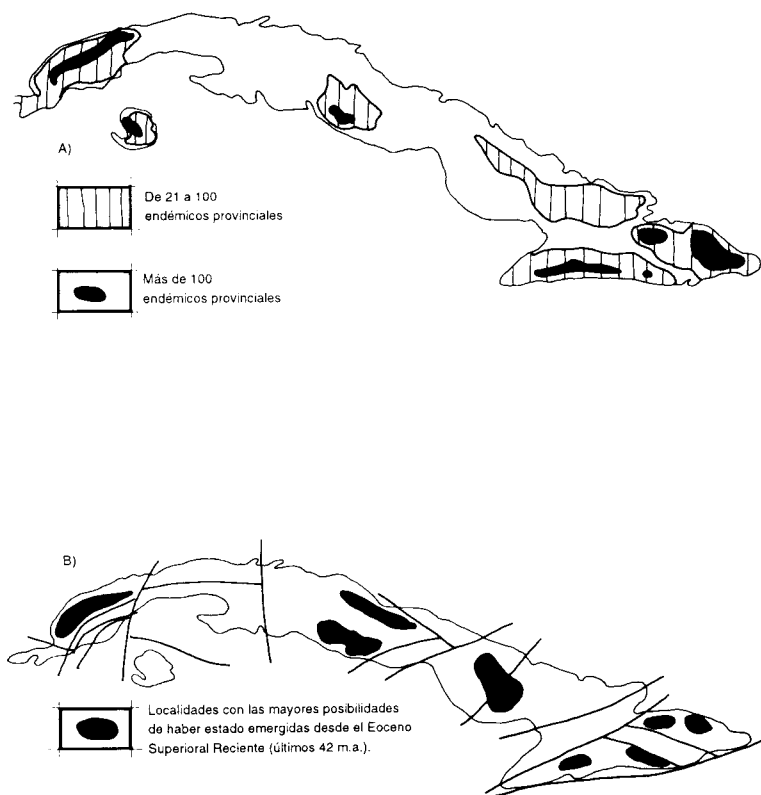


FIGURA 13. A) Fitogeografía de las especies endémicas de Cuba (según Samek, 1973, en Iturralde-Vinent, 1989) y B) Esquema tectónico de la plataforma moderna cubana (Iturralde-Vinent, 1989).

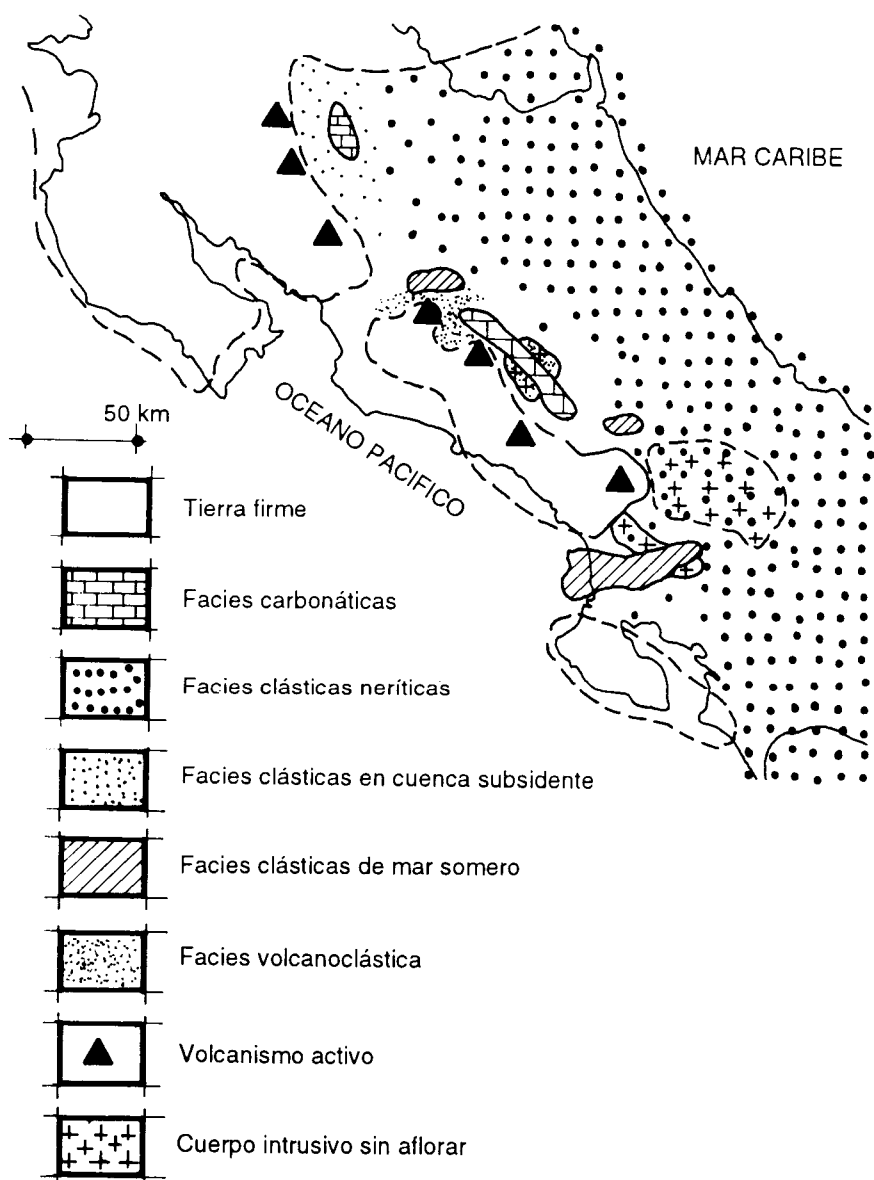


Figura 14. La situación paleogeográfica de la región de Costa Rica a la base del Mioceno Medio: el istmo empieza a formarse. Basado en Fischer (1980) con modificaciones del autor con base en dataciones radiométricas (Alvarado et al., 1993) y en datos de campo inéditos.

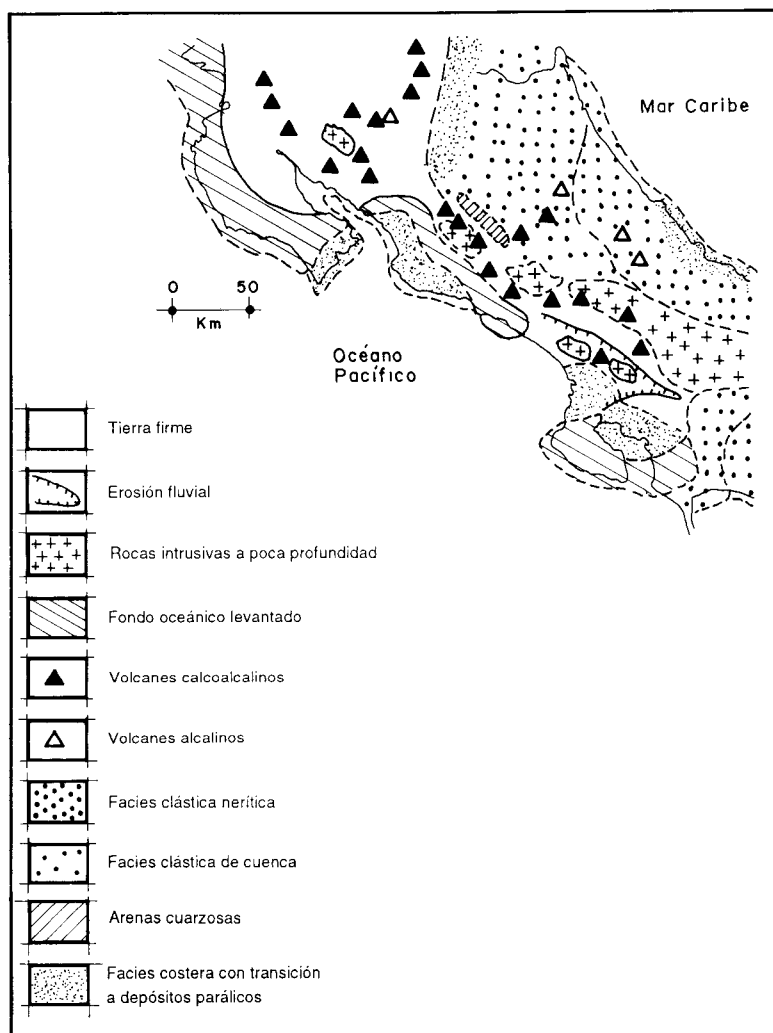


FIGURA 15. La situación paleogeográfica de la región de Costa Rica en el Mioceno Superior. La figura presenta la paleogeografía del istmo y de los mares adyacentes. Basado en Fischer (1980) con modificaciones del autor basadas en dataciones radiométricas (Alvarado *et al.*, 1993) y en datos de campo inéditos.



FIGURA 16. Dos diferentes unidades sedimentarias de plataforma oceánica externa con ambiente batial del Mioceno Superior, separadas por una discordancia angular, entre la cual hay conglomerados de cantos volcánicos, testigos de la fuerte tectónica y vulcanismo del Mioceno Superior. Catarata entre Hone Creek y Bribri, Baja Talamanca (Costa Rica).

Se inicia la formación de cinturones de empuje/corrimiento debido a la rotación del bloque de Panamá con la placa Sudamericana y una caída del nivel del mar conduce a la emersión de cuencas (e.g. Cuenca de Limón) y provoca la progradación de facies deltaicas sobre la plataforma (Mora, 1979; Fischer, 1981, 1983; Botazzi *et al.*, 1990).

En esta época, las evidencias bioestratigráficas de los continentes del Norte y del Sur, indican que los intercambios bióticos fueron poco significativos o indocumentados. Al parecer las faunas de moluscos marinos del Pacífico y del Caribe eran prácticamente iguales, apoyando la existencia de barreras marinas importantes entre ambas zonas para la vida terrestre (Woodring, 1966). Sin embargo, sí pudieron haberse realizado intercambios de fauna y flora entre las tierras emergidas de América Central y las Antillas (Schuchert, 1935; Iturralde-Vinent, 1989).

Para el Mioceno Medio-Superior gran parte del actual Istmo Centroamericano austral estaba formado. Existieron para esta



FIGURA 17. "Galleta de mar", fósil del Mioceno Medio, un tipo de erizo de mar afín a los actuales de su tipo, en los sedimentos estuarinos de Punta Judas (Puntarenas). Una moneda de $\phi 5$ sirve de escala

época islas extensas, separadas por canales marinos estrechos, uno al norte a través de la depresión de Nicaragua, otro por la parte central de Costa Rica y el tercero al noreste de Colombia en los actuales valles del río Atrato y San Juan (Woodring, 1978).

El estudio de Whitmore y Stewart (1965), deja entrever que la fauna de la Formación Cucaracha en Panamá, del Mioceno, incluye -entre otros cordados- a una fauna de ungulados norteamericanos (cinco géneros) sin ninguna mezcla de elementos australes. Entre los macrofósiles de la fauna descrita en Panamá, asociada a la Formación Cucaracha, abunda follaje de la leguminosa *Schwartzia* y de varias de las plantas descritas por Berry (1914, 1918, 1942), con alta frecuencia de plastrones y coprolitos de cocodrilos (Whitmore y Stewart, 1965) (Figura 18). Los équidos *Anchitherium* y *Archaeohippus* son herbívoros de amplia distribución; el rinoceronte, *Diceratherium*, es norteño como el resto de la fauna, e. g. *Merychochoerus* (primer oreodóntido-extra-norteamericano). El protecerátido es un solenodóntido de mediano tamaño, conocido también en las praderas centrales y de las planicies en los Estados Unidos. Otros excelentes hallazgos se encontraron en la fauna Miocena de Gracias, Honduras y en la fauna de Corinto, El Salvador, por Webb y Perrigo (1984) (Figura 19).

Todo lo anterior impone, a criterio de Whitmore y Stewart (1965) y de Hoffstetter (1971), un puente (por lo menos temporal) entre Panamá y América del Norte (es decir, Centroamérica fue una península de Norteamérica) y al mismo tiempo, indica la existencia de una barrera oceánica más al este en correspondencia a lo que Olson llamó el "geosinclinal de Bolívar", o sea una zona oceánica subsidente situada en la parte occidental de Colombia y Ecuador, precisamente entre los actuales golfos de Atrato y del Guayas. Por otro lado, los estudios paleogeográficos en Costa Rica sugieren que varias vías marinas persistían durante el Mioceno (Fischer, 1981, 1983). Por ello, no hay que imaginarse un puente en el sentido estricto, sino islas volcánicas moderadamente continuas, separadas por estrechas y someras vías marítimas (Figura 4).

Sin embargo, los recientes estudios geológicos sobre los Andes colombianos occidentales y parte del basamento continental del oriente colombiano están enfocados en la noción de



FIGURA 18. Reconstrucción de una escena del Mioceno con base en la fauna de Cucaracha (Panamá). A mano izquierda un tipo de caballo enano (*Anchitherium*), en la parte inferior una tortuga y cerca de ella, al centro, un *Merychochoerus*. Al fondo, parcialmente introducido en la laguna pantanosa, un tipo de cocodrilo del Mioceno y cerca de él, un tipo de rinoceronte *Diceratherium*; en la parte inferior derecha, un *protocerárido artiodáctilo* (*Paratoceras*). La restauración de esta escena fue realizada por el autor con base en los dibujos de los vertebrados fósiles de Halstead (1978) y Rich y Rich (1983).



FIGURA 19. Reconstrucción de una escena del Mioceno Tardío en América Central, mejor representada en la fauna de Gracias (Honduras) (Webb y Ferrigo, 1984). En el sector izquierdo, un mastodonte *Rynchotherium blickycynoides*; en la parte inferior-central un *Procamelus cf. grandis* y, cerca de él, un *Osteoborus*; mano derecha un tipo de rinoceronte *Teleoceras cf. fossiger* (el hallazgo más austral de un *Rhinocerotidae* en el Nuevo Mundo) y al fondo un *Plihippus hondurensis*. La restauración de los fósiles está basada en los dibujos de Rich y Rich (1983).

terrenos alóctonos. Esto permite suponer que la esquina noroeste de Sudamérica está compuesta por un mosaico de terrenos que se han acrecionado al Escudo de Guayana en diversos periodos geológicos y, por ende, habrá que revisar los modelos paleogeográficos previos, incluyendo la cuenca de Bolívar, la cual podría tener una geometría e historia mucho más compleja (Toussaint y Restrepo, 1991; Toussaint, com. verb. 1991).

Pese a ello, esto no era un serio problema para la fauna y la flora, que buscaban mejores lares. Es bien conocido que la mayoría de los ungulados son buenos nadadores. Un caso interesante, relatado por Simpson (1983), es el de ciertos proboscídeos del Pleistoceno, relativamente pequeños y ahora extintos. Estos se han hallado en islas del archipiélago Malayo (en Indonesia), islas que no estuvieron en aquella época conectadas a Asia. Aquellas criaturas, un tanto voluminosas, cruzaron a nado los angostos brazos de mar que separaban las islas. Existen otros ejemplos de cómo los mastodontes y los elefantes pueden nadar grandes distancias (Johnson, 1978).

Previo al Mioceno Medio (unos 16 m.a. atrás), existía en el extremo noroeste de Sudamérica un océano abierto, profundo y oxigenado, que permitía el libre intercambio de aguas entre el Caribe y el Pacífico. Durante el Mioceno Medio Temprano (de 16,1 a 15,1 m.a. atrás) un marcado hiato y un cambio en la circulación de las aguas de fondo y sedimentación ocurre debido a las perturbaciones tectónicas que señalan el inicio del levantamiento del istmo de Panamá (Duque-Caro, 1990). Seguidamente y basándose en interpretaciones paleobatimétricas, las cuencas de Atrato y Chucunaque (en el extremo noroeste de Sudamérica) desarrollaban una paulatina emersión (unos 1000 m o menos de profundidad) inmediatamente después de las perturbaciones tectónicas del Mioceno Medio de (12,0 a 11,8 m.a.) y con ello la conexión de aguas profundas e intermedias del istmo se vieron cerradas (McDougall, 1985; Duque-Caro, 1990).

Todo este panorama paleogeográfico incluye, además, la parcial emersión de unas masas de islas: la Serranía de San Blas-Darién, entre América Central Nuclear y el extremo noroeste de Sudamérica (Duque-Caro, 1990).

Este hecho encaja con las pruebas que los mamíferos terrestres aportan, según las cuales, las dispersiones erráticas se

iniciaron nuevamente en el Mioceno Superior-Plioceno Inferior (entre 9,5 y 2,4 m.a.), a través de islas intermedias, con grupos norteamericanos tales como Procyonidae y luego Mustelidae, Cricetidae y Tayassuidae. Por esa misma época, la presencia de mamíferos terrestres de origen sudamericano (Megalonychidae, una familia de perezosos y Mylonidae) se descubren en el registro fósil de Norteamérica (Patterson y Pascual, 1968, en Hoffstetter, 1971; Webb, 1976; Marshall *et al.*, 1979; Simpson, 1983). Es así como existió una expansión en dos sentidos, pero en una escala tan limitada que bien podría considerarse como una dispersión a saltos, sin mediar verdaderas conexiones terrestres. En este caso, es especialmente probable, ya que los animales de los grupos involucrados gozaban de particular aptitud para saltar esos vacíos. La mayoría de los carnívoros prociónidos (los mapaches) son parcialmente arborícolas, al igual que muchos de los megaloníquidos. Los árboles que flotan mar adentro, transportando animales constituyen un medio demostrado de dispersión errática (Simpson, 1983).

La presencia del pez godeido *Tapatia* en el Plioceno de Jalisco (México), procedente de Sudamérica, está en concordancia con esta migración incipiente (Alvarez del Villar, 1977). Igualmente, el registro paleobotánico revela una migración incipiente de plantas miocénicas que no se extendieron de manera sustancial en Sudamérica hasta el Plioceno (Graham, 1978) (Figura 20).

La presencia del cocodrilo *Charactosuchus* en el Mioceno de ambas Américas y la de colubroides en el Mioceno Tardío de Sudamérica son evidencias fragmentarias de tímidos intercambios (Estes y Baez, 1985). De igual modo, el arco de islas, aunque mejor definido, probablemente, aún era segmentado por canales marinos interoceánicos.

Entre los inmigrantes más importantes en América, se tienen los proboscídeos (mastodontes, estegodontes, gonfoterios y elefantes) que realizaron amplias migraciones durante el Neógeno en una gran extensión de Eurasia; siguiendo la ruta del puente terrestre entre Siberia y Alaska, llegaron a Norteamérica cerca del Mioceno Superior y de ahí pasaron a Centroamérica y Sudamérica (Thenius, 1969; S.N., 1983). Al respecto, Nicaragua (cerro Las Lapas, Formación Coyol del Mioceno Medio) constituye el límite

más austral de los antiguos gonfotéridos de América (Laurito, 1988).

En el Mioceno Superior (de 7,0 a 6,3 m.a.) la circulación de las aguas entre los océanos Atlántico y Pacífico fue restablecida temporalmente, situación que cambió luego de este lapso. Efectivamente durante el período del Mioceno Tardío al Plioceno (de 6,0 a 3,1 m.a.) en el extremo noroeste de Sudamérica, el océano incluía faunas de foraminíferos bentónicos “definidos” para el área pacífica y caribeña y las cuencas de Chucunaque y Atrato poseían aguas someras (Duque-Caro, 1990).

La ocurrencia de ictiofauna (tiburones) en el Mioceno define la Provincia faunal Caribeña del Terciario a través de la conexión interoceánica entre el Pacífico y el Caribe cuyos límites, para estos vertebrados, se extienden desde la parte central del Golfo de México y el sureste de los Estados Unidos hasta parte de Ecuador, Colombia y Venezuela y la costa actual del Brasil (Gillette, 1984).

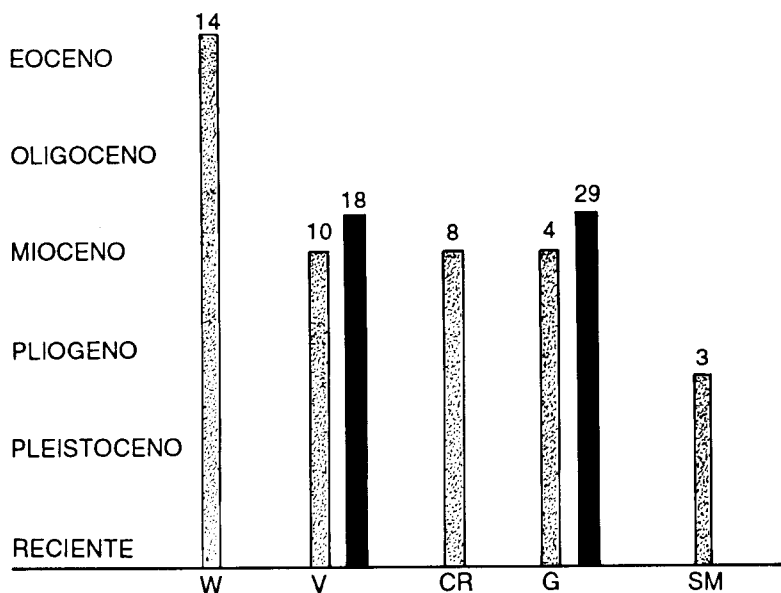


FIGURA 20. Géneros Cenozoicos en las floras fósiles de W-Wilcox E.U.A.; V-Paraje Solo de Veracruz, México; CR-Costa Rica; G-Gatún de Panamá; SM- Santa Marta, Colombia. Las barras negras indican géneros sudamericanos, las punteadas elementos del norte (Según Gómez, 1986).

La distribución de los peces dulceacuícolas cíclidos y carácidos, sugiere que se introdujeron en Mesoamérica probablemente durante el Mioceno Tardío, procedentes de la cuenca amazónica en un momento en el cual las barreras marítimas eran estrechas y someras. La ictiofauna secundaria así, era capaz de tolerar, aún cuando fuese por lapsos más o menos cortos, la salinidad de los esteros, lagunas costeras y aún trechos reducidos de aguas oceánicas (Alvarez de Villar, 1978). De hecho es probable que al inicio de los periodos inter-glaciares la salinidad en las regiones estuarinas disminuyera y que el área de influencia aumentara. Otro modo de migración de una cuenca a otra podría generarse, en forma excepcional pero posible, por medio de aves que tenían por dieta estos vertebrados (transporte de los huevos) y a través del proceso geomorfológico de la captura de ríos (véase además el tema de El Filtro Ecológico sobre la fauna en el capítulo 2).

Plio-Pleistoceno: nuevos saltadores de islas e inmigrantes terrestres

En el Plioceno tuvo lugar un acelerado levantamiento de las cordilleras de Costa Rica y de Panamá. Esto trajo consigo que las faunas tropicales de invertebrados marinos (principalmente moluscos y microforaminíferos) de la vertiente pacífica y del lado Caribe, disminuyeran sus semejanzas y se presentara, por ejemplo, un paralelismo de algunas especies de moluscos y un empobrecimiento de las mismas, lo que dio como resultado:

- a.- Una provincialización de las faunas marinas en **caribeñas (caribphiles o caribofilas)** y en **pacífilas (panamaicos o paciphiles)** (Kraus, 1964; Woodring, 1966; Aguilar, 1987, 1990) y,
- b.- El establecimiento de regímenes climáticos con dominio Atlántico y Pacífico (Gómez, 1986). Sin embargo, existen gran cantidad de especies gemelas en ambas provincias (Aguilar, 1990).

Igualmente, resulta interesante el hecho de que las comunidades de corales hermatípicos a ambos lados de

Centroamérica son sorprendentemente diferentes. Solo hay dos o quizás tres géneros de corales en común entre el Pacífico Este y el Caribe: *Porites*, *Milleporay* quizás *Acropora*; sin embargo, ninguna especie en común (Cortés, 1986). Este hecho posiblemente es consecuencia de la eliminación completa de las comunidades coralinas del Pacífico Este en el Pleistoceno, debido a los cambios en la temperatura y en el nivel del mar, y el subsiguiente transporte transoceánico de plánulas de corales desde el Indo-Pacífico Oeste (Dana, 1975; Cortés, 1986). Tan solo como dato de singular valor histórico, A. E. Verril en 1866 y contemporáneamente Belt comentan respectivamente que los géneros y especies de corales y la de moluscos son notablemente distintas en ambas costas del Istmo, lo cual se podría explicar por una submergencia del mismo desde el Plioceno (Hill, 1898:267).

En la parte media del Plioceno Superior, se incrementó el intercambio faunístico entre el continente nórdico y el austral, con la formación del Istmo de Panamá y el desecamiento del angosto canal marino formado por la(s) cuenca(s) de Bolívar (entre Panamá y el extremo noroeste de Sudamérica), así como el cierre concomitante definitivo del intercambio de aguas entre el Atlántico y el Pacífico, hace aproximadamente 3 m.a. (Patterson y Pascual, 1972, en Kurtén y Anderson, 1980; Marshall *et al.*, 1979, en Rich y Rich, 1983). Keigwin (1978, en Jones, 1984) estableció que el cierre del intercambio de las aguas se dio hace entre 3,6 y 3,1 m.a. en cercana coincidencia con la primera acumulación de casquetes en el hemisferio norte. Duque-Caro (1990) concuerda en ubicar este hecho en un lapso entre 3,7 y 3,1 m.a.

Durante el Plioceno Inferior gran parte del territorio de Costa Rica y Panamá, estaba emergido en forma de islas y volcanes-islas que, debido a su rápido ascenso, eran erosionadas, depositándose espesos bancos de sedimentos continentales (Figuras 21 y 22). En el Plioceno Superior los levantamientos y el vulcanismo sellan los canales interoceánicos. Se forman cuencas intermontanas y cuencas marinas someras en las zonas deprimidas, en donde se da una sedimentación de bahías y de deltas y, finalmente, muchas de estas cuencas son colmatadas por la progradación de abanicos aluviales (Kesel, 1983; River, 1985; Botazzi *et al.*, 1990; Astorga *et al.*, 1991).

Ejemplos de fuertes levantamientos, aún activos, se encuentran con base en evidencias geodésicas (Miyamura, 1975) o geomorfológicas y sedimentológicas, en la península de Nicoya (Fischer, 1980; Aguilar y Fischer, 1986), en el litoral pacífico central (Battistini y Bergoeing, 1982), en la zona sur (Madrigal, 1978) y en el sector Caribe (Rivier, 1985; Gómez, 1986), entre otros. El más evidente y patético ejemplo fue el levantamiento de parte del litoral caribeño costarricense a raíz del terremoto de Limón del 22 de abril de 1991 ($M_s=7,5$) del orden de 0,5 a 1,8 m (Denyer, com. verb., 1991).

Así se tiene que, la primera ocurrencia en Norteamérica de un taxón de origen sudamericano, está temporalmente distribuida en cuatro grupos bastante bien definidos, evidenciando que éstos se realizaron en varias olas en ambos sentidos (Webb, 1976; Kurtén y Anderson, 1980; Marshall *et al.*, 1979; Marshall, 1984):

1. **Pre-Blancano** (8 m.a.): aparición de *Mylodontidae* y *Megalonychidae*.
2. Transición entre el **Blancano Temprano** y el **Blancano Tardío** (3,0 a 2,5 m.a.): aparición de *Didelphis*, *Coendu*, *Glyptotherium*, *Kragleevichia*, *Dasypus*, *Glossotherium* y *Nechoerus*. La identificación genética con formas sudamericanas sugiere que la difusión fue rápida y ocurrió un poco después de su arribo.
3. Transición entre **Blancano-Irvingtoniano** (2,0 a 1,8 m.a.): aparición de *Hidrochoerus*, *Eremotherium*, *Nothrotheriops*, *Pampatherium* y *Didelphis*. Estos taxones pueden ser inmigrantes tardíos del grupo 2 u otras formas que ingresaron a Norteamérica Tropical al mismo tiempo, pero extendiendo su ámbito solamente más tarde, en coincidencia con la máxima glaciación del Plioceno Tardío. Un evento dispersivo ocurrió hace alrededor de 1,4 m.a. en correspondencia con la máxima glaciación Pleistocena. El *Erethizon*, un tipo de puerco espín descendiente probable de *Coendou*, aparece hace alrededor de 0,7 m.a.



(FIGURA 21. Moladas de Costa Rica: sedimentos fluvio-marinos (conglomerados) del Mioceno Superior (Bribri, Baja Talamanca).

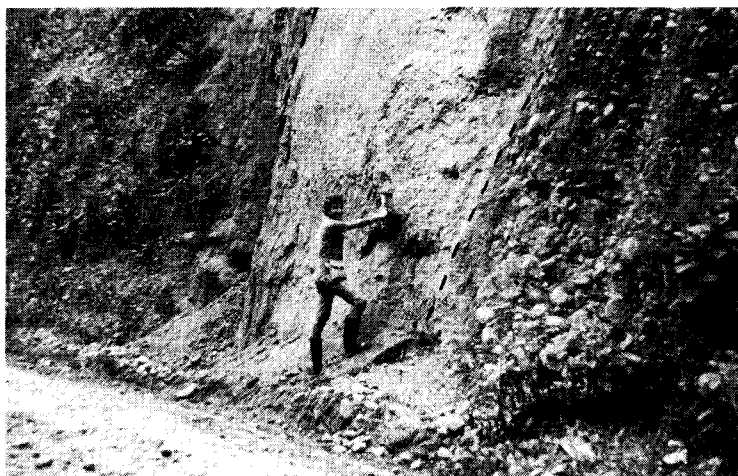


FIGURA 22. Moladas de Costa Rica: conglomerados fluviales tectónicamente baculados del Plio-pleistoceno (Formación Suretka, Baja Talamanca).

4. **Rancholabreano** (0,4 m.a. y más tarde): aparece *Nechoerus*, *Blastocerus* y *Palaeolama*, con una distribución oriental. El grupo incluye también *Conepatus*, que aparece tardíamente en Norteamérica, en el Irvingtoniano; el género estuvo presente en Sudamérica desde el Chapadmalalano. Durante el Pleistoceno, los mamíferos antillanos muestran una afinidad cercana con Sudamérica (Ferrusquía-Villafranca, 1978 b).

CAPITULO 2

EL FILTRO BIOGEOGRAFICO DE MESOAMERICA

INTRODUCCION

El concepto de *filtro biológico* fue tratado por Simpson (1965, 1983) y desde ese entonces muchos trabajos se han realizado en diferentes regiones del mundo al respecto, para lo cual se remite al lector a Gómez (1986) y a Briggs (1987), así como a sus prolifas referencias bibliográficas. Por ahora nos referimos brevemente al caso de Mesoamérica y a los filtros biológicos dados a través del puente natural interamericano, producto de la enorme variedad vertical y lateral de tipo climática y topográfica.

EL FILTRO ECOLOGICO SOBRE LA FAUNA

Antes de empezar a desarrollar este tema, debemos de ubicarnos dentro de las grandes regiones naturales de América.

De las regiones zoográficas actuales del globo, Norteamérica corresponde a la región Neártica, mientras que Sudamérica, Centroamérica, las Antillas y parte de México, definen a la región Neotropical (Figura 2). Dentro de las unidades naturales de Latinoamérica, el área de Guanacaste es frontera entre la “**Región Centroamericana**” y la “**Región Pacífica**” (que incluye la parte norte de Sudamérica); sin embargo, esta última región se extiende hacia el norte por la costa caribeña hasta Yucatán (Il Mondo degli Animali, 1968: 22 y 23); (Figura 23).

Antes del cierre del istmo, América del Sur tenía 32 familias de mamíferos y América del Norte 27; salvo unas pocas excepciones, no tenían ninguna familia en común. Por el contrario,

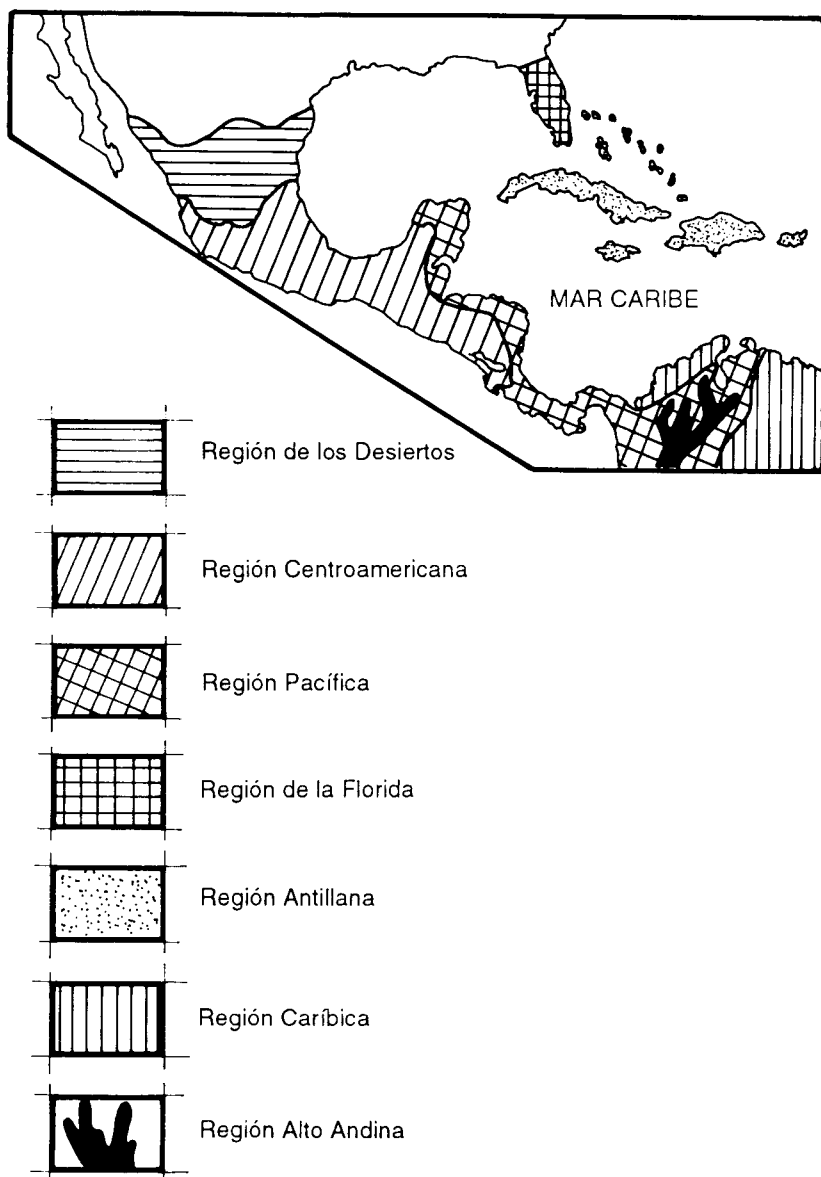


FIGURA 23. *Grandes unidades naturales de Mesoamérica.* Basado en **Il Mondo degli Animali** (1968)).

inmediatamente después del cierre, Sudamérica tenía 39 familias y en la actualidad su número es de 35 (Marschall *et al.*, 1982). Al mismo tiempo, Centroamérica (América del Norte Tropical), poseía unas 15 familias de mamíferos terrestres de origen sudamericano, de las cuales, salvo cinco, sobreviven todavía en comunidades que poseen un número similar de miembros más antiguos de origen norteamericano. De las familias originalmente sudamericanas, siete se expandieron por la parte no tropical de Norteamérica, y solo tres de ellas todavía medran en esa región con una única especie cada una: la zarigüeya *Didelphis marsupialis*, el puerco espín *Coendou mexicanum* y el armadillo *Dasypus novemcinctus* (Simpson, 1940, 1983).

El establecimiento del istmo facilitó una amplia mezcla de ambas faunas continentales por la zona no tropical de Norteamérica y por casi toda Sudamérica, aunque dicha mezcla fue menos extensa en la primera. Se había abierto la ruta geográfica, el sendero ecológico y especialmente el climático. Sin embargo, estos eran selectivos, puesto que algunos mamíferos nunca sobrepasaron sus límites más australes o bien sus límites más nórdicos. La región se denominó **Zona de Filtración** y sus fronteras se extendieron desde el sur de México hasta el norte de Colombia (Simpson, 1965, 1983; Reshetov, 1982). Nuestra América del Norte Tropical (o Centroamérica) ejerció un efecto filtrante que culminó, aproximadamente, cuando las tierras bajas tropicales se pusieron en contacto con las regiones templadas de México. Ningún ungulado o primate nativo de Sudamérica, y muy pocos marsupiales, roedores y desdentados, pudieron atravesar la zona de filtro en su avance hacia Norteamérica. Así, por ejemplo, en gran aprieto se encuentra la ecología cuando ha de justificar por qué los caballos se difundieron desde el norte hacia el sur de América pero no los bisontes y los berrendos, ungulados herbívoros como los caballos (Simpson, 1983) (Figuras 24 y 25).

No obstante existen reportes aislados de la presencia de bóvidos en Sudamérica: el *Colombibos atactodentus* en Colombia (Hernández y Porta, 1960) y el *Platatherium* en Argentina (Hoffstetter, 1971). Aunque a priori la presencia de bóvidos en el Pleistoceno sudamericano parece muy improbable, dado que cuando se implantan en una comarca, suelen vivir en rebaños

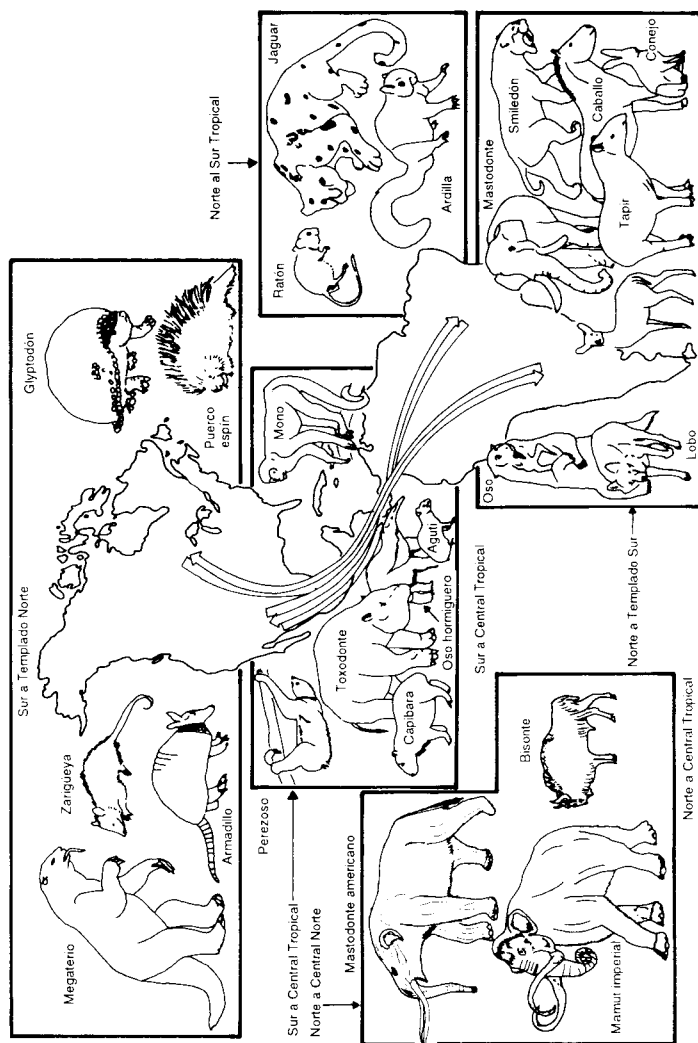


FIGURA 24. Representación del intercambio terrestre que ocurrió en el Pleistoceno entre Norte y Sudamérica (modificado de Halstead, 1978 por Rich y Rich, 1983 y por el autor).

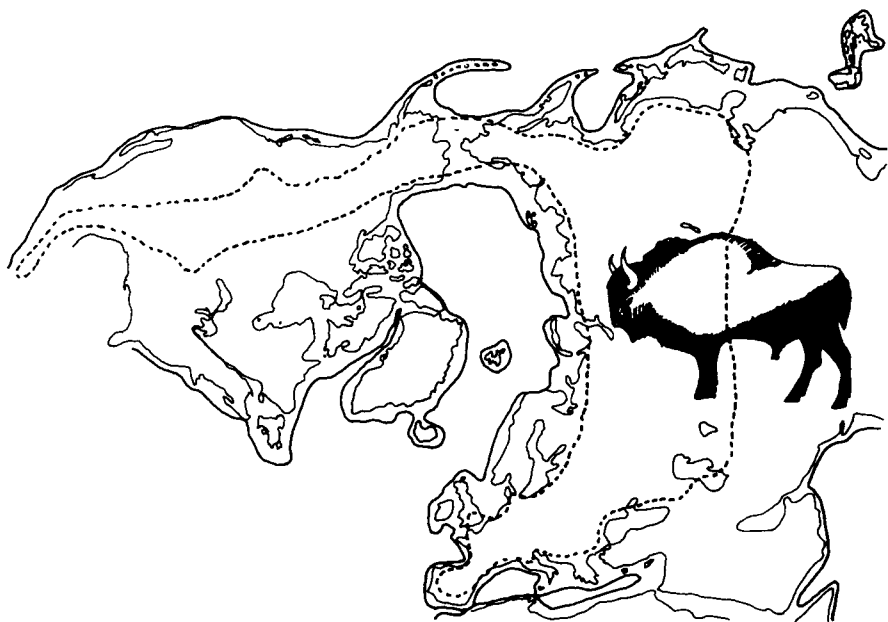


FIGURA 25. El gran cinturón de máxima abundancia del bisonte en Eurasia y en Norteamérica y máxima distribución geográfica en Mesoamérica durante el Cuaternario (Según Guthrie, 1990, con modificaciones del autor).

numerosos, lo que no concuerda con hallazgos aislados y escasísimos restos, a criterio de Hoffstatter debemos de aceptar su presencia.

A criterio de Espinoza, (1976) la presencia de bisontes en Nicaragua sugiere la existencia pasada de praderas en esa región. Sin embargo, es probable que en ese tiempo los bisontes vivieran también en los bosques (al igual que el bisonte europeo, *Bison bonasus*, en nuestros tiempos) y que al irse restringiendo su área de dispersión, acabase estableciéndose definitivamente en las praderas (Figura 25). En la actualidad, los bóvidos, en su estado natural, solo se encuentran en Norteamérica (excluyendo a México) y es el bisonte americano, *Bison bison*, el mayor de todos los mamíferos terrestres existentes en América (Il Mondo degli Animali, 1968: 51, 172, 174 y 175).

El mastodonte de San Pedro Sula, Honduras, clasificado como un *Mammut americanum* (primer hallazgo de esta especie de



A)



B)

Figura 26. Molar derecho M3 del mastodonte de San Pedro Sula (*Mammuth americanum*), Lucas y Alvarado (1991a). A) Vista oclusal y B) vista lateral.

mastodonte en Centroamérica) por Lucas y Alvarado (1991a), extendiéndose considerablemente (unos 1500 km) el límite de distribución geográfica previamente conocido (e. g. Ferrusquía-Villafranca, 1978a), indicando una extensión de las condiciones boscosas norteamericanas durante el Pleistoceno. De hecho, aún hoy día se mantiene la influencia nórdica (véase Gómez, 1986) (Figuras 26, 27, 28 y 29).

El *Mammuthus* (Laurito, 1988) hallado en Mata de Limón (Costa Rica) posee igualmente la distribución más austral comprobada de este género, abundante por el contrario, en Norteamérica (Alvarado, 1986).

Al respecto, Falconer (1863, en Laurito, 1988) informa que M. Lartet registró un molar fragmentado de elefante procedente de Cayena en la Guayana Francesa, el cual fue llevado al Museo Marsella, Francia. Luego Osborn (en Paula Couto, 1979) describe brevemente la subespecie *Mammuthus (Paraelephas) columbi cayennensis* (Osborn, 1929, en Osborn, 1942:1083). Anteriormente Freudentberg en 1922 lo había referido a *El. (Arckidiskodon) imperator*. Laurito (1988), basándose en esta información concluye que los mamuts se distribuyeron más al sur desde México hasta Guayana. No obstante, Stirton y Gealey

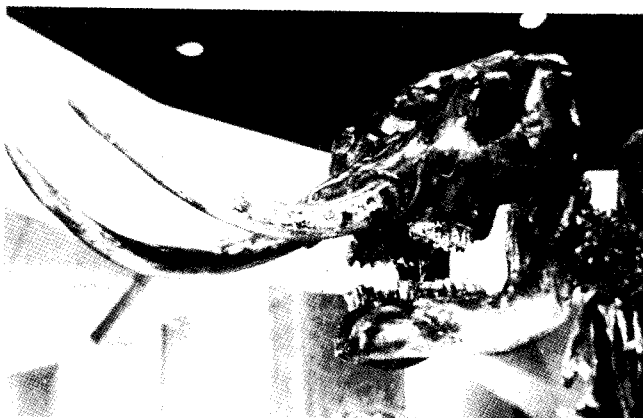


FIGURA 27. *Mammuth americanum* (Country Museum, Los Angeles E.U.A.). Individuos como este vagaron por el actual territorio de Honduras.

(1949) comentan, basándose en lo descrito por Osborn en 1929 y en 1942, que dicho molar fue colectado por el capitán Perret en Cayena y ahora preservado en Francia como N° 8449 (molde Amer. Mus. 21933). Adicionalmente, agregan, que no hay datos estratigráficos o de la naturaleza del descubrimiento y que el factor más curioso es la ausencia de restos similares en los cientos de localidades de vertebrados en el continente sudamericano. Ellos presumen que posiblemente se trató de un fragmento llevado al puerto Cayena desde Norteamérica o Europa por algún interés desconocido y que, eventualmente, se extravió temporalmente.



FIGURA 28. Detalle de una de las extremidades óseas de un mastodonte (Country Museum, Los Angeles E.U.A!).



FIGURA 29. Grupo de mastodontes americanos (basado en Osborn, 1923). Una escena similar debió de acontecer en el valle donde hoy día se asienta San Pedro Sula, Honduras.

Concluyen diciendo que ellos vacilan en aceptar el espécimen de Cayena como una evidencia de dispersión de los mamuts en Sudamérica hasta tanto no sea soportado por nuevos descubrimientos.

En efecto, no deja de ser sorprendente que en una distancia de más de 3500 km en línea recta, entre Mata de Limón (Costa Rica) y Cayena (Guayana Francesa) no se haya reportado ningún otro hallazgo contundente, pese a los estudios intensivos que se han llevado a cabo en regiones intermedias, como por ejemplo Colombia (e. g. Bombin y Huertas, 1981). En tal caso, es claro que los *Mammuthus* (especie de elefante) estuvieron subordinados con respecto a los mastodontes en Centroamérica. Tan solo en Costa Rica, de unos 18 casos bastante seguros de proboscídeos, solo uno corresponde a un *Mammuthus* (proporción de 18 a 1). Al respecto Mones (1986) realiza una cuidadosa recopilación sobre los vertebrados fósiles de la América del Sur. En dicho catálogo incluyen solo dos hallazgos de Elephantidae: un *Elephas primigenius* del Cuaternario de Uruguay, reportado por Barrial Posada en 1875, del cual Mones brevemente comenta: "Se trata sin duda de una identificación errónea". El segundo es el mencionado y controversial *Paraelephas columbi cayannensis* descrito por Osborn en 1929, pero cuya primera clasificación (*Elephas* sp.) corresponde a Lartet en 1859.

En medio de los inmigrantes sureños hacia Norteamérica, varios grupos extendieron sus dominios solamente dentro del área tropical. Estos son los monos del Nuevo Mundo, los perezosos de árbol, los osos hormigueros, tres familias de roedores caviomorfos y los toxodontes (Kurtén y Anderson, 1980).

El suborden de los plitirinos (simios de América), incluye a los cébidos y a los calitricios. Los calitricios viven en las selvas tropicales y subtropicales de las regiones septentrionales de América del Sur y Centroamérica Meridional. Los cébidos, en cambio, habitan las selvas que se extienden entre los 23 grados de latitud norte, en México y los 27 grados de latitud sur, en Argentina (Il Mondo degli Animali, 1968: 33 y 125) (Figura 30). Quizás otro ejemplo de seres que fueron filtrados sea el de los sorícidos, insectívoros que se hallan distribuidos por toda Norteamérica hasta la parte nórdica de Sudamérica. De igual modo, de los periso-

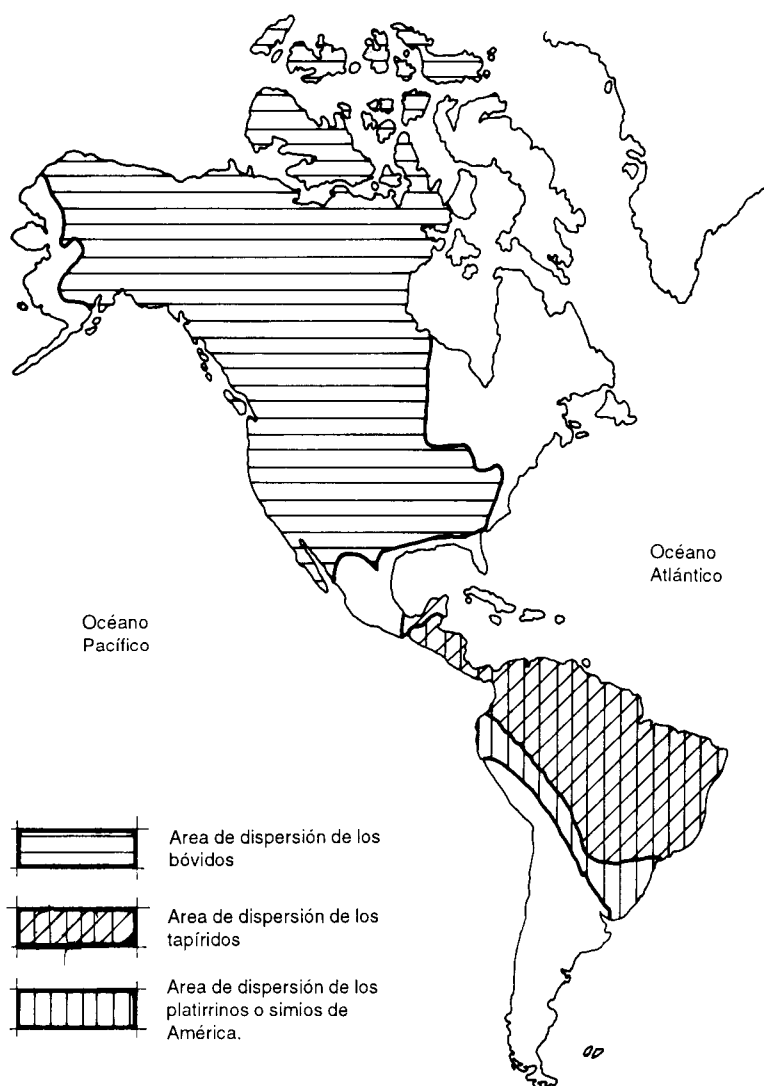


FIGURA 30. Area de dispersión de los bóvidos, tapíridos y platirrhinos en América al principio de la conquista. Compilado por el autor con base en *Il Mondo degli Animali* (1968).

dáctilos, tenemos que las tres especies de tapires americanos, que viven en parte de América del Sur, Centroamérica y parte de México no se extendieron más al norte (Figura 30).

Resulta interesante que los úrsidos vivan sobre todo en Asia y en América del Norte, con algunos ejemplares en Europa, y una sola especie (*Tremarctos ornatus*) en la región pacífica central de Sudamérica, presentándose Centroamérica como una isla para estos mamíferos. Al parecer, el clima no es un factor limitante para esta especie sudamericana en peligro de extinción (Il Mondo degli Animali, 1968).

Aunque en América Central hay un predominio de la fauna neotropical, se observa que algunas especies neárticas han invadido las tierras altas tropicales; entre ellas, el venado coliblanco (*Odocoileus virginianus*), la danta (*Tapirus bairdii*), el mono araña, algunos depredadores (jaguar *Felis onca centralis*; ocelote *Felis pardalis aequatorialis*, etc.), el oso hormiguero (*Myrmecophaga tridactyla*) y el armadillo (*Dasypus novemcinctus*).

De igual modo, se tiene que en general los peces neárticos penetraron menos profusamente en la región Mesoamericana que sus contrapartes neotropicales. Los factores climáticos (Alvarez del Villar, 1977) y geográficos como por ejemplo la poca habilidad de atravesar las aguas saladas (Bussing, 1987) parecen haber controlado y retardado el alcance de estas dispersiones. El estudio de los patrones de distribución actual de los peces dulceacuícolas de la región centroamericana indica tres conjuntos de peces con distintos orígenes (Bussing, 1987):

1. El Elemento Meridional Antiguo que se extiende desde Centroamérica hasta el sur de los Estados Unidos;
2. El Elemento Meridional Nuevo, básicamente una extensión de especies sudamericanas en América Central, cuyo límite norte es la zona sureste de Costa Rica; y
3. El Elemento Septentrional, una penetración de pocas especies de peces de zonas templadas del norte en América Central, no más al sur que al norte de Costa Rica.

De acuerdo con Bussing (1987), el Elemento Meridional Antiguo representa especies descendientes de la primera invasión de peces sudamericanos cerca del inicio del Terciario. La segunda

invasión representada por el Elemento Meridional Nuevo comenzó después de un largo período de aislamiento durante el Terciario y todavía continúa hoy día. El Elemento Septentrional contiene los descendientes de linajes norteamericanos que, en parte, tuvieron una historia parecida a la de los del Meridional Antiguo (véase también el tema de los Intercambios Faunísticos en el capítulo 1).

EL FILTRO ECOLOGICO SOBRE LA FLORA

Tal y como se ha expresado, América Central constituye una unión intercontinental, lo que le permite desempeñar, desde un punto de vista de dispersión florística, su rol de puente biológico entre las regiones Neártica y Neotropical, pero dadas las variadas condiciones fisiográficas y climáticas constituye, a su vez, un filtro-barrera para ciertas especies vegetales.

La dispersión de plantas entre Norte y Sudamérica ha sido especialmente activa a alturas menores. Las tierras bajas, tanto del Pacífico como del Caribe, pertenecen a extensas regiones florales transicionales, que vinculan las dos masas continentales. Las montañas altas, por el contrario, están aisladas de otras áreas similares en el norte de Centroamérica por la depresión de Nicaragua, y de los Andes de Colombia por las tierras bajas del centro de Panamá y la península de Darién. Estas han actuado como barreras contra la dispersión de plantas (y animales) adaptadas a climas más fríos o a habitats no tropicales. Por ende, hay muchas especies endémicas en las montañas de Costa Rica y el volcán Chiriquí o Barú en el oeste de Panamá: abundan los robles, pero los junísperos, pinos, arces y sicomoros, que se encuentran autóctonamente en las montañas del norte de Centroamérica (el límite se ubica al norte del lago de Nicaragua), están ausentes de las tierras altas de Costa Rica. La vegetación de páramo andino alcanza su límite septentrional en las cimas de la cordillera de Talamanca y del volcán Irazú, mientras que en las costas, los manglares del Pacífico se extienden hacia el sur hasta Panamá. La moderna foresta lluviosa Neotropical está compuesta predominantemente por elementos de Sudamérica con vestigios (primariamente de Centroamérica) de una forma de fauna y flora Laurasiana (Gómez, 1982, 1986; Hall, 1984; Simpson y Neff, 1985; Marshall, 1988) (Figura 31).

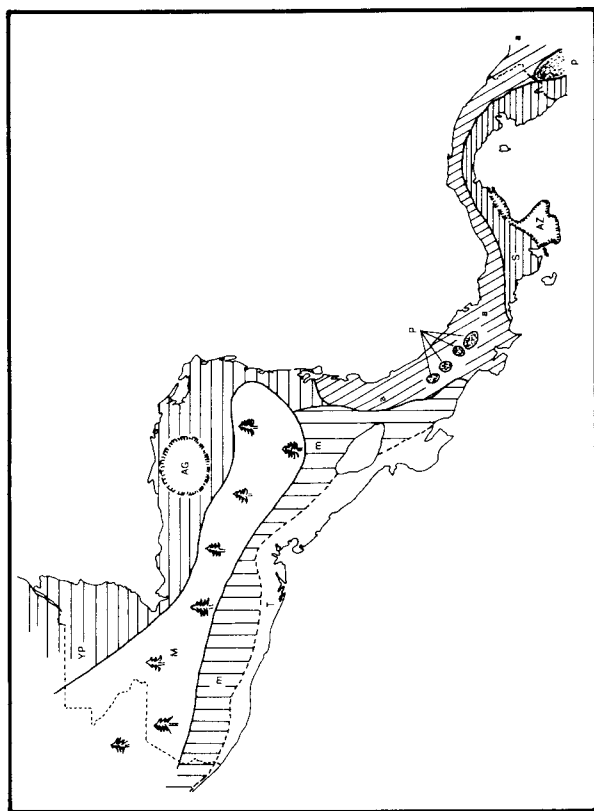


FIGURA 31. Vegetación centroamericana, esquemática, según Gómez (1982). T: Vegetación xérica y subárida de Tehuantepec; M: elementos de México Central (e. g. Pinus); m: elementos mexicanos de elevaciones medias; YP: vegetación yucateco-petenece; S: vegetación mixta del Pacífico sudamericano y Amazonas; P: páramos con afinidad sudamericana; AG: Valle del Aguán (Honduras) con afinidades al subárido del Pacífico; AZ: Azuero (Panamá) de afinidad con los llanos venezolanos y sabanas colombianas.

Una comparación de las floras actuales es indicativa de los últimos movimientos migratorios y, en algún grado, de las migraciones del pasado. Así, por ejemplo, el género *Quercus*, se desplaza desde Norteamérica al sur hasta Colombia, disminuyendo en ese sentido el número de especies; cosa parecida puede decirse del *Alnus* (Ferrero, 1981; Gómez, 1986). Igualmente, el género *Podocarpus*, un elemento antártico, disminuye en sentido opuesto y alcanza el sur de México. De modo similar, el género *Abies* no se localiza más al sur del norte de Guatemala, *Picea* no sobrepasa el norte de México, *Pinus* y *Liquidambar* alcanza el norte de Nicaragua, etc. (Gómez, 1986). El pino no ha sido capaz de cruzar la fosa de Nicaragua, mientras que el género *Smilacina* va avanzando hasta Panamá y otros tipos de bosques sudamericanos penetran en las tierras altas tan lejos como Guatemala, Chiapas y aún parte de los Estados Unidos. Igual sucede con muchas aves y peces. Así pues, en el piso subalpino de Costa Rica, los elementos subárticos y boreales encuentran el límite de su difusión, o cruzan y siguen adelante; a la par de ellos se observan las formas netamente trópico-andinas junto con todas las variedades que integran el elemento florístico centroamericano. En fin, se trata de un proceso de vaivén, de norte a sur y viceversa, que filtra las especies botánicas dando como resultado una ecología singular (Ferrero, 1981). Para más detalles véase Berry (1921) y en especial Gómez (1986), o bien los incipientes estudios palinológicos en el área sur de América Central (e.g. Bartletty y Barghoorn, 1973; Martín, 1964 y Horn, 1985a, b y 1986).

En Costa Rica gran variedad de factores tales como estaciones no marcadas, lluvia abundante, temperatura variada y el vulcanismo reciente han producido suelos ricos en minerales, lo que ha dado un sistema dinámico, con gran heterogeneidad local, en el que se encuentran gran cantidad de plantas con flores (Aguilar, 1984).

Las condiciones fisiográficas y climatológicas son los otros factores que influyen en la diversidad ecológica de Costa Rica. Las fuertes variaciones altitudinales y la existencia de pasos que interrumpen la continuidad del sistema montañoso central, originan un conjunto de microclimas que favorecen la rica y variada

vegetación del país. Ejemplos de éstos, se producen en la cordillera de Tilarán entre los 900 y 1 700 m de altitud, en donde en tan solo 800 metros de diferencia se marcan amplitudes térmicas de 2,3°C y de 2 773 mm de lluvia (véase Vargas, 1987). Igualmente al realizar el recorrido de 52 km entre la ciudad de Cañas (Guanacaste) en el Pacífico y la población de la Fortuna en el lado Caribe, se pasa del paisaje árido de la sabana y el matorral espinoso de Cañas (1 370 mm de lluvia), al bosque muy húmedo con su color siempre verde en la Fortuna de San Carlos (3 816 mm de lluvia). Entre ambos sitios y sobre la depresión de Arenal se encuentra la ciudad de Tilarán que, a pesar de estar del lado Pacífico a solo 17 km de Cañas, presenta una neblina y lloviznas casi permanentes y bellas manchas de bosque nuboso en sus alrededores, de ahí el sabio nombre indígena de Tilarán, que significa lugar donde siempre llueve (Vargas, 1993).

Sin embargo, en los albores del Holoceno, algunas condiciones fueron diferentes. Datos paleobotánicos de algunas regiones de México y de Sudamérica así como de cuatro localidades de América Central indican que el Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano (11 300-9 600 años) fue considerablemente más frío y en alguna medida más seco que el presente. La foresta de las formaciones montañosas descendió de unos 600 a 1 000 m con respecto a los ámbitos actuales. La flora a lo largo de la costa pacífica fue más abierta y con parches de sabanas, mientras en el Petén (Guatemala) las sabanas fueron reemplazadas por montañas boscosas entre 11 500 y 10 000 años atrás (Bartlett y Barghoorn, 1973; Bradbury, 1982; Markgraf y Bradbury, 1982; Toledo, 1982; Kesel, 1983 y Leyden, 1984). Esto contribuyó a la creación de habitats favorables para el Paleo-Indio (Ranere y Cooke, en prensa; Cooke y Ranere, en prensa).

La exposición a la influencia dominante de uno y otro océano caliente y la altitud, originan una diversidad climática y una variada vegetación. La diversidad ecológica de Costa Rica ha sido estudiada por gran cantidad de botánicos, zoólogos, ecólogos y geógrafos que han investigado en diversas regiones de Costa Rica. Pese a ello, son pocos los estudios que lo hacen para la totalidad del país. La obra de Gómez (1986) es sin duda de gran valor en lo que respecta a sus apreciaciones sobre la

paleoecología, las cuales pueden mejorarse o hasta parcialmente variar a la luz de los nuevos datos geológicos y de tectónica de placas.

Entre los múltiples factores que influyen en la distribución de la flora en América Central, sobresale el carácter de puente y de filtro biológico que constituye el istmo. Este, además de ser un estrecho puente entre dos continentes ricos en especies, posee una historia independiente (comentada ampliamente en los temas anteriores) como un archipiélago con un grado variable de aislamiento, lo cual trajo como resultado una especiación, parte de la cual persiste hoy día entre la flora endémica de Costa Rica (Aguilar, 1984).

La Provincia Xérica (seca) boreal de Tehuantepec (Vargas, 1988) está constituida por elementos neárticos y se ubica en los estados de Chiapas, Oaxaca, Tabasco y Veracruz en el sur de México. El componente florístico se distribuye en ambos litorales del istmo, aunque con predominancia en el sector Pacífico, disminuyendo su número de especies al llegar a Panamá. En el caso de Costa Rica sobresalen especies como los agaves (*Agrave*), los cactus (*Cereus opuntia*), los robles (*Quercus*), los itabos (*Yucca*) y los jícaros (*Crecentia alata*). En Costa Rica coinciden especies secas pantropicales como el cornizuelo (*Acacia costarricensis*), el nance (*Byrsonima crassifolia*), el raspaguacal (*Curatella americana*), la dormilona (*Mimosa*) y el indio desnudo (*Bursera simaruba*). Otra provincia neártica que influye en Costa Rica es la Provincia montañosa boreal de las Sierras Rocosas y Nevada en los Estados Unidos y las Sierras madre occidental y oriental en México de donde provienen los robles (Vargas, 1993).

La región neotropical es la de mayor influencia florística en Costa Rica. Gómez (1986) la divide en dos provincias florísticas: la amazónica y la nor-andina, a las que se agrega la provincia xérica sudamericana de los Llanos Venezolanos y del noreste brasileño. La influencia en Costa Rica es tan marcada que Gómez (1986) estima que más del 20% de elementos en las tierras entre 0 a 1 500 m de altitud, son de procedencia sudamericana y disminuyen en cantidad al llegar a México.

La provincia amazónica provee a la flora costarricense y, en especial, a los bosques húmedos y muy húmedos, su mayor

contingente. La provincia nor-andina ubicada en los Andes colombianos, ecuatorianos y bolivianos, influye en la distribución de la vegetación orofítica o de alta montaña, en especial en el componente florístico de los páramos centroamericanos y de Costa Rica en particular (véase para detalles Gómez, 1986 y en Vargas, 1993).

Es importante mencionar, como una tercera región fitogeográfica a las Antillas, que influye en menor grado que las dos anteriores (véase Gómez, 1986).

Gómez (1982) presentó una síntesis sobre el origen de las Pteridofitas en América Central, orientando su investigación hacia el conocimiento del proceso por el cual ha llegado a ser una de las más ricas y complejas áreas florísticas del mundo.

Tal y como muy bien lo apunta Gómez (1986), las plantas son los productores primarios en cualquier ecosistema. Así la vegetación condiciona, de alguna manera, la fauna de una localidad en la medida en que es el tipo de vegetación el que orienta la cadena alimentaria y la relación herbívoros-depredadores con todas sus ramificaciones y relaciones circulares.

En otro sentido, sin embargo, a diversos géneros de grandes mamíferos fósiles se les atribuye, en forma parcial, la responsabilidad de la distribución geográfica de diversas especies vegetales, al transportar los frutos y semillas, que formaban parte de su dieta (evidencias de esto se encuentran por ejemplo en Guanacaste y en Osa). Lo anterior podría explicar una serie de distribuciones disyuntivas, la preferencia de esos animales por ecosistemas similares, la semejanza florística y de formas de vida de ciertas vegetaciones en ciertas condiciones climáticas (por ejemplo, las selvas, las sabanas, los páramos poseen una fisonomía semejante) (Janzen, 1982, a-e; Janzen y Martín, 1982; Gómez, 1986). Janzen y Martln (1982) citan más de 15 géneros de grandes herbívoros que se extinguieron en el límite Pleistoceno/Holoceno, lo cual influyó directamente en los patrones de vegetación (Owen-Smith, 1987, en Ranere y Cooke, en prensa).

PARTE II

En esta parte se tratan temas más específicos sobre los vertebrados fósiles en Centroamérica; el paulatino desarrollo de las investigaciones científicas y sus resultados así como aspectos arqueofaunales, con énfasis en ejemplos de Costa Rica. Igualmente se presenta un apartado sobre la clasificación de los proboscídeos en América. Este tema podrá parecer a criterio de ciertos investigadores como innecesario, pero a mi parecer saltan a la vista, en varias publicaciones y libros, los problemas aún imperantes con la taxonomía de ciertos megamamíferos extintos. Por ello se ha decidido incluirla.

CAPITULO 3

RESEÑA HISTORICA DE LA PALEONTOLOGIA DE LOS VERTEBRADOS EN AMERICA CENTRAL

INTRODUCCION

Tal y como muy bien lo apunta Ruiz (1989), debemos aprender de la historia y la filosofía de las ciencias como parte de los soportes para el trazado de una perspectiva científico-tecnológica con el fin de fortalecer los mecanismos educativos y con ello procurar una defensa más amplia de nuestro patrimonio y nuestra identidad culturales.

Antes de iniciar nuestra corta historia sobre el desarrollo de las investigaciones paleovertebradológicas en América Central, daremos un muy breve resumen sobre el desarrollo de ésta en el Viejo Mundo.

La Paleontología, una ciencia dual entre la geología y la biología, nació en el Viejo Mundo. Karl von Linné en el siglo XVIII estableció la **jerarquía linneana**, regularizando el modo de clasificación de los organismos. Posteriormente, Georges Cuvier, considerado como el padre de la paleontología de los vertebrados, con el "Discours préliminaire" a sus magnas **Recherches sur les ossements fossiles de Quadrupèdes**, obra publicada en 1812, establecía el punto de partida para el estudio de los cordados fósiles. Cuvier cerraba su discurso preliminar con la siguiente frase:

Y el hombre, a quien ha sido concedido sólo un instante de presencia sobre la Tierra, tendría (de ese modo) la gloria de reconstruir la historia de miles de siglos que precedieron a su existencia y de los miles de seres que no han sido contemporáneos suyos.

En 1825 él publicó un importante trabajo bajo el título **Discurso sobre las Revoluciones del Globo y sobre los cambios que ellas han producido en el Reino Animal** (véase Simpson, 1983).

Fue el gran geólogo británico Charles Lyell quien, en 1832, acuñó el término Paleontología **ciencia de la vida antigua**. Seguidamente, Charles Darwin, eminente geólogo y paleontólogo antes de que se le reconociera como biólogo evolucionista, publica su obra seminal en 1858 **Sobre el origen de las especies por medio de la selección natural, o la conservación de razas favorecidas en la lucha por la vida**. Es así como a través de profundas investigaciones geológicas y paleontológicas se ha determinado que la vida ha estado presente en la faz de la Tierra por lo menos desde hace 3 100 m.a. A propósito de ello, cabe recordar la frase: **Diríase que la mente siente vértigo cuando trata de profundizar en el abismo del tiempo**, metáfora escrita en 1805 por John Playfair en un relato biográfico sobre el geólogo británico James Hutton (Simpson, 1983).

A continuación realizaremos un análisis sobre el desarrollo de la paleovertebradología en América Central, el cual nos permite subdividirlo en cuatro etapas desde que se hace referencia al primer cordado fósil hasta el presente. Inevitablemente, para el resto de América Central (excluyendo a Costa Rica) las citas bibliográficas probablemente no son del todo completas, dada la práctica inexistencia de un adecuado y continuo desarrollo en este ramo y de investigaciones recientes en este sentido.

ETAPA I: 1859 - 1926

Esta etapa fragmentaria está caracterizada por los reportes casuales y aislados de vertebrados fósiles en Centroamérica, las primeras descripciones taxonómicas y la organización de la colección de rocas, minerales y fósiles del Museo Nacional de Costa Rica.

La primera mención científica de un vertebrado fósil proviene del molar descrito por Leydy (1859) en la región de Tambla, Honduras, que más tarde lo describe como posible *Mastodon andium* (hoy día conocido con su nombre sinónimo *Cuvieronius hyodon*).

En Costa Rica, el geólogo Alfonso Segura (1940) comenta que, en junio de 1930, el Prof. José Fidel Tristán, ex director del Museo Nacional, escribe en el Libro de Registro de la sección de Geología del Museo Nacional:

Las colecciones de rocas, minerales y fósiles del Museo Nacional se principiaron a formar con las "muestras" que se exhibieron en la Primera Exposición Nacional verificada en el año 1886 (15 de setiembre).

Atendiendo a que la nación costarricense carecía de un establecimiento público en donde se depositaran y clasificaran todos los objetos naturales y artísticos que debían servir de base para los estudios de la riqueza y cultura del país, el gobierno acordó establecer el 4 de mayo de 1887, un Museo Nacional, dependiente del Ministerio de Fomento de aquel entonces. Similarmente, el Sr. Juvenal Valerio, naturalista de afinidad botánica, dice en 1939 (Valerio, 1939):

*El salón de Paleontología del Museo, es de lo que más maravilla a las gentes que por él pasan. Refiriéndose a la Paleontología ha dicho el gran sabio Luis Agassiz: **La tierra es un enorme cementerio, donde los muertos han escrito sus propios epitafios diciéndonos quiénes fueron y cuándo vivieron.** Parafraseando a Agassiz bien podríamos decir que un salón de Paleontología es la historia de la vida escrita por los propios seres desaparecidos; y desde luego, la más exacta de las historias.*

Las últimas décadas del siglo pasado y las primeras del presente, forman parte de uno de los períodos más relevantes en la historia de las ciencias naturales en general de América Central.

En el año de 1909 el señor Fred Girbal, un diplomático de los Estados Unidos que prestó sus servicios en Puerto Cortés, Honduras, donó un molar a la colección del National Museum of Natural History (Smithsonian Institution, Washington, D. C.) que fue colectado en un valle cerca de San Pedro Sula. Lucas y Alvarado (1991a) estudiaron dicha pieza y lo asociaron a un *Mammut americanum* (Figura 26).

La primera recolección y clasificación taxonómica en Costa Rica de un vertebrado fósil nos la suministra don Anastasio Alfaro, primer secretario y administrador del Museo Nacional, al referir que el señor Carlos Riotte colectó tres molares bien conservados de un caballo cerca de un pantano en Aserri, que se enviaron al Museo Americano de Historia Natural de New York donde el Dr. J. W. Gidley, en 1905, los refirió al *Equus fraternus* (Alfaro, 1911) correspondiendo en realidad a un *Equus* sp. indet., según recientes determinaciones (ver Alvarado, 1986). El profesor Anastasio Alfaro suministró aquí los primeros dibujos de un molar fósil en Costa Rica (Figura 32). Contemporáneamente, en San Rafael de Puriscal, en el Río María Aguilar y en la Hacienda Animas (La Cruz de Guanacaste) se informa de fragmentos de molares; los dos últimos, colectados por el profesor Alfaro, fueron atribuidos al *Mastodon andium* (Alfaro, 1911), hoy día conocido correctamente como *Cuvieronius hyodon*.

Después de un período de silencio, en 1921 durante la construcción de un acueducto en Cartago cerca del Río Agua Caliente, el sabio naturalista costarricense, Prof. don José Fidel Tristán, informa de varios fragmentos de un mastodonte incluidos en un depósito fluvial (Tristán, 1921). Se trata del primer hallazgo bien ubicado, con descripciones de sus partes y de los sedimentos, así como con algunas interpretaciones tafonómicas sobre el individuo:

“los restos fósiles fueron transportados, por diluvios muy probablemente, al lado derecho del río y abandonados en desorden”.

ETAPA II: 1927-1945

Esta etapa se caracteriza por la búsqueda y valiosos reportes de vertebrados a lo largo de toda América Central debido a una inyección de intereses geológicos de diversas universidades de los Estados Unidos y por el Museo Nacional de Costa Rica, así como por la capacitación de un profesional en el extranjero en geología y paleovertebradología, el Prof. Alfonso Segura Paguaga.

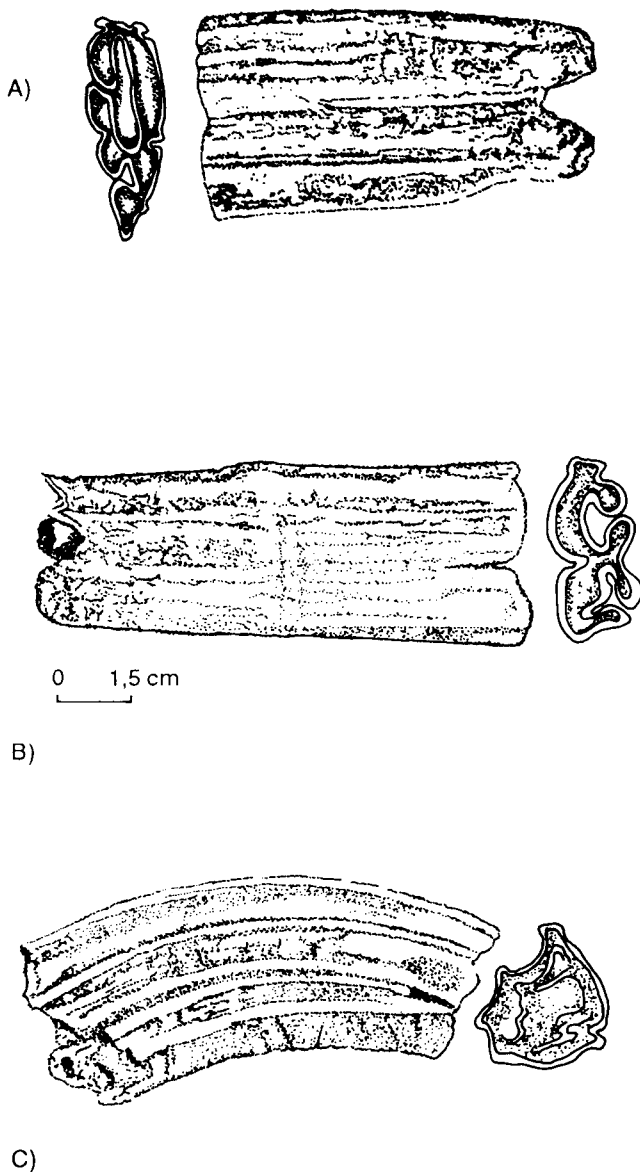


FIGURA 32. Molares del *Equus* sp. de Aserrí basado en los dibujos de Alfaro (1911). A) Premolar inferior izquierdo; B) Premolar inferior derecho y C) último molar superior.

En 1926, Osborn (1926, en Laurito, 1988) describe la especie *Serridentinus guatemalensis* con base en un tercer molar superior derecho fragmentado del Pleistoceno, encontrado en Guatemala.

En 1927, el señor A. W. Anthony reporta por primera vez los restos de un mamífero del Terciario en las cercanías de Tepusuma, Honduras. Posteriormente, Childs Frick visita la región en 1927 y en 1929, y publica luego sus resultados (Frick, 1933).

La segunda serie de expediciones paleontológicas al área de Gracias, Honduras, fue impulsada por Walker Museum de la Universidad de Chicago y conducida por Paul O. McGrew, Grayson E. Meade y Paul C. Miller durante 1937-1938 (Olson y McGrew, 1941). Posteriormente, una nueva expedición, conducida por McGrew y su asistente, Albert Potter, fue financiada por el Field Museum of Natural History de Chicago, en abril de 1942, y produjo los fósiles del Pleistoceno Tardío de Yeroconte (McGrew, 1942, 1944).

El período de 1933 a 1945 fue uno de los más relevantes dentro de nuestra breve historia de la paleontología de vertebrados costarricenses, puesto que el Prof. Alfonso Segura y su asistente Flora Chacón Calvo, contando a su vez con el interés y apoyo del Prof. Manuel Valerio, director del Museo Nacional en ese entonces, organizaron la colección de rocas, fósiles y minerales del Museo Nacional, entidad que en ese entonces llevaba la batuta en las ciencias naturales y antropológicas. Con ello se dieron a conocer las primeras síntesis de los resultados paleontológicos de los cordados encontrados hasta ese entonces.

El profesor Valerio manifiesta gran interés en promover hallazgos paleontológicos y así, en 1933, firma el primer contrato en Costa Rica para la búsqueda de fósiles. En ese mismo año, adquiere un fémur de mastodonte, procedente del río Quirimán de Nicoya (Segura, 1938). Como Anexo 1 y por su valor histórico, se transcriben el contrato y varias cartas relativas a la venta de fósiles al Museo Nacional.

En agosto de 1933 se descubre de un modo casual, uno de los sitios de megamamíferos extintos más importantes de Costa Rica; y en febrero de 1934, al sureste del poblado de Bajo Barrantes (San Ramón), se inician las excavaciones en este sitio a cargo del Sr. Alberto Brenes. Se comprobó la existencia de una

conspicua fauna sudamericana representada por dos megaterios, un milodonte y un toxodonte y constituye la primera asociación faunística (vertebrados) continental descrita para Costa Rica (Segura, 1942; Meléndez, 1954) (Figuras 32 y 33).

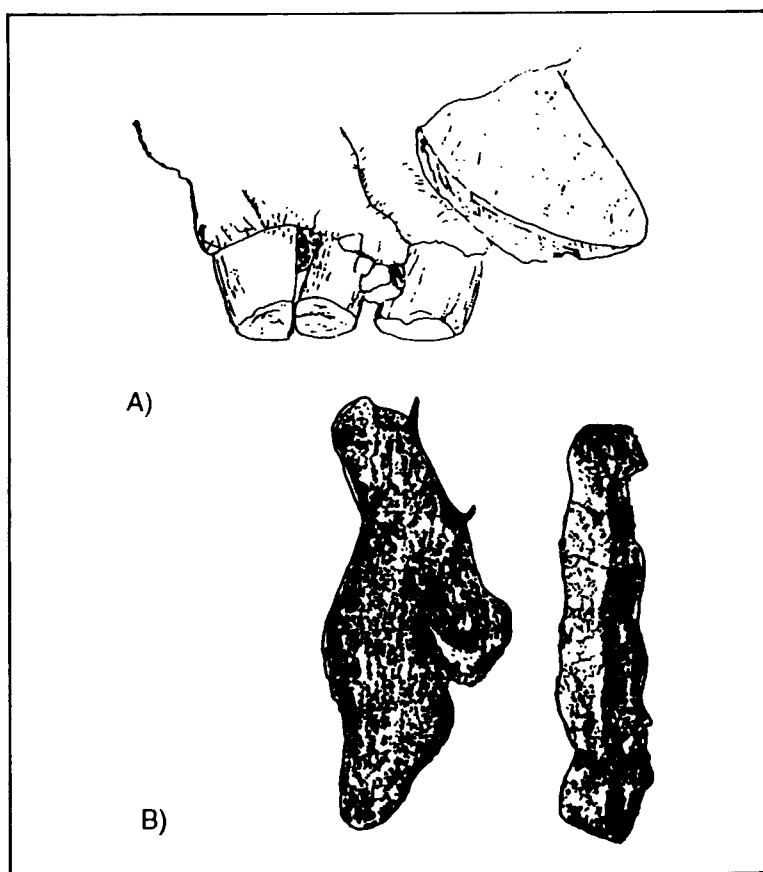


FIGURA 33. A) Reproducción del dibujo del tercer incisivo izquierdo de un *Toxodon platensis* (sic.) según Segura (1942), pero que merece revisión taxonómica dado que corresponde en realidad a un megaterio. B) Reproducción en tamaño natural de la superficie masticatoria del último molar superior derecho del toxodonte de Bajo Barrantes (izquierda) y del último molar inferior del mismo fósil (derecho) basado en los dibujos originales de Segura (1942).

En Cirrí de Naranjo y en Nicoya se encontraron, en 1940, molares de un mastodonte que fueron asociados a un *Trilophodon* sp., según determinaciones del entonces Jefe de la Sección de Paleontología del Field Museum de Chicago, el Dr. E. S. Riggs y de su asistente Paul McGrew. Hoy día se asocia a un *C. hyodon*. Los citados profesionales tuvieron una importante participación en esta época puesto que clasificaron los molares de caballo hallados en San Ramón y en Saborío (Limón) como *Equus* sp. y al *Megatherium* sp., procedente este último del mencionado Bajo Barrantes.

En Cachí (Cartago), el profesor Segura informa en 1943 de los restos de un *Mastodon andium* (nombre válido: *Cuvieronius hyodon*). El Prof. Segura suministra las primeras fotografías de un molar de mastodonte (el de las Animas, Segura, 1938), y de un fémur hallado en 1933 en las vecindades de Quirimán de Nicoya, previamente mencionado (Segura, 1941). Además, suministra la primera compilación y síntesis de los hallazgos logrados hasta ese entonces y un catálogo actualizado de los mismos (Segura, 1942).

El profesor Segura fue invitado por el Dr. Alexander Wetmore a la Smithsonian Institution en donde recibió cursos y prácticas de paleontología desde octubre de 1941 hasta setiembre de 1942. Allí reconstruyó los restos óseos de Bajo Barrantes, que posteriormente fueron exhibidos en el Museo Nacional. El profesor Segura estuvo a cargo de la Sección Mineralógica y Geológica del Museo Nacional a partir del 17 de julio de 1939 (Alvarado, 1989) y se le puede considerar como el primer geólogo costarricense (véase Alvarado *et al.* 1991 b) (Figura 34).

En El Salvador el primer descubrimiento significativo de sitios de vertebrados fue el realizado a través de una expedición biológica, comandada por la Universidad de California, desde diciembre de 1941 hasta mayo de 1942, incluyendo la famosa fauna de Hormiguero (Stirton y Gealey, 1943, 1949).

De los vertebrados marinos tenemos el primer hallazgo en Costa Rica (¿1944?), correspondiente al diente de un tiburón de la especie *Carcharodon megalodon*, encontrado por el Dr. César Dóndoli (padre de la Geología en Costa Rica), en la confluencia del Río Virilla con la Quebrada Cañada, cerca de la planta hidroeléctrica de Ventanas (Crosby, 194) (Figura 35). Este seláceo,



A



B

Figura 34. A) Prof. Alfonso Segura Paguaga en el desierto de Wyoming (E.U.A.) en una campaña paleontológica a principios de la década de 1940-1950. B) El Prof. Segura en compañía del Dr. Gilmore (Jefe de Paleontología, Smithsonian Institution en ese entonces) durante la excavación y recuperación de un vertebrado fósil en Wyoming.



FIGURA 35. Diente de *Carcharodon megalodon* encontrado por el Dr. César Dóndoli en la confluencia del Río Virilla en la quebrada Cañada, cerca de la planta hidroeléctrica de Ventanas (Crosby, 1942). Tamaño próximo al natural.

característico del Mioceno, posiblemente alcanzó unos 20 m de largo (Meléndez, 1979). Con el hallazgo anterior en 1944, se informa de otro diente de tiburón clasificado en Washington por el Dr. Thomas W. Vaughan como *Odontaspis* sp. de edad Eocena (Segura, 1944).

La primera tortuga fósil tipo terrestre encontrada en Costa Rica, en 1930, cerca de Peralta de Limón, correspondió con una

nueva especie, clasificada y magistralmente descrita en aquella época por Segura (1944) como *Testudo costarricensis* (nombre válido hoy día: *Archiemys costarricensis* sensu Coto y Pritchard, 1991) (Figura 11). La descripción de este quelonio participó y ganó en un concurso científico organizado por la Sociedad de Ciencias Naturales y Farmacia de Guatemala para conmemorar el XXV aniversario de su fundación, recibiendo su autor un certificado de felicitación y una medalla de oro con la siguiente leyenda en sus caras: *Facultad Ciencias Naturales y Farmacia, Concurso Científico Guatemala, Aniversario 1918-1943, 18 set. 1943, Honor al mérito Prof. Alfonso Segura Paguaga.*

ETAPA III: 1946 - 1959

Por espacio de más de una década se dan pocos aportes y descubrimientos de grandes vertebrados. En ámbito nacional, de 1946 a 1955 se da la decadencia total en los estudios de vertebrados fósiles en Costa Rica, salvo por la compilación de la información existente hasta la etapa precedente en el trabajo del gran historiador costarricense don Carlos Meléndez, publicado en 1954 bajo el título **Vertebrados fósiles de Costa Rica**. Dicho trabajo agrega muy poco con respecto a los trabajos existentes hasta 1945, pero constituye una síntesis muy útil. Después de este trabajo hay aparentemente un período de silencio que viene a quebrantarse tímidamente en 1960 con nuevos reportes presentados de modo informal, pero que paulatinamente irán adquiriendo las características de nuevas investigaciones con carácter más científico.

ETAPA IV: 1960 - 1993

Esta última etapa, aunque como todas con altibajos, se caracteriza por los valiosos hallazgos de la fauna Miocena de Cucaracha en Panamá (de origen Norteamericana), por nuevos hallazgos a lo largo de América Central con la participación de paleontólogos, geólogos y arqueólogos y por las revisiones

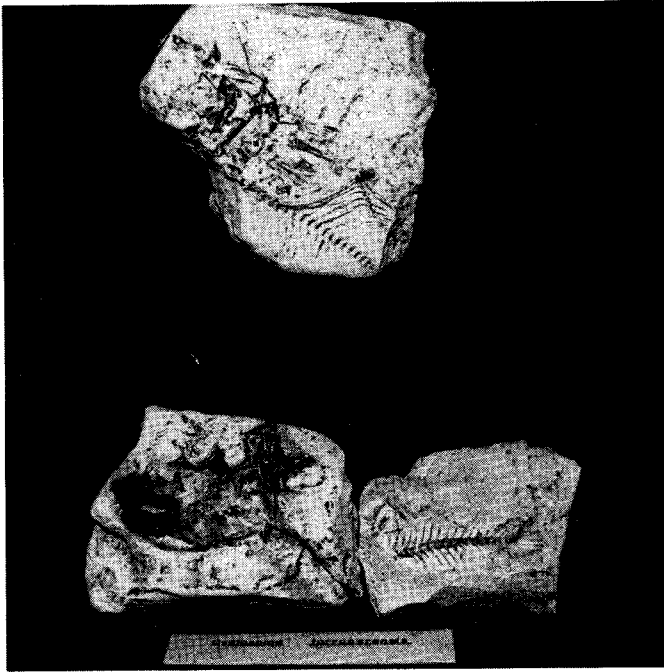
taxonómicas de los registros previos. Los conocimientos comienzan a ordenarse mejor y a armonizar con los datos geológicos y paleontológicos de otras regiones, especialmente América del Norte y del Sur. Nuevas ideas y mucho entusiasmo se unen para lograr un mayor éxito.

En Panamá, los estudios de la fauna de Cucaracha (=Gaillard Cut) del Mioceno son aportados por Whitmore y Stewart (1965), Patton y Taylor (1973) y Slaughter (1981) con su enorme significado paleogeográfico. Para el Pleistoceno de Panamá, Gazin (1975) describe la fauna. En el otro extremo, tenemos descripciones homólogas para Guatemala (Woodburne, 1969) y para Nicaragua (Espinoza, 1976; Reshetov, 1982).

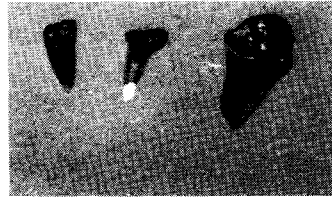
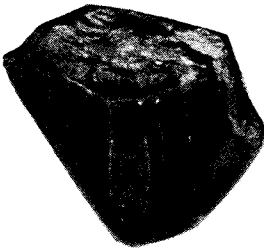
A partir de 1960 los comunicados sobre nuevos hallazgos fósiles en Costa Rica se mencionan superficialmente en algunos informes geológicos o en periódicos, pero generalmente se desconoce la procedencia exacta y la información estratigráfica. La mayoría de los restos óseos hallados en esta etapa se han extraviado. En ese año, los señores Francisco Castillo y José A. Echeverría encontraron, cerca del puente del río Agua Caliente, en su período de estiaje, varios huesos de las extremidades anteriores de un mastodonte (Echeverría, 1960).

En 1962, el Sr. Enrique Quesada encontró en Playa del Silencio (cerca de Mata de Limón), parte de un molar del cual Alfonso Jiménez obtuvo una fotografía que envió al Country Museum de Los Angeles, (E.U.A.), en donde fue identificado por MacDonald como procedente de un mamut.

Nuevamente en la localidad de Bajo Barrantes, en 1967 el Sr. Trino Zamora, en compañía de varias personas, continuó con las excavaciones iniciadas en 1934, recuperándose un omoplato y la clavícula de un mamífero grande. También en San Miguel de Turrúcares (Alajuela) en 1963 y en 1971 se ha informado de varios restos de mastodontes incluidos en los sedimentos de un antiguo lago de Pleistoceno Superior en donde ellos llegaban a abreviar (Alvarado, 1986). Al respecto, los depósitos de tierras de diatomeas de Turrúcares son ricos en fósiles de peces, cuyo estudio es tierra virgen para nacionales y extranjeros. Únicamente se tiene conocimiento al momento de la nueva especie *Cyclasoma turrucarensis* (Figura 36), que erróneamente fue asociada al período Mioceno por Gómez (1977).



A)



B)

1 cm

FIGURA 36. A) Peces fósiles de agua dulce del paleo-lago de Turrúcares, Pleistoceno, incluyendo la *Cyclasoma turrucarensis*. B) Dientes fósiles de tiburones del Mioceno de Costa Rica, incluyendo (el de mayor tamaño) uno de *Carcharodon megalodon*. Estos fósiles están depositados en la colección de Paleontología de la Escuela Centroamericana de Geología.

En los trabajos de Federico Gutiérrez en 1963 y del Arq. Oscar Fonseca en 1971, es en donde se menciona, por primera vez, la búsqueda de artefactos precolombinos en posible asociación con los restos fósiles en Costa Rica. En esa época, el Arq. Carlos Aguilar participó en la recolección de varios fragmentos de molares y huesos de un mastodonte durante la construcción del edificio del Ministerio de Hacienda frente al Hospital San Juan de Dios.

Cerca de 1973, la sala de Historia Natural del Museo Nacional con hermosos murales paleontológicos y que albergaba a la colección de rocas, fósiles y minerales, fue desmantelada por la ausencia de un profesional en geociencias y para dar cabida a las colecciones arqueológicas, dada la carencia de espacio; con ello se perdió valiosa información. Al respecto, el eminente paleontólogo estadounidense George Gaylord Simpson, poco antes de su muerte, en su último y elocuente libro **Fossils and The History of Life**, paradójicamente incluye al Museo Nacional de Costa Rica dentro de una corta lista de seis como uno, dentro de los muchos museos de historia natural del mundo, que gozan de gran aceptación por parte de los visitantes en la contemplación de sus fósiles. Lo anterior es señal de que el afamado científico tuvo referencia de la sala en donde se encontraban los fósiles.

Fue a partir de 1974, con el hallazgo del mastodonte de Tibás en Costa Rica (Snarskis, *et. al.*, 1977), que la mayoría de los nuevos descubrimientos de vertebrados fósiles (especialmente de megafauna) fueron evaluados y ubicados en forma sistemática y detallada por arqueólogos y geólogos durante el proceso de excavación, dejando constancia escrita y fotográfica de las localidades, su respectiva preservación así como la codificación de los restos fósiles. En esta etapa han participado diversas entidades nacionales, muchas de ellas en trabajo conjunto: Sección de Arqueología y la Escuela Centroamericana de Geología, ambas de la Universidad de Costa Rica y el Museo Nacional de Costa Rica. También se ha contado con la desinteresada colaboración, en mayor o menor grado, de diversos profesionales que laboran en universidades extranjeras.

El autor del presente trabajo compiló y analizó la información paleomastozoológica existente en Costa Rica hasta enero de 1986

en el trabajo titulado **Hallazgos de megamamíferos fósiles en Costa Rica** (Alvarado, 1986), en el cual se tomó en cuenta la reciente nomenclatura taxonómica -en constante cambio para la megafauna extinta- y se aplicó un enfoque estratigráfico, bioestratigráfico y arqueológico, acorde con las nuevas corrientes paleontológicas. El punto de partida para esta investigación fue la excavación sistemática por niveles naturales (capa por capa en cuadrículas) de los depósitos aluviales en donde se encontraba el mastodonte de Santa Ana (sitio Oviedo) en 1981 (encontrado un año antes) por parte de la Sección de Arqueología (UCR). De los depósitos aluviales fosilíferos, interestratificados entre rocas volcánicas (ignimbritas), se obtuvieron las primeras dataciones de radiocarbono de un hallazgo de esta índole, en Costa Rica, pero desgraciadamente se atribuye que los resultados no son correctos.

Gómez (1986) menciona valiosos hallazgos de fauna extinta, pero la información, lamentablemente, es precaria.

En esta última etapa son varias las localidades en donde se han encontrado proboscídeos: en Tibás (1974), en Barra Honda 1978, 1991-1992), en Santo Domingo de Heredia (1981), en Ciudad Neily (1982), en San Fernando de Nicoya (1984), cerca del centro de Nicoya (1984), nuevamente en Tibás (1986) y en Palmares (1986). Para detalles véase Alvarado (1986), Laurito (1988), y Laurito *et al.* (1993).

Los trabajos de Laurito (1988, 1990) son bastante novedosos y marcan un hito en el sentido de que aportan datos paleontológicos cuantitativos (e. g. mediciones biométricas, estudio del patrón de desgaste de los molares y otras características óseas importantes) así como una sistemática clasificación de los hallazgos fósiles.

Entre 1986 y 1990 se encontraron varios de los restos fósiles extraviados en las bodegas de Arqueología del Museo Nacional, los cuales pudieron ser reevaluados adecuadamente por Laurito (1988) y Lucas y Alvarado (en prensa).

En los sedimentos estuarinos del Mioceno Medio Bajo de Punta Judas (Puntarenas), durante las investigaciones sedimentológicas y paleoecológicas emprendidas por la Escuela Centroamericana de Geología en 1984, se encontraron varios restos de vertebrados fósiles tales como dientes de tiburones o de

Chondrichthyes (*Carcharodon megalodon*, *Hemipristis serra*, *Aetobatis arcuatus*), una vértebra caudal de la familia Eusuchia y partes de tortugas (Seyfried *et al.*, 1985).

Otras recolecciones ocasionales por estudiantes y profesores de la Escuela Centroamericana de Geología en la Universidad de Costa Rica (depositados y debidamente catalogados en la colección de fósiles de esa entidad), se refieren a dientes aislados de tiburón (Figura 36), presentes en sedimentos marinos someros de edad Eocena a Miocena que afloran en Turrialba (CF-1685, CF-1437), en las Animas de Turrialba, Tucurrique (CF-2373), en Patarrá-Coris, en Aserri-Tranquerillas (CF-2269), en Mata de Limón (CF-2412), en Cajón de Térraba (*Carcharodon*, CF-1490) y en Baja Talamanca-Limón. De éstos sobresalen la fauna de Turrialba, recolectada por T. Aguilar y determinada en Alemania por el Dr. Kruckow, característica del Mioceno, representada por *Carcharias cf. egertoni*, *Hemipristis serra*, *Carcharhinus tschoppi* y *Odontaspis acutissima*. También se encontró un diente de raya en sedimentos Pliocenos aflorantes en Bonilla de Limón (CF-704) y en los sedimentos de la Formación Peña Negra (Mioceno Medio) se encontró el fósil de un pez de la clase Osteichthyes (superorden Teleostei, CF-2891) por el profesor Percy Denyer y un grupo de colaboradores (véase Denyer y Arias, 1991).

Con la celebración del centenario del Museo Nacional (1887-1987) se han abierto nuevamente las puertas a nuestra prehistoria, más allá al advenimiento del hombre a nuestro continente.

Durante esta corta etapa, gracias a los documentos de científicos de principios y mediados de siglo, se ha avanzado considerablemente y se han planteado aspectos geocientíficos de sumo interés nacional e internacional, reflejando así el desarrollo que han alcanzado las ciencias naturales en Costa Rica.

En diferentes épocas, Mesoamérica ha sido -y continúa siendo- una frontera geológica, paleontológica, arqueológica y biológica entre las masas continentales del Norte y del Sur, por lo cual es una región de sumo interés y que merece estudiarse aún más.

El presente capítulo se cierra con la frase de G. G. Simpson:

La historia de la vida sobre la Tierra no puede dejar de interesarnos: nosotros mismos somos resultado de esa historia y vivimos rodeados de millones de otras especies que, aunque distintas, son fruto también de ese acontecer.

CAPITULO 4

HALLAZGOS DE MEGAMAMIFEROS PLEISTOCENOS EN CENTROAMERICA Y COSTA RICA EN PARTICULAR

INTRODUCCION

El número de hallazgos de mamíferos fósiles en América Central y Costa Rica en particular, se ha incrementado significativamente en los últimos 30 años. Sin embargo, los trabajos de distribución y correlación entre las diversas zonas del área son mínimos y desactualizados. Es por ello que se requieren estudios en este sentido con el fin de evaluar los yacimientos fosilíferos y así llenar el espacio de la escasa y dispersa información referente a este tema en América Central.

Los primeros informes sobre hallazgos de mamíferos fósiles en Costa Rica, desde 1905 hasta 1973, poseen poca información referente a la ubicación exacta y a la estratigrafía. No fue sino hasta 1974 en que los nuevos descubrimientos pudieron ser evaluados y estudiados sistemática y detalladamente por los geólogos y arqueólogos, durante el proceso de excavación de los fósiles. Las otras localidades, de las que previamente se tenían noticias (por comunicaciones verbales o por medio del desempolvamiento de publicaciones o periódicos, muchos de ellos de difícil obtención), tuvieron que ser reconstruidas estratigráficamente una o varias décadas después de su descubrimiento. Para ello se visitaron los sitios de donde se extrajo el material fósil (e.g. Nicoya, Bajo de Barrantes, San Ramón, Palmares, Turrúcares, Tibás, Santo Domingo, Agua Caliente), se entrevistaron aquellas personas que estuvieron involucradas en las excavaciones, y se visitaron bodegas en el olvido de los museos costarricenses (hay que recordar que éstos poseen enormes

problemas de financiamiento, espacio y de personal). También se participó en el proceso de recuperación de los restos de mastodontes en Santa Ana (1981) y en Tibás (1986).

Es necesario tomar en consideración que varias de las clasificaciones taxonómicas que se realizaron a principio de siglo, fueron hechas con poco e incompleto material esqueletógeno y en una época en la cual la paleomastozoología estaba en proceso de desarrollo y estudio, por lo que hay que ser cuidadoso a la hora de su utilización. No obstante, resulta interesante destacar que todos los registros (unos cinco en total) que fueron clasificados como *Cuvieronius hyodon* (en los textos antiguos con su nombre sinónimo: *Mastodon andium*) entre 1911 y 1987, resultaron correctos (véase Laurito, 1988).

Por otro lado, es bien conocido lo complicada que es la identificación taxonómica de los grandes mamíferos fósiles americanos, sus continuos cambios de nomenclatura, así como la escasa literatura sobre paleovertebradología existente en Costa Rica y Centroamérica en general.

MAMIFEROS PLEISTOCENICOS EN CENTROAMERICA

La información sobre la fauna Pleistocena centroamericana no está muy difundida en la literatura, tal y como se mencionó en el apartado anterior y mucha de ella permanece inédita. Sin embargo, los conocimientos actuales permiten establecer una visión en donde se evidencia que las faunas -salvo algunas excepciones por el efecto del filtro biológico mencionado- eran parecidas. Aquí daremos una muy breve referencia a la fauna de megamamíferos, cuyo esquema sinóptico para América Central se presenta en el Cuadro 2.

La fauna de Pasión (Río de la Pasión, Petén, Guatemala), en depósitos aluviales, incluye proboscídeos (*Cuvieronius*), carnívoros (*Felis*) y bóvidos (*Bison* ?), como representantes neárticos. El registro de notoungulados está representado por *Toxodon* y *Mixotoxodon*. Un équido (*Equus*) y *Tapirus* son los perisodáctilos. Los artiodáctilos incluyen además del bóvido,

**CUADRO 2. Cotejación de megamamíferos
pleistocenos en América Central**

Grupo zoológico			Localidad			
Mammalia	G	H	ES	N	CR	P
Carnivora						
Felidae						
<i>Felis</i>	x	x(3)	x?			
<i>Smilodon</i>			x			
Proboscidae						
Gomphotheridae						
<i>Cuvieronius</i>	x	x	x(5)	x(5)	x(5)	
<i>Haplomastodon</i>					x(7)	
<i>Serridentinus</i>	x(11)					
<i>Stegomastodon</i>				x?		
Elephantidae						
<i>Mammuthus</i>		x(4)	x(1)	x(6)	x(6)	
Mammutidae						
Mammut		x(12)				
Notoungulata						
Toxodontidae						
<i>Toxodon</i>				x	x(8)	x
<i>Mixotoxodon</i>	x	x(2)	x(9)			
Perissodactyla						
Equidae						
<i>Equus</i>		x	x	x	x	x
Gen. sp. indet.	x					
Tapiridae						
<i>Tapirus</i>	x					
Artiodactyla						
Tayassuidae						
Gen. sp. indet.	x					x
Camelidae						
<i>Camelops</i>		x				
Gen. sp. indet.	x?		x		x?	
Cervidae						
<i>Mazama</i>	x					x
<i>Odocoileus</i>	x?	x		x		x

Bovidae						
<i>Bison</i>			x			
<i>Symbos</i>					x	
Gen. sp. indet.	x				x	
Edentata						
Dasypodidae						
<i>Dasypus</i>	x					
<i>Pampatherium</i>	x					
Glyptodontidae						
<i>Glyptotherium</i>		x	x			
<i>Glyptodon</i>	x?				x	x
Megalonychidae						
<i>Megalonyx</i>	x	x	x			
Megatheriidae						
<i>Megatherium</i>	x				x	x
<i>Eremotherium</i>		x	x	x	x	x(13)
Mylodontidae						
<i>Mylodon</i>	x				x?	
<i>Paramylodon</i>	x					
<i>Glossotherium</i>					x(9)	x(9)
<i>Scelidotherium</i>						x?
Lagomorpha						
Leporidae						
<i>Sylvilagus</i>		x				
Rodentia						
Hydrochoeridae						
<i>Hydrochoerus</i>	x	x				
<i>Neochoerus</i>			x			x(10)

- G: Guatemala: Osborn (1936), Woodburne (1969).
H: Honduras: Webb y Perrigo (1984), Lucas y Alvarado (1991a)
ES: El Salvador: Storton y Gealey (1949), Webb y Perrigo (1984), Laurito (1988).
N: Nicaragua: Espinoza (1976), Reshetov (1982).
CR: Costa Rica: Segura (1942), Alvarado (1986), Gómez (1986), Laurito (1988), Lucas y Alvarado (1991b)
P: Panamá: Gazin (1957).

(W):

- (1) *M. cf. jeffersonni*
- (2) *M. cf. larensis*
- (3) *F. concolor*
- (4) *M. cf. columbi*
- (5) *C. hyodon*
- (6) *M. imperator*
- (7) *H. waringi*
- (8) *T. aff. platensis*
- (9) *G. aff. tropicarum*
- (10) *N. aff. robustus*
- (11) *S. aff. guatemalensis*
- (12) *M. americanum*
- (13) *E. rusconi*

camélidos indeterminados, los cérvidos *Mazama* y *Odocoileus*, y pécaris (*Dicotyles*). Los edentados incluyeron *Dasypus*, *Pampatherium*, *Glyptodon*, *Megalonyx*, *Megatherium*, *Myiodon*, y *Paramyiodon*, que deben haber utilizado los bosques riparios y las sabanas, mientras un caviomorfo *Hydrochoerus*, utilizaba los pantanos marginales (véase Gómez, 1986) (Figura 37).

Osborn (1926, en Osborn, 1936) describe la especie *Serridentinus guatemalensis* del Pleistoceno de Guatemala. Laurito (1988) comenta que esta especie debe aceptarse con reservas y agrega que Guatemala debe considerarse como el límite geográfico más austral de los *Serridentinus*.

La fauna de El Salvador es rica, pero con gran afinidad con la anterior y notable por el registro de *Mammuthus jeffersonni* y de bovidae (Stirton y Gealey, 1949; Webb y Perrigo, 1984), un género que, como algunos otros, debe haber existido hasta el Holoceno y en época reciente en Centroamérica (Figuras 38, 39 y 40), juzgando *cum grano salis* la inquietante referencia que hace a esos animales el padre Francisco Jiménez, en su notable **Historia Natural del Reino de Guatemala** de 1772 (Gómez, 1986).

Nicaragua, por ejemplo, posee una rica asociación faunística Neógena-Cuaternaria en donde se ha informado de diversos proboscídeos (*Stegomastodon* sp.?, *Cuvieronius hyodon*, *Mammuthus imperator*), équidos (*Amerhippus santabelenae*, *Equus* sp.), megaterios (*Eremotherium* sp.), *Taxodon burmeisteri*,



FIGURA 37. Reconstrucción realizada por el autor de una escena del Pleistoceno en un bosque ralo y de sabana arbolada con base en algunos de los vertebrados fósiles encontrados en Centroamérica. En la parte superior izquierda una pareja de perezosos gigantes (*Megatherium*), en la parte inferior un Glypton; en el centro un capibara gigante (*Neochorus*); en la parte inferior derecha una tortuga (*Pseudemys*) y un Toxodonte. En el agua una pareja de patos y al fondo una familia de mastodontes. La restauración de los fósiles está basada en los dibujos de Abel (1984, en Nilson, 1983), Scott (1937), en Halstead (1978) y Nilson (1983).

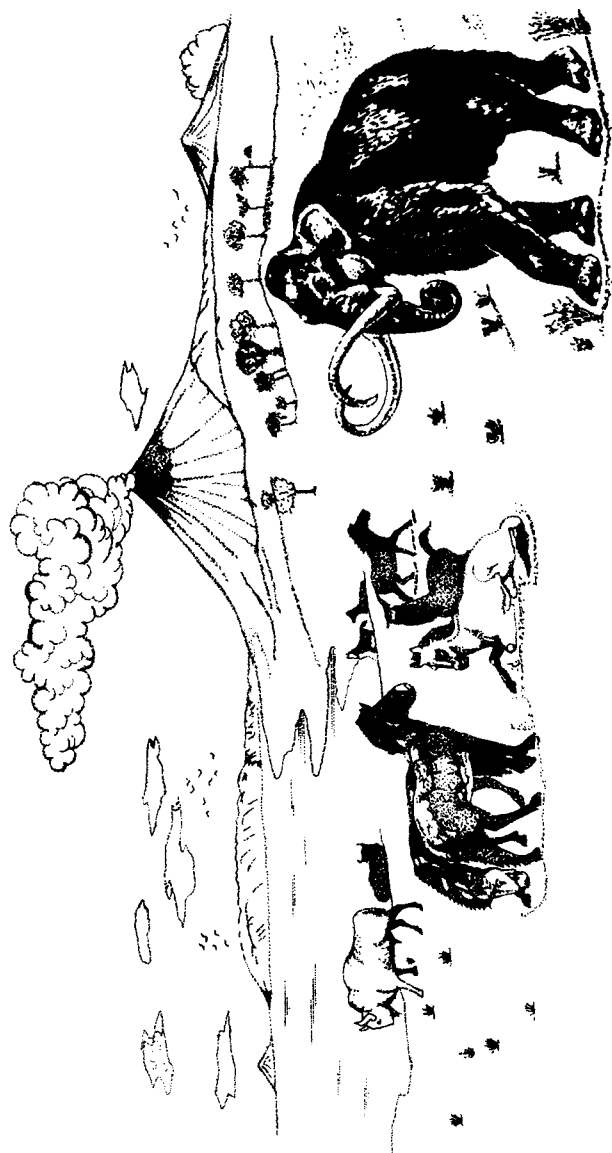


FIGURA 38. Reconstrucción realizada por el autor de una escena del Pleistoceno en una sabana y sabana arbolada (por ejemplo región de los grandes lagos de Nicaragua). A mano izquierda al fondo un grupo de bisontes (*Bison*); en primer plano un hato de caballos (*Equus*) y a mano derecha un elefante imperial (*Mammuthus*). La restauración de los fósiles está basada en Kurtén y Anderson (1980) y en Guthrie (1990).



FIGURA 39. Tigre dientes de sable (*Smilodon californicus*) procedente de California, E.U.A. (Country Museum Los Angeles). Depredadores similares a éstos mantuvieron el terror durante el Pleistoceno en el norte de América Central.

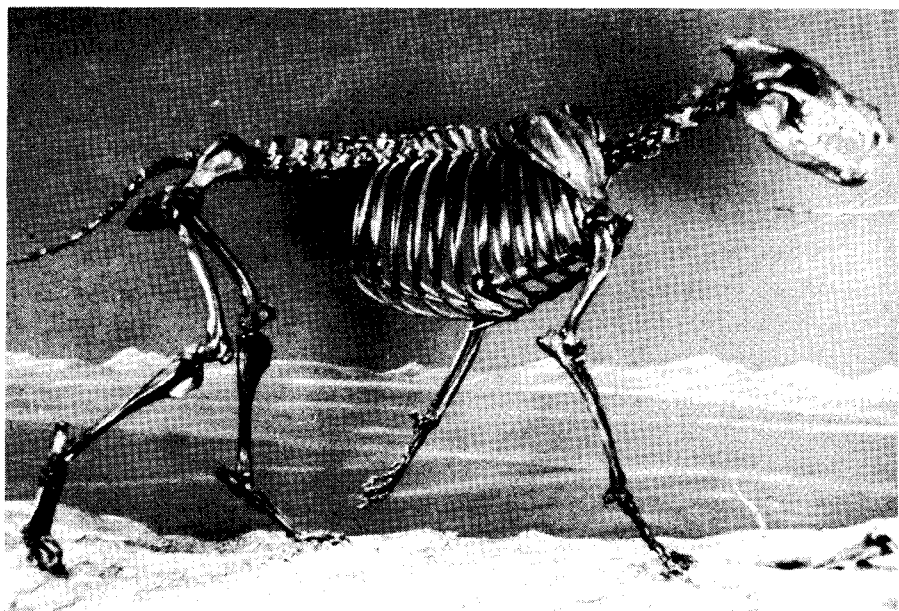


FIGURA 40. *Canis dirus*, un tipo de lobo del Pleistoceno (Country Museum, Los Angeles, E.U.A.).

venados (*Odocoileus* sp.), *Symbos* sp. (en el texto como *Scaphoceros*), *Megalonychidae*, *Entodolontillo* sp., bisontes, gliptodontes, armadillos, toxodontes, ballenas y tortugas (Espinoza, 1976; Reshetov, 1982) (Figura 38).

Otro trabajo que compila y analiza la información paleovertebradológica de México, Honduras, El Salvador y Panamá, es el de Rich y Rich (1983). Los megamamíferos extintos de Costa Rica serán tratados en el tema que sigue.

GEOLOGIA Y PALEONTOLOGIA DE LAS LOCALIDADES DE PROBOSCIDEOS EN COSTA RICA

La evaluación bioestratigráfica de los restos de mamíferos fósiles hallados en Costa Rica depende mucho de la información

que se ha podido recuperar acerca del contexto geológico donde se localizaron los restos. Muchos factores y circunstancias especiales han rodeado a los hallazgos registrados, los que no siempre han sido atendidos profesionalmente y, a veces, ni se ha tenido el cuidado de conservar los restos o de hacer registros detallados (fotografías, dibujos, preservación, ubicación exacta, catálogos, etc.). En el caso de los hallazgos más recientes se ha podido apelar a los informantes o colectores originales y se han visitado los sitios para realizar observaciones de la estratigrafía; pero en otros casos menos recientes, no se han podido suplir las deficiencias. Así, los resultados obtenidos que aquí se exponen evidencian limitaciones en la medida en que no se ha podido tener control de las circunstancias particulares que han rodeado cada caso.

A continuación se analizan los aspectos litológicos, estratigráficos y paleontológicos de los diferentes sitios en donde se han encontrado restos de proboscídeos (que son los paleovertebrados más abundantes y de los que se dispone de mejor información) agrupándose los diferentes hallazgos en tres zonas geográficas principales (Figura 41):

- a) **Región Chorotega,**
- b) **Valle Central y áreas circundantes y,**
- c) **Sector Litoral y Zona Sur.**

Los hallazgos referentes a otros órdenes de mamíferos o a restos indeterminados se describen en otro apartado.

Al observar la Figura 41 se determina que en el Valle Central y áreas vecinas existe una mayor concentración de hallazgos fósiles siguiéndole, en menor importancia, la Península de Nicoya y la Zona Sur, mientras que en otros sectores del país prácticamente no se tienen informes de sitios paleomastozoológicos. Lo anterior se debe a que estas regiones, en especial el Valle Central, son las más pobladas y cuentan con actividades de infraestructura (gran movilización de tierras) y con condiciones geológicas favorables para la preservación: morfologías llanas, zonas con influencia volcánica, agradación fluvial o represamientos naturales de cauces, grandes paleolagos, etc.

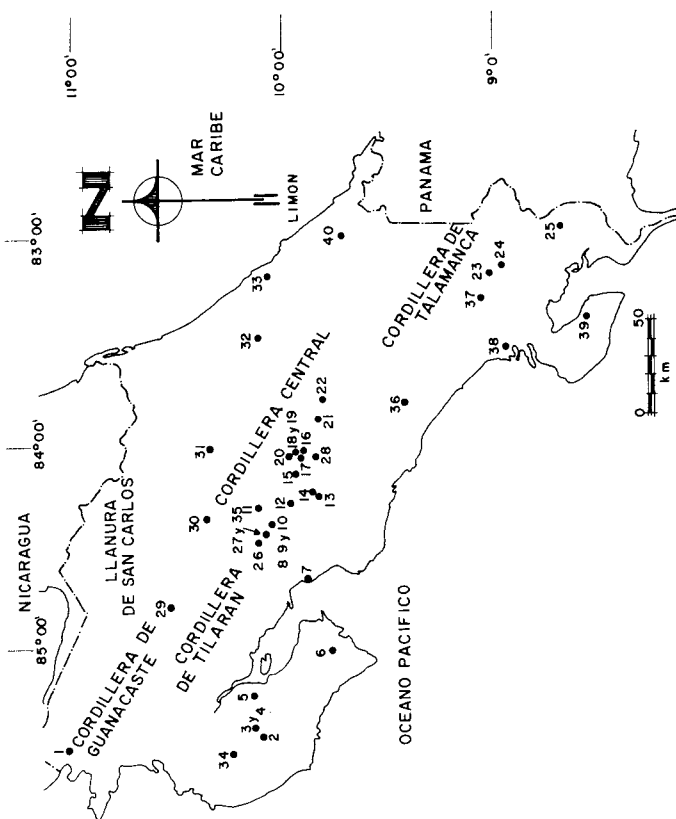


FIGURA 41. Mapa de ubicación de las principales localidades en las que se han hallado mamíferos fósiles en Costa Rica. Para el nombre de las localidades y detalles ver Cuadro 3.

La Figura 42 muestra, en forma generalizada, la distribución espacial y temporal de las principales unidades litoestratigráficas (predominantemente ígneas) implicadas en el presente estudio. Otras características estratigráficas y cronológicas complementarias, que definen a estas unidades estratigráficas son tratadas por Echandi (1981), Alvarado (1984), Sprechman (1984) y Alvarado *et al.* (1993).

Referente a la Figura 43, se debe tener presente que las correlaciones presentadas se basan en criterios litoestratigráficos y de relaciones estratigráficas, ambas en esencia diacrónicas. Para establecer correlaciones cronoestratigráficas, que por definición son isócronas, es necesario aplicar otros métodos de análisis. Además algunas columnas son compuestas (idealizadas) con base en la geología local.

En el Cuadro 3 se presentan, resumidamente, algunos detalles de interés general sobre los hallazgos de megamamíferos Pleistocenos en Costa Rica, incluyendo el número de la colección en el catálogo.

Región Chorotega

Hacienda Animas: en la Hacienda Animas, ubicada a 5,5 km al este de la Cruz de Guanacaste, cerca de la frontera con Nicaragua (Figura 47), se encontró un molar completo de *Cuvieronius hyodon* (en el texto original con su nombre sinónimo *Mastodon andium*) junto con una parte del maxilar inferior derecho. Estos restos fueron colectados por don Anastasio Alfaro (Alfaro, 1911; Meléndez, 1954; Cat. Museo Nacional). De acuerdo con Laurito (1988), el material está constituido por un molar segundo superior derecho muy bien preservado, tanto la corona como su raíz, en un estado de desgaste avanzado que afecta a todos los lófos. Agrega que perteneció a un individuo adulto macho de *C. hyodon* (Cuadro 3).

Estos restos se conservan en el Museo Nacional de Costa Rica pero no se cuenta con datos acerca del contexto estratigráfico en que fueron encontrados. La geología regional indicada que existen ignimbritas del Pleistoceno y depósitos aluviales recientes.

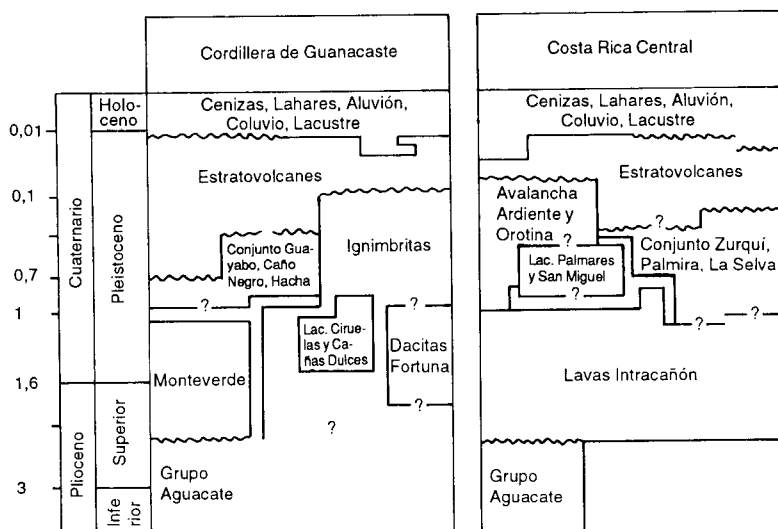


FIGURA 42. Cuadro sinóptico de correlación estratigráfica de las principales unidades litoestratigráficas del Plioceno Superior-Cuaternario de Guanacaste y Valle Central.

Nicoya

En 1933, José Castillo y José María Briceño recuperaron el fémur (88 cm de largo) de un mastodonte en los depósitos aluviales del río Quirimán, Nicoya, que fue adquirido por el profesor Manuel Valerio (Segura, 1938, 1941, 1942).

Igualmente, en alguna localidad de Nicoya, Rómulo Valerio halló parte de un molar de un *Gomphotherium* sp. (en el texto como *Trilophodon* sp.) clasificado por el Dr. E. S. Rigg del Field Museum de Chicago (Cat. Museo Nacional; Segura, 1942; Meléndez, 1954). Alvarado (1986) comenta que esta clasificación taxonómica es dudosa. En efecto el molar fue analizado por Laurito (1990), concluyendo que se trata de un *Cuvieronius hyodon*.

Más recientemente, en una pequeña quebrada cerca de la población de Nicoya (238.200N - 376.650W, Hoja Matambú), la Sra. Mayra Gutiérrez y el Sr. Ricardo Zúñiga hallaron en 1984 unos molares y otros fragmentos esqueletógenos, que fueron colectados posteriormente por el Sr. José Antonio Vásquez (Figura 41). Los restos se encontraban enterrados a 1,5 m en un suelo arcilloso de

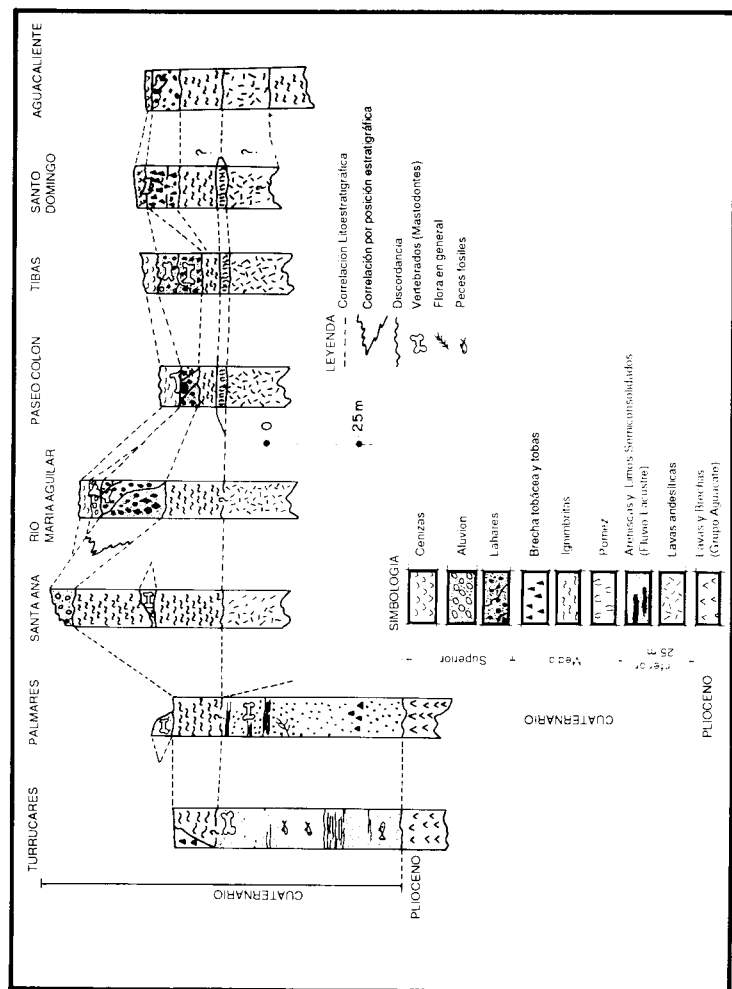


FIGURA 43. Correlaciones litológicas de algunas localidades fosilíferas del Valle Central.

CUADRO 3. Algunos de los hallazgos de megamamíferos Pleistocenos en Costa Rica. Para ubicación ver figura 41.

NOMBRE DE LA LOCALIDAD	UBICACION	ALTURA (metros)	REFERENCIA	COLECTOR O INFORMADOR	AÑO	CLASIFICACION ORIGINAL	NUMERO COLECCION	NUEVA CLASIFICACION (sensu Lucas y Avarado en prensa)
1. Hacienda Las Animas	337.250N -363.200W Bahía de Salinas	~ 200	Afaro (1911) Segura (1938, 1942)	Anastasio Afaro	-	<i>Mastodon andium</i>	860 MN	<i>Cuvieronius hyodon</i>
2. Quilmán de Nicoya	-235.000N 370.800W Cerro Brujo	~ 200	Segura (1938, 1942)	Manuel Valerio	1933	<i>Mastodon</i> sp. (sensu Meléndez, 1954)	MNCR-26385 862 MN	Fémur indeterminado de mastodonte
3. Nicoya 1	237.000N 377.000W Matambú	120	Segura (1942) Catt. M.N.	Rómulo Valerio	1940?	<i>Trilophodon</i> sp.	CFM 810 A MN	Mastodonte
4. Nicoya 2	238.200N -376.650W Matambú	~ 120	Avarado (1986)	Mayra Gutiérrez Ricardo Zúñiga Guillermo Avarado	1984	-	CF-2892 EG	
5. Barra Honda (Rio Nacua-me)	236.750N 391.500W Matambú	10	Mora (1981) Laurito (1990) Laurito et al. (1993)	Vetsalio Rivas Rudolf Fischer Eduardo Vega	-	<i>Mastodon americanus</i> (sensu Mora, 1981) <i>C. hyodon</i> (sensu Laurito, 1990) <i>Equus</i> sp.	CF-946 EG	<i>Haplomastodon waringi</i>
6. San Fernando	198.800N -418.500W	300	Avarado (1986)	César Laurito Ronald Vaherde Diana Pizarro Ana Valverde	1984	<i>Mastodonte</i> EG	CF-3086	
7. Playa del Silencio	-207.600N 457.500W	20	Gutiérrez (1983a) Avarado (1986)	Enrique Quesada	1962	<i>Mammuthus imperator</i> (sensu Laurito, 1988)	CM	Perdido
8. Buenos Aires de Palmares	228.500W -450.000W Naranjo	~ 990	Avarado (1986)	César Dóndoli	-	<i>mastodonte</i>	-	Perdido
9. Quebrada Fierro	229.500W 489.650W Naranjo	~ 940	Avarado (1986)	Rodrigo Salenz Ronald Chaves	1971	Caballo, camélido? glyptodonte mastodonte	-	Perdidos

NOMBRE DE LA LOCALIDAD	UBICACION	ALTURA (metros)	REFERENCIA	COLECTOR O INFORMADOR	AÑO	CLASIFICACION ORIGINAL	NUMERO COLECCION	NUOVA CLASIFICACION (sensu Lucas y Alvarado en prensa)
10. Candelaria (Quebrada Grande) de Palmares	224.300N 488.750W Naranjo	840	Laurito (1988), en este trabajo	Luis Rojas Ibo Eco. Rivas Juan Vicente Guerrero	1986	<i>Cuvieronius hyodon</i> (sensu Laurito)	A2CL MN	<i>Cuvieronius hyodon</i>
11. Ciri de Naranjo	233.300N -486.000W Naranjo	-1200	Segura (1940, 1942)	E. Araya	1940	<i>Triphodon</i> sp.	840 MN	<i>Cuvieronius</i>
12. San Miguel de Turricares	214.400N 501.500W Rio Grande	- 580	Gutiérrez (1963b) Segura (1963)	Jorge Mora Rodolfo Castro Antibal Chaves	1963 1971	<i>Triphodon</i> sp. (sensu Segura, 1963)	-	Perdido
13. San Rafael de Puriscal	202.500N -504.600W Rio Grande	- 780	Alfaro (1911)	-	-	-	-	Perdido
14. Claras de Guayabo de Mora	204.500N -507.000W	- 900	Alvarado (1986) Laurito (1988)	Angel Murillo	-	<i>Cuvieronius hyodon</i> (sensu Laurito, 1988)	SA	
15. Santa Ana	214.200N 514.850W Abra	840	Alvarado (1986)	Francisco Oviedo Luis Hurtado de Mendoza	1981	<i>Cuvieronius hyodon</i> (Alvarado, 1986)	UCR-258 CF-3087 SA, EG	<i>Cuvieronius hyodon</i>
16. Rio Maria Aguilar	-211.200W 527.000W Abra	- 1100	Alfaro (1913)	Anastasio Alfaro	1910	<i>Mastodon andium</i>	861 MN	<i>Cuvieronius hyodon</i>
17. Paseo Colón	-213.200N 526.900W Abra	-1140	Alvarado (1986)	Carlos Aguilar	1970	-	SA	<i>Cuvieronius hyodon</i>
18. Tibás 1	215.000N -527.850W Abra	-1150	Shanks et al. (1977)	M. Shanks y otros	1974	<i>Cuvieronius hyodon</i> (sensu Laurito, 1988)	MNCR-26389 MN	<i>Cuvieronius hyodon</i>
19. Tibás 2 Ferrado	214.800N -528.100W Abra	1160	Laurito (1986)	Arnoldo Condero Juan Vicente Guerrero	1986	<i>Cuvieronius hyodon</i>	S.J.14CH MN	<i>Cuvieronius hyodon</i>
20. Santo Domingo	216.550N 526.300W Abra	1000	Alvarado (1986)	Jesús Solarte	1981	-	SA	Indeterminado

NOMBRE DE LA LOCALIDAD	UBICACION	ALTURA (metros)	REFERENCIA	COLECTOR O INFORMADOR	AÑO	CLASIFICACION ORIGINAL	NUMERO COLECCION	NUEVA CLASIFICACION (sensu Lucas y Alvarado en prensa)
21. Agua Caliente	-202.700N -543.000W Islanú	- 1410	Tristán (1921) Echeverría (1960) Castillo Laurito (1988)	Carlos Umaña Francisco José A. Echeverría José F. Tristán	1921 y 1960	<i>Cuvieronius hyodon</i> (sensu Laurito, 1988)	ME MN	<i>Cuvieronius hyodon</i>
22. Cachi	201.000N -558.000W Tapantí	-1060	Cat. Museo Nac.	Alfonso Segura	1943	<i>Mastodon andium</i> (Cat. Mus. Nac.) <i>C. hyodon</i> (sensu Laurito, 1988)	MNCR-26387 784 MN	<i>Cuvieronius hyodon</i>
23. Potrero Grande	327.000N -555.000W Piedras Blancas	- 140	Cat. Museo Nac.	Carlos H. Gallardo	-	<i>Mastodon</i> sp. (Cat. Mus. Nac.)	-	Perdido
24. Tablas	-323.000N 560.000W Coto Brus	- 300	Avarado (1986)	Claudio Ugalde	1973	-	-	Perdido
25. Ciudad Nelly	289.700N -580.000W Canoas	- 70	Avarado (1986)	Jorge André	1985	-	-	Perdido
26. Bajo Barranles	232.250N 479.020W Miramar	- 900	Valerio (1939) Segura (1942, 1963)	Alberto Brenes Juvenal Valerio Rómulo Valerio	1934	<i>Toxodon aff. platensis</i> <i>Megatherium</i> sp. milodonte	MN	
27. San Ramón	-230.000N 484.350W Naranjo	-1060	Segura (1942)	Eliseo Gamboa	-	<i>Equus</i> sp. (sensu Segura, 1942)	767B MN	Perdido
28. Aserri	202.000N 521.000W	-1840	Alfaro (1911, 1913) Avarado (1986)	Carlos Riolte Anastasio Alfaro	-1905	<i>Equus fraternus</i> (sensu Alfaro, 1911, 1913) <i>Equus</i> sp. indet. (sensu Alvarado, 1986)	ANH 859	Perdido

NOMBRE DE LA LOCALIDAD	UBICACION	ALTURA (metros)	REFERENCIA	COLECTOR O INFORMADOR	AÑO	CLASIFICACION ORIGINAL	NUMERO COLECCION	NUEVA CLASIFICACION (sensu Lucas y Alvarado en prensa)
29. Gualuso (San Rafael)	-295.000N 448.800W Gualuso	- 30	Gómez (1986)	Luis Diego Gómez	-	<i>Glossatherium</i> aff. <i>tropicarum</i> (sensu Gómez, 1986)	-	Perdido
30. Pital de San Carlos	-270.500N 506.400W Aguas Zarcas	- 150	Gómez (1986)	Luis Diego Gómez	-	<i>Glyptodon</i> <i>Eremotherium</i> sp. (sensu Gómez, 1986)	-	Perdido
31. Sarapiquí	-271.000N 536.000W Río Cuarto	- 30	Gómez (1986)	Luis Diego Gómez	-	<i>Glyptodon</i>	-	Perdido
32. Siquirres	231.000N -590.000W Bonilla	- 60	Gómez (1986)	Luis Diego Gómez	-	<i>Glyptodon</i>	-	Perdido
33. Saborío	228.000N -620.000W Molín	- 5	Segura (1942)	Humberto Lizano	-	<i>Equus</i> sp.	811 A MN	Perdido
34. Santa Cruz	-250.000N 362.000W DWRá	- 50	Alfaro (1911)	Miguel Brenes	-	<i>Megamamillero</i> Indet.	-	Perdido
35. San Ramón (Colegio Sta. Monjas 200 m norte)	-230.000N 465.000W	-1050	Cat. Museo Nac.	Federico Zamora	1966	<i>Megamamillero</i> Indet.	MN 10	Perdido

MN: Museo Nacional de Costa Rica

EG: Escuela Centroamericana de Geología, Universidad de Costa Rica

SA: Sección de Arqueología, Universidad de Costa Rica

ME: Museo Histórico Etnológico de Cartago, Colegio San Luis Gonzaga

CM: Country Museum, Los Angeles (E.U.A.)

ANH: American Natural History Museum, New York

color verdoso con clastos angulares y cantos de rocas sedimentarias antiguas (Alvarado, 1986).

El molar posiblemente corresponde igualmente al de un *Cuvieronius hyodon* y se halla depositado en la colección de fósiles de la Escuela Centroamericana de Geología (Lucas y Alvarado, en prensa a).

Barra Honda (río Nacaome)

En el río Nacaome aflora un conglomerado fluvial del Cuaternario en el que se localizaron los restos más completos de un mastodonte hallados hasta ahora en Costa Rica. Mora (1981) describe e ilustra por primera vez este hallazgo y con base en una determinación preliminar e inédita realizada por el Dr. R. Fischer (Universidad de Hannover), se le identifica como un *Mammuth americanum* (en el texto como *Mastodon americanus* Kerr). No obstante, P. Tassy (com. esc., en Alvarado, 1986) comenta que se trata de una especie diferente de proboscídeo bastante primitivo.

En un estudio ulterior, Laurito (1988, 1990) evaluó este importante hallazgo fosilífero y lo reclasificó como *Cuvieronius hyodon*. No obstante, el más reciente estudio basado en el análisis del incisivo (Lucas y Alvarado, 1991b), indica que se trata de un *Haplomastodon waringi* (Figuras 44, 45, 46 y 47). Este es el primer reporte de este género y especie en América Central, siendo en cambio abundantes los mismos en Sudamérica (e. g. Simpson y Paula Couto, 1957; Parodi, 1962; Bombin y Huertas, 1981).

La localidad se encuentra a 400 m al este del cruce a Copal, sobre la carretera Quebrada Honda-Nicoya, al suroeste del Cerro Barra Honda (236.750N-391.500W, Hoja Matambú).

Los restos, entre los cuales sobresale una mandíbula bien conservada, parte de un incisivo y varios fragmentos de las extremidades, fueron colectados por el Sr. Vetsalio Rivas de San Juan de Quebrada Honda (Figura 41). Las dimensiones de la osamenta son relativamente pequeñas y el desgaste de la dentadura no es fuerte; se trató de un individuo joven (Mora, 1981). La mandíbula presenta dos terceros premolares y dos primeros molares y residuos de los segundos premolares. La sínfisis se



FIGURA 44. Vista oclusal de la mandíbula de un *Haplomastodon waringi*, río Nacaome, Barra Honda, Costa Rica.



FIGURA 45. Maxilar inferior y dos molares de repuesto del mastodonte (*Haplomastodon waringi*) hallado cerca de Barra Honda, Nicoya, Costa Rica.

0 5 cm



FIGURA 46. Incisivo del mastodonte (*Haplomastodon waringi*) con su banda de esmalte en su parte superior de Barra Honda, Nicoya, Costa Rica.

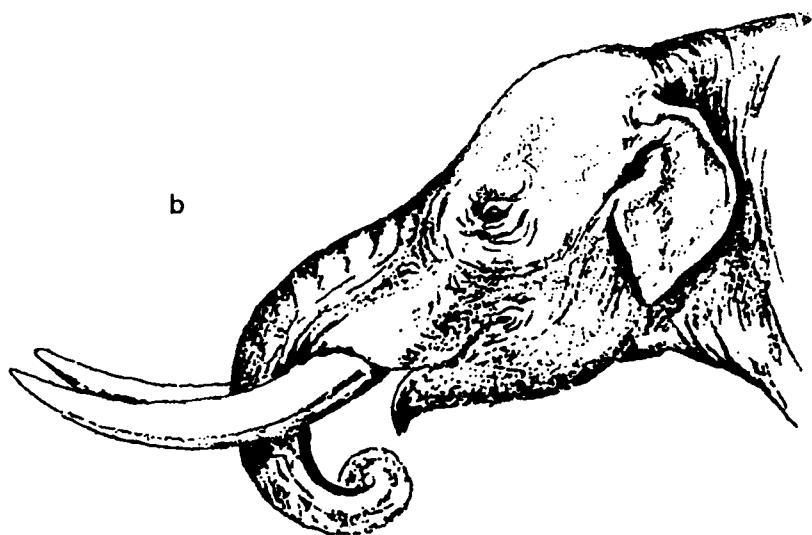
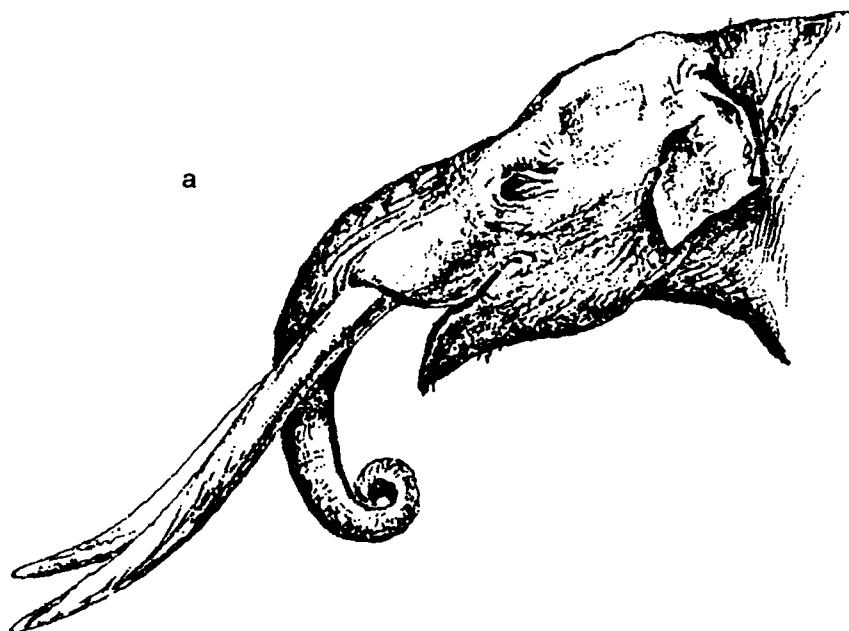


FIGURA 47. a: *Cuvieronius hyodon*; b: *Haplomastodon waringi*
(Tomado de Snarskis et. al., 1977).

prolonga en un pico estrecho, doblado hacia abajo, parcialmente anquilosada por tratarse de un individuo juvenil (Laurito, 1988, 1990). Los restos de este hallazgo forman parte de la colección de Fósiles de la Escuela Centroamericana de Geología, Universidad de Costa Rica (Cuadro 3). Recientes excavaciones por iniciativa del Museo Nacional de Costa Rica conllevaron al hallazgo de nuevos restos fósiles en esta localidad, incluyendo peces, placas de tortugas (e. g. *Rhinoclemmys* sp.), de caballo (*Equus* sp.) y de un bivaldo de agua dulce (*Unio* sp.), caracterizando una fauna continental (Laurito *et al.*, 1993). Nuevos restos fósiles de gran valor están en proceso de estudio (E. Vega, com. verbal 1993).

San Fernando

Cerca de la población de San Fernando (198-199N-418-419W, Hoja río Ario), en la finca del Sr. Francisco Vindas (Península de Nicoya) se desenterraron los restos de un gran mamífero fósil en febrero de 1984, por intervención de un grupo de geólogos y estudiantes de geología. Los restos óseos, representados por el carpo y metacarpo de un mastodonte y otras piezas más (P. Tassy, com. esc., 1986), se hallaban incluidos en un depósito "palustre" local, cerca de la naciente de una quebrada. En años anteriores se habían extraído varias piezas grandes (vértebras) que se extraviaron o fueron dañadas por maquinaria pesada y por el ganado (Hallaron..., 1984; R. Valverde, com. verb., 1986). Los restos esqueletógenos se encuentran en la Colección de Fósiles de la Escuela Centroamericana de Geología.

Valle Central y áreas circundantes

Palmares: en un tajo de Buenos Aires de Palmares (Figuras 3 y 5) se encontraron los restos de un proboscídeo, incluidos en un depósito lacustre local que sobreyace a una ignimbrita (Dóndoli, com. verb., 1982). La ignimbrita es de color gris, pobremente soldada, compuesta de llamas de pómez negro (*fiammes*) por lo común de 1 a 3 cm de diámetro, pudiendo algunas de ellas alcanzar más de 6 cm. Su espesor aflorante es de unos 5,5 m.

Sobreyaciendo a la ignimbrita, por una marcada discordancia erosional, se observa un depósito fluvio-lacustre lenticular de 3,5 m de espesor máximo, constituido hacia la base por capas de arenas medias hasta guijarrosas amarillentas, sobre las cuales reposan limos grises, café claros, blancuzcos y rosados tenues. Algunas de las capas de arenas presentan gradación normal. Una gruesa cubierta de suelo laterítico se sobrepone a esta secuencia sedimentaria continental.

Según R. Sáenz (com. verb., 1985), otra localidad en donde se encontraron múltiples fragmentos esqueletógenos de vertebrados fósiles, se localiza en los alrededores de la confluencia de la Quebrada Fierro con el Río Grande, sobre la carretera Bernardo Soto, en la región de Palmares. El yacimiento fosilífero principal se hallaba a unos 100 m antes del puente sobre el río Grande, cerca de la confluencia citada. De él sobresalían los molares, posiblemente correspondientes con un pequeño caballo, un probable camélido, las placas de un glyptodonte o de un armadillo, los dientes de algún tipo de roedor grande, huesos de pájaros y otros animales pequeños indeterminados. Chaves (Encontraron..., 1971), Fonseca (1971) y los señores Manuel Sagot, José Francisco Alvarado y Manuel Elizondo, igualmente informan del hallazgo de varios fragmentos de huesos en las cercanías de Palmares (Alvarado, 1986).

En esta región afloran los depósitos fluvio-lacustres de Palmares constituidos por limos, limos arenáceos, arenas volcánicas hasta arenas guijarrosas de pómez, así como lechos subordinados de tierra de diatomeas. Estos sedimentos inconsolidados se presentan tanto interestratificados como masivos. Están expuestos en los alrededores de Palmares, San Ramón y Naranjo. Fueron mencionados por primera vez por Dóndoli en 1943 y descritos por él en 1951 (Dóndoli, 1951).

Los limos y limos arenáceos de esta zona varían desde café claro a rosado claro. Las areniscas y areniscas conglomerádicas están constituidas principalmente por fragmentos de pómez de menos de 1 mm de diámetro hasta 10 x 19 cm (por lo común de 1 mm a 5 cm) y fragmentos de lavas (e.g. andesitas con dos piroxenos) hasta 5 cm de diámetro, contenidos en una matriz limo-arenácea constituida por arenas volcánicas y cristales de

plagioclasa, biotita, muscovita y piriboles. Algunas capas de arenas poseen bolita de limo con núcleos de arena volcánica de hasta 2 cm de diámetro (pisolitas). Otras son cenizas retrabajadas (cineritas) de gris oscuro a negro. En algunos sitios se encuentran lentes blancuzcos de tierra de diatomeas que rara vez alcanzan un metro de grosor (Dóndoli, 1951; Alvarado, 1986; Mathers, 1989).

Estos sedimentos fueron depositados en una o varias cuencas lacustres con aportes de corrientes fluviales de alta energía y con fases de depositación de baja energía. Como estructuras sedimentarias se observa laminación paralela e inclinada, evidenciadas por cambios de color y de granulometría. Además se observan otras estructuras de carga, gradación normal e inversa (observable en las arenas conglomerádicas de pómez), estructuras de erosión y relleno. Otras estructuras penecontemporáneas son pequeños pliegues y fallas de compactación. Son notorias las variaciones laterales y verticales de facies en estos sedimentos.

La pómez muy probablemente proviene de la erosión de los flujos piroclásticos que se presentan al norte entre la región de Zarcero y Lajas. Los estratos de cineritas y las pisolitas indicarían un vulcanismo andesítico contemporáneo a la formación del lago. Estos depósitos lacustres poseen un espesor ligeramente superior a 50 m. Sobreyacen a rocas del Grupo Aguacate y a su vez están sobreyacidos por ignimbritas. Con base en su posición estratigráfica se infiere una edad Pleistocena (Rodríguez, 1976; Vargas, 1976), lo cual parece estar confirmado por el hecho de que el flujo pumíceo descrito (localidad de Zarcero) fue datado con K/Ar en menos de 1,4 m.a. (Appel, 1990).

Cerca de la confluencia de la quebrada Presa con la quebrada Grande, por el puente sobre la carretera que conduce de Palmares a Santa Eulalia, los señores Juan Luis Rojas Rojas e Ibo Francisco Rojas Jara informan, a finales de 1986, del hallazgo de un fragmento de mastodonte, el llamado mastodonte de la Candelaria (Figura 48). Se trata de parte del ramo mandibular izquierdo de una hembra adulta de *Cuvieronius hyodon*, restos de una escápula, huesos largos y costillas (Laurito, 1988).

Se encontraban enterradas a escasos 40 cm dentro de un delgado suelo desarrollado sobre un depósito aluvial constituido

por guijarros, arenas y cantos rodados de lavas con diferentes grados de alteración hidrotermal, algunos fragmentos angulares a subangulares de sílice amorfa y casuales jaspes sanguíneos y prismas de cristal de roca. Este depósito aluvial, con un espesor máximo de 2 m, sobreyace al depósito lacustre de Palmares, que en esta localidad está representado por arenas blancuzcas y cafés con fragmentos de pómez. Aflora a lo largo de la vertiente del cauce de la quebrada Presa con un espesor mínimo de 20 m hasta la vega de este lecho meandriforme. Los depósitos aluviales fosilíferos están expuestos en la parte superior del cauce, de ahí que geológicamente sean “colgados”, representando los sedimentos de la ancestral Quebrada Piedra. Por eso, se estima que la edad del depósito aluvial es bastante antigua, quizás del Pleistoceno Superior, aunque no se puede precisar por el momento una fecha exacta.

Cirrí de Naranjo

En esta localidad, E. Araya en 1940 encontró un molar que lo obsequió al Museo Nacional y fue enviado para su estudio al Field Museum de Chicago (Segura, 1942) que se asocia con un *Gomphotherium* sp. (en el texto original como *Triophodon* sp.), pero hoy día se considera errónea esta clasificación (Alvarado, 1986). El molar fue analizado por Lucas y Alvarado (en prensa b) concluyendo que se trata más bien de un *Cuvieronius hyodon*. En esta región afloran cenizas del Cuaternario Superior (Figuras 41 y 42).

San Miguel de Turrúcares

En las inmediaciones de Turrúcares, en 1963, se encontraron varios molares, una porción de la rama mandibular inferior izquierda y huesos de las extremidades, que fueron determinados como pertenecientes a un *Gomphotherium* sp. (en el texto como *Trilophodon* sp.) por Alfonso Segura Paguaga (Gutiérrez, 1963 a; Segura, 1963). Hay que tomar en cuenta que estos depósitos

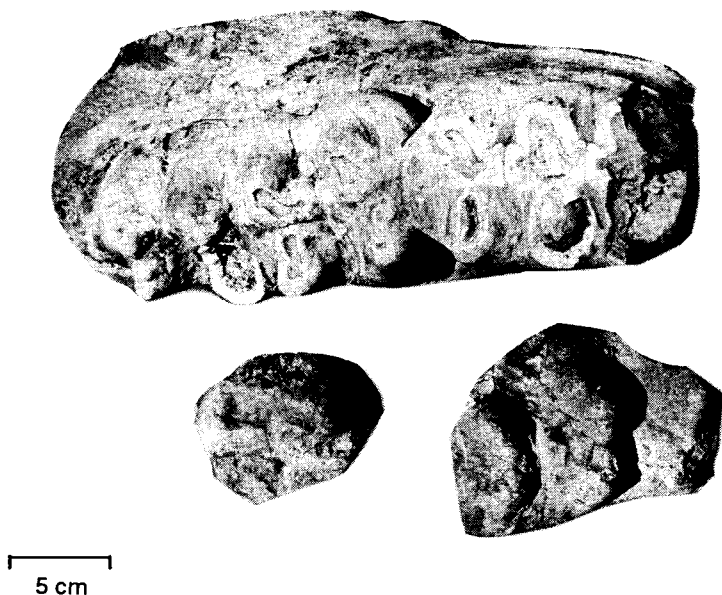


FIGURA 48. Ramo mandibular izquierdo de *Cuvieronius hyodon* procedente de la Candelaria, Palmares, Costa Rica.

lacustres son de edad Pleistocena (Madrigal, 1960; Sandoval, 1966) y que la distribución bioestratigráfica del género *Gomphotherium* es Mio-Pliocena (Harno, 1970; Paula Couto, 1979), lo cual marca una clara incongruencia en los datos y por ello, hoy día, se excluye la posibilidad de un hallazgo de *Gomphotherium* en estos sedimentos Pleistocenos (Alvarado, 1986).

El yacimiento fosilífero, hallado por Jorge Mora y Rodolfo Castro, era muy superficial, en un terreno inestable, suave y arcilloso (Gutiérrez, 1963 a). Junto al hallazgo del proboscídeo, se encontraron fragmentos esqueletógenos de un mamífero pequeño (Segura, 1963).

Sandoval (1966) informa de hallazgos de restos de vertebrados mayores que a su criterio podrían corresponder a mastodontes, al contacto de la ignimbrita con los sedimentos lacustres.

En 1971 se informó de nuevos hallazgos cerca de la casa de Aníbal Chaves (Fósiles de..., 1971), que se ubica a unos 300 m al noroeste de San Miguel de Turrúcares (241.400N-501.500W, Hoja Río Grande). El autor desconoce si esta localidad corresponde con la del hallazgo de 1963. En este sitio, en la parte inferior de una loma, se hallaron los restos esqueletógenos (A. Chaves, com. verb., 1983) incluidos en depósitos lacustres (principalmente constituidos por limos y arenas). Sobre estos sedimentos se observa una brecha volcánica formada por fragmentos angulares a subredondeados de lavas centimétricas a decimétricas, incluidas en una matriz vulcarenítica. Su espesor es de aproximadamente 3 m (Figuras 41 y 43).

Dada la importancia estratigráfica que presentan estos sedimentos dentro de la historia geológica del Cuaternario de Costa Rica y por su claro potencial fosilífero, se describen a continuación algunos aspectos geológicos de interés.

El lacustre de San Miguel aflora en los alrededores de San Miguel de Turrúcares y fue mencionado por primera vez por Dóndoli (1951). Se trata de depósitos fluvio-lacustres constituidos por sedimentos diatomíticos junto con capas y lentes de arcillas, areniscas, areniscas volcánicas (cineritas) y areniscas con clastos de pómez. Suelen mostrar gradación normal, laminación paralela, inclinada y ondulante, evidenciada por cambios de color y de granulometría. Presenta además estructuras de carga y pequeñas fallas de compactación. Sandoval (1966) con base en perforaciones reconoce las siguientes litofacies:

- **Litofacies de sedimentos pumíceos:** definida por una espesa capa de materiales piroclásticos ácidos, constituidos por cenizas, arenas y tobas pumíceas. Puede alcanzar un espesor de más de 30 m.
- **Litofacies de tierra de diatomeas:** sobre los sedimentos anteriores descansan estratos blancos de sedimentos diatomíticos, de espesor variable (10 m es el máximo informado), con intercalaciones de pocos centímetros de espesor de sedimentos piroclásticos, generalmente cenizas finas a gruesas con pómez (Madrigal, 1960; Sandoval, 1966).

Esta tierra de diatomeas puede presentar diferentes colores cuando se encuentra interestratificada con sedimentos terrígenos (Montero, 1974).

- **Litofacies de sedimentos piroclásticos:** sobre la litofacies anterior se observan sedimentos piroclásticos andesíticos con un espesor de 15 m (Sandoval, 1966). Estos sedimentos están constituidos por capas de arenas y cenizas (tobas) de color café claro hasta gris, ocasionalmente con tierras de diatomeas, granos de pómez y materia orgánica (Madrigal, 1960; Sandoval, 1966).

Esta unidad posee un espesor de aproximadamente 50 m (Sandoval, 1966; Montero, 1974). Sobreyace a lavas del Grupo Aguacate (Plioceno) y subyace, en diferentes sectores, a ignimbritas, tobas brechoides y brechas (Madrigal, 1960; Sandoval, 1966; Montero, 1974).

Los depósitos fluvio-lacustres de Palmares-San Ramón y de San Miguel, pese a que presentan una diferencia de altura de unos 300 a 400 m (Cuadro 3), con gran probabilidad representan eventos contemporáneos, tal y como lo sugiere su posición estratigráfica y la presencia de clastos pumíceos. Las ligeras diferencias corresponden con una gran variabilidad de facies laterales y verticales, que están en función del grado de energía de las aguas tributarias, tamaño de las cuencas y de los diferentes agentes que contribuyeron a un mayor o menor aporte de detritos volcánicos. La cercanía de la cuenca de Palmares-San Ramón a los aparatos volcánicos activos, con respecto a la cuenca lacustre de San Miguel, favorece la existencia de mayores depósitos volcanoclásticos en la primera. El desarrollo de los depósitos de diatomita se vio favorecido por una abundante fuente de sílice, en el estado amorfo del vidrio (cenizas y pumitas). Los depósitos lacustres de Palmares y los de San Miguel, pueden corresponder perfectamente con dos unidades litoestratigráficas, cada una con el rango de Formación.

Puriscal

En San Rafael de Puriscal, San José, se halló un fragmento de un pequeño molar de mastodonte (Alfaro, 1911). Cerca de esta

localidad, en Claras de Guayabo de Mora, Angel Murillo Salazar colectó dos molares algo desgastados pero bien preservados de otro mastodonte (Figuras 41 y 49). Estos últimos molares forman parte de la colección en la Sección de Arqueología de la Universidad de Costa Rica y fueron asociados por Laurito (1988) a un *Cuvieronius hyodon*.

Santa Ana

Este es uno de los hallazgos de restos de mastodonte que han ameritado estudio en más detalle, gracias al oportuno aviso del Sr. Francisco Oviedo a la Sección de Arqueología y a la Escuela de Geología de la Universidad de Costa Rica, en 1980. Luego de un reconocimiento inicial del sitio, realizado por el arqueólogo Luis Hurtado de Mendoza, ubicado a unos 2,5 km al noroeste de Santa Ana, en la garganta del río Uruca, se decidió realizar excavaciones de prueba para recuperar muestras osteológicas y explorar la posibilidad de asociación con indicios o evidencia de actividad humana. Con el aporte económico del Instituto Smithsonian, Washington D.C., y el apoyo institucional de la Universidad de Costa Rica, se realizaron las excavaciones en 1981, bajo la dirección de los arqueólogos Luis Hurtado de Mendoza y Oscar Fonseca. Los estudios geológicos y bioestratigráficos fueron realizados por el autor y las fechas de radiocarbono (C^{14}) se lograron gracias al apoyo económico del Smithsonian.

Los restos de un mastodonte estaban contenidos en depósitos fluviales (Figura 50). Estos depósitos fluviales están incluidos lenticularmente dentro de dos diferentes unidades de ignimbritas. Estas ignimbritas se correlacionan litoestratigráficamente con la unidad llamada Formación Avalancha Ardiente. La ignimbrita inferior aflora cerca de la confluencia del río Corrogres con el Uruca. Es de color gris a gris rojizo claro, poco soldada, compuesta por llamas de vidrio negro de 0,2 a 10 cm de diámetro (ocasionalmente 35 cm) y fragmentos de lavas de 0,5 a 10 cm de diámetro en una matriz vitroclástica-cristalina. El espesor aflorante de esta ignimbrita es de unos 18 m, alcanzando 29 m en perforaciones efectuadas en las inmediaciones de esta localidad (Echandi, 1981, p. 27).

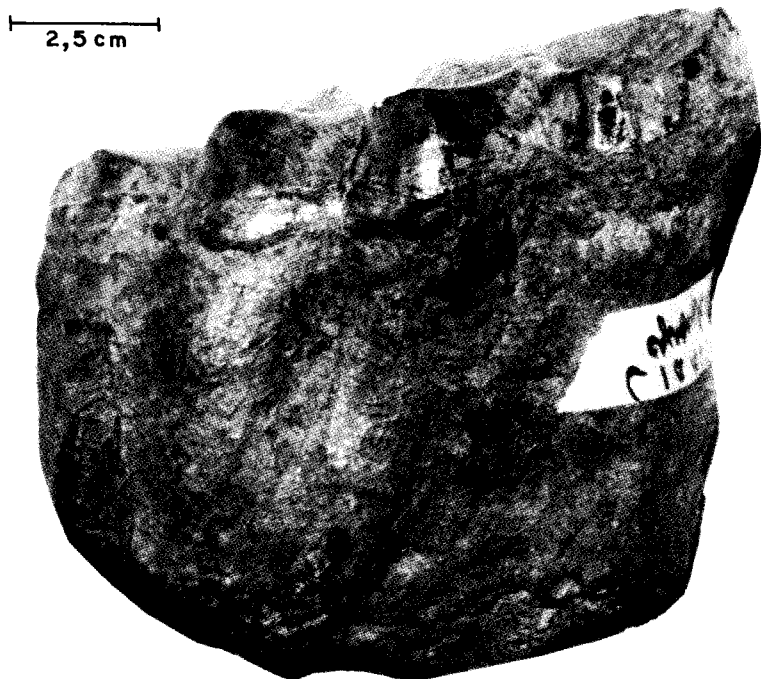
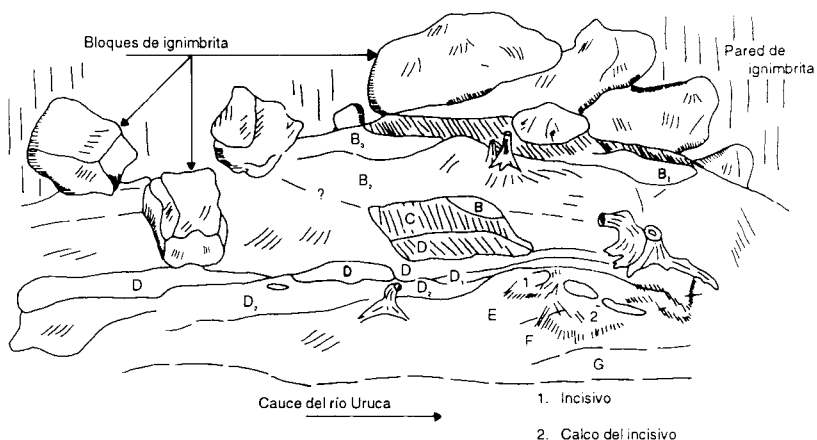


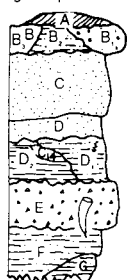
FIGURA 49. *Cuvieronius hyodon*, Claras de Guayabo de Mora.

El depósito fluvial está constituido por múltiples estratos y lentes varicolores de arenas, limos y gravas semiconsolidados. Algunos limos (D_1 y D_2) son de color rojizo oscuro y con mucha materia orgánica, lo cual sugiere un ambiente palustre desarrollado en una pequeña cuenca. La diversidad de contrastes litológicos, y sus contactos netos, indican que se trataba de corrientes fluvio-divagantes de energía variable (entre baja y moderada). La composición de los cantos rodados (rocas ígneas intrusivas, sedimentarias y cornubianitas) y la mineralogía de las arenas (biotita, micas y epidoto) sugieren que el área de aporte se situaba en los Cerros de Escazú, ubicados más al sur. El espesor máximo de este depósito es de aproximadamente 5,5 m (Cuadro 3).

En estos sedimentos, incluidos en una grava fluvial, se encontraron los restos de un mastodonte adulto, que abarcaban fragmentos del cráneo (maxilar superior), costillas, húmeros,



Columna estratigráfica del margen izquierdo



Sin escala

- Suelo orgánico
- Limo
- Limo arenáceo
- Arenas
- Grava
- Arena guijarrosa
- Discordancia
- Restos de plantas
- Restos de mastodonte

Geología del sitio Oviedo y alrededores



- Aluvión y coluvio indiferenciado
- Abanico aluvial de Santa Ana
- Ignimbritas (Fm. avalancha ardiente)
- Andesitas (Fm. lavas intracañón)

500 0 1000 m

Escala gráfica

FIGURA 50. Esquema de la excavación del sitio Oviedo (Santa Ana).

molares y parte de sus dos incisivos de aproximadamente 1,2 m de longitud mínima medido en el campo. La forma ligeramente recurvada en espiral y con banda de esmalte espiralada de sus defensas (Figura 51), permitió clasificarlo como un *Cuvieronius hyodon* (Alvarado, 1986; Laurito, 1988). Al parecer, después de morir, el individuo sufrió poco transporte, dada la asociación de huesos en un área restringida, evidenciando un sepultamiento alotópico (Figuras 52 y 53). Los restos de este individuo están depositados en la colección de Arqueología de la Universidad de Costa Rica.

En dos delgados lechos limo-arenáceos (D_1 y D_2), que sobreyacen a la grava fosilífera (E), se colectó abundante materia orgánica (Cuadro 3) que fue enviada a datar mediante C^{14} , resultando una serie de cuatro fechas, que se ubican entre $35\,450 \pm 1\,670$ años hasta más de 43 000 años. Este depósito aluvial fosilífero está sobreyacido por una ignimbrita, a través de un contacto erosivo, y con evidencias de pirometamorfismo (cocimiento y cambio de color en los cantos). La ignimbrita es gris, muy soldada, con vidrios volcánicos negros de 2 cm o más de longitud, y pequeños fragmentos de lavas. Su espesor es de unos 18 m.

Estas ignimbritas, a su vez, están sobreyacidas localmente por el abanico aluvial de Santa Ana, formado por una interestratificación de lentejones de arena entre gravas, cantos y arenas (Figura 50). Estos materiales están pobremente seleccionados, localmente con estructura imbricada no muy desarrollada. Hacia la parte superior del depósito se encuentran bloques de hasta un metro de diámetro, mostrando un aumento discreto en el tamaño del grano de la base al techo. En la parte superior y lateral del abanico se observan suelos limo-arcillosos orgánicos gris oscuro, con algunos fragmentos de roca. El espesor máximo de este depósito de pie de monte es de 7,5 m.

En áreas vecinas, las ignimbritas están localmente cubiertas por largas y delgadas coladas de lava andesítico-basálticas con un estado avanzado de meteorización, lo cual sugiere una edad mayor de 40 000 años, si se le compara con otras coladas de edad conocida. Con base en las evidencias geológicas, geomorfológicas y radiométricas locales y regionales (e. g. Alvarado *et al.*, 1993), el

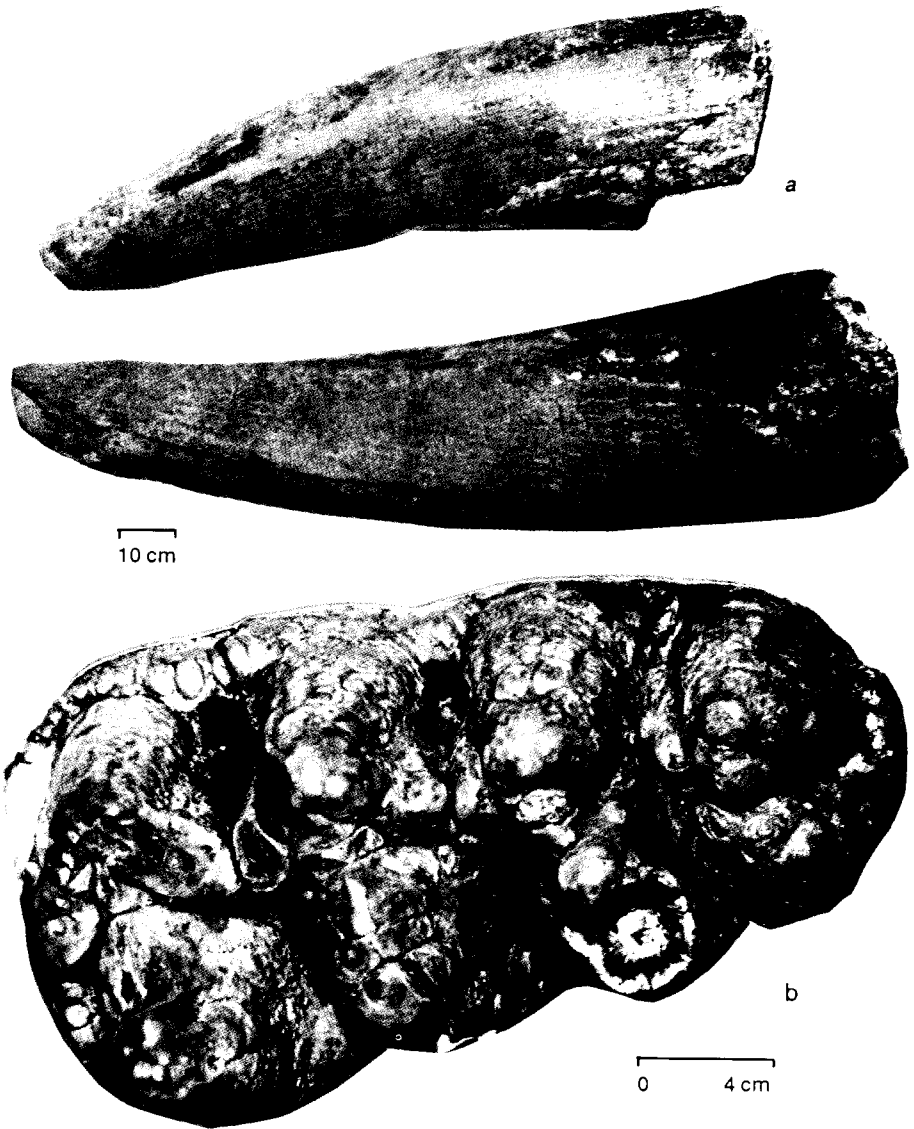


FIGURA 51. a. Partes distales de los incisivos con banda de esmalte helicoides de *Cuvieronius hyodon* de Sitio Oviedo, Santa Ana. b. Molar inferior izquierdo de *Cuvieronius hyodon* procedente del sitio Oviedo, Santa Ana.

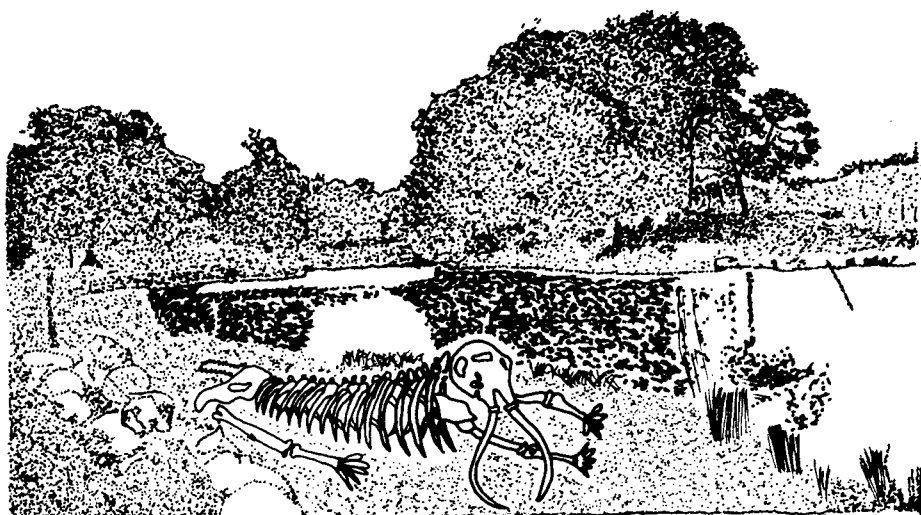


FIGURA 52. Ambiente hipotético de la muerte del mastodonte de Santa Ana. Basado en un esquema similar elaborado por Osborn (1923).

autor considera que los depósitos fluviales fosilíferos y, por ende, la ignimbrita sobreyacente, poseen una edad superior al límite detectado por el radiocarbono (Figura 53). Las edades más recientes de $38\,580 \pm 2\,220$ y $35\,450 \pm 1\,670$, se atribuyen a contaminación de las muestras por efecto de infiltración de aguas ricas en materias orgánicas recientes a través de las ignimbritas, crecimiento actual de plantas y árboles sobre el depósito aluvial fósil, bioturbación de los sedimentos con raíces y ácidos húmidos, y por la acción agresiva de las aguas fuertemente contaminadas del río Uruca, que provienen de la región urbana de Santa Ana.

Río María Aguilar

En unos cascajos de las márgenes del río María Aguilar, a menos de 1 km al sur de San José, Anastasio Alfaro en 1910 colectó un molar de *Cuvieronius hyodon* (en el texto como *Mastodon andium*) cuya buena preservación es indicativa de poco transporte (Alfaro, 1913). Con base en la litología que aflora en el cauce y la estratigrafía del Valle Central, se infirió la ubicación del

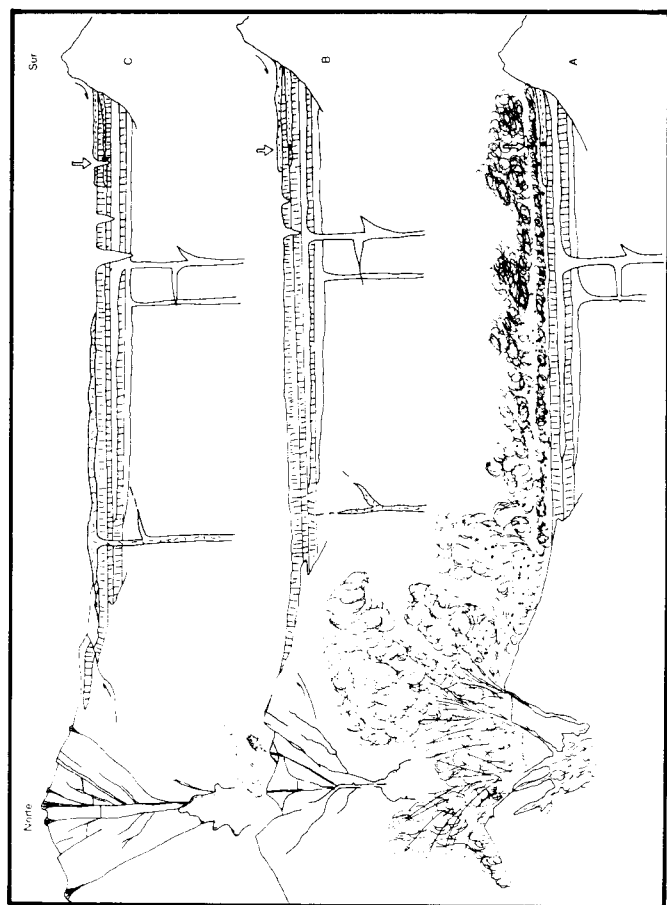


FIGURA 53. Evolución geológica hipotética del depósito fosilífero de Santa Ana en el Valle Central (Costa Rica). A) Unos 200 000 años atrás; B) Aproximadamente 150 000 años atrás y C) Unos 100 000 años atrás.

molar en la columna estratigráfica idealizada del río María Aguilar. Los restos fósiles fueron remitidos a Washington para su estudio después de su hallazgo y devueltos posteriormente. Según Laurito (1990) corresponde con un molar inferior derecho de un *C. hyodon* juvenil (Figura 43).

Paseo Colón

Durante la construcción del edificio del Ministerio de Hacienda en el Paseo Colón, frente al Hospital San Juan de Dios, el Arq. Carlos Aguilar Piedra en 1970 colectó fragmentos de molares y huesos de un mastodonte a unos 6 m de profundidad (Solano, 1970). Los restos de este hallazgo están depositados en la colección de la Sección de Arqueología de la Universidad de Costa Rica. Al parecer, los restos estaban englobados en lechos de cenizas volcánicas y depósitos fluvio-lacustres locales. Algunas de las cenizas analizadas, presumiblemente colectadas por el Sr. Aguilar, en esta localidad son de color gris oscuro, grano fino a medio, formadas por fragmentos de roca, cristales idiomórficos de plagioclasa, piroxenos, olivino y trazas de biotita. Los depósitos fluvio-lacustres son de color blanco amarillento, formados por capas y lentes de arenas y limos de similar litología.

Tibás

Sin lugar a dudas la Quebrada Cangrejos en Tibás (aproximadamente un kilómetro al norte del edificio central de la Prensa Libre) ha contado, en la misma medida que Santa Ana, con una buena dosis de dedicación para recuperar los restos.

En noviembre de 1974, durante la construcción de un pequeño puente en un arroyo, cerca de la Quebrada Cangrejos, en el Tajo de los Rodríguez, cantón de Tibás, se encontraron unos huesos de tamaño notable, pobremente litificados, que desafortunadamente fueron en gran parte destruidos por la maquinaria, incluyendo parte del cráneo. Se lograron recuperar fragmentos de molares y el extremo distal de un incisivo, la cabeza de un húmero, una escápula, fragmentos de la mandíbula, así

como parte de una tibia y numerosos fragmentos de costillas (Snarskis *et al.*, 1977). Estos huesos se encontraron a una profundidad de aproximadamente 2,5 m y en el campo se observa que estaban incluidos en lahares ricos en matriz de cenizas volcánicas retrabajadas. Si bien el esqueleto no se presentaba articulado, los huesos en su mayoría conservaban sus posiciones naturales, evidenciando un sepultamiento autóctono (Snarskis *et al.*, 1977). Los fragmentos esqueléticos están depositados en el Departamento de Arqueología del Museo Nacional de Costa Rica.

Los fragmentos de los molares y la extremidad del incisivo fueron enviados para su determinación taxonómica al American Museum of Natural History en New York, donde los paleontólogos, Dr. Malcolm C. Mackenna y Dr. H. R. Telford los identificaron como pertenecientes a la familia Gomphotheriidae y fueron atribuidos a la especie *Haplomastodon waringi* (Holland) o *Cuvieronius hyodon* (Fischer); la carencia del cráneo y de un incisivo completo, impidió, a criterio de ellos, el diagnóstico diferencial (Snarskis *et al.*, 1977). No obstante, Laurito (1990) logra discernir y concluye que se trata de un ejemplar juvenil de *Cuvieronius hyodon*. Agrega que el molar es trilofodonte con conos pretritos triconios simples, alineados con respecto a los conos postritos en un eje perpendicular a la longitud máxima del molar y con un desgaste simple del cono pretrito del primer lofo.

Nuevamente en la Quebrada Cangrejos, se encontraron en mayo de 1986 los fragmentos de un molar y de una defensa de un mastodonte, parcialmente enterrados en sedimentos fluviales; este hallazgo fue reportado por el Sr. Arnoldo Cordero Sánchez (Figuras 41, 43 y 54). La localidad se encuentra unos 300 m aguas arriba del hallazgo de 1974. Seguidamente, personeros de Arqueología del Museo Nacional, a cargo de los arqueólogos Juan Vicente Guerrero y Maritza Gutiérrez, conjuntamente con el autor, procedieron a su pronta extracción, recuperándose la parte media y distal de un incisivo de 1,5 m de longitud (curvatura externa), pero que debió de haber alcanzado un mínimo de 2,3 m, según lo manifestó el Sr. Cordero, dado que su extremo proximal estuvo expuesto (unos 80 cm) y era erosionado por las aguas desde hacía varios años.

El incisivo tiene una forma espiralada con una clara banda de esmalte, lo cual permitió al autor en ese entonces clasificarlo como un *Cuvieronius hyodon* (Desentierran..., 1986). Las piezas de dos molares bien conservadas se recuperaron posteriormente en 1990 y todas ellas se encuentran en el Museo Nacional de Costa Rica.

Los fragmentos esqueletógenos estaban incluidos en un horizonte de cantos rodados andesíticos (algunos alterados hidrotermalmente) en contacto puntual, de 2 a 5 cm de diámetro (excepcionalmente 30 cm) englobados en una matriz de arenas volcánicas regularmente meteorizadas y con un cemento de óxidos e hidróxidos de hierro. Dicho nivel se interpreta como el depósito del lecho de la ancestral Quebrada Cangrejos, en la cual murió el mastodonte. Este banco fluvial sobreyace, a través de un contacto erosivo, al mismo flujo de lodo volcánico (lahar) que contenía los restos del mastodonte hallados en 1974. Está constituido principalmente por arenas y cenizas volcánicas con concentraciones casuales de bloques y fragmentos de lava. A su vez, el lecho fosilífero está sobreyacido por unos 2 m de depósitos aluviales de origen torrencial, representados por arenas, guijarros y cantos rodados con una estructura imbricada no muy bien desarrollada en sentido de la actual afluencia de las aguas, intercalado con algunos lentes arenáceos (Figura 55).

El depósito más reciente está representado por cenizas volcánicas recientes y unos bancos aluviales lenticulares de 3 m de espesor máximo, dentro del cual se encontraron fragmentos de cerámica precolombina (edad tardía) e histórica, retrabajados por acción fluvial.

Ha de quedar en claro que los hallazgos de 1974 y de 1986, se ubican en niveles estratigráficos diferentes: el hallazgo de 1974 ocupa un nivel inferior con respecto al de 1986 (Figura 55).

Santo Domingo

En un tajo ubicado a un kilómetro al sur de Santo Domingo de Heredia (216.550 N - 526.300 W, Hoja Abra), el Sr. Jesús Solarte Quijano halló, en 1981, los restos de un mastodonte, representado por fragmentos de huesos y parte de molares algo desgastados (Figuras 43 y 56). Los restos fósiles fueron recuperados por el



*FIGURA 54. Incisivo (defensa) de **Cuvieronius hyodon** de la Quebrada Cangrejos (Tibás 2, 1986) en el Laboratorio de Restauración del Museo Nacional de Costa Rica.*

antropólogo Luis Hurtado de Mendoza y forman parte de la colección de la Sección de Arqueología de la Universidad de Costa Rica.

En los cortes del río Virilla se observan lavas andesíticas masivas (Formación Lavas Intracañón), en algunas secciones escoriáceas, con un espesor aflorante de 8 a 10 m. Bellon y Tournon (1978) dataron una de estas lavas y determinaron que la edad del derrame se remonta a un millón de años (Pleistoceno Inferior). Sobreyaciendo concordantemente a las lavas se presenta una capa de lapilli y cenizas de pómez blancuzca de menos de 0,5 mm hasta 2 cm de diámetro, medianamente compactada y no gradada o con un ligero incremento en el tamaño del grano hacia la parte superior. Su espesor es de 1,5 m. Sobrepuesta a la capa de pómez, aparentemente en forma concordante, se presenta una ignimbrita gris claro a blanco amarillento, compuesta por gran cantidad de eyectas de lavas juveniles y pómez negras, así como fragmentos de lavas más antiguas de 0,5 a 25 cm de diámetro, pudiendo llegar a poseer algunos forma oblonga de hasta 45 x 75 cm. Todas estas granulometrías están contenidas en una matriz

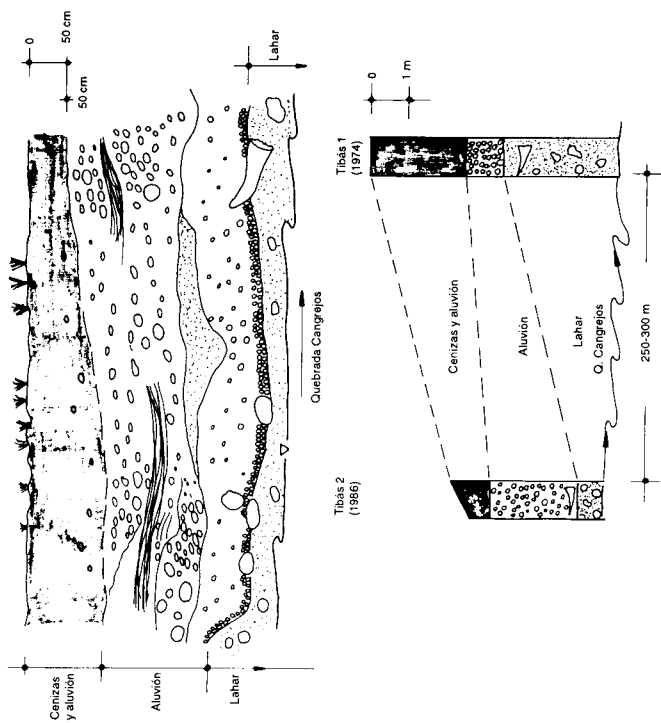


FIGURA 55. Reconstrucción y correlación estratigráfica de los hallazgos de Cuvieronius hyodon de Tibás 1 (1974) y Tibás 2 (1986) en la Quebrada Cangrejos.

tobácea "crema". La parte superior del flujo (6 a 7,5 m) es bastante consolidada, pero no muy soldada, en comparación con su parte basal (3,5 m), que presenta fiames bien desarrollados. El espesor total es de aproximadamente 11 m. Bellon y Tournon (1978) dataron una ignimbrita del Valle Central por medio del método radiométrico K/Ar, resultando una edad de $0,7 \pm 0,2$ m.a. (límite Pleistoceno Inferior-Superior). Esta ignimbrita está sobreyacida por una brecha tobácea café claro algo meteorizada, compuesta por lapilli de vidrios pumíceos y de lavas varicolores así como cenizas, con indicios de haber sido emplazados como un flujo de piroclastos. El espesor de esta brecha es de 3,5 a 4 m.

Se reconocieron, además, tobas café blancuzco. La más superior posee cantos rodados de 0,1 a 1 m de diámetro, mientras que en la subyacente no se reconocieron estas granulometrías. No se logró determinar el tipo de contacto entre la toba inferior y la brecha tobácea de flujo descrita; el contacto entre las dos tobas es ligeramente erosivo. El espesor de estas dos capas de toba es de 2 m para la inferior y 3 m para la superior (Figura 57). Un suelo de cenizas gris oscuro sobreyace a las tobas anteriores a través de una discordancia erosiva. Su espesor máximo es de unos 3 m. Además, se presenta un suelo de humus con influencia fluvial,

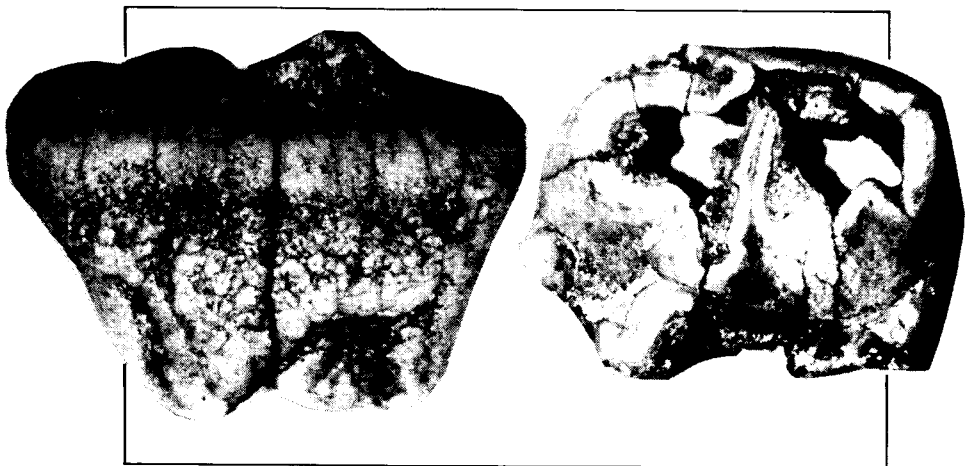


FIGURA 56. Molar de mastodonte procedente de Santo Domingo de Heredia.

formado por materia orgánica, cenizas meteorizadas y fragmentos de rocas con un espesor máximo de 1 m.

Dado que las ignimbritas son explotadas como material para carreteras, los huesos fueron fracturados y no se logró ubicar exactamente su correspondiente nivel estratigráfico. Con base en lo relatado por los trabajadores, al parecer los huesos se encontraban hacia la parte basal de la toba café blanquizca superior (Figura 57).

Agua Caliente

En 1921, durante la construcción de un acueducto para la planta eléctrica de Cartago, paralelo al río Agua Caliente, y ubicado unos pocos metros antes de la edificación de una arcada sobre el mismo río (situada al este) para el paso del agua, se hallaron varios fragmentos fósiles de un mastodonte, entre los cuales se encontraban tres molares en buen estado de preservación junto a un fragmento mal conservado de un maxilar. Además, se encontraron fragmentos grandes de costillas, vértebras, fracciones de huesos de las extremidades, una pequeña parte del cráneo y de un incisivo, así como múltiples fragmentos esqueletógenos indeterminados (Tristán, 1921) (Figura 58).

Los restos se hallaban a 1,5 m de profundidad, en un suelo "aluvial" (comprobación de campo posterior indica más bien un depósito volcánico inconsolidado tipo lahar) constituido por una arcilla gris con fragmentos de andesita. Se presentaban comúnmente fraccionados y en desorden; su disposición sugiere que fueron previamente transportados por acción "fluvial". A 10 m de distancia en el acueducto, se encontró otro yacimiento con fragmentos de un molar y de otros huesos (Tristán, 1921). A unas pocas decenas de metros aflora en el fondo del cauce del río Agua Caliente una ignimbrita.

Parte de este hallazgo se encuentra en el Museo Histórico Etnológico de Cartago, Colegio San Luis Gonzaga y en el Museo Nacional de Costa Rica.

En 1960, Francisco Castillo y José Antonio Echeverría encontraron a unos 65 m hacia el este del puente de Agua Caliente, en la parte profunda del cauce del río en el período seco, varios huesos de mastodonte, correspondientes a las

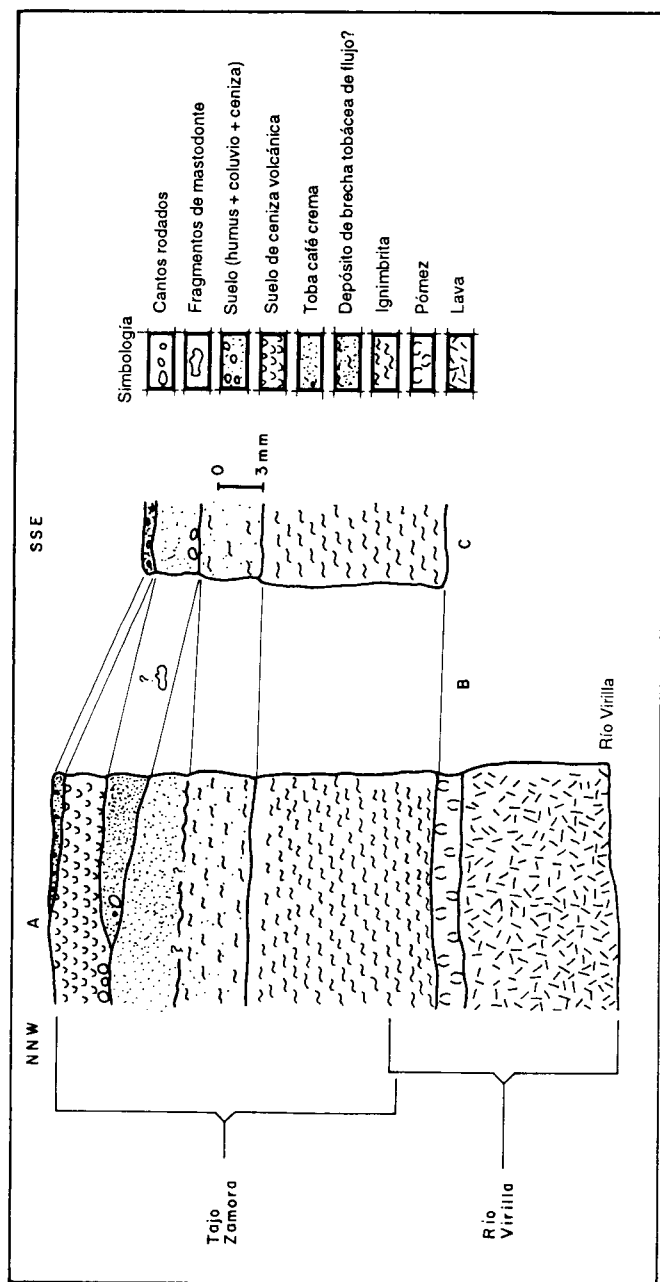


FIGURA 57. Sección Compuesta del Tajo Zamora y río Virilla (Santo Domingo de Heredia), en 1981 (Avarado, 1986).

extremidades anteriores. Se hallan incluidos en sedimentos arcillosos y aluvionales (Echeverría, 1960).

Laurito (1988) analizó un fragmento del ramo mandibular derecho (fragmento M2 y M3 completo) con un estado de desgaste intermedio, en el cual se preservó un fragmento del segundo molar superior izquierdo, concluyendo que se trata de un *Cuvieronius hyodon* macho y adulto.

En los alrededores de Agua Caliente, afloran rocas sedimentarias del Mioceno, ignimbritas, lavas y capas de cenizas finas de color rojizo y muy meteorizadas. Estas unidades litológicas están sobreyacidas en esta localidad por extensos depósitos fluvio-lacustres (Krushensky, 1972). Una datación radiométrica de una ignimbrita por medio de K/Ar en el río Agua Caliente resultó tener una edad de $147\,000 \pm 143\,000$ años (Krushensky, 1972). Por otro lado, Alegre y Condomines (1976) dataron por medio de U^{238}/Th^{230} varias lavas del volcán Irazú que sobreyacen a la citada ignimbrita (Tournon, 1984), siendo el resultado más antiguo de $110\,000 \pm 16\,000$ años. Por ende, la edad mínima de estas ignimbritas puede tentativamente restringirse a unos 110 000 años, fecha que correspondería con la edad máxima de los depósitos laháricos y aluviales de Agua Caliente, dentro de los cuales se halló el mastodonte (Figura 43). Con todo ello se puede concluir que se trata de un hallazgo fosilífero del Cuaternario Superior.

Cachí

En esta localidad de la provincia de Cartago, Alfonso Segura Paguaga en 1943, informó sobre el hallazgo de los restos de un

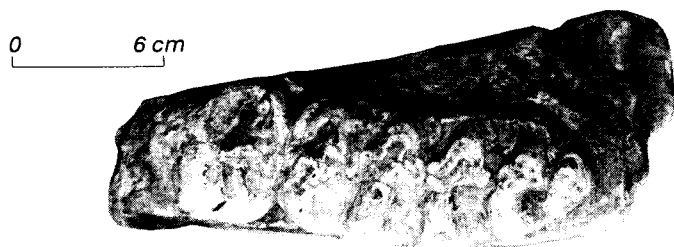


FIGURA 58. Ramo mandibular derecho de *C. hyodon* (*sensu* Laurito, 1988) del mastodonte de Agua Caliente de Cartago.

Cuvieronius hyodon (en el texto como *Mastodon andium*) (Cat. Museo Nacional). Laurito (1988) describe este molar (fracturado y sin raíz), que efectivamente corresponde con una hembra vieja de *Cuvieronius hyodon*, del cual hoy día se conserva el molar segundo inferior derecho que presenta tréboles simples, tanto en los conos pretritos como postritos, alineados sobre el mismo eje (Figura 59).

Sector Litoral y Zona Sur

Playa del Silencio

Según Gutiérrez (1963b) en esta localidad, situada entre Mata de Limón y Tivives, Puntarenas, Enrique Quesada en 1962 encontró parte de un maxilar incluido en un deslizamiento de rocas sedimentarias de edad Miocena. Las rocas pertenecían a la Formación Punta Carballo, aunque en el texto erróneamente se asociaban a la Formación Brito. Alfonso Jiménez obtuvo una fotografía que envió al Country Museum de Los Angeles, California, en donde fue identificado por McDonald como procedente de un mamut. La pieza fue posteriormente remitida al citado museo (Gutiérrez, 1963) y al parecer se extravió (Lucas y Alvarado, en prensa b). El fragmento fósil con gran probabilidad no estuvo asociado con los sedimentos fluviales del Miembro Mata de Limón (Formación Punta Carballo) del Mioceno Medio (sensu Kúypers, 1979). Con base en las fotografías Laurito (1988 y com. verbal, 1985) identifica dicho molar y señala que pertenece a un *Mammuthus imperator*. Describe, además, que se trata de un molar tercero superior, probablemente izquierdo, con siete u ocho lamelas de dentina (Figura 60).

Potrero Grande

En Potrero Grande de Buenos Aires, Puntarenas, Carlos H. Gallardo, colectó un molar de mastodonte (Cat. Museo Nacional). Cerca de esta localidad (Figura 41), aproximadamente en el año 1973, el Sr. Claudio Ugalde A. halló, en el poblado Tablas (Hoja Coto Brus, 1:50 000), los restos de un mastodonte bastante completo (extremidades, rótulas, molares) enterrados a poca

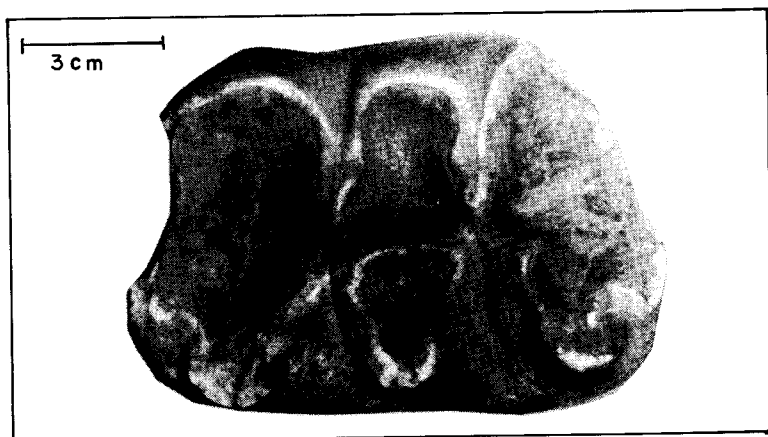


FIGURA 59. Molar segundo inferior derecho de *C. hyodon* (*sensu* Laurito, 1988) de Cachí, Cartago.

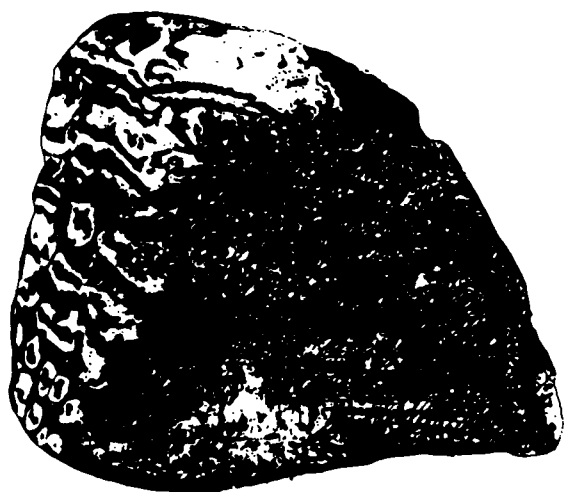
profundidad en el suelo (C. Ugalde, com. verb., 1985). Los restos de ambos hallazgos desaparecieron.

Ciudad Neily

En Ciudad Neily, Puntarenas, Jorge André halló excelentemente preservado un molar calcificado de un mastodonte; la procedencia exacta de dicho molar no ha sido precisada y el molar está en posesión del señor André (P. Sprechmann, com. verb. 1985), aunque ha resultado imposible establecer contacto con él.

OTRAS LOCALIDADES DE MAMIFEROS FOSILES EN COSTA RICA

En Costa Rica existen varias localidades fosilíferas Pleistocenas, asociadas al volcanismo Cuaternario, a sedimentos marinos someros y las depositaciones aluvio-marinas auríferas. En la región de San Carlos, se han localizado los restos de un no-



A



B



A

FIGURA 60. A) Dibujos realizados con base en las fotografías publicadas por Gutiérrez (1963b) del *Mammuthus imperator* de Playa del Silencio, Mata de Limón (sin escala) y B) *Toxodonte* de Bajo Barrantes (San Ramón) basada en una fotografía de Valerio (1539). Sin escala.

toungulado (Toxodontidae) y de un megatérido (*Eremotherium* sp.) y en las vecindades de Guatuso, en sedimentos parecidos, un milodóntido *Glossotherium* aff. *tropicarum* (Gómez, 1986). En las vecindades de Pital de San Carlos se encontraron restos de megateridos y gliptodóntidos, en las llanuras de Sarapiquí, en las cercanías de Siquirres el Caribe, y en el extremo sur del Valle del General (Gómez, 1986) (Cuadro 3), pero la información al respecto es paupérrima.

A continuación se comentarán algunos de los hallazgos que poseen mejor información.

La Asociación Faunística Sudamericana de Bajo Barrantes

A unos 500 m al sureste del poblado de Bajo Barrantes (232.00 N-479.020 W, Hoja Miramar), por San Miguel de San Ramón y Piedades Sur, se han encontrado gran cantidad de huesos de mamíferos grandes incluidos en depósitos cineríticos (Figura 41). En febrero de 1934, se iniciaron excavaciones en ese sitio a cargo de Alberto Brenes, encontrándose numerosos fósiles correspondientes con una conspicua fauna suramericana: megaterios, milodontes, nesodontes y toxodontes (Segura, 1942, 1963; Meléndez, 1954). Del toxodonte se recuperó parte de las extremidades, el cráneo casi completo y su maxilar inferior (Segura, 1942, Meléndez, 1954; Segura, com. verbal, 1982). Con base en la fotografía del cráneo (Valerio, 1939) se concluye que dicho fósil podría corresponder con un *Toxodon* aff. *platensis* (Segura, 1942, Alvarado, 1986). Parte de los restos fósiles están depositados en el Museo Nacional (Figuras 60 y 61).

En 1967, Trino Zamora en compañía de varias personas continuó las excavaciones y recuperó un omoplato y una clavícula de un mamífero grande (Fósiles..., 1967). El yacimiento fosilífero no fue agotado y nuevo material fósil indeterminado ha sido incluido en la colección del Museo Nacional de Costa Rica. Además, en la colección de la Sección de Arqueología de la Universidad de Costa Rica, hay algunos fragmentos esqueletógenos colectados por María E. B. de Wille y otros, procedentes con seguridad de esta localidad y de igual modo en la colección de rocas y minerales del Colegio Seminario hay un pequeño fragmento esqueletógeno indeterminado.

Estos depósitos consisten en capas horizontales de arenas volcánicas de grano fino a medio y de blanco a gris oscuro café-grisáceo; probablemente contienen diatomeas. El espesor de los estratos es variable entre 14 cm y más de 1 m; sus contactos son irregulares. Dentro de éstos se observó un horizonte tobáceo de grano muy fino y de 1,5 a 3 cm de grosor. Localmente se concentran gran cantidad de fragmentos de maderas suaves de hasta 10 mm de longitud. El espesor de estas facies se estima en unos 10 m. Estas cineritas posiblemente están sobreyacidas por lavas andesítico-basálticas parcialmente meteorizadas de difícil correlación litoestratigráfica, pero posiblemente asociadas a la Formación Monteverde.

La distribución bioestratigráfica de los toxodontes es Plio-Pleistocena y la del *Toxodon platensis* es Pleistocena en el área sudamericana; la del megaterio es Miocena hasta Pleistocena, pero preferencialmente Plio-Pleistocena, la del milodonte es Miocena Superior hasta Pliocena (Paula Couto, 1979) y la del nesodonte es Miocena (Romer, 1945; Paula Couto, 1979).

Con base en la geología local (Alvarado, 1986; Alvarado *et al.*, 1993) partiendo de que los ejemplares mejor identificados fueron el toxodonte y el megaterio, se presume que dicho yacimiento es de una edad del Pleistoceno Inferior. La presunta ocurrencia del nesodonte puede deberse a una inapropiada clasificación taxonómica.

Equidae

Los restos de Equidae (caballos) son abundantes en varios sitios de la cordillera Costeña, del Valle del General, del Diquís, de la Estrella y del Valle Central (en especial la porción occidental a lo largo del río Virilla-Grande), en Guanacaste y en la zona Caribe de Costa Rica (Alvarado, 1986; Gómez, 1986; Laurito *et al.*, 1993; Lucas y Alvarado, en prensa a). A continuación se describen algunas localidades (Figura 41 y Cuadro 3).

a) Aserri

En el Cedral, cerca de un pantano en Monte Redondo, Aserri, San José, Carlos Riotte colectó tres molares bien conservados



FIGURA 61. *Partes dentales del megaterio (superior) y del toxodonte (inferior) de Bajo Barrantes, San Ramón.*

(último molar superior y premolares inferiores izquierdo y derecho) de un caballo (Figura 31) que se enviaron al Museo Americano de Historia Natural de Nueva York, donde del Dr. J. W. Gidley, en 1905, los refirió al *Equus fraternus* (Alfaro, 1911, 1913).

Los hallazgos de *Equus fraternus* (ahora *nomennudum*) aparentemente (Alfaro 1911, 1913; Segura, 1940) poseían gran valor dado que se le consideraba como una forma típica de Carolina del Sur (J. W. Gidley, en Alfaro, 1911), del Pleistoceno Tardío (Slaughter, 1962; Lundelius, 1972), representando éstas las localidades más australes de esta presunta especie. No obstante, la evaluación de los dibujos de los molares por M. C. Winans (com. esc., 1986) no permiten la clasificación de la especie, circunscribiéndose a un *Equus* sp. indet. (Figura 29). Al respecto, la clasificación taxonómica de los équidos para los períodos Plioceno y Pleistoceno es un problema complejo que aún persiste (Cabrega, 1919; Slaughter, 1962; Lundelius, 1972; N. Woodman, com. esc., 1985).

b) San Ramón

En San Ramón (Alajuela) el señor Eliseo Gamboa obsequió el espécimen que fue catalogado como un *Equus* sp., por el Dr. Riggs y su asistente P. MacGrew en el Field Museum de Chicago (Segura, 1942).

c) Saborío

En Saborío (Limón), el señor Humberto Lizano obsequió un *Equus* sp. clasificado igualmente por el Dr. Riggs y su asistente (Segura, 1942).

En fin, está claro que el área de América Central es y fue particularmente rica en fauna de origen norteamericano y sudamericano. Al observar el Cuadro 3 se puede al menos deducir que el habitat de la mastofauna en el actual territorio costarricense se extendía desde el nivel del mar hasta por lo menos los 1200 m de altura y la de los équidos hasta los 1850 m de elevación como mínimo, ámbitos dentro de los cuales encontramos a los otros tipos de megafauna Pleistocena extinta.

CAPITULO 5

LOS PRIMEROS HOMBRES EN AMERICA Y SU COEXISTENCIA CON MEGAFAUNA EXTINTA: UN ENFOQUE GEOARQUEOLOGICO

INTRODUCCION

El *Homo sapiens sapiens* así como sus antecesores, evolucionaron en el Viejo Mundo. Las fechas de migración del primer hombre al continente americano es tema muy controversial. Es seguro que llegó antes de la extinción de varios mamíferos de gran talla, característicos del Pleistoceno Superior.

Algunos estudios arqueológicos manifiestan que el hombre llegó a América hace unos 28 000 años, aunque según otros podría haber ingresado al continente hace más de 40 000 (Muller Beck, 1966, en Martín, 1967; Bada *et al.*, 1974). Más recientemente, Taylor *et al.* (1985) argumentan, con base en una innovación del método radiométrico C¹⁴, que los restos humanos americanos no son más antiguos a 11 000 años A. C.

En el caso de Costa Rica, país al que los arqueólogos consideran territorio-frontera entre el Area Cultural Mesoamericana y al Area Cultural Intermedia (Figura 62), se repite congruentemente esta situación. La información científica, aunque escasa, permite afirmar que cazadores-recolectores del período Paleoindio, estuvieron habitando el área desde hace unos 11 000 años atrás, en los albores del Holoceno (Snarskis, 1977; Hurtado de Mendoza, 1983) y constituyeron grupos pequeños, muy móviles y ampliamente espaciados (Ranere y Cooke, en prensa). Pese a ello, hasta el momento no se ha detectado ningún hallazgo arqueofaunal

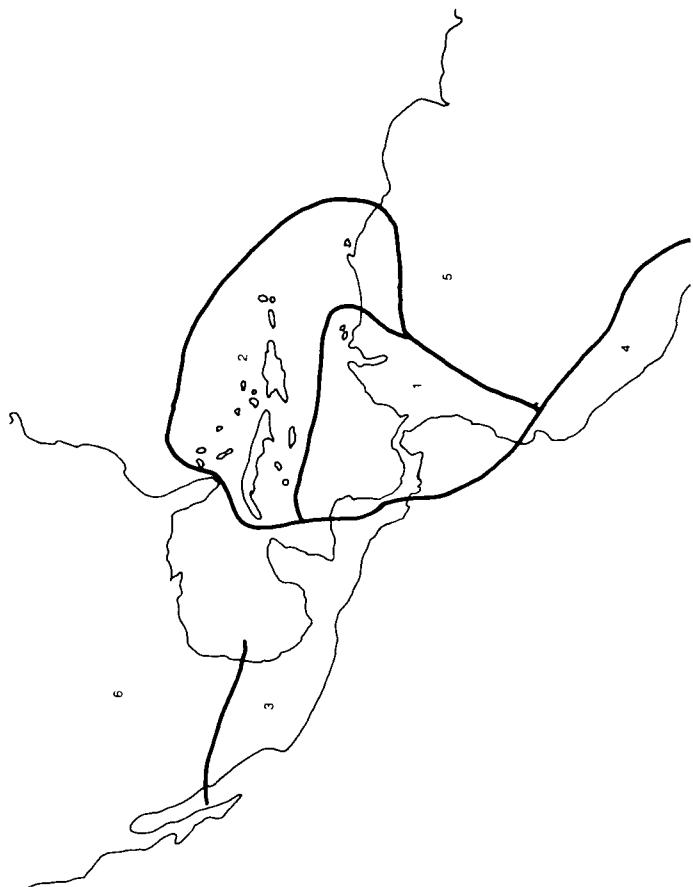


FIGURA 62. Áreas culturales precolombinas: 1. Intermedia; 2. Circum-Caribe; 3. Mesoamericana; 4. Andes Centrales; 5. Amazonia; 6. Norteamericana (Llanos, Suroeste, etc.). Tomado de Hurtado de Mendoza (1983).

(megaherbívoros extintos) en Centroamérica, aspectos que son tratados por Hurtado de Mendoza y Alvarado (1988), por Ranere y Cooke (en prensa) y Cooke y Ranere (en prensa). El trabajo crítico de Hurtado de Mendoza y Alvarado (1988) con varias innovaciones es la base del presente capítulo.

Sin embargo, para desarrollar el tema, tenemos que ubicarnos en un extenso y gélido período (glacial) que hace unos pocos miles de años se transformó gradualmente en un clima más templado y agradable (interglacial) que trajo consigo profundas modificaciones biológicas, geográficas, morfológicas, oceanográficas y antropológicas. Todo esto y varios de los aspectos que se tratan en este capítulo son enmarcados dentro de la geología antropológica y de la geo-arqueología.

Tenemos pues que la última extensa glaciación, cuya causa es aún tema de discusión, denominada Würn, se desarrolló entre los 100 000 y los 11 000 años atrás. Durante este período, grandes volúmenes de agua del mar fueron a dar a los casquetes de hielo (por evaporación y precipitación posterior como nieve y su transformación ulterior en hielo). Con ello, el nivel marino bajó entre 60 y 80 m (nivel medio) exponiendo grandes masas de tierra que previamente (y ahora lo están nuevamente) estaban cubiertas por agua. Así fue como se re-estableció una estrecha masa de tierra entre el noreste de Siberia y el noroeste de Alaska, en lo que ahora es el estrecho de Bering. Dicho puente natural es llamado **Beringia (Puente o Llano de Bering)**; en su máximo esplendor (cuando el nivel del mar estuvo más bajo: unos 140 m) poseía 2000 km de longitud y estuvo establecido entre 80 000 y cerca de 37 000 años atrás. Después de ello, los cambios termales propiciaron crisis -sumersiones temporales-. La última vez que estuvo expuesto fue hace unos 11 000 años (Haag, 1973).

Adicionalmente, durante la agonía de la glaciación, se logró establecer en Norteamérica **un corredor libre de hielo o ruta trans-glacial**, por el cual se dio fácilmente una colonización masiva del continente americano por el Paleo-Indio, que pudo migrar hacia el sur (Hester, 1966; Haynes, 1973; Jennings, 1974, todos en Jolly y Plog, 1987) (Figura 63). Este importante acontecimiento se verificó entre 12 000 y 11 000 años atrás, tal y como lo atestiguan los artefactos Clovis encontrados en Norteamérica (Haynes, 1984;

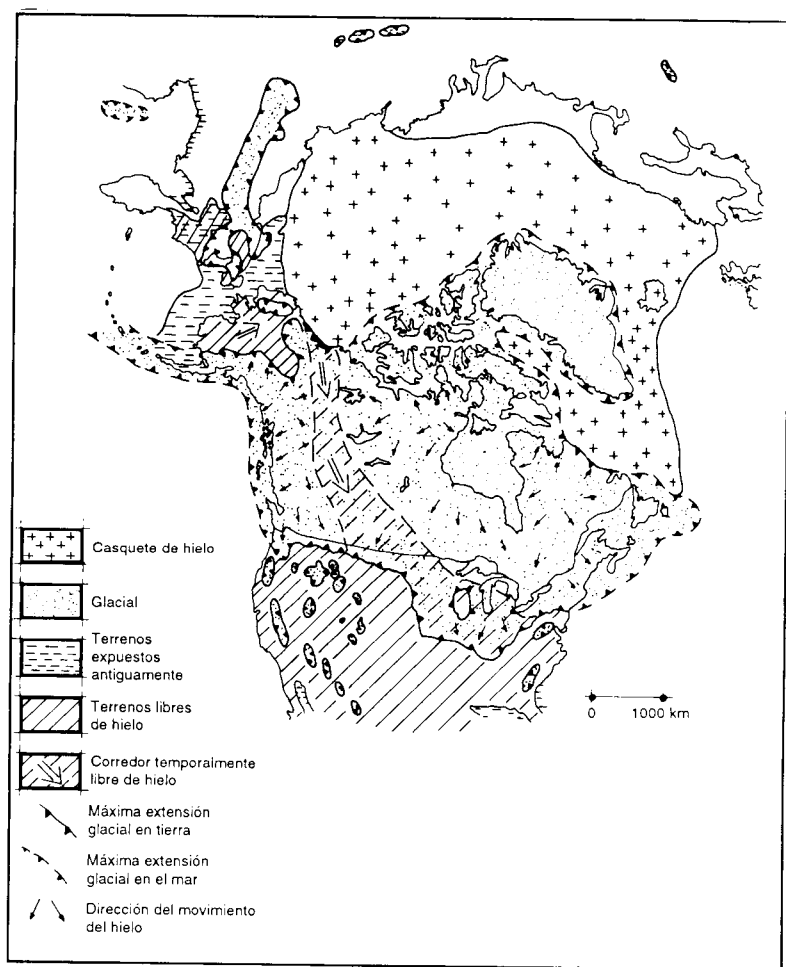


FIGURA 63. *Máxima extensión de las glaciaciones Pleistocenas en Norteamérica (Flint, 1971, en Nilson, 1983) y corredor libre de hielo durante la última glaciación (simplificado de Hester, 1966, Haynes, 1973 y Jennings, 1974, todos en Jolly y Plog, 1987).*

Haynes *et al.*, 1984; Buchnery Pettipar, 1990; Thorson, 1990) o las dataciones de los restos esqueléticos mencionados (Taylor *et al.*, 1985). No obstante, siempre está el debate abierto si ya previamente había grupos pioneros (Pre-Clovis), de los cuales las evidencias arqueológicas son fragmentarias, o si todos son descendientes contemporáneos, cuando el corredor libre de hielo se abrió cerca del fin de la glaciación (West, 1983).

Se estima que el hombre debió de extenderse por la totalidad del Nuevo Mundo en unos 1000 años (Martín, 1973).

En Costa Rica se encuentran evidencias de los pasados períodos glaciales en las regiones montañosas sobre los 3400 m (cerro de La Muerte, Chirripó y Kámuk) (Weyl, 1962; Hastenrath, 1973), cuyo último retroceso y agonía fue hace unos 10 000 años (Horn, 1990), pero es posible que otros cuerpos montañosos elevados tuvieran depósitos locales de nieves en sus cumbres, aún sin desarrollo de glaciares, generando corrientes de lodos volcánicos concomitantes a los fenómenos eruptivos o sísmicos (e. g. volcán Irazú).

Paralelamente a este suceso, tenemos que la correlación contextual, estratigráfica y cronológica entre restos de grandes animales americanos extintos y grupos humanos parece estar ampliamente comprobada por la arqueología. Las más numerosas instancias de comprobación se han hecho en los subcontinentes norteamericano y sudamericano, donde se han logrado determinar fases tempranas del período Paleo-Indio (antes de 7000 años A. C.) durante las cuales bandas de cazadores premunidos de proyectiles con puntas de piedra o hueso, seguramente asociados al uso de la estólica, cazaban diversas especies de megafauna incluyendo mamuts, camélidos antiguos, venados, caballos y bisontes antiguos. Ocasionalmente, el perezoso gigante y el tapir se suman a esta lista (Irwin-Williams, 1967, 1968; Neiken-Turner, 1983, entre muchos otros).

Un hecho que ha suscitado reflexiones y discusiones que se hacen evidentes en la literatura arqueológica y paleontológica en las últimas cinco décadas, es un parecer bastante aceptado de que, en el caso de la mastofauna en general, ésta tuvo que ser reemplazada por los bisontes como objeto de caza (Figura 64). Esto fue la consecuencia de una extinción relativamente temprana

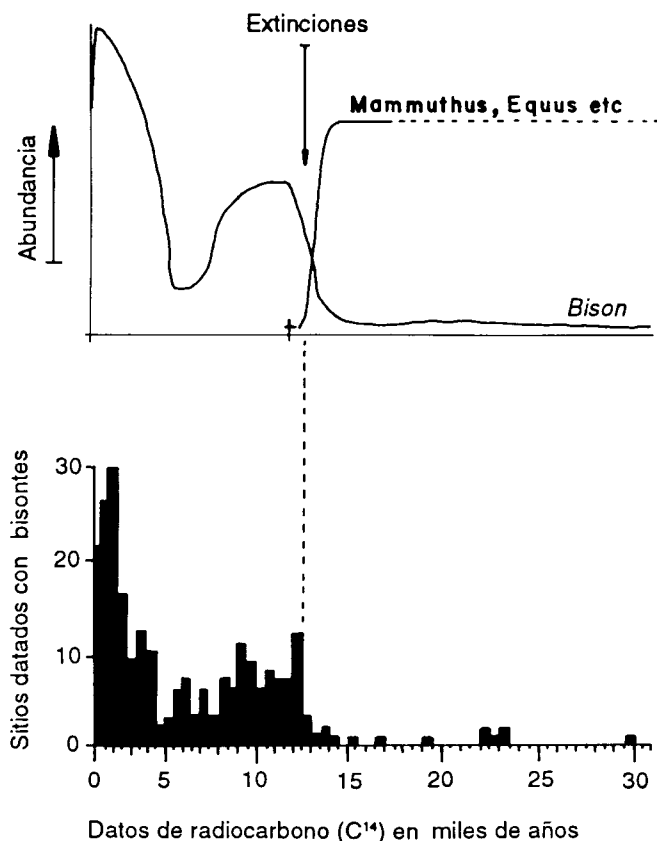


FIGURA 64. El efecto de la extinción de megafauna sobre el número de bisontes. En el gráfico inferior el número de dataciones de radiocarbono en bisontes para los Estados Unidos, está graficado con respecto al tiempo. Hay muy pocos datos de bisontes fósiles antes de 12 000 años atrás. Este número, sin embargo, se incrementa rápidamente entre 11 500 y 7 000 años atrás (Guthrie, 1990). Guthrie sugiere que esto responde a la desaparición de otros megamamíferos que se alimentaban del pasto (*Mammuthus*, *Equus*, etc.). La presencia del bison sobre las grandes praderas entre 7 000 y 4 000 años atrás, está probablemente relacionada con la existencia temporal de un clima árido.

de los proboscídeos debida al más lento ciclo reproductivo que los caracteriza, no pudieron afrontar una presión depredadora cada vez mayor, impuesta por la población humana, ampliamente distribuida y en aumento creciente. Tan solo como comparación, el

elefante africano, que es anatómicamente similar a los mamuts, come y bebe enormes cantidades (45 kg de comida y 133 litros de agua al día) para lo cual debe recorrer distancias de 24 a 40 kilómetros (Gorman, 1972). Esto connotaría un estrecho compartimiento territorial con los primeros cazadores americanos, los cuales evidentemente poseían una gran movilidad y habilidad.

Los cazadores del Paleo-Indio centraban su actividad en animales de gran tamaño, utilizando una tecnología muy simple pero suficientemente refinada y efectiva como para tender a una explotación excesiva de recursos. Debido a que estos recursos eran limitados, no solo por su cantidad, sino también por su distribución diferencial en diversas zonas ecológicas, resultaba perentorio el nomadismo estacional (Hurtado de Mendoza, 1983).

Este tema ha suscitado muchos esfuerzos de investigación así como una serie de hipótesis que intentan explicar las extinciones en los últimos 7 m.a. Se destacan las que consideran algún factor único, sea ambiental o ecológico para este gran lapso o bien un factor humano (últimos 11 000 años) en el caso del continente americano. Existen otras que atribuyen una multiplicidad de factores, que se mencionan a continuación.

En los períodos Plioceno y Cuaternario se verificaron importantes extinciones de pequeños (principalmente en el Villafranchense Superior: entre 3 y 1 m.a.) y grandes mamíferos (en especial en el Pleistoceno Superior) posiblemente relacionados con cambios climáticos (los cuales inciden directamente en la flora y en la reducción o pérdida de habitats), por competencia con especies inmigrantes (incluyendo depredadores), baja tasa de reproducción, parasitismo y enfermedades. Aún con todo ello, las causas de la extinción son complejas y variadas. Van Valen (1968, en Kurtén y Anderson, 1980), cita 86 razones de extinción, tan solo para el Pleistoceno Tardío. Además, muchas especies de 124 norteamericanas escaparon a los cambios climáticos por migración. Sin embargo, las especies endémicas fueron más propensas a la extinción al final del Pleistoceno que los inmigrantes beringianos.

El más reciente y notable período de extinción Cuaternaria en América, se verificó en coincidencia con el citado último período glacial y con una notable expansión geográfica del hombre (Martin, 1967; Martin y Wright, 1967; Slaughter, 1967; Kurtén y Anderson, 1980).

En Norteamérica, la extinción durante el Pleistoceno terminal afectó principalmente a los grandes mamíferos en un orden de 43 géneros: 91% de éstos con un peso superior a 5 kg y un 73% de megafauna (peso superior a 44 kg). También en Sudamérica, al menos 46 géneros se extinguieron (incluyendo cerca de un 80% de megafauna). En el caso de los proboscídeos son diversas las familias que se extinguieron durante el Plioceno y Cuaternario. Igualmente afectó a la flora en ámbito mundial pero las extinciones marinas fueron insignificantes (Webb, 1984; Martín, 1984; Murray, 1984; Stanley, 1984).

El rol del hombre en las extinciones del Pleistoceno terminal es objeto de controversia, porque paralelamente hubo enormes cambios en el clima, vegetación, paisaje y migraciones, pero parece claro que la conjunción de estos factores conllevó la extinción de ciertos géneros y especies (Barnosky, 1989; Roberts, 1989). De hecho, el final del Pleistoceno fue un período con un cambio climático muy rápido y es probable que muchos mamíferos no tuvieran tiempo para adaptarse a las nuevas condiciones ambientales (Reed, 1970).

Un congreso internacional de especialistas sobre el Cuaternario trató el tema extensamente (Martín y Wright, 1967), pero es claro que aún falta mucho por investigar sobre las causas de la extinción, un fenómeno que no ocurrió solo al final del Pleistoceno, sino que constituye un proceso constante en la historia de la vida sobre la Tierra. Para el lector interesado en este tema se le recomienda la lectura de Arbriton (1989), Clube (1989) y Donovan (1989).

El escenario aparece confuso e incierto a pesar de todos los esfuerzos que se han hecho, situación que se agrava, aún más, en el caso de América Central, en donde las investigaciones no han contado con una dosis proporcionalmente similar de recursos o interés, o ambos, como ha sido el caso de Norteamérica. No hay duda que existe alguna información disponible para los arqueólogos, pero ésta no permite elaborar esquemas detallados acerca de los procesos socioculturales de los tiempos tempranos de ocupación humana en la región. La reciente síntesis de MacNeish y Nelken-Turner (1983) y la de Hurtado de Mendoza y Alvarado (1988) constituyen un esfuerzo en esta dirección, pero al mismo tiempo ponen en evidencia la precariedad de la información disponible.

ESTRATIGRAFIA Y CRONOLOGIA

Uno de los problemas que enfrentan el arqueólogo y el geólogo es el de la antigüedad de los depósitos en que se encuentran los restos de megamamíferos u otro tipo de fósil. Así, a la evidente necesidad que tienen de trabajar en colaboración con paleontólogos -y no contamos hasta el momento con especialistas en paleovertebradología o paleomastozoología en Centroamérica- se suma una indispensable asociación con geólogos y geomorfólogos. La edad de los restos encontrados debe ser determinada con la mayor precisión posible puesto que en el Nuevo Mundo solo los estratos del Pleistoceno Tardío y del Holoceno conciernen a los arqueólogos. Sin embargo, los restos fósiles de megamamíferos pueden evidentemente corresponder a épocas geológicas mucho más antiguas.

No parece exagerado asegurar que la Geología del Cuaternario ha sido una de las áreas huérfanas de la investigación geológica tradicional. Generalmente los procesos depositacionales aluviales del Cuaternario son clasificados bajo rubros como: "Cuaternario sin diferenciar" o "Reciente" y sus descripciones son pobres con poca correlación e interpretación. La escala cronológica del geólogo habitualmente se divide en millones o miles de años y solo eventualmente se emplean escalas de unos pocos años, mientras que los arqueólogos requieren una escala ideal de "año por año". La necesidad de poseer más información sobre ocupación y uso de la tierra por grupos humanos en el Nuevo Mundo, ha despertado un nuevo y creciente interés por estudiar con mayor detalle los procesos de inestabilidad de laderas, los fenómenos aluviales, glaciales, tectónicos y volcánicos que han contribuido a la formación de paisajes durante los últimos milenios, precisamente aquellos que interesan a los arqueólogos, geomorfólogos, neotectonistas, ingenieros, geólogos y vulcanólogos.

Aquí viene a colación, por supuesto, el problema de la antigüedad de la ocupación primordial del continente americano por el *Homo sapiens sapiens*. Ahora se acepta que no hay formas antecedentes de homínidos en el Nuevo Mundo y que todas las evidencias directas encontradas señalan que fue *Homo sapiens* el que pobló en primera instancia el continente, durante los tiempos

finales del Pleistoceno, viniendo seguramente desde Asia. De manera que los llamados amerindios son clasificados como Mongoloides. No se descarta la posibilidad de que ocurrieran migraciones posteriores, durante el Holoceno, pero éstas están sujetas a intensa controversia, sobre todo cuando se han postulado viajes trans-oceánicos o por la ruta polar austral.

No son numerosas, pero tampoco escasas, las dataciones de restos óseos humanos y de animales asociados con indicios de actividad humana que han servido para postular que el hombre llegó al Nuevo Mundo decenas de miles de años atrás. Algunas de las fechas más tempranas (edades mayores de 20 000 años) se han logrado mediante la técnica basada en la racemización del ácido aspártico, pero también se cuenta con fechas de radiocarbono como en el caso de Baldwin Hills, Los Angeles, Tlapacoya, Cuicuilán y Valsequillo México; El Bosque (Nicaragua); y Pikimachay, Perú. Estos y otros sitios, principalmente en México y California parecen atestiguar las primeras etapas de ocupación humana del continente durante tiempos que se reconocen como fases Pre-Clovis. Sin embargo, tal y como se comentó previamente, muchas de estas determinaciones cronométricas, especialmente las que se lograron a partir de la racemización del ácido aspártico en huesos, han sufrido recientemente un revés considerable al ser confrontadas con fechas de radiocarbono logradas en los mismos especímenes mediante la nueva técnica de la espectrometría de masa, utilizando el acelerador de iones (Taylor *et al.*, 1985). Efectivamente, algunos de estos especímenes habían permitido postular antigüedades extremas: 48 000 años en Del Mar (Bada *et al.*, 1974); más de 50 000 en el caso de Haverty (Austin, 1976); y tal vez 70 000 años en Sunnyvale (Bada y Helfman, 1975). Pero ninguno de los once casos revisados (Taylor *et al.*, 1985) excedió una antigüedad máxima de 11 000 años de radiocarbono. Tal vez el caso más dramático fue el Sunnyvale, el cual produjo cuatro fechas de radiocarbono que lo ubican entre los años 3 600 y 4 850 antes del presente (Taylor *et al.*, 1985).

Teniendo en cuenta toda esta información, parece que nuestro contexto geo-arqueológico no excede unas cuantas decenas de milenios en antigüedad. Más aún, este lapso parece reducirse considerablemente si nos atenemos al hecho de que en Costa Rica

y América Central no se ha encontrado evidencia alguna de ocupaciones Pre-Clovis, esto es más de unos 11 000 años antes del presente.

Los mastodontes (distinguibles de los elefantes por la morfología de su dentición) se extinguieron en Europa durante el Pleistoceno Temprano (Butzer, 1971). En América del Norte se les suele reconocer como habitantes de bosques en el área de los Grandes Lagos, pero su distribución en otros tipos de habitats se hace cada vez más evidente. Por otro lado, los contextos geológicos en que se han encontrado restos de mastodontes, clasificados tradicionalmente como *Mammuthus americanus* (no confundir con el tipo de elefante llamado *Mammuthus*) indican que éste estaba presente en el continente desde los tiempos tardíos de la glaciación Wisconsin (unos 75 000 años atrás) hasta su extinción hacia el límite del Pleistoceno-Holoceno entre 12 000 y 9 000 años atrás. Las fechas de 8 000 a 6 000 años atrás (Butzer, 1971), se consideran ahora inapropiadas por efecto de contaminación de las muestras (Kurtén y Anderson, 1980).

Los mastodontes llegaron a América, desde Eurasia, hacia la mitad del Mioceno (unos 15 m. a. atrás) y ya se incluían entre las familias faunísticas que emigraron activamente hacia Sudamérica cuando el istmo centroamericano se constituyó en puente de tierra firme hace unos tres millones de años. (Dunbar, 1960; Simpson, 1962; Marshall *et al.*, 1979, S.N., 1983).

En esta perspectiva, resulta claro que la posible época de contacto entre proboscídeos y humanos de América, es sumamente corta, siendo de esperar que la mayoría de hallazgos de megafauna no estén correlacionados con seres humanos o señales de actividad de éstos.

HALLAZGOS ARQUEOFAUNALES PRINCIPALES EN MESOAMERICA

Una revisión general de la literatura geoarqueológica, que da cuenta de la posible correlación de restos de mastodontes con evidencia de actividad humana en el Nuevo Mundo, hace ostensible que no son muchas las ocasiones en que los investigadores

han reclamado tal correlación. En el caso de América Central, esto es todavía más cierto y se puede asegurar que son muy pocos los sitios en que parece “existir” tal asociación y ninguno es irrefutable.

Con la finalidad de poner al lector en antecedentes, aquí se hace una revisión de una serie de estudios realizados en Mesoamérica, que ameritan ser tenidos en cuenta no sin antes transcribir-dado su interés histórico-una de las primeras menciones al respecto en Sudamérica realizadas por el sabio argentino Florentino Ameghino en 1875 (en Torcelli, 1913/14):

“En el pequeño arroyo Frías, en las inmediaciones de Mercedes, y a 20 leguas de Buenos Aires, he encontrado muchos huesos fósiles humanos, a cuatro metros de profundidad, en un terreno cuaternario que jamás había sido removido.

En presencia del señor Giovanni Ramorino, y de muchas otras personas, encontré algunos mezclados con una gran cantidad de carbón de leña, tierra cocida, osamentas quemadas y estriadas, puntas de flechas, de escoplos y de cuchillos de sílex y una gran cantidad de osamentas pertenecientes a una quincena de especies de Mamíferos en gran parte extinguidos. . .”

Alangasi, Ecuador

Paula Couto (1979) se refiere *in extenso* al hallazgo realizado por F. Spillman en 1928, con base en dos informes (Spillman, 1929, 1931). El sitio se encuentra a 15 km al oeste de Quito y contenía los restos de un *Haplomastodon waringi* asociado con artefactos líticos, fogones y fragmentos cerámicos. De acuerdo con el investigador, había huesos de un animal que presentaban quemaduras y faltaban las costillas del lado derecho. La cerámica fue considerada como indicación de “influencia de la cultura maya” siendo ubicada en los siglos II a IV de nuestra era. Es muy probable que fuera este

hallazgo y las conclusiones de Spillman lo que suscitó en Parodi (1962) la aseveración de que los mayas conocieron a los mastodontes, pero ahora se descarta la posibilidad de que este tipo de fauna hubiera sobrevivido hasta tiempos tan recientes. Los comentarios de Hoffstetter (1970, 1979) en este sentido, reproducidos por Paula Couto, son contundentes y parecen haber cerrado el caso para la arqueología, pues ningún tratado reciente sobre el tema hace mención del trabajo de Spillman.

El Jobo, Muaca y Taima-Taima, Venezuela

Los problemas citados que abruman al hallazgo en Alangasi en Ecuador, no se repiten en la misma forma en el caso de El Jobo, pero existen otras circunstancias que ameritan su evaluación.

Los materiales representativos de las diversas colecciones de la región de río Pedregal, fueron examinadas a raíz de la realización de un Simposio y Taller sobre Tecnología del Paleo-Indio, realizado en Antofagasta, Chile, en 1978. Estas colecciones fueron descritas por Rouse y Cruxent (1963) como una serie de industrias líticas diferentes, pertenecientes a distintos tiempos en el siguiente orden: Camare, Las Lagunas, El Jobo y Las Casitas, cubriendo un lapso considerable desde el 13 000 A. C. hasta el 5 000 A. C. El examen de las otras colecciones mostró que se trataba de materiales que no corresponden necesariamente a complejos diferentes, sino que constituyen etapas secuenciales de producción de bifaces dentro de una misma industria, siendo las clásicas puntas El Jobo uno de los productos finales de tal industria (Hurtado de Mendoza y Alvarado, 1988).

En consecuencia, no existieron tres complejos líticos en la región de río Pedregal, ni tampoco éstos definen tres tradiciones líticas diferentes del Area Intermedia, como propone Willey (1971). Resulta entonces que la antigüedad de El Jobo no es tan clara como ya lo es la naturaleza estructural y tecnológica de la industria lítica El Jobo, pero su posición en el período Paleo-Indio es definitiva.

En los sitios Muaco y Taima-Taima, de la provincia Falcón de Venezuela, se han encontrado puntas El Jobo en presunta

asociación con restos de megafauna: megaterio, caballo y mastodonte. Las fechas de radiocarbono de Muaco marcan un lapso amplio, desde 15 000 hasta 12 500 años A. C. (Royo y Gómez, 1960; Rouse y Cruxent, 1963); mientras las de Taima-Taima se agrupan alrededor del año 11 000 A. C., según refieren tanto J. M. Cruxent como A. Bryany R. Gruhn (en Canby, 1979). Tal vez, dada la naturaleza de los materiales líticos de El Jobo, la ubicación temporal de este complejo corresponda más a la que sugiere Willey (1971) entre los años 7 000 y 9 000 A. C., pero sin nuevos datos no se puede llegar a nada concluyente (Hurtado de Mendoza y Alvarado, 1988).

Tibitó, Colombia

En el sitio Tibitó I, localizado en el Departamento de Cundinamarca, Colombia, Correal (1981b) señala la presencia de restos óseos, molares e incisivos de *Cuvieronius hyodon*, *Haplomastodon*, *Equus (Amerhippus)*, *Odocoileus virginianus*, *Cerdocyon thous*. Los restos óseos se encontraron parcialmente calcinados asociados con artefactos líticos (principalmente raspadores, cuchillos de huesos, lascas, etc.). Aunque no se encontraron puntas de proyectil, la concentración y aspectos relacionados con los restos óseos, permiten identificar el sitio como una estación de matanza y ubicar este complejo arqueológico, datado en $11\,740 \pm 110$ años A. P., en la etapa Paleo-India.

El Bosque, Nicaragua

Este es, seguramente, el único sitio de América Central para el cual se reclama formalmente la correlación entre restos de mastodontes y la mano del hombre (Espinoza, 1976), sin embargo, los especialistas no están convencidos (Humphrey y Stanford, 1979; Lange, 1984). Hay quienes prefieren considerar el depósito como paleontológico, pero no arqueológico, conclusión que resulta apta si se tienen en cuenta una serie de consideraciones.

En primer lugar, las fechas de radiocarbono logradas para los restos óseos del sitio El Bosque acusan un ámbito temporal entre

18 000 y 35 000 años antes del presente, el cual excede a la mejor evidencia con que se cuenta respecto a la antigüedad de la presencia humana en el continente americano (e.g. Cardich, 1984; Taylor *et al.*, 1985), tema por supuesto aún no cerrado a discusión. Por otro lado, los especímenes líticos recuperados del sitio por Espinoza y presentados como presuntos artefactos, no se ajustan ni morfológica ni tecnológicamente a la mejor información disponible acerca de la elaboración y uso de artefactos líticos durante las etapas más antiguas del poblamiento del continente. MacNeish y Nelken-Turner (1983), aún cuando califican a este sitio como “representante confiable” de un estadio cultural americano muy antiguo, señalan que solo “un machacador en guijarro o lasca” (sic) estaba asociado con restos de fauna extinta. El arqueólogo Hurtado de Mendoza tuvo la oportunidad de examinar una selección de especímenes líticos que Espinoza llevó a una reunión internacional en 1974, comentando que ninguno de ellos suscitaba la impresión de que fueran artefactos. La mayoría eran guijarros y pequeños nódulos que presentaban las cicatrices de lascas expulsadas erráticamente, sugiriendo más el efecto causado por un transporte aluvial violento, cercano a la fuente o afloramiento natural de la roca. Ninguno de los especímenes sugería función cultural alguna (Hurtado de Mendoza y Alvarado, 1988).

Adicionalmente, la versión original de Espinoza (1976), en el sentido de que se trataba de un tipo de piedra que no se encontraba en la vecindad del sitio, sugiriendo su introducción artificial por grupos humanos, no ha soportado el examen geológico, pues se ha comprobado que muy cerca del sitio El Bosque se encuentra la fuente de jaspe amarillo, la cual proporcionó los materiales hallados en asociación con los restos de perezoso, mastodonte y caballo, que han hecho de El Bosque un caso controversial (Hurtado de Mendoza y Alvarado, 1988).

Valsequillo, México

En la región de Valsequillo, cerca de Puebla, México, se han localizado artefactos culturales asociados con restos de fauna extinta que fueron datados con radiocarbono entre 22 000 y 20 000

años A. C. (Irwin-Williams, 1967), pero como bien se ha expresado en los párrafos anteriores, hoy día hay dudas sobre estas edades.

Otros casos

La asociación fauna extinta/Paleo-Indio se repite en otras partes de América: Tagua-Tagua (Montané, 1968, 1976) y Quereo (Núñez *et al.*, 1980; Núñez, 1983) en Chile; talvez, Punín en Ecuador (Sullivan y Hellman, 1925), y Ayacucho en Perú (MacNeisch, 1973). Más al norte de México, también se presentan varias asociaciones en la península de Olympia, en el estado de Washington y en Kimmswick, Missouri (Graham *et al.*, 1981). En este segundo sitio, los individuos excavados han sido clasificados como *Mammut americanum* y se han hallado puntas del complejo Llanoide, conocidas como puntas Clovis, sugiriendo su uso para cazar grandes mamíferos. Adicionalmente tenemos el sitio Old Crow, en el territorio de Yukon, datado en 25 000 años A. C. y los sitios Selby y Dutton en el este de Colorado datado en unos 18 000 A. C., y el "río de Huesos", en el sitio de Olsen-Chubbuck en Cheyene, Colorado, en donde se encontraron cerca de 200 bisontes modernos (Jolly y Plog, 1987).

Todos estos sitios parecen indicar una asociación entre los restos de megafauna extinta y restos culturales al menos en forma segura hace 11 000 años y "posible" hasta unos 25 000 años atrás. Así, estamos nuevamente ante el antagonismo de la geo-arqueología, entre los que piensan que el hombre americano no es más antiguo que 11 000 ó 13 000 años y los que presentan, por igual, evidencias de una antigüedad de 20 000 a 25 000 años o más. La actual tendencia es de apoyar una edad inferior a los 13 000 años y de aceptar que los registros más antiguos, datados con el método de radiocarbono o C^{14} , fueron afectados por contaminación u otros efectos. Continuas innovaciones al método de radiocarbono, como por ejemplo el reciente desarrollo del espectrómetro acelerador de masas (AMS) y el incremento de la corrección del C^{13} , mejoran paulatinamente los datos previos.

POSIBILIDADES DE HALLAZGOS ARQUEOFAUNALES EN AMERICA CENTRAL

Teniendo en cuenta los hallazgos arqueofaunales en Sudamérica y Norteamérica, parece factible que se encuentren sitios en América Central, que presenten evidencias de asociación entre restos culturales y restos de megafauna extinta. Por otro lado, en Costa Rica se cuenta con tres casos de recuperación de materiales líticos identificables como el complejo Llano, incluyendo puntas Clovis. La punta acanalada, de clara filiación Paleo-India, recogida por C. V. Hartman un siglo atrás y descrita por Swauger y Mayer-Oakes (1952), ha dejado de ser un hallazgo aislado. Materiales del complejo Llano norteamericano y de la tradición Magallanense, sudamericana, han sido encontradas también en Turrialba (Snarskis, 1979) y Lago Arenal (Sheets, com. pers., 1985, en Hurtado de Mendoza y Alvarado, 1988) en Costa Rica; y en Panamá en el Lago Madden (Bird y Cooke, 1978) y La Venta-1 (Cruxent, com. pers., en Cooke, 1984). Sin embargo, ninguno de estos hallazgos incluye restos asociados de mastodontes o de cualquier otro tipo de fauna extinta. Tampoco son sitios que cuentan con estratigrafía, de manera que las colecciones de estos materiales culturales provienen de la superficie.

La ausencia de hallazgos arqueofaunales parece sorprendente si se considera que no son pocos los hallazgos de mastodontes y otros megamamíferos en Costa Rica y Centroamérica en general. Una cuidadosa compilación de información sobre estos hallazgos en Costa Rica (Alvarado, 1986) reveló una lista de un mínimo de 25 localidades registradas en lo que va del presente siglo. Por lo menos ocho de estos hallazgos motivaron la atención de los arqueólogos, quienes realizaron faenas de excavación en mayor o menor grado con la finalidad de establecer la presencia o ausencia de actividad humana en estos sitios, pero en ninguno de estos casos los resultados fueron positivos o con evidencias contundentes (Fonseca, 1971; Snarskis *et al.*, 1977; Aguilar, 1981; Hurtado de Mendoza y Alvarado, 1988; Laurito *et al.*, 1993) y en otros hubo participación de empíricos y especialistas en geología, que igualmente trataron de encontrar alguna relación arqueofaunal (Gutiérrez, 1963; Alvarado, 1986, 1989).

Tan solo Gómez (1986) comenta que los fragmentos silíceos hallados por Snarskis *et al.* (1977) junto a los restos de un mastodonte en Tibás, son vestigios culturales, burdos y primitivos (tipo Lehner y Huanza) basándose en que **“no hay tufas silíceas o carbonáticas en la zona”**, y por ello concluye que **“no son materiales autóctonos”**. No obstante, al estudiarse en detalle la geología de la Quebrada Cangrejos -el sitio paleontológico en cuestión- se llegó a comprobar que los citados materiales silíceos son retrabajados por acción fluvial, o sea geofactos, de un nivel estratigráfico inmediatamente inferior (lahares y aluviones antiguos) ricos en pedernales blancuzcos y diversos cantos de lava. Dichos depósitos deben de provenir de la erosión de algún volcán en donde había rocas con alteración hidrotermal silicificante. Por ejemplo en el parque protector y recreativo Prusia y cerca de Tierra Blanca (en el flanco suroeste del volcán Irazú) se encuentran *in situ* rocas silificadas equivalentes, las cuales a su vez están contenidas dentro de los lahares del valle del Guarco.

En conclusión nos hallamos confrontados con una situación caracterizada por hallazgos de artefactos del período Paleo-Indio, por un lado, y hallazgos de restos de fauna extinta, por el otro. En todo América Central, no se han dado todavía casos en que unos y otros aparezcan confiablemente asociados.

De importancia central para entender las adaptaciones humanas prehistóricas, es el conocer de qué manera nuestros antepasados obtenían sus alimentos, o lo que por el momento nos atañe, los megamamíferos extintos. Aveleyra (1955, en Correal, 1981b) distingue tres tipos fundamentales de asociación entre fauna extinta e implementos de origen humano:

- “a. En depósitos aluviales en los que los artefactos fósiles han sido transportados a cierta distancia de su yacimiento original. En estos casos el arrastre por las aguas ha destruido completamente la relación anatómica de los restos óseos y se encuentran mezclados huesos aislados de diferentes animales. Estas asociaciones se localizan generalmente en los bancos laterales de barrancos de erosión, abanicos aluviales, etc. Como ejemplo típico puede citarse el célebre yacimiento fosilífero de Tequixquiac, al norte de la Cuenca de México.

- "b. En antiguas hoyas, abrevaderos y demás sitios estratégicos en los que se congregaban periódicamente gran número de animales y donde el hombre prehistórico llevaba a cabo matanzas colectivas (*butchering-grounds* o *meatkills* de los arqueólogos norteamericanos). En estos casos se encuentran verdaderas masas de huesos fósiles, muchos de ellos rotos, en completo desorden y pertenecientes a docenas de mamíferos cazados. Las especies representadas suelen ser diversas y los artefactos asociados muy abundantes. Como ejemplo de este tipo de asociación se cuentan algunos de los yacimientos más celebres en América (Lindenmeier, Colorado; Plainview, Texas; Folsom, Nuevo México; Scottsbluff, Nebraska, etc.).
- "c. En sitios en que dio caza y muerte aislada de un solo animal y en los que, gracias a condiciones geológicas especiales, la ausencia de posteriores arrastres o remociones artificiales o naturales ha permitido conservar los restos tal como fueron abandonados por los cazadores. La ventaja que proporciona este último tipo de asociación sobre los dos anteriores es evidente, pues puede ilustrar acerca de las costumbres cinegéticas del hombre prehistórico en aspectos tan importantes como la selección de puntos vulnerables del animal en los que, con preferencia, se le hería con dardos arrojados, las partes de la presa especialmente buscadas para la alimentación, las diversas técnicas de desollamiento, descarnado, desarticulación, etc."

NOTAS GENERALES SOBRE LOS PROBOSCIDEOS PLEISTOCENOS CON ENFASIS EN MESOAMERICA

Uno de los principales problemas que el arqueólogo (y el geólogo) confronta es el reconocimiento de la unidad taxonómica a que pertenecen los restos de vertebrados que encuentra en sus excavaciones. Dado que los proboscídeos fueron abundantes en nuestro medio y puesto que hemos hablado de ellos extensivamente, nos referiremos muy brevemente a algunas de sus características.

Los mastodontes y los elefantes son proboscídeos que, en general, se definen como grandes herbívoros semidigitígrados cuya nariz se prolonga en trompa (proboscis) más o menos larga. Son mamíferos placentados, corpulentos, con extremidades en forma de "pilares" o columnas provistas de cinco dedos, plantígrado-digitígrados. La dentición es altamente especializada, con ausencia de caninos y presencia de incisivos desarrollados en forma de "defensa", vulgar y erróneamente llamados "colmillos".

Los mastodontes constituyen algunos de los proboscídeos extintos más típicos que evolucionaron a partir de formas primitivas Eocenas como *Phiomia* y *Palaeomastodon* (Dunbar, 1960; Meléndez Fúster, 1978; Paula Couto, 1979). En muchos aspectos se parecen a los elefantes pero sus dientes presentan una morfología diferente. El nombre (del griego **mastos** y **odous**) se refiere a las largas cúspides romas, en forma de senos, de sus molares bunolofodontes. Los incisivos acusan un desarrollo excepcional, como se ha dicho más arriba, a veces en ambas mandíbulas.

Los mastodontes no son exclusivos ni originarios del Nuevo Mundo. Durante el Neógeno realizaron grandes migraciones en Eurasia, llegaron al Norte de América hacia la mitad del Mioceno, y se distribuyeron después por América Central y América del Sur. Fueron predominantemente ramoneadores que vivían en grandes rebaños (Dunbar, 1960; Meléndez y Fúster, 1978).

En términos de los especímenes de megafauna registrados, lo que se puede notar es la relativa abundancia de proboscídeos en Costa Rica. Un mínimo de tres géneros Pleistocenos están presentes en el registro. Según parece el género más abundante es el *Cuvieronius*, siendo *C. hyodon* una especie de amplia distribución en América, reconocible principalmente por la leve espiral que adopta la capa de marfil en las defensas de los individuos adultos y por sus molares.

La recuperación de molares e incisivos, en el mejor estado posible, es de singular importancia para efectos de identificación, según se deduce de las características de *Cuvieronius* y *Haplomastodon* hasta ahora disponibles. Correal (1981a) resume estas características basándose en las descripciones de Hoffstetter (1952) y Simpson y Paula Couto (1957), entre otros. El Cuadro 4 está basado en dicho trabajo. Por otro lado, Parodi (1962) intentó

CUADRO 4. Cuadro comparativo de características de dos géneros de mastodontes comunes en Sudamérica (tomado de Correal, 1981a)

<i>Cuvieronius</i> sp.	<i>Haplomastodon</i> sp.
Cráneo deprimido	Cráneo elevado de tipo elefantoide
Sínfisis mandibular corta. Incisivos superiores con banda de esmalte en toda su longitud.	Sínfisis mandibular corta. Incisivos superiores con sección oval. Incisivos inferiores ausentes.
Incisivos ligeramente encorvados hacia abajo en ejemplares juveniles.	Incisivos casi derechos en los juveniles.
Incisivos divergentes en adultos, retorcidos sobre su eje (banda de esmalte en espiral).	Incisivos curvados hacia arriba en los adultos, sin torsión helicoidal. Incisivos con estrecha banda de esmalte en los jóvenes. Sin esmalte en los adultos.
Molares bunolofodontes: doble serie de conos opuestos.	Molares bunolofodontes: semicolinas opuestas o ligeramente alternadas.
Conos internos más fuertes y con cónulos accesorios en la mandíbula superior.	Desgaste notorio en los molares.
Desgaste de molares solo en individuos muy viejos.	Desgaste precoz de molares.
Conos extremos más fuertes y con cónulos accesorios en la mandíbula inferior.	 Molares intermedios trilofodontes. Molares posteriores tetralofodontes o pentalofoodontes.

un trabajo similar pero considerando un número más amplio de especies (Cuadro 5). Posteriormente, Bombin y Huertas (1981) llegan a resumir el consenso general de la taxonomía de los mastodontes sudamericanos, después de una extensa revisión bibliográfica, desde que Cuvier dio a conocer las primeras muelas en 1806, en las que habría por lo menos 4 géneros de Gomphoteriidae (Cuadro 6), aunque Bombin y Huertas no están muy de acuerdo con estas clasificaciones.

Bombin y Huertas (1981), plantean varios aspectos que seguramente resultan polémicos para los paleontólogos conservadores. Ellos concluyen que la concentración de fósiles y tafonomía en el área de la Sabana de Bogotá y de otros depósitos de Sudamérica, sugiere que todos los respectivos animales tenían acceso a las mismas zonas ambientales; las pequeñas variaciones en el aparato masticatorio de los ejemplares examinados, no indican diferencias contrastantes del nicho ecológico en cuanto a la explotación de recursos alimentarios. Pero lo más importante parece ser que las poblaciones de mastodontes serían polimórficas. En este caso, se tendría un género monoespecífico (o quizás di-específico) en Sudamérica, con un amplio margen de variaciones individuales (como el caso del elefante africano actual). La dominancia de ciertos caracteres en más del 75% de los individuos en determinadas áreas, sugeriría también politipia. Sin embargo, estos aspectos y criterios aún no han sido dados a conocer en revistas de reconocido prestigio científico y, por ende, deben de tomarse con la debida reserva.

El área de Norteamérica

En el área de Norteamérica también existen divergencias entre distintos géneros de proboscídeos, como por ejemplo entre el *Mammuthus imperator*, *M. columbi* y *M. jefferseni*, para lo cual Kurtén y Anderson (1980) concluyen que hasta tanto no sean llevados estudios comparativos, es preferible referirse a los individuos encontrados, en especial si son muelas y huesos aislados, como *Mammuthus* sp. Otros paleontólogos opinan lo contrario.

CUADRO 5. Características anatómicas de varias especies de mastodontes sudamericanos, según Parodi (1962).

Cuvieronius hyodon

cráneo	Deprimido y alargado.
incisivos	Curvados hacia arriba en juveniles Recurvados en espiral en los adultos.
esmalte	Banda de esmalte en la parte superior, en juveniles. Espiralada en adultos
molares	Bunolofodontes, trilofodontes con tréboles simples.
otras	Sínfisis mandibular con extremo anterior curvado hacia abajo y en forma de pico. Incisivos inferiores o rastros de ellos, en ejemplares juveniles.
tamaño	<i>C. hyodon</i> es de tamaño relativamente grande.

Cuvieronius argentinus

cráneo	Deprimido y alargado.
incisivos	Simplemente curvados hacia arriba.
esmalte	Banda longitudinal a lo largo de la cara anterior de los incisivos.
molares	Bunolofodontes y trilofodontes con corona en simple trébol y tamaño bastante menor que <i>C. hyodon</i> .
tamaño	<i>C. argentinus</i> es de tamaño pequeño.

Haplomastodon waringi

cráneo	Menos elefantoide que el de <i>Stegomastodon</i> sp., pero menos alargado y deprimido que el de <i>Cuvieronius</i> sp.
incisivos	Rectos o ligeramente curvados en juveniles. Simplemente curvados hacia arriba en los adultos.
esmalte	Banda de esmalte recta en juveniles. Los adultos no presentan esmalte.
molares	Bunolofodontes y trilofodontes, con coronas de tréboles simples.

Haplomastodon platensis

cráneo	Similar a <i>H. waringi</i> .
incisivos	Simplemente curvados hacia arriba.
esmalte	Con banda de esmalte en los juveniles. Sin esmalte en los adultos.
molares	Conformación cuadrangular de los molares, coronas de los mismos en trébol simple.

Stegomastodon superbus

cráneo	Elefantoide, corto y alto.
incisivos	Muy largos, con diámetro ántero- posterior mayor que el transversal.
esmalte	Simplemente curvados hacia arriba. Sin banda de esmalte, excepto en algunos ejemplares juveniles
molares	(característica aplicable al género). Bunolofodontes y trilofodontes. Los mamelones de los molares ubicados un tanto oblicuamente. Tréboles no tan marcados como en <i>Mastodon humboldtii</i> .
tamaño	Es el más grande de los mastodontes sudamericanos.

Stegomastodon ornatus

cráneo	Elefantoide, corto y alto.
incisivos	Simplemente curvados hacia arriba.
molares	Bunolofodontes y trilofodontes, en forma de trébol, iguales a los de <i>S. superbus</i> .

CUADRO 6. Géneros de la Familia Gomploteriidae del Pleistoceno representados en Sudamérica(*)

-
1. **Cuvieronius.** Cráneo deprimido; defensas espirales con banda de esmalte, molares sin postritos treboliformes.
 2. **Stegomastodon.** Cráneo deprimido, defensas curvadas o rectas no espiraladas sin banda de esmalte; molares con postritos y pretritos treboliformes.
 3. **Haplomastodon.** Cráneo intermedio entre *Cuvieronius* y *Stegomastodon*; defensas curvadas no espiraladas y sin banda de esmalte en adultos, rectas y con banda de esmalte en juveniles, molares sin postritos treboliformes.
 4. **Notiomastodon.** Cráneo mal conocido; defensas curvadas no espiraladas con banda de esmalte; molares con postritos y pretritos treboliformes.
-

(*) Basado en Ameghino (1889), Nordenskiöld (1903), Boule y Thévenin (1920), Cabrera (1930), Osborn (1936, 1942), Hoffstetter (1952) y Simpson y Paula Couto (1957), todos en Bombin y Huertas (1981).

De igual modo, Laurito (1988) concluye que posiblemente muchas de las especies de mastodontes hallados en México (por ejemplo *Dibelodon tropicus* sinónimo de *Tetralodon andium*, o el *Mastodon oligobunis* sinónimo de *Cuvieronius oligobunis*, o el *Cuvieronius arellanoi*) pueden corresponder con la especie *Cuvieronius hyodon*.

En fin, nos enfrentamos a una situación persistente en taxonomía en la cual encontramos a quienes prefieren una clasificación muy simple con el mínimo posible de categorías, mientras que otros favorecen una mayor diversificación.

Aún cuando se tenga a mano esta información, bastante sumariada, no es posible para el arqueólogo o el geólogo prescindir de los especialistas en paleontología. Existen una serie de aspectos tafonómicos y de dificultades taxonómicas que todavía deben ser resueltos, y cada hallazgo de megafauna es de invaluable importancia para tal fin.

CONCLUSIONES

Los estudios paleogeográficos de Centroamérica y las Antillas interesan tanto al geólogo, como al geógrafo, ecólogo, biólogo y otros especialistas. El estudio del desarrollo biogeográfico de las "Américas" (incluyendo América Central), así como el de faunas y floras endémicas e inmigrantes, son igualmente capítulos interesantes en la historia de los organismos. También lo son las relaciones de la vida oceánica y el establecimiento definitivo del Istmo de Panamá y del mar Caribe, un mar interior de características oceanográficas particulares, con faunas separadas del Pacífico y de sumo interés para el desarrollo pasado, actual y futuro de Mesoamérica y las Antillas.

Los últimos 75 m.a. son de gran interés porque presentan el mejor registro histórico, tanto geológico como paleontológico, y han influido de modo determinante en nuestro medio. Se puede concluir, con base en las investigaciones realizadas en más de un siglo de diversos trabajos científicos, que los intercambios biológicos entre Norte y Sudamérica, en mayor o menor grado, se dieron en cuatro etapas:

1. **Primeros inmigrantes (Cretácico Superior-Paleoceno):** primer intercambio masivo y de corta duración entre Norte y Sudamérica, a través de las ancestrales Antillas Mayores (Proto-Antillas) acaecido en el Campaniano Superior, en el que se estableció una región biogeográfica marina: la Provincia Protomesoamericana o Tethys Occidental. La continuidad del vulcanismo antillano del Paleoceno estableció un puente terrestre durante el Riochicano que permitió el paso de diversos mamíferos. Aunque hoy día está bastante aceptado por la comunidad geocientífica, que se dio un intercambio entre las Américas durante el Cretácico terminal, y probablemente en el

Paleoceno, hasta el momento no se han encontrado fósiles (de acuerdo con la literatura consultada) de megavertebrados terrestres pre-Miocenos en las Antillas. Muchos factores se pueden exponer ante esta ausencia de restos fósiles (falta de condiciones de preservación, inexistencia de recursos para investigación, etc.), pero no deja de ser un hecho curioso. Por otro lado, está en constante discusión cuál fue el estribo norte del puente; ¿fue el bloque Chortis? ¿o el extremo sur de Norteamérica (Yucatán)?

2. **Dispersiones erráticas (Eoceno-Oligoceno Inferior):** durante un período no más reciente que el Oligoceno Temprano (Deaseadano) arribaron a Sudamérica algunos grupos de mamíferos por medio de dispersiones erráticas o al azar (en saltos), quizás tipo "*habitats isla*" desde Norteamérica y desde África. Desde el Oligoceno hasta el Mioceno, Sudamérica se mantuvo como una isla biogeográfica, y ya América Central y las Antillas comenzaban a adquirir los aspectos geográficos actuales, incluyendo su presente posición.
3. **Viejos saltadores de islas (Mioceno):** en el Mioceno Inferior, Centroamérica formaba una península-archipiélago más o menos continua (con pequeños canales interoceánicos) en relación con Norteamérica. Sin embargo, la cuenca oceánica de Bolívar constituía una barrera infranqueable. Fue durante el Mioceno Superior que se efectuaron algunas migraciones casuales en ambos sentidos -Norteamérica a Sudamérica y viceversa-.
4. **Nuevos saltadores de islas o inmigrantes terrestres (Plio-Pleistoceno):** la acelerada edificación del Arco Plutónico-volcánico de Centroamérica Meridional, estableció definitivamente el puente-ístmico y el cierre concomitante definitivo del intercambio de aguas entre el Atlántico y el Pacífico entre 3,7 y 3,1 m.a., formándose el mar interior del Caribe. Al establecerse el puente al final de este período, tiene lugar uno de los fenómenos más grandes de migración de todos los tiempos, que permitiría el intercambio de flora y

fauna entre el Norte y el Sur. Las migraciones se efectuaron en varias olas y, a su vez, se verificaron importantes extinciones de grandes y pequeños mamíferos. La causa de la extinción es tema controversial y las explicaciones a este fenómeno son variadas. Por otro lado, el sendero ístmico fue selectivo a la migración por sus efectos biológicos y climáticos. Al final del Pleistoceno, arribó el hombre al continente americano, afectando desde entonces su entorno natural.

Aunque son muy pocas las evidencias, no pueden subestimarse la existencia y el efecto de filtros pasados para la fauna terrestre y la flora durante el Paleoceno (Gingerich, 1984) y el Cretácico Terminal (Lucas y Alvarado, en prensa b). Por otro lado, también hay que considerar que América Central Nuclear (bloque Chortis y Meridional, así como las Antillas Mayores, en esta época se comportaron como barcos-islas de fauna y flora con elementos australes y nórdicos, pero en los que el endemismo actuó como un factor muy importante. Aunque dichos habitats con características particulares debieron de haber sucumbido ante los embates geológicos (subsistencia, transgresiones, vulcanismos, tectonismo, etc.) características del período previo al Eoceno, pudieron haber sido "semilleros" para los continentes aledaños, aportando a éstos una fauna y flora, originalmente alóctona, pero que con el tiempo desarrollaron elementos propios.

Aunque controversial, el efecto de vicariancia debía preceder a los dos grandes intercambios de flora y de fauna (Cretácico/Paleoceno y Plioceno Superior) entre las Américas (Humphries, 1982; Savage, 1982; Milner y Norman, 1984).

Queda por verificarse satisfactoriamente la existencia de elefantes y de bóvidos en Sudamérica.

A través del desarrollo del tema se ha expuesto que en el área de Mesoamérica (desde el punto de vista geográfico no coincide con las fronteras arqueológicas) se han verificado hallazgos arqueofaunales (Colombia, Ecuador, Venezuela y México), pero no se ha reportado ninguno seguro en el área centroamericana. La inexistencia de restos de megafauna extinta asociados con actividad humana en el área centroamericana, puede deberse en forma preliminar, a los siguientes factores y sus combinaciones:

- a) Bajas condiciones de preservación (sepultamiento-fosilización): los individuos vivían en condiciones biogeográficas poco aptas para su fosilización.
- b) Estratigrafía Pre-Paleoindia: varios de los hallazgos de megafauna en Centroamérica -y los mejores por su riqueza esquelética- se han registrado en rocas volcánicas o sedimentarias de una edad muy antigua (Mioceno-Pleistoceno Superior Temprano) en los cuales evidentemente no existe posibilidad de intervención humana.
- c) Falta de estudios especializados en paleomastozoología: en Centroamérica los estudios de paleontología de vertebrados son pocos, y existe poca motivación y financiamiento por la búsqueda programada de sitios de interés arqueofaunal. Como contraparte, los estudios de geología del Cuaternario son igualmente escasos y la arqueología estratigráfica está poco desarrollada en el resto de los países centroamericanos, existiendo preocupación únicamente en las áreas alrededor de los grandes monumentos Mayas al norte. Además, tanto las ciencias geológicas como arqueológicas tienen escasos 25 años de haberse desarrollado en forma definida en países como Costa Rica.
- ch) Estrecho ámbito de coexistencia espacio-temporal de hombre-megafauna extinta: mucha de la megafauna se extinguió durante el Pleistoceno (que se inició hace aproximadamente un millón ochocientos mil años) mientras que el hombre arribó al continente americano al final del Pleistoceno, coexistiendo temporal y espacialmente por unos pocos miles de años (un mínimo seguro de 3 000 años y un máximo cuestionable de hasta 30 000 años o más).

Sin embargo, existe una gran probabilidad de que en América Central haya habido coexistencia pasada entre el hombre y los mamíferos fósiles. Los hallazgos de megafauna fósil incluidos en enormes depósitos geológicos no muy antiguos, como por ejemplo cenizas volcánicas (e.g. Paseo Colón), lahares (e.g. Tibás 1, Agua

Caliente), depósitos aluviales (e.g. Barra Honda, Candelaria, Tibás 2), coluviales (e.g. Nicoya) o palustres (e.g. San Fernando) son sitios arqueofaunales potenciales. Todo es cuestión de tiempo, de recursos y, quizás, de suerte.

La depresión tectónica alrededor de la cuenca de los lagos de Nicaragua y el rápido desarrollo de un elevado y accidentado Arco Plutónico-volcánico en Costa Rica, pudieron haber limitado o retardado la migración de algunos megamamíferos a estrechas fajas terrestres de escasos 25 km de ancho en algunos sectores aledaños al arco. Aunado a esto, se tiene la coexistencia temporal y espacial del hombre en los albores del Holoceno y su evidente afinidad por las regiones topográficas medias y bajas, favorables para la pesca, cacería, por poseer condiciones climáticas y geográficas apropiadas. Estas condiciones pudieron ser factores determinantes que contribuyeron a la extinción local de algunas especies de mamíferos y podrían ser sitios arqueofaunales potenciales.

Las localidades de Osa, Punta Burica, Montezuma, Mata de Limón, Palmares, San Ramón, San Miguel de Turrúcares y Bajo Barrantes, son yacimientos fosilíferos adicionales inagotados y poco estudiados del Cuaternario, pero con poca probabilidad de coexistencia temporal con el hombre. Sin embargo, se recomiendan también como puntos de partida de futuras investigaciones vertebradológicas.

En diferentes épocas, Mesoamérica ha sido -y continuará siendo- una frontera geológica, paleontológica, arqueológica y biológica entre las masas continentales del Norte y del Sur, por lo cual es una región de sumo interés y que merece estudiarse aún más. También debe realizarse, la búsqueda programada *a priori* de vertebrados fósiles y en especial de microvertebrados (por ejemplo roedores).

El desarrollo de la paleontología de los vertebrados en América Central puede dividirse en cuatro etapas:

- I) De 1859 a 1926: primeros reportes y descripciones taxonómicas de vertebrados fósiles, y organización de la colección de rocas, minerales y fósiles (1886) seguido por el establecimiento del Museo Nacional de Costa Rica en 1887,

- II) De 1927 a 1945: búsqueda, excavaciones dirigidas, recuperación de valiosos hallazgos, reconstrucción de los restos óseos, capacitación parcial de personal,
- III) De 1946 a 1959: ocaso más o menos generalizado de los estudios paleovertebradológicos,
- IV) De 1960 al presente: primeros reportes de vertebrados del Mioceno y de su importancia biogeográfica, resurgir de los estudios de los vertebrados fósiles con excavaciones sistemáticas e investigaciones dirigidas, clasificación y revisiones taxonómicas; importancia arqueofaunal y estudios multidisciplinarios.

Los estudios paleovertebradológicos no solo nos indican la historia pasada del puente continental del Plioceno (istmo centroamericano austral), sino también las fronteras biogeográficas de distribución y su importancia en la zonificación de la fauna actual, además pueden aportar valiosos hechos para la historia arqueológica del Paleo-indio en Mesoamérica.

La fauna y la flora de América Central es extraordinariamente rica por el rol de puente transamericano, a la par del endemismo obtenido por el aislamiento, ya que al principio la comunicación no fue continua, sino más bien intermitente, generando la gran variabilidad biológica que existe en la actualidad. Tan solo en Costa Rica hay unas 8 000 especies de plantas florales, 9 000 especies de plantas vasculares (el 4% del total de especies de plantas en el mundo), casi medio millón de especies de insectos, 208 de mamíferos, 850 de aves, 150 de anfibios, 290 de reptiles y unas 130 especies de peces de agua dulce. Se han podido clasificar más de 1 300 especies de árboles de origen norteamericano, sudamericano y endémicos (Holdridge, 1953; Young, 1984; Bussing, 1987; Boza, 1988). Todo esto es producto de un acontecer geológico y biológico único que fue el establecimiento del puente interamericano o Istmo de Panamá entre los dos subcontinentes del norte y de sur. Así, está ante nuestros ojos la posibilidad de estudiar este experimento de la naturaleza desde muchos y múltiples puntos de vista, a fin de comprender mejor nuestra bella historia natural.

EPILOGO

No pude evitar la tentación de cerrar la lectura de la presente obra de síntesis con el siguiente párrafo tomado del clásico libro de Dunbar (1960):

“Al cerrar una lectura sobre geología, siempre hay que hacerlo con humildad. En la nave TIERRA que nos transporta por la inmensidad hacia una meta final que sólo Dios conoce, nosotros nada más somos pasajeros de proa.

“Somos emigrantes que conocen su propio infortunio. Los menos ignorantes entre nosotros, los más osados, los más impacientes, interrogamos nuestros propios problemas; demandamos cuándo comenzó el viaje de la humanidad, cuánto tiempo durará, cómo navega el barco, por qué vibran su cubierta y el casco; por qué algunas veces los sonidos provienen de la bodega y se extinguen por la escotilla; nosotros preguntamos qué secretos se ocultan en las profundidades de esta extraña nave y sufrimos porque nunca lo sabremos... Usted y yo somos el grupo de los impacientes y osados que desean saber y que nunca quedan satisfechos con cualquier respuesta. Nos mantenemos unidos en la proa del barco atentos a todas las indicaciones que provengan del interior misterioso, o del monótono mar o todavía del aún más monótono cielo. Nos conformamos unos a otros hablando de la costa hacia la cual creemos devotamente que navegamos, o a la que en realidad llegaremos y desembarcaremos, quizás mañana. Es una costa que ninguno de nosotros ha visto nunca, pero que la reconoceríamos sin titubeos cuando apareciera en el horizonte. Es la costa del país de nuestros sueños, donde el aire es tan puro que no existe la muerte, es el país de nuestros deseos y su nombre es la “Verdad”.

Pierre Termier

ANEXO

A continuación se transcriben textualmente (incluyendo errores ortográficos y tipográficos) varias cartas que poseen gran valor histórico y que evidencian el gran interés que poseía sobre el tema el Profesor Manuel Valerio, director del Museo Nacional de Costa Rica:

Secretaría de Educación Pública

Museo Nacional

San José, Costa Rica

San José, Nicoya 12 de abril de 1933

Manuel Valerio Director del Museo Nacional y José Castillo ambos mayores de edad, casados, Profesor de Estado el primero, agricultor el otro, vecinos de San José y Quirimán respectivamente hemos convenido en lo siguiente: Valerio como Director del Museo Nacional pagará la suma de veinte colones por cada pieza entera, correcta y perfecta y diez colones por cada fragmento en buen estado del esqueleto fisilizado de un mastodonte que se encuentra en el río Quirimán que extraiga y entregue Castillo, a entera satisfacción.

Es compromiso de Castillo entregar a la mayor brevedad posible lo que haya extraído a los señores Jefe Político y Felipe Díaz quienes vertirán informe relativo a piezas enteras y completas o fragmentos en buen estado.

Castillo no tendrá derecho a cobro alguno si con su trabajo no lograre extraer piezas enteras y perfectas o fragmentos en buen estado.

Las piezas recibidas enteras y perfectas y fragmentos en buen estado por el Sr. Jefe Político y Don Felipe Díaz quedan sujetas a la aprobación de Valerio en su calidad de Director del Museo Nacional.

Las cuentas por las entregas de piezas o fragmentos deben presentarse por cuadruplicado y serán canceladas 15 días después de recibidas.

El Sr. Jefe Político dará a Castillo un recibo provisional por las piezas recibidas. Este recibo debe ser devuelto y destruido una vez que Castillo haya recibido el pago respectivo o queda de hecho nulo.

Si Castillo no hubiere entregado piezas o fragmentos en las condiciones especificadas antes del día último del mes de junio el presente contrato quedará sin efecto y nulo.

En fe de lo convenido firmamos los contratantes ante el Sr. Jefe Político a los doce días de abril de mil novecientos treinta y tres.

El presente contrato se hace por duplicado conservando cada contratante un ejemplar.

Otro más: Valerio se compromete a pagarle a Castillo una semana de trabajo a razón de ₡2.00 dos colones diarios. Si dentro de este lapso Castillo extrajere alguna pieza o fragmento tendrá derecho al pago de lo que arriba se especifica relativo al valor de pieza o fragmento.

José Castillo

*Manuel Valerio
Director del Museo Nacional*

Este sería el primer contrato en Costa Rica para la búsqueda de fósiles. Seguidamente se transcriben varias cartas continuidad

de la anterior, sobre la compra de un hueso fósil al señor José María Briceño en Puntarenas. Pese a que en las cartas no se indica su ubicación, Segura (1938) menciona que el mismo procede del río Quirimán de Nicoya y que fue comprado en Puntarenas por el Museo en abril de 1933. A continuación se transcriben dichas cartas:

Puntarenas 19 de Abril de 1933

*Profesor
Don
Manuel Valerio.
San José.*

Muy Señor mio, en mi poder su atenta del 18 del precente en la cual me trata de la compra del hueso segun combenio por valor de ¢75.00/ Cetenta y cinco colones.

Está bién voy a buscar dicho cajón o darlo hacer afin de hacerle el envio como usted me lo ordéna. Le albierto que dicho hueso está quebrado, y á la bés remendado como usted talbés lo vió.

Si ésta quebradura fuera inconbeniente para el envio, usted me dará contra orden cuanto ántes.

Esperando sea conforme adjunto vienen las cuentas cuadruplicadas como me lo ordenó.

Sin motivo para más me és grato suscrivirme su muy

att. ss.

José María Briceño

*Secretaría de Educación Pública
República de Costa Rica*

*Número:
Expte.: 35 A.
Asunto: libre flete hueso mastodonte*

San José, 26 de abril de 1933.

*Señor
Secretario de Estado en
el Departamento de Fomento,
S. O.*

*En nota de 25 de este mes, el señor Director del
Museo Nacional me oficia lo que en lo conducente dice:*

*"Telegrama de esta fecha de José María Briceño de
Puntarenas me anuncia que por tren de hoy ha
despachado para este Museo el hueso fósil de
mastodonte, del cual informé a Ud. haberlo adquirido...
A indicación mía, José María Briceño manifestó la pieza
a cobrar en la Agencia de San José, y como se trata de
un flete pequeño de este Museo, estimaré mis oficios a
fin de obtener el libre flete."*

*En esa inteligencia, me permito rogar a usted sea
muy servido de dar las instrucciones del caso, si no
hubiere inconveniente en ello, para que se proceda en
la forma solicitada*

Atento y seguro servidor de usted.

El Secretario de Educación,

*MSM/msb.
C/Museo.*

Puntarenas 20 de Mayo de 1933

*Profesor
Don Manuel Valerio
Director del Museo Nacional
San José.*

En mi poder su carta del 15 del corriente en la que tomó a bién abisarme que llá estaba en la Pagaduría Nacional el dinero que me correspondia por la benta al Museo, del Fémur de Mastodonte.

Más pués dicho dinero o séan los ¢75 00/ cetenta y cinco colones llá los mandé retirar y los recibí también.

Por lo cual le quedo muy agradecido.

Con respecto á lo del flete le diré que le desobedecí pagando yó aquí dicho flete por lo que considero aber perdido el derecho de cobrarlo.

Sin motivo para más que salúdolo y decéole mucho bién estar.

att. ss.

José María Briceño.

Seguidamente se transcribe el modo casual, tal y como ha sucedido con los demás hallazgos, cómo se descubrió uno de los sitios de megamamíferos extintos más importantes de Costa Rica a la fecha:

*Secretaría de Educación Pública
Visitaduría Escolar
Provincia de Alajuela*

San Ramón 28 de agosto de 1933

*Señor Agente Principal de Policía
y Director del Museo Nacional
Profesor don Manuel Valerio
San José.*

No sé que persona le dió informes a usted del fósil encontrado en la propiedad de Gabriel Barrantes, jurisdicción de Piedades Sur de este cantón. Supongo que ha sido la Jefatura Técnica de Educación a quien informé en una hoja de visita.

Lo cierto es que a la orilla de una quebrada llamada de "Los Ramírez", buscando unas piedras fueron encontrados, dentro de una roca al parecer volcánica, de lava o ceniza, los huesos en referencia. Están accesibles y de ellos siguen partes hacia el interior de esa roca. Le remito los que me pide y hay varios otros en casa de Gabriel Barrantes. Lo interesante sería proceder a hacer cuidadosa excavación a fin de ver si se daría con los huesos de la cabeza.

No informé a los periódicos ni telegrafíé por evitar molestias, como la que ocurrió con el otro fósil encontrado en Guanacaste.

Conviene que si sus ocupaciones se lo permiten se dé la vuelta por estos lados y examine personalmente dichos huesos.

Muy atento servidor,

Hernán Arguedas.

Secretaría Política de San José

Sr.

Prof. Don Manuel Valerio

San José

Set 16 de 1933

Muy sr mio

Tengo mucho placer en dirigir a Ud, estas brevisimas lineas, para informarle acerca del Mastodont, encontrado en Pied Sur.

Siguiendo sus instrucciones fué traído a esta Jefatura Política -un hueso- que sacó don Gabriel Barrantes á posteriori - de su venida de Ud aquí.

Don Gab. comprensivo del valor del fósil, lo sacó con mucho cuidado, logrando sacar el hueso aludido; pesa 36 lbs. mide de largo 1/2 metro mas o menos.

El señor Barrantes lo envió a una vitrina; pero por orden de esta Jefatura se encuentra en este despacho para lo que Ud tenga gusto ordenar.

Según informes don Trino Echavarría, entrego a don Hernán Arguedas, el fósil que poseía.

Aquí le hemos estado esperando con...

GLOSARIO

Acida (roca): roca ígnea con un porcentaje de óxido silíceo (SiO_2) mayor de 63%.

Alotópico: restos de un individuo fósil que sufrieron poco transporte antes de su sepultamiento definitivo.

Aluvial: referente a los ríos y sus sedimentos.

Alteración hidrotermal: véase Hidrotermal.

Andesita: roca volcánica usualmente gris en diversos tonos, más o menos rica en listones de plagioclasa y con cantidades variables de minerales ferromagnesianos. Comúnmente posee piroxenos, tanto en la matriz como en fenocristales; el olivino puede estar presente y usualmente subordinado como fenocristal. El contenido de minerales máficos es menor de 30% y la sílice (entendiéndose como SiO_2) puede variar entre 56 y 63%. Abunda en el cinturón volcánico circumpacífico.

Andesita basáltica: (basalto andesítico, andesita básica): roca volcánica con plagioclasa como mineral esencial, aproximadamente 1 a 5% de olivino y un índice de color entre 30 y 40. El contenido de la sílice usualmente varía entre 52 y 56%.

Andesita básica: ver Andesita basáltica.

Andesita piroxénica: roca volcánica compuesta esencialmente de plagioclasa, piroxenos y óxidos metálicos.

Arcaico: estado cultural del Nuevo Mundo desarrollado entre 9000 y 3500 años atrás. Se caracteriza por el desarrollo de amplias y diversas estrategias para la subsistencia basadas en el aprovechamiento intensivo de las estaciones y recursos locales. Corresponde con la etapa Mesolítica en Europa. No confundir con la era geológica más antigua de la historia de la tierra denominada Arcaica.

Arco de islas: distribución de islas volcánicas en bandas arqueadas, por lo común con la concavidad hacia el continente, bordeadas en la parte convexa, que da al océano libre, por una fosa submarina. Son el resultado de la interacción de dos placas oceánicas o una oceánica contra una continental.

Arco orogénico: arco de islas maduro.

Arqueofaunal: hallazgo arqueológico en asocio con restos faunales.

Arqueología: estudio de la cultura y los procesos de evolución cultural, utilizando los restos materiales de las sociedades, grupos humanos y prehumanos, así como las evidencias ambientales asociadas o coetáneas, reconstruyendo gradualmente la prehistoria y la historia antigua.

Augita: mineral petrogénico que forma cristales negros a verdosos, químicamente constituidos por silicatos cálcico-magnésicos con contenido variable de álcalis, aluminio y hierro o carentes de éstos.

Basalto andesítico: ver Andesita basáltica.

Basamento: se refiere a las rocas más antiguas de una región dada. Pueden tener un origen continental (rocas ígneas o metamórficas antiguas) a lo cual se le denominaría como **basamento cristalino**, o

constituidas por rocas básicas originadas por magmatismo de los volcanes oceánicos, a lo cual se le llama **basamento oceánico**, o un carácter meramente sedimentario a modo de un basamento local y relativo.

Básica (roca): roca ígnea con un porcentaje de sílice (SiO_2) entre 45 y 52%.

Bioestratigrafía: es la sucesión de fenómenos o sucesos concernientes a la vida en el registro geológico, que permite datar con la ayuda de los fósiles encontrados.

Biotita: mineral oscuro, hojoso; es un silicato de aluminio, hierro y potasio.

Biotopo: zona de vida o comunidad con características biológicas de flora y fauna particulares.

Brecha: roca consolidada compuesta de fragmentos de angulares a subangulares de rocas pre-existentes. Los clastos deben ser mayores de 2 mm de diámetro.

Calco-alcalino: rocas ígneas usualmente desarrolladas en el borde circumpacífico y en arcos de islas evolucionados con un porcentaje químico de álcalis ($\text{Na} + \text{K}$) no muy elevado.

Caldera: depresión volcánica en forma de cubeta circular o elíptica que se origina por hundimiento o explosión (o ambos) de una estructura volcánica. Su diámetro es mayor a 1,5 km.

Campaniano: Piso del Cretácico Superior (entre 88 y 74 m.a.)

Capa: nivel rocoso (estrato) de origen volcánico.

Cinerita: cenizas depositadas en ambiente lacustre.

Cenozoico: la presente era geológica, que se inició hace 65 m.a. dominada por los mamíferos y por las aves.

Clinopiroxeno: silicato monoclinico de hierro, calcio o magnesio que cristaliza en sistema monoclinico. La augita es un tipo de clinopiroxeno.

Clorita: silicato compuesto fundamentalmente de los grupos Mg (Fe), Al y OH; es un mineral hojoso, generalmente verdoso.

Clovis (Llano): tradición cultural temprana de Norteamérica datada aproximadamente hace unos 11 000 años atrás.

Coluvio: detrito rocoso acumulado en la parte inferior de un cerro o al pie de éste; los materiales han sufrido un corto transporte.

Conglomerado: roca más o menos consolidada compuesta de fragmentos redondeados de rocas pre-existentes. Los clastos deben ser mayores de 2 mm de diámetro.

Correlación estratigráfica: correspondencia entre rocas o niveles de rocas distantes entre sí que se presumen contemporáneas y formadas bajo condiciones similares.

Cornubianita: roca sedimentaria que fue recalentada por el efecto de la intrusión de un cuerpo magmático caliente.

Cretácico: último período de la era Mesozoica, que se inició hace 145 m.a. y terminó hace 65 m.a., dentro del cual se dio el inicio de las plantas con flores y los primeros mamíferos. Los dinosaurios dominaron el planeta Tierra.

Cuaternario: presente período geológico que se inició hace unos 2 m.a.

Cuenca: depresión natural en donde se depositan sedimentos marinos o fluvio-lacustres.

Dacita: roca volcánica de color gris claro o negro con fenocristales de piroxenos, plagioclasa y más o menos con frecuencia, algo de hornblenda o biotita. Su matriz puede estar formada generalmente por mucho vidrio y con similares fases mineralógicas como los fenocristales. El cuarzo y el feldespato potásico generalmente están en la matriz. Su contenido de sílice varía entre 63 y 70%.

Depresión volcano-tectónica: depresión limitada por escarpes de falla formados por hundimiento del terreno después de erupciones muy fuertes, como emisión de grandes volúmenes de material volcánico.

Disyunción columnar: fracturas de tensión (diaclasa) ocasionadas por el enfriamiento de lava, que originan columnas con sección transversal usualmente hexagonal o poliédrica.

Estratovolcán: cono volcánico, por lo común de dimensiones considerables, constituido por una alternancia de emisiones de lava y de piroclastos (cenizas, bombas, bloques, etc.).

Datación con radiocarbono: datación de residuos orgánicos a través de la medida del C^{14} (un isótopo radioactivo del carbón) que contenga la muestra. Es efectivo en troncos carbonizados, madera y en menor grado (relativo) en paleosuelos y huesos con edades inferiores a los 70 000 años, preferentemente menores a los 43 000 años.

Datación K/Ar (potasio-argón): método de datación radiométrica utilizando minerales, vidrio volcánico o roca total, en el cual se mide la cantidad y la relación del Ar^{40} y K^{40} .

Datación radiométrica: métodos físico-químicos a través de los cuales se puede determinar el ámbito de edad de una roca o sus minerales. Está basado en la proporción de la decadencia de las constantes de isótopos radioactivos, (e.g. K/Ar, U/Th, C¹⁴, Ar/Ar, etc.).

Diatomea: alga unicelular con dos valvas silíceas (diploides) que abunda en los lagos y mares como masa planctónica o que crece sobre tierra húmeda.

Diatomita: restos silíceos de diatomeas que se encuentran en sedimentos formando un depósito poroso, usualmente blancuzco (**tierra de diatomeas**), y que cuando está bien consolidada y endurecida, es denominada diatomita.

Ecosistema: ciclo de materia y energía que incluye a todos los seres vivos, sus interacciones entre sí y con el medio.

Edad máxima: edad más antigua posible de un estrato, nivel de estratos o de un fósil, aunque perfectamente puede ser más joven, pero se carece de mejores medios para determinarlo. Es un tipo de datación relativa y de acotación máxima posible de la edad.

Edad mínima: edad más reciente o joven posible de una roca o fósil, que perfectamente podría ser mucho más antigua, pero no se dispone de mejores medios de datación para determinarla con exactitud o mayor precisión. Es un tipo de datación relativa y de acotación de la edad menor posible.

Efecto de vicariancia: ver vicariancia.

Endémico: propio de la región; suele referirse en biología a una especiación.

Eoceno: la segunda época de la era Cenozoica, que se inició hace 56 a.m. y terminó hace 35 m.a., marcado por el desarrollo de los primates.

Epiclástico: fragmentos volcánicos erosionados y depositados en otro lugar, como por ejemplo en una cuenca.

Epidoto: mineral de color verde, que cristaliza en el sistema monoclinico, formado por metamorfismo de contacto o regional o por alteración hidrotermal. Su fórmula química es $\text{Ca}_2(\text{Al}, \text{Fe})\text{Al}_2(\text{O}/\text{OH}/\text{Si O}_4/\text{Si}_2\text{O}_7)$.

Estratigrafía: rama de la geología que estudia la disposición de los estratos, su modo de origen, su secuencia en el tiempo y los fósiles que contienen.

Estratificación: niveles rocosos más o menos paralelos que corresponden con diferentes eventos acaecidos uno tras otro en el tiempo geológico.

Equidos: dicese de los mamíferos ungulados, perisodáctilos con un solo dedo, como los caballos actuales y extintos.

Falla transcurrente: zona de fractura en la Tierra en la cual el desplazamiento relativo es horizontal, es decir los bloques adyacentes se mueven lateralmente en sentidos opuestos paralelos a la falla.

Fenocristal: cristal observable a simple vista en las rocas magmáticas, con mayor tamaño que los cristales que lo rodean y precipitado antes que ellos.

Fitogeografía: estudio de la distribución geográfica de las plantas.

Flujo de cenizas: tipo de nube ardiente o flujo piroclástico (véase Nube ardiente e ignimbrita).

Flujo piroclástico: flujo volcánico denso constituido por cenizas, bombas, bloques, llevados por una gran cantidad de gases calientes a gran velocidad, en forma de una nube arrasante.

Fluidal (textura): microlitos o vesículas orientados que reflejan los movimientos del magma durante su solidificación; es característica de rocas volcánicas.

Fósil: restos de plantas y animales o evidencias de su actividad (trazas fósiles) que lograron ser mineralizadas y preservadas a través de los accidentes geológicos.

Foraminífero: protozoos rizópodos marinos unicelulares de envoltura calcárea, que abundan en los mares, ricos en especies distintas. Poseen caparazones alargados, esféricos o en forma de caracol, provistos de poros para la salida de los rizópodos.

Geofacto: roca con forma de artefacto (cultural) o presunto indicio de trabajo o utilización humana, pero que en realidad fueron producidos por un proceso geológico normal, como el transporte violento por un río, caída por gravedad de rocas vítreas desde un acantilado o vertiente de un río, etc.

Geología antropológica: se ubica en la frontera entre la geología, la antropología y la geografía, referente a las técnicas y al desarrollo económico del saber en una determinada región (técnicas en el desarrollo humano), acorde con su medio geo-ambiental (geología territorial, geotecnologías, etc.).

Geología arqueológica (geo-arqueología): es la interfase entre las geociencias y la pasada actividad humana. Incluye estudios de sedimentos en sitios arqueológicos para la reconstrucción de antiguas líneas de costa o evidencias culturales enterradas por eventos volcánicos o aluviales, o bien la asociación de megafauna extinta en un determinado lecho rocoso con actividad humana pasada.

Geomorfología: ciencia que estudia las formas del terreno y las describe buscando reconstruir los procesos y las etapas que contribuyeron a su formación; trata de analizar las rocas que están presentes.

Geosinclinal: término antiguo para referirse a una cuenca marina entre dos porciones de terreno emergidas, en donde se depositan gran cantidad de sedimentos (varios kilómetros de espesor) que sufren subsidencia continua por su peso y en los que a su vez se desarrolla magmatismo.

Glaciación Würm: serie de relativos y rápidos avances de los glaciares en Norteamérica con pobres y temporales retrocesos, que duró desde unos 100 000 a 11 000 años atrás.

Habitat: medio en el cual se desenvuelven los seres vivos.

Hiato: lapso o interrupción de una serie estratigráfica no representada en el registro geológico, ya sea por erosión o por no depositación.

Hidrotermal (alteración): relativo a procesos hidrogeoquímicos ricos en sustancias minerales que suelen alterar las rocas circundantes, transformándolas en arcillas o silicificándolas o enriqueciéndolas en ciertos minerales y empobreciéndolas en otros por alteración de los mismos.

Hipersteno: mineral verdoso o pardinegro perteneciente al grupo de los piroxenos (ortopiroxenos); la fórmula química es: $(\text{Mg}, \text{Fe})_2 (\text{Si}_2\text{O}_6)$.

Holoceno: época reciente del período Cuaternario que se inició hace unos 11 000 años.

Hornblenda: silicato de aluminio, hierro, magnesio, $(\text{AlSO}_4)\text{Ca}(\text{Fe}, \text{Mg})$ muy común en rocas de origen ígneo y metamórfico.

Ictiofauna: relativo a los peces.

Idiomórfico (estado): mineral que durante su desarrollo alcanza las formas típicas del sistema cristalográfico, con cristales de caras bien definidas.

Ignimbrita: roca de origen volcánico, formada de fragmentos de pómez, lavas y cristales. Se origina por erupciones volcánicas en forma de nubes ardientes o flujos piroclásticos.

Lacustre: depósitos sedimentarios en lagos y lagunas (arenas, limos, guijarros, tierra de diatomeas, etc.).

Lahar: depósito heterogéneo, usualmente no consolidado, compuesto de granos finos (cenizas volcánicas) y de grandes bloques, removidos como un torrente de lodo y arenas volcánicas por las aguas de lluvia o por las procedentes del rápido deshielo, en los macizos volcánicos o por la rápida evacuación del agua contenida en un lago cratérico durante una erupción. Se suelen canalizar por los cauces de los ríos y expanderse en forma de abanico al llegar a partes llanas, provocando grandes destrozos.

Lámina: delgados niveles de 1 mm o menos de grosor en las rocas sedimentarias debidos a cambios en la mineralogía, granulometría o color, que reflejan las condiciones ambientales en el momento de la depositación.

Laminación: varias láminas dispuestas en forma paralela o inclinada.

Lava: se denomina así a la roca fundida (magma) que fluye por las bocas eruptivas (entre 700 y 1200°C) y se derrama sobre la superficie como corrientes o salpicaduras, que al poco tiempo se solidifican formando rocas (por ejemplo las andesitas y los basaltos son dos tipos diferentes de lavas).

Laterita: suelo característico de regiones tropicales, de color rojizo o amarillento por los óxidos o hidróxidos de hierro y aluminio que contiene.

Litofacies: conjunto de características litológicas que definen a un determinado nivel rocoso.

Llano Clovis: ver Clovis (Llano).

Macroforaminíferos: organismo unicelular marino (aproximadamente de 0,5 a 1 cm de diámetro por 1 a 4 mm de espesor). Han sido abundantes en algunos períodos (e.g. Eoceno) llegando a formar rocas calcáreas.

Magma: mezcla usualmente silicatada, fundida, compuesta de óxidos y elementos volátiles que se encuentran en zonas más profundas de la corteza terrestre; pueden ascender a la superficie o quedar aprisionadas por movimientos de la corteza.

Magmatismo: fenómenos relacionados con el magma.

Magnetita: importante mineral negro de hierro (Fe_3O_4), componente de la mayor parte de las rocas magmáticas, y que por erosión suele estar presente en las rocas sedimentarias clásticas.

Mar de Tethys: véase Tethys.

Margen continental: límite de la corteza continental típica.

Material lávico: sinónimo de lava.

Mesozoico: la segunda mayor era geológica (entre 245 y 65 m.a. atrás) dominada por los reptiles.

Microforaminífero: foraminífero microscópico con forma de esfera o esfera múltiple abundante en el Cenozoico.

Mioceno: la cuarta época del Cenozoico (entre 23 y 5 m.a. atrás), durante la cual aparecen los primeros homínidos.

Molasa: sedimentos depositados por los ríos en cuencas terrestres o marinas producto de la rápida erosión de cordilleras.

Muscovita: mineral de mica de forma hojosa y translúcido con la fórmula química $\text{KA l}_2 [(\text{OH}, \text{F})_2 / \text{AlSi}_3\text{O}_{10}]$.

Neotectónica: rama entre la geología estructural y la geología del Cuaternario que estudia los movimientos terrestres recientes generados por procesos tectónicos en los últimos miles de años.

Nube ardiente: se forma por el emplazamiento de flujos de piroclastos o por la inestabilidad del material piroclástico o lávico, todavía caliente durante las explosiones de moderadas a fuertes.

Oligoceno: la tercera época del Cenozoico (entre 35 y 23 m.a.) en la cual se dio la aparición de los antropoides en el registro fósil.

Olivino: serie isomorfa de forsterita (Mg_2SiO_4) y fayalita (Fe SiO_4); alterado se convierte frecuentemente en serpentina y óxidos e hidróxidos de hierro. Es un mineral esencial de basaltos y gabros.

Orogénesis: movimientos tectónicos que originan montañas y, más en general, relieves.

Ortopiroxeno: serie isomorfa de enstatita ($\text{Mg}_2\text{Si}_2\text{O}_6$); cristaliza en el sistema rómbico.

Paleobatimetría: estimación de la profundidad de los fondos marinos en el pasado geológico.

Paleoceno: la primera época de la era Cenozoica (entre 65 y 56 m.a. atrás) durante la cual los mamíferos llegaron a dominar sobre las formas animales de la Tierra.

Paleogeografía: rama de la geología que se ocupa del estudio de la disposición y condiciones de las masas de Tierra y los océanos, así como de los agentes de geodinámica externa (erupciones, erosión, etc.) e interna (tectónica de placas, magmatismo, etc.) en épocas geológicas pasadas.

Paleo-Indio: estado cultural del Nuevo Mundo que se extendió entre 12 000 y 9 000 años atrás. Se caracteriza por los métodos de caza en grupos. Vendría a ser el equivalente del Paleolítico Superior Tardío en el Viejo Mundo.

Paleomagnetismo: magnetismo residual (fósil) en las rocas, que revela la polaridad del campo magnético terrestre al tiempo de su formación.

Paleomastozoología: rama de la paleontología que estudia los mamíferos fósiles o extintos.

Paleontología: ciencia que estudia los seres vivos de épocas pasadas con el objeto de reconstruir la constitución y la forma de vida de esos animales y plantas, para poder así elaborar una ordenación sistemática de los mismos y una datación de su desarrollo, procedencia y evolución.

Palinología: se ocupa del análisis del polen y de las esporas, especialmente en vistas a determinar el tipo de vegetación en épocas pasadas.

Palustre: depósito típico de pantano o ambiente anegado.

Petrografía: estudio de la composición, la textura, la clasificación y la distribución de las rocas.

Petrología: ciencia que estudia la formación y el origen (petrogénesis) de las rocas.

Pirfbol: término para agrupar a los minerales ferromagnesianos tales como los olivinos, piroxenos y anfíboles.

Piroclasto: fragmento de roca volcánica, producto de una explosión; las rocas o agrupaciones que forman se llaman piroclástitas o tefras.

Piroxeno: cristal formador de rocas. Su color es verde, negro o café; es un silicato de hierro, calcio o magnesio, como por ejemplo el hipersteno y la augita.

Placa: bloque tectónico de miles de centenares de kilómetros cuadrados y entre 70 a 120 km de grosor en que está dividida la Tierra y que se mueve lentamente con respecto a otras, según la llamada Teoría de la Tectónica de Placas.

Plagioclasa: familia de minerales tabulares, aluminio-silicatos calcio-sódicos, componente característico de las rocas ígneas; se encuentra también como componente de ciertas rocas sedimentarias o metamórficas.

Pleistoceno: la sexta época de la era Cenozoica (entre menos de 2 m.a. a 11 000 años atrás), en la cual aparece el *Homo erectus* y el *Homo sapiens*.

Plioceno: la quinta época de la era Cenozoica (entre 5 y 1,8 m.a.) en la cual florece el *Australopithecus* y aparecen los miembros tempranos del género *Homo*.

Plutón: masa ígnea profunda, de tamaño y forma variable, solidificada en la corteza usualmente por debajo de los 5 km.

Proboscídeo: dicese de los mamíferos de trompa prensil como los elefantes, mamuts, mastodontes, gonfoterios.

Radiolarita: roca usualmente rojiza, constituida por radiolarios, es decir por organismos unicelulares microscópicos marinos (protozoo rizópodo) con esqueleto formado por espículas y pseudópodos finos y radiales. Son generalmente de forma esférica con una cápsula central y un esqueleto delicado de sílice o de sulfato de estroncio.

Roca ácida: ver ácida (roca)

Roca básica: ver básica (roca).

Tafonomía: estudio de los procesos que ocurren entre la muerte de un individuo y su fosilización. Es útil para interpretar los procesos previos y contemporáneos a la fosilización, así como la reconstrucción de los habitats originales de diferentes especies fósiles asociadas a un mismo nivel estratigráfico.

Tectonismo: proceso de deformación de la Tierra.

Terciario: período de la era Mesozoica que se inició hace 65 m.a. y que se caracteriza por el dominio de los mamíferos.

Tethys (Tetis, Mesogea): antiguo mar que desde el final del Paleozoico (unos 250 m.a.) se estableció como un mar central-ecuatorial entre los antiguos supercontinentes de Laurasia (conformada por América del Norte, Groenlandia y Eurasia) y Gondwana (constituida por Sudamérica, África, Madagascar, India, Australia y la Antártida). Los actuales mares Mediterráneo, Negro y Caspio son restos del mar de Tethys. Sería un tipo de geosinclinal en el significado antiguo.

Toba: roca volcánica constituida por cenizas; puede contener fragmentos de lava y algunos cristales, pómez y obsidiana.

Turbidita: serie de rocas (linos, areniscas y conglomerados) formados por corrientes de turbidez de gran velocidad y energía, usualmente en los fondos marinos, canalizados por los cañones submarinos y extendidos en forma de abanico al llegar a los llanos abisales.

Vicariancia (efecto de): se produce al formarse una barrera (climática o geográfica) que impide la migración de ciertas especies y por lo tanto fragmenta a las biotas originales en dos o más partes, generándose diferenciación (inicialmente por especiación), endemismo y hasta extinción. Si la barrera es removida o cerrada, una dispersión (el proceso contrario) puede ocurrir de nuevo.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Aguilar, A. T., 1984. **Paleobotánica, G-0419 Paleontología General.** 20 págs.; Esc. Centroamericana de Geología, Univ. Costa Rica, San José (inédita).
- _____, 1987. *Comparaciones entre la fauna malacológica de las principales formaciones del Plioceno Marino de Costa Rica, América Central.* **Rev. Geol. Amér. Central**, 6: 43-73; San José.
- _____, 1990. *La evolución de las comunidades de moluscos y su relación con el desarrollo geológico del sur de América Central.* **Rev. Geol. Amér. Central**, 11: 51-57.
- _____, y Fischer, R., 1986. *Moluscos de la Formación Montezuma (Plioceno-Pleistoceno, Costa Rica).* **Geol. et Paleont., Marburgo**, 20: 209-241.
- Alfaro, A., 1911. *Comprobaciones geológicas.* **Bol. Fomento**, 1 (2): 123-131; San José, Costa Rica.
- _____, 1913. *Rocas Sedimentarias de Costa Rica.* **Bol. Fomento**, 3 (12): 853-861; San José, Costa Rica.
- Allègre, C. J. y Condomines, M., 1976. *Fine chronology of volcanic processes using 238 U - 230 Th systematics.* **Earth Planet. Sci. Lett.** 28: 395-406.
- Albritton, C. C., 1989. **Catastrophic Episodes in Earth History.** xiv + 221; Chapman y Hall; Londres.
- Alvarado, G. E., 1984. **Aspectos petrológicos-geológicos de los volcanes y unidades lávicas del Cenozoico Superior de Costa Rica.** xiii + 183 pág. Tesis de Licenciatura Esc. Centroamericana de Geología, Univ. Costa Rica; San José.
- _____, 1986. *Hallazgos de megamamíferos fósiles en Costa Rica.* **Rev. Geol. Amér. Central**, 4: 1-46; San José.

- _____, 1988. *Historia de la Paleontología de los vertebrados fósiles en Costa Rica*. En: A. Ruiz et. al. (eds.). **Historia de la Ciencia y la Tecnología: El avance de una disciplina**. Ed. Tecnológica de Costa Rica, 273-289; Cartago.
- _____, 1988. *Centroamérica y Las Antillas: Puente, barrera y filtro biológico entre norte y sudamérica (Cretácico al Presente)*. **Geoistmo**, II, 1: 9-25.
- _____, Morales, L. D. y Soto, G., 1991. *Historia del desarrollo de las ciencias geológicas en Costa Rica*. En: A. Ruiz (ed.). **Ciencia y Tecnología. Estudio del pasado y del futuro**. Ediciones Guayacán, 121-142.
- _____, Kussmaul, S., Chiesa, S., Gillot, P. Y., Appel, H. y Rundle, C., 1993. *Cuadro cronoestratigráfico de las dataciones K-Ar y U-Th de Costa Rica*. **J. South Ameri. Earth Sci.** 6(3): 151-168.
- Alvarez del Villar, J., 1978. *Relación entre la geomorfología mesoamericana y la distribución actual de los peces*. En: I. Ferrusquía-Villafranca (ed.). **Conexiones terrestres entre Norte y Sudamérica**. Univ. Nac. Autón. México, Inst. Geología, Bol. 101: 182-192.
- Astorga, A. 1987. **El Cretácico y el Paleógeno de la vertiente Pacífica de Nicaragua Meridional y Costa Rica septentrional: Origen, evolución y dinámica de las cuencas profundas relacionadas con el margen convergente Centroamericano**. 165 págs.; Tesis de Licenciatura, Escuela Centroamericana de Geología, Universidad de Costa Rica.
- _____, A., Fernández, J. A., Barboza, G., Campos, L. Obando, J., Aguilar A. y Obando, L. G., 1991. *Cuencas Sedimentarias de Costa Rica: Evolución Geodinámica y Potencial de Hidrocarburos*. **Rev. Geol. Amer. Centra**, 13:25-59.
- Aubouin, J., Bourse, R. y Lehman, J. P., 1975. **Précis de Geologie**, T. 3. Ed. Bordas. Trad. española: **Tratado de Geología, t.3. Tectónica, tectonofísica y morfología**. Ed. Omega, Madrid, 1980.
- Auffenberg, W., 1971. *A new fossil tortoise, with remarks on the origin of South American Testudines*, **Copeia**, 1:1016-1017.
- Austin, J., 1976. *A test of Birdsell's hypothesis on New World migration*. **Ponencia, Meeting of the Society for California Archaeology**, Abril 1976.

- Azema, J., Tournon, J. y Sornay, J., 1979. *Presencia de amonites del Albiano Superior en las formaciones del "Complejo de Nicoya". El yacimiento de la loma Chumico, Provincia de Guanacaste, Costa Rica. Inf. Semestral*, Inst. Geogr. Nac. Costa Rica, 1978 (julio-diciembre); 71-76.
- Bada, J. L. y Helfman, P. M., 1975. *Amino Acid Racemization Dating of Fossil Bones. World Archaeology*, 7:160-183.
- , Schroeder, R. A. y Garter, G. F., 1974. *New Evidence for the Antiquity of Man in North America Deduced from Aspartic Acid Racemization. Science*, 184:791-793.
- Barnosky, A. D., 1989. *The late Pleistocene events as a paradigm for widespread mammal extinction*. En: S. K. Donovan (ed.): **Mass extinctions**. Enke; Stuttgart: 235.
- Bartlett, A. S. y Barghoorn, E. S., 1973. *Phytogeographic history of the Isthmus of Panama during the past 12 000 years (a history of vegetation, climate, and sea-level change)*. En Graham, A. (ed.): **Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America**. Elsevier; pp. 203-229; Amsterdam.
- Battistini, R. y Bergoeing, J. P., 1982. *Un exemple de côte a structure faillée quadrillée et neotectonique active: la côte pacifique du Costa Rica. Bull. Assoc. Géog. Fr.*, 488:199-205.
- Baumgartner, P. O., Mora, C. R., Butterling, J., Sigal, J., Glacon, G., Azema, J. y Bourgois, J., 1984. *Sedimentación y paleografía del Cretácico y Cenozoico del Litoral Pacífico de Costa Rica. Rev. Geol. Amér. Central*. 1:57-136; San José.
- Bellon, H. y Tournon, T., 1978. *Contribution de la geochronométrie K-Ar à l'étude du magmatisme de Costa Rica, Amérique Centrale. Bull. Soc. Géol. France*, (7), XX, 6:955-959.
- Berrangé, J. P. y Thorpe, R. S., 1988. *The geology, geochemistry and emplacement of the Cretaceous-Tertiary ophiolitic Nicoya Complex of the Osa Peninsula, southern Costa Rica. Tectonophysics*, 147:193-220.
- Berry, E. W., 1914. *Fossil plants in the Panama Canal Zone. Science*, 38:357.
- , 1918. *The fossil higher plants from the Canal Zone. Bull U. S. Nat. Mus.*, 103:15-44.

- _____, 1921. *Tertiary Fossils Plants from Costa Rica. Proceed U. S. National Museum*, 59(2367):169-184.
- _____, 1942. *Mesozoic and Cenozoic plants of South America, Central America and the Antilles. Proc. 8th. Amer. Sci. Congress Geol. Sci.*, 4:365-373.
- Bird, J. y Cooke, R. G., 1978. *The occurrence in Panama of two types of Paleo-indian Projectile Points En: Early Man in American from a Circum-Pacific Perspective: Occasional Papers*, 1:263-271, Dpt. of Anthropology, University of Alberta; Edmonton.
- Bloody end for mastodons?. Science News*, 124(20):312. 1983.
- Bombin, M. y Huertas G., 1981. *Los mastodontes de Colombia (nota preliminar). Rev. CIAF*, 6, 1-3:19-42; Bogotá.
- Bonaparte, J. F., 1984a. *Nuevas pruebas de la conexión física entre Sudamérica y Norteamérica en el Cretácico Tardío (Campaniano). Actas III. Cong. Argent. Paleon. Bioestrat.*: 141-149; Corrientes.
- _____, 1984b. *El intercambio faunístico de vertebrados continentales entre América del Sur y del Norte a fines del Cretácico. Mem. III. Cong. Latinoam. Paleont.*: 438-450; Oaxtepec.
- Botazzi, G., González, G., Fernández, J. A. y Barboza, G., 1990. *Evolución tectono-sedimentaria de la cuenca Limón Sur, Costa Rica. VII Congreso Geol. Amer. Central*, Programas y Resúmenes de Ponencias, p. 106; San José.
- Boza, M. A., 1988. *Costa Rica: Parques Nacionales*. 271 págs.; Ed. Heliconia, San José.
- Bradbury, J. P., 1982. *Holocene Chronostratigraphy of Mexico and Central America. Striae*, 16:46-48.
- Briggs, J. C., 1987. *Biogeography and Plate Tectonics*. 216 págs.; Elsevier Sc. Publ.; Amsterdam.
- Buchner, A. P. y Pettipas, L. F., 1990. *The early occupations of the Glacial Lake Agassiz basin in Manitoba; 11 500 to 7 700 B. P. En: N.P. Lasca y J. Donahue (eds.): Archaeological Geology of North America. Boulder, Colorado, Geol. Soc. America, Centennial Sp. Vol. 4: 51-59.*
- Bürgi, H., 1957. *Bioestratigrafía de la Sabana de Bogotá. Bol. Geol. Nac.*, 5:2; Bogotá.

- Burke, K., 1988. *Tectonic evolution fo the Caribbean*. **Ann. Rev. Earth Planet. Sci.**, 16:201-203.
- Bussing, W. A., 1987. **Peces de las aguas continentales de Costa Rica**. 271 págs., Ed. Univ. Costa Rica.
- Butzer, K. W., 1971. **Environment and Archeology: an ecological approach to Prehistory**. Aldine Publishing Company, Chicago.
- Cabrera, A., 1979. *Mamíferos del yacimiento solutrence de San Julián de Ramis*. 25 págs.; **Treballs del Museu de Ciéncies Naturals de Barcelona, VII**, 1.
- Canby, T. Y., 1979. *The search for the first Americans*. **Nat. Geogr.**, 156 (3)330-363, N. 65, Washington, D. C.
- Calvo, C., 1987. **Las calizas neríticas de la Vertiente Pacífica del Norte de Costa Rica y Sur de Nicaragua: Epocas y sistemas asociados con la apertura y evolución del margen convergente de la América Central meridional**. 165 págs.; Tesis de Licenciatura, Escuela Centroamericana de Geología, Univ. Costa Rica.
- Cardich, A., 1984. *Paleoambientes y la más antigua presencia del hombre*. En: **Seminario sobre la situación de la investigación de las culturas indígenas de la Patagonia**. Comisión Nacional para la celebración del V Centenario del descubrimiento de América, 13-13, Ediciones Cultura Hispánica, Madrid.
- Catálogo de Rocas, Minerales y Fósiles del Museo Nacional de Costa Rica** (manuscrito inédito sin autor ni año). Museo Nacional de Costa Rica.
- Clube, S. V. M. (ed.), 1989. **Catastrophes and Evolution: Astronomical Foundations**. xii + 239 págs.; Cambridge Univ. Press; Cambridge.
- Coney, P. J., 1982. *Plate tectonic constraints on the biogeography of Middle America and the Caribbean region*. **Ann Missouri Bot. Gard.**, 69:432-443.
- Cooke, R. 1984. *Archaeological research in Central and Eastern Panama: a review of some problems* En: Lange, F. W. y Stone, D. Z. (eds.): **The Archaeology of Lower Central America**: 263-302, University of New Mexico Press, Albuquerque.
- Cooke, R. y Ranere, A., en prensa. *Precolonian influences on the zoogeography of Panama: An update based on Archaeofaunal and documentary data*. En: **Papers from the first Symposium on the Biogeography of Middle America** (Mérida, Yucatán, 1984). Tulane, Univ. Press.

- Correal, G., 1981a. *Evidencias culturales y megafauna pleistocénica en Colombia*. 148 págs.; **Fund. Invest. Arq. Nac.** N° 12, Arco Banco de la Rep., Bogotá.
- _____, 1981b. *Evidencias culturales y megafauna pleistocénica en Colombia*. **Rev. CIAF**, 6(1-3):119-176; Bogotá.
- Cortés, J., 1986. *Biogeografía de corales hematípicos: el istmo Centro Americano*; **An Inst. Cienc. del Mary Limmol.** 13(1):297-304; UNAM; México.
- Coto, A. y Acuña, R. A., 1986. *Filogenia de *Geochelone costarricensis* y la familia Testudine (Reptilia: Testudinez en el continente americano)*. **Rev. Biol. Trop.**, 34(2):199-208.
- Crosby, I. B., 1945. *Geology of the Virilla Canyon, Meseta Central occidental de Costa Rica*. Trad. española: *Geología del Cañón del Río Virilla, en la Meseta Central occidental de Costa Rica*. **Bol. Téc., Dept. Agric.**, 49: (Washington, 1942); San José.
- Dana, T. F., 1975. *Development of contemporary Eastern Pacific coral reefs*. **Mar. Biol.**, 33:355-374.
- Dengo, G., 1968. *Estructura geológica, historia tectónica y morfológica de América Central*. 52 págs.; Centro Regional de Ayuda Técnica (AID), México.
- _____, 1985. *Mid America Tectonic setting for the Pacific Margin from Southern Mexico to Northwestern Colombia*. En: A. E. M., Najrn, **The Pacific Ocean V. 7A**: 123-186; Plenum Press; New York.
- Denyer, P. y Arias, O., 1991. *Estratigrafía de la región Central de Costa Rica*. **Rev. Geol. Amér. Central**, 12:1-59.
- Desentierran colmillo de mastodonte*. **La Nación**, 16-V-1986, p. 2A, San José. 1986.
- De Wever, P., Azema, J., Tournon, J. y Desmet, A., 1985. *Découverte de matériel océanique du Lias-Dogger inferieur dans la Península de Santa Elena (Costa Rica, Amerique Centrale)*: **C. R. Acad. París**, T.300, ser. II, 15:759-764; París.
- Dóndoli, C., 1951. *Zona de Palmares, estudio geoagronómico*. Ministerio de Agricultura e Industria, **Bol. Técnico**, 5, 17 págs.; San José, Costa Rica.

- Donnelly, T. W., 1985. *Mesozoic and Cenozoic Plate Evolution of the Caribbean Region*. En: F. G. Stehli y S. D. Webb (eds.): **The Great American Biotic Interchange**: 89-121, Plenum Press.
- , 1989. *Geologic history of the Caribbean and Central America*. En: A. W. Bally y A. R. Palmer (eds.): **The Geology of North America. An overview**: Boulder, Colorado, Geological Society of America, vol. A:299-321.
- Donovan, S. K. (ed.), 1989. **Mass extinctions: processes and evidence**. xiv + 266 págs.; Enke; Stuttgart.
- Dunbar, C., 1960. **Historical Geology**. Trad. española: **Geología Histórica**: 556 págs., Comp. Ed. Continental, S. A. México, 1961, reimpresión en 1976.
- Duncan, R. A. y Hargraves, R. G., 1984. *Plate tectonic evolution of the Caribbean region in the mantle reference frame*. En: W. E. Bonini, R. B. Hargraves y R. Shagam (eds.): *The Caribbean-South American plate boundary and regional tectonics*. **Geol. Sec. Amer. Mem.**, 162:81-93.
- Duque-Caro, H., 1990. *Neogene stratigraphy, paleoceanography and paleobiogeography in northwest South America and the evolution of the Panama Seaway*. **Palaeogeogr. Palaeocl. Palaeoecol.**, 77:203-234.
- Echandi, E., 1981. **Unidades volcánicas de la vertiente Norte de la Cuenca del Río Virilla**. 123 págs.; Tesis de Licenciatura, Esc. Centroamericana de Geología, Univ. de Costa Rica; San José, Costa Rica.
- Echeverría, J. A., 1960. *Agua Caliente cementerio de mastodontes*. En: **La Nación**, 18-IX-1960, p. 12; San José, Costa Rica.
- Encontraron fósiles de mastodonte en Palmares*. En: **La Nación**, 10-VIII-1971, p. 30; San José, Costa Rica.
- Espinoza, J., 1976. *Evaluaciones arqueológicas en "El Bosque"*. **Inst. Geogr. Nac.**, Dic. Inf. N° 1: 22-45, Dept. de Antropología e Historia, Ministerio de Obras Públicas; Managua.
- Estes, R. y Baez, A., 1985. *Herpetofauna of North and South America during the Late Cretaceous and Cenozoic: Evidence for Interchange?* En: F. G. Stehli, y S. D. Webb (eds.): **The Great American Biotic Interchange**: 139-197; Plenum Press.

- Fernández, J. A., 1987. **Geología de la Hoja Topográfica Tucurrique (1:50 000 I.G.N.C.R., N°3445I)**. XVI + 206 págs.; tesis de Licenciatura Esc. Centroamericana de Geología, Univ. Costa Rica, San José.
- Ferrero, L., 1981. **Costa Rica Precolombina**. 493 págs., Ed. Costa Rica (4 edición); San José.
- Ferrusquía-Villafranca, I., 1978a. *Distribution of Cenozoic vertebrate faunas in Middle America and problems of migration between North and South America*. En: I Ferrusquía-Villafranca, (ed.): **Conexiones terrestres entre Norte y Sur América: 101:193-321**; Univ. Nac. Autón. México, Inst. Geol.
- , 1978b. *Comentarios finales y conclusiones*. En: I., Ferrusquía-Villafranca, I. (ed.): **Conexiones terrestres entre Norte y Sur América: 101:322-329**; Univ. Nac. Autón. México, Inst. Geol.
- Fischer, R., 1980. *Recent tectonic movements of the Costa Rican Pacific coast*. **Tectonophysics**, 70:25-33.
- , 1981. *El desarrollo paleogeográfico del Mioceno de Costa Rica*. **An. II. Cong. Latino-Amér. Paleont.**, II:565-579; Porto Alegre.
- , 1983. *Die Ablagerungsbedingungen der Turrúcares-Formation in Costa Rica (Miozän; Valle Central)*. **Zbl. Geol. Paläont.**, Teil I, H. 3/4:202-212.
- Fonseca, O., 1971. **En busca del Paleoindio**. Ed. "Juventud". Ass. de Estudiantes de Lenguas Modernas, Univ. de Costa Rica: 15-16.
- Fósiles supuestamente de mastodonte fueron hallados*. En: **La Nación**, 3-V-1967, p. 8; San José, Costa Rica.
- Fósiles de mamut para exportarse decomisaron*. En: **La República**, 17-VIII-1971, p. 10; San José, Costa Rica.
- Frick, C., 1933. *New remains in trilophodont-tetrabelodont mastodont*. **Amer. Nat. Hist. Bull.**, 59: 6GM-652.
- Gazin, C. L., 1957. *Exploration for the remains of giant ground sloths in Panama*. **Smithsonian Inst., Annual Report**, Publ. 4772:344-354.
- Gillette, D. D., 1984. *A marine ichthyofauna from the Miocene of Panama and the Tertiary Caribbean faunal Province*. **J. Verteb. Paleont.** 4(2):172-186.

- Gingerich, P. D., 1985. *South American Mammals in the Paleocene of the North America*. En: F. C. Stehli y S. D. Webb (eds.): **The Great American Biotic Interchange**: 123-131; Plenum Press.
- Gómez, L. D., 1977. **Bibliografía geológica y paleontológica de Centroamérica y El Caribe**. 123 págs.; Museo Nacional de Costa Rica.
- _____, 1982. *The origin of the Pteridophyte Flora of Central American*. **Ann. Missouri Bot. Gard.**, 69:548-556.
- _____, 1986. **Vegetación de Costa Rica**. 327 págs. EUNED, San José.
- Gorman, F., 1972. *The Clovis Hunters: An Alternate View of Their Environment and Ecology*. En: M. Leone Carbondale (ed.): **Contemporary Archaeology** 1, Southern Illinois University Press.
- Gose, W. A., 1985. *Caribbean Tectonic from a Paleomagnetic Perspective*. En: F. G., Stehli y S. D. Webb (eds.): **The Great American Biotic Interchange**: 285-301; Plenum Press.
- Graham, A., 1978. *Distribution and migration of Cenozoic Floras in Mesoamerica*. En: I., Ferrusquía-Villafranca, (ed.): **Conexiones terrestres entre Norte y Sur América**: 101:166-181; Univ. Nac. Autón. México, Inst. Geol.
- Graham, R. W., Haynes, C. V., Johnson, D. L. y Kay, M., 1981. *Kimmswick: A Clovis-Mastodon Association in Eastern Missouri*. **Science**, 213:1115-1117.
- Gursky, H. J., 1989. *Presencia y origen de rocas sedimentarias en el basamento ofiolítico de Costa Rica*. **Rev. Geol. Amér. Central**, 10: 19-66.
- Guthrie, R. D., 1990. **Frozen fauna of the Mammoth Steppe: the history of Blue Baby**. xiv + 323 págs.; The Univ. Chicago Press.
- Gutiérrez, F., 1963a. *Un animal antediluviano fue descubierto ayer en Alajuela*. En: **Diario de Costa Rica**, II-VII-63, p. 1,11,12; San José, Costa Rica.
- _____, 1963b. *Hallazgos de restos de un mamut*. **Inst. Geogr. Nac. de Costa Rica. Inf. Semest.**, 3, 1:41-47; San José, Costa Rica.

- Haag, W. G., 1973. *The Bering Strait Land Bridge*. En: R. S. MacNeisch (ed.): **Early Man in America**; San Francisco W. H. Freeman.
- Hall, C., 1984. **Costa Rica, una interpretación geográfica con perspectiva histórica**. 368 págs.; Ed. Costa Rica; San José.
- Hallaron restos de un vertebrado fósil. En: **La Nación**, 22-11-1984, 1-2A; San José, Costa Rica.
- Harland, W. B., Armstrong, R. L., Cox, A. V., Craig, L. E., Smith, A. G., Smith, D. G., 1990. **A geologic time scale 1989**. xvi + 263 págs.; Cambridge Univ. Press; Cambridge.
- Hastenrath, S., 1973. *On the Pleistocen Glaciation of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica*. **Z. F. G. Glaziologie**; Bd. IX, Helt 1-2; S.: 105-121.
- Haynes, C. V., 1984. *Stratigraphy and the late Pleistocene extinction in the United States*. En: P. S. Martin y R. G. Klein (eds.): **Quaternary extinctions**. Univ. Arizona Press; Tucson: 345-354.
- _____, Donahue, D. J., Jull, A. J. T., y Zabel, T. H., 1984. *Application of accelerator dating to flute Point Paleo-Indian Sites*. **Archaeology of Eastern North America**, 12:184-191.
- Hernández, J. y Porta J. de., 1960. *Un nuevo Bóvido pleistocénico de Colombia: Colombibos atactedentus*. **Bol. Geol.**, Bucaramanga, 5:41-52.
- Hill, R. T., 1898. *The geological history of the Isthmus of Panama and portions of Costa Rica. Based upon a reconnoissance made por Alexander Agazzi*. **Bull Mus. Comparative Zoology**, XXVIII (5):1-296; Cambridge, Mass.
- Holdridge, L. R., 1953. *La vegetación de Costa Rica*. En: **Atlas estadístico de Costa Rica**; Direc. Gener. de Estadística y Censos; San José.
- Hoffstetter, R., 1952. *Les mammifères Pleistocènes de la République de l'Equateur*. **Mem. Soc. Geol. France**, (Paris) 66:391 (Publié avec le concours de la Casa de la Cultura Ecuatoriana).
- _____, 1970. *Vertedor Cenozoico del Ecuador*. **Actas del IV Congreso Latinoamericano de Geología**, 2:953-969.
- _____, 1971. *Los vertebrados Cenozoicos de Colombia: Yacimientos, faunas, problemas planteados*. **Geol. Colombiana**, 8:37-61; Bogotá.

- _____, 1972. *Relationships, origins, and history of the ceboid monkeys and caviomorph rodents; a modern reinterpretation.* **Evolutionary Biology**, 6:323-347.
- Horn, S. P., 1985a. *Estudio palinológico preliminar de dos núcleos cortos del Golfo Dulce, Costa Rica.* **An. Esc. Nac. Cienc. Biol., Mex.**, 29:57-70.
- _____, 1985b. *Preliminary pollen analysis of Quaternary sediments from Deep Sea Drilling Project site 565, Western Costa Rica.* En: von Huene, R., Aubouin, J., et. al., (eds.), *Init. Repts. DSDP*, 84. Govern. Print. Off; Washington.
- _____, 1986. *Key to the Quaternary pollen of Costa Rica.* **Brenesia** 25-26:33-44; San José.
- _____, 1990. *Timing of deglaciation in the Cordillera de Talamanca, Costa Rica.* **Climate Res.**, 1:81-81.
- Humphrey, R. L. y Stanford, D., 1979. **Pre-Llano Cultures of the Americas: paradoxes and Possibilities.** The Anthropological Soc. of Washington, pp. 147-150; Washington, D. C.
- Humphries, C. J., 1982. *Vicariance biogeography in Mesoamerica.* **Ann. Missouri Bot. Gard.**, 69:444-463.
- Hurtado de Mendoza, L., 1983. *La Historia antigua de Turrialba (Proposiciones Generales).* **Bol. Asoc. Costarricense de Arqueol.**, 2:10-14.
- _____, y Alvarado, G. E., 1988. *Los mastodontes en el Nuevo Mundo y el problema de su taxonomía: Una perspectiva arqueológica para América Central.* **Tecnología en Marcha**, 9(2):61-76; Cartago.
- Il Mondo degli Animali, 1968. Rizzoli Editore. Trad. española: **El mundo de los animales.** Ed. Noguer, S.A., vol. 1: fascículos 1, 5; vol. II: fasc. 22, 23, 37 y 44; vol. III: fasc. 50; Barcelona.
- Iturralde-Vinent, M. A., 1972. *Principal Characteristics of Oligocene and Lower Miocene Stratigraphy of Cuba.* **The Amer. Ass. Petrol. Geol. Bull.**, 56 (12):2369-2379.
- _____, 1989. **Aspectos geológicos de la biogeografía de Cuba.** 13 págs.; Conferencia de ampliación del curso de Post-Grado Sistemática Zoológica, Cap. V; Clasificación, Filogenia, Biogeografía; Cuba (inédita).

Irwin-Williams, C., 1967. *Associations of Early Man with horse, camel and mastodon ant Huyatlaco, Valsequillo, (Puebla, México)*. En: Martin, P. S. y Wright, H. S., **Op. cit.** 1984: 347-347.

_____, 1968. *Archaeological Evidence on Early Man in Mexico*. **Contribut. Anthropol.**, 1:39-41, Eastern New Mexico University.

Janzen, D. H., 1982a. *Attraction of **Liomys** mice to horse dung and the extinction of this response*. **Anim. Behav.**, 30:483-489.

_____, 1982b. *Differential seed survival and passage rates in cows and horses, surrogate Pleistocene dispersal agents*. **Oikos**, 38:150-156.

_____, 1982c. *Fruit traits, and seed consumption by rodents, of **Crescentia alata** (Bignoniaceae) in Santa Rosa National Park, Costa Rica*. **Am. J. Bot.**, 69:1258-1268.

_____, 1982d. *Natural history of Guacimo fruits (Sterculiaceae: **Guazuma ulmifolia**) with respect to consumption by large mammals*. **Am. J. Bot.**, 69:1240-1250.

_____, 1982e. *Removal of seeds from horse dung by tropical rodents: influence of habitat and amount of dung*. **Ecology**, 63:1889-1900.

_____, y Martin, P. H., 1982. *Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate*. **Science**, 215:19-27.

Jelineks, A. J., 1967. *Man's role in the extinction of Pleistocene fauna*. En: Martin, P. S. y Wright, H. S., **Op. cit.** 1984:193-200.

Johnson, D. L., 1978. *The origin of island mammals and the Quaternary land bridge history of the northern Channel Islands, California*. **Quaternary Res.**, 10:204-225.

Jones, D. S. y Hasson, P. F., 1984. *History and Development of the Marine Invertebrate Faunas Separated by the Central American Isthmus*. En: F. G. Stehli y S. D. Webb (eds.): **The Great American Biotic Interchange**: 325-355; Plenum Press.

Jolly, C. J. y Plog, F., 1987. **Physical anthropology and archeology**. ix + 518 págs.; A. A. Knopf, Inc., E. U. A.

Kesel, R. H., 1983. *Quaternary history of the Rio General Valley, Costa Rica*. **Nat. Geogr. Soc. Res. Rep.** 15:339-358.

- Kraus, O., 1964. *Mittelamerika-Bindeglied zweier Faunenreich. Die Umschau*, 64:718-722; Frankfurt/Mainz.
- Kruchensky, R. D., 1972. *Geology of Istarú Quadrangle, Costa Rica*. U. S. Geol. Survey, Bull. 1358: iv + 46 págs., Washington, D. C.
- Krzowski, Z., 1991. *Procesos magmáticos correlacionados con mineralización ferrífera en México. Memorias Simposio sobre Magmatismo Andino y su Marco Tectónico*, 1:283-293; Manizales, Colombia.
- Kurtén, B. y Anderson, E., 1980. *Pleistocene mammals of North America*. xvii + 443 págs.; Colombia Univ. Press. New York.
- Kussmaul, S., Tournon, J., Alvarado, G. E., 1991. *Evolución de las rocas plutónicas y volcánicas subalcalinas del Neogeno y Cuaternario de Costa Rica. Memorias Simposio sobre Magmatismo Andino y su Marco Tectónico*, 1:23-44; Manizales.
- Kuypers, E. P., 1979. *Análisis sedimentológico de la Formación Punta Carballo (Mioceno), Costa Rica*. Inst. Geogr. Nac., Inf. Sem. Julio-Dic.: 77-93 (1980); San José, Costa Rica.
- Lange, F. W., 1984. *The greater Nicoya archaeological subareas*. En: Lance, F. W. y Stone D. (eds.): *The Archaeology of Lower Central America*: 165-194, University of New Mexico, Albuquerque.
- Laurito, C., 1988. *Los Proboscídeos fósiles de Costa Rica y su contexto en la América Central. Vínculos*, 14:29-58.
- _____, 1990. *Estudio de un ejemplar de Cuvieronius hyodon hallado en el lecho del río Nacaome, Guanacaste, Costa Rica. Rev. Geol. Amér. Central*, 11:41-50.
- _____, Valerio, L. y Vega E., 1993. *Nuevos hallazgos paleovertebradológicos en la Península de Nicoya: Implicaciones paleoambientales y culturales de la fauna de Nacaome. Rev. Geol. Amér. Central*, 16 (en prensa).
- Leidy, J., 1859. *On a mastodon tooth from Honduras. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Proceedings*, 2:91.
- Leyden, B. W., 1984. *Guatemalan forest synthesis after Pleistocene aridity. Proc. Natl. Acad. Sci., Ecology*, 81:4856-4859.
- Lucas, S. G., 1986. *Pyrothere systematics and a Caribbean route for land-mammal dispersal during the Paleocene. Rev. Geol. Amér. Central*, 5:1-35.

- _____, 1990. *A Central American route for land-vertebrate dispersal during the Late Cretaceous and Paleocene*. VII Congreso Geológico de América Central, 19-23 de noviembre 1990. Programas y Resúmenes de Ponencias, San José. p. 28.
- _____ y Alvarado, G. E., 1991a. *El hallazgo más austral de un Mammut americanum: El caso del mastodonte de San Pedro Sula, Honduras*. Rev. Geol. Amér. Central, 13:85-89.
- _____ y Alvarado, G. E., 1991b. *Comentario sobre la clasificación del mastodonte de Barra Honda (Río Nacaome), Guanacaste*. Rev. Geol. Amér. Central, 13:97-98.
- _____ y Alvarado, G. E. en prensa a. *Pleistocene mammals of Costa Rica*. J. Vertebrate Paleontology.
- _____ y Alvarado, G. E. en prensab. *The role of Central America in land-vertebrate dispersal during the Late Cretaceous and Cenozoic*. En: H. Seyfried (ed.): *Geology of an Evolving Island Arc. The Isthmus southern Nicaragua, Costa Rica and western Panama*. Profil.
- Lundelius, E. L., 1972. *Fossil vertebrates from the Late Pleistocene Ingleside Fauna, San Patricio County, Texas*. 71 págs.; Bureau of Econ. Geol., Rep. 77; Texas.
- MacNeisch, R. S., 1973. *Early Man in the Andes*. En: R. S. MacNeisch (ed.): *Early Man in America*, W. H. Freeman; San Francisco.
- _____, y Nalken-Turner, A., 1983. *The Preceramic of Mesoamerica*. J. Field Archae, 10(1):71-84.
- Madrigal, R., 1960. *Algunas localidades con diatomita de Costa Rica*. Inf. Dept. Geol. Min. Petról., Minist. Industrias, 25:13; San José, Costa Rica.
- _____, 1978. *Terrazas marinas y tectonismo en la Península de Osa*. Rev. Geol. OPGH, 86, 87: 161-166.
- Malfait, B. T. y Dinkelman, M. G., 1972. *Circum-Caribbean tectonic and igneous activity and the evolution of the Caribbean plate*. Bull. Geol. Soc. Amer., 83:251-272.
- Markgraf, V. y Bradbury, J. P., 1982. *Holocene Climatic History of South America*. Striae, 16:40-45.

- Marshall, L. G., 1985. *Geochronology and Land-Mammal Biochronology of the Transamerican Faunal Interchange*. En: Stehli, F. G. y Webb, S. D. (eds.): **The Great American Biotic Interchange**: 49-85; Plenum Press.
- _____, 1988. *Land Mammals and the Great American Interchange*. **Amer. Sci.**, 76:380-388.
- _____, Butler, R. F., Drake, R. E., Curtis, G. H. y Tedford, R. H., 1979. *Calibration of the Great American Interchange: A radioisotope chronology for Late Tertiary interchange of terrestrial faunas between the Americas*. **Science**, 204:272.
- _____, Webb, D. S., Sepkoski, J. J., Raup, D. M., 1982. *Mammalian Evolution and the Great American Interchange*. **Science**, 215(4538):1351-1357.
- Martin, P. S., 1964. *Paleoclimatology and a tropical pollen profile*. En: **Report of the Vth International Congress on Quaternary, Warsaw, 1961**. 2:319-323; Łódź.
- _____, 1967. *Prehistoric overkill*. En: P. S. Martin y H. E. Wright, (eds.), **Op. cit.**: 75-120.
- _____, 1973. *The discovery of America*. **Science**, 179: 969-974.
- _____, 1984. *Prehistoric overkill: the global model*. En: P. S. Martin y R. G. Klein (eds.): **Quaternary extinctions**. Univ. of Arizona Press; Tucson: 354-403.
- _____ y Guilday, J. E., 1967. *A bestiary for Pleistocene Biologists*. En: P. S. Martin y H. S. Wright (eds.), **Op. cit.**: 1-62.
- _____ y Wright, H. E., 1967. **Pleistocene Extinctions: The Search for a Cause**. x + 453 págs., 6, VII Congr. of the International Association for Quaternary Research, Yale Univ. Press, Ltd., London.
- _____ y Muizon, C. de, 1988. *The dawn of the age of mammals is South America*. **National Geographic Res.**, 4:23-55.
- _____ y Cifelli, R. L., 1990. *Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic land mammal age faunas, South America. **Palaëvertebrata***. 19(4):169-210.
- Mathers, S., 1989. *Costa Rica diatomite: A review of existing knowledge and Future Potencial*. **Rev. Geol. Amér. Central**, 10:3-17; San José.

- Mattson, P. H., 1984. *Caribbean structural breaks and plate tectonic movements*. *Geol. Soc. Amer. Mem.*, 162:131-152.
- McDougall, K., 1985. *Miocene to Pleistocene benthic foraminifera and paleoceanography of the middle America slope, Deep Sea Drilling Project, leg 84*. En: R. von Huene, J. Auboin *et. al.* **Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 84**, U. S. Government Printing Office, Washington, D. C., p. 416.
- McGrew, P. O., 1942. *Field Museum Paleontological Expedition to Honduras*. *Science*, 96:85.
- , 1944. *An Osteoborus from Honduras*. *Field Museum of Natural History, Geological Series*, 8:75-77.
- Meléndez, B., 1979. *Paleontología T. 2. Vertebrados: Peces, Anfibios, Reptiles, Aves*. 542 págs.; Ed. Paraninfo; Madrid.
- y Fuster, J., 1978. *Geología*. 911 págs.; Ed. Paraninfo, S. A.; Madrid.
- Meléndez, C., 1954. *Vertebrados fósiles de Costa Rica*. *Bol. Museo Nacional de Costa Rica*, 3:9-14.
- Milner, A. R. y Norman, D. B., 1984. *The biogeography of advanced ornithomimid dinosaurs (Archosauria-Ornithischia) a cladistic-vicariance model*. **3rd Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems**, Short papers 145-150.
- Miyamura, S., 1975. *Recent crustal movements in Costa Rica disclosed by revelling surveys*. *Tectonophysics*, 29:191-198.
- Mones, A., 1986. *Palaeovertebrata Sudamericana, Catálogo Sistemático de los vertebrados fósiles de América del Sur. Parte I, Lista Preliminar y Bibliografía*. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg*, 82:1-625; Frankfurt.
- Montané, J., 1968. *Palaioidean remains from Laguna de Tagua-Tagua Central Chile*. *Science*, 161:137-138.
- Montané, J., 1976. *El Paleo-Indio en Chile*. *Actas del XLI Congreso Int. de Americanista*, 3:492-503.
- Montero, W., 1975. *Estratigrafía del Cenozoico del área Turrúcares, Provincia de Alajuela, Costa Rica*. 40 págs.; Inf. Final de Bachillerato, Esc. Centroamericana de Geología, Univ. de Costa Rica.

Mora, S., 1979. **Estudio geológico de una parte de la región sureste del Valle del General.** 376 págs.; vol. 1, Esc. Centroamericana de Geología, Universidad de Costa Rica.

—————, 1981. **Barra Honda.** 96 págs., EUNED; San José.

Morris, A. L., Taner, I., Meyerhoff, H. A. y Meyerhoff, A. A., 1990. *Tectonic evolution of the Caribbean region, alternative hypothesis. The Geology of North America.* G. Dengo y J. E. Case (eds.). **The Caribbean Region:** Boulder, Colorado. Geological Society of America.

Müller, A. H., 1970. **Lehrbuch del Palaeozoologie. Tomo III, 3 (Mammalia).** xv + 855 págs.; VEB Gustav Fischer, Jena.

Muizon, C. de y Marshall, L. G., 1987. *Le plus ancien pantodonte (Mammalia) du Cretace superior de Bolive.* **Compte Rendus Acad. Se París.** 304(11):203-208.

Murray, P., 1984. *Extinctions downunder: a bestiary of extinct Australian late Pleistocene monotremes and marsupials.* En: P. S. Martin y R. G. Klein (eds.): **Quaternary extinctions.** Univ. Arizona Press, Tucson: 345-354.

Nilson, T., 1983. **The Pleistocene: Geology and Life in the Quaternary Ice Age.** 651 págs.; Enke, Stuttgart.

Núñez, L., 1983. **Paleo-Indio y Arcaico en Chile: Diversidad, secuencia y procesos.** Ed. Cuicuillo, Ser. Monograf., 3, México.

—————, Varela y Casamiquela, R., 1980. *Ocupación Paleo-India en Querco: Una reconstrucción multidisciplinaria.* Ms. en archivo, **Nat. Geogr. Soc.,** Washington, D. C.

Olson, E. C. y McGrew, P. O., 1941. *Mammalian fauna from the Pliocene of Honduras.* **Geol. Soc. Amer. Bull.** 52:1219-1244.

Osborn, H. F., 1923. *Mastodons of the Hudson Highlands.* **Natural History, XXII** (1):3-13.

—————, 1936. **Proboscidea. A monograph of the Discovery, Evolution, Migration and Extinction of the Mastodons and Elephants of the world.** 802 págs.; Vol. 1: Moeritherioidea, Deinotherioidea, Mastodontoidea. American Museum of Natural History Press; New York.

Parodi, R., 1962. **Los Mastodontes Sudamericanos y su clasificación.** 44 págs. *Rev. Facult. Cienc. Natur.,* N°2, Univ. Tucumán; Argentina.

Paula Couto, C. de P., 1979. **Tratado de Paleomastozoología**. 590 págs. Academia Brasileira de Ciencias, Río de Janeiro.

Pindel, J. L. y Barret, S. F., 1988. *Geological Evolution of the Caribbean: A Plate Tectonic Perspective*. En: G., Dengo y J. E. Case, (eds.). **The Caribbean Region**; Boulder Colorado, **Geol. Soc. Am., The Geology of North America**.

Rage, J. C., 1981. *Les continents péri-atlantiques au Crétacé supérieur: migrations des faunes continentales et problèmes paléogéographiques*. **Cretaceous Res.** 2:65-84.

_____, 1988. *Gondwana, Tethys, and terrestrial vertebrates during the Mesozoic and Cainozoic*. En: M. G. Audley-Charles y A. Hallam (eds.): *Gondwana and Tethys*. **Geological Society Special Publ.**, 37:255-273.

Ranere, A. y Cooke, R., en prensa. *Paleoindian Occupation in the Central American Tropics*. En: R. Bonnicksen y K. Fladmark (eds.): *Clovis. Origins and Human Adaptation*. **Canadian J. of Archeology**, Peopling of the Americas. Center for the Study of the First Americans, Orono, Maine, Special Publication.

Reed, C. A. 1970. *Extinction of mammalian megafauna in the Old World Late Quaternary*. **BioScience**, 20:284-288.

Reshetov, V., 1982. **Reporte preliminar sobre la observación de la paleontología de Nicaragua**. 13 págs.; Trad. española Inst. of Paleontology of Academy of Science of URSS, Moscú (inédita).

Rich, P. V. y Rich, T. H., 1983. *The Central American dispersal route: Biotic History and Paleogeography*. En: D. H. Janzen (ed.) (1983): **Costa Rican Natural History**, 2:12-34; Univ. Chicago Press.

Rivier, F., 1979. *Geología del área norte de los Cerros de Escazú, Cordillera de Talamanca, Costa Rica*. Inst. Geogr. Nac., **Inf. Semest.**, 1:99-137; San José.

_____, 1985. *Sección geológica del Pacífico al Atlántico a través de Costa Rica*. **Rev. Geol. Amér. Central**, 2:23-32; San José.

Roberts, N., 1989. **The Holocene: an environmental history**. x + 227 págs.; Basil Blackwell Inc., New York.

Rodríguez, H. G., 1976. **Geología de la Zona Sur de Palmares**. 14 págs.; Inf. final de Bach., Esc. Centroamericana de Geología, Univ. de Costa Rica; San José.

- Romer, A. S., 1945. **Vertebrate Paleontology** (2 ed.). viii + 687 págs.; Univ. of Chicago, Chicago.
- Rosen, D. E., 1976. *A vicariance model of Caribbean biogeography*. **Syst. Zool.**, 24:431-464.
- Rouse, I. y Cruxent, J. M., 1963. *Venezuelan Archaeology*. Yale Univ. Caribbean Series, Nº 6; New Haven.
- Ruiz, A. et al., 1989. *Historia de la Ciencia y la Tecnología. El avance de una disciplina*. 421 págs.; Ed. Tecnológica Costa Rica, Cartago.
- Sandoval, H. F., 1966. *Estudio geológico y evaluación de un yacimiento de diatomita localizado en la región de Turrúcares de Alajuela*. 42 págs.; Inf. Técn. not. Geol., 5, 23, Direc. Gral. Min. Petról.; San José, Costa Rica.
- Savage, J. M., 1982. *The enigma of the Central America herpetofauna: dispersal or vicariance?* **Ann. Missouri Bot. Gard.**, 69:464-547.
- Schuchert, Ch., 1935. **Historical Geology of the Antillean-Caribbean Region**. 811 págs.; Hafner Publ. Co.; New York-London (reproducción en 1968).
- Segura, A., 1938. *Apuntes sobre el curso de geología para divulgación científica*. **Rev. Agricultura**; 5(10):501-509; San José.
- _____, 1940. Sección de Geología: *Informe rendido a la Secretaría de Educación Pública sobre la labor realizada en 1939*. **Serie de Historia del Museo**, 1(2):48-69; Museo Nacional, San José.
- _____, 1941. *El petróleo en Costa Rica*. 34 págs.; **Bol. Técnico (Agricultura)** 38; San José.
- _____, 1942. Sección de Geología: *Informe rendido a la Secretaría de Educación Pública sobre la labor realizada en 1940*. **Serie de Historia del Museo Nacional**, 1(4):15-50; San José.
- _____, 1944. *Estudio de la primera especie nueva de tortuga fósil de Costa Rica, con algunas generalidades sobre el orden Testudines*. **Esc. de Farmacia**, 6, (73-74): 9-29; (75-76):16-25; (77-78):13-14; Guatemala.
- _____, 1963. *Pertenecen a un trilofodonte fósiles descubiertos en Alajuela*. En: **Diario de Costa Rica**, 21-VII-1963, p. 1 y 16, San José.

Seyfried, H. y Sprechmann, P., 1985. *Acerca de la formación del puente-istmo Centroamericano Meridional, con énfasis en el desarrollo acaecido desde el Campaniense al Eoceno*. **Rev. Geol. Amér. Central**, 2:63-87; San José.

_____, _____ y Aguilar, T., 1985. *Sedimentología y paleoecología de un estuario del litoral Pacífico del istmo Centroamericano primordial (Mioceno Medio, Costa Rica)*. **Rev. Geol. Amér. Central**, 3:1-68; San José.

_____, Astorga, A. y Calvo, C., 1987. *Sequence Stratigraphy of Deep and Shallow Water Deposits from an Evolving Island Arc: The Upper Cretaceous and Tertiary of Southern Central America*. **Facies**, 17:203-214; Erlangen.

Simpson, B. B. y Neff, J. L., 1985. *Plants, their Pollinating Bees, and the Great American Interchange*. En: Stehli, F. G. y Webb, S. D. (eds.): **The Great American Biotic Interchange**: 427-452; Plenum Press.

Simpson, G. G., 1940. *Mammals and land bridges*. **Washington Acad. Sci., Jour.**, 30:137-163.

_____, 1950. *History of the fauna of Latin America*. **Amer. Scient.**, 38:361-389. Trad. española, En: Simpson, G. D., 1964: **Evolución y geografía**: 54-84; Ed. Eudeba; Buenos Aires.

_____, 1962. *Evolution and Geography an essay on historical Biogeography with special reference to Mammals*, 3 ed. Trad. española (1964): **Evolución y Geología**: 88 págs.; Edit. Universitaria Buenos Aires; Argentina.

_____, 1965. *The Geography of Evolution*. x + 249 págs.; Chilton Books; Philadelphi and New York.

_____, 1983. *Fossils and the History of Life*. Trad. española: **Fósiles e historia de la vida**. 240 págs.; Ed. Labor, Bibl. Scient. Am.; España.

_____, y Paula Couto, C. de, 1957. *The Mastodonts of Brasil*. **Bull Amer. Mus. Natur. Hist.**, 112(2):125-190; New York.

Skelton, P. W., 1988. *The trans-Pacific spread of equatorial shallow-marine benthos in the Cretaceous*. En: M. G. Audley-Charles y A. Hallam (eds.): **Gondwana and Tethys**. **Geological Society Special Publ.**, 37:247-253.

Slaughter, B. H., 1967. *Animal ranges as a clue to Late-Pleistocene extinction*. En: P. S. Martin y H. E. Wright, (ed., 1984), op. cit.: 155-167.

_____, Crook, W. W., Harris, Jr. R. K., Allen, D. C. y Seifert, M., 1962. *The Hill-Shuler local faunas of the Upper Trinity River, Dallas and Denton Counties, Texas*. 40 págs.; Bureau of Econ. Geol., 48; Texas.

Smith, D. L., 1985. *Caribbean Plate Relative Motions*. En: Stehli, F. G. y Webb, S. D. (eds.): *The Great American Biotic Interchange*: xcii + 532 págs.; Plenum Press; New York and London.

Snarskis, M. J., 1977. *Turrialba (9 FG-T), un sitio Paleoindio en el este de Costa Rica*. *Vínculos*, 3(1-2):13-25 Museo Nac. de Costa Rica.

_____, Gamboa, H. y Fonseca, O., 1977. *El mastodonte de Tibás*. *Vínculos*, 3(1-2):1-12, San José.

Solano, H., 1970. *Restos de mastodonte aparecen en San José*. En: *La República*, 20-XI-1970, p. 1; San José.

Spillman, F., 1929. *Das südamerikanische Mastodon als Zeitgenosse des Menschen majoiden Kulturkreises*. *Paläont. Zeitschrift*, 11(2):170-177; Berlín.

_____, 1931. *Die Säugetiere Ecuadors in Wandel der Zeit*. 112 págs.; Univ. Central de Quito.

Sprechmann, P. (ed.), 1984. *Manual de Geología de Costa Rica*, Vol. 1: *Estratigrafía*. 320 págs.; Ed. Univ. Costa Rica, San José.

Stanley, S. M., 1978. *Chronospecies longevities, the origin of genera, and the punctuational model of evolution*. *Paleobiology*, 4(1):26-40.

Stehli, F. G. y Webb, S. D., 1985. *The Great American Biotic Interchange*. xvii + 532 págs.; Plenum Press, New York y Londres.

Sriton, R. A. y Gerley, W. K., 1943. *Fossil vertebrates from El Salvador*. *J. Paleontology*, 17:309.

_____, y _____, 1949. *Reconnaissance geology and vertebrate paleontology of El Salvador, Central America*. *Bull Geological Soc. Amer.*, 60:1731-1754.

Sullivan, L. R. y Hellman, M., 1925. *The Punin Calvarium*. *Anthropolog. Papers*, 23, American Museum of Natural History, New York.

Taylor, R. E., Payen, L. A., Gerow, B., Donahue, D. J., Zabel, T. H., Jull, A. T. J. y Damon, P. E., 1983. *Middle Holocene Age of the Sunnyvale Human Skeleton*. **Science**, 220:1271-1273.

_____, Payen, L. A., Prior, C. A., Slota, P. J., Gillespie, R., Cowlett, J. A. J., Hedges, R. E. M., Jull, A. J. T., Zabel, T. H., Donahue, D. J. y Berger, R., 1985. *Major revisions in the Pleistocene age assignments for North American human skeletons by C-14 accelerator mass spectrometry: None older than 11 000 C-14 year B. P.* **Amer. Antiquity**, 50(1):136-140.

Thenius, E., 1964. *Herkunft und Entwicklung der südamerikanischen Säugetierfauna*. **Zeitschr. f. Säugetierkunde**, 29:267-284; Hamburg.

_____, 1969. **Phylogenie der Mammalia. Stammasgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominidae)**. 722 págs.; Berlín (de Gruyter).

Thorson, R. M., 1990. *Geologic contexts of archaeological sites in Beringia*. En: N. P. Lascaj y J. Danahue (eds.): *Archaeological Geology of North America*. Boulder, Colorado, **Geol. Soc. America**, Centennial Sp., 4:399-420.

Toledo, V. M., 1982. *Pleistocene Changes of Vegetation in Tropical Mexico*. En: G. T. Prance (ed.): **Biological Diversification in the Tropics**. Columbia Univ. Press., 4:93-111; New York.

Torcelli, A. J., 1913/14. **Obras completas y correspondencia científica de Florentino Ameghino**. 765 págs., vol. 1: *Vidas y Obras del Sabio* y vol. 2: *Primeros trabajos científicos*. Taller de Impresiones Oficiales; La Plata.

Tournon, J., 1984. **Magmatismes du Mesozoique à l'actual en Amerique Centrale: L'exemple de Costa Rica, des ophiolites aux andesites**. Tesis doctoral lix + 335 págs.; Mém. Sc. Terre, Univ. Curie, París, 49-84.

Toussaint, J. F. y Restrepo, J. J., 1991. *El magmatismo en el marco de la evolución geotectónica de Colombia*. **Memorias Simposio sobre Magmatismo Andino y su Marco tectónico**. 1:15-15, Manizales, Colombia.

Tristán, J. F., 1920. *Notas sobre los restos de un vertebrado fósil en Aguacaliente de Cartago*. **Rev. de Costa Rica**, 2:337-340; San José.

- Vargas, G., 1987. *Análisis de las formaciones vegetales y uso del suelo de la Cordillera de Tilarán y la cuenca inferior del río Bebedero, Costa Rica*. **Geostmo**, 1:(1):67-91.
- Vargas, G., 1993. *Las formaciones vegetales de Costa Rica: un estudio ecológico regional*. **Rev. Geogr. del IPGH**, no. 116.
- Vargas, J. E., 1976. **Geología de una parte de la Hoja Naranjo**. 38 págs.; Inf. final de Bach., Esc. Centroamericana de Geología, Univ. de Costa Rica; San José.
- Valerio, J., 1939. *Informe rendido a la Secretaría de Educación Pública sobre la labor realizada en 1938*. **Serie de Historia del Museo Nac.** 1(1):17-18; San José.
- Wadge, G. y Burke, K., 1983. *Neogene Caribbean plate rotation and associated Central American Tectonic evolution*. **Tectonics**, 2(6): 633-643.
- Webb, S. D., 1976. *Mammalian faunal dynamics of the great American interchange*. **Paleobiology**, 2:220-234.
- _____, 1984. *Ten million years of mammal extinctions in North America*. En: P. S. Martin and R. G. Klein (eds.): **Quaternary extinctions**. Univ. Arizona Press, Tucson: 345-354.
- _____, 1985. *Late Cenozoic Mammal Dispersals between the Americas*. En: F. G. Stehli y S. D. Webb (eds.): **The Great America Biotic Interchange**: 357-386; Plenum Press.
- _____ y Barnosky, A. D., 1989. *Faunal dynamics of Pleistocene mammals*. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, 17.
- _____ y Perrigo, S., 1984. *Late Cenozoic vertebrates from Honduras and El Salvador*. **J. Vertebrate Paleontology**, 4(2): 237-264.
- West, F. H., 1983. *The antiquity of man in America*. En: S. C. Porter (ed.): **Late Quaternary environments of the United States**. Vol. 1. *The Late Pleistocene*. Longman, págs. 364-382, Londres.
- Weyl, R., 1969. *El desarrollo paleogeográfico de Centroamérica*. **Inst. Geogr. Nac., Inf. Semest.**: 15-26; San José, (1970).
- _____, 1962. *Glaciares Pleistocenos en la zona tropical de Centroamérica*. **Rev. de la República Federal**, 2(4); Bonn.

Whitmore, F. C., Jr. y Stewart, R. H., 1965. *Miocene mammals and Central America Seaways*. *Science*, 148:180-185.

Wildberg, H. G. H., 1984. **Der Nicoya-Komplex, Costa Rica, Zentralamerika: Magmatismus und Genese eines polygenetischen Ophiolith Komplexes**. Tesis doctoral. Münster. *Forsch. Geol. Paläont.*, 62:1-123.

Wiley, G. R., 1971. **An introduction to American Archaeology**. Vol. 2: **South Americ**. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey.

Woodburne, M. O., 1969. *A late Pleistocene occurrence of the collared peccary **Dicotyles tajacu** in Guatemala*. *J. Mammalogy*, 50:121-125.

Wood, A. E., 1984. *Northern Waif Primates and Rodents*. En: Stehli, F. G. y Webb, S. D. (eds.): **The Great American Biotic Interchange**: 267-282; Plenum Press.

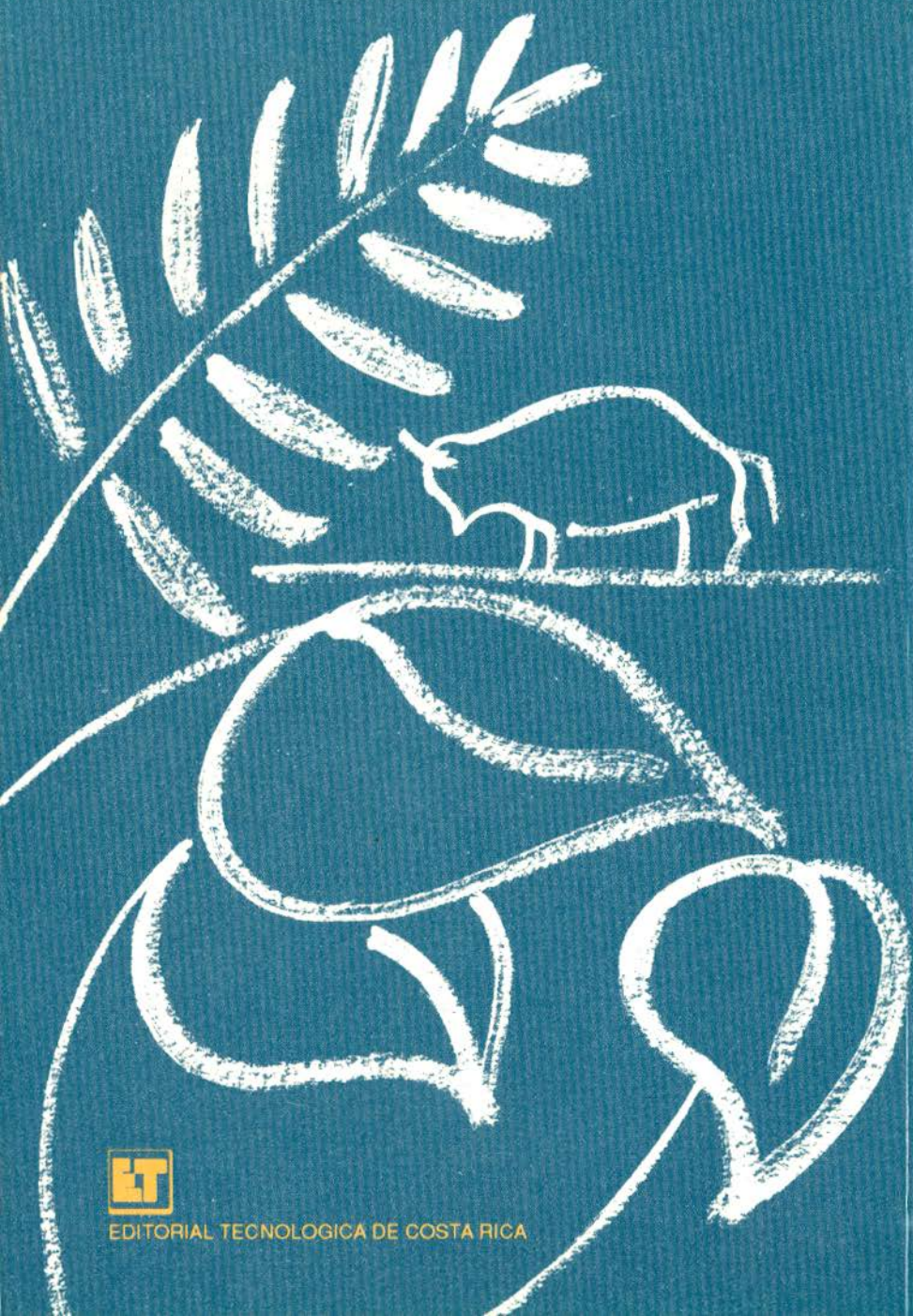
Woodring, W. P., 1966. *The Panama Land Bridge as a Sea Barrier*. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, 110:425-433; Filadelfia.

—————, 1978. *Distribution of Tertiary Marine Molluscan faunas in southern Central America and Northern South America*. En: I. Ferrusquía-Villafranca (ed.): **Conexiones terrestres entre Norte y Sur América**: 101:153-165; Univ. Nac. Autón. México; Inst. Geol.

Young, A. M., 1984. *Costa Rica: Nature, Prosperity and Peace on the Rich Coast*. Trad. española condensada. En: **Geomundo**, dic. 1984, pp. 531-546; Panamá.

La edición de esta obra fue aprobada por el Consejo Editorial de la Editorial Tecnológica de Costa Rica en su sesión número 204.

Dirigió la edición: Mario Castillo M.
Edición técnica: Paulina Retana A.
Diseño de cubierta: Carmen Elena Ferreto G.
Arte final de cubierta: Mario Cascante S.
Fotos e ilustraciones aportadas por el autor
Impreso por Litografía e Imprenta LIL, S.A.



EDITORIAL TECNOLÓGICA DE COSTA RICA

Historia natural antigua: los intercambios biológicos interamericanos

© 2026 Guillermo E. Alvarado Induni

Editorial Tecnológica de Costa Rica

Tecnológico de Costa Rica

Esta obra se encuentra disponible en acceso abierto, con autorización de la persona titular de los derechos correspondientes.

Se distribuye bajo la licencia Creative Commons Atribución-NoComercial-SinDerivadas 4.0 Internacional:



Se permite compartir la obra, con el debido reconocimiento de la autoría y de la fuente editorial, para usos no comerciales y sin distribuir versiones modificadas, de conformidad con los términos de la licencia.

Los materiales de terceros identificados en la obra pueden estar sujetos a condiciones de uso diferentes.