

Venezuela Paleontológica

Evolución de la biodiversidad en el pasado geológico

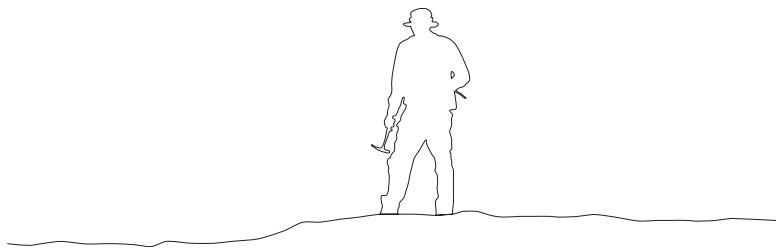
Editado por

Marcelo R. Sánchez-Villagra

Con contribuciones de 24 autores
y 102 ilustraciones originales

Venezuela Paleontológica

Evolución de la biodiversidad
en el pasado geológico



Venezuela Paleontológica

**Evolución de la biodiversidad
en el pasado geológico**

Marcelo R. Sánchez-Villagra, Editor

Con contribuciones de 24 autores

Tipografía: Heinrich Walter, Paläontologisches Institut und Museum,
Universität Zürich

Diseño de la portada y contraportada: Stéphane Garcia, Zürich

Producción: Printwork Art GmbH, St. Gallen

ISBN 978-3-033-03606-2

Copyright © 2012, Marcelo R. Sánchez-Villagra

Contenido

- 9 Prólogo del Editor
- 11 Agradecimientos del Editor
- A.M. FORASIEPI, M.R. SÁNCHEZ-VILLAGRA Y J.M. HOYOS
15 La Paleontología: Estudio de la Biodiversidad Extinta en un Marco Evolutivo
- E. LA MARCA
35 Venezuela, un Mosaico Biogeodiverso
- I. HOROVITZ Y J.D. CARRILLO-BRICEÑO
63 El Registro Fósil del Paleozoico
- C. KLUG Y W. ETTER
79 Los Cefalópodos: Los Ammonites y sus Parientes
- R.I. AYALA-OMANA
97 Diversidad de Foraminíferos: Animales Unicelulares de Importancia Estratigráfica y Económica
- P.M. BARRETT Y M.R. SÁNCHEZ-VILLAGRA
111 Los Dinosaurios del Táchira
- J.D. CARRILLO-BRICEÑO
119 El Cretácico Marino y su Fauna de Vertebrados
- I. HOROVITZ Y M.R. SÁNCHEZ-VILLAGRA
133 El Registro Fósil del Cenozoico

- 157 E. GONZÁLEZ-AKRE
Paleobotánica: Plantas del Pasado Geológico
- 175 C. JARAMILLO Y L. QUIROZ
El Registro Sedimentario de Falcón y Cambios en Vegetación y Paisaje en el Tiempo Geológico
- 189 L.M. PÉREZ
Una Introducción a los Fósiles de Invertebrados
- 203 L.M. PÉREZ
Cambios del Nivel del Mar en la Cuenca Falconiana y Relaciones con el Sur del Continente
- 211 O.A. AGUILERA SOCORRO
Los Peces: Diversidad en el Paleo-Caribe y en el Paleo-Orinoco
- 227 R. SÁNCHEZ
Los Animales Vertebrados Fósiles de Falcón: Una Visión desde Urumaco
- 245 T.M. SCHEYER
Diversidad y Gigantismo en los Cocodrilos Fósiles
- 259 I. HOROVITZ
Los Roedores, un Registro de Diversidad y Formas Gigantes
- 273 I. HOROVITZ
Los Ungulados Autóctonos de América del Sur
- 283 F. STRAEHL, M. CHASSAGNE Y A.A. CARLINI
La Diversidad e Historia Evolutiva de las Perezas, Cachicamos y sus Parientes
- 301 D. KOYABU Y R. SÁNCHEZ
Los Dugones de Urumaco

313	J.D. CARRILLO-BRICEÑO Los Mastodontes y sus Parientes: El Registro Fósil de los Proboscidios
323	E.O. CHÁVEZ-APONTE Y J.D. CARRILLO-BRICEÑO Los Carnivora del Pleistoceno
335	V. RULL Y E. MONTOYA El Origen de la Gran Sabana: Pistas del Pasado
347	Epílogo del Editor: El Futuro del Estudio del Pasado en Venezuela
351	Autores
363	Direcciones de los Autores
365	Bibliografía

Prólogo del Editor

Los fósiles son los testimonios directos del pasado. Su estudio enriquece nuestra comprensión de los procesos que han llevado a la actual biodiversidad del planeta. El estudio de los fósiles es tarea de la paleontología. A diferencia de la arqueología, que se ocupa de los restos culturales de los humanos, a la paleontología le concierne el estudio de los organismos que vivieron en edades geológicas pretéritas, incluso en aquellas en las cuales los humanos no existían ¿Cómo y cuando ocurrieron los cambios en la biodiversidad en nuestro planeta? ¿Qué explicaciones científicas podemos encontrar para entender la naturaleza que nos rodea? Estas son preguntas fundamentales y hacérselas es diferenciarse de los otros animales. El ser humano comparte un pasado biológico con otros organismos, pero a diferencia de ellos es capaz de razonar y cuestionar el pasado y el futuro. Para investigar estas preguntas universales ¿qué mejor que empezar con lo que existe en tu propia 'casa'? Venezuela tiene mucho que ofrecer al entendimiento de la evolución de la biodiversidad, no sólo con el estudio de las formas actuales de animales y plantas, sino también de las formas extintas.

Este libro presenta diversos temas que involucran a los fósiles de Venezuela. Los autores provienen de diversos lugares y poseen distintos intereses, pero a todos los une una experiencia en el norte del Neotrópico. Sus publicaciones son generalmente dirigidas a otros expertos en su campo, pero aquí ellos han intentado de manera menos especializada, con claridad pero también en detalle, algunos de los puntos más relevantes de su campo de investigación. Considero que han hecho un excelente trabajo y

espero que las numerosas ilustraciones puedan ayudar a la comprensión. Algunos pasajes serán más difíciles que otros, pero lo que se consigue con esfuerzo tiene más valor ¡Como los fósiles mismos colectados en el campo y estudiados por años hasta llegar a las lindas reconstrucciones de Jorge González de este libro!

Las ilustraciones de este libro intentan ejemplificar el trabajo paleontológico y de los fósiles mismos, y además pretenden dar vida a las formas extintas con las reconstrucciones artísticas. Para la documentación gráfica de los fósiles de Venezuela, se recomienda recurrir a los excelentes libros de Orangel Aguilera (2004, 2006, 2010) sobre todo para los vertebrados. En lo referente a otros grupos de organismos, la bibliografía al final de este libro provee muchas de las referencias idóneas, como es el caso de los moluscos con los trabajos de Jung (1965) y de Macsotay y Campos Villarroel (2001).

Sería muy afortunado si los ejemplos de los diversos fósiles presentados en este libro llegan a servir no como un curioso catálogo de formas raras y menos raras de animales y plantas, sino más bien sirvan como fuente de reflexión sobre aspectos fundamentales de la vida y su evolución. Los fósiles de Venezuela permiten conocer el pasado de un contexto geográfico conocido, pero lo fundamental que estos fósiles representan tiene relevancia universal.

Marcelo R. Sánchez-Villagra
Zürich, Septiembre del 2012

Agradecimientos del Editor

Este libro existe gracias a los autores que gentilmente tomaron tiempo y esfuerzo de sus múltiples ocupaciones para participar desinteresadamente en este proyecto.

Agradezco muy especialmente a Jorge Carillo-Briceño por su generosa ayuda, su constante motivación y acción incansable. Jorge intervino en la preparación de muchas láminas y fotografías, coordinó la participación de colegas de Mérida y Caracas, resolvió asuntos de catalogación, es autor de varios capítulos y actuó como revisor de muchos trabajos. Sobre todo, su profesionalismo y su optimismo contagioso resultaron muy estimulantes.

Analía Forasiepi colaboró en la revisión de manuscritos y aportó consejos editoriales, particularmente valiosos dado su conocimiento en el tema y experiencia en la divulgación científica en español. Inés Horovitz y Julio Mario Hoyos gentilmente revisaron varios de los capítulos, con la ayuda también de Martin Baruffol. Daniel Spring, Laura Wilson, Cathy Villalba y Enzo La Marca gentilmente aportaron fotografías que han servido para ilustrar este libro.

Heinrich Walter llevó a cabo la implementación del diseño del libro que hicimos en conjunto, de manera profesional, con mucha paciencia y buena voluntad, a pesar de mi obsesiva y constante presión para avanzar el trabajo y tenerlo listo a tiempo para su impresión. Es un gran privilegio poder trabajar con Heini.

La Editorial de la Universidad de Indiana (Indiana University Press) ha gentilmente permitido el uso de varios dibujos de Jorge González los cuales ya habían sido publicados en el libro editado del 2010.

En asuntos administrativos pude contar, como de costumbre, con el excelente trabajo de Heike Götzmann. El decano Michael Hengartner y Hans-Jörg Schwander de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Zürich han apoyado la realización de este trabajo. Gracias al gentil financiamiento de la Universidad de Zürich de los costos de impresión, el precio de este libro podrá mantenerse inusualmente bajo. Los dineros recaudados de su venta serán usados en su totalidad para apoyar el trabajo de campo y el entrenamiento en paleontología de jóvenes venezolanos en Venezuela.

Debido a la naturaleza sintética de este trabajo, no quisiera dejar de mencionar aquí a colegas muy importantes de tiempos pasados y presentes.

Mi profundo agradecimiento a Orangel Aguilera, con quien he tenido la suerte de trabajar estrechamente en todos los proyectos paleontológicos en los cuales me he visto involucrado en Venezuela desde el 2002. Orangel ha sido pionero en producir libros sobre palaeontología de vertebrados y sus trabajos previos han sido un impulso para producir este libro, así como su entusiasmo y conocimientos compartidos a lo largo de los años. Con Orangel y con Fredy Carlini editamos un libro en Indiana University Press que sirvió de alguna manera de base para este.

Mis colegas en trabajos de campo, Roberto Lozsán, así como Rodolfo Sánchez y sus apreciadas familias, se han convertido en admirados amigos y de ellos he aprendido mucho, en el campo y en lo personal. A los colegas de Falcón Julio Reyes, Aurelio Pulgar y José Luis Irausquín, así como a Marco Tulio Badaracco y Cathy Villalba en Caracas, por la camaradería y apoyo en los trabajos de campo e investigación.

Por informaciones, interacciones o experiencias de campo en Venezuela de distinta naturaleza agradezco a Fredy Carlini, Omar Linares, Oliver Macsotay, John Moody, Oscar Odreman y Ascanio Rincón. Todos estos colegas han influido de una manera u otra

en el desarrollo de la paleontología en Venezuela y con ellos he tenido el privilegio de interactuar en algún momento de mi actividad profesional. Más recientemente, Carlos Jaramillo, con su programa de investigación en el norte del neotrópico y su promoción de nuevas generaciones de investigadores locales, ha sido un estímulo importante.

Por la gestión de permisos y la posibilidad de trabajar en el campo, agradezco la ayuda del Instituto del Patrimonio Cultural, y en tiempos más recientes, de la Alcaldía de Urumaco, en particular la de los Alcaldes Elys Ramón Castillo y de José Martín Perozo y sus equipos de trabajo. La coordinación con Orangel Aguilera y la Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda (UNEFM), Julio Reyes, así como Rodolfo Sánchez en Urumaco y Carlos Jaramillo, ha sido fundamental.

A lo largo de los años, las siguientes instituciones y fundaciones han apoyado nuestros trabajos paleontológicos en Venezuela: Comité de investigación y exploración de la National Geographic Society, Universidad de Tübingen, Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda, Museo de Historia Natural de Londres, Universidad de Zürich, y la Fundación Científica de Suiza SNF.

Como en todos los proyectos que he llevado a cabo en Venezuela, mi agradecimiento más personal es para la memoria de mi padre Ricardo así como para mi madre Gloria. En este proyecto como en tantos otros, aparte de jugar su rol como buena madre y mejor amiga, ella ha colaborado inmensamente en la logística, coordinación de viajes, trabajos de campo y todo tipo de actividades y organización que han facilitado enormemente nuestra tarea. No es casualidad que la realización de este libro se deba sobre todo al trabajo en común con muchos gentiles colegas, y mucho menos que mi dedicatoria sea a mis queridos padres.

CAPÍTULO 1

La Paleontología: Estudio de la Biodiversidad Extinta en un Marco Evolutivo

Analia M. Forasiepi, Marcelo R. Sánchez-Villagra y Julio Mario Hoyos

La paleontología es la ciencia que estudia e interpreta el pasado de la vida sobre la tierra y los paleontólogos son los científicos que se dedican a esta disciplina. Entre los objetivos inmediatos de la paleontología está la reconstrucción de los seres que vivieron en el pasado, el origen de las distintas especies y las causas de su extinción, las relaciones de parentesco o filogenia, la relación de los seres con el entorno y su distribución en el planeta.

Para interpretar la evolución de un grupo de organismos, el paleontólogo se remite a una tarea similar a la de reconstruir un árbol familiar. Los científicos construyen árboles filogenéticos donde quedan representadas las relaciones entre los organismos, distinguiendo a los parientes cercanos de los otros más distantes. Estas relaciones de parentesco se van esclareciendo a medida que el científico va comparando y analizando los caracteres o rasgos propios de los organismos. Los grupos quedan definidos al ir identificando los caracteres nuevos que han ido apareciendo durante la evolución y que son compartidos por el ancestro en común y todos sus descendientes. Por ejemplo, los mamíferos conforman un grupo natural de animales que se caracterizan por poseer todos ellos una cubierta aislante de pelos, un corazón con cuatro cámaras, glándulas mamarias para dar alimento a las crías, entre otros caracteres. Estos rasgos en su conjunto caracterizan tanto al ancestro de los mamíferos y a todos los demás organismos que se originaron a partir de él.

El trabajo del paleontólogo requiere además de la ayuda de científicos de otras disciplinas para entender el entorno en el cual vivieron los seres en el pasado. Entre ellos se destacan los geólogos (quienes estudian la Tierra), biólogos (quienes estudian los seres vivos), ecólogos (quienes estudian las relaciones entre los seres vivos y con el ambiente que los rodea), entre otros. Las respuestas a las preguntas generadas a partir del hallazgo de un fósil muchas veces son elaboradas en conjunto entre los diversos especialistas, aportando cada uno de ellos desde su óptica de trabajo y experiencia.

Fósiles: restos de vida antigua

Los fósiles son la principal herramienta de los paleontólogos para conocer y entender la historia de los seres vivos que habitan y habitaron nuestro planeta. Un fósil es todo resto o indicio de vida del pasado. Los fósiles son muy diversos, tanto por la naturaleza del individuo al que pertenecieron como por las sorprendentes formas en las que se han conservado. Un ser vivo al morir se descompone por la acción de microorganismos, como hongos y bacterias, y lentamente se consume. Sin embargo, en ciertas ocasiones sus restos pueden preservarse. Si al morir, el organismo queda enterrado rápidamente, como en la orilla de un río, el fondo de un lago o del mar, la carcasa queda protegida de la acción del ambiente y de los carroñeros. Las partes blandas, como la piel, los músculos y los órganos internos, se descomponen, pero las partes duras, como los dientes y los huesos se conservan y paulatinamente van absorbiendo los elementos químicos disueltos en el medio. Sustancias como el cuarzo, el ópalo o la calcita cristalizan en las oquedades de los huesos y así lentamente se van transformando hasta convertirse en un fósil, constituido por minerales semejantes a los de las rocas que lo rodean. Esta transformación lleva el nombre de petrificación y es solo un tipo de fosilización.

Con el correr del tiempo, los restos del organismo muerto se van cubriendo por toneladas de sedimentos que se van consolidando a lo largo de los millones de años. Por convención, la antigüedad mínima para que cualquier resto sea considerado un fósil es de 10.000 años. En algún momento, los movimientos de la corteza terrestre pueden levantar las capas de rocas que contienen a los fósiles y de esta forma quedar expuestos en la superficie del terreno. La erosión del viento, la lluvia, el calor y el frío van revelando paulatinamente los restos que estuvieron encerrados en las rocas durante millones de años.

Los tipos de fósiles

Resulta común que la palabra fósil remita inmediatamente a los huesos petrificados de los grandes dinosaurios, pero estos son tan solo un tipo de fósil. La petrificación es el ejemplo más frecuente, sin embargo, hay casos excepcionales, como la momificación, en donde se ha preservado también las partes blandas, incluyendo la piel y los órganos internos. Un ejemplo de ello son los mamuts hallados en Siberia, conservados casi por completo en una capa de hielo, formada hace alrededor de 10 mil años, durante el último periodo glacial. Otro ejemplo interesante son los restos de cuero del milodonte, un perezoso de gran tamaño que vivió hace alrededor de 11.000 años, hallados en una cueva al sur de Chile. En este último caso no solo el clima frío y seco facilitó la preservación de la materia orgánica, sino también el guano de otros animales que actuó como capa protectora. La momificación sin embargo, puede registrarse para restos mucho más modernos que aquellos de los grandes dinosaurios, que al contrario vivieron hace algo más de 65 millones de años y que sería imposible encontrarlos preservados como momias.

Otro ejemplo inusual de preservación lo constituye el caso de restos de animales que quedaron atrapados en menes o pozos de asfalto, como aquellos de Inciarte en el piedemonte de la sierra de Perijá en el Estado Zulia (Pleistoceno tardío, con dataciones que rondan entre los 40.000 y los 1.000 años) y en Orocuál, Monágas (Pleistoceno temprano medio). Los numerosos materiales hallados en estos yacimientos constituyen los descubrimientos más importantes para la paleontología venezolana de la última década.

Los rastros fósiles o icnitas son vestigios de vida que revelan aspectos de la actividad de los organismos en el pasado. Son muy comunes los túneles y los nidos de los invertebrados, las perforaciones de los gusanos y las huellas o pisadas de los dinosaurios y otros animales. Resulta imposible determinar con exactitud la especie responsable de hacer estas huellas, pero dan mucha información sobre el comportamiento y el lugar en donde los animales vivieron. Las huellas representan “un comportamiento fosilizado” que atestigua sobre la vida del animal, a diferencia de los demás tipos de fósiles que son “restos de su muerte”. Las icnitas son estudiadas por una rama de la paleontología que se llama icnología y las especies creadas a partir de las huellas se llaman icnoespecies. Las icnitas son muy comunes en los yacimientos de edad Miocena y Pliocena del Estado Falcón.

Los huevos de los animales también pueden fosilizarse. Se han encontrado numerosos huevos completos o pedazos de la cáscara de distintos tamaños y formas que han sido referidos a tortugas, cocodrilos, aves, y dinosaurios. Al igual que en el caso de las huellas, la atribución a una especie determinada es tentativa, pero en otros se ha encontrado el embrión fosilizado en el interior lo que ha permitido no solo identificar con exactitud a qué especie pertenecía sino también realizar una gran variedad de estudios para interpretar cuáles fueron los cambios que sufrió el animal a lo largo de su crecimiento. En Venezuela el único ejemplo que conocemos son huevos de tortugas marinas, posiblemente

atribuibles a *Bairdemys venezuelensis* encontrados en grupos, aunque todos lamentablemente rotos. Estas tortugas debieron haber desovado en una playa marina en lo que es hoy la zona desértica de Urumaco en el Estado Falcón.

Los coprolitos o excrementos fosilizados tanto de vertebrados como de invertebrados son otro tipo de fósiles. Estos dan información sobre la dieta de los animales que los produjeron pero



Figura 1.1. Icnofósiles de la Formación Urumaco. En este caso, madrigueras de camarones, del Mioceno tardío. Se preservan sistemas de túneles excavados dentro del sedimento donde estos animales se movían. Hoy son “tubos” de roca rellenos, presentando un fiel testimonio del tamaño y complejidad de las construcciones de esos animales.

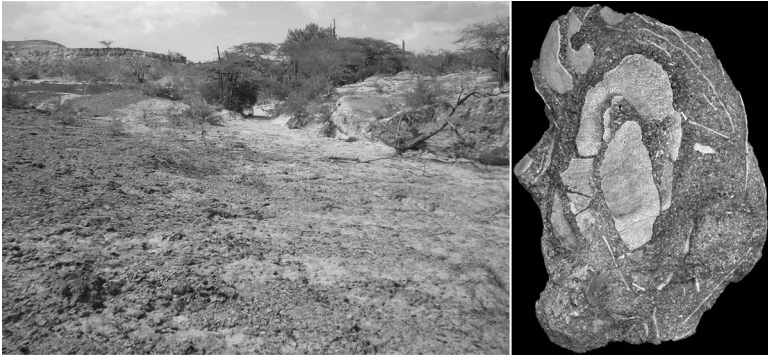


Figura 1.2. Foto de la localidad portadora de huevos de tortuga de Urumaco. Modificado de Winkler y Sánchez-Villagra (2006). En el recuadro, detalle de la roca con fragmentos de huevos.

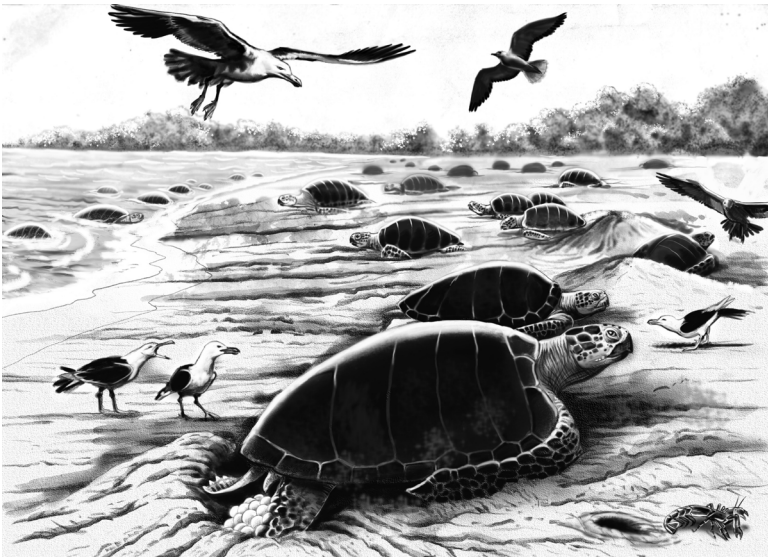


Figura 1.3. Reconstrucción del desovado de la tortuga pelomedúsida *Bairdemys* en una playa marina del Mioceno tardío de Falcón.

también es imposible determinar con certeza quiénes fueron los productores. En la zona de Urumaco en el Estado Falcón los coprolitos son muy comunes en los depósitos del Mioceno tardío y por la forma son usualmente atribuidos a cocodrilos. Algunos de estos coprolitos llegaron a alcanzar grandes dimensiones, alcanzando hasta los 30 cm de longitud. Si bien llamativo, esto resulta menos sorprendente cuando se considera que existieron especies de cocodrilos verdaderamente gigantes, incluyendo una de hasta 12 metros de longitud total.

Las conchillas de los invertebrados suelen preservarse de diferentes maneras. Una forma es por petrificación, al igual que los huesos de los vertebrados. Sin embargo, la forma más común es



Figura 1.4. Coprolito hallado en la Formación Urumaco. Debido a su gran tamaño y forma, muy probablemente se asocie a uno de los grandes cocodrilos conocidos de esta región.

presentarse como moldes. La conchilla original se disuelve y la roca que la rodea copia la forma exacta tanto en su cara externa como interna. A estos se los denomina moldes externo e interno respectivamente.

En las plantas hay también tejidos duros (como los troncos y las raíces) y blandos (como las hojas y las flores) que pueden fosilizarse. En general los troncos y las raíces se petrifican como sucede

con los huesos, mientras que las hojas, y excepcionalmente las flores, se preservan como improntas (similares a las huellas) o, en algunos casos, se carbonizan. De los vegetales también se conservan partes microscópicas, como las esporas y el polen, muy resistentes por poseer una cubierta externa rígida. Cuando están presentes en el sedimento, las esporas y el polen son muy abundantes y dan mucha información sobre las condiciones ecológicas del momento en el que vivieron. El estudio de los vegetales fósiles es realizado por paleobotánicos mientras que las esporas y el polen son estudiados por una rama de la paleontología llamada palinología. En Venezuela, mucho de lo que sabemos sobre la historia geológica de la zona de Guayana es gracias a los trabajos sobre polen fósil conducidos por Valentí Rull y colegas en las últimas tres décadas.

Los organismos atrapados en ámbar son unos tipos de fósiles muy particulares y poco frecuentes en el mundo. La resina que producen algunos árboles, como las coníferas, a veces atrapa restos vegetales y pequeños animales, como insectos y vertebrados. Esta resina se endurece con el correr del tiempo y se convierte en ámbar. Los organismos incluidos en ámbar son excepcionales. Muchas veces se preservan insectos casi completos, con sus minúsculos apéndices en estado casi perfecto, los cuales serían casi imposibles de conocer de otra manera. El ámbar se considera además una piedra semipreciosa y es usada en la joyería para hacer collares, prendedores, pulseras y otros adornos. En Venezuela se ha encontrado un resto de ambar de la Formación Querales en el Estado Falcón, que está siendo estudiado por Leandro Pérez de la Universidad de La Plata y sus colaboradores.

Otras rocas de interés comercial, que nos remiten inmediatamente a los fósiles, son las calizas usadas para la construcción y el petróleo. Las calizas son rocas formadas por la cubierta calcárea de pequeños animales y algas que vivieron hace millones de años en mares cálidos y poco profundos. El petróleo resulta de la descomposición de restos de organismos marinos que quedaron atra-

pados entre sedimento impermeable. Venezuela es conocida en el resto del mundo por los ricos yacimientos de petróleo, los cuales tienen además un alto impacto en la economía nacional.

Del campo al museo: las tareas de prospección y recolección de fósiles

El esqueleto de un animal prehistórico montado en un museo no deja nunca de impactarnos, hasta casi imaginarlo como una obra de arte. Sin embargo, detrás de cada reconstrucción está involucrada la extensa labor de numerosos personajes que incluyen paleontólogos, geólogos, técnicos, estudiantes, artistas y colaboradores. Ellos trabajan en conjunto y luego de varios años de esfuerzo, estudio y dedicación llegan a entender y conocer un poco más la información que los fósiles encierran.

Antes de salir a buscar los fósiles, el paleontólogo debe tener en claro sus objetivos para saber a qué lugar ir a buscarlos. No todos los fósiles se encuentran en el mismo lugar y no todos los lugares contienen fósiles. Por ejemplo, un paleontólogo especialista en invertebrados marinos, como los amonites y bivalvos, debe ir a buscar estos animales en rocas que antiguamente hayan sido un fondo marino y que tengan una antigüedad acorde al periodo en el que vivieron. De igual manera, un paleontólogo que estudia dinosaurios debe focalizar su búsqueda en rocas que se hayan depositado durante la Era Mesozoica y que correspondan a un ambiente terrestre o costero. Para ello, los paleontólogos utilizan los mapas geológicos, donde quedan representados todos los tipos de rocas que afloran en la superficie terrestre en un lugar determinado. En Venezuela, sabemos que en los Andes existen extensas áreas de rocas sedimentarias del Jurásico que potencialmente podrían preservar restos de dinosaurios. Por otro lado, las rocas fosilíferas del Cretácico venezolano son por lo general de

ambientes marinos, de manera que allí se pueden encontrar otro tipo de reptiles.

Una vez establecido el objetivo y el lugar a donde trabajar, los paleontólogos comienzan con los preparativos de la campaña paleontológica. Uno de los primeros pasos es obtener el permiso de las autoridades Provinciales o estatales, según las leyes vigentes, ya que los fósiles son parte del patrimonio nacional. Asimismo, se toma contacto con el museo o centro de investigación más cercano al lugar a trabajar y con el propietario del campo donde afloran las rocas de interés.

Ya en el campo, se arma el campamento que puede estar cerca del sitio o yacimiento con fósiles, o muchas veces para mayor comodidad, en las cercanías de algún poblado donde en general hay mayor disponibilidad de agua y sombra. Las herramientas de trabajo siempre incluyen palas, picos, martillos, cinceles, pinceles, alambre, cinta métrica, yeso, espátulas, baldes, papel de diario, cajas de diversos tamaños, carretilla, sogas, anotadores, marcadores y pegamentos. Luego de instalarse en el campo, una de las primeras tareas es ir en busca de los primeros indicios de los fósiles. La tarea consiste simplemente en caminar y mirar detenidamente el sustrato. Cuando se trata de un animal grande, a menudo primero aparecen las pequeñas astillas de un hueso mayor diseminadas por la superficie del terreno. Se trata de localizar el lugar donde proceden exactamente hasta encontrar el hueso que continúa hacia el interior de la roca. Recién ahí se procede a excavar.

Para extraer el fósil, primero se retiran las rocas que lo cubren utilizando pico y pala. A medida que se acerca al hueso, el trabajo se hace más delicado, requiriendo la ayuda de pinceles, espátulas, cinceles, buriles y martillos. Mientras tanto el fósil es reforzado con laca y pegamentos. Cuando se destapa una cara del hueso, se la recubre con papel y luego con una capa de yeso y tela enyesada, para formar una cáscara dura que servirá de protección. Esta cubierta de yeso envolviendo al fósil se llama informalmente

“bochón” y es de suma importancia para proteger al fósil durante el traslado desde el campo al museo. Esta capa protectora será retirada con mucho cuidado en el laboratorio de preparación.

En el museo, los fósiles son preparados con herramientas manuales, como buriles y martillos neumáticos, o con ácidos por los técnicos especialistas. Los fósiles son catalogados con un

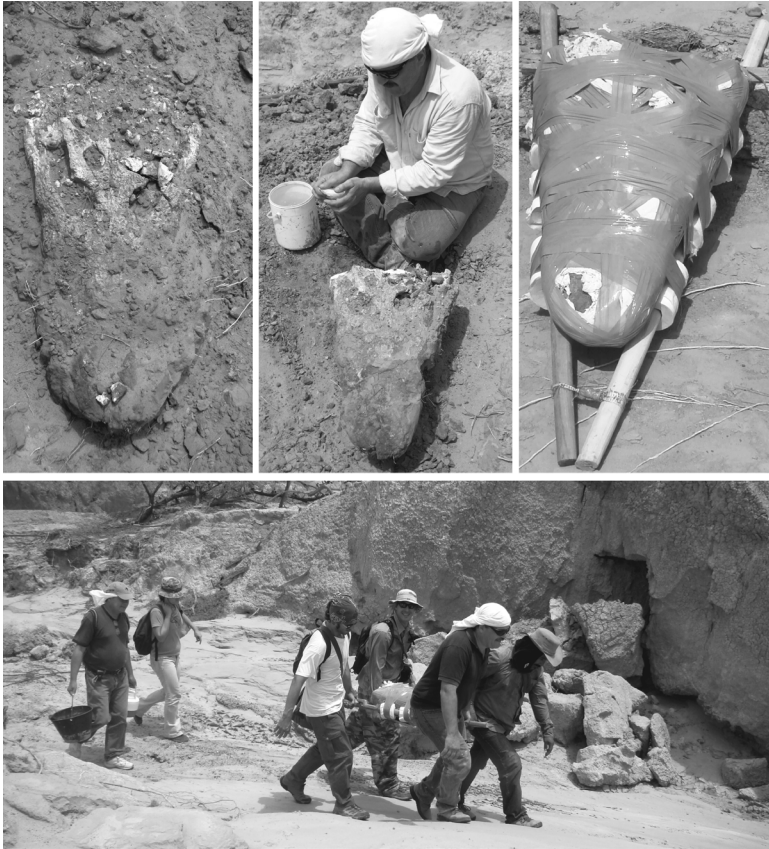


Figura 1.5. Rescate del cráneo de una nueva especie de cocodrilo de la Formación San Gregorio. Luego de descubrir el ejemplar semi-enterrado, Alfredo Carlini procede a despejar el sedimento a su alrededor, a consolidar el ejemplar con laca y pegamento y a preparar el “bochón” con yeso. En este caso, una estructura de madera facilitó transportar el cráneo entre varias personas al vehículo de campo. Fotos Cathy Villalba.

número de colección y en una ficha se especifica su procedencia geográfica y estratigráfica, el año del hallazgo, y otros datos de la expedición. El paleontólogo estudia estos fósiles para determinar a que organismo perteneció, cómo era su apariencia, qué relación tenía con otras especies de regiones vecinas, y por medio de una publicación científica da a conocer su descubrimiento y análisis. Al mismo tiempo los técnicos preparan en el caso de vertebrados moldes y copias en resina para que los restos puedan ser armados en los museos y en exposiciones, y los artistas hacen reconstrucciones del aspecto que habrían tenido los animales en vida.

La biodiversidad pasada y presente es el resultado de un proceso evolutivo

La única forma de explicar la gran diversidad de especies que habitan nuestro planeta, así como también aquellas que dejaron impronta a través de los fósiles, es por medio de la evolución. Por eso es aquí oportuno presentar una corta introducción a este tema fundamental.

La vida ha cambiado a través del tiempo, lo mismo que las ideas relacionadas al origen de la diversidad biológica. Antiguamente se pensaba que los seres vivos aparecieron todos al mismo tiempo, es decir espontáneamente, tal cual los conocemos hoy día. Sin embargo, numerosos descubrimientos científicos han demostrado que las poblaciones están en un continuo cambio, y que los seres vivos actuales son el resultado de un largo y complejo proceso de evolución.

Una de las primeras explicaciones científicas a los mecanismos de la evolución fue propuesta en 1809 por el naturalista Francés Jean Baptiste de Lamarck. En su libro *Filosofía Zoológica*, Lamarck suponía que la naturaleza está organizada en una serie de tipos naturales ordenados desde los más simples a los más complejos. Las formas inferiores progresan hacia los niveles de

complejidad y perfección mayores hasta hacerse tan complejos como el hombre. Los mecanismos para explicar el cambio hacia formas más complejas están dados, según Lamarck por una “fuerza interna” que hace que los organismos produzcan descendencia levemente diferente y una “fuerza modeladora del ambiente” (o “herencia de los caracteres adquiridos”) según la cual, las costumbres de los seres vivos son las responsables de las modificaciones anatómicas. Esta idea transformista está claramente ejemplificada en el cambio de la longitud del cuello de las jirafas. Lamarck suponía que con la pretensión de alcanzar las hojas ubicadas en las ramas más altas de los árboles, las jirafas estiran su cuello resultando en un cuello cada vez más largo, el cual es transmitido a las generaciones siguientes. Al contrario, las estructuras que no se usan, se atrofian.

Algo más tarde, los naturalistas Charles Darwin y Alfred Wallace, por vías separadas, sentaron las bases de la teoría de la evolución. En 1859, Darwin publicó su libro titulado *El Origen de las Especies*. En este volumen, Darwin no solo inundó de ejemplos biológicos sobre cambios en las poblaciones tanto por los efectos geográficos como temporales, sino que además planteó uno de los principales mecanismos de la evolución: la selección natural. Es decir, los seres vivos mejor adaptados al medio ambiente tienen más probabilidad de reproducirse, dejar descendencia, y subsistir que los restantes organismos. Este proceso es conocido como “la supervivencia del más apto”. A diferencia de las ideas propuestas por Lamarck, la selección del más apto sugiere que en una población, las jirafas nacen de cuello largo y de cuello corto, y como las de cuello largo pueden alimentarse mejor, sobreviven y dejan mayor descendencia, desplazando a las de cuello corto. En las ideas de Darwin hay dos postulados principales: la descendencia con modificación y la selección natural. Así, las relaciones entre los organismos vivos se explican como el resultado de la descendencia con modificación respecto a los ancestros comunes.

Para la época de Darwin, poco se conocía sobre los mecanismos de la herencia. En una publicación poco difundida, el monje Gregor Mendel justificó por medio de cruzamientos entre arvejas que los factores genéticos se comportan como partículas indivisibles (los genes) que no se mezclan o diluyen en una población. Estos estudios fueron rescatados en el siglo XX y constituyeron el pilar de la teoría de la herencia. Estos conocimientos y los avances en la biología molecular permitieron demostrar que un importante proceso por el que se origina la variación hereditaria es la mutación, o sea la modificación del material genético. La conjunción entre la teoría de la selección natural y la teoría de la herencia dio origen a la Teoría Sintética de la Evolución o Síntesis Moderna. Las contribuciones desde la genética de las poblaciones jugaron un rol fundamental en la comprensión de los procesos evolutivos. Con la síntesis moderna, además, se abrieron distintos campos de estudio y análisis y hasta se modificó el concepto de especie. Las especies dejaron de representar elementos estáticos identificables por su fenotipo o apariencia, sino que comenzaron a ser vistas como un reservorio genético y los individuos como custodios temporarios de una combinación genotípica única en la historia de la vida.

En tiempos más recientes se han generado nuevos conocimientos sobre el desarrollo individual, la ontogenia. Estos estudios han permitido entender las interacciones entre los procesos moleculares involucrados en el desarrollo y el contexto ambiental. De esta forma los datos aportados por la paleontología, biología molecular y biología evolutiva se interdigitan y siguen siendo los temas principales de discusión para entender los mecanismos gracias a los cuales se ha generado la biodiversidad que nos rodea.

Tiempo geológico

El tiempo geológico resulta muy difícil de imaginarlo. En la vida diaria nos referimos constantemente a días, años, décadas o siglos, pero cuando hablamos del tiempo geológico nos referimos a millones de años. La Tierra tiene 4.600 millones de años y los indicios de vida más antiguos, datan de unos 3.500 millones de años. Para ordenar un poco la tan larga y compleja historia de la Tierra, los geólogos dividen el tiempo en unidades, las más grandes son los Eones, luego siguen las Eras, los Períodos, que a su vez se dividen en Épocas. Las cuatro grandes eras en las que se divide el tiempo geológico son: Era Precámbrica o “era de la vida primitiva”, Era Paleozoica o “era de la vida antigua”, Era Mesozoica o “era de la vida media” y Era Cenozoica o “era de la vida reciente”. Los límites de estas grandes unidades de tiempo están dados por extinciones masivas o por radiaciones de una forma de vida en particular.

Distintos tipos de seres vivos habitaron en distintos momentos de la historia de la Tierra, por ello es que los fósiles permiten calibrar a las rocas de forma relativa. Por ejemplo, si encontramos un dinosaurio saurópodo sabemos que la roca que lo contiene pertenece a la Era Mesozoica. Hay otros métodos más precisos para datar, como los radiométricos. Estudiando y midiendo la descomposición química de los elementos radiactivos e inestables se puede llegar a determinar la edad absoluta de las rocas. De esta forma, tanto la edad de la Tierra como la de los fósiles se obtienen por diferentes líneas paralelas y comprobadas de evidencia.

Extinciones: modeladoras de la diversidad

Desde la aparición de la vida sobre la Tierra, hace unos 3.500 millones de años hasta la actualidad, se han producido numerosos eventos conocidos como extinciones masivas que han diezclado

la vida que para ese entonces habitaba en los ecosistemas de la Tierra. Estos eventos catastróficos, sin embargo, han facilitado que otras especies de otros grupos taxonómicos ocuparan nichos ecológicos semejantes a los que se extinguieron o se diversificaran adquiriendo formas extremadamente singulares. Aquellas extinciones que han recibido más atención ocurrieron al final de varios Períodos: Ordovícico (440 millones de años), Devónico (365 Ma.), Pérmico (240 Ma.), Triásico (210 Ma.) y Cretácico (65 Ma.). A estas

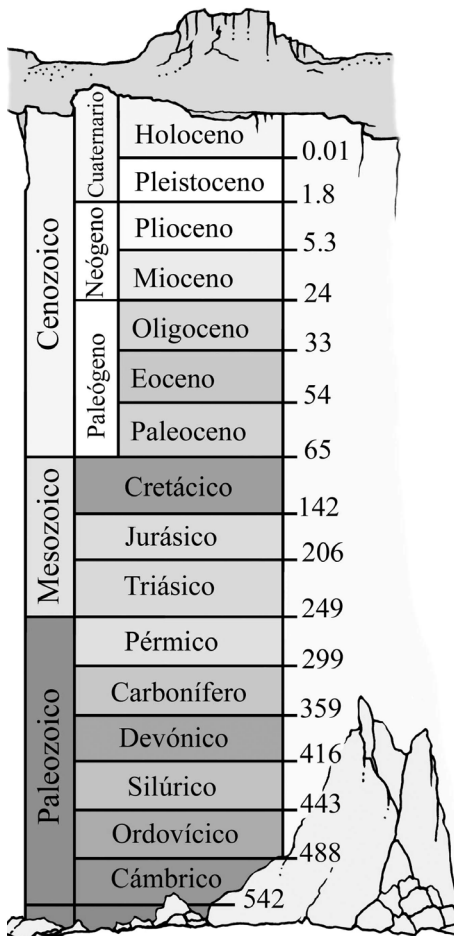


Figura 1.6. Nombres y rangos de las épocas geológicas. Dibujo de Agustín Martinelli.

extinciones masivas se las conoce como *Las Cinco Grandes*. La que marcó el fin del Cretácico, causó no solo la casi total extinción de los dinosaurios – las aves son descendientes de los dinosaurios, de manera que estrictamente no todos los dinosaurios se extinguieron – sino también de muchos reptiles marinos, como ictiosaurios, plesiosaurios y mosasaurios, ejemplos de los cuales se encuentran en las localidades del Cretácico marino de Venezuela.

Extinciones importantes, donde gran parte de la biota se vio afectada, ocurrieron además de en los tiempos geológicos mencionados, en otros momentos de la historia de la Tierra. Un ejemplo de esto es el cambio climático y la influencia humana por la destrucción del ambiente o la caza, que eventualmente llevó a la extinción de los grandes mamíferos de los ecosistemas terrestres del Cuaternario, hace unos 11.000 años. Evidencias de estos acontecimientos están registradas en Venezuela en la localidad de Taima-Taima en el Estado Falcón.

El proceso de extinción de una especie en el registro paleontológico está sobre todo asociado a los cambios ambientales o a la influencia negativa de otras especies en las complejas interacciones entre los organismos – un área de la biología que concierne a los ecólogos. Sin embargo, muchas extinciones implican simplemente la transformación de una especie en otra y se denominan ‘pseudoextinciones’. Ambos fenómenos han sido documentados en la evolución de dos mamíferos bien conocidos: el caballo y nosotros mismos, los humanos. Como se ve ilustrado en las figuras al final de este capítulo, desde el Eoceno existe un rico registro de fósiles del grupo de perisodáctilos, con una gran diversidad de formas en el linaje al cual pertenecen los caballos. En ese caso, los cambios climáticos y de vegetación, como aquellos que llevaron al origen de las sabanas, han estado asociados con la evolución del grupo, donde se han reconocido tanto extinciones como transformaciones en el linaje. Durante el Mioceno tardío, entre 20 y 15 millones de años atrás, las especies de los proto-caballos se diver-

sificaron y sus dientes fueron adquiriendo nuevos tipos de morfologías. Muchos grupos adquirieron dientes de corona alta, adaptados a comer pastos en sabanas abiertas, los cuales empezaron a ser comunes y extensas en esa época geológica. Una vez que estas coronas altas aparecieron, algunos grupos con ellas evolucionaron a una dieta mezclada entre gramíneas y otros tipos de plantas, como arbustos, hasta que las gramíneas se convirtieron en el recurso alimenticio predominante. Todo esto lo sabemos gracias al estudio de las plantas fósiles, a los estudios de la morfología y desgaste dental de los herbívoros, dada su relación específica con los tipos de dietas, y a los estudios de los isótopos estables.

En la localidad de Inciarte, en el Estado Zulia y en rocas del Pleistoceno fueron encontrados restos del caballo fósil *Equus santaeelenae*. Estas poblaciones extintas no son las antecesoras de los caballos que viven actualmente en Venezuela o en el continente americano en general, pues estos animales son los descendientes de los caballos que trajeron los europeos posteriormente a 1492.

El origen de nuestra propia especie constituye otro ejemplo de extinción y radiación evolutiva. Luego de la separación de la línea evolutiva que lleva al chimpancé y al bonobo hace unos siete millones de años, nuestro linaje, el de los homínidos, se diversificó en varias especies. Algunas de estas son homínidos fósiles sin relación directa con nuestra especie, mientras que otras están cercanamente vinculadas. Los humanos no son el resultado de una tendencia evolutiva constante y aparentemente inevitable, hacia homínidos más complejos. Somos, hasta cierto punto, un accidente de la evolución y los únicos sobrevivientes de un grupo alguna vez más diverso. De hecho, hace unos dos millones de años, unas cinco especies de homínidos convivían en nuestro planeta.

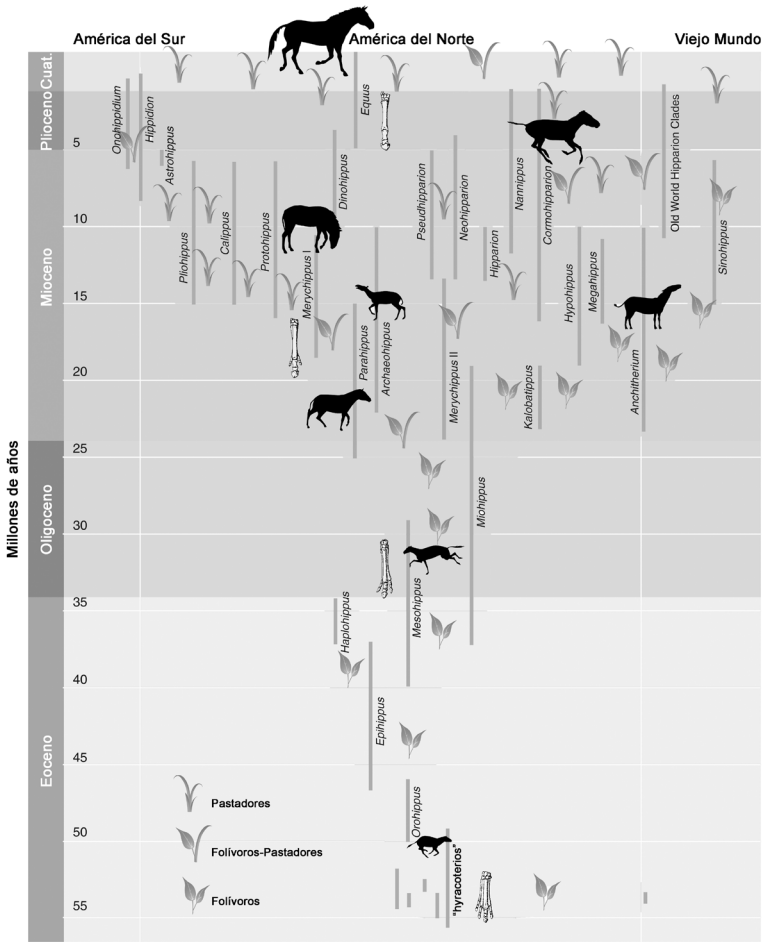


Figura 1.7. Evolución del linaje del caballo. Modificado de MacFadden (2005) y Sánchez-Villagra (2011). Nótese las muchas líneas evolutivas extintas y la evolución convergente (simultánea e independiente) de adaptaciones a dietas y hábitos semejantes en diversos linajes. De esta manera, el género *Equus*, al cual pertenecen las especies actuales de caballos y cebras, es el único sobreviviente de lo que fue una gran radiación evolutiva.

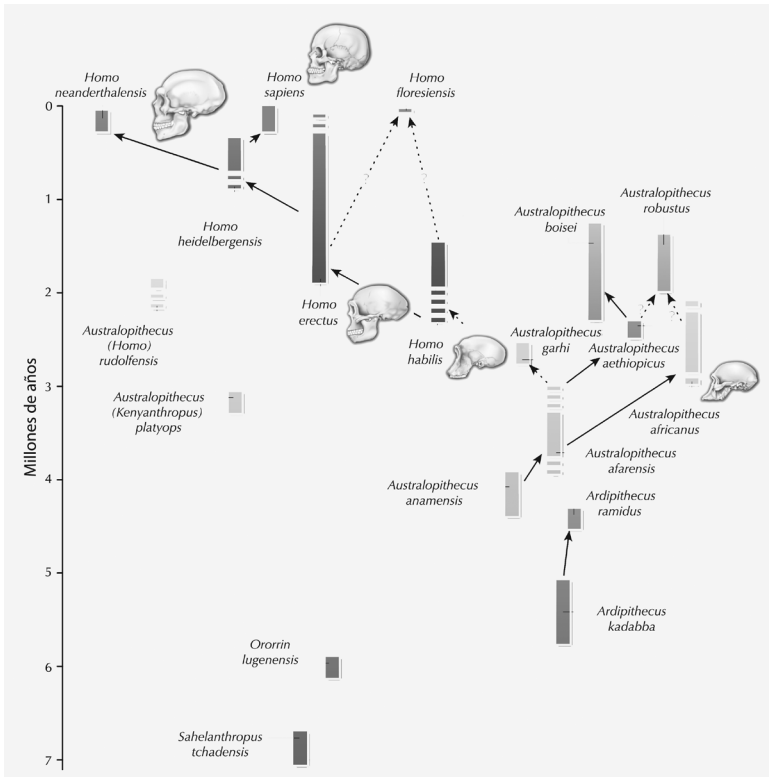


Figura 1.8. Evolución de los homínidos. Modificado de Lieberman (2009) y Sánchez-Villagra (2011). Mucho se sabe sobre la evolución de los antecesores de nuestra especie basado en los fósiles. Veinte distintos tipos de fósiles de homínidos han sido nombrados como especies diferentes, muchos de ellos en esta figura con su rango de distribución temporal. Se trata de un árbol con muchas ramas donde se ven ciertas tendencias evolutivas en el tiempo. Hay un cambio de características desde un antecesor más parecido a gorilas y chimpancés, a formas más parecidas a nuestra propia especie.

CAPÍTULO 2

Venezuela, un Mosaico Biogeodiverso

Enrique La Marca

Los fósiles son el más fehaciente documento de la vida pasada en la Tierra. Es el testimonio inmediato de que las formas animales y vegetales que pueblan nuestro planeta han estado en constante cambio a lo largo del espacio y en el transcurso del tiempo. Sin duda, las distribuciones de esos organismos antiguos y las biotas de las cuales ellos formaban parte, al igual que ocurre hoy día, son el resultado de la interacción directa entre las fuerzas dinámicas de la Tierra, que a su vez influye sobre el clima y otros factores abióticos, y los seres vivos que la habitan, condicionando la evolución de estos últimos. En resumen, la vida en la Tierra y el mismo planeta han evolucionado en conjunto para formar un hipervariado mosaico de unidades de paisaje y de grupos biológicos.

Venezuela es un claro ejemplo de esta interacción entre la expresión geomorfológica y la dinámica terrestre con el clima, las formaciones vegetales y la fauna asociada con estas últimas. La interacción histórica de todos esos elementos conformó un territorio que fue lugar del encuentro biológico y cultural entre individuos de nuestra especie cuyos movimientos migratorios los habían dirigido aquí, e individuos provenientes de otros continentes. La normal dinámica de las sociedades humanas, con el tiempo, llevó a la delimitación artificial de los territorios ocupados, hasta consolidar lo que hoy conocemos como Venezuela. Fue tal la buena fortuna, que en ella quedaron representadas una gran variedad de ambientes que viene a conformar, en escala más reducida, prácticamente una síntesis de la diversidad ambiental de toda la América del Sur.

Diversidad geográfica y ambiental

Venezuela es un país geodiverso. Está ubicado en la porción más septentrional de la América del Sur. Su ubicación geográfica, relieve, clima y su historia geológica, por nombrar sólo algunos aspectos, contribuyen a una inusual diversidad de ambientes en el ámbito suramericano que contribuyen con su reconocida diversidad biológica. De hecho, el territorio venezolano, con 925.026 Km², alberga rasgos biogeográficos de los principales ambientes y paisajes de este continente. Así, aquí encontramos montañas andinas, montañas e islas caribeñas, tepuyes, bosques y selvas ombrófilas amazónicas, bosques y selvas de galería, manglares y otros ecosistemas marino-costeros, humedales continentales, sabanas, y arbustales xerófilos, entre otros. Este país posee, también, repartidas entre cinco cuencas hidrográficas de primer orden, una de las mayores concentraciones y diversidad de cuerpos de agua del mundo, circunstancia que sólo tiene parangón en unos pocos países de la América, Asia y África tropical. Venezuela tiene expresiones geológicas y tectónicas que se remontan a los albores de los primeros continentes consolidados en el planeta, con rocas de la Formación Roraima, que han sido datadas en más de 4.000 millones de años. De igual manera, en el otro extremo, cuenta con ambientes relativamente recientes depositados durante el Cuaternario.

La elevación de las principales manifestaciones orográficas del país, entre las que destacan la imponente Cordillera de Mérida, con alturas de hasta 4.980 m y glaciares de origen pleistocénico, la Sierra de Perijá, la Cordillera de la Costa, las montañas precámbricas guayanesas de tope plano, y los picos de islas y penínsulas, dan lugar a una serie de ecosistemas que son equiparables e incluso superan la diversidad encontrada en las tierras bajas. En estas regiones montañosas se localizan formaciones vegetales, con su respectiva fauna asociada, que cubren desde los gradientes más

secos hasta los más húmedos. De esta manera aparecen páramos, herbazales altotepuyanos, pastizales secos y húmedos altiandinos, bosques estacionales deciduos y semideciduos, bosques húmedos de piedemonte, bosques nublados, arbustales pre-parameros, sabanas andinas o de montaña, entre otros.

El clima actual de Venezuela es de tipo tropical, con un régimen isotérmico de temperaturas, y con dos patrones principales de precipitaciones: uno con un solo pico y otro con dos máximos anuales de lluvias. Por debajo de los 1.000 m de elevación se dan climas cálidos y muy cálidos, mientras que en las tierras altas se da una amplia variabilidad de meso y topoclimas. La dinámica climática está influenciada por la posición intertropical del país, con una fachada marina caribeña y otra atlántica que tienen predominio de los vientos alisios del noreste y de condiciones climáticas tropicales y extratropicales del Hemisferio Norte (frentes fríos, ondas del Este, vaguadas en la tropósfera superior, células de alta presión, etc.); además de un sistema montañoso de cordilleras al norte y oeste del país que modifica sustancialmente el clima regional y nacional; y una extensa planicie interior así como un complejo de montañas de tope plano al sur, ambas con notoria influencia de la zona de convergencia intertropical y de variaciones climáticas con origen en el Hemisferio Sur (frentes fríos, altas presiones, vaguadas de altura, etc.). En los Llanos y la región de Guayana, que abarcan más de 2/3 partes del país, se presenta un período seco que abarca generalmente de noviembre a marzo y uno lluvioso en los meses restantes (los meses de octubre y abril pueden considerarse como de transición entre los períodos seco y lluvioso). A mediados del período lluvioso se da una disminución de precipitaciones al norte del país, resultante de células atmosféricas de alta presión ubicadas en el área del Mar Caribe y Golfo de México generalmente entre los meses de julio y agosto. En las montañas andinas, en cuencas intramontanas y en sus vertientes hacia el Lago de Maracaibo, así como en esta última depresión tec-

tónica, se presentan dos máximos anuales de precipitación (abril-mayo y julio-agosto), un período de menores o reducidas precipitaciones (junio), con los restantes meses secos. Por último, y no menos importante, el país también se ve afectado climáticamente por ondas, depresiones y tormentas tropicales, así como por el fenómeno de El Niño o La Niña.

Diversidad biológica

Venezuela es un país biodiverso. Con una impresionante variedad de ecosistemas tropicales de tierras bajas, medias y altas, no es sorprendente que Venezuela albergue igualmente una amplia diversidad de organismos. Con un territorio de menos de un millón de kilómetros cuadrados, este rincón del planeta que ha sido denominado con los sugestivos nombres de 'Tierra de Gracia' y el de 'el más bello país tropical', se ubica entre los primeros países con mayor biodiversidad en la América del Sur, junto con Brasil, Perú, Colombia y Ecuador. En el ámbito mundial está entre los 10 países con mayor diversidad biológica.

La compilación integral más reciente (año 2003) de todos los grupos de organismos actuales de este megadiverso país arrojó la cifra de 137.141 especies, agrupadas en más de 9.200 géneros que representaban a 1.775 familias. No obstante, es preciso advertir que estos no son números definitivos, ya que una apreciable cantidad de grupos no estuvieron representados en dicha compilación. De igual manera, dado que todos los años se incrementa el número de especies descritas por vez primera para la ciencia, es de esperar que estas cifras sigan incrementando en el futuro cercano.

El grupo más numeroso de todos lo conforman los coleópteros, constituido por los escarabajos y formas afines, con un estimado que supera las 100.000 especies. En segundo lugar, aunque algo distante, se encuentra el grupo al cual pertenecen las mariposas, con unas 2.400 especies. De los restantes grupos de invertebrados

contabilizados en la actualidad para Venezuela y que destacan por ser frecuentes en el registro fósil, se encuentran los crustáceos y los moluscos, con 484 y 147 especies, respectivamente. Otro grupo es el de los vertebrados, que en conjunto cuenta con más de 4.000 especies dentro del territorio nacional, y su número se incrementa constantemente.

Entre los vertebrados, los peces de agua dulce destacan como el grupo con mayor cantidad de especies (>1.000, ictiofauna reconocida como una de las más importantes de la América del Sur), mientras que su contraparte marina alcanza la cifra de 791 especies. De los restantes grupos de vertebrados actuales, las aves se constituyen como el grupo más numeroso, con 1.361 especies (sexto lugar en el mundo), seguido por los mamíferos, con 351 spp. (octavo lugar), reptiles con 341 spp. (noveno lugar), y anfibios con 284 spp. (cuarto lugar). Muchos de estos números ya son obsoletos, debido a los cambios constantes en la taxonomía, que involucra la adición de nuevas especies todos los años, especialmente en los grupos de anfibios y reptiles. En el plano conservacionista es preciso destacar que más de 40 de estas especies de vertebrados están en peligro de extinción, y por lo menos una ya se considera extinta en el mundo: la ranita arlequín de Maracay (*Atelopus vogli*), mientras que por lo menos una, la paraulata zorzal (*Margarops fuscatus* del Archipiélago Los Hermanos) se extinguió en Venezuela, aunque quedan poblaciones en otras islas del Caribe. Entre los invertebrados, destaca la extinción de la mariposa papilionide de Caripito (*Heraclides matusiki*).

Las plantas representan otro grupo igualmente diverso. De Venezuela se han señalado más de 10.000 dicotiledóneas, más de 4.000 monocotiledóneas y casi 2.000 especies entre helechos y musgos. Solamente en plantas superiores el número excede las 14.200 especies, cifra que la lleva a ocupar el octavo lugar entre los países del mundo con mayor diversidad en este rubro. Los esfuerzos de preservar los ambientes más distintivos del país, en la

forma de parques nacionales y otras figuras de protección menos restrictivas, colaboran con la preservación de la igualmente notoria diversidad de ecosistemas y de la gran diversidad a nivel genético que está todavía por develarse.

Contexto de la biogeodiversidad venezolana

En Venezuela convergen cuatro de las mayores regiones biogeográficas que se localizan en América del Sur: la Guayanesa, la Amazónica, la Caribeña y la Andina. Este país suramericano presenta una gran diversidad de formas de relieve. A grandes rasgos, podemos identificar las cadenas montañosas al norte del río Orinoco (cordilleras de Los Andes y de la Costa), flanqueadas por dos grandes depresiones (la del Lago de Maracaibo y la de los Llanos-Delta del Orinoco), mientras que al sur quedan las tierras bajas guayanesas, las amazónicas y el imponente conjunto de tierras altas que conforman las montañas de tope plano conocidas como tepuyes. Ese gran marco físico-geográfico puede ser desglosado en unidades menores, cada una de ellas caracterizada por formas de relieve y tipos de clima, entre otros atributos. A continuación se presenta una introducción sucinta a dichas unidades.

El Macizo Precámbrico Guayanés

Ubicado al sur del Río Orinoco, ocupa casi la mitad del territorio nacional. Está conformado por los restos de formaciones del período pre-Cámbrico, que contiene las rocas más antiguas de la Tierra (calculadas para el escudo de Guayana en unos 1.700 millones de años). Su basamento es de tipo ígneo-metamórfico, con una cubierta de formaciones geológicas de origen sedimentario. Su disposición espacial es muy diferente a la que tenía en el pasado, cuando ellas formaban parte de un súper-continente llama-

do Gondwana, y que estaría constituido por parte de los actuales Sudamérica, África, India, Antártida y Australia. Mucho más atrás en el tiempo, las reconstrucciones paleotectónicas sugieren que esos territorios pre-cámbricos venezolanos formarían parte de otros dos súper-continentes aún más antiguos, Pannotia (de hace 514 millones de años) y Rodinia (650 m.a.). Eso es parte de la dinámica activa del planeta, con masas continentales en continuo movimiento debido a la acción permanente de la tectónica de placas.

América del Sur permaneció conectada con África, compartiendo fauna y flora, hasta que las placas tectónicas que soportan dichos continentes comenzaron a separarse hace unos 75 millones de años. Esa larga historia de ambientes en común explica la presencia de fósiles compartidos entre ambos continentes, y explicaría la presencia de fauna y flora actuales con relaciones estrechas entre ambas masas terrestres, como sería la de moluscos terrestres de la familia Melanatriidae, libélulas (Odonata), ciertas polillas (Lepidoptera: Tineidae), peces de agua dulce de las familias



Figura 2.1. El Tepuy Autana. Foto Daniel Spring, Zürich.

Osteoglossidae y Polycentridae, anfibios cecílicos, ciertos sapos (pípidos, dendrobátidos y microhílidos), tortugas Pelomedusidae, reptiles anfibénidos, plantas como las Cycadophyta y otras de las familias Bromeliaceae, Vochysiaceae, Humeraceae, Siparunaceae, Mimonioidae y Tristicaceae, entre otras.

El macizo pre-cámbrico guayanés puede ser subdividido en dos grandes unidades: una gran sub-región compuesta por los tepuyes, la Gran Sabana y la denominada penillanura del norte, y otra sub-región conformada por la denominada penillanura del Casiquiare. La primera de ellas está dominada por cerros de escarpadas laderas y topes planos, los tepuyes. Son el producto de miles de años de erosión que dejaron aisladas estas estructuras ciclópeas que alcanzan elevaciones de cerca de 3.000 m. Sus elevadas cimas, mucho mejor exploradas que las relativamente inaccesibles laderas, han sido visitadas y estudiadas por botánicos y zoólogos que han develado una gran riqueza de especies y un elevado número de endemismos a nivel de géneros y especies, en donde destacan los anfibios (Anura) y las libélulas (Odonata). Estos últimos son de especial interés, ya que con ellos se ha postulado relaciones biogeográficas, estimadas en ser pre-cretácicas, con las mesetas elevadas de Camerún y Nigeria. En la porción oriental, la cuenca del río Cuyuní y parte de la cuenca del Esequibo destacan por el alto número de especies de peces ornamentales que pueblan sus aguas. La carencia de estudios en casi todos los grupos de vertebrados ha hecho difícil evaluar sus características de composición taxonómica y de relaciones biogeográficas. Esta es una de las cuencas con algunos de los estudios más antiguos en el país y una parte de su territorio está actualmente en litigio internacional y reclamado por Venezuela.

La Gran Sabana, al oeste del macizo pre-cámbrico guayanés, es un relieve más o menos plano, con elevaciones relativamente uniformes alrededor de los 1.000 m, con extremos de 700 y 1.500m. La penillanura del norte, por último, corresponde a paisajes cuya

cobertura sedimentaria ha desaparecido por la erosión en el transcurso de millones de años, lo que ha dado lugar a llanuras donde ocasionalmente sobresalen afloramientos graníticos denominados inselbergs dentro de un paisaje con colinas de elevaciones entre 300 y 600 m. Es una región rica en especies de anfibios, aves y mamíferos.



Figura 2.2. La Gran Sabana, con Tepuy Roraima al fondo, Estado Bolívar. Foto Enzo La Marca, Mérida.

La penillanura del Casiquiare está dominada por las tierras bajas, hasta unos 300 m de elevación, al oeste del Estado Amazonas. En esta región destaca una conexión entre dos grandes cuencas hidrográficas, dada por el drenaje de aguas del río Orinoco hacia el río Amazonas, a través del Brazo Casiquiare y el Río Negro, fenómeno único en el mundo que fue estudiado por Humboldt en su viaje científico pionero al Amazonas. Esta región alberga una de las faunas de peces de agua dulce más ricas del planeta, aunque la misma es pobremente conocida y todavía quedan especies

por describir como nuevas para la ciencia. Posee pocas especies de aves y mamíferos endémicos.

El clima de las partes más bajas del Macizo Precámbrico Guayanés es del tipo cálido-súper húmedo, con una precipitación promedio anual superior a los 2.400 mm y temperaturas promedio anuales superiores a los 24 °C. Las porciones más elevadas experimentan el fenómeno de disminución de temperatura con la altitud, enfriamiento adiabático que lleva a conformar climas templados y fríos de alta montaña hacia las cumbres más elevadas.

En la cobertura sedimentaria de la Formación Roraima se ha encontrado polen y esporas fósiles del Cenozoico, de una edad estimada entre el Eoceno y el Mioceno. No se ha reportado fósiles de mayor antigüedad. La datación más antigua para las rocas de esta formación arrojó una edad de 1.700 millones de años, aunque por la pérdida de ciertos elementos químicos diagnósticos esta bien podría llegar a ser de unos 2.000 m.a. Estas rocas son tan antiguas que cuando se formaron todavía no se había desarrollado la vida en la Tierra.

Depresión Fluvio-Deltaica Central (Llanos y Delta del Río Orinoco)

En esta gran unidad, ubicada al centro de Venezuela, en una cuenca de sedimentación cuyo origen se remonta a finales del período Cenozoico (Eoceno-Oligoceno) con aportes importantes de sedimentos durante todo el Cuaternario (principalmente Pleistoceno). Su principal fuente de sedimentos proviene del escudo de Guayana, aunque también han sido importantes los sedimentos de los sistemas orográficos ubicados al norte del país. Ocupa un poco más del 25% del territorio nacional, al norte del río Orinoco. Dentro de esta región se encuentran paisajes locales que pueden tener una composición de fauna y flora algo diferenciada, como son las galeras (por ejemplo las del río Pao, en la porción central),

los médanos (paleoformas cuaternarias entre las cuales destacan aquellas entre los ríos Cinaruco y Capanaparo, en la porción occidental), las mesas (como la de Guanipa, en la porción oriental), y áreas inundables (bajíos y esteros, y el delta interior continental del río Guanare). Esta depresión fluvio-deltaica puede subdividirse en los Llanos propiamente dichos y el delta del Orinoco. Los Llanos ocupan una parte importante de país, y en ellos predominan tierras bajas que en promedio no pasan de 150 msnm. Por su parte, la desembocadura del río Orinoco es un delta oceánico consolidado durante el Cuaternario cuyo principal aporte proviene de la enorme cantidad de tributarios que alimentan el cauce del río Orinoco, el cual drena más de la mitad del país hacia el océano Atlántico. El sistema deltaico, adicionalmente, también capta aguas de las tierras altas del Macizo del Turimiquire y del oeste del Estado Monagas.

Los Llanos comprenden una superficie extensa donde se puede encontrar varios tipos de clima entre cálidos y muy cálidos.



Figura 2.3. Río afluente del Orinoco, entre Puerto Ayacucho y Ciudad Bolívar. Foto Daniel Spring, Zürich.

dos, con valores de humedad entre sub-húmedo y muy húmedo. El patrón de precipitaciones presenta un solo máximo de lluvias al año, durante el período cuando es más elevada la posición del sol (verano del Hemisferio Norte). El mismo ha sido difícil de explicar, aunque se ha sugerido que la fuente de la humedad para la lluvia proviene de los densos bosques amazónicos que producen tanto vapor de agua como una superficie líquida equivalente. Igualmente importante parece la influencia del desplazamiento estacional de la Zona de Convergencia Intertropical. Como unidad biogeográfica, se extiende hacia Colombia.

En cuanto a la biodiversidad, los Llanos albergan más de 2.000 especies de plantas, aproximadamente 350 de peces, 20 de anfibios, 40 de reptiles y 290 de aves. Sus elementos endémicos, de afinidades con la fauna de Guayana, apuntan hacia la singularidad de esta región como una entidad biogeográfica propia, aunque esta fauna es relativamente pobre en número de especies y de endemismos. La avifauna es notoria por el alto número de individuos de algunas especies. Los Llanos poseen más de 40 especies de peces importantes desde el punto de vista comercial para consumo humano. Casi un centenar de especies dulceacuícolas pertenecientes a la gran cuenca del río Orinoco son de interés para la acuariofilia y muchas son objeto de pesca y exportación ilegal. A pesar de su riqueza ictiológica, y que la misma ha sido relativamente bien estudiada por numerosos autores, no existe un compendio sobre la totalidad de la misma.

Los registros de vertebrados fósiles de Los Llanos son tratados en distintos capítulos de este libro.

La Región Marítima-Insular

Venezuela dispone de 4.261 Km de costas, extendidas desde los límites con Colombia, en la Península de la Guajira, hasta los límites con Guayana, cerca de la desembocadura del río Orinoco

al Océano Atlántico. Estas costas se distribuyen en varios sectores que mencionamos a continuación. El litoral de la Península de la Guajira posee una capa superficial fundamentalmente arenosa sobre una plataforma que ha estado sometida a diferentes eventos de transgresiones y regresiones marinas. El litoral de las costas centrales de Venezuela está caracterizado por una ausencia casi total de la plataforma continental, lo cual implica que las aguas abiertas marinas lleguen casi directamente hasta la costa (que a su vez hace que el fenómeno de surgencia marina se manifieste débilmente y se localice en zonas muy restringidas). Aquí se encuentra una ictiofauna de carácter migratorio cuya composición y dinámica todavía no es bien comprendida. El litoral del Estado Anzoátegui incluye importantes sistemas estuarinos que incluyen las lagunas de Píritu, Unare y Tacarigua. Estos últimos ambientes son muy importantes por servir de áreas de crecimiento para una gran cantidad especies de invertebrados y peces que regresan a completar su ciclo de vida en el mar. Desde el litoral de Anzoátegui hasta la Península de Paria, incluyendo las islas de Coche y Cubagua, se reconocen otras costas que tienen la influencia de una surgencia costera que aporta nutrientes transportados desde aguas profundas más frías y saladas. Esta surgencia costera es un fenómeno cíclico originado por los vientos alisios, más o menos paralelos a la costa, con altas fluctuaciones estacionales, que comienza en diciembre o enero y logra su máxima intensidad en marzo o abril. Este fenómeno alimenta una comunidad de peces pelágicos de todas las tallas que constituye la base de la rica pesquería en la región. También involucra a tortugas marinas que están sujetas a migraciones cortas o largas asociadas con el fenómeno. Desde la Península de Paria hasta el límite con la Guayana destaca principalmente el sistema fluvial-deltaico del Orinoco, y secundariamente la corriente de Guayana, con aportes estacionales de los ríos Esequibo, Correntyn, Copename, Suriname, e incluso del Amazonas.

Venezuela cuenta con varios sistemas coralinos, entre los cuales destaca el Archipiélago de Los Roques, rico en peces y corales. También en los archipiélagos de Las Aves a La Orchila, y en parte La Tortuga y La Blanquilla, hasta Los Testigos, existe un desarrollo variado de arrecifes coralinos; todos ellos destacan de los restantes ambientes marinos de Venezuela por tener comparativamente una menor oscilación en los parámetros ambientales.

Venezuela cuenta con 314 islas, de las cuales la mayor es Isla de Margarita. Esta última está ubicada a casi 40 Km al norte de la Península de Araya, separada por profundidades marinas de 200 metros o menos. Durante parte del Cuaternario, cuando descendió el nivel del mar durante el máximo período de glaciaciones, la actual isla estuvo conectada con el continente lo cual permitió la llegada de fauna y flora desde América del Sur. Las cercanas islas de Coche y Cubagua, a mitad de camino entre la isla de Margarita y la tierra firme, apenas alcanzan los 50 m.s.n.m. Hacia el oeste de la Península de Araya y noroeste de la isla de Margarita se localiza la Fosa de Cariaco, una depresión tectónica de vital importancia para la industria pesquera nacional.

El clima de la región marítima-insular es cálido, predominantemente de tipo seco, árido a semiárido, aún cuando puede llegar a ser de sub-húmedo a húmedo en la región de Higuerote. En el litoral nororiental las lluvias se concentran entre julio y septiembre, mientras que en la isla de Margarita las precipitaciones son tan escasas que condicionan un clima semiárido en toda la región, a excepción del Cerro Copey (cuya máxima elevación es 920 m) que presenta precipitación 'horizontal' en las partes más elevadas, lo cual favorece un clima sub-húmedo.

La región marítima-insular contempla las áreas de estuarios, plataforma continental, talud continental, y las profundidades marinas superiores a los 200 m. De aquí se han reconocido casi 790 especies de peces marinos clasificados en 529 géneros distribuidos entre 148 familias y 33 órdenes.

Desde el punto de vista paleontológico, de la isla de Margarita se ha reportado restos fósiles de una tortuga carnívora de la familia Trionychidae en hábitats marginales marinos de edad Mioceno tardío a Plioceno temprano (Formación Cubagua). Este registro da un sustento sólido a la hipótesis de que esta familia de origen laurásico llegó a establecerse exitosamente en el norte de la América del Sur, contrario a las ideas previas de que la colonización en estas regiones por parte de miembros de dicha familia habría sido fallida.



Figura 2.4. Choroní, Estado Aragua. Foto Daniel Spring, Zürich.

La Cordillera Costera Caribeña (Cordillera de la Costa)

En el centro norte y hacia el nor-orienté de Venezuela se ubica una serie de cadenas montañosas con influencia climática caribeña, originadas por la interacción tectónica entre la placa de América del Sur y la placa del Caribe. Con un origen geológico y componente biogeográfico diferente del de los Andes, también es menos diversa en ecosistemas, dado en parte por su menor elevación. Los

climas predominantes son los húmedos y sub-húmedos mesotéricos entre los 1.000 y 2.000 m de elevación, y el sub-húmedo frío por encima de los 2.000 m, con precipitaciones entre 800 y 1.200 mm. Su límite más occidental es la depresión creada por los valles de los ríos Turbio y Yaracuy, que separan el Macizo de Nirgua (considerado como parte de la Cordillera de la Costa) de la Sierra de Aroa y las estribaciones más septentrionales de los Andes venezolanos. En su porción central, ubicada desde la depresión de Yaracuy hasta la depresión de Unare, esta región se divide en la Serranía del Litoral, hacia el norte, y la Serranía del Interior; entre ambas se ubica la depresión tectónica del Lago de Valencia. La fauna de peces de agua dulce de toda esta unidad es relativamente pobre, comparada con la de otras regiones del país.

La Serranía del Litoral presenta cinturones de vegetación que abarcan desde el piso cálido hasta ambientes de altura equivalente a los pre-páramos de los Andes, en el occidente del país. Su mayor elevación es el Pico Naiguatá, a 2.765 m. De esta serranía se ha señalado varias especies endémicas de todos los grupos de vertebrados terrestres. Aquí se localiza la selva nublada del parque nacional Henri Pittier, considerada como el sitio con el mayor índice de diversidad vegetal (medida como el producto del número de especies por el número de categorías de tamaño y forma de las hojas) en el mundo.

La Serranía del Interior presenta ecosistemas sub-húmedos a secos en las partes bajas, y húmedos hacia las mayores elevaciones. Su mayor altitud se alcanza en el Cerro Platillón, con 1.931 msnm. En esta unidad se ha ubicado, también, a los Morros de San Juan, que son formaciones coralinas fósiles originadas en un antiguo borde continental.

Entre las porciones occidental y oriental de la Cordillera de la Costa se ubica la depresión tectónica del río Unare. La porción oriental se puede subdividir en dos unidades, la Serranía de Paria, en la península homónima, con una elevación máxima de 1.091

metros, y el Macizo del Turimiquire, con una elevación máxima de 2.596 m. En esta última se localiza un sistema cavernario importante, conocido como la Cueva del Guácharo. De esta unidad se han reportado varias especies endémicas de anfibios, reptiles y aves.



Figura 2.5. Morros de San Juan, Estado Guárico. Foto Enrique La Marca, Mérida.

Las rocas más antiguas de la Cordillera de la Costa son pre-cretácicas a cretácicas, que fueron cubiertas por el mar hasta volver a emerger durante el Cenozoico por la interacción entre las placas tectónicas de América del Sur y del Caribe. Durante el Mesozoico se depositaron sedimentos en un ambiente con circulación restringida de las aguas de mar abierto relativamente profundas, con poco oxígeno, en una cuenca externa a un arco volcánico. Se acumularon grandes espesores de sedimentos en un surco profundo formado entre un flanco norte inestable (origen de los aportes de sedimentos) y, al sur, una plataforma emergente delimitada por fallas. En la angosta orilla del flanco norte, en mares

superficiales de aguas cálidas, se formaron arrecifes. De este período se han recuperado principalmente fósiles de invertebrados marinos, entre los que destacan foraminíferos, corales y moluscos. Durante el Mioceno se acumularon sedimentos que produjeron fósiles indicativos de la fauna invertebrada marina de ese entonces, constituida por foraminíferos, moluscos y crustáceos. En el Eoceno superior, la Cordillera de la Costa experimentó una pronunciada deformación tectónica por compresión contra el borde continental de Venezuela en ese entonces, la cual originó extensas zonas de levantamiento. El límite actual de las placas tectónicas en la región del Caribe se alcanzó en el Mioceno.

Desde el punto de vista de la paleontología de vertebrados, la región ha sido relativamente poco estudiada, a pesar de haber sido una de las primeras de donde se conocieron restos fósiles en el país, como lo atestiguan los escritos de Humboldt, quien colectó fósiles de posibles mastodontes cerca de Cumanacoa. De unas terrazas antiguas al sur del macizo del Turimiquire se reportó en 1866 un fósil de un *Megatherium*. De sedimentos del Mioceno en el noroeste del Estado Anzoátegui se conoce el glyptodóntido *Bo-reostemma venezolensis*. En la cueva del Guácharo se han encontrado restos de un vampiro gigante hoy día extinto, *Desmodus draculae*, que se cree vivió durante el Cuaternario hasta tiempos recientes.

La Depresión Lacustre Noroccidental (Lago de Maracaibo)

Esta es una depresión tectónica con dos contrafuertes montañosos, la Cordillera de Perijá y la Cordillera de Los Andes, que le dieron origen a finales del Oligoceno y comienzos del Eoceno y que, actualmente, se comportan como barreras biogeográficas hacia el oeste y hacia el sur, respectivamente. Su origen data del período cretácico, con acumulaciones de sedimentos marinos y continen-

tales, y representa una de las cuencas petrolíferas más importantes y de mayor tamaño del mundo. La porción central de la región está dominada por el Lago de Maracaibo, el lago de mayores dimensiones en América del Sur.

El Lago de Maracaibo es considerado por algunos como un mar interior, aunque su profundidad mayor no supera los 30 metros; mientras otros autores lo consideran como un sistema dulceacuícola con diferentes grados de salinidad que aumentan a medida que avanza hacia su conexión con el Mar Caribe. El lago



Figura 2.6. Sur del Lago de Maracaibo, subcuena del río San Mateo, Estado Táchira. Foto Enrique La Marca, Mérida.

se alimenta del drenaje de importantes cuencas fluviales, entre las cuales destacan las de los ríos Chama, Catatumbo y Escalante.

Hacia el norte de la región se encuentran depósitos deltáicos marinos, que son reemplazados por llanuras litorales de mar

abierto más al norte de la barra de Maracaibo. Hacia el suroeste se desarrollan enormes áreas cenagosas. La alta pluviosidad en esta última zona se debe al efecto de encajonamiento de las masas de aire del Este y Noreste contra las cordilleras andinas de Mérida y Perijá, que se ven forzadas a ascender, condensar por enfriamiento adiabático y, finalmente, precipitar como torrenciales aguaceros. La temporada de lluvias se concentra en los meses de septiembre-octubre y abril-mayo, en un patrón denominado por algunos autores como 'tetraestacional', con un corto periodo de menor precipitación en junio-julio, conocido localmente como 'veranillo' o 'veranito de San Juan', característico desde el Caribe y América Central hasta México.

De esta unidad se ha señalado una influencia de fauna centroamericana y colombiana, así como cierta coincidencia con aquella de los Llanos, como sería el caso de las libélulas (Odonata), numerosas aves, y el chigüire, con una especie diferente a la de los Llanos, pero similar a la centroamericana. Cabe resaltar que hay ciertas similitudes con estos casos en las distribuciones de ciertos anfibios y reptiles. La región del Lago de Maracaibo posee endemismos en rotíferos, peces de agua dulce, aves y por lo menos un anfibio (el sapito de celdas *Pipa parva*). La fauna de peces del sistema estuarino del Lago de Maracaibo, que incluye el Golfo de Venezuela, presenta grandes afinidades con la ictiofauna del Delta del Orinoco.

El sistema de Serranías de Lara-Falcón y Península de Paraguaná

Este sistema está ubicado al noroeste de Venezuela, con expresiones orográficas mayoritariamente de origen relativamente reciente, datado en el Cenozoico; por lo tanto, mucho más reciente que el resto de los sistemas orográficos venezolanos.

Aquí se localiza la única área desértica del país: los médanos de Coro, con una extensión de casi 100.000 hectáreas. Los sistemas montañosos más importantes son las sierras de San Luis, Ziruma, Churuguara, Baragua, Bobare-Matatera y Aroa. En la Sierra de San Luis predominan rocas calcáreas de origen coralino que indican su origen marino-costero. La Sierra de Ziruma se originó durante el Eoceno y llega a alcanzar los 1.990 m de elevación en su punto más alto, el Cerro Cerrón, en el límite entre los estados Falcón, Zulia y Lara. Las Sierras de Churuguara, Baragua y Bobare apenas sobrepasan los 1.250 m. La sierra de Aroa es uno de los relieves más importantes de esta región, cercana a los sistemas montañosos de la Cordillera de La Costa y la Cordillera de Los Andes y separado de estos por las importantes depresiones de Lara y Yacucuy. Las depresiones de Carora y Barquisimeto se caracterizan por presentar un clima semiárido, producto del efecto de sombra de lluvias por las elevaciones orográficas circundantes. Su punto más elevado es el Pico El Tigre, con cerca de 1.800 m de elevación.



Figura 2.7. Porción Norte de la Península de Paraguaná vista desde el Faro en el Cabo de San Román, Estado Falcón. Foto Laura A. B. Wilson, Zürich.

Toda el sistema de serranías posee elementos endémicos de invertebrados y algunos vertebrados, aunque todavía se carece de estudios sobre la totalidad de su fauna y ambientes. En él predominan los bosques secos y los arbustales espinosos. Hacia el noreste de las serranías continentales se ubica el parque nacional Morrocoy, albergue importante de una rica y variada fauna de aves y peces marinos. De particular interés en la región es la península de Paraguaná. Esta última estuvo separada del continente como una isla, hasta que los depósitos arenosos de origen eólico provenientes del Este crearon un istmo que facilitó la conexión e intercambio biótico con tierra firme. Su punto orográfico más importante es el Cerro Santa Ana, el cual alcanza los 830 m de elevación. La península posee varias especies endémicas.

El sistema Lara-Falcón ha sido muy rico desde el punto de vista de los fósiles que allí se han encontrado. Parte de esta fauna provino del Hemisferio Norte, cuando se estableció la conexión terrestre entre Norteamérica y América del Sur a través del Istmo de Panamá; mientras que otra parte pudo incluso dispersarse hacia el sur del continente, aprovechando los ambientes abiertos de sabanas con pastizales que se favorecieron por la disminución de las temperaturas que se sucedieron después del Gran Intercambio Biótico Americano. Del Estado Lara provienen las primeras evidencias de cacería de megaterio en América. Por su parte, el Estado Falcón es el que más registros fósiles de vertebrados ha proporcionado. Uno de los primeros registros de mamíferos prehistóricos fue un *Megatherium* reportado en 1851 para la Península de Paraguaná. A partir de entonces se ha incrementado paulatinamente el número de especies, aunque es mucho el trabajo que queda por delante. Otro sitio de interés es Taima Taima, al Este de Coro, con registros fósiles de un mastodonte de hace por lo menos unos 13.000 años encontrados en asociación con artefactos líticos de cacería. Evidencias similares con artefactos líticos humanos asociados con huesos quemados de mastodontes, provienen

de El Muaco, también en Falcón, datados en por lo menos 14.000 años atrás.

La región de Urumaco en el Estado Falcón es el área más rica en fósiles del Mioceno y Plioceno de Venezuela, como es descrito en varios capítulos de este libro. También rica en yacimientos de fósiles es la región de Muaco, cerca de la Vela de Coro, de donde se ha señalado restos de peces, reptiles, aves y mamíferos del Pleistoceno. Esta fauna ha sido descrita de manera global en el libro de Orangel Aguilera del 2006 sobre el Cuaternario del Estado Falcón y muchos de sus elementos son también tratados en este libro. En la cueva Zumbador, en Cerro Misión, al Este del Estado Falcón, se ha conseguido una abundante fauna fósil del Pleistoceno Tardío, en la que se encuentran entre otras formas, manatíes, capibaras, tapires y un tigre dientes de sable (*Smilodon populator*).

La Cordillera Andina

En esta unidad se localiza el relieve más imponente al norte del río Orinoco, con las cadenas montañosas de la Cordillera de Mérida y la Sierra de Perijá, al oeste del país. Comprende los sistemas montañosos, por un lado, de los estados Táchira, Mérida, Trujillo, aunque también involucra porciones de los estados Lara, Portuguesa y Barinas; y por el otro, las áreas montañosas al oeste del Estado Zulia. Presenta las cumbres más elevadas del país, así como la mayor diversidad de ecosistemas a lo largo de gradientes altitudinales secos y húmedos. Los sectores húmedos vienen condicionados por precipitaciones orográficas. Los sectores secos son el producto del efecto de sombra de lluvia.

La totalidad del sistema de cordilleras andinas venezolanas puede ser sub-dividida en tres grandes unidades, consideradas como prolongaciones del gran geo-anticlinal andino suramericano. Ellas son la Cordillera de Mérida, el Macizo de Tamá, y la Sierra de Perijá. Su complejidad geológica y geomorfológica, así

como la disposición y orientación de las montañas, ha influido en el clima regional, originando una variada gama de tipos climáticos semiáridos, subhúmedos, húmedos, hasta el piso gélido, así como una variedad de ecosistemas que van desde el piedemonte hasta las heladas cumbres, en vertientes secas y húmedas.

La Cordillera de Mérida constituye la divisoria de aguas entre la depresión de los Llanos y la depresión del Lago de Maracaibo. Su mayor elevación es el Pico Bolívar, con 4.980 m. Su origen se remonta al Paleozoico, cuando se constituyeron los pre-Andes, que luego desaparecerían durante el Mesozoico. No fue sino hasta el Eoceno que la cordillera de Mérida comenzó a experimentar un ligero levantamiento, que se intensificó durante el Mioceno y Plioceno y alcanzó sus mayores elevaciones en el límite entre el Plioceno y el Pleistoceno. Este sistema montañoso está constituido por varias sierras, entre las que destacan la Sierra Nevada de Mérida, la Sierra de La Culata y la Sierra de Portuguesa. Esta



Figura 2.8. Sierra de La Culata, Estado Mérida. Foto Enzo La Marca, Mérida.

última, aunque geográficamente parte de la región andina, geológicamente pertenece a la región Caribe (Cordillera de la Costa y sistemas montañosos afines). El nivel de endemismo en esta cordillera es notorio para casi todos los grupos de animales y plantas, sólo comparables con los de la Guayana, aunque probablemente más destacado por tener una ocupación territorial mucho menor.

La Cordillera de Perijá es un sistema montañoso compartido entre Venezuela y Colombia, constituido como el parte-aguas entre la cuenca del Lago de Maracaibo y la cuenca del río Magdalena. Los lugares más accidentados y mejor preservados de esta cordillera están ubicados en el lado venezolano. Aunque menos maciza que su vecina Cordillera de Mérida, la de Perijá es igualmente diversa en ecosistemas, y su mayor elevación está en el Pico Tétari, a 3750 m. En el pasado, al igual que la Cordillera de Mérida, experimentó un importante desarrollo orogénico y sus elevadas cumbres experimentaron los efectos de las glaciaciones pleistocénicas. En la actualidad alberga una diversa representación de ambientes secos y húmedos, con predominio de estos últimos. Todo este sistema montañoso carece de estaciones y registros climáticos, lo que dificulta caracterizar el clima regional. Se desconoce todavía mucho sobre su fauna, aunque muchos de los hallazgos publicados recientemente sugieren que contiene un importante número de endemismos.

El Macizo de Tamá es una prolongación geológica y biogeográfica de la Cordillera Oriental de Colombia que penetra en los estados venezolanos Táchira y Apure. Está separada de la Cordillera de Mérida por un paso bajo de menos de 1.000 metros de elevación, originado por la falla de Bramón en la depresión tectónica del Táchira. Posee relaciones bióticas estrechas con la Cordillera Oriental de Colombia, aunque también presenta sus propios elementos endémicos de flora y fauna.

Recientemente se ha propuesto al área del piedemonte andino-llanero (en los estados Táchira y Mérida) como una unidad

zoogeográfica diferente, sobre la base de la vegetación, que se ha considerado diferente tanto de la de los Llanos como de la del resto de la Cordillera de Mérida. Con anterioridad se había propuesto al piedemonte andino del Estado Táchira, especialmente el valle del río Doradas, como un entrante de fauna amazónica occidental. Uno de los patrones de distribución más interesantes de los anfibios de la Cordillera de Mérida es la presencia de elementos amazónicos, o de afinidades amazónicas, en las vertientes andino-llaneras de este sistema montañoso. Este patrón de distribuciones compartidas entre la Cordillera de Mérida parece que no está limitado a los anfibios; de los mapas de distribución para Mamíferos, por ejemplo, y de nuestros estudios inéditos sobre anfibios, se deduce que dicho patrón es más común que lo que hasta ahora se conocía para vertebrados. Futuras exploraciones podrían revelar más elementos en común entre este sistema montañoso y la región amazónica.



Figura 2.9. El piedemonte andino en la cercanía de Barinitas, Estado Barinas. Foto Daniel Spring, Zürich.

El potencial paleontológico de Los Andes no ha sido hasta el momento muy explotado. Varios de los hallazgos importantes corresponden a depósitos ubicados en zonas de piedemonte. De los Andes de Trujillo por ejemplo, se conoce una paleoflora del Carbonífero superior, con plantas más relacionadas con aquellas de lugares correspondientes actualmente con América del Norte, Europa y Asia, que con las plantas predominantes en la Gondwana, de la cual ellos geográficamente formaban parte. Los fósiles de invertebrados son muy abundantes, con un registro que comienza en el Paleozoico temprano. Estos incluyen foraminíferos, briozoarios, lamelibranquios, crinoideos, corales, moluscos bivalvos y gasterópodos, crustáceos ostrácodos, y trilobites, entre otros.

Un yacimiento muy importante de fósiles en la actual región andina venezolana es el pozo de asfalto de Mene de Inciarte, del Pleistoceno Tardío (alrededor de 26.000 años atrás) en la Cordillera de Perijá. De allí John Moody, Ascanio Rincón y colaboradores han extraído y estudiado una gran diversidad de mamíferos que sugieren la existencia de una gran heterogeneidad paleoambiental, con sabanas y bosques secos estacionales, con toda probabilidad climáticamente influenciados por las condiciones frías y secas del Último Máximo Glacial.

De los estudios paleontológicos en la actual Cordillera de Mérida se han identificado peces marinos óseos, mientras que de los cartilaginosos, por las mismas características de estos animales con partes blandas que no dejan fósiles verdaderos, sólo se han identificado tiburones cuyos dientes lograron preservarse. Estos fósiles y las secuencias sedimentarias que los contienen sugieren diferentes ambientes donde vivía la fauna marina. Unos eran de plataforma continental con fuerte subsidencia, otros eran fondos marinos profundos con ausencia de corrientes, o fondos someros y medios con aporte de corrientes deltaicas, así como también lagunas y pantanos costeros estacionales, y ambientes marinos con

bancos de arena o cordones litorales. Dado el amplio espectro geocronológico involucrado, sin duda encontraríamos para el pasado una rica gama de diversidad ambiental marina equivalente a la actual. Antes de todo el levantamiento de la Cordillera de Mérida, durante el Triásico-Jurásico, ya había tierras emergidas, como las que dieron origen a sedimentos de la Formación La Quinta, de donde se conoce el primer dinosaurio de Venezuela. Reptiles marinos del Cretácico, así como cocodrilos del Paleógeno, son descritos en otros capítulos de este libro.

Los estudios paleontológicos en la Cordillera de Mérida están lejos de ser completos, por lo que muchos hallazgos importantes probablemente quedan aún por realizar. Ejemplo de ello es el hallazgo reciente, en el sector merideño de Llano del Anís, de restos de un mastodonte y de un caballo ahora extintos, junto con restos de plantas dicotiledóneas en una paleo-laguna de probable origen pleistocénico. La aventura del conocimiento paleontológico continúa, y es de esperar que los capítulos de este libro sean un estímulo de lo que aún queda por descubrir.

CAPÍTULO 3

El Registro Fósil del Paleozoico

Inés Horovitz y Jorge D. Carillo-Briceño

El Paleozoico es la era geológica que duró desde 542 a 251 millones de años atrás. Durante estos 291 millones de años se produjeron grandes cambios en el aspecto de nuestro planeta, tanto geológicos y tectónicos como en la evolución de la vida en los océanos y los continentes.

Antes del Paleozoico, desde el origen de los primeros organismos vivos hace unos 3.500 millones de años hasta hace unos 2.100 millones de años, sólo formas sencillas, unicelulares, poblaban el planeta. El origen de la multicelularidad fue entonces un fenómeno que llevó mucho tiempo en ocurrir. Casi todos los grupos mayores (filums) de animales invertebrados aparecieron a principios del Período Cámbrico (comienzo del Paleozoico), fenómeno que a menudo es llamado “la explosión cámbrica”, debido a la casi repentina aparición de tantos tipos diversos de organismos. Ciertos restos que se han identificado como pertenecientes a los vertebrados más antiguos aparecieron en este mismo período. Los invertebrados terrestres y los anfibios aparecieron en el Período Silúrico, los reptiles en el Período Carbonífero y los reptiles marinos en el Período Pérmico. Al final de la Era Paleozoica se produjo la extinción de especies más grande en la historia de nuestro planeta con la desaparición del 90% de las especies marinas.

Antes del comienzo de la Era Paleozoica, las masas continentales solían estar agrupadas en un solo continente gigantesco llamado Rodinia. Al comenzar el Paleozoico el gran continente de Rodinia estaba saliendo de una glaciación y se había partido en varias masas continentales más pequeñas que migraban en distin-

tas direcciones como consecuencia de la tectónica de placas. Esas masas continentales no tenían la misma configuración que tienen los continentes actuales. Gran parte del hielo que cubría estos continentes se derritió, lo que provocó la elevación del nivel del mar y la inundación de las plataformas y depresiones continentales; esto tuvo como resultado la aparición de una gran cantidad de ambientes de aguas someras y cálidas, que resultó a su vez en la prosperidad de la vida marina durante el Cámbrico.

La fauna que había aparecido durante el Cámbrico fue desapareciendo, hasta que fue remplazada durante el Período Ordovícico por una nueva fauna que dominó los mares por el resto de la Era Paleozoica. Durante el Ordovícico hubo un pico en la distancia que existía entre las placas continentales, proceso que posiblemente haya contribuido a la diferenciación vicariante de varios grupos de invertebrados entre los cuales estaban los trilobites que vivían en las aguas someras de las plataformas continentales. Una diferenciación vicariante se produce cuando dos poblaciones de una especie quedan aisladas una de otra por la formación de una barrera geográfica, como el distanciamiento entre dos continentes, y eventualmente se originan dos especies descendientes a través de procesos evolutivos.

En el Período Ordovícico aparecieron los graptolitos, los conodontes y varios tipos nuevos de braquiópodos, caracoles, almejas y cefalópodos. Los graptolitos son un grupo extinto de organismos de morfología ramificada con un esqueleto externo quitinoso y de hábitos coloniales. Los conodontes eran organismos de cuerpo alargado, parecidos a las anguilas, con un aparato alimentario muy distinto del de los peces actuales, en el cual se encontraban elementos parecidos a dientes. En el Ordovícico también aparecieron los peces ostracodermos o pteraspídomorfos, los primeros vertebrados cuyo aspecto se ha podido reconstruir. Los pteraspídomorfos eran peces sin mandíbulas o agnatos que poseían una coraza externa formada por placas óseas. De este perío-

do datan las escamas fósiles más antiguas de peces cartilaginosos o condriictios, el grupo que incluye los tiburones y rayas vivientes. Durante el Ordovícico se formaron ecosistemas complejos de arrecifes de aguas someras. Los primeros organismos terrestres de nuestro planeta fueron ordovícicos, incluyendo los líquenes y tres grupos de plantas colectivamente conocidas como briofitas que son los musgos, los antoceros y las hepáticas. Al final del Ordovícico hubo una glaciación y una extinción masiva, la segunda en importancia del Paleozoico.

El Período Silúrico transcurrió entre la glaciación ordovícica y un período de clima cálido generado por el efecto invernadero extremo del Devónico. Durante el Silúrico el nivel del mar fue alto y, como en el Ordovícico, los continentes estaban muy dispersos. Había un mar muy extenso en el Polo Norte y el supercontinente de Gondwana, al cual habría pertenecido América del Sur, se extendía desde el Ecuador hasta el Polo Sur. Había extensos mares someros sobre las plataformas continentales, lo cual seguramente contribuyó a la recuperación de las faunas marinas después de la extinción de fines del Ordovícico. Por primera vez en la historia de nuestro planeta se formaron grandes arrecifes de coral. Aparecieron los primeros vertebrados mandibulados o gnatostomados representados por dos grupos de peces: los acantodios y los placodermos. Se conocen fósiles de ambos grupos en Venezuela, aunque los mismos son más recientes, del Período Devónico. Los acantodios eran peces de esqueleto en su mayor parte cartilaginoso (como los tiburones y las rayas) pero los huesos del cráneo podían osificarse parcialmente y tenían una espina ósea en cada aleta excepto la caudal. Los placodermos eran peces acorazados; en contraste con todos los otros grupos de peces mandibulados, no tenían dientes sino placas óseas en sus mandíbulas que cumplían la función de dientes y que se afilaban unas a otras. En el Silúrico también aparecieron los primeros peces óseos u osteíctios representados por fósiles de sarcopterigios. Los sarcopterigios, o

peces de aletas lobuladas, son de interés particular porque estos dieron origen a los primeros vertebrados terrestres o tetrápodos, aquellos con cuatro miembros para el desplazamiento, hace alrededor de 360 millones de años, en el Devónico tardío.

Durante el Período Silúrico los continentes se caracterizaron por su bajo relieve. Mientras la vida marina silúrica era diversa y abundante, los ecosistemas terrestres apenas despuntaban con unos pocos tipos de plantas y artrópodos. De este período datan las primeras plantas vasculares, o sea el grupo al que pertenecen la mayoría de las plantas que nos rodean actualmente. Éstas tienen tejidos especializados para el transporte de fluidos. El surgimiento de las plantas vasculares es posiblemente el acontecimiento más notable de la vida en el Silúrico ya que las mismas han formado la base de los ecosistemas terrestres desde que aparecieron. Entre las plantas vivientes, las únicas que no son vasculares son los musgos, los antoceros y las hepáticas.

Durante el Período Devónico la mayor parte de las masas continentales formaban parte de dos supercontinentes vecinos: Gondwana y Laurussia. Gondwana incluía continentes que en la actualidad se encuentran en su mayor parte en el hemisferio sur, como América del Sur y África, y Laurussia incluía América del Norte, las islas Británicas y Escandinavia. En el ambiente marino la fauna paleozoica continuó diversificándose. En tierra, las plantas vasculares y los artrópodos formaron ecosistemas muy diversos mientras que los tetrápodos más antiguos aparecieron en aguas someras circundantes. Aparecieron las primeras plantas con semilla o espermatófitas. El vasto océano estaba repleto de invertebrados y plantas. En este período aparecieron los cefalópodos ammonoideos (ammonites), mientras que otros grupos que habían sido dominantes como los trilobites se extinguieron, salvo unas pocas especies que sobrevivieron hasta fines del Pérmico. Los braquiópodos (que aparecieron en el Cámbrico) alcanzaron su apogeo así también como los corales rugosos y se formaron

algunos de los arrecifes coralinos más extensos en la historia de la Tierra.

Del Silúrico al Devónico se produjo una gran transición en la fauna ictiológica. Los peces agnatos (sin mandíbula) que hasta entonces habían dominado los ecosistemas, fueron superados en dominancia por los peces gnatostomados o con mandíbula, y sus descendientes, los tetrápodos, colonizaron los continentes a fines del Devónico. Esta transición faunística fue decisiva para la historia de nuestro planeta, ya que actualmente el 99% de los vertebrados, o sea unas 58.000 especies vivientes, son gnatostomados. Durante el Devónico, llamado a veces "*La edad de los peces*", los acantodios y los placodermos tuvieron su apogeo. Algunos placodermos alcanzaron un gran tamaño, como en el caso de *Dunkleosteus*, un gran depredador que llegó a medir unos 10 m de longitud. Pero en el Devónico tardío, los placodermos empezaron a menguar y a fines del período los mismos desaparecieron completamente, mientras que los acantodios se extinguieron en el Período Pérmico. Los condriictios o peces cartilagosos, como los tiburones y las rayas, fueron sobrevivientes ordovícicos que prosperaron durante el Devónico. Los dientes de tiburón más antiguos que se conocen son del Devónico temprano, aunque como se mencionó anteriormente, se conocen escamas del Ordovícico, y los primeros tiburones con aspecto moderno evolucionaron en el Devónico medio. Los fósiles más antiguos de peces óseos actinopterigios, el grupo que incluye el 96% de las especies de peces vivientes, son del Devónico. El otro grupo de peces óseos, el de los sarcopterigios o peces de aletas lobuladas, incluye entre otros los dipnoos o peces pulmonados. Los dipnoos están representados en el Devónico de Venezuela con el registro más antiguo de peces pulmonados para América del Sur. Estos peces tienen la capacidad de respirar directamente en el aire con sacos aéreos conectados con la faringe, que en otros peces son la vejiga natatoria. Gracias a estos "pulmones", cinco de las seis especies actuales pueden vivir en aguas estancadas y sobrevivir

sequías. En Venezuela y otros lugares de América del Sur, este grupo de peces está representado en la actualidad solamente por la especie *Lepidosiren paradoxa*.

A principios del Carbonífero, América del Sur estaba ubicada al sur del paralelo 30 de latitud Sur, que es aproximadamente el extremo norte de Uruguay en la actualidad, mientras que gran parte de Laurussia estaba en la zona ecuatorial o en su cercanía. Al principio, Gondwana y Laurussia se unieron gradualmente formando el supercontinente Pangea sin mayores consecuencias geológicas, pero las dos masas continentales continuaron moviéndose la una contra la otra y hacia fines del Carbonífero se formaron montañas como consecuencia de la compresión. Hubo dos glaciaciones que afectaron la mayor parte de las tierras salvo las zonas ecuatoriales. En los mares tropicales la vida marina fue muy diversa, incluyendo muchos tipos diferentes de peces, braquiópodos, briozoos, moluscos y equinodermos. En tierra se comenzaron a diferenciar distintas floras de acuerdo a las condiciones climáticas y se han podido definir provincias florísticas. También se produjeron las primeras radiaciones de tetrápodos terrestres y de insectos alados.

Se ha reconocido un máximo de cuatro provincias florísticas en el mundo para fines del Carbonífero (Época Pensilvánica): la Provincia Euramericana (América del Norte, Europa y el norte de África, con un clima húmedo todo el año), la Provincia Cataysiana (China ecuatorial e Indonesia, con un clima húmedo ecuatorial todo el año), Provincia Gondwánica o de *Glossopteris* (clima templado en la zona sur del paleocontinente de Gondwana), y la provincia de Angara (clima templado de la zona noreste de Euramérica y Siberia). El territorio venezolano formó parte de la zona norte del paleocontinente de Gondwana; sin embargo, algunos estudios recientes sobre su paleoflora indican que durante el Carbonífero tardío habría tenido muchos más elementos en común con la flora del hemisferio norte y del norte de África. Esto se habría debido

a que la mayor parte de Gondwana habría tenido una posición austral y que habría estado afectada por las glaciaciones mencionadas, mientras que la parte norte de Gondwana que se encontraba cerca del ecuador, no habría estado influida por las mismas. El clima de Gondwana habría sido húmedo todo el año, a pesar de que a largo plazo se estaba volviendo paulatinamente más seco.

En las zonas no afectadas por la glaciación carbonífera y en regiones más amplias en el período postglacial a fines del Carbonífero, hubo muchas plantas tropicales: helechos arborescentes que formaban bosques muy grandes, licopodios, equisetos, y espermatófitas. Durante docenas de millones de años, a medida que se morían los árboles y otros componentes de la cobertura vegetal, sus restos iban cayendo y acumulándose en las ciénagas y pantanos. De esta manera se generó turba que eventualmente se convertiría en algunas de las vetas de carbón más importantes del mundo. Las mismas están concentradas en su mayor parte en una banda ancha que se formó en Laurussia y cuya ubicación refleja las condiciones climáticas imperantes en el momento y la posible paleolatitud en la que el continente se encontraba. En las zonas de Gondwana que fueron afectadas por las glaciaciones, también se formaron yacimientos de carbón cuando los hielos se retiraron y se establecieron condiciones más húmedas y cálidas. Hacia fines del Carbonífero los bosques disminuyeron en cobertura probablemente debido a una mayor aridez provocada por un calentamiento global. Esta aridificación se ha podido inferir a partir de la geología tanto de Gondwana como de la de Laurussia debido a la disminución de sus capas de carbón.

Con el auge de las plantas terrestres, se originaron numerosos animales herbívoros, existiendo una gran proliferación de inmensos invertebrados terrestres, especialmente insectos alados, entre los que se destaca *Meganeura*, la cual era una gran libélula de unos 70 cm de envergadura. Se cree que la contracción de los bosques a fines del carbonífero desencadenó la diversificación de

los tetrápodos. Éstos se especializaron eventualmente como depredadores y herbívoros lo cual concuerda con una necesidad de adaptación a hábitats fragmentados y a una disponibilidad limitada de los alimentos. Durante esta época la tasa de extinción aumentó dramáticamente, especialmente entre los anfibios que son los tetrápodos más sensibles a la aridificación.

El período Pérmico marcó el fin de la Era Paleozoica. La glaciación que había comenzado en el Carbonífero concluyó en el Pérmico temprano. Se terminó de formar el supercontinente de Pangea y América del Sur (como parte integral de Pangea) se fue acercando a la zona ecuatorial. Diversos insectos y vertebrados habitaban los continentes. Las coníferas (que incluyen los pinos y araucarias actuales) emergieron como los elementos dominantes de la vegetación tropical. Las provincias florísticas del Carbonífero continuaron durante el Pérmico y la flora de gran parte de Gondwana fue distinta de la de Laurasia y otras regiones. Durante el Pérmico Temprano, lo que hoy es Venezuela habría ocupado una latitud de entre 0° y 10° S mientras que la mayor parte de las masas continentales que formaban el resto de Gondwana, habrían ocupado una posición más austral. La composición de la paleoflora pérmica de Venezuela habría tenido mayor afinidad con la flora del centro y sudoeste de Estados Unidos de Norteamérica, que con la del resto de Gondwana, y habría sido una vegetación de condiciones semiáridas, compuesta en gran parte por plantas gignantopteridas, una familia que existió durante el Pérmico y que casi desapareció por completo al fin de este período.

Lo más notable del Período Pérmico habría sido su terminación: la extinción del final del Pérmico fue la más grande de los últimos 600 millones de años e indicó el fin de la preponderancia de la fauna paleozoica. Se ha inferido a partir de la evidencia paleontológica de variados yacimientos mundiales de esta edad, que se extinguió más del 90% de las especies marinas, y todavía hoy en día las causas son inciertas, aunque seguramente una extensa ac-

tividad volcánica bien documentada y de muchas consecuencias ambientales jugó un papel importante. En el período subsiguiente (Triásico), con el comienzo de la Era Mesozoica, la vida marina y terrestre tomó nuevos rumbos; en los continentes se produjo el auge de los arcosaurios y en los océanos las especies que sobrevivieron continuaron evolucionando y dando paso a faunas más modernas.

Restos fósiles del Paleozoico de Venezuela

Las localidades paleozoicas fosilíferas venezolanas son escasas pero se han identificado formaciones geológicas para todos los períodos a lo largo de todo el territorio nacional. A continuación se presenta una breve descripción de los registros principales.

Cámbrico: Se han encontrado acritarcos en sedimentos del Cámbrico temprano de la Formación Carrizal, en el subsuelo de la faja petrolífera Orinoco, Estado Anzoátegui y el subsuelo de la parte meridional de Estado Guárico y posiblemente Monagas. Los acritarcos son microfósiles de paredes orgánicas que se encontraban en ambientes marinos; sin embargo, se desconoce a qué grupo/s de organismos habrían pertenecido. Es posible que algunos de ellos hayan sido las cápsulas de los huevos de metazoos y algunos otros hayan sido partes del ciclo de vida de las algas verdes o clorofitas.

Para el Cámbrico tardío-Ordovícico temprano de la Formación Mireles, en la zona noroeste de El Baúl, Estado Cojedes, se conoce la especie de trilobite *Parabolina argentina*, el cual también es conocido en rocas de esta edad en Argentina y Bolivia.

Ordovícico: Para el Ordovícico tardío de la Formación Caparo, en la zona austral de los Andes de Mérida, se han reportado corales rugosos y tabulados, y abundantes restos de braquiópodos, trilo-

bites y graptolites. Esta formación constituye la sedimentación paleozoica más antigua después de la Formación Mireles en la zona de El Baúl.

Silúrico: Se conocen restos fósiles de varios grupos de invertebrados para este período, incluyendo braquiópodos, bivalvos, cefalópodos, corales y trilobites. Todos ellos provienen de la Formación El Horno, en el flanco surandino de los estados de Mérida y Barinas. Esta formación geológica representa la parte superior del Paleozoico inferior de los Andes de Venezuela, y se ha postulado para la misma un paleoambiente referible a zona de plataforma continental.

Devónico: De este período datan los restos más antiguos de plantas de Venezuela representadas por las familias Cycadales y Psyllophitales procedentes de la Formación Campo Chico, Devónico medio a tardío, a lo largo del río Caño Grande, tributario del río Cachimí, Sierra de Perijá, Estado Zulia.

A lo largo del río Caño Grande también afloran las formaciones de Caño Grande, del Devónico temprano o medio, y Caño del Oeste del Devónico medio. En estas formaciones se han encontrado conjuntos faunísticos conformados por braquiópodos, trilobites, bivalvos, gasterópodos, crinoideos, briozoos y corales; también se ha identificado polen fósil. La fauna de la Formación Caño del Oeste es de interés biogeográfico, en especial por su fauna de trilobites y braquiópodos, ya que a partir de los mismos se puede inferir que habría existido una afinidad entre las faunas del este de América del Norte y de Venezuela durante este período. Por otra parte, el descubrimiento reciente de ejemplares de *Rhenops* (trilobite asteropígino) para esta formación geológica, revela una distribución más amplia para este género ya que con anterioridad se lo conocía sólo en Europa y en el norte de África.

El registro más antiguo de vertebrados de Venezuela posiblemente consiste en dientes de peces indeterminados que vivían en aguas someras marinas o salobres. Estos dientes provienen de la Formación Caño Grande, Sierra de Perijá, Estado Zulia. La edad habría sido Devónico temprano a medio. En la misma Sierra de Perijá, en localidades referibles a la Formación Campo Chico (mencionada anteriormente), se recolectaron unos 400 especímenes referibles a restos de placodermos, espinas de condriictios y

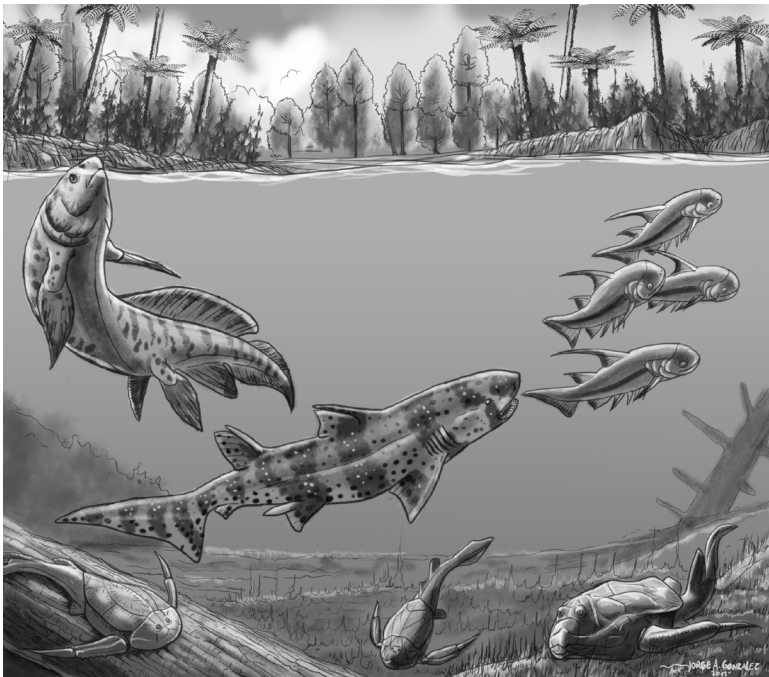


Figura 3.1. Reconstrucción de un ambiente lacustre de la Formación Campo Chico (Devónico Medio-Tardío) en lo que hoy es la Sierra de Perijá. En el fondo se puede observar varios ejemplares de peces placodermos: a la izquierda sobre un tronco hundido *Bothriolepis perija* y a la derecha dos individuos de *Venezuelepis mingui*. En la parte central un primitivo tiburón de la familia *Antarctilamidae* ataca a un cardumen de acantodios del género *Machaeracanthus*. En el extremo superior izquierdo, un pez pulmonado (dipnoo) que respira cerca de la superficie. Dibujo Jorge González.

acantodios, y escamas y dientes de peces óseos y dipnoos (peces pulmonados); este material fósil se encuentra depositado en la colección del Museo de Biología de la Universidad de Zulia. Este conjunto faunístico es de suma importancia ya que otras colecciones contemporáneas del Devónico de Bolivia y Brasil contienen sobre todo restos de peces condriictios y acantodios, con pocas evidencias de placodermos. Las localidades venezolanas son de gran importancia porque contienen el primer registro para América del Sur de tres grandes grupos de amplia distribución mundial: los dipneustos y los placodermos antiárquidos y filolépidos. Los antiárquidos formaban uno de los grupos de placodermos con más especies. Su parte anterior estaba muy bien protegida por placas dérmicas mientras que la parte posterior estaba descubierta. Los filolépidos eran peces depredadores de agua dulce y vivían cerca del fondo. Los principales taxones identificados para la Formación Campo Chico son: restos de un acantodio del género *Machae-racanthus*, espinas de condriictios de la familia Antarctilamnidae y dos especies nuevas de placodermos antiárquidos: *Bothriolepis perija* y *Venezuelepis mingui*, ambas con afinidades filogenéticas con especies de la Antártida. De la misma asociación fósil, los restos de un pez filolépido revelan afinidades de esta especie con un género australiano y extienden la distribución geográfica de este grupo a la zona septentrional de Gondwana. En estas y otras localidades de la Formación Campo Chico también se han encontrado abundantes restos de plantas e invertebrados, como braquiópodos y bivalvos. Estos descubrimientos sugieren la existencia de un mar angosto que habría separado Gondwana de un supercontinente boreal (Laurasia) y no un océano ecuatorial ancho como se había postulado anteriormente. Sin embargo, algunos autores han propuesto que la zona noroeste de Venezuela sería un territorio alóctono, es decir que se unió al resto de América de Sur proveniente de otro sector del planeta.

Carbonífero: En rocas de la Formación Mucuchachí en los Andes de Mérida, con una edad asignada al Paleozoico Superior (Pensilvaniano) se han reportado restos asignados a braquiópodos, bivalvos, corales y crinoideos indicando ambientes marinos; sin embargo, la presencia de megaflores como restos de tallos y hojas de licopodios arborescentes, calamites y pteridospermas, indicarían ambientes de pantanos y marismas. De la Asociación Momboy, en las cercanías del río que lleva el mismo nombre en el Estado Trujillo, y con una edad correlacionable con la Formación Mucuchachí, se han reportado restos referibles a braquiópodos, briozoarios y crinoideos. En los Andes de Mérida, Táchira y Trujillo, aflora la Formación Sabaneta, asignada al Carbonífero Superior; la misma ha sido referida a un ambiente continental (terrágeno), y sus fósiles incluyen: concreciones de algas, restos vegetales indeterminados, gasterópodos y polen.

En la Sierra de Perijá en el Estado Zulia, se han encontrado numerosos bivalvos en la Formación Caño Indio, del Carbonífero tardío, en los cursos de los ríos Caño Caliche y Caño Colorado del Sur. También se ha hecho referencia al hallazgo de dientes y fragmentos de espinas de aletas que tal vez hayan pertenecido a actinopterigios de la Formación Río Palmar, en las cercanías del Río Cachimí (Caño del Noreste), donde también se han reportado restos de crinoideos, corales, braquiópodos, briozoos y algas.

De los Andes de Trujillo, de una localidad fosilífera en las cercanías de Carache, específicamente de la Formación Carache Carbonífero Tardío (o Pensilvaniano), se conocen abundantes plantas fósiles. Estas plantas habrían sido típicas de regiones pantanosas de la provincia Euamericana y del Norte de África. La presencia de los mismos géneros de plantas en Venezuela y norte de África sugiere que durante el Carbonífero tardío estas dos regiones de Gondwana eran cercanas geográficamente y ambas formaban parte de la provincia florística Euramericana, más que de la provincia Gondwánica que era más fría. En la parte superior de la misma

formación se han encontrado fósiles de invertebrados, incluyendo braquiópodos y bivalvos.

Pérmico temprano: Esta época está representada por la Formación Palmarito, y es posible que esta formación también abarque parte del Carbonífero superior. Aflora en los estados Mérida, Trujillo y Táchira, y algunas de las mejores secciones se encuentran en los alrededores de Carache (Estado Trujillo) y en la carretera Páramo el Zumbador-Queniquea (Estado Táchira). Tiene una rica paleoflora y una paleofauna de invertebrados y vertebrados marinos. Las plantas fósiles provienen de dos localidades cercanas a la ciudad de Carache, Estado Trujillo. La composición de esta flora es muy similar a la de ciertas localidades del Estado de Texas en Estados Unidos de Norteamérica. Uno de los géneros presentes, *Pecopteris*, es típico de la provincia florística Euramericana. Se ha inferido una aridificación paulatina a principios del Pérmico en la zona ecuatorial de Pangea, por lo cual surgieron formas adaptadas a estos cambios, incluyendo algunas especies gigantoptéridas pertenecientes a los géneros *Delnortia*, *Lonesomia*, *Glenopteris* y *Su-paia*, como ejemplos.

De la misma formación Palmarito, provienen braquiópodos, corales, briozoos, ostrácodos, bivalvos, gasterópodos, trilobites, ofiuroides, crinoideos y foraminíferos. Los ofiuroides son organismos muy frágiles cuyos fósiles no se encuentran con mucha frecuencia. Los mismos son un grupo de equinodermos de aspecto parecido al de las estrellas de mar pero se diferencian de las mismas en que los cinco brazos son muy delgados y largos y salen de un disco central. Los únicos otros que se conocen en Venezuela datan del Cenozoico. Se han hallado restos de peces indeterminados para la Formación Palmarito en la zona de La Grita, Estado Táchira.

Paleozoico tardío indeterminado: En una localidad entre Carora y Trujillo en el oeste de Venezuela, se han encontrado restos de una nueva especie de pez picnodontiforme, (*Archaeopycnodon riveroi*), que son posiblemente del Pensilvaniano Medio al Pérmico Temprano. Si esta identificación es correcta, el registro fósil de este grupo se extendería en antigüedad ya que se lo conoce en otros lugares del mundo solamente a partir del Triásico. Los picnodontiformes eran peces óseos de tamaño mediano a chico, casi circulares vistos de costado, y algunos de ellos vivían en aguas marinas someras y otros eran de agua dulce. Sus dientes eran redondos y achatados, posiblemente adaptados para romper el caparazón de crustáceos y moluscos.

CAPÍTULO 4

Los Cefalópodos: Los Ammonites y sus Parientes

Christian Klug y Walter Etter

Los cefalópodos modernos son los animales invertebrados más inteligentes. El volumen del cerebro en relación al volumen del cuerpo de algunas especies de ocho o diez brazos que viven en los océanos de hoy es comparable al de muchos peces, lagartos o aves. Por ello no es sorprendente que los cefalópodos puedan aprender a nadar a través de un laberinto sencillo o a desenroscar la tapa de un frasco para acceder a un camarón o alguna otra presa dentro del frasco.

Superficialmente los cefalópodos no se parecen en absoluto a sus parientes más cercanos, los otros moluscos: en primer lugar los caracoles y también los bivalvos, los quitones, entre otros. Todos estos grupos tienen, sin embargo, algo en común: un órgano blando y muscular llamado manto que produce la concha y que en el caso de los calamares sirve para nadar. A diferencia de sus parientes, la mayoría de los cefalópodos son buenos a excelentes nadadores e incluso pueden saltar afuera del agua y volar más de 100 metros en el caso de *Ommastrephes bartamii*.

Otros moluscos como los caracoles y los mejillones, usan su pié (otro carácter que comparten todos los moluscos) para arrastrarse por el sedimento o para cavar en el mismo. En los cefalópodos vivientes, este pié forma los brazos. Éstos son ocho en el caso de los pulpos. En los Decabrachia, como por ejemplo los calamares y las jibias, hay ocho brazos más dos tentáculos mucho más delgados y sumamente estirables. En los cefalópodos de ocho y diez brazos, los brazos tienen ventosas. En los nautilida, hay 90

brazos que en lugar de ventosas tienen crestas pegajosas y surcos. Sólo en unos pocos grupos extintos de cefalópodos se han preservado restos de sus partes blandas, de manera que solamente podemos hacer conjeturas acerca del número y la forma de los brazos en estos grupos extintos.

Los brazos rodean la boca que tiene un poderoso pico. No está claro si todos los cefalópodos tenían un pico desde el comienzo de su evolución. En los calamares modernos el pico se parece al pico de un loro: consiste en un pico córneo superior y otro inferior, puntiagudos y con alas planas a ambos lados, en las cuales se insertan los músculos del pico. Estos picos pueden morder fuertemente y son capaces de cortar grandes pedazos de la presa. Entre los picos se encuentra la lengua que tiene varias hileras de dientes delgados y puntiagudos, la rádula o lengua rasposa. La rádula, un órgano que también se encuentra en otros grupos de moluscos salvo los bivalvos, sirve para reducir aun más el tamaño de los trozos de alimento y llevarlos al esófago.

Los cefalópodos se encuentran en hábitats diferentes, todos marinos. Muchos pulpos viven cerca del fondo del mar pero tam-



Figura 4.1. Nautilus pompilius Reciente, Sudeste Asiático. Diámetro = 18.5 cm. Ejemplar de las colecciones del Instituto de Paleontología y Museo de la Universidad de Zürich. Foto H. Lanz, Zürich.

bién pueden arrastrarse por tierra por distancias cortas. Un número sorprendentemente grande de formas, algunas de ellas con órganos bioluminescentes, vive en aguas profundas. Existen excelentes nadadores de mar abierto y nadadores rápidos pero también lentos como el *Nautilus*. Esta diversidad se reflejada también en los tamaños.

El tamaño de los cefalópodos: ¿existen los calamares gigantes?

Los cefalópodos se hicieron notorios hace algunos siglos porque los marineros diseminaban rumores asegurando que unos calamares gigantes habían atacado sus barcos. No hay pruebas de estos acontecimientos, pero sin lugar a dudas algunos cefalópodos alcanzan tamaños gigantes. En el pasado geológico debe haber habido algunos verdaderos gigantes de las profundidades. Por ejemplo en el Ordovícico, las conchas rectas y cónicas de los endocéridos (parientes distantes del *Nautilus*) han alcanzado un largo de 10 metros. Los actinocéridos, un grupo emparentado, que vivió desde el Ordovícico hasta el Carbonífero, alcanzaba los 5 m de largo. En cuanto a los ammonoideos, un grupo extinto de conchas externas espiraladas y con cámaras, el ejemplar más grande es del Cretácico y su concha medía más de dos metros de diámetro. Los cefalópodos modernos más grandes son el calamar gigante *Architeuthis dux* y el calamar colosal *Mesonychoteuthis hamiltoni*. *Architeuthis* llega a los 13 metros incluyendo los tentáculos (cuando está estirado, llega hasta los 18 m), que son muy largos y delgados. El *Mesonychoteuthis* más grande que se ha capturado tiene sólo cinco metros de largo pero es mucho más pesado, con 495 kg (a pesar de que es posible que *Mesonychoteuthis* haya llegado a medir más de 12 m). Estas dos especies son formas de diez brazos. Los pulpos más grandes son *Haliphron atlanticus*, que pesa hasta 70 kg, y *En-*

teoctopus dofleini, cuyos brazos tienen una envergadura de hasta nueve metros.

¿Cómo nadan los cefalópodos?

Los cefalópodos de hoy día usan varios medios de propulsión. Los calamares y algunos pulpos tienen eficientes aletas. El segundo medio de locomoción más común es la propulsión a chorro. La mayoría de los cefalópodos, son capaces de contraer la cavidad del manto. La cavidad del manto es una bolsa llena de agua rodeada del manto, un tejido muscular que rodea todos los órganos internos y que produce la concha en las formas que tienen una. Satisface muchas necesidades en la vida de un cefalópodo: es necesaria para respirar (las branquias se encuentran en la cavidad del manto), y en la misma se vierten los excrementos y los huevos de las hembras así también como los espermatozoides de los machos, y sirve para la locomoción. El manto circundante contiene tres capas de músculos. En los calamares, esta musculatura es fuerte y puede contraer la cavidad del manto. En los cefalópodos que tienen/tenían una concha como los ammonites y los *Nautilus*, la contracción de la cavidad del manto se logra por el retractor grueso de la cabeza. Cuando la cavidad del manto se contrae, se expulsa el agua fuera de la cavidad, a través del sifón. El sifón es un tubo muscular que se puede doblar en prácticamente cualquier dirección de manera de dirigir la corriente de agua. Usa el agua para hacer un chorro, permitiendo que el cefalópodo nade en dirección contraria por propulsión a chorro. La tercera forma de nadar es usando los brazos.

Los modos de nadar listados anteriormente son muy interesantes pero lo que es igualmente importante es la cuestión de cómo los cefalópodos controlan su flotabilidad. Los calamares y pulpos actuales logran esto con (i) bolsas llenas de aceite, (ii) vejigas llenas de una solución de amoníaco, (iii) conchas divididas en

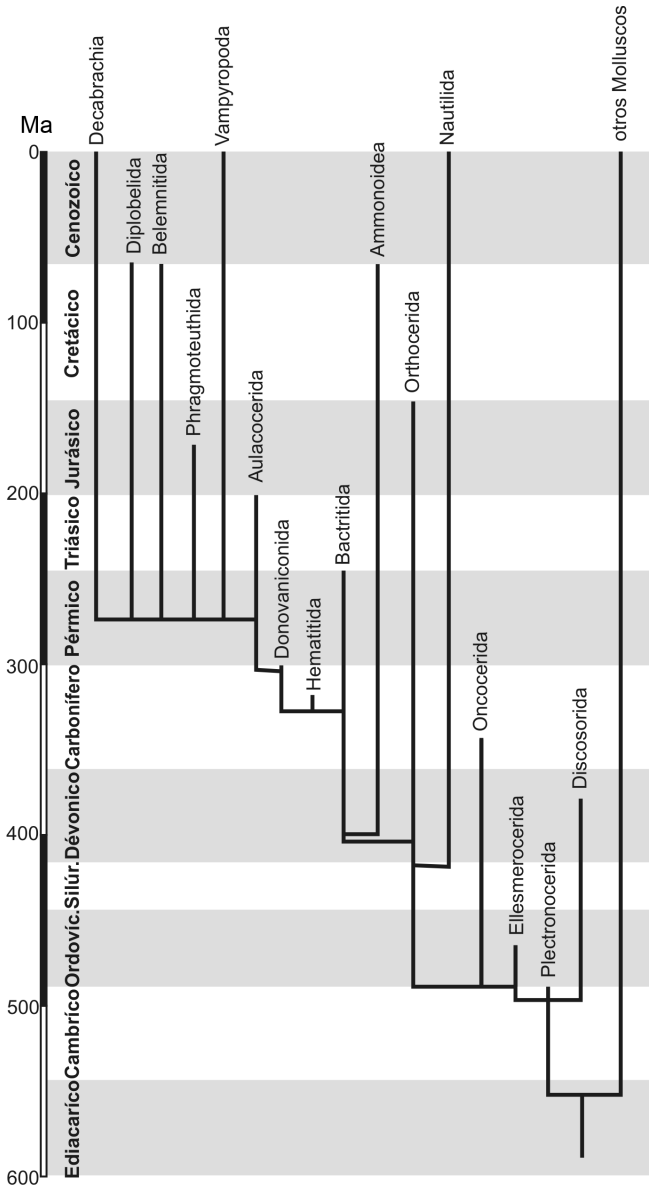


Figura 4.2. El árbol evolutivo de los cefalópodos en el tiempo geológico, modificado de Kröger y colaboradores (2011).

cámaras que contienen un gas (e.g. *Nautilus*), y (iv) una concha no dividida en cámaras que el cefalópodo llena de aire en la superficie del agua.

La mayoría de los cefalópodos extintos como los ammonites, los belemnites, los otocéridos, bacrítoideos, endocéridos, y los actinocéridos tenían una concha dividida en cámaras. Todas estas cámaras estaban conectadas por un tubo que estaba en parte mineralizado y que en parte era orgánico, y que contenía tejidos vivos. Las cámaras contenían un gas que muy probablemente era una mezcla parecida al aire como la que se encuentra en el *Nautilus*, que contiene menos oxígeno y más nitrógeno que el aire. Este gas compensa más o menos la alta densidad de la concha aragónica (CaCO_3), permitiéndole al cefalópodo obtener flotabilidad. Al nadar, casi no necesitaban energía para arrancar; simplemente flotaban por las aguas del océano.

¿Qué es un nautilido?

Los nautilidos son cefalópodos que tienen una concha externa. Unas seis o siete especies que difieren en la forma de la concha aún viven hoy día en la zona occidental del Pacífico y la zona oriental de Océano Índico, pero más antiguamente en la historia de la Tierra, eran mucho más diversos. Como los ammonites, tienen una concha en espiral con cámaras y viven a profundidades de hasta 700 m. Tienen 90 brazos, ojos, y una capucha carnosa que usan para proteger sus partes blandas de los depredadores. Se originaron hace alrededor de 400 millones de años, más o menos al mismo tiempo que los ammonoideos.

Existen diferencias importantes entre los nautilidos y los ammonites. Por ejemplo, los nautilidos tienen septos simples, es decir, paredes de las cámaras. Lo que es de mayor importancia es que tienen embriones grandes, y sus crías al nacer miden en general de 2 a 3 cm. En contraste, la mayoría de los ammonites

tenían crías que al nacer medían solo uno a dos milímetros. Esto tiene consecuencias ecológicas muy importantes: un ammonite hembra podía producir miles o incluso cientos de miles de huevos, mientras que las madres nautilídas producen generalmente menos de diez huevos por año por un par de años. Debido a su mayor tamaño, las crías de los nautilídos tienen una probabilidad de supervivencia más alta, mientras que los ammonites tenían tasas de evolución más altas debido a que las probabilidades de tener mutaciones positivas eran más altas. En cuanto a estas tasas reproductivas, los ammonites eran bastante similares a los calamares pelágicos (aquellos que viven alejados de la costa) actuales. Incluso hay indicios de que tanto los huevos de ammonites como sus crías recién nacidos tenían una flotabilidad neutra y por lo tanto flotaban.

Los ammonites

Debido a que conocemos sólo la concha de estos cefalópodos, no se sabe cuántos ni qué forma tenían los brazos, pero hay indicios que tenían diez brazos delgados. Como *Nautilus*, todos los ammonites tenían conchas cónicas, que estaban más o menos enrolladas. Las partes blandas del ammonite estaban ubicadas en la parte más ancha de la concha. Había muchas cámaras separadas por paredes (septos) plegadas en forma intrincada que llenaban la parte trasera y más angosta del cono de la concha.

Cuando el animal crecía, agregaba continuamente material a la concha en la apertura (la parte más ancha del cono de la concha) y periódicamente trasladaba sus partes blandas hacia adelante dentro de la concha. El vacío que quedaba entre el cuerpo blando y el último septo que se había formado, al principio se llenaba de agua. Posteriormente se formaba una pared (septo) nueva en la parte posterior del cuerpo blando. En cuanto este septo estaba suficientemente calcificado, el animal reemplazaba el agua de la

cámara nueva con un gas. Al mismo tiempo, el septo nuevo era suficientemente sólido para soportar la presión hidrostática (la presión de la columna de agua contra cualquier objeto sumergido) en el hábitat del ammonite. Basándose en el grosor y la forma de estos septos, se ha calculado su resistencia mecánica. El resultado ha sido que a profundidades mayores de 200 a 300 m de agua, las conchas y las estructuras internas de los ammonites habrían colapsado. Un estudio de isótopos estables de oxígeno y carbono del 2010 por Lukeneder y colegas apoya la conclusión de que la mayoría de los ammonites vivían a profundidades de menos de 300 m. Por ejemplo, *Baculites*, un ammonoide que tenía una concha recta, vivía aparentemente a profundidades menores a los 100 m, que en algunas zonas del océano posiblemente era muy lejos del fondo del mar.

La cuestión del hábitat está íntimamente ligada a la dieta. Se conoce el contenido estomacal de algunos ammonites. Estos estó-

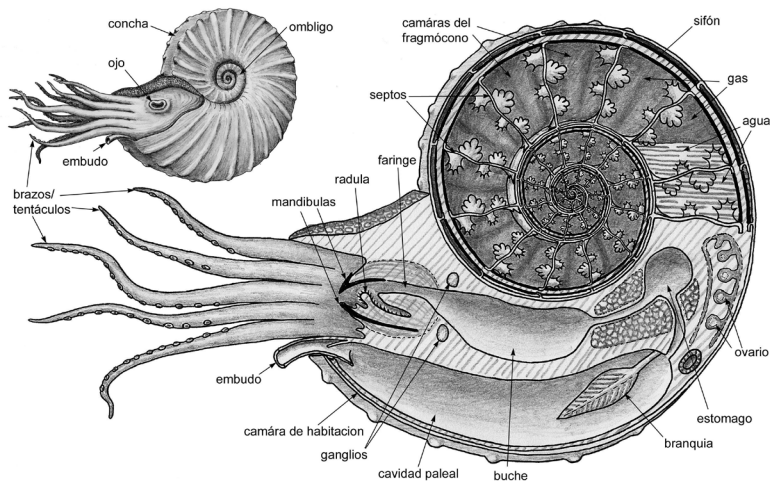


Figura 4.3. La anatomía de un ammonite, con importantes terminos técnicos. Dibujo Walter Etter y Christian Klug.

magos contienen pequeños crustáceos, bivalvos, restos de peces, picos de otros ammonites, lirios de mar y foraminíferos. Esta dieta variable concuerda bien con las partes variables de la boca. Éstos consistían en un pico superior quitinoso y un pico inferior quitinoso o quitinoso y calcítico. Como en otros cefalópodos, estos picos se parecían un poco al de los loros por fuera. Detrás del pico estaba la rádula, que tenía muchos dientes finos. El sistema digestivo era simple y consistía en el esófago, el buche, el estómago, y el intestino, que vertía los excrementos en la cavidad del manto.

Los ammonites de las Edades Jurásica y Cretácica con sus conchas enrolladas son parte de Ammonoidea, un grupo más grande. Los Ammonoidea se originaron hace 400 millones de años y se extinguieron al final de la Edad Cretácica, junto con los belemnites (también cefalópodos) y los dinosaurios.

Durante el transcurso de su evolución, los ammonoideos desarrollaron líneas de sutura cada vez más complejas (o sea el margen plegado del septo) y sus conchas embrionarias se enrollaron más. Los ammonoideos casi se extinguieron en tres ocasiones durante su evolución. Sólo muy pocas especies sobrevivieron las extinciones masivas del Devónico Tardío (alrededor de 375 a 360 millones de años atrás), la extinción en masa del Permo-Triásico (alrededor de 250 millones de años atrás) y la extinción masiva del Triásico-Jurásico (alrededor de 200 millones de años atrás).

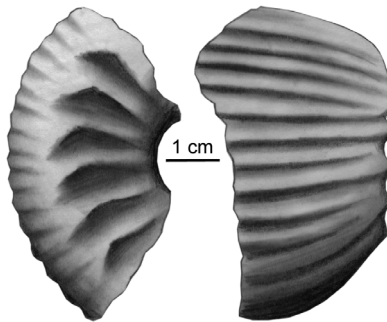


Figura 4.4. ? *Emileia ex gr. multiformis*, dibujo basado en Bartok et al. (1985, Fig. 5), Jurásico Medio, Siquisique, Lara.

Probablemente gracias a sus altas tasas de reproducción, el estilo planctónico de vida de sus crías y sus altas tasas de evolución, los ammonoideos se recuperaron rápidamente y formaron muchas especies nuevas después de cada una de estas extinciones en masa.

¿Qué cefalópodos fósiles se han encontrado en Venezuela?

Hasta ahora no se ha encontrado ningún cefalópodo anterior al Jurásico Medio en Venezuela. Aunque los primeros cefalópodos vivieron hace alrededor de 500 millones de años, los cefalópodos venezolanos más antiguos tienen “sólo” unos 170 millones de años de edad. Sorprendentemente, los ammonites más viejos fueron descubiertos más recientemente. Sólo se conocen unos pocos ammonites Jurásicos, los más viejos de los cuales son representantes de los géneros *Emileia*, *Skirroceras* y *Parkinsonia* del Jurásico Medio, pero también se pueden encontrar ammonites del Jurásico Tardío en Venezuela, aunque son muy poco frecuentes, como fue discutido por Macsotay y Peraza en una publicación del 1997.

Ya en 1849, el botánico alemán Hermann Karsten mencionó los depósitos Cretácicos fosilíferos de Venezuela. Él informó que había recolectado belemnites y ammonites en pizarras oscuras y concreciones en el Cerro de Los Pilonos en el Estado Sucre. Él había descubierto varios ejemplares cerca de Barbacoas y posteriormente los envió a Berlín, Alemania. Allí, Leopold von Buch (1850) describió el primer ammonite de Venezuela, al que llamó “*Ammonites tucuyensis*”, que fue asignado luego al género *Anapuzosia*. Von Buch también listó (siempre usando el nombre genérico “Ammonites”) las especies siguientes: *Mortoniceras inflatum*, *Hysterocheras varicosum*, *Neoharpoceras hugardianum*, *Puzosia mayoriana* y *Oxytropidoceras roissyanum*.

En 1925 el palentólogo británico Spath nombró un grupo de especies ammonoideas de la familia Brancoceratidae en honor a

Venezuela (*Venezoliceras*). Hasta hoy varios otros científicos han estudiado las faunas ricas de ammonioideos del Cretácico de Venezuela. Se ha hecho evidente que la diversidad de los ammonioideos venezolanos es muy grande y la calidad de su preservación es excelente. El último estudio exhaustivo en el cual se describieron e ilustraron todos los ammonioideos cretácicos conocidos fue publicado por el paleontólogo suizo Otto Renz en 1982. Su padre Carl ya era un experto en ammonioideos famoso, quien había concentrado su investigación en ammonioideos triásicos. La monografía de Otto Renz sobre Venezuela es un volumen con ilustraciones hermosas que revela la diversidad y belleza de los ammonioideos venezolanos.

El Cretácico se subdivide en las Edades Berriasiana, Valanginiana, Hauteriviana, Barremiana, Aptiana, Albiana, Cenomaniana, Turoniana, Coniaciana, Santoniana, Campaniana y Maastrichtiana. Se han descrito ammonites de Venezuela de Edades Aptiana a Coniaciana. El Aptiano ha arrojado principalmente ammonites muy ornamentados con un umbílico moderadamente an-

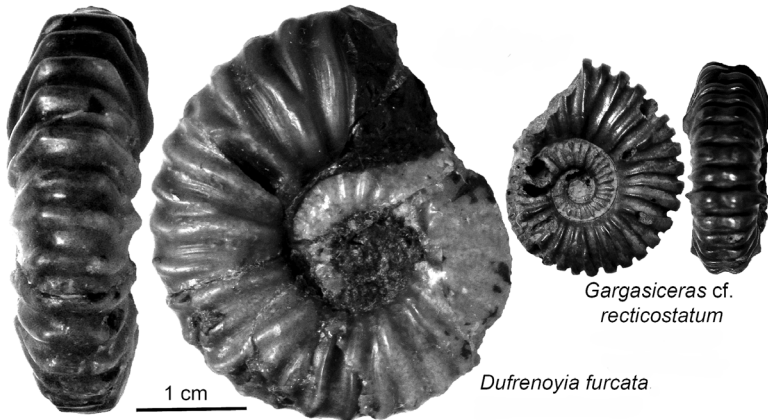


Figura 4.5. Ammonites del Aptiano (Cretácico) de Venezuela. Todos los especímenes están depositados en antiguas colecciones del Museo de Historia Natural de Basilea.

cho. Los sedimentos del Albiano también contienen formas muy ornamentadas como *Venezoliceras*, que tiene tanto costillas fuertes como una quilla muy ancha. Además, aparecen ammonites angostos y con forma de disco como *Parengonoceras*.

Cerca del límite entre el Albiano y el Cenomaniano, se han encontrado varias especies heteromórficas. Entre los ammonites, "heteromórfico" significa que la espiral de la concha se desviaba

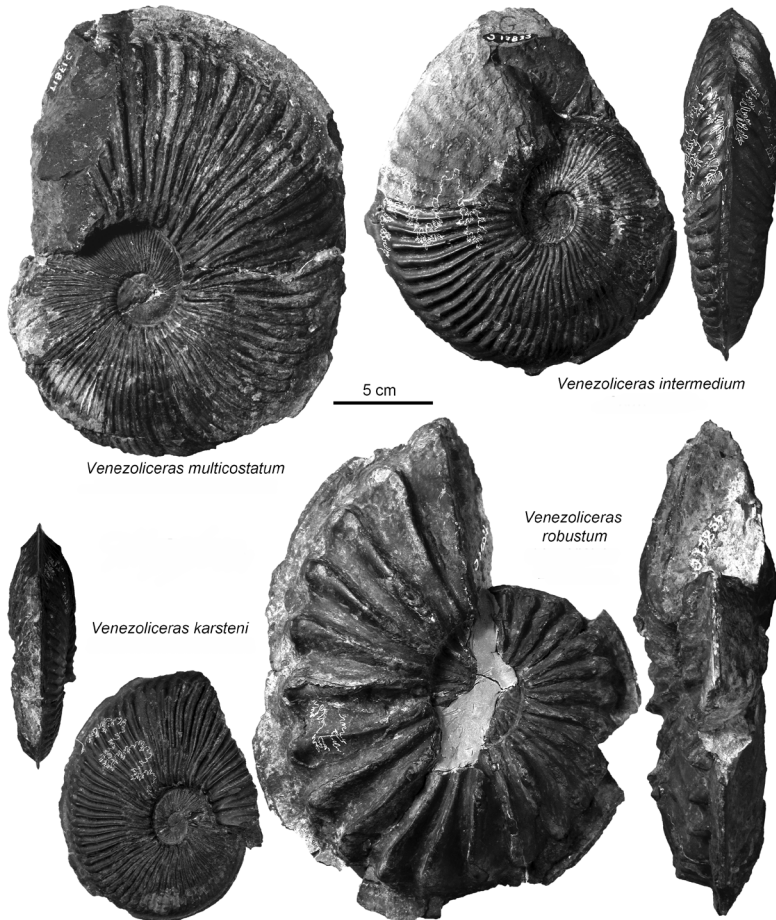


Figura 4.6. Ammonites del Albiano de Venezuela (*Venezoliceras*). Todos los especímenes están depositados en antiguas colecciones del Museo de Historia Natural de Basilea.

de alguna forma de una espiral logarítmica más o menos regular. En *Mariella*, la espiral no está dispuesta en un solo plano y la concha es helicospiral. En *Anisoceras*, la última vuelta forma un gran gancho ovalado. La Edad Cenomaniana está caracterizada por acantocerátidos muy ornamentados pero también aparecen ejemplares de concha lisa de *Anagaudryceras* y *Desmoceras*.

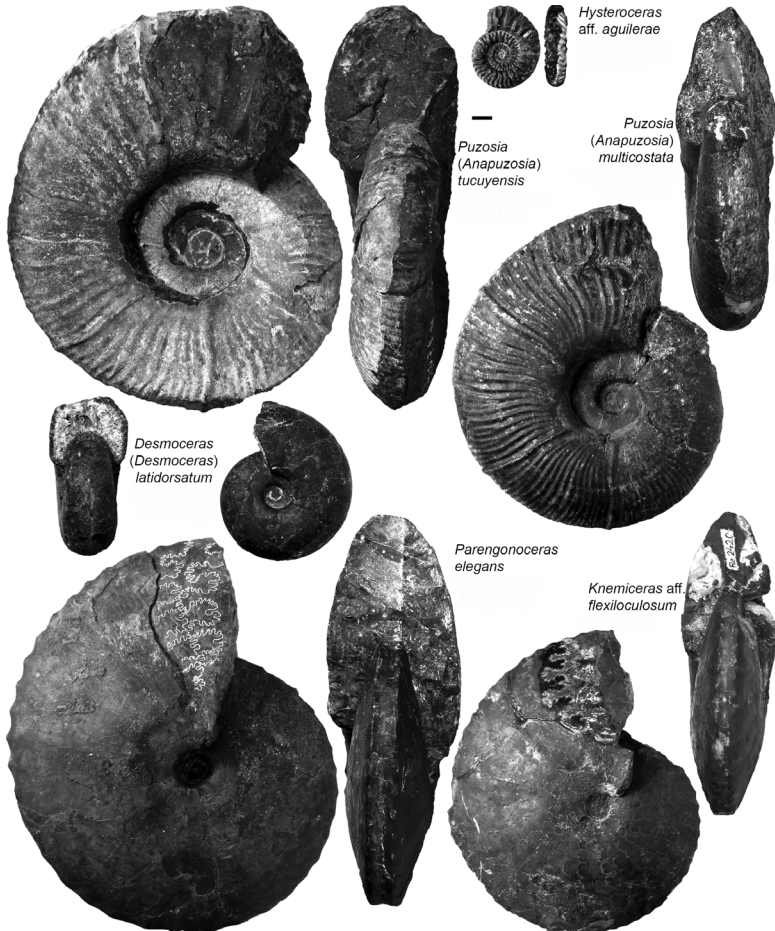


Figura 4.7. Ammonites del Albiano de Venezuela. Todos los especímenes están depositados en antiguas colecciones del Museo de Historia Natural de Basilea.

El Turoniano de Venezuela también contiene heteromorfos, como *Glyptoxoceras*. También se encuentran ammonites grandes como *Hourcquia* y *Coilopoceras*. Algunas formas muy gruesas y casi esféricas como *Fagesia* y *Vascoceras* como así también formas espinosas del género *Mammites* son bastante típicas de este intervalo. Finalmente, los estratos del Coniaciano contienen una fauna diversa con muchas formas diferentes incluyendo heteromorfos (*Hyphantoceras*), formas espinosas (*Forresteria*), y ammonites lisos (*Coilopoceras*).

En los sedimentos cretácicos de Venezuela ocasionalmente se encuentran también otros cefalópodos fósiles como belemnites (*Neohibolites* cf. *semicanaliculatus*) y nautilidos (*Cymatoceras* cf. *neohispanicus*).

Aparte de los cefalópodos cretácicos, sólo se conoce un género de cefalópodo venezolano. El nautilido *Aturia* aparece en el Eoceno y Mioceno de Venezuela. Este género tenía varias caracte-

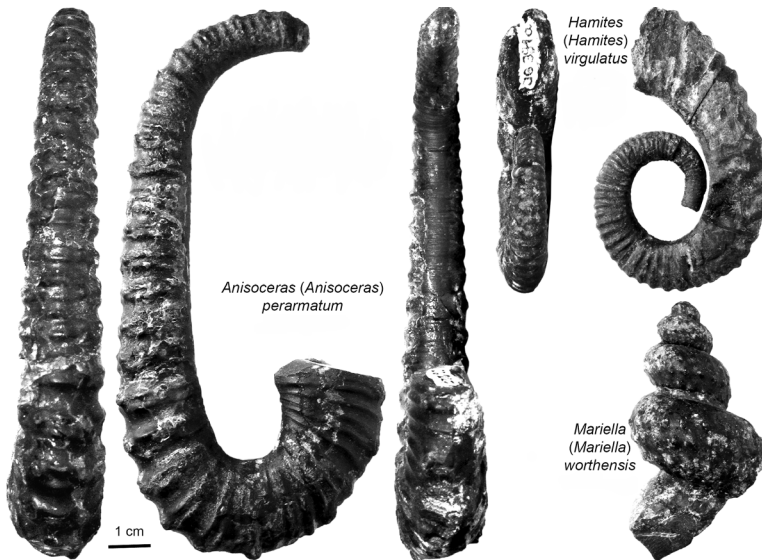


Figura 4.8. Ammonites del Albiano/ Cenomaniano de Venezuela. Todos los especímenes están depositados en antiguas colecciones del Museo de Historia Natural de Basilea.

rísticas interesantes: su concha embrionaria era la más pequeña de todos los nautilíidos, tenía una de las líneas de sutura más complejas de todos los nautilíidos, crecía hasta un tamaño impresionante de unos 40 cm y tenía una distribución casi global.



Figura 4.9. Ammonites "gigantes" del Turoniano de Venezuela. Todos los especímenes están depositados en antiguas colecciones del Museo de Historia Natural de Basilea.

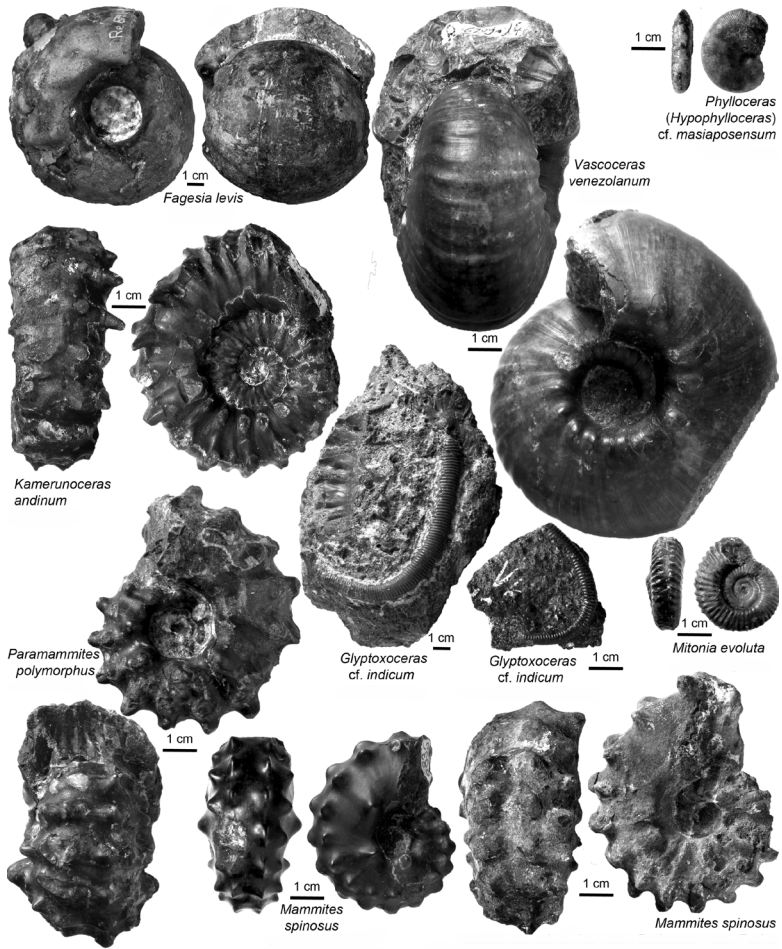


Figura 4.10. Ammonites del Turoniano de Venezuela. Todos los especímenes están depositados en antiguas colecciones del Museo de Historia Natural de Basilea.

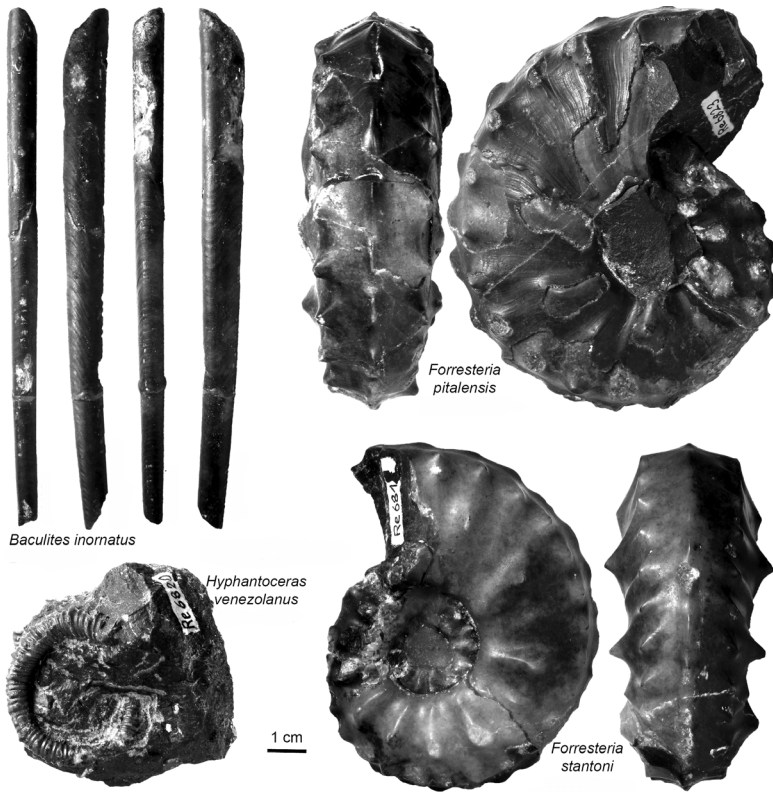


Figura 4.11. Amonites de Coniciano de Venezuela. Todos los especímenes están depositados en antiguas colecciones del Museo de Historia Natural de Basilea.

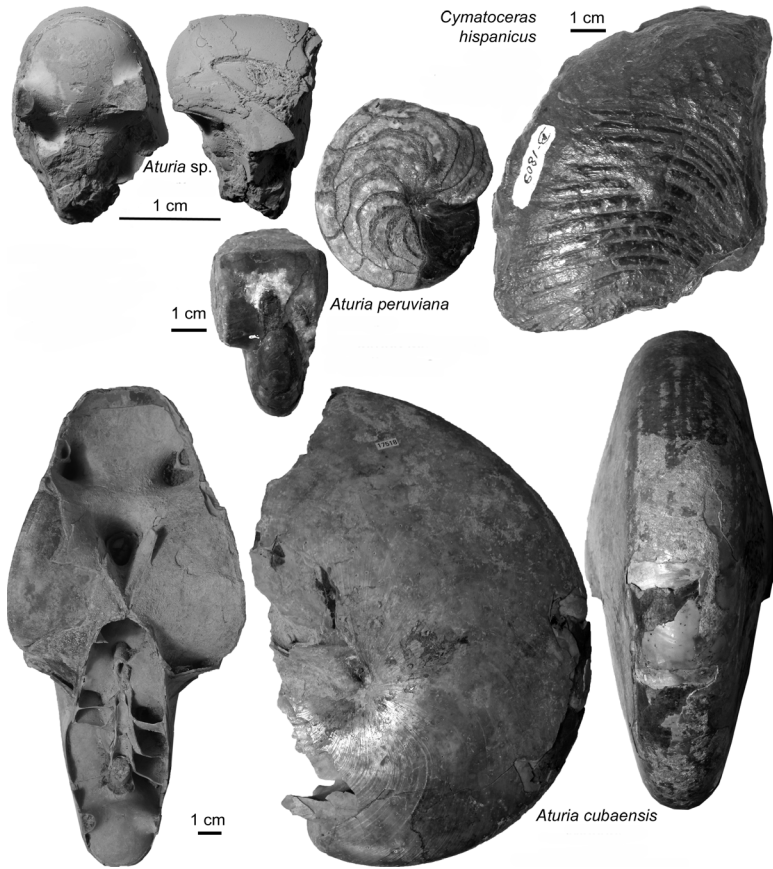


Figura 4.12. Nautilidos del Cretácico, Eoceno y Mioceno de Venezuela. Los especímenes están depositados en antiguas colecciones del Museo de Historia Natural de Basilea, excepto aquel de *Aturia sp.* en las colecciones de la Alcaldía de Urumaco, Estado Falcón.

CAPÍTULO 5

Diversidad de Foraminíferos: Animales Unicelulares de Importancia Estratigráfica y Económica

Rubén I. Ayala-Omaña

Los foraminíferos son animales unicelulares marinos que segregan una concha llamada test, a través de la cual se extienden proyecciones de la misma célula en forma de pseudópodos. Estos pseudópodos pueden penetrar en el sustrato hasta una profundidad de 2 a 3 mm, y sirven de ayuda en la flotación en algunas especies, para la locomoción, captura, para sujetarse de las rocas y algas, para la ingestión y digestión de alimentos y para la construcción de su concha (test). El test puede estar formado por carbonato de calcio o quitina (foraminíferos calcáreos), por pequeñas partículas de arena aglutinadas mediante un cemento orgánico o mineralizado (foraminíferos aglutinados o arenáceos) o por sílice segregado (foraminíferos silíceos). Esta concha (test) se divide en numerosas cámaras o forámenes de formas muy variadas, de allí el nombre de foraminíferos.

La morfología de las conchas o caparazones de los foraminíferos varía enormemente, éstas pueden estar formadas por una sola cámara (concha unilocular) o por varias cámaras (concha multilocular); las conchas multiloculares están divididas por tabiques internos o septos y presentan suturas (líneas de contacto entre cámaras). Las conchas uniloculares pueden presentar forma globular, tubular, irregular o de botella. En el caso de las conchas multiloculares, la forma está definida por el arreglo de las cámaras y por el tipo o estilo de apertura.

Diversidad de foraminíferos: Tipos de vida y tipos de concha

Los foraminíferos son de acuerdo a su forma de vida bentónicos (la gran mayoría de ellos) o planctónicos. Los primeros viven sobre el fondo marino, y pueden ser epifaunales (si viven sobre el sustrato o dentro de los primeros mm de sedimento) o infaunales (si viven hasta unos 10 cm dentro del sustrato). Los planctónicos viven flotando en la columna de agua, generalmente entre los 10 y 50 m por debajo de la superficie, alimentándose de los nutrientes existentes en ella (algas, bacterias y otros organismos protistas, incluyendo otros foraminíferos) y cuando mueren, sus conchas caen al fondo de los mares.

*Figura 5.1. El arreglo de las cámaras de foraminíferos puede variar de acuerdo a diversos patrones de enrollamiento que se generan a partir de la primera cámara (prolóculo), donde las cámaras siguientes se disponen en series. Aquí se muestran varios ejemplos de ellos, en base a los esquemas modificados de Loeblich y Tappan (1964), que se encuentran disponibles en <http://www.ucl.ac.uk/GeolSci/micropal/foram.html#plankticimages>; y en Nánñez y Malumian (2007). Existen conchas **unicamerales** (1a), conchas **uniseriales** (1b), **biseriales** o arqueadas (1c), y **triseriales** (1d), enroscadas de forma **planoespiral**, si las cámaras están dispuestas simétricamente de manera espiral en un plano, (1e, 1f); **planoespiral evoluta**, donde todas las cámaras y vueltas son visibles, sin que las últimas recubran a las primeras (1e); **planoespiral involuta**, cuando solo se exponen las cámaras de la última vuelta (1f); **planoespiral fusiforme**, si las cámaras están alargadas en la dirección del eje de enroscamiento (1g); **trocoespiral**, cuando las cámaras están dispuestas en una espiral helicoidal, resultando un lado de la concha evoluta, denominado espiral y el otro lado involuto, denominado umbilical, donde se pueden ver las cámaras de la última vuelta (1h, 1i, 1j); **estreptoestiral**, si el enrollamiento es irregular en varios planos (1k); **anular**, cuando las cámaras se disponen en anillos concéntricos, generalmente el enrollamiento comienza planoespiral evoluta con cámaras sucesivas que se extienden hasta hacerse anulares (1l); **orbitoídida**, parecida a la anterior pero con espesamientos laterales por la agregación de cámaras; **miliolínida**, si las cámaras están dispuestas alrededor de un eje, cada cierta cantidad de grados, por ejemplo, en los miliólidos biloculínidos, se disponen cada 180° englobando a las anteriores (1m), y en los quinqueloculínidos, cada 144° con cinco cámaras visibles (1n).*



1a



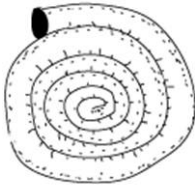
1b



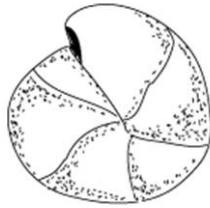
1c



1d



1e



1f



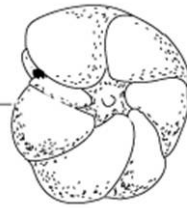
1g



1h



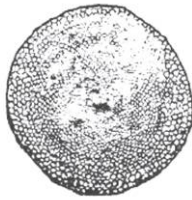
1i



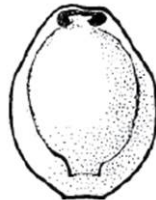
1j



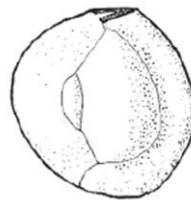
1k



1l



1m



1n

Los foraminíferos también pueden diferenciarse en cuatro tipos dependiendo de la composición de la pared de la concha:

- a) De pared orgánica, compuesta de mucopolisacáridos proteínicos.
- b) De pared aglutinada o arenácea, compuesta de granos detríticos extraños al organismo, seleccionados sobre la base de su gravedad específica, forma o tamaño, y aglutinados mediante cemento orgánico o mineralizado (calcáreo).
- c) De pared de carbonato de calcio segregado.
- d) De pared de sílice segregada.

Importancia y utilidad de los foraminíferos

Debido a su amplio rango estratigráfico (desde el Cámbrico temprano hasta la actualidad) y al hecho de que muchos de sus géneros y especies presentan biocrones cortos, mediante la presencia de foraminíferos se pueden establecer biozonas y de esa manera datar de manera relativa los estratos. Los foraminíferos han sido por lo general de gran utilidad como indicadores paleoambientales, ya que mediante su presencia en rocas se pueden inferir datos sobre las condiciones de temperatura y profundidad del agua en que vivían y por ende sobre las condiciones de depositación de tales rocas. Durante el Carbonífero y el Pérmico de la era Paleozoica, el Cretácico superior de la era Mesozoica, y el Paleógeno de la era Cenozoica, los foraminíferos llegaron a adoptar formas gigantescas en comparación con su tamaño promedio, llegando a alcanzar diámetros de varios centímetros. Los géneros que alcanzaron tal nivel de desarrollo, presentan en su mayoría conchas arenáceas (silíceas), y en menor grado conchas calcáreas, siendo todos ellos capaces de dar lugar a la formación de rocas bioclásticas debido a la acumulación de sus conchas. Desde el Cretácico superior hasta el Paleógeno, los especímenes de estos géneros de gran tamaño presentaron conchas con forma de disco que alcanzaron diáme-

tros de hasta 5 cm o más (hasta 12 cm). Entre ellos destacan los fusulínidos, característicos del Ordovício-Triásico, con concha de numerosas cámaras, enrollada de forma plano-espiral de tipo fusiforme y más raramente esférico (ej. las fusulinas del Carbonífero medio); los Orbitoides hialinos, (foraminíferos bentónicos grandes) típicos del Cretácico (ej. *Orbitoides media*), con conchas calcáreas lenticulares reforzadas por pilares; los Orbitolites del Eoceno con concha calcárea imperforada en forma de disco deprimido con vueltas superpuestas; y los Nummulites provistos también de cámaras múltiples y enrollados en espiral, que caracterizan el Eoceno y Oligoceno y dieron lugar a la formación de rocas calizas que se propagaron ampliamente durante el Eoceno en las regiones mediterráneas, como por ejemplo en Egipto, donde se pueden ver en las piedras de las pirámides. El resto de especies permanecieron pequeñas y sus conchas raramente alcanzaron tamaños mayores a los 5mm de diámetro.

Son de especial importancia los foraminíferos planctónicos, ya que por su pequeño tamaño, rápida evolución, amplia distribución geográfica y abundancia, pueden ser muestreados a intervalos muy pequeños (de pocos centímetros), lo que ha permitido establecer biozonas para el Cretácico y para el Cenozóico. Destacan entre ellos los especímenes de las superfamilias Globotruncanacea, Globorotaliacea y Globigerinacea, ya que por su rápida evolución y amplia distribución geográfica son muy valiosos en los estudios estratigráficos de alta resolución y para hacer correlaciones intercontinentales. Las biozonas que alcanzan mayor resolución son las de áreas tropicales. De manera general, según las normas de nomenclatura, las biozonas de foraminíferos, son denominadas mediante la indicación del tipo de biozona seguida por el nombre de una o más especies.

Los foraminíferos fósiles de Venezuela

El estudio e identificación de distintas especies de foraminíferos fósiles, ha sido de gran ayuda en el análisis bioestratigráfico secuencial de alta resolución dentro de la industria petrolera, especialmente para la datación de estratos y la caracterización de los paleoambientes en que se formaron las unidades litológicas que actúan como rocas madre o como yacimientos de hidrocarburos. Ya en las primeras décadas del siglo XX, varios investigadores habían realizado estudios sobre foraminíferos en Venezuela. Algunos trabajos significativos son mencionados aquí. En 1931 Hedberg presentó un trabajo sobre calizas cretácicas como rocas fuente de hidrocarburos en el noroeste de Venezuela, y en 1937, presentó dos estudios sobre foraminíferos en el oriente del país. A mediados de los cuarenta, Hedberg y Pyre realizaron otro estudio sobre la estratigrafía del Estado Anzoátegui donde mencionaban varias especies de foraminíferos; a finales de la misma década, en 1948, H.H. Renz, llevó a cabo un estudio sobre foraminíferos bentónicos en el Estado Falcón. En 1952, el Ministerio de Minas coordinó un estudio sistemático de foraminíferos rotaliformes en Venezuela. En 1953, Robert M. Stainforth estudió para Creole Petroleum Corporation, las microfaunas del Oligoceno y Mioceno de la subcuenca de Maturín, y a partir del año 1957, a cargo del Laboratorio Estratigráfico de Jusepín, en el Estado Monagas, realizó trabajos de identificación de microfaunas. Allí su trabajo más importante y de gran utilidad operacional dentro de la actividad exploratoria de Lagoven S.A., fue la zonación realizada en la formación Carapita, Estado Anzoátegui, mediante la cual determinó edades comprendidas entre el Mioceno inferior y medio, estableciendo varias biozonas de *Globigerina* y *Globorotalia*. Por su parte, Pedro Joaquín Bermúdez, mientras trabajaba en la Creole Petroleum Corporation, estudió numerosas series de foraminíferos de formaciones geológicas de gran parte de los países de la región

Caribe-Antillana, logrando concluir un extenso estudio sobre el grupo de las Globigerinidea (nombre dado para agrupar a las superfamilias Globotruncanacea, Globorotaliacea y Globigerinacea) con rango de vida Paleoceno-Reciente, el cual fue presentado en el tercer Congreso Geológico Venezolano del año 1960, junto a otro estudio sobre los foraminíferos planctónicos del Golfo de Venezuela. En fechas más recientes otra serie de investigadores, entre muchos otros María Lourdes de Gamero y Francia Galea, han continuado el estudio de los foraminíferos. Varios de estos investigadores han llegado a establecer zonas bioestratigráficas sobre la base de la presencia de dichos microfósiles, en distintos intervalos estratigráficos de varias regiones dentro de las cuencas petrolíferas venezolanas, poniendo de manifiesto los límites, el espesor y los paleoambientes de depositación de las formaciones productoras en las cuencas del lago de Maracaibo, Barinas-Apure y Oriental de Venezuela y en distintas zonas del margen continental. Es así como, la presencia de algunos géneros de foraminíferos planctónicos con rangos de vida muy cortos han servido para caracterizar y datar unidades sedimentarias en Venezuela.

Existe un gran número de géneros y especies de foraminíferos hallados en Venezuela, de manera que las ilustraciones de este capítulo presentan sólo ejemplos de lo que es una gran diversidad de formas de las unidades sedimentarias del Cretácico y Cenozoico en el oriente y occidente del país.

Ejemplos de los géneros planctónicos característicos del Cretácico y Cenozoico en Venezuela, son tratados brevemente a continuación.

Globigerinelloides. Familia *Planomalinidae*, superfamilia *Planomalinacea*; orden *Globigerinida*. *Diagnósis*: los especímenes de la superfamilia *Planomalinacea* presentan caparazón con enrollamiento planoespiral que puede tender a trocoespiral, y abertura interiomarginal ecuatorial. *Localidades*: se ha reportado en el occidente de Venezuela, en la Formación La Luna con *Globigerinelloides* (*ultramicrosus*, *bolli*, *messinae* y *subcarinatus*) como especies características, y en la Formación Colón (*Globigerinelloides* sp). En el oriente, se menciona *G. volutus* White, 1928 para la Formación Vidoño; y *G. cf. ultra micro* para la Formación Querecual.

Heterohelix. Familia *Heterohelicidae*, superfamilia *Heterohelicacea*, orden *Globigerinida*. *Sinonimia*: es considerado como sinónimo del género *Güembelina*. *Diagnósis*: los especímenes de la superfamilia *Heterohelicacea* se caracterizan por poseer caparazón más largo que ancho, biserial o triserial, que aumenta en forma de cono, con abertura interiomarginal en forma de arco. *Localidades*: en el oriente de Venezuela varios investigadores mencionan la presencia de *Heterohelix* dentro de la Formación Querecual y de la especie *H. globulosa*, en la base de la Formación Vidoño. Mientras que en el occidente, en la Formación La Luna se han reportado las especies *H. reussi*, *H. moremani* y *H. globulosa*, y dentro de la Formación Colón, *H. globulosa*.

Rugoglobigerina. Familia *Globotruncanidae*, superfamilia *Globotruncanacea*, orden *Globigerinida*. *Diagnósis*: sus ejemplares presentan caparazón con enrollamiento trocoespiral, cámaras globulares o redondeadas y abertura umbilical. *Localidades*: ejemplares de este género han sido reportados en la Formación Querecual y base de la Formación Vidoño del oriente de Venezuela, en esta última se ha hallado *Rugoglobigerina rugosa* en afloramientos de los ríos Querecual, Capiricual y Aragua; mientras que en el occidente se ha reportado la especie *R. rugosa* en la formación Colón.

Globotruncana. Familia *Globotruncanidae*, superfamilia *Globotruncanacea*, orden *Globigerinida*. Ninguno de los géneros de la familia *Globotruncanidae* sobrevivió al Cretácico, en el Cretácico superior ya estaban declinando. *Sinonimia*: entre muchos otros, la especie *Globotruncana fornicata* Plummer, 1931, presenta como sinónimo a la especie *Rosita fornicata* Plummer, 1931. *Diagnósis*: sus ejemplares presentan caparazón con enrollamiento trocoespiral, cámaras globulares a angulosas y abertura umbilical. *Localidades*: *Globotruncana* se encuentra presente en la cuenca Oriental de Vene-

zuela, en la Formación Querecual y base de la Formación Vidoño, donde se ha reportado la especie *G.cf. Aegyptiaca*. En la región occidental se menciona el género *Globotruncana* en la Formación La Luna y en la Formación Colón, con las especies *G. fornicata* Plummer, 1931 y *Globotruncana* sp.

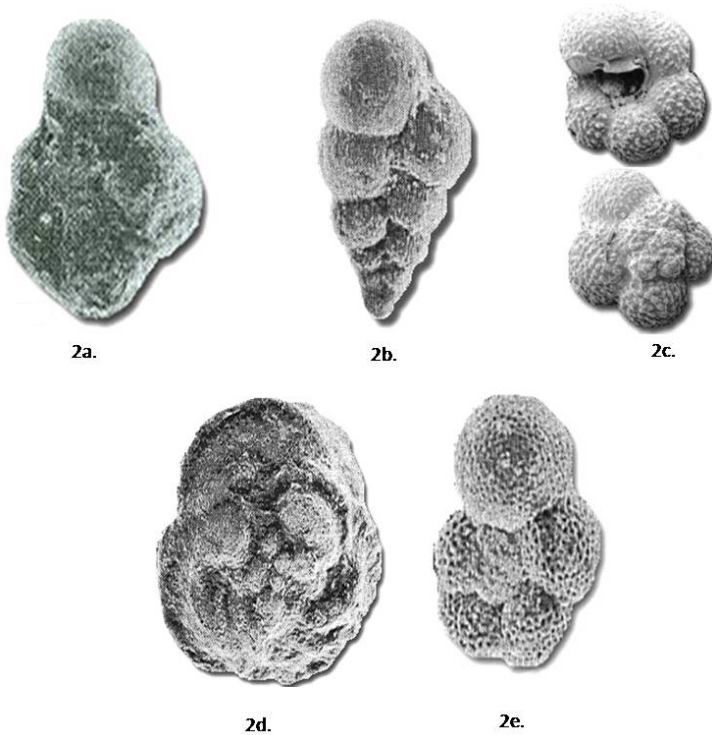


Figura 5.2. Foraminíferos planctónicos fósiles de Venezuela y Cuba. **2a)** *Globigerinelloides volutus* (White, 1928), Campaniense medio a Maastrichtiense superior, Fm. Vidoño, río Querecual, Estado Anzoátegui ©PDVSA. Intevep. **2b)** *Heterohelix globulosa* Ehrenberg, 1840 (1838), Campaniense-Maastrichtiense, Cuba, Provincia de Santa Clara © PDVSA. Intevep. **2c)** *Rugoglobigerina rugosa* (Plummer, 1926), Campaniense-Maastrichtiense, río Querecual, Estado Anzoátegui © PDVSA. Intevep- http://www.odp.tamu.edu/publications/183_SR/003/003_p1.htm. **2d)** *Globotruncana fornicata* Plummer, 1931, Fm. Colón, Santoniense-Maastrichtiense medio. Pozo 1-MZ-3 ©PDVSA. Intevep. **2e)** *Morozovella pseudobulloides* (Plummer, 1926), Paleoceno inferior a medio ©PDVSA. Intevep.

Morozovella. Familia *Truncorotaloididae*, superfamilia *Globorotaliacea*, orden *Glogerinida*. *Sinonimia:* Muchos investigadores consideran las especies de este género como sinónimos del género *Globorotalia*. *Diagnósis:* los ejemplares de la superfamilia *Globorotaliacea* (Paleoceno-Holoceno) poseen caparazón de pared perforada, ocasionalmente ornamentado con espinas o pequeños nudos, excepto en la última cámara, la cual generalmente es lisa, el enrollamiento de la concha es trocoespiral bajo o estrepitoespiral, y la abertura primaria interiomarginal. *Localidades:* en la cuenca Oriental de Venezuela, dentro de la Formación Vidoño, se ha reportado la presencia de *Morozovella* cf. *praecursoria*, *M.* cf. *angulata*, *M. oclusa*, *M. acuta*, *M. velascoensis*, *M. uncinata*, *M. pseudobulloides*. En el tope de la Formación Vidoño y base de la Formación Caratas también se ha reportado *M. velascoensis*, además de *M. aequa*. Para la Formación Caratas se ha reportado *M.* cf. *formosa*, *M. subbotinae*, *M. quetra*, *M. lensiformis*, *M. aragonensis* y *M. spinulosa*.

Ejemplos de los géneros bentónicos característicos del Cretácico y Cenozoico en Venezuela, son tratados brevemente a continuación.

Haplophragmoides. Familia *Haplophragmoididae*, superfamilia *Lituolacea*, orden *Lituolida*. *Diagnósis:* en la superfamilia *Lituolacea* (Devónico-Holoceno), los especímenes presentan caparazón multilocular planoespiral, involuto o evolutivo. El comienzo planoespiral puede estar seguido por un estadio biserial y luego uniserial, o tender al desenrollamiento; la abertura puede ser variada, interiomarginal simple, ecuatorial, o próxima al ombligo. *Localidades:* en la cuenca Oriental de Venezuela, para la formación San Juan se ha reportado en todos los niveles, foraminíferos bentónicos, entre los cuales destaca *Haplophragmoides* cf. *glabra* Cushman y Jarvis. En la Formación Vidoño se menciona *H. problematicum*, *Haplophragmoides* sp., *H.* cf. *walteri*, *H. excavata*, *H. eggeri* y *H.* cf. *kirki*. En la cuenca del lago de Maracaibo, dentro de la Formación Guasare, se ha citado la presencia de *Haplophragmoides* sp.

Ammobaculites. Familia *Ammomarginulininae*, superfamilia *Lituolacea*, orden *Lituolida*. *Diagnósis:* en la superfamilia *Lituolacea* (Devónico-Holoceno), los especímenes presentan caparazón multilocular planoespiral, involuto o evolutivo. El comienzo planoespiral puede estar seguido por un estadio biserial y luego uniserial, o tender al desenrollamiento; la abertura puede ser variada, interiomarginal simple, ecuatorial o próxima al ombligo. *Localidades:* en la cuenca Oriental de Venezuela dentro de la Formación San Antonio se ha identificado la zona de "*Ammobaculites*-42"; para las Formaciones San Juan y Vidoño se ha reportado la presencia de

A. jarvisi Cushman y Renz; en la Formación Vidoño, en la sección del río Capirucual, además se ha reportado *A. cf. Coprolithoformis*.

Cyclammina. Familia *Cyclamminidae*, superfamilia *Loftusiacea*, orden *Lituoilida*. *Diagnósis:* en la superfamilia *Loftusiacea* (Triásico-Holoceno), los especímenes presentan caparazón de pared con una capa externa imperforada y otra interna alveolar, multilocular (varias cámaras en la última vuelta), con enrollamiento planoespiral o estreptoespiral y más raramente trocoespiral; abertura curva interiomarginal, areal, o en múltiples orificios en la cara apertural. *Localidades:* en la cuenca Oriental de Venezuela, dentro de la Formación Vidoño, se mencionan *Cyclammina amplexans* Grzybowski, *C. cf. placenta*, *C. garcilasso* Frizzell, 1943 (Figura 3c). *Cyclammina* sp., y la zona de *Cyclammina-Gavelinella*. Para la formación Caratas, se menciona la presencia de *C. cf. amplexans*.

Bolivina y Bolivinoidea. Familia *Bolivinidae*, superfamilia *Bolivinaea*, orden *Buliminida*. *Diagnósis:* los especímenes de la superfamilia *Bolivinaea* (Cretácico tardío-Holoceno) presentan conchas con pared bilamelar, perforada, compuesta por calcita de bajo contenido de magnesio, multilocular, con enrollamiento totalmente biserial o uniserial en la parte terminal, y abertura elongada. *Localidades:* en el occidente de Venezuela, se cita la presencia de *Bolivina explicata* Cushman y Hedberg, 1930 en afloramientos de la Formación La Luna; en la cuenca del lago de Maracaibo, para la Formación Colón se ha reportado *Bolivina* sp., *Bolivinoidea draco* (Marsson) 1878 y *Bolivinoidea rhomboidea* (Cushman); para la Formación La Rosa se cita, dentro de la zona de *Microdrillia* a la subzona de *Bolivina* sp., que corresponde al miembro Lutitas de La Rosa de dicha unidad. En el yacimiento Lagunillas inferior de la Formación Lagunillas, se menciona la subzona de *Bolivina*. En la cuenca Oriental de Venezuela, para la Formación Querecual se menciona la presencia del género *Bolivina*; y para la formación Vidoño, se menciona *Bolivinoidea delicatulus* y *Bolivina midwayensis*.

Bulimina. Familia *Buliminidae*, superfamilia *Buliminaea*, orden *Buliminida*. *Diagnósis:* los especímenes de la superfamilia *Buliminaea* (Cretácico tardío-Holoceno) presentan conchas con pared perforada, multilocular, compuesta por calcita de bajo contenido de magnesio, con enrollamiento trocoespiral alto, con abertura interiomarginal en forma de lazo. *Localidades:* en el occidente de Venezuela, en el Estado Táchira, se ha reportado para la Formación Colón la presencia de *Bulimina* sp.; en la Formación Lagunillas en la cuenca del lago de Maracaibo, se cita la presencia de *Buliminella* sp., dentro de la subzona de *Bolivina*. En la cuenca Oriental de

Venezuela, en la Formación Querecual ha sido establecida la "zónula de *Bulimina-9*" además de otras zonas de foraminíferos; para la Formación San Antonio, se menciona *Bulimina petroleana* Cushman y Hedberg, 1941; la Formación Vidoño presenta *Bulimina* sp.; y en la Formación Caratas se menciona la presencia de *Bulimina jacksonensis*.

Cibicides. Familia *Cibicididae*, superfamilia *Planorbulinacea*, orden *Rotaliida*. *Diagnósis*: los ejemplares de la superfamilia *Planorbulinacea* (Cretácico-Holoceno) presentan caparazón con pared calcárea perforada, con enrollamiento trocoespiral bajo, al menos en la parte inicial, con la parte final planoespiral o ligeramente convexo y evolutivo, uniserial, biserial o irregular, abertura primaria interiomarginal en forma espiralada, con o sin aberturas secundarias. *Localidad*: en la cuenca Oriental de Venezuela, la Formación Vidoño presenta *Cibicoides succedens* y *Cibicides constrictus* (Hagenow), 1842; para la Formación Caratas se cita *Cibicoides* sp. y *Cibicoides laurissae*. En la cuenca del lago de Maracaibo, dentro de la Formación Guasare se ha reportado la presencia de *Cibicides praecursorius*, y *C. howelli*; en la Formación La Rosa se cita, dentro de la zona de *Microdrillia* a la subzona de *Cibicides* sp., que abarca la Arena Intermedia y La Arena La Rosa de dicha unidad. El yacimiento Lagunillas inferior de la Formación Lagunillas, ha sido caracterizado con la subzona de *Cibicides*, dentro de la cual se cita *Cibicides americanus*; esta subzona de *Cibicides* y *Quinqueculina fusca*, representa ambientes de plataforma interna y corresponde al comienzo de un ciclo regresivo.

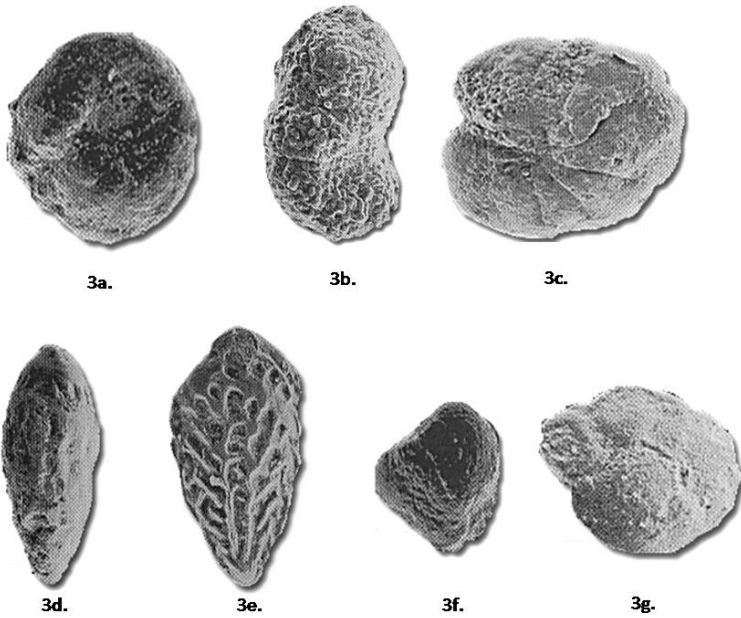


Figura 5.3. Foraminíferos bentónicos fósiles de Venezuela. **3a)** *Haplophragmoides sp.*, Paleoceno, Fm. Vidoño, Estado Anzoátegui ©PDVSA. Intevep. **3b)** *Ammobaculites jarvisi* Cushman y Renz, 1946, Maastrichtiense superior-Daniense, Fm. Vidoño, Quebrada San Juan, Anzoátegui ©PDVSA. Intevep. **3c)** *Cyclammina garcilassoi* Frizzell, 1943, Cretácico superior, Fm. Vidoño, quebrada San Juan, Anzoátegui ©PDVSA. Intevep. **3d)** *Bolivina explicata* Cushman y Hedberg, 1930, Cretácico superior, Fm. La Luna, río Torondoy, Estado Mérida ©PDVSA. Intevep. **3e)** *Bolivinoides draco* (Marsson) 1878, Maastrichtiense, Fm. Colón, Lago de Maracaibo ©PDVSA. Intevep. **3f)** *Bulimina petroleana* Cushman y Hedberg, 1941, Cretácico superior, Fm. San Antonio, Anzoátegui ©PDVSA. Intevep. **3g)** *Cibicides constrictus* (Hagenow), 1842, Cretácico superior, Fm. Vidoño, Quebrada San Juan, Anzoátegui ©PDVSA. Intevep.

CAPÍTULO 6

Los Dinosaurios del Táchira

Paul M. Barrett y Marcelo R. Sánchez-Villagra

Los dinosaurios son un grupo natural de reptiles que se originaron en el Triásico, hace unos 230 millones de años y fueron los vertebrados predominantes en los ecosistemas terrestres durante 165 millones de años. La extinción al final del Cretácico, hace unos 65 millones de años, afectó a la mayor parte de las especies, sin embargo el grupo ha dejado descendientes, ya que las aves comparten un ancestro en común cercano con los dinosaurios carnívoros terópodos, y por lo tanto no son más que dinosaurios modificados. Los estudios anatómicos y el registro fósil han demostrado en numerosas oportunidades este parentesco. Quizás pocas aves muestran tan claramente su origen reptiliano como la guacharaca de agua de los Llanos y del Sur de Venezuela (*Opisthocomus hoazin*), conocida también como hoatzín o chenchena. Los adultos de esta especie carecen de plumas en la cara, tienen una cresta de plumas coloridas y altas en el medio de la cabeza, y los juveniles poseen garras en los dígitos 1 y 2 de las alas.

El registro fósil de los dinosaurios es muy rico y alrededor de 800 especies válidas han sido nombradas. En América del Sur, la mayor cantidad de restos y en muchos casos ejemplares espectaculares de dinosaurios se conocen del sur del continente, especialmente de Argentina y Brasil. Entre ellos se encuentran restos de algunos de los dinosaurios más antiguos y primitivos, como es el caso del carnívoro *Herrerasaurus*, el esqueleto casi completo de uno de los pocos dinosaurios carnívoros con cuernos, el *Carnotaurus*, y una forma muy peculiar de saurópodo con el cuello provisto de altas espinas bifurcadas que en vida habrían soportado

una estructura similar a una vela, el *Amargasaurus*. En contraste, hasta hace poco los hallazgos de dinosaurios en el norte del continente eran poco conocidos y basados en restos fragmentarios y de afinidades taxonómicas inciertas. Afortunadamente esta situación está cambiando en la actualidad, gracias a la descripción de importantes restos provenientes de los Andes de Venezuela, específicamente de rocas de la Formación La Quinta, en el Estado Táchira. Los hallazgos de numerosos huesos y dientes han proporcionado información sobre los dinosaurios que habitaban esa región de Venezuela en tiempos geológicos cercanos al momento de origen de los dinosaurios, alrededor del Triásico-Jurásico.



Figura 6.1. Rocas de la Formación La Quinta, sección tipo, en la carretera La Grita-Seboruco, Estado Táchira. Foto Marcelo R. Sánchez-Villagra.

La Formación La Quinta es una de las unidades de rocas sedimentarias de los Andes venezolanos más importante debido a su extensión y antigüedad. Aflora no solo en el Táchira de donde se conocen los restos de la primera especie de dinosaurio de Venezuela, sino también en Mérida, Trujillo y en la Sierra Perijá en el Estado Zulia. Establecer la edad de la Formación La Quinta ha sido problemático, y es posible que las rocas de esta formación, las cuales cuentan con un espesor aproximado de 3.300 metros, representen un lapso temporal relativamente extenso. Algunos investigadores sostienen que las rocas de la Formación La Quinta son del Triásico tardío, unos 220 millones de años, mientras que otros sugieren que son del Jurásico. Estas estimaciones han sido establecidas a partir de viejas dataciones radiométricas de rocas y con estudios de polen y otros restos vegetales y animales. Nuevas dataciones con métodos radiométricos más precisos arrojarán más exactitud a la estimación de la edad de la unidad portadora de los dinosaurios de Venezuela.

Descubrimiento y características de los dinosaurios venezolanos

Cientos de pequeños huesos y dientes han sido encontrados en una 'cantera', es decir, en exposiciones de rocas sedimentarias, geográficamente referenciada y en una concentración alta, inusual en rocas de la Formación La Quinta. Todo este material de dinosaurios está contenido en una roca de tipo arenisca fina, una matriz extremadamente dura que dificulta el proceso de extracción del material fósil, lo cual conlleva a muchas horas de trabajo y una delicada preparación por personal especializado.

Aparentemente al menos dos tipos de dinosaurios han sido conservados en estas rocas. Uno es un terópodo, del grupo que incluye las formas carnívoras entre las cuales se encuentran grandes dinosaurios como el *Tyrannosaurus* y sus numerosos parientes

incluyendo las aves. De este animal se conocen para la Formación la Quinta sólo unos pocos dientes. Estos son curvos y poseen numerosos denticulos pequeños en forma de aserramiento en los bordes anteriores y posteriores.

El segundo tipo de dinosaurio se conoce mucho mejor y está representado por una centena de huesos aislados. Se trata de un herbívoro pequeño perteneciente al grupo de los ornitiscuos, o dinosaurios con cadera de tipo ave, entre los cuales se encuentra *Stegosaurus* y *Triceratops*, entre muchos otros, pero paradójicamente, no incluye a las aves. El material fósil encontrado en la cantera de la Formación La Quinta, en la cercanía de la ciudad de La Grita, incluye varios individuos de la misma especie, representados por dientes, huesos del cráneo, de las extremidades y de la columna vertebral.



Figura 6.2. Fragmento de la columna vertebral de dinosaurio ornitiscuo de la Formación La Quinta, cerca de la sección tipo, Estado Táchira. Material depositado en las colecciones del Museo de Biología de la Universidad del Zulia.

El esqueleto grácil y delicado del ornitiscuo de La Quinta sugiere que era un dinosaurio bípedo, que caminaba sobre las patas traseras solamente, y capaz de correr a gran velocidad. No existe ninguna evidencia sobre la existencia de algún tipo de armadura o placas en la piel, o algún tipo de característica para defenderse tal como cuernos o garras como las presentes en otros ornitiscuos. Quizás su velocidad de escape era su mejor protección de las for-

mas depredadoras. El cuerpo era bajo, el tronco tenía forma de barril, e incluía una larga cola la cual le habría servido como órgano de balance durante la carrera. Los restos del cráneo sugieren que la cabeza era alargada, con un pico angosto.

La forma de los dientes, en primer lugar, posee las mismas características de los dinosaurios que se alimentaban de plantas. Estos tienen un número pequeño de denticulos o crenulaciones en el borde, con los cuales era posible sugetar y rasgar las hojas y las ramas de los arbustos y árboles de los que se alimentaban. En otros aspectos, los dientes son bastante singulares, en cuanto a que son proporcionalmente muy largos y gráciles y con la punta dirigida posteriormente, recordando a los dientes de los carnívoros. Estas peculiares características sugieren que la dieta primariamente vegetariana de este dinosaurio era ocasionalmente complementada con la ingesta de pequeños animales o insectos. La combinación de estos rasgos en la dentición no había sido descrita para ningún otro dinosaurio y estos junto a otros aspectos anatómicos del esqueleto han sido la base que ha permitido justificar la creación de la primera especie de dinosaurio conocida únicamente en Venezuela.

Cuando fueron publicados los primeros restos de dinosaurios en la Formación La Quinta, en la década de 1990, por un equipo de paleontólogos franceses, estos fueron asignados al género *Lesothosaurus*, conocido del Jurásico Temprano de África (entre 183–176 millones de años de antigüedad). El profesor John Moody de la Universidad del Zulia al principio de los 1990s colectó muchos materiales para el Museo de Biología de su Universidad (parte del cual sirvió para el primer registro de otro dinosaurio para Venezuela, aquel de un terópodo). Mucho otro material también depositado en el Zulia fue colectado y preparado por Marcelo Sánchez-Villagra. Estudios sistemáticos recientes del material encontrado en la Formación la Quinta, que hemos llevado a cabo en colaboración con colegas en Venezuela, Alemania y Suiza, su-

gieren que estos restos fósiles aunque tienen un parentesco cercano al *Lesothosaurus* de África, no pertenecen a este género. Al igual que *Lesothosaurus*, el nuevo dinosaurio venezolano posee características diagnósticas de los primeros miembros de los ornitisquios,

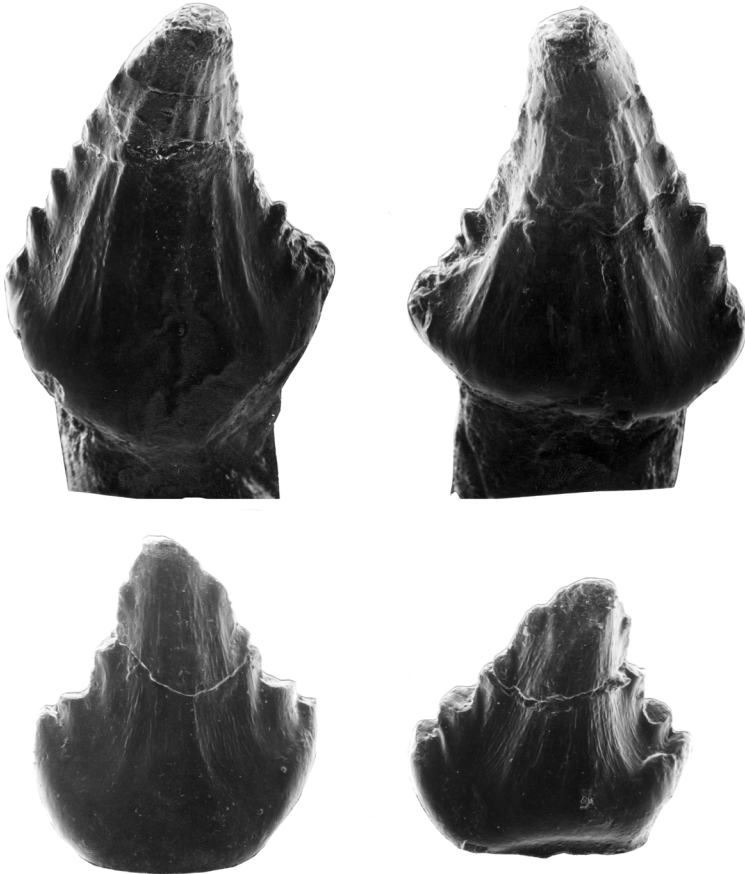


Figura 6.3. Dientes de dinosaurio ornitisquio de la Formación La Quinta, cerca de la sección tipo, Estado Táchira. Este material de pocos milímetros de tamaño fue fotografiado con un microscopio de barrido electrónico y está depositado en las colecciones del Museo de Biología de la Universidad del Zulia. Fotos Marcelo R. Sánchez-Villagra.

siendo una de las formas más basales o ancestrales que se conoce del grupo.

Este hallazgo es de una gran importancia no sólo local sino mundial, debido a la calidad de preservación del material, el número de piezas conocidas y la antigüedad. Nos permitirá analizar e interpretar cómo fueron los primeros pasos en la evolución de los dinosaurios durante el Triásico Tardío y Jurásico Medio en distintas partes del mundo y el rol ecológico que jugaron esos maravillosos animales.



Figura 6.4. Reconstrucción de dos ejemplares del dinosaurio ornitisquío de la cantera cercana a pueblo de La Grita, Estado Táchira. Dibujo Mark Witton.

CAPÍTULO 7

El Cretácico Marino y su Fauna de Vertebrados

Jorge D. Carrillo-Briceño

El Triásico, Jurásico y Cretácico son los tres períodos que conformaron la era Mesozoica, la cual comenzó hace aproximadamente 250 millones de años, posterior a la extinción más grande de la historia a finales del Paleozoico, evento catastrófico que casi termina completamente con la vida en el planeta tierra, extinguiéndose aproximadamente el 99% de las formas de vida existentes para ese momento. La era Mesozoica tuvo una duración de 185 millones de años y en ella la vida tomó nuevos rumbos, tanto en los continentes como en los océanos. El último episodio de la era Mesozoica fue el período Cretácico, con una duración de 80 millones de años. Este episodio geológico se caracterizó por poseer un clima cálido, donde las temperaturas ascendieron hasta alcanzar su máximo hace unos 100 millones de años antes del presente. El Cretácico comenzó hace unos 145 millones de años y culminó 65 millones de años atrás, con una gran extinción masiva que borró de la faz de la tierra a innumerables grupos de invertebrados y vertebrados. Es uno de los períodos mejor conocidos, debido a la gran cantidad de evidencias paleontológicas, que como grandes tesoros guardan las rocas de esa edad: ammonites, enormes peces, grandes reptiles marinos, dinosaurios, reptiles voladores, y cocodrilos. Es especial también la diversificación de las plantas con flores y los insectos polinizadores.

Los Océanos del Cretácico y su Paleodiversidad

A principios del Cretácico un gran Océano llamado Panthalassa cubría gran parte del planeta; el Océano Atlántico en pleno nacimiento y el Océano de Tethys dividían al mundo emergido en dos grandes y amplias regiones continentales: América del Norte y Eurasia (Asia y Europa) formando un único continente llamado "Laurasia" y un gran continente sureño en plena disgregación, llamado "Gondwana", conformado este último por África, América del Sur, Antártida, Australia y la India. Durante todo el período Cretácico, la tectónica de placas con su deriva continental fue muy activa, generando una reacomodación de las masas continentales que permitieron la continuación del ensanchamiento del Océano atlántico, la desaparición del gran Océano de Panthalassa y del Océano de Tethys, y la aparición de otros océanos como el Pacífico e Indico. Esta tectónica activa durante todo el período, produjo re-

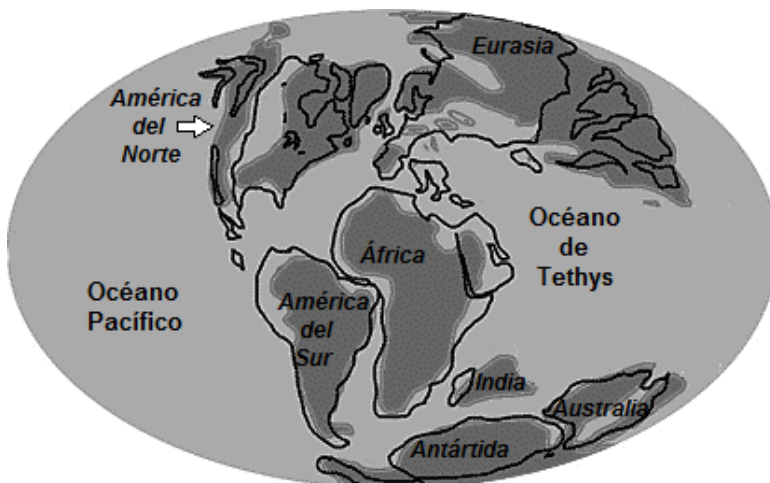


Figura 7.1. Reconstrucción paleogeográfica y posición de los continentes emergidos durante el Cretácico inferior.

petidos descensos y elevaciones de las masas continentales, lo cual trajo como resultado la disminución de las áreas terrestres, generando períodos con grandes inundaciones del océano y posteriores períodos en que se producía el retroceso de este. Estas inundaciones y posteriores retiradas de las aguas de mar, conocidas también como transgresiones y regresiones marinas respectivamente, afectaron los bordes continentales y penetraron en depresiones y planicies interiores, formando mares epicontinentales que en la mayoría de los casos fragmentaron continentes durante el Cretácico. Reconstrucciones paleogeográficas del Cretácico, fundamentadas en evidencias paleontológicas y geológicas de origen marino, han permitido inferir, que durante este período, las aguas marinas llegaron a cubrir en algún momento, casi el 50% de lo que se corresponde hoy en día, a la superficie de los continentes actuales.

Los océanos y mares del Cretácico, fueron muy ricos y diversos en cuanto a las biotas que los poblaron. Los invertebrados

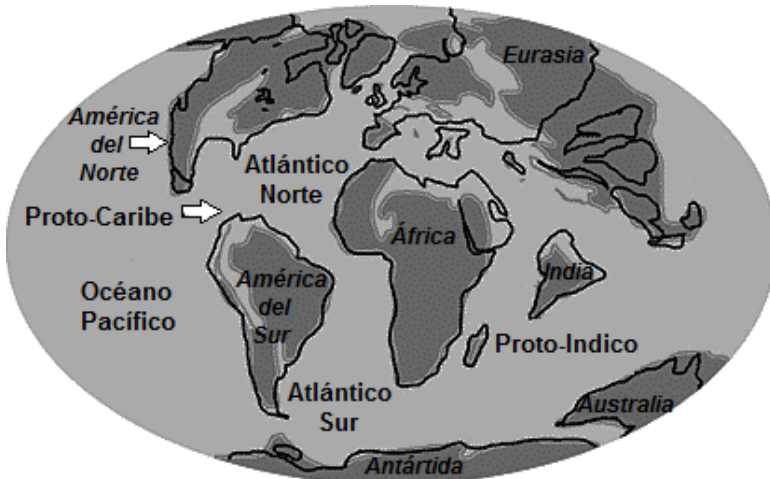


Figura 7.2. Reconstrucción paleogeográfica y posición de los continentes emergidos durante el Cretácico superior.

marinos se diversificaron y alcanzaron un aspecto notoriamente similar a las especies actuales. Las faunas bentónicas, aquellas que viven asociadas al fondo del mar, comenzaron a tener un aspecto más moderno, con una gran diversificación de grupos como los asteroideos (estrellas de mar), briozoos y foraminíferos. Los moluscos bivalvos, como las almejas, se hacen más grandes y especializados, desarrollando conchas más gruesas con ornamentaciones y espinas para su protección contra la depredación; grupos de otras gigantes y otros bivalvos llamados rudistas, formaron grandes bancos y verdaderos arrecifes a nivel mundial, compitiendo con los corales de ese momento. Por primera vez aparecen los pulpos y los moluscos con concha enrollada, difundiéndose estos últimos con gran rapidez y con nuevas capacidades predatorias: ponzoñas, perforación y succión. Aunque ya en el Jurásico existían los crustáceos, es en el período Cretácico donde están constituidos por verdaderos cangrejos, camarones y langostas con pinzas. Los braquiópodos (invertebrados con dos conchas parecidos a los bivalvos) y crinoideos (lirios de mar), sufrieron una fuerte disminución de grupos. Otro grupo exitoso fue el de los cefalópodos como ammonites y belemnites, grupos extintos y emparentados con los actuales nautilus, jaibas y calamares. Estos cefalópodos nadaban por encima del lecho marino, fueron muy abundantes y poseían una diversidad y distribución geográfica muy amplia.

En cuanto a los vertebrados marinos, grupos de peces como los tiburones siguieron prosperando y diversificándose; sin embargo, lo que mejor caracteriza al Cretácico en cuanto a faunas de peces, es la gran radiación evolutiva de los teleósteos, grupo exitoso que perdura hasta nuestros días con el mayor número de especies (más de 20.000) conocidas dentro de los vertebrados. Un grupo exitoso de reptiles marinos llamados ictiosaurios, que tuvo su origen en el Triásico y una declinación progresiva a finales del Jurásico, mantuvo presencia de algunos de sus últimos géneros relictos, hasta finales Cretácico Inferior. Otros grupos de reptiles

marinos, con un devastador impacto como grandes depredadores, patrullaban los mares y océanos del Cretácico; estos eran los pliosaurios, plesiosaurios con cuellos largos (con más de 12 m de longitud) y los colosales mosasaurios, siendo estos últimos, los reptiles marinos más grandes que habitaron los océanos del planeta. También se han registrado para el Cretácico otros reptiles marinos como los cocodrilos y tortugas, siendo bien conocidas entre estas últimas *Archelon*, especie muy grande con casi 3,6 metros de largo del caparazón.

Evidencias paleontológicas del Cretácico marino en Venezuela

A principios de Cretácico, unos 145 millones de años atrás, continúa la disgregación del gran continente sureño de Gondwana, empezando a quedar aislada América del Sur como un gran continente isla. Las transgresiones marinas ocurridas durante todo el Cretácico, fueron cubriendo grandes extensiones de este vasto continente. Una de estas transgresiones se extendió a lo largo de una gran cuenca marina conocida como geosinclinal andino, desde lo que hoy se corresponde con el territorio Venezolano, hasta la parte más austral de Chile y Argentina. Capas de sedimentos marinos de esta edad, están presentes en: Brasil, Trinidad, Venezuela, cordilleras Oriental y Central de Colombia, Oriente de Ecuador, cordilleras Central y Occidental del Perú, Bolivia, Chile, y parte de la Patagonia Argentina.

En Venezuela las rocas del Cretácico son bien conocidas debido a su gran importancia económica en la generación de hidrocarburos y por su utilidad en la elaboración de productos y materiales para la construcción. Estas rocas son el producto de sedimentos acumulados y depositados en diversos ambientes marinos, como consecuencia de las transgresiones que afectaron al antiguo territorio de lo que hoy es Venezuela. Desde principios del

Cretácico, estas transgresiones marinas fueron avanzando lentamente con una dirección Oeste-Este y Norte-Sur, cubriendo todo el occidente y oriente del país sobre las áreas expuestas de la plataforma continental, planicies interiores y depresiones. La mayor parte de estos sedimentos se depositaron en ambientes bajo ciertas condiciones de estancamiento oceánico, con patrones de circulación restringida, permitiendo la aparición de ambientes con bajo o incluso ausencia total de oxígeno disuelto (ambientes anóxicos), lo cual resultó favorable para la acumulación de grandes espesores de materia orgánica y posterior generación de hidrocarburos.

Las rocas de edad cretácica del territorio venezolano, son potencialmente portadoras de un gran número de taxones de microfósiles y macrofósiles que fueron quedando acumulados en las antiguas cuencas sedimentarias donde se depositaron. Macrofósiles de invertebrados fueron las primeras evidencias paleobiológicas de organismos conocidos para el Cretácico de Venezuela. Estos registros se conocen ya desde principios del siglo XIX, gracias a las anotaciones y descripciones geológicas elaboradas por el famoso naturalista alemán Alexander von Humboldt. Sin embargo, es a mediados del siglo XIX cuando se realizan las primeras descripciones científicas para faunas del Cretácico venezolano. Tal referencia es correspondida a otro naturalista alemán llamado Hermann Karsten, quien en dos expediciones realizadas entre 1844-1846 y 1848-1852 recorre gran parte del territorio venezolano, describiendo su geografía y geología. Karsten mencionó por vez primera ammonites, belemnites y bivalvos colectados en el Estado Sucre, en rocas y concreciones calcáreas que se corresponden con la Formación Querecual. Para los Andes de Lara y Trujillo, en las cercanías del pueblo del Tocuyo, Karsten colectó una variada colección de ammonites, la cual fue enviada a Berlín, donde fue estudiada por el destacado paleontólogo Leopold von Buch, quien mencionó entre estos la primera especie fósil descrita para Venezuela "*Anapuzosia tucuyensis*".

Debido a la gran cantidad de investigaciones en el área de geología, que desde principios del siglo XX se han venido realizando como consecuencia de la explotación petrolera, los registros paleontológicos se han incrementado, en especial sobre el conocimiento de microfósiles como los foraminíferos, esenciales estos últimos para la caracterización paleoambiental y de edad, de las formaciones geológicas de importancia petrolera. Otros grupos importantes de invertebrados fósiles también han sido reconocidos y reportados en innumerables publicaciones referibles al Cretácico marino, destacándose grupos como: briozoos, bivalvos (ostrea, inoceramus, trigonias, rudistas), braquiópodos, gasterópodos, crinoideos (lirios de mar), equinoideos (erizos de mar), corales, cefalópodos (ammonites, baculites y belemnites), crustáceos (cangrejos), entre otros. Uno de estos grupos que ha sido el mejor estudiado con más de 150 años de registro en la literatura, son los cefalópodos, en especial los ammonites, para los cuales se conocen en la actualidad más de 80 especies identificadas. Los ammonites fueron muy exitosos en todos los mares y océanos del Cretácico, con tamaños que iban desde pocos milímetros a casi los 2 m de diámetro. De los taxones conocidos para el Cretácico de Venezuela, destaca el género *Coliphoceras*, del cual algunos ejemplares colectados en los Andes de Lara y Trujillo, llegaron a alcanzar casi el metro de diámetro. El capítulo sobre cefalópodos en este libro documenta en detalle el registro y evolución de estos animales en Venezuela.

Vertebrados marinos del Cretácico de Venezuela

A pesar del potencial y de la abundancia paleontológica de las unidades del Cretáceo de Venezuela, el estudio sistemático de sus vertebrados marinos es muy escaso. Innumerables menciones y referencias sobre registros referibles a restos de peces y reptiles son comunes en la literatura conocida; sin embargo, pocos han

sido los estudios detallados abocados a ellos. A continuación se presentan los principales registros.

Tiburones y peces óseos

Los restos de peces fósiles son muy comunes en la mayoría de las unidades geológicas del Cretácico, y las mejores asociaciones de peces conocidas provienen de rocas de finales del Cretácico Inferior y del Cretácico Superior del occidente de Venezuela.

Los condriictios, tiburones y rayas, son un grupo muy exitoso de peces con esqueleto cartilaginoso, que han surcado las aguas desde mediados del Paleozoico hasta nuestros días. Los tiburones y rayas poseen características corporales conformadas por un esqueleto de cartílago, que tiende a desaparecer durante el proceso de fosilización; debido a esto por lo general son sus dientes los únicos componentes que se conservan, pudiendo ser estos utilizados como elementos diagnósticos para determinaciones taxonómicas. Especies identificadas de condriictios fósiles del Cretácico de Venezuela, solamente son conocidas a partir de dientes aislados que provienen de las formaciones geológicas La Luna y Colón, ambas en el occidente del país y referibles al Cretácico superior. En rocas de la Formación La Luna provenientes de los Andes de Trujillo y de la Sierra de Perijá (Estado Zulia), se han reportado la presencia de abundantes dientes de *Ptychodus mortoni*, *Ptychodus decurrens* y *Ptychodus* sp., todos pertenecientes a una variedad de tiburón marisquero, posiblemente emparentado con los actuales tiburones cornudos (*Heterodontus*). Los dientes del género *Ptychodus* cuya forma poseen coronas fuertes, de forma roma con variadas ornamentaciones, posiblemente eran utilizados para triturar las conchas de moluscos y crustáceos como cangrejos y langostas. De estas mismas localidades, también se han reportado los dientes de un gran tiburón depredador del género *Squalicorax*, el cual era probablemente muy similar a los actuales tiburones tigres (*Ga-*

leocerdo). En los Andes de Mérida, en la Sierra de La Culata, de los afloramientos de fines del Cretácico de la Formación Colón (Maestrichtiense), se reportaron dientes del tiburón *Serratolamna serrata*.

Los peces óseos son aquellos que poseen un esqueleto conformado propiamente por hueso. Las menciones referibles a peces óseos en rocas del Cretácico de Venezuela, son los registros más comunes de vertebrados marinos de la literatura conocida; sin embargo, la mayoría de estas menciones se corresponden a registros aislados e indeterminados. Al igual que los tiburones fósiles conocidos para el Cretácico de Venezuela, las mejores asociaciones conocidas hasta el momento de peces óseos, son para el Occidente de Venezuela. Para el Cretácico Inferior de la Sierra de Perijá, específicamente el Miembro Machiques de la Formación Apón (Aptiano-Albiano), se conoce una asociación conformada por los géneros y especies siguientes: *Araripichthys axelrodi*, *Cladocyclycus* sp., *Neoproscinetes* sp., *Rhacolepis* sp. *Victifer comptoni*, entre otros, que todavía se encuentran en estudio para su determinación taxonómica. Esta asociación de peces fósiles de la Formación Apón, está muy relacionada con los ensambles de ictiofauna conocidos para el Cretácico del noreste de Brasil, específicamente de la Formación Santana.

En rocas del Cretácico Superior de la Formación la Luna (Cenomaniano-Campaniano), también de afloramientos ubicados en la Sierra de Perijá, se han reportado los siguientes taxones: *Bananogmius* sp., *Belonostomus* sp., *Enchodus* sp. y una gran cantidad de elementos desarticulados cuya clasificación taxonómica no ha sido determinada. En afloramientos de una cantera de producción de cementos, en los Andes de Trujillo, correspondiente a rocas del Cenomaniano de la Formación La Luna (Miembro La Aguada), provienen los restos articulados de algunos elementos craneales y postcraneales, de un gran pez depredador, el cual se ha identificado como *Xiphactinus* sp. Debido a sus grandes dientes hipertrofiados, este género es bien conocido en América del Norte como "pez

bulldog”, y se han encontrado esqueletos completamente articulados con tamaños cercanos a los 6 m de longitud, llegando a ser los peces óseos carnívoros más grandes que dominaron los mares del Cretácico Superior. De la cuenca del Orinoco, del Cretácico de Barinas, específicamente de la Formación Navay (Coniaciano-Maastrichtiano), Miembro Quevedo, se han identificado los restos de un pez relacionado con los actuales arenques, correspondiente al género *Gasteroclupea*, taxón que previamente había sido reconocido para el Cretácico de Argentina y Bolivia.

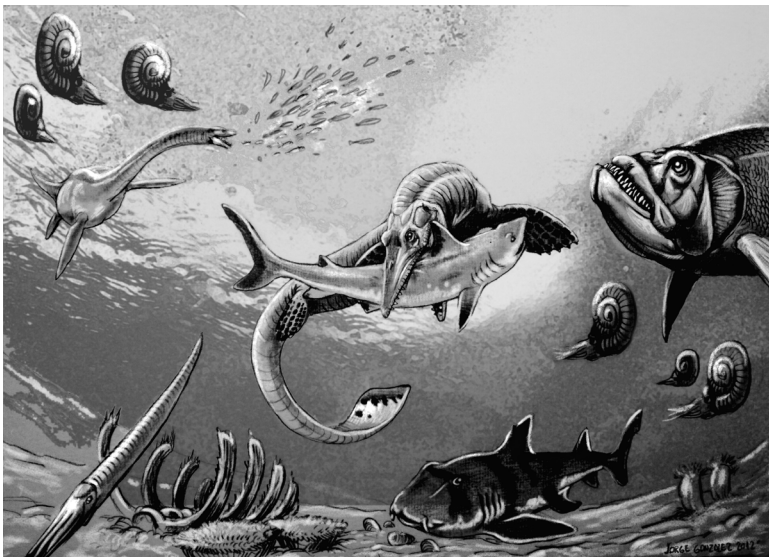


Figura 7.3. Reconstrucción artística de un ambiente marino durante el Cretácico superior de Venezuela. En primer plano se observa un mosasaurio atacando a un tiburón del género Squalicorax; en la parte superior izquierda un elasmosaurio referible a Alzadasaurus tropicus se alimenta en un cardumen de peces; a la derecha se observa parte del cuerpo del gran “pez bulldog” Xiphactinus; cerca del fondo se puede observar a un tiburón marisquero Ptychodus mortoni alimentándose de moluscos; nadando libremente se pueden observar algunos cefalópodos como ammonites y baculites. Dibujo Jorge González.

Reptiles marinos

Los registros de reptiles marinos del Cretácico de Venezuela son muy escasos, y las pocas referencias conocidas se corresponden a elementos fragmentarios y desarticulados. El registro más antiguo de reptiles marinos proviene del Cretácico inferior de la Sierra de Perijá, específicamente del Miembro Machiques de la Formación Apón, correspondiéndose a elementos vertebrales de ictiosaurios y un fragmento pelviano referido a una tortuga indeterminada. Los restos de ictiosaurios fueron asignados al género *Platyptergius*; voraces depredadores y ágiles nadadores, que poseían cuerpos hidrodinámicos de casi 6 m de longitud, con una morfología muy parecida a los actuales delfines. De la misma Formación Apón, provienen los restos de la cintura pectoral de un reptil volador (pterosaurio), tentativamente presumible al género *Anhanguera*, el cual es muy común en rocas de esta edad en Brasil. Estos pterosaurios vivían en las zonas costeras, donde posiblemente se alimentaban de peces, tal como lo hacen en la actualidad aves marinas como las gaviotas y pelícanos.

Del Estado Guárico, al sur de Altagracia de Orituco, en rocas asignadas a la Formación Querecual (Albiense Tardío – Santoniense), provienen los restos de un plesiosaurio que fue asignado a una nueva especie *Alzadasaurus tropicus*. Esta especie posee afinidad con los elasmosaurios de cuello largo, los cuales eran reptiles marinos cuyos tamaños corporales superaban los 10 m de longitud y que se creen poseían una dieta muy variada, que incluía peces, moluscos y otros reptiles; también se ha postulado la existencia de algunas especies con hábitos filtradores, tal como lo hacen algunas ballenas en la actualidad. La especie *Alzadasaurus tropicus* fue descrita a finales de la década de los años cuarenta, a partir sólo de elementos postcraneales; por tal motivo una nueva revisión exhaustiva del material, permitiría comparar los mismos con otras especies descritas en los últimos 60 años, lo cual aclararía la

validez taxonómica de dicho material. Del Cretácico superior del Estado Lara (Formación La Luna) y del Estado Barinas (Formación Navay), se conocen los registros referidos a restos parciales y desarticulados de mosasaurios, de los cuales debido a su estado de preservación, no fue posible una asignación taxonómica a nivel de género. Los mosasaurios constituyeron un grupo de reptiles marinos, que por sus características morfológicas del cráneo, han sido relacionados con lagartos terrestres como los varánidos, entre los que se pueden mencionar el actual dragón de Komodo (*Varanus komodoensis*) con más de 3 metros y 70 kilos, habitante de algunas islas de Indonesia ó algunos lagartos más pequeños como los matos (*Ameiva*), muy comunes en toda Venezuela. Los mosasaurios fueron grandes depredadores, con tamaños que superaban los 10 metros de longitud, poseyendo una gran diversidad de géneros, cuya distribución stratigráfica abarcó desde el Cenomaniaco hasta el Mastrictiano, cuando desaparecieron junto con la extinción masiva de fines del Cretácico.

El Ocaso del Cretácico

Al final del Cretácico, aproximadamente unos 65 millones de años atrás, una profunda crisis afectó tanto a los organismos marinos como a los continentales, generando una de las extinciones mejor documentada de la historia de la Tierra. Evidencias de un mineral llamado iridio en sedimentos de finales del Cretácico, el cual está relacionando con los meteoritos, han llevado a postular que ocurrió un gran impacto meteórico en lo que hoy es el Golfo de México, el cual junto a una actividad volcánica mundial excepcionalmente grande, produjo una catástrofe mundial que afectó a la flora y fauna de todo el planeta. Los principales grupos de invertebrados marinos que se extinguieron fueron los ammonites, belemnites, baculites, rudistas, inocerámidos y otros variados grupos de bivalvos y gasterópodos, algunos tiburones, gran cantidad

de especies de peces óseos y casi todos los reptiles marinos. En los continentes se extinguieron la mayoría de los dinosaurios (no aquellos que dieron origen a las aves) y de los pterodáctilos. Luego de esta gran extinción comenzó la diversificación de los mamíferos, los cuales ya existían en el Mesozoico.

CAPÍTULO 8

El Registro Fósil del Cenozoico

Inés Horovitz y Marcelo R. Sánchez-Villagra

El Cenozoico comenzó hace 65,5 millones de años y es la era geológica en que vivimos hoy. Se divide en tres períodos: Paleógeno (desde 65,5 a 23 millones de años), Neógeno (desde 23 a 2,6 millones de años) y el Cuaternario (desde 1,8 millones de años al presente). Las extinciones a fines del Cretácico dejaron disponibles muchos nichos ecológicos y varios grupos de animales vertebrados experimentaron una gran diversificación durante el Cenozoico, incluyendo los mamíferos, las aves, los reptiles, y los peces. Las plantas con flor o angiospermas, influyeron la evolución de los mamíferos y las aves herbívoros al convertirse en una fuente abundante de alimento para ambos grupos.

Con la Era Cenozoica comenzó el registro fósil de los mamíferos modernos, es decir de los grupos de mamíferos que viven en la actualidad, por ejemplo los roedores, los primates, los elefantes y los murciélagos, entre otros.

Al comienzo de la Era Cenozoica y de su primera época, el Paleoceno (65,5-55,8 millones de años), los continentes ya estaban ubicados muy cerca su posición actual, el clima era mucho más cálido que el actual, y había palmeras en Groenlandia y primates en selvas tropicales de la Patagonia. Al comienzo del Cenozoico hubo algunos cambios que tuvieron gran influencia en la evolución de la fauna y flora del continente Americano, siendo el más notorio en el contexto de este libro la formación del istmo de Panamá. A fines del Mesozoico el istmo se formó, pero la conexión se perdió a principios del Cenozoico y América del Sur quedó aislada de su contraparte septentrional y su flora y fauna evolucionaron en

aislamiento. Algunos de los grupos que evolucionaron en América del Sur son los Xenarthra (cachicamos o mulitas, gliptodontes, perezas, megaterios, y osos hormigueros), Didelphidae (comadrijas o rabipelados), Sparassodonta (marsupiales carnívoros extintos como los boriénidos), Meridiungulata (ungulados endémicos de América del Sur, incluyendo notoungulados como *Toxodon* y litopternos como *Macrauchenia*), y Phorusrhacidae (aves forusrácidas no voladoras, aunque recientemente se ha postulado que existieron en África durante el Cenozoico también). La mayoría de los invertebrados marinos se parecían cada vez más a las formas modernas y las angiospermas comenzaron una gran radiación evolutiva. De esta época datan los granos de polen más antiguos que se han podido identificar con seguridad como pertenecientes a pastos; estos granos de polen fósiles provienen de América del Sur y de África. La familia de los pastos o gramíneas incluye actualmente al arroz, el trigo, y el maíz. A fines del Paleoceno el clima se hizo aún más cálido y se produjo un pico de temperatura durante la transición del Paleoceno al Eoceno.

Al principio del Eoceno (55,8 a 33,9 millones de años) el clima seguía siendo cálido y Australia se separó de la Antártida que estaba unida a América del Sur. En cuanto a la evolución biológica, las angiospermas continuaron su gran diversificación durante el Eoceno y los pastos empezaron a ser abundantes. En contraste con otras plantas que crecen solo por las puntas de sus ramas, los pastos crecen además cerca de la raíz y de esa forma representan una fuente abundante y renovable de alimento para los herbívoros. Al principio los pastos crecían a la orilla de los bosques o en la sombra pero eventualmente empezaron a colonizar ambientes abiertos y se hicieron muy tolerantes a la sequía. Aparecieron las sabanas y las praderas y evolucionaron los mamíferos adaptados para correr, como lo antecesores de los caballos actuales y sus parientes. Las praderas son importantes aún hoy en día ya que las mismas ocupan el 20% de la superficie cubierta por vegetación

de nuestro planeta. Los dientes de los mamíferos herbívoros evolucionaron adaptándose a su dieta, ya que los pastos, con su alto contenido de sílice, desgastan los dientes más que otras plantas. A fines del Eoceno el clima se enfrió considerablemente y comenzó un período seco. Los roedores caviomorfos antecesores de los chigüires o capibaras, pacaranas, chinchillas, y conejillos de Indias entre otros, se dispersaron a América del Sur muy probablemente desde África en el Eoceno. En Venezuela los primeros registros de roedores provienen del Mioceno, pero en la región amazónica de Perú se han encontrado restos de roedores de una antigüedad de 41 millones de años.

En el Oligoceno (33,9 a 23 millones de años) el clima tuvo una tendencia al enfriamiento y se supone que esto podría haber causado una reducción en la diversidad del plancton marino, continuando la expansión de las praderas y la diversificación de la fauna que en ellas vivía. En América del Sur los bosques húmedos se expandieron en la Patagonia. La Antártida se separó de América del Sur y se abrió un paso oceánico profundo que rodeó al continente polar. A mediados del Oligoceno hubo una regresión marina mundial y esto posiblemente conllevó una reducción en el número de especies marinas. Durante esta época aparecieron en América del Sur los primates (representados actualmente por monos aulladores o araguatos, capuchinos, entre otros). América del Sur aún estaba aislada de otros continentes en esta época, de manera que la llegada de estos mamíferos, al igual que aquella de roedores en tiempos anteriores del Eoceno, implica una dispersión transoceánica desde África.

El Mioceno (23 a 5,3 millones de años) marca el comienzo de un Período que se caracteriza por un clima más cálido que el del anterior Oligoceno. América del Sur seguía separada de América del Norte. Debido a que la primera se acercaba a la zona de subducción del Océano Pacífico, se empezó a elevar la cordillera de los Andes. También se elevaron cadenas montañosas en América

del Norte, Europa y en el este de Asia. Esta elevación de montañas conllevó la aridez y se expandieron los ecosistemas abiertos, como los desiertos, las praderas y las estepas y se contrajeron los bosques. También se expandió la tundra. En ambientes marinos aparecieron los kelps o bosques de algas. Se produjo un enfriamiento a fines del Mioceno y la diferencia entre veranos e inviernos se hizo más marcada. Se contrajeron los bosques tropicales y se expandieron los bosques de coníferas.

Durante el Plioceno (5,3 a 2,6 millones de años) hubo un enfriamiento y una tendencia a la sequedad globales. Continuó la expansión de praderas y sabanas. La distribución de los continentes era casi igual a la actual, incluyendo la posición de la India. La India solía estar unida a Madagascar y a la Antártida y se separó durante el Mesozoico y migró como una placa separada hacia el norte. Chocó con Asia durante el Plioceno, formando los Himalayas. El cierre del Plioceno, hace 2,6 millones de años, está marcado por un evento de suma importancia para América del Sur: el resurgimiento del istmo de Panamá. La existencia de esta conexión terrestre tuvo consecuencias decisivas para la composición de la fauna moderna del continente americano. Se produjo el *Gran intercambio biótico americano* entre América del Norte y del Sur, es decir que muchas especies que hasta entonces vivían en el hemisferio norte se dispersaron a América del Sur y viceversa. Algunas de ellas fueron exitosas en los nuevos hábitats y sobrevivieron hasta el presente y otras se extinguieron. Más aun, el intercambio aparentemente pudo haber causado la extinción de muchas especies nativas en su propio hábitat original, sobre todo en América del Sur. Esto se puede haber debido a la competencia por alimento, depredación insustentable por parte de las especies invasoras y contagio de enfermedades nuevas. Otro efecto importante de la formación del istmo ocurrió en el ambiente marino. Numerosas especies marinas que tenían una distribución continua entre los dos subcontinentes, se separaron en poblaciones al este y al oeste

del istmo, las cuales dieron surgimiento a especies distintas. Durante el Plioceno además se empezaron a desarrollar los casquetes polares y la Antártida se cubrió de hielo. La tendencia al enfriamiento culminó eventualmente en las glaciaciones del Pleistoceno.

El Pleistoceno (2,6 millones de años a 11.700 años) se caracteriza sobre todo por las glaciaciones que fueron los episodios más recientes de enfriamiento global. Durante esta época la fauna y la flora fueron sumamente parecidas a las actuales y muchas de esas especies aun viven en la actualidad. Pero hubo también muchos mamíferos terrestres de gran tamaño que se extinguieron, como los mastodontes, las perezas gigantes terrestres, los gliptodontes, las macrauchenias, y los toxodontes. Los fósiles del Pleistoceno son abundantes en Venezuela y en general están bien preservados y se los puede datar con precisión. Las diatomeas, los foraminíferos y el polen de esta época son abundantes y brindan valiosa información acerca de los climas del pasado.

El Holoceno comenzó hace 11.700 años y es la época en la que vivimos en la actualidad. Comenzó cuando se terminó la última gran glaciación; desde entonces ha habido cambios climáticos de menor escala, pero en general ha sido una época relativamente cálida.

Influencia humana en el clima actual

La humanidad ha influido el medio ambiente del Holoceno en gran medida. Uno de los efectos más importantes es el reciente calentamiento global, que es un aumento que se ha observado en la temperatura promedio del planeta. El calentamiento global actual es causado por la acumulación de un exceso de gases con efecto de invernadero en nuestra atmósfera, como el dióxido de carbono. La humanidad está liberando grandes cantidades de este gas y las dos fuentes principales son: el carbón que quemamos para producir electricidad y también el uso de otro combustible, el petróleo.

El aumento de temperatura está causando el descongelamiento de los hielos continentales, fenómeno que está causando a su vez la elevación del nivel del mar. Esto pone en peligro a una gran parte de la población mundial que vive en o cerca de la costa. Este cambio en la temperatura mundial está ocurriendo 15 a 40 veces más rápido que los cambios naturales del pasado. Los cambios climáticos naturales son causados en gran medida por las características del desplazamiento y otros movimientos de la Tierra como la excentricidad, la inclinación del eje de rotación y la precesión de la órbita. Los mismos son predecibles matemáticamente y se los conoce como ciclos de Milankovitch. El calentamiento global actual claramente no responde a dichos cálculos: con que la temperatura suba 4°C, la temperatura resultante será la más alta desde el Eoceno, o sea de los últimos 40 millones de años. La temperatura actual es alrededor de 0.5°C más cálida que la temperatura de mediados del siglo XX. El calentamiento global está causando la extinción de especies, ya que muchas de ellas no tienen la capacidad de adaptarse o dispersarse a regiones más favorables a tiempo. Varias poblaciones de anfibios, mariposas, corales y osos polares ya han desaparecido y otras se han reducido sustancialmente debido al calentamiento global. Los ecosistemas de nuestro planeta se mantienen como tales gracias a delicados equilibrios entre especies que dependen unas de otra para subsistir, de manera que a medida que se vayan extinguiendo las especies, esto pondrá en peligro ecosistemas completos.

Registros fósiles del Cenozoico de Venezuela

La Era Cenozoica está representada en numerosas formaciones y localidades en Venezuela. Los ambientes donde se depositaron esos sedimentos son variados, incluyendo ambientes continentales donde se han tomado muestras de polen y se han encontrado fósiles de vertebrados y en raras ocasiones plantas, y ambientes

marinos, con invertebrados y algunos restos de mamíferos marinos.

En Venezuela prácticamente no hay un registro de vertebrados de la primera mitad del Cenozoico. Se han inferido algunas condiciones paleoambientales terrestres a partir de polen fósil, ya que se pueden identificar los granos de polen y de acuerdo a la especie de plantas a las cuales pertenecen los mismos, se puede inferir el tipo de ambiente en que vivieron. Para poder hacer este tipo de inferencia se debe suponer que las preferencias de las plantas en cuanto a su hábitat no han cambiado mucho hasta el presente.

Los paleoambientes marinos se pueden inferir por las especies de invertebrados y peces conservados. La distribución geográfica de los distintos tipos de paleoambientes permite también inferir la ubicación aproximada de la línea costera, la cual ha cambiado su ubicación con el transcurso del tiempo. Este cambio se debe en parte a cambios mundiales en el nivel del mar, conocidos también como cambios eustáticos. Los cambios climáticos son responsables en gran medida de los cambios eustáticos: cuando la temperatura del planeta bajó, los hielos continentales crecieron y por ende bajó el nivel del mar y se produjo una regresión marina, exponiendo terreno que antes estaba sumergido. Los cambios climáticos mundiales se han debido en gran medida a los ciclos de Milankovitch mencionados anteriormente. En períodos más cálidos, hubo una tendencia al descongelamiento de los hielos continentales y por ello el nivel del mar subió y se produjo una transgresión marina, y como consecuencia la superficie terrestre del nuestro planeta disminuyó en relación a la superficie sumergida. En zonas donde no se han conservado invertebrados marinos (especialmente foraminíferos), se pueden usar las asociaciones de especies de plantas (conocidas a través del polen conservado) para diferenciar y conocer la distribución de la vegetación costera y la vegetación continental más alejada de la costa y así inferir dónde se hallaba la costa. Otro factor importante en el cambio de la ubi-

cación de la costa son los fenómenos de subsidencia (o proceso de hundimiento del suelo) y su opuesto, la elevación del terreno en relación al nivel del mar. Se ha inferido que en la zona de Maracaibo hubo una tasa de subsidencia alta durante el Cretácico tardío y el Paleoceno que fue disminuyendo durante el Eoceno temprano hasta ser lenta en el Eoceno medio y tardío.

En las localidades del Paleógeno de Venezuela se ha encontrado polen e invertebrados especialmente. En cuanto al Neógeno, se conocen varias localidades ubicadas en la sub-cuenca de Guárico, y las cuencas de Barinas y Falcón. Una de las que contiene más formaciones sedimentarias es la cuenca de Falcón, con abundantes vertebrados fósiles. La secuencia sedimentaria que mejor se conoce en Venezuela, la secuencia de Urumaco, se encuentra en esta cuenca. Las cuencas sedimentarias de Venezuela contienen petróleo, lo cual ha despertado gran interés en su geología.

Paleoceno

Las formaciones Guasare, Guárico, Humocaró, Los Cuervos y Vidoño, entre otras, incluyen sedimentos fosilíferos que han sido identificados como paleocenos. Guárico y Vidoño se extenderían desde el Cretácico al Eoceno. Todas ellas contienen invertebrados marinos incluyendo variedad de foraminíferos y además, Guasare y Los Cuervos contienen polen.

La Formación Guasare aflora en el Estado Zulia y algunas capas contienen abundantes restos de moluscos bivalvos como *Ostrea* y también se encuentran los bivalvos *Venericardia* y los gastrópodos marinos *Turritella* entre otros, además de abundantes foraminíferos. Esta formación parece ser el producto de depositación de sedimentos en un ambiente marino con influencia deltaica.

La Formación Guárico aflora en los estados Anzoátegui, Guárico y Cojedes. Incluye sedimentos que se habrían depositado desde el Cretácico tardío (Maastrichtense) al Eoceno temprano.

Es una formación marina y en la misma se han identificado numerosas facies o miembros de composiciones muy variadas, incluyendo conglomerados, areniscas, pizarras y calizas entre otros. Algunos de los fósiles encontrados incluyen numerosas especies de foraminíferos, gastrópodos *Turritella*, ostras de concha gruesa y oolitos tubiformes.

La Formación Humocaró aflora en Estado Lara oeste-central. Es de edad paleocena y posiblemente se extiende al Eoceno temprano. Contiene bivalvos marinos *Venericardia* y varias especies de macroforaminíferos.

La Formación Los Cuervos (Paleoceno a Eoceno temprano) aflora en el sudoeste de la cuenca Maracaibo (Colombia y Venezuela), al sur de la Sierra de Perijá, en la Depresión de Táchira y en el flanco norandino. Se han encontrado bivalvos *Diplodonta* o un género similar, ostras, y plantas, además de gran variedad de polen.

La Formación Vidoño (Cretácico a Eoceno temprano) tiene afloramientos a lo largo de la Serranía del Interior de los estados Monagas y Anzoátegui. En la parte superior de esta formación y en la base de la Formación Caratas se han encontrado equinodermos, radiolarios y foraminíferos planctónicos y bentónicos. Representaría un ambiente de paleoprofundidades probables entre 200 y 2000 m.

Eoceno

La Formación Caratas (Eoceno temprano a tardío) aflora en la zona al pie de las montañas del norte de los estados Anzoátegui y Monagas. En esta formación se han encontrado numerosos foraminíferos, los equinoides *Oligopygus curasavicus* y *Echinolampas* sp., ambos emparentados con las galletas de mar, los anélidos poliquetos *Tubulostium clymenoides*, y algas rojas o rodofíceas.

La Formación El Datil (Eoceno medio) aflora en el Estado Nueva Esparta. Consta de foraminíferos, radiolarios, dinoflagelados y una nanoflora calcárea. Se depositó en un ambiente marino profundo de mar abierto.

El Grupo Agua Negra (Eoceno medio a tardío) consta de las formaciones Santa Rita, Jarillal, y La Victoria (listadas de inferior a superior), y aflora en los estados Falcón, Lara y Zulia. En las mismas se han encontrado numerosos moluscos incluyendo gastrópodos, pelecípodos y nautiloideos, algas rojas, briozoarios, espinas y fragmentos de placas de equinodermos y ostrácodos. También se ha encontrado polen en las secuencias media y superior. Se ha inferido que la secuencia inferior se depositó en un ambiente de plataforma continental externa a una profundidad de entre 60 y 80 m, lejos de la costa. La secuencia intermedia fue depositada en ambiente marino de mayor profundidad (hasta 200 m), indicando un máximo transgresivo y el inicio de un ciclo regresivo. La parte superior sugiere una sedimentación en ambiente marino cercano a la costa de poca profundidad, con algunos elementos de agua dulce.

La Formación Pagüey (Eoceno medio), está expuesta en el Estado Barinas. Contiene abundantes fósiles pertenecientes a faunas y floras bentónicas y pelágicas. Se han encontrado foraminíferos, y moluscos pelecípodos (por ejemplo, almejas y ostras) y gastrópodos. Se habría depositado en una variedad de ambientes desde marinos a mixtos marinos y continentales.

La Formación Peñas Blancas (Eoceno medio), aparece en el Estado Anzoátegui. Contiene foraminíferos, equinodermos y moluscos pelecípodos y gastrópodos y es probable que se haya depositado en un ambiente marino profundo.

La formación Roblecito (Eoceno tardío a Mioceno temprano) aflora en el Estado Guárico pero en su mayor parte está en el subsuelo. En esta formación se ha hallado polen, foraminíferos, equinodermos y bivalvos. El ambiente habría sido marino profun-

do, variando desde plataforma media a plataforma externa, con períodos de ambiente de talud durante el Oligoceno.

Oligoceno

La Formación Castillo (Oligoceno tardío y Mioceno temprano), de la cuenca de Falcón, contiene fósiles de polen, vertebrados e invertebrados. Es posible que la secuencia empiece en el Oligoceno tardío o que sea del Mioceno temprano en su totalidad. Esta secuencia está expuesta en la superficie del terreno en los estados de Lara y Falcón. Entre los invertebrados se encuentran macroforaminíferos, foraminíferos béticos y moluscos. Los fósiles de vertebrados provienen en su mayoría de la localidad Cerro La Cruz, al sur de la Serranía de La Baragua, Estado Lara y un importante cocodrilo gharial proviene de la localidad de Siquisique, del Municipio Urdaneta del mismo Estado (ver Scheyer, este libro). Algunos de los grupos representados en ambas incluyen peces catilaginosos como rayas, tiburones (Carcharhinidae), y tiburones comadreja (Hemigaleidae), peces óseos de unas cinco familias distintas, tortugas (Podocnemididae y Trionyochoidea), cocodrilos gavialoideos y varios grupos de mamíferos como toninas rosadas o votos, astrapoteros (ungulados nativos de América del Sur), si-renios, y perezas.

La Formación Naricual (Oligoceno tardío-Mioceno temprano) aflora en el Estado Anzoátegui. Se han encontrado foraminíferos, gastrópodos, bivalvos pelecípodos, moldes de ostrácodos, polen, ichnofósiles, y dos especies de plantas, *Inga* sp. y *Cassia* sp.

La Formación Los Jabillos (Oligoceno) aflora en el Estado Anzoátegui. Contiene foraminíferos bentónicos y plantónicos, bivalvos, gastrópodos, nannoplancton, los icnofósiles *Ophiomorpha*, *Cylidrites* y *Rhizocorallium*, algas coralinas, y placas y espinas de equinodermos. Se habría depositado en ambientes variados inclu-

yendo un ambiente marino litoral con influencia fluvial y también de plataforma externa o talud superior.

El mamífero más antiguo de Venezuela es *Proticia venezuelensis*, del Eoceno o del Oligoceno/Mioceno (existe incertidumbre sobre la procedencia estratigráfica exacta del fósil), un “ungulado” sudamericano herbívoro con dientes que poseían esmalte grueso. Uno de nosotros ha argumentado que este animal, usualmente clasificado dentro de los Pyrotheria, podría estar relacionado a los manatíes (Sánchez-Villagra y colaboradores 2000).



*Figura 8.1. Izquierda: Roberto Lozán contemplando una vértebra de un astrapoterio in situ de la Formación Castillo, en el Estado Lara. Derecha: Afloramientos de la Formación Castillo cercanos a Siquisique en el Estado Lara. De allí provienen restos del gaviál *Siquisiquesuchus venezuelensis*. La foto muestra a Ascanio Rincón y Roberto Lozán en 2002 en el momento de desenterrar los primeros restos de ese animal, mientras que Eleanor Weston toma notas sobre la geología del lugar. Foto Marcelo R. Sánchez-Villagra.*

Mioceno

La Formación Chaguaramas (Mioceno temprano o medio) aflora en el Estado Guárico. Su fauna incluye moluscos de aguas salobres y vertebrados. En la localidad de Quebrada Honda, cerca de Zaraza, se han encontrado restos de astrapotherios (*Xenastrapotherium*), tortugas (originalmente descrita como *Podocnemis* pero muy probablemente representante de algún otro género), gliptodontes (*Boreostemma*) y cocodrilos. Al principio, la Formación Chaguaramas se depositó en un ambiente de pantanos costeros extensos. Más adelante el aspecto de la cuenca cambió convirtiéndose en llanuras expuestas a sequías intermitentes, alternando con depósitos de origen salobre y en algunos casos de ambiente marino.

La Formación Quiamare (Mioceno temprano a medio) tiene la más amplia distribución de afloramientos de todo la parte nororiental y norcentral de Anzoátegui. Esta formación se extiende a lo largo del frente de montañas en los estados Anzoátegui (área de Santa Inés) y Guárico (área de Altagracia de Orituco). Allí se han encontrado foraminíferos bentónicos de aguas salobres o marinos, foraminíferos planctónicos, gastrópodos y bivalvos pelecípodos y ostras. De esta formación proviene un gliptodonte del género *Boreostemma*, del cual se conoce un fragmento mandibular y un caparazón incompleto.

El Grupo La Puerta (Mioceno medio a Plioceno) del Estado Falcón, contiene polen, foraminíferos y restos del mamífero meridiungulado toxodonte *Gyrinodon quassus*, procedente de Hoya de Barranca, a unos kilómetros de Mene de Mauroa. Fue hallado en la parte media del grupo, que sería del Mioceno, a juzgar por la presencia de este género que se restringe a esa época en América del Sur. Se habría depositado durante una época regresiva, empujando con un ambiente de delta con zonas pantanosas y marismas, pasando por un ambiente fluvial con meandros y llanuras fluviales, hasta ambientes costeros hacia el noreste.

La Formación La Pica (Mioceno tardío) del Estado Monagas, contiene foraminíferos, espículas de esponjas, ostrácodos (*Cyterella* sp.), moluscos (*Laeridentalium* sp.) y poliquetos (*Spirorbis* sp.). Se trataba de un ambiente marino somero cercano a la costa.

Las Formaciones Río Parángula (posiblemente Oligoceno tardío a Mioceno medio) y Yuca (posiblemente Mioceno medio) se encuentran en los estados Portuguesa y Barinas. Yuca yace encima de Parángula, por lo que es más reciente. El megatérido *Pseudopreotherium venezuelanum* proviene de la Formación Parángula y fue hallado en estratos de origen fluvial. El cocodrilo sebécido *Barinasuchus arveloi*, del cual se conoce la parte anterior del cráneo y la mitad anterior de la mandíbula, también proviene de esta formación, representando el primer registro de sebécidos de Venezuela. Como otros miembros del mismo grupo, estos cocodrilos no se parecían mucho a los cocodrilos vivientes y su cráneo y sus dientes se parecía más bien a aquellos de algunos dinosaurios carnívoros y otros cocodrilos extintos del Mesozoico. En Yuca se han encontrado hojas de angiospermas, un molar de roedor, los huesos de lo que habría sido un mamífero grande, y restos craneanos y postcraneanos de un sirenio.

La Formación Cantaure (Mioceno temprano) aflora en el Estado Falcón. En esta formación se descubrió una diversa fauna de peces de unas 60 especies, incluyendo nueve especies que no se conocían hasta el momento. Se conoce un gran número de especies de foraminíferos planctónicos y bentónicos para esta formación. También se han encontrado allí numerosos moluscos (más de 150 especies), decápodos, oastrácodos y briozoarios. Esta fauna sugiere que se trató de un ambiente costero estable y de aguas someras.

En la Formación Capadare (Mioceno medio) se encontró un resto de ave fósil en la Cueva del Zumbador, localidad de Cerro Misión, en la zona oriental del Estado Falcón. Se trata de la zona anterior del pico y se cree que es un Pelagornithidae, un grupo

de aves marinas fósiles con distribución mundial que se caracterizaba por poseer estructuras parecidas a dientes en el borde del pico. De la misma formación se conocen foraminíferos bentónicos y planctónicos, moluscos bivalvos y gastrópodos, equinodermos, y ostrácodos. También hay icnofósiles con redes intrincadas de madrigueras de tipo *Thallasinoides*.

De la Formación La Puerta (Mioceno tardío), proviene el primer toxodonte (Mammalia, Notoungulata) que se describió para la zona septentrional de América del Sur, llamado *Gyrinodon quassus*. La localidad donde se encontró *Gyrinodon* se encuentra en la zona oeste del Estado Falcón. La formación también aflora en Estado Zulia. Otros fósiles de la formación incluyen bivalvos pelecípodos, peces, un cocodrilo y tortugas.

La Formación Guamacire (Mioceno medio o superior-Plioceno) aflora en el Estado Lara y se depositó en un ambiente de lagunas costeras. De allí proviene un fósil de ballena que consiste en la parte anterior del cráneo. Se pudo determinar que pertenece al Mioceno por restos del foraminífero *Globorotalia fohsi*, encontrados entre los dientes de la ballena. La localidad donde se encontró la ballena se encuentra en la Quebrada El Abra, Estado Lara.

La Formación Cubagua (Mioceno tardío a Plioceno temprano) aflora en la Península de Araya, Isla Cubagua, Isla Margarita, y en la zona norte de la Península de Paria. Se han encontrado allí foraminíferos planctónicos y bentónicos, diatomeas, nannoflora, y sobre todo dientes y otolitos de peces pertenecientes a 140 especies en 115 géneros y 63 familias de tiburones y peces teleósteos. De esta formación también proviene una tortuga trioníquida o de caparazón blando de la Isla Margarita.

La Formación Betijoque (Mioceno tardío-Plioceno), que aflora en el Estado Trujillo, resulta de interés porque en ésta se han encontrado plantas fósiles como *Blechnum betijoquensis* y *Ficus betijoquensis*.

La Secuencia de Urumaco

La Secuencia de Urumaco, que se depositó desde el Mioceno medio al Plioceno, incluye las Formaciones Socorro, Urumaco, Codore y San Gregorio. Las especies que se han encontrado en Urumaco son numerosas y no mencionaremos a todas ellas aquí. Existen fuentes con listas completas en trabajos analizados en diversos capítulos de este libro, los cuales son citados en la *Bibliografía*. Entre los invertebrados, se han encontrado fósiles de briozoarios, corales, moluscos, equinodermos y crustáceos. También de allí se conocen al menos siete familias distintas de condriictos o peces cartilagosos, o sea el grupo que incluye los tiburones y las rayas, nueve familias de osteictios o peces óseos, al menos dos familias de aves, cuatro familias de cocodrilomorfos, tres familias de ofidios (serpientes), tres familias de tortugas, una o dos especies de cetáceos, tres familias de perezas incluyendo megaterios, un glioptodóntido, un dugóngido, miembros de tres grupos de ungulados autóctonos o meridiungulados de los órdenes Litopterna, Notoungulata y Astrapoteria, y roedores caviomorfos pertenecientes a tres familias. Seguramente se irán agregando más grupos a medida que se hagan más descubrimientos y estudios de esta fauna tan diversidad.

La Formación Urumaco (Mioceno medio a tardío) es una de las formaciones más fosilíferas de Venezuela y por ello profundizaremos en la misma. Esta formación aflora en una planicie semiárida a unos 60 km al oeste de Coro, la capital del Estado Falcón. Hay pequeñas elevaciones y la vegetación es escasa pero el paisaje era muy distinto hace aproximadamente 8 a 6 millones de años. En algunas épocas fue una zona de costa marina, con lagunas costeras y marismas, en otras fue una zona de estuario deltaico y en otras un ecosistema terrestre de sabana. Cada uno de estos ambientes se puede identificar en la secuencia por la presencia de tipos distintos de sedimentos y por la fauna fosilizada y los

distintos tipos se alternan numerosas veces. Aparecen moluscos y peces marinos de aguas someras con restos de cocodrilos, tortugas y bagres de agua dulce que indican un ambiente de pantanal, bagres crucifijos y tiburones sierra que son comunes en los estuarios, y finalmente mamíferos terrestres como megaterios, roedores, astropoterios y notoungulados. Se ha interpretado que en esta zona existía un río que desembocaba en lo que más adelante sería el mar Caribe pero que en esa época era parte del Océano Atlántico que estaba unido al Océano Pacífico por la costa norte de América del Sur. Los sedimentos que descargaba el río en su desembocadura y las corrientes marinas crearon dunas y barras arenosas, las que a su vez dieron lugar a restingas y lagunas costeras. La fauna de este antiguo río, a juzgar por grupos de peces, caimanes, tortugas y toninas, entre otros animales que se han encontrado allí, persiste en el presente en las cuencas de los ríos Orinoco y Amazonas.

Uno de los aspectos más notables de la fauna de Urumaco es el gran tamaño de los animales. Esta fauna tiene muchos elementos en común con faunas tropicales actuales de América del Sur.



Figure 8.2. Reconstrucción del delfín fósil de la Formación Urumaco. La misma es bastante especulativa, puesto que sólo mandíbulas de estos animales se han registrado hasta ahora. No obstante, animales semejantes a las toninas indudablemente vivieron en el Mioceno del Estado Falcón y del Estado Lara. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

Sin embargo, es muy llamativo que no se hayan encontrado restos de tipos muy comunes de roedores que existían en ese entonces cuyas especies son pequeñas, como las ratas espinosas de la familia de los equímidos. Es muy probable que los restos de animales pequeños se hayan perdido por ser más frágiles y livianos, lo cual es de esperar un ambiente de alta energía, donde hay corrientes de agua.

Más allá de los sesgos de conservación y fosilización que hayan podido existir en la zona de Urumaco, la fauna que sí se fosilizó cuenta con algunas de las especies más grandes del mundo. Uno de los más famosos es el roedor neoepiblérido *Phoberomys pattersoni* que pesaba alrededor de 500 kilogramos, o sea que posiblemente tenía un tamaño diez veces mayor que el de un chigüire, constituyendo uno de los roedores extintos más grandes del mundo. Otras formas gigantes también presentaban medidas espectaculares, como el cocodrilo aligatórido *Purussaurus mirandai*, de 11,5 metros de longitud, el gaviálido *Gryposuchus croizati*, que era el miembro más grande de su familia con unos 10 metros de longitud y un peso aproximado de 1.750 kilogramos, y la tortuga podocnemídida más grande del mundo, *Stupendemys geographicus*, cuyo caparazón llegó a medir 3,3 metros de largo. También hubo caracoles de 25 cm, bagres de 1,5 metros y tiburones de 8 metros de largo.

Los gaviálidos de Urumaco representan descubrimientos inesperados ya que los gaviálidos actuales se encuentran sólo al sur de Asia. Su presencia en el Mioceno de Venezuela es un ejemplo de una amplia distribución en América del Sur, registrada por muchos otros fósiles en el continente. La causa de la extinción de estos cocodrilos comedores de peces es desconocido.

En cuanto a invertebrados de Urumaco, se han preservado numerosas conchas de moluscos, principalmente bivalvos y algunos gastrópodos en calizas coquinoideas y en areniscas. La formación no es muy rica en cuanto a microfósiles y contiene algunos fo-

raminíferos bentónicos y muy pocos planctónicos en el miembro medio, lo cual sugiere un ambiente marino somero.

Plioceno

La Formación La Vela (Plioceno temprano) aflora en el Estado Falcón. En ésta se han encontrado foraminíferos planctónicos y bentónicos, numerosos bancos de *Ostrea*, y otros invertebrados aislados, incluyendo otros bivalvos y gastrópodos.

La Formación Caigüire (Plioceno y Pleistoceno) aflora en el Estado Sucre. Los foraminíferos en la Formación Caigüire son escasos y poco diagnósticos; sin embargo se han encontrado alre-

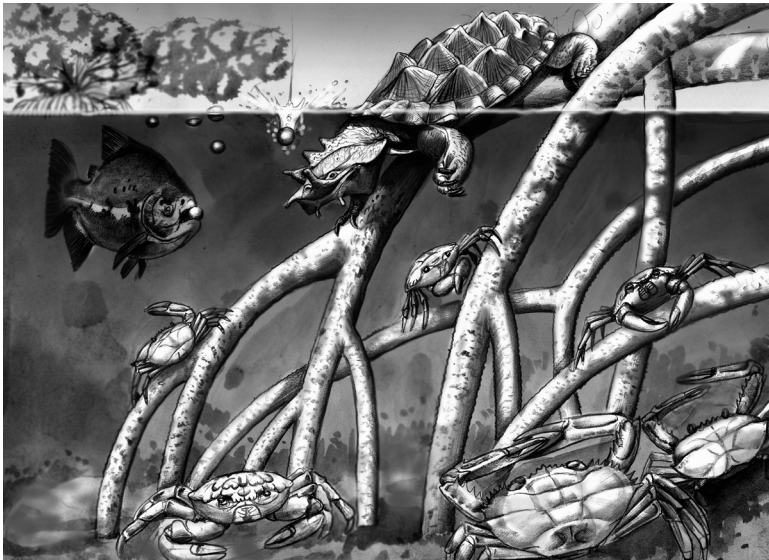


Figure 8.3. Reconstrucción de un ambiente de manglares en el Mioceno tardío de Falcón (Urumaco), mostrando la tortuga matamata *Chelus lewisi*, la cachama *Colossoma macropomum*, y diversos cangrejos. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

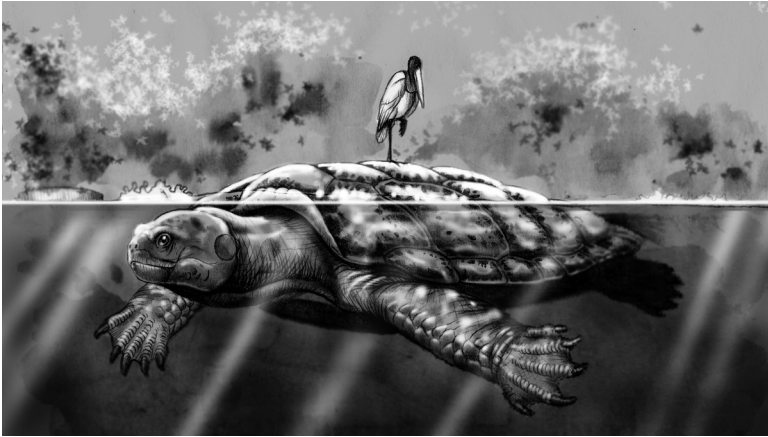


Figure 8.4. Reconstrucción de la tortuga gigante Stupendemys geographicus. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

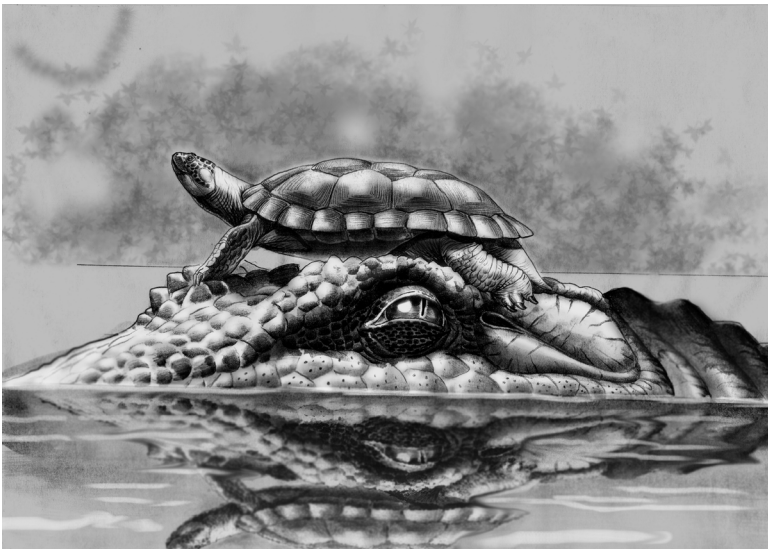


Figure 8.5. Reconstrucción de un ejemplar relativamente pequeño de la tortuga Bairdemys venezuelensis, encima de la cabeza de un cocodrilo gigante del género Purussaurus. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

dedor de 30 especies de bivalvos, 20 de gastrópodos, además de corales y balánidos.

La Formación Paraguaná (Plioceno temprano) aflora en el Estado Falcón. Contiene foraminíferos y bivalvos y gastrópodos en abundancia. Además se han encontrado algas, equinodermos, crustáceos, briozoarios y peces cartilaginosos.

La Formación Tuy (Plioceno y Pleistoceno) tiene afloramientos en Estado Miranda y contiene faunas que se ha inferido habrían vivido en agua dulce. Los fósiles hallados incluyen dientes, escamas, espinas de peces, ostrácodos, gastrópodos, e impresiones de hojas y tallos de plantas acuáticas sin determinar.



Figure 8.8. La muy diversa fauna de vertebrados de la Formación Urumaco se extinguió en casi su totalidad a finales del Mioceno. Probablemente las especies que sobrevivieron y dejaron descendientes lo hicieron en otras regiones donde se encontraban. Las causas de semejante extinción no son conocidas, pero muy probablemente estuvieron relacionadas con los importantes cambios climáticos e hidrográficos que se registraron en las formaciones sedimentarias en el norte de Falcón en el Plioceno y el Pleistoceno. Dibujo de Jorge González.

Pleistoceno

La Formación Carvajal (Pleistoceno) aflora en Estado Trujillo. Se depositó en un ambiente terrestre y contiene fragmentos de dientes y un fémur de un megatérido y una falange de un *Mylodon* (ambos perezas terrestres). Además se han encontrado vértebras, costillas, metápodos, falanges y otros restos óseos de mamíferos de gran tamaño.

La Formación Los Roques (Pleistoceno tardío) aflora en Dependencias Federales (Archipiélago Los Roques) y contiene foraminíferos bentónicos, una gran diversidad de bivalvos pelecípodos y gastrópodos, y también hexacorales, octocorales, hidrozoarios, algas coralinas, algas calcáreas verdes y equinodermos.

La Formación Mare (Pleistoceno) tiene afloramientos en el Distrito Federal. Contiene abundantes fósiles, sobre todo gastrópodos (más de 160 especies), y en menor cantidad bivalvos pelecípodos, escafópodos, poliquetos, cirripedios, y briozoarios. También contiene foraminíferos en abundancia, todos pertenecientes a especies que existen en la actualidad.

La Formación Playa Grande (Pleistoceno) también aflora en el Distrito Federal. Es menos diversa que la formación Mare pero se encuentran representados la mayoría de los grupos mencionados para la misma.

Localidades de Taima Taima, Muaco, Quebrada Ocando y Cucurucuhú, Pleistoceno tardío: Este conjunto de localidades se encuentra al noreste del Estado Falcón. En ellas se ha encontrado una fauna nativa de América del Sur que sobrevivió la transición del Neógeno al Cuaternario y otras especies (y descendientes de las mismas) que inmigraron de América del Norte al formarse en su totalidad el istmo de Panamá durante esa transición, hace aproximadamente 2,6 millones de años. Estas localidades tienen fósiles y restos arqueológicos. En algunas de ellas se han encontrado artefactos que pudieron haber servido para cazar la megafauna asociada. Todas

estas localidades están cerca de algún pozo u ojo de agua. Se ha especulado que cuando los animales iban a tomar agua a estos ojos de agua los humanos aprovechaban a cazarlos. Algunos de los fósiles que se han encontrado en estas localidades incluyen una gran variedad de mamíferos de varios órdenes: los xenartros están representados por perezas gigantes incluyendo los megaterios, además de gliptodontes y armadillos gigantes; carnívoros como los osos de América del Sur, lobos, jaguares y zorrinos; una especie de notoungulados toxodóntidos y otra de liopternos macrauquénidos; artiodáctilos como el camélido *Paleolama* y dos especies de ciervos; finalmente existen también gonfoterios, parientes de los elefantes actuales. También se ha encontrado una especie de tortugas testudínidas y otra de ophidios vipéridos.

El hallazgo del oso de América del Sur *Arctotherium wingei* en la localidad de Muaco es de particular interés. La misma especie también se encontró en la Cueva del Guácharo en el noreste de Venezuela. Los sedimentos que contienen estos fósiles son del Pleistoceno tardío, más recientes y septentrionales que las otras localidades donde se han encontrado otros restos de ésta y las otras cuatro especies de este género de osos de América del Sur. Es interesante que una especie que seguramente se originó más al sur, haya sobrevivido en una zona de latitud más baja que su zona de origen.

Otro caso interesante es el hallazgo del género *Glyptotherium* de gliptodontes, ya que el mismo no se había encontrado antes en América del Sur. Se creía que el mismo había evolucionado en América del Norte como descendiente de gliptodontes que habían emigrado de América del Sur. El gran significado de este importante fósil es analizado por Fiona Straehl y colaboradores en otro capítulo de este libro.

Cuenca de Barquisimeto, Pleistoceno tardío-Holoceno: Se encontraron depósitos con abundantes megaterios, mastodontes y toxodontes cerca de San Miguel. En la zona de Quíbor, Tocuyo y

Sanate hay más de veinte localidades con restos de vertebrados. Algunos de los fósiles se encuentran ahora en las colecciones del Museo Arqueológico de Quíbor y otros en el Museo de Ciencias de Caracas.

Holoceno

Las Capas de Ojeda (Holoceno) exhiben diatomeas, bivalvos pelecípodos, evidencias de bioturbación, polen, algas, hongos, y esporas. Estos restos han permitido reconstruir la vegetación, incluyendo una vegetación herbácea y otra boscosa en distintas facies, y también la existencia de una laguna con períodos alternantes de lluvias y sequías.

Conclusiones

Esta revisión no exhaustiva sobre el registro fósil de Venezuela de los últimos 65 millones de años sirve para resaltar algunos de los muchos y diversos descubrimientos, frutos de muchos esfuerzos de campo y estudios posteriores. La fauna de Urumaco recibe en este libro un tratamiento especial debido a su gran significado para entender la evolución de los animales vertebrados de Venezuela. El trabajo continuo de muchos investigadores puede arrojar una visión completa de los fósiles de una región, y es de esperar que en un futuro Urumaco sea sólo uno de muchos ejemplos de la gran diversidad de biotas fósiles en Venezuela.

CAPÍTULO 9

Paleobotánica: Plantas del Pasado Geológico

Erika González-Akre

La paleobotánica, o el estudio de plantas fósiles es una herramienta indispensable para el análisis del clima y de los ecosistemas del pasado geológico. El estudio de plantas fósiles tanto a nivel microscópico (polen y esporas) como macroscópico (hojas, tallos, flores y frutos) es necesario para el entendimiento de los factores que modelaron el origen de las plantas actuales, patrones de distribución geográfica y diversidad vegetal. Macrorestos fosilizados de plantas proporcionan un inventario principalmente de especies arbóreas y arbustivas que permiten una reconstrucción detallada de la vegetación en la proximidad de la cuenca deposicional (1 km²) a diferencia de asociaciones polínicas de la cual se extrae información de las especies presentes en un área mayor (10 o más km²); de allí la importancia en el estudio de macrofósiles foliares cuya preservación refleja indudablemente la vegetación que creció *in situ*. Las diferentes hipótesis planteadas para explicar la diversidad florística moderna han impulsado un mayor interés en la investigación de la vegetación fósil del Neotrópico. No obstante existe una gran carencia en estudios paleobotánicos en el norte de América del Sur, siendo bien escasos en Venezuela. En este capítulo se discute el estado actual del conocimiento de macrofósiles de plantas, haciendo énfasis en la ocurrencia de angiospermas o plantas con flores y su utilización como indicadores paleoclimáticos y paleoambientales.

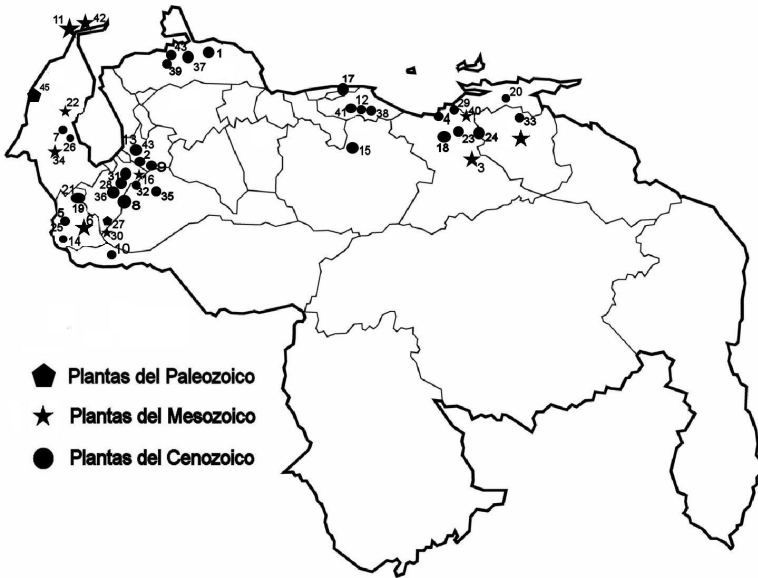
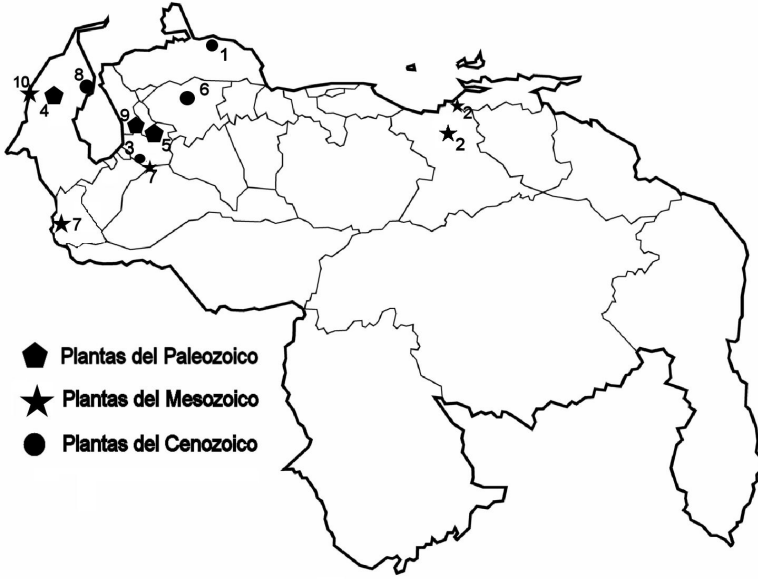
Macrofósiles vegetales en Venezuela

El estudio de macrofósiles vegetales en Venezuela se remonta a la segunda década del siglo XX. Las primeras publicaciones donde se diagnostican y nombran fósiles vegetales aparecieron en 1850 y 1919, en las cuales se describen parcialmente plantas del Cretácico en el oriente del país. Pese a estas tempranas publicaciones apenas unos 40 trabajos paleobotánicos fueron publicados en 155 años (1850-2005) basados en solo diez formaciones sedimentarias. Según el Léxico Estratigráfico de Venezuela se infiere que existen al menos 45 unidades sedimentarias donde ocurren fósiles de plantas, reflejando el alto potencial de estudios paleobotánicos que se tiene en el país, sin incluir los depósitos de asfalto (por ejemplo Mene de Inciarte, El Breal de Orocuál) los cuales son igualmente prolíficos.

Figura 9.1. Formaciones geológicas con contenido macroflorístico en Venezuela. A) Unidades sedimentarias en las que se han descrito fósiles vegetales para Venezuela. B) Unidades donde se mencionan restos de plantas, potencialmente explorables desde un punto de vista paleobotánico.

A) Formaciones: 1. Agua Clara (?). 2. Barranquín. 3. Betijoque (?). 4. Campo Chico. 5. Carache. 6. Castillo. 7. La Quinta. 8. Misoa (?). 9. Palmarito. 10. Tinacoa.

B) Formaciones: 1. Agua Clara. 2. Betijoque. 3. Canoa. 4. Capiricual. 5. Carbonera. 6. Catatumbo. 7. Ceibote. 8. Cobre. 9. Esnujaque. 10. Guafita. 11. Guasasapa. 12. Guatire. 13. Isnotú. 14. La Cope. 15. La Pascua. 16. La Quinta. 17. Las Pailas. 18. Las Piedras. 19. León. 20. Los Arroyos. 21. Los Cuervos. 22. Macoita. 23. Merecure. 24. Mesa. 25. Mirador. 26. Misoa. 27. Mucuchachi. 28. Mucujun. 29. Naricual. 30. Navay. 31. Palmar. 32. Parángula. 33. Quiriquire. 34. Río Negro. 35. Río Yuca. 36. San Javier. 37. San Luis. 38. Siquire. 39. Socorro. 40. Taguarumo. 41. Tuy. 42. Uipana. 43. Urumaco. 44. Valle Hondo. 45. Caño del Noroeste.



Evidencias de la evolución paleoflorística en los Andes del Norte

El mayor número de trabajos paleobotánicos de Venezuela se concentran en la descripción de plantas más primitivas que las angiospermas. Grupos como *Lycophyta* y *Cladoxilopsida* (análogos modernos corresponden a los licopodios), cuyo surgimiento y desarrollo ocurrió en la era Paleozoica, han sido descritos en la Cordillera Andina y en la Sierra de Perijá. Las plantas más antiguas conocidas en Venezuela corresponden a aquellas descritas para el Devónico de la Sierra de Perijá (Formación Campo Chico). Estos fósiles de plantas con una fisionomía muy primitiva pertenecen a los grupos *Lycophyta*, *Cladoxilopsida*, *Zosterophyllopsida* e *Iridopteridales* y han sido asociados con fósiles reportados en Norteamérica y Europa. Específicamente en la Cordillera de Mérida existen evidencias de plantas fósiles del Neopaleozoico - Carbonífero y Pérmico (formaciones Carache, Palmarito y Mucuchachí). Estas floras paleozoicas se relacionan con la provincia florística euroamericana, respondiendo principalmente a la configuración paleogeográfica durante el Neopaleozoico, donde la porción septentrional de América del Sur y la porción sur de Laurasia se encontraban en la misma faja latitudinal comprendida entre 0° y 10° Sur. Dicha configuración permitió un mayor intercambio con elementos florísticos del hemisferio norte, siendo su relación muy pobre con elementos desarrollados en la denominada Gondwana Tropical. No obstante, existen ciertas discrepancias en la composición de la paleoflora de dos importantes formaciones andinas, la Formación Carache (Carbonífero tardío) conformada por taxa de origen euroamericano y la paleoflora de la Formación Palmarito (Pérmico temprano) compuesta por especies representantes de regímenes áridos a semiáridos. Este tipo de plantas fueron comunes en el área central de la Pangea, por lo cual ambas paleofloras formarían parte del mismo dominio denominado Gondwana tropical.

En relación a las plantas del Mesozoico, la separación de Pangea durante el Cretácico tardío, el aislamiento del continente Sudamericano y el surgimiento del arco de las Antillas provocaron especiación (por evolución independiente del continente Africano) y un intercambio florístico importante para toda la región neotropical. El surgimiento de la flora neotropical moderna podría remontarse a finales del Cretácico y comienzos del Paleógeno, con el predominio de grupos como palmas (*Mauritiaceae*), bellacos (*Bombacaceae*) y mangles (*Rhizophoraceae*). Lamentablemente en Venezuela no se han reportado fósiles vegetales de angiospermas de edad cretácica, solo plantas pertenecientes a los grupos de helechos (Pteridophyta), cicas y palma sagu (*Cycadaceae*) y coníferas (Coniferales) en las formaciones Barranquín (Estado Anzoátegui) y La Quinta y Tinacoa, en la Sierra de Perijá, estas dos últimas de edad jurásica.

El evento geológico de mayor importancia para la evolución vegetal en el Neotrópico ocurrió durante el Cenozoico y corresponde al levantamiento de los Andes. Las conexiones geográficas de América del Sur con la Antártica, Australia, África, Mesoamérica y Norteamérica, el paleoclima y los diferentes episodios orogénicos fueron factores determinantes en la evolución de la vegetación y biogeografía de las angiospermas, en particular la aparición de las plantas y bosques tropicales modernos. No obstante, existen evidencias palinológicas sobre la existencia de paleofloras de tierras bajas tropicales durante el Eoceno, Oligoceno y Mioceno, previo al levantamiento de la cordillera andina. Durante el Oligo-Mioceno en la región andina venezolana, las temperaturas debieron ser más cálidas que las actuales como se ha evidenciado en otras partes del mundo, por lo cual para ese intervalo ya se habría desarrollado una vegetación de tierras bajas tropicales similar a la que se encuentra en la actualidad en las zonas pantanosas en el norte de los Andes y en la cuenca del Amazonas. Los eventos ocurridos durante el Mioceno, relacionados principalmente con

los primeros pulsos del levantamiento de los Andes del norte, habrían estimulado la explosión de los taxa centrados en los Andes siendo este un importante foco andino de evolución de la flora neotropical. Igualmente cambios climáticos hacia finales del intervalo Mioceno, con una disminución de las temperaturas a nivel global, ocasionarían una migración de elementos tanto australes como holárticos a estas elevaciones las cuales para el momento ya habrían alcanzado unos 1000 msnm. El surgimiento del istmo de Panamá durante el Plioceno y el consecuente intercambio de ele-

Familia	Taxón	Nombre común	Edad	Estado
Anacardiaceae	<i>Tapirira lanceolata</i>	Caoba , jobo, cedrillo	M	Zu, Fa
Anacardiaceae	<i>Tapirira trinitiana</i>	Caoba, jobo	M	Zu
Annonaceae	<i>Annona sphaer.</i>	Guanábana	M	Zu, Fa
Annonaceae	<i>Annona guppyi</i>	Guanábana	M	Tr
Apocynaceae	<i>Apocyno. salvadorensis</i>	Cáñamo amer.	M	Zu, Tr, Fa
Apocynaceae	<i>Apocyno. cf. texensis</i>	Cáñamo amer.	E	Zu
Apocynaceae	<i>Apocyno. salvador.</i>	Cáñamo amer.	M	Tr
Arecaceae	<i>Sabalites</i> sp.	Palma	M	Tr
Bignoniaceae	<i>Bignonia zuliana</i>	Apamate	M	Zu
Bignoniaceae	<i>Pleonotoma miocenica</i>	Cuatro filos	M	Tr
Burseraceae	<i>Burserites venezuelana</i>	Indio desnudo	M	Tr
Burseraceae	<i>Simaruba miocenica</i>	Indio desnudo	M	Tr
Burseraceae	<i>Burserites fayetensis</i>	Indio desnudo	E	Zu
Caesalpiniaceae	<i>Cassia longifolia</i>	Cañafístola	M	Tr
Caesalpiniaceae	<i>Cassia zuliana</i>	Cañafístola	M	Zu
Cecropiaceae	<i>Coussapoa villosoides</i>	Curamito	M	Tr
Combretaceae	<i>Combretum stephensoni</i>	Desprecio, ojo de mono	M	Zu
Cycadaceae	<i>Zamia</i> sp.	Zamia, Zimciba	M	Tr
Fabaceae	<i>Legumin. entadaformis</i>	Legumbres	M	Tr
Fabaceae	<i>Legumin. venezuelensis</i>	Legumbres	M	Tr
Fabaceae	<i>Sophora marana</i>		M	Zu
Fabaceae	<i>Sophora salvadorana</i>		M	Tr
Heliconiaceae	<i>Heliconia elegans</i>	Ave del paraiso	M	Tr
Hernandiaceae	<i>Hernandia tongi</i>	Burio	M	Zu
Lauraceae	<i>Persea</i> sp.	Aguacate	M	Zu
Lauraceae	<i>Nectandra areolata</i>	Laurel	M	Zu
Lauraceae	<i>Persea coriaceae</i>	Laurel	M	Fa

mentos florísticos de origen holártico y austral-antártico, el cese de la orogénesis de la cordillera andina hasta alcanzar su altura actual y las diferentes glaciaciones ocurridas en el Plio-Pleistoceno y Cuaternario darían lugar a la vegetación de los Andes del norte y de la región neotropical en general. En el caso específico de paleofloras en la región andina para Venezuela, previos autores han reportado la ocurrencia de fósiles representantes de familias de plantas de origen netamente tropical en los estados Zulia, Falcón y Trujillo durante el Eoceno y Mioceno. Muchos de estos

Familia	Taxón	Nombre común	Edad	Estado
Meliaceae	<i>Cedrela jacksonia</i>	Cedro	E	Zu
Mimosaceae	<i>Entada boweni</i>	Pachaco	E?	Tr
Mimosaceae	<i>Inga</i> sp.	Guamo	M	Zu, Tr, Fa
Mimosaceae	<i>Inga eolaurina</i>	Guamo	M	Zu?
Mimosaceae	<i>Inga reissi</i>	Guamo	M	Zu
Moraceae	<i>Ficus betijoquensis</i>	Matapalo	M	Tr
Moraceae	<i>Ficus americanifolia</i>	Matapalo	E	Zu
Piperaceae	<i>Piperites cordatus</i>	Anisillo, anis	M	Tr
Poaceae	<i>Poacites</i> sp.	Gramas, paja común	M	Zu
Polypodiaceae	<i>Blechnum betijoquensis</i>	Helechos	M	Tr
Polypodiaceae	<i>Meniscium wolfei</i>	Helechos	M	Tr
Rhizophoraceae	<i>Rhizophora boweni</i>	Mangle	M	Tr
Rubiaceae	<i>Condaminea ? grandifolia</i>	Caratu	M	Zu
Rubiaceae	<i>Sabicea asperifolia</i>	Mullaca	M	Tr
Sapotaceae	<i>Achras calcicolafolia</i>	Nispero	M	Tr, Fa
Sapotaceae	<i>Chrysobalanus venezuel.</i>	Icaco, caco	M	Zu
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum preoliv.</i>	Icaco, caco	E	Zu
Styracaceae	<i>Styrax lanceolata</i>	Estoraque	M	Fa
Symplocaceae	<i>Antholithus venezuel.</i>	Azulejo	M	Tr
Trigoniaceae	<i>Trigonia varians</i>		M	Zu, Tr, Fa

Tabla 9.1. Macrofósiles vegetales del Cenozoico descritos para la región andina y oriental de Venezuela. Abreviaciones: amer., americano; Apocyno., Apocynophyllum; Legumin., Leguminosites, preoliv. preoliviforme; salvador, salvadorensis; sphaer., sphaerocarpaceae; venezuel., venezuelensis.

taxa, especialmente del Eoceno, han sido asignados como registros tempranos de angiospermas que potencialmente indicarían la ocurrencia de bosques lluviosos tropicales. Muchos de los taxa fósiles reportados para los Andes del norte tienen mayor afinidad biogeográfica con familias centradas en los propios Andes, Norteamérica y Amazonas, en contraste con los bosques tropicales de tierras bajas constituidos principalmente por elementos florísticos presentes en la actualidad en la cuenca amazónica.

Macrofósiles vegetales como indicadores del paleoclima y paleoambiente

A partir de los años 90 la implementación de métodos de análisis paleoecológicos y paleoclimáticos basados en la fisionomía de la vegetación, especialmente aquellos enfocados en la morfología de improntas foliares (impresión de hojas en el sedimento) han constituido una herramienta fundamental para la interpretación del clima y ecología del pasado. Conociendo la relación actual entre el clima y la vegetación se han propuesto varios modelos numéricos para estimar la temperatura y precipitación en paleofloras con base en las características morfológicas de improntas fósiles. Dicho análisis se basa en la correlación actual establecida entre los caracteres morfológicos de las hojas y algunas variables climáticas, considerando la temperatura y la precipitación media anual como los elementos que mejor definen la climatología de un área. Algunos de los caracteres correlacionados directamente con el clima corresponden con el tamaño de la hoja, configuración del margen, ápices acuminados, patrón de venación, textura, y forma del ápice y base de la hoja.

Reconstrucción del paleoclima basado en impresiones foliares

En numerosos trabajos se ha establecido y demostrado la relación entre la fisionomía foliar y las condiciones climáticas y ambientales en bosques modernos y su extrapolación hacia floras del pasado, quedando demostrado que la fisionomía de la vegetación tiende a caracterizar el clima de una región independientemente de su composición florística. En el análisis de las relaciones entre el clima y la vegetación se ha observado que la precipitación guarda una relación directamente proporcional con el área foliar y que el porcentaje de hojas con borde entero se relaciona positivamente con las temperaturas medias anuales. De esta manera se han establecido relaciones matemáticas entre los caracteres morfológicos foliares y algunos parámetros climáticos. Incluso se maneja la hipótesis de que esta relación entre la morfología foliar y el clima no ha cambiado significativamente desde el Cretácico tardío, por lo cual floras fósiles desde entonces pueden compararse con floras modernas.

El establecimiento de modelos matemáticos para el uso de la morfología foliar como indicador y predictor paleoclimático se ha realizado básicamente en zonas templadas de Norte América, sur de América del Sur y Asia, en latitudes mayores a los 25° Norte y Sur. Esto ha generado una subestimación o sobreestimación en el cálculo de los valores térmicos anuales en las zonas tropicales, debido a que estas ecuaciones, construidas con datos de regiones extratropicales, incluyen localidades donde se experimentan muy bajas temperaturas en comparación con las temperaturas medias registradas en el trópico. Sin embargo, algunas investigaciones realizadas en zonas tropicales han demostrado que la relación entre los rasgos foliares y el clima en el trópico no difiere de la relación encontrada en áreas extratropicales. Esta analogía responde a la fisionomía foliar la cual refleja una respuesta convergente a condiciones climáticas en diferentes familias de plantas donde la

relación entre el clima y las formas de las hojas muestran convergencia hacia algunas de sus características a través de una morfología funcional común. Por ejemplo el predominio de ápices acuminados en diferentes linajes indicaría la existencia de altas precipitaciones en un área. Así, esta relación entre las características morfológicas foliares y el clima es tanto cuantificable como consistente dentro de un amplio rango ecológico y geográfico, existiendo ciertos patrones en la distribución de los atributos foliares en la vegetación moderna. Tradicionalmente se han empleado dos enfoques para la inferencia del paleoclima de un área sustentados en el conjunto de improntas foliares de una asociación fósil:

1) *Enfoque fisionómico (no taxonómico)*: Diversos estudios en bosques modernos sugieren que el porcentaje de hojas con borde entero guarda una relación lineal con temperaturas medias anuales mientras que el tamaño de la hoja guarda una relación positiva con los valores de precipitación. Conociendo esta relación entre el clima y la vegetación algunos autores han planteado modelos numéricos a partir de la aplicación de análisis univariado o multivariado para estimar el paleoclima con base en las características foliares, entre estos análisis se destacan:

a) *Análisis del margen*: técnica univariada fundamentada en la proporción de taxa con margen entero para la determinación de los valores de temperatura de una comunidad vegetal.

b) *Análisis del área foliar*: Al ser el tamaño y forma de las hojas enormemente sensibles a las condiciones de humedad se definió el cálculo de la precipitación como una ecuación producto de la relación lineal entre el área foliar y la precipitación. Se infiere que la proporción de los diferentes tamaños de hojas encontrados en una asociación fósil arroja un estimado de la precipitación.

c) *Programa multivariado para análisis de clima basado en hojas, CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program)*: técnica multivariada sustentada en la cuantificación de 31 caracteres de la ar-

quitectura foliar en hojas de dicotiledóneas leñosas de una comunidad vegetal actual para la obtención de parámetros climáticos. Algunos autores han hecho mención sobre la inaplicabilidad de esta técnica en áreas tropicales ya que el set de datos morfológicos que maneja esta herramienta está construido principalmente por elementos florísticos de zonas templadas sin alcanzar los requerimientos necesarios para una comparación con localidades exclusivamente tropicales.

2) *Enfoque taxonómico*: Este método se basa en el establecimiento del “relativo más cercano” el cual consiste en la extrapolación de tolerancias climáticas de especies modernas con sus análogos fósiles. Esta técnica ha sido criticada ya que exige una correspondencia taxonómica exacta de las especies fósiles con especies modernas, la cual muchas veces podría ser errónea. Otro de los problemas en la aplicación de esta metodología, radica en la determinación de los requerimientos y tolerancias climáticas de las especies modernas, que en el trópico tiende a ser sumamente grande.

Reconstrucción paleoecológica basado en la impresión de hojas

La información preservada en una asociación fosilífera puede llegar a ser interpretable en términos ecológicos manejados en la actualidad. El término tafonomía en una comunidad vegetal incluye procesos asociados a la abscisión inicial de una parte de la planta, su transporte al lugar de depositación, su incorporación al sedimento y su eventual litificación. Las interpretaciones de los aspectos tafonómicos asociados a una paleoflora se sustentan en estudios sobre la dinámica foliar en bosques modernos, una vez que la hoja es separada de la planta e incorporada al sedimento. Por ejemplo, algunos autores han demostrado a través de observaciones realizadas en la hojarasca de bosques húmedos mo-

ternos del trópico, que la fuente de restos foliares corresponde principalmente a dicotiledóneas arbóreas localizadas sobre dichos depósitos de hojas.

No obstante, diversos factores pueden alterar la preservación de la diversidad en la comunidad vegetal, siendo los procesos tafonómicos (procesos previos a la fosilización) prácticamente imponderables en el análisis del registro fósil, afectando incluso la composición taxonómica de una flora fósil. Entre estos factores se encuentra que: 1) no todas las plantas son fosilizadas; 2) existe una preservación diferencial controlada por la selección hidrodinámica entre los tamaños de hojas: hojas pequeñas predominan en comparación con hojas grandes; 3) los procesos de transporte generan destrucción de los órganos de la planta por ruptura mecánica; 4) existe una sobre-representación de hojas más resistentes o de especies dominantes de la comunidad vegetal en el lugar de depósito; 5) las hojas grandes (macrofilas y megafilas) son más propensas a ser removidas y fracturadas antes de formar parte del sedimento; y 6) el muestro de fósiles ha sido insuficiente o podría estar sesgado por la selección de impresiones mejor preservadas. Atendiendo a todas estas observaciones es posible que a partir del estudio de la morfología y estado de preservación de los fósiles se llegue a una aproximación de los procesos tafonómicos responsables del conjunto fosilífero.

Un ejemplo de la reconstrucción del clima y vegetación a través de plantas fósiles: La Formación Palmar en Los Andes de Venezuela

Con base en una serie de macrofósiles vegetales de la Formación Palmar (Mioceno temprano-medio) se planteó su estudio sistemático y morfológico para conocer la composición florística y paleoclima de este sector de los Andes venezolanos durante el Mioceno temprano (~23-16 Ma). La Formación Palmar constituye

una de las unidades sedimentarias que se depositó previo al levantamiento final de los Andes del norte, de allí que el estudio de sus fósiles vegetales permitió el análisis de una posible relación con floras de la cuenca del Río Orinoco, de acuerdo a la configuración paleogeográfica del área durante el Neógeno. Los datos extraídos a partir de las descripciones morfológicas de los fósiles permitió la evaluación de la comunidad vegetal bajo dos perspectivas: por una parte el análisis de las condiciones paleoclimáticas del área y por otra el análisis del índice de diversidad paleoecológica. De acuerdo a los requerimientos ecológicos de las familias de plantas modernas con las cuales se encontró afinidades morfológicas en la paleoflora de la Formación Palmar se planteó que el conjunto paleoflorístico representa un tipo de vegetación de bosques de tierras bajas. Tomando en cuenta el componente taxonómico, tafonómico y fisionómico extraído del análisis de la paleoflora se concluyó que esta representa una mezcla de elementos provenientes de las zonas de vida *bosque húmedo tropical* y *bosque seco tropical*, donde hubo una gran influencia de elementos florísticos de amplia distribución tropical y neotropical. En cuanto a los parámetros climáticos calculados en la paleoflora se infirió una precipitación alrededor de los 1.000 mm anuales y una temperatura media anual de 28° C +/-2, valores que evidentemente afectaron la morfología foliar y su adaptación a condiciones cálidas. Las estimaciones paleoclimáticas en la paleoflora, donde se infieren temperaturas más elevadas que las actuales, además del desarrollo de una paleoflora de dominio tropical, soportan el modelo de calentamiento durante el Mioceno. Tanto el enfoque fisionómico como el florístico permiten inferir condiciones climáticas de tipo cálido. Las características tanto fisionómicas como paleoflorística de la paleoflora mostraron diferencias con la flora actual que crece en el área donde se exponen estas rocas, descrita como vegetación de bosque sub-montano. Asimismo no cabe duda que los diferentes fragmentos foliares descritos podrían corresponder a una

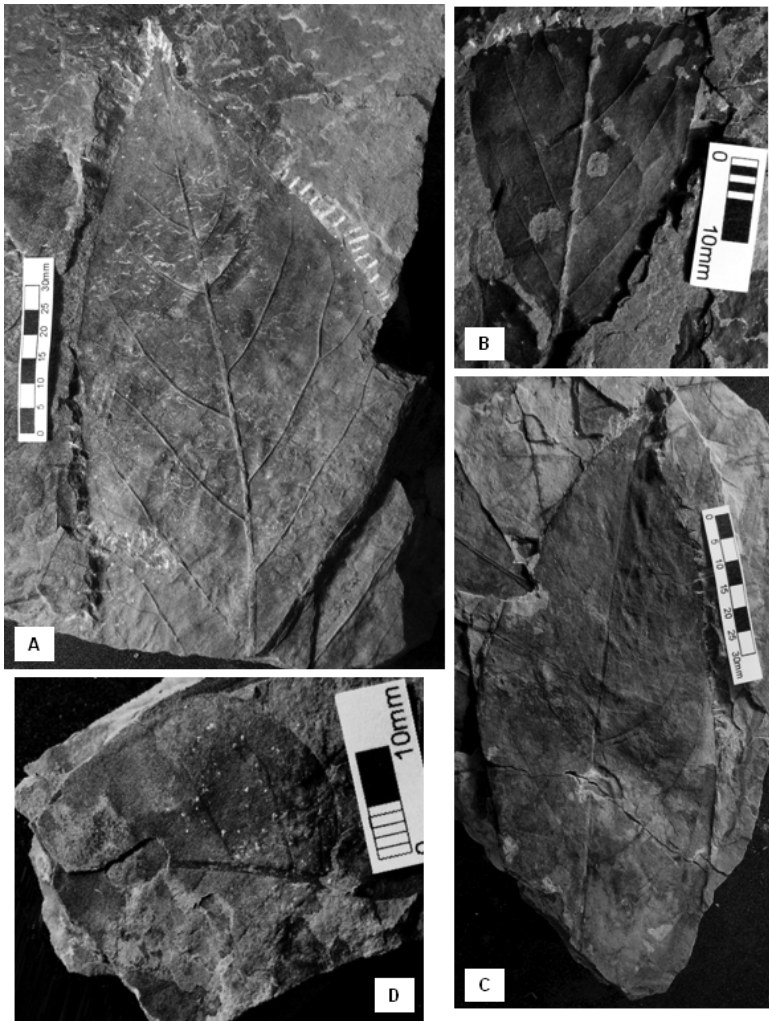


Figura 9.2. Algunos ejemplos de las hojas fósilizadas encontradas en la Formación Palmar (Mérida, Venezuela), edad Mioceno temprano-medio (~23-16 Ma). Material depositado en el Herbarium MERC (Universidad de Los Andes, Venezuela). **A.** Afinidad con la familia Lauraceae, **B.** Afinidad con el género *Nectandra* sp. (Lauraceae). **C.** Afinidad con el género *Persea* sp. (Lauraceae). **D.** Afinidad con el género *Coccoloba* sp. (Polygonaceae).

formación vegetal más compleja durante el Mioceno, teniéndose apenas representado una muestra de lo que fue un bosque más diversificado. Probablemente, durante los últimos 20 millones de años los grupos de especies reconocidos en la paleoflora han conservado su presencia en los mismos nichos ecológicos, teniendo requerimientos climáticos similares a los del presente.

Observaciones finales

Estudios de macrofósiles vegetales son escasísimos en Venezuela. El desconocimiento de la composición paleoflorística en el caso específico de las angiospermas, impide hacer un seguimiento de la evolución de la vegetación en respuesta a cambios ambientales o climáticos. En el caso particular del norte de América del Sur, el le-



Figura 9.3. Vista general del afloramiento de la Formación Palmar en el tramo Estanques-El Vigía (Mérida, Venezuela). Hacia el sector más noroeste de la fotografía fueron colectados fósiles de plantas en el año 1990, utilizados en la predicción del clima del Mioceno. Esta sección en la actualidad está cubierta por una pantalla de concreto.

vantamiento de los Andes constituyó un factor crucial en los cambios de distribución y adaptación de las comunidades vegetales a las nuevas condiciones paleogeográficas y topográficas. Varias hipótesis acerca del origen de los bosques tropicales y las causas de los altos niveles de diversidad florística en el Neotrópico sugieren que el establecimiento de la vegetación moderna ocurrió durante el intervalo Paleógeno y Neógeno, por lo que el conocimiento de paleofloras de los últimos 65 millones de años en los trópicos es imprescindible en el estudio de la distribución y evolución de las comunidades vegetales tropicales modernas como centros de diversidad biológica. Al considerarse el trópico de América del Sur como el centro de mayor diversidad de plantas del mundo, y en particular los Andes tropicales definidos como un centro de biodiversidad ó "hotspot", el conocimiento de la dinámica de la vegetación fósil en el área es un tema fundamental para su conservación. Evidentemente el hallazgo y descripción de macrofósiles vegetales pertenecientes al Cenozoico y Mesozoico brindaría importantes datos para la reconstrucción paleoflorística de los ambientes sedimentarios y de la reconstrucción de la historia fitogeográfica del norte de América del Sur. Se considera relevante el desarrollo de estudios paleoclimáticos basados en criterios morfológicos foliares - sobre todo ese componente paleobotánico que permanece inexplorado en muchas localidades fosilíferas de Venezuela.

Familias asignadas	Distribución fitogeográfica	Hábito	Ecología
Annonaceae	Pantropical	Árboles, arbustos, lianas	Sabanas, bosques semicaducifolios, siempreverdes, de galería, morichales y matorrales
Anacardiaceae	Pantropical	Árboles grandes, arbustos	Bosques siempreverde, bosques de galería, bosques semidecuidos
Aquifoliaceae	Cosmopolita	Árboles o arbustos	Común en bosques montanos
Clusiaceae	Pantropical	Formas leñosas: árboles, arbustos, lianas, pocas hierbas	Ecosistemas de selvas nubladas y bosques nublados
Lauraceae	Pantropical	Arbustos, árboles	Selvas pluviales y de montaña, bosques siempreverde, bosques de galería
Polygonaceae	Pantropical, Holártico	Árboles, arbustos, hierbas, a veces lianas	Bosques de galerías, siempreverdes, montanos, semidecuidos, límites de sabanas
Sapotaceae	Pantropical, Subtropical	Árboles o arbustos	Bosques de tierras bajas
Orden Fabales	Cosmopolita	Árboles, arbustos, trepadoras, hierbas	Vegetación abierta
Orden Malvales	Pantropical, Subtropical	Formas leñosas dominantes, pocas hierbas	Bosques de galerías, siempreverdes, semidecuidos

Tabla 9.2. Aspectos fitogeográficos y ecológicos de las familias asignadas en la paleoflora de la Formación Palmar.

CAPÍTULO 10

El Registro Sedimentario de Falcón y Cambios en Vegetación y Paisaje en el Tiempo Geológico

Carlos Jaramillo y Luis Quiroz

Nuestro planeta es un sistema dinámico que siempre está cambiando a lo largo del tiempo geológico. Muchos factores varían, desde el clima y las especies que habitan el planeta hasta la posición de los continentes. Para entender nuestro presente y poder predecir nuestro futuro, es crucial estudiar nuestro pasado. Como alguna vez dijo el estadista inglés Winston Churchill “The farther backward you can look, the farther forward you are likely to see”: en la medida que mires para atrás, podrás ver hacia adelante.

Pero ¿Cómo estudiar el pasado? Y más aún, ¿Cómo estudiar el pasado en tiempo geológico, es decir, aquel que cubre miles o millones de años? Para ello, los geólogos y paleontólogos estudian las rocas sedimentarias y los fósiles que ella contienen. Una roca sedimentaria se forma por la acumulación de sedimento, que luego es compactado y se convierte en capas de roca; este proceso puede ocurrir en multitud de ambientes, como lagos, barras de los ríos, madrevejas abandonadas y el mar. Los sedimentos a su vez, provienen de la erosión de montañas y su posterior transporte por el agua, y es por eso que a veces también quedan atrapados en ellos restos de animales y plantas, que luego se convierten en fósiles. En la medida que transcurre el tiempo geológico, más y más sedimentos se apilan encima de los sedimentos antiguos hasta que el resultado final, después de millones de años de acumulación, es una secuencia de capas de rocas sedimentarias, con

las mas antiguas al fondo y las mas jóvenes hacia el tope, en las cuales quedó registrado como era el paisaje (cómo eran los ríos, de dónde venían los sedimentos, hacia dónde iban), y que vida contenían a lo largo de millones de años. Es, por decirlo de otra forma, un libro en el cual cada página (o capa de roca) representa una línea de tiempo diferente. El objetivo del geólogo/paleontólogo es leer ese libro. Pero ¿cómo leerlo? Para ello el geólogo va al campo a estudiar las rocas donde estén expuestas, usando un martillo geológico (un martillo especial practicamente indestructible), lleva además una pequeña lupa, una brújula/GPS para orientarse en el campo y una libreta de campo para hacer anotaciones. Con estos elementos, el geólogo camina por toda una región, explorando caminos, carreteras, quebradas y ríos, buscando cualquier lugar donde la roca este expuesta en la superficie. Una vez la roca es hallada, se mide para determinar su espesor y su litología es descrita, es decir, como luce la roca y de qué esta compuesta. Para ello, el geólogo toma una muestra de la roca con el martillo y la observa con la lupa. Un ejemplo de descripción sería decir: «un capa de arenitas, de 3 metros de espesor, compuesta por arena de tamaño medio, de cuarzo, con algunas láminas oscuras de materia orgánica y de color gris oscuro, con algunos fósiles de ostras». Luego, el geólogo procede a medir y describir la roca que esta inmediatamente encima, y así sucesivamente con todas las rocas en una región. Pero como la roca no está expuesta en todos lados, es necesario relacionar y comparar las rocas que aparecen o “afloran” en un sitio, con rocas que afloran en otro. Para esta etapa se requiere utilizar un “mapa topográfico” en el cual se dibujan las rocas que están aflorando, indicando el tipo de roca que está expuesto, su espesor y para dónde están inclinadas. De esta forma, sitio por sitio, se construye un mapa geológico de una región. Es importante resaltar que hacer mapas geológicos en regiones tropicales es un trabajo muy difícil, ya que la gran mayoría del paisaje

está cubierto por bosque y es allí donde radica la gran maravilla que representa la provincia de Falcón.

El Neógeno representa los últimos 23 millones de años (Ma) de la historia de la tierra (recuerden que nuestro planeta tiene 4600 Ma, y la especie humana apareció hace 140 mil años, es decir apenas el 0.003% de la duración del planeta). En estos últimos 23 Ma, nuestro planeta ha tenido grandes transformaciones, especialmente climáticas, la más importante de ellas, es que pasamos de un período caliente el cual duró cientos de millones de años, a un periodo frío en el cual estamos viviendo actualmente. Durante el período caliente (~140 Ma a 23 Ma), la tierra tenía una temperatura promedio mucho mayor a la actual, no había mucho hielo en los polos, los niveles de CO₂ eran casi el doble que el actual nivel y la diferencia en temperatura entre los polos y la línea ecuatorial era muy reducida (~15 °C). En los últimos 23 millones pasamos a un mundo con bajos niveles de CO₂ (aunque en los últimos 100 años, los niveles han aumentado rápidamente, aproximándonos a los niveles del período caliente ya mencionado), abundante hielo en los polos, y una alta diferencia entre la temperatura tropical y la de los polos (~40 °C).

Cómo y por qué pasó este cambio, es motivo de investigación para científicos en todo el planeta. La región de Falcón representa una oportunidad incomparable para responder estos interrogantes, porque allí se acumularon durante el Neógeno más de 9000 metros de roca sedimentaria. Para que comparen, por ejemplo, en la región del Amazonas durante esta época apenas se acumularon 300 metros. Es decir, el registro de la historia que quedó acumulado en Urumaco es uno de los más espesos en todo el mundo, lo cual nos permite estudiar los cambios en el paisaje, clima y biota a una resolución que puede alcanzar los miles de años.

Hemos estado estudiando las rocas de Falcón, utilizando los métodos descritos arriba y también apoyándonos en los estudios que otros geólogos han realizado en la región. Resultado de ello es

un mapa geológico de la región, así como una descripción de las rocas que afloran, como están dispuestas en el tiempo y qué nos indican acerca de la historia de Falcón durante los últimos 23 Ma.

El paisaje que domina la provincia de Falcón en la actualidad corresponde a una vegetación adaptada a condiciones muy secas,

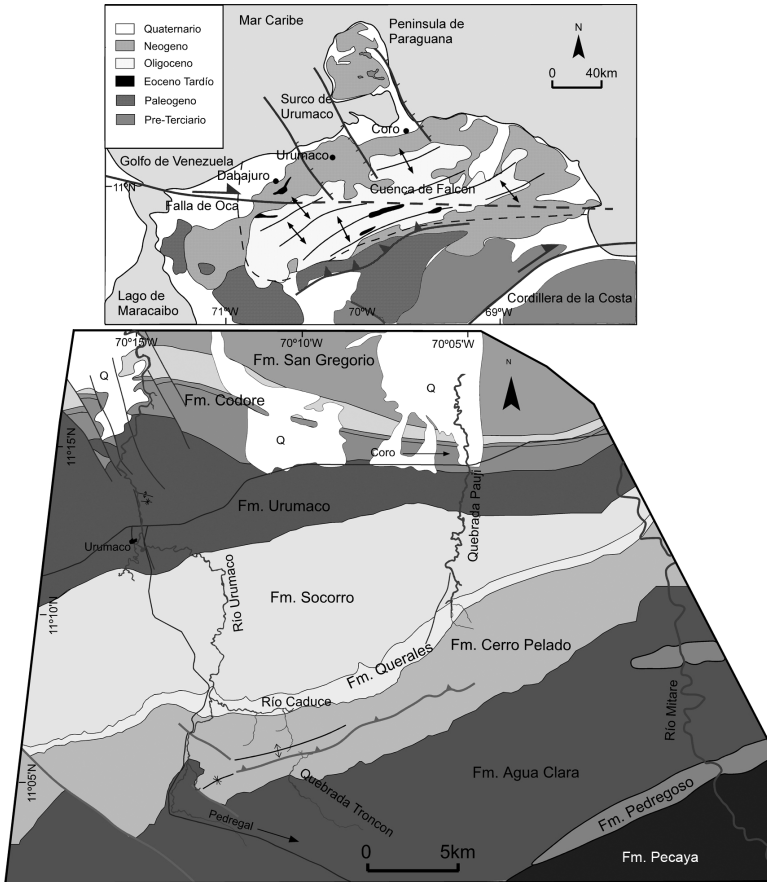


Figura 10.1. Mapa geológico de la región de Falcón. Los diversos tonos representan las formaciones que se encuentran aflorando (es decir expuestas) en la región. Una “formación” es un grupo de rocas con características litológicas similares cuyo nombre esta relacionado con algún rasgo geográfico en donde las rocas están mejor expuestas.

dominadas por leguminosas y cactus, con muy poca agua disponible y pocos ríos de gran y continuo caudal.

Pero entonces aparecen otros interrogantes: ¿Desde cuándo ha sido de esta manera? si ésta ha cambiado, ¿cómo y por qué? Esto es lo que discutimos a continuación.

Historia Sedimentaria de Falcón

El Estado de Falcón está ubicado en el noroccidente de Venezuela, zona donde se encuentran las placas del Caribe y Sur América. La colisión entre estas dos placas durante el Paleoceno y parte del Eoceno (~65 a 35 Ma), creó una amplia zona de hundimiento (también llamada “Cuenca”) de más de 100 km de ancho donde se ha generado el espacio para que los sedimentos en la región de Falcón se hayan preservado. La Cuenca de Falcón aflora por más de 36.000 km², incluyendo todo el Estado de Falcón y parte de los estados de Zulia, Lara y Yaracuy. Esta cuenca se formó a finales del Eoceno (~35 Ma) y la acumulación de sedimentos ha sido casi continua desde esta época.

La secuencia sedimentaria de los últimos 23 Ma está conformada por las formaciones Agua Clara, Cerro Pelado, Querales, Socorro, Urumaco, Codore y San Gregorio. (Una “formación” es un grupo de rocas con características litológicas similares cuyo nombre está relacionado con algún rasgo geográfico en donde las rocas están mejor expuestas). La formación más antigua es Agua Clara mientras que la más joven es San Gregorio.

La mayoría de la sucesión de roca representa una gruesa sedimentación de un frente deltaico que representa la acumulación de sedimentos en la desembocadura de un río, intercalada con algunas inundaciones marinas que cubrieron el área de Falcón. La sedimentación deltaica en el Mioceno inferior (23- 16 Ma) es caracterizada por el avance de un delta en una gran bahía semiprotectida, mientras que la sedimentación en el Mioceno medio y superior

(16 a 5 Ma) representa complejos de deltas en un ambiente marino con mayor influencia de olas y tormentas, y un gran desarrollo de zonas inundables sobre el plano deltaico. La mayoría de los ríos que alimentaban estos deltas provenían de zonas altas cercanas, aunque los fósiles indican una conexión biogeografía con los Llanos y la región del Amazonas. Es claro además, que la gran aridez actual de la región es un fenómeno muy reciente, probable-

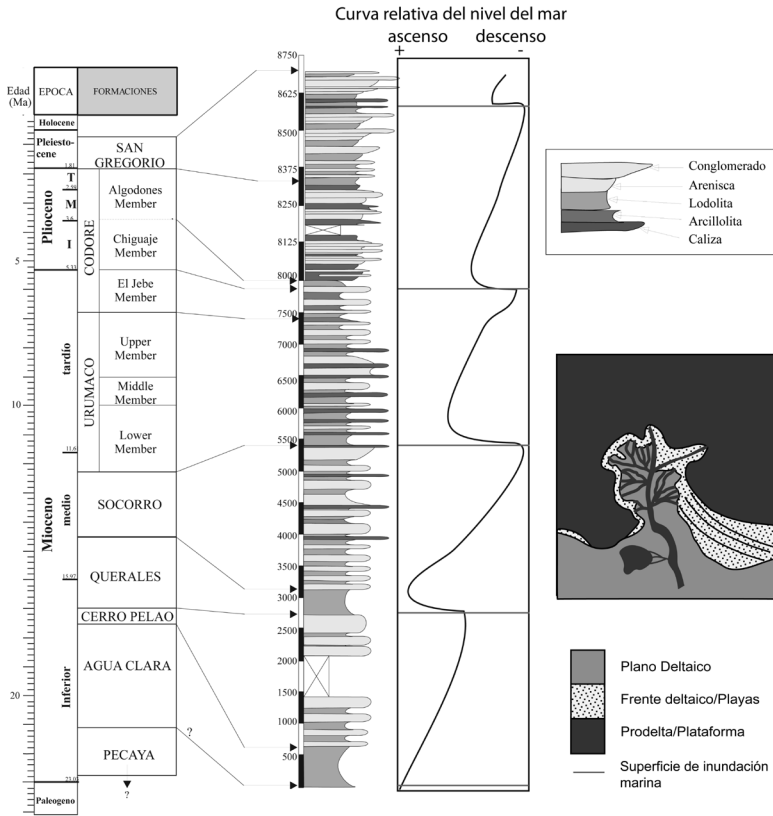


Figura 10.2. Columna estratigráfica de la región de Falcón. Las formaciones representan un grupo de roca con una litología similar. Note como los ambientes sedimentarios de la región cambian a lo largo del tiempo así como la línea de costa se mueve hacia el sur o norte, hacia el sur cuando hay una inundación marina y la región queda bajo el nivel del mar, y hacia el norte cuando hay un movimiento de los deltas hacia el norte y el nivel del mar baja.

mente que ocurrió en los últimos 3-5 Ma, ya que la mayoría de la secuencia sedimentaria en Falcón indica un gran aporte de agua y ríos con caudales continuos, capaces de transportar abundante sedimento.

Vegetación y paisaje

Los últimos 23 millones de años representan un capítulo diferente para la historia de los bosques tropicales de América del Sur ya que las sabanas se extienden radicalmente. Hoy en día, las sabanas/bosques secos ocupan el 30% del territorio global, proveen la mayor parte del alimento que consumimos y el área de habitación para una gran porción de la población humana. Aunque las sabanas son tan importantes, es aún muy poco lo que sabemos sobre su origen y los factores que las controlan, especialmente en los trópicos suramericanos, todo indica que hace 15 Ma no estaban muy extendidas y su expansión en el Neógeno representan el nacimiento de un nuevo ecosistema.

Las variaciones de temperatura media anual dentro de la zona tropical son mínimas, de 23 a 28 °C, con variaciones muy bajas a lo largo del año. El factor que determina en gran medida el tipo de vegetación dentro del trópico es la lluvia. Hay una continua variación de bosque húmedo, a bosque seco, sabana y desierto en la medida que la precipitación anual disminuye, y el aumento de la duración de la época seca aumenta. Otro factor importante lo constituye la del CO₂ a los niveles similares a los encontrados en épocas preindustriales. Esta reducción empezó a comienzo del Oligoceno (~34 Ma) pues ya para principios del Mioceno (23 Ma), los niveles de CO₂ alcanzaban niveles similares a los modernos.

Hay cuatro grandes grupos de plantas que son características de estos ambientes secos: Cactaceae, Agavaceae, Poaceae y las llamadas "ice plants" de Suráfrica. Muchas de ellas tienen algunas de dos formas alternas de hacer fotosíntesis, C4 o CAM. La mayo-

ría de árboles y en general de plantas hacen la llamada fotosíntesis C3. Por el contrario, los caminos fotosintéticos C4 y CAM son mucho más eficientes que C3 en zonas donde las temperaturas son muy elevadas y hay deficiencia de agua y/o hay niveles bajos de CO₂. Las plantas no pueden hacer fotosíntesis por la vía C3 porque perderían mucha agua por transpiración al abrir los estómatos en zonas de altas temperaturas y depresión hídrica; o si los niveles de CO₂ son muy bajos tendrían que mantener abiertos los estómatos por mucho más tiempo para capturar la misma cantidad de CO₂ con la consecuente pérdida extra de agua. Las plantas que hacen fotosíntesis por vía C4 y CAM, en contraste, realizan la fotosíntesis utilizando procesos más complejos pero más efectivos cuando hay estrés hídrico o bajos niveles de CO₂. La historia evolutiva de los cuatro grupos grandes de plantas de zonas secas mencionadas arriba, indican que su radiación (cuando se expanden y llegan a ser dominantes en el paisaje) ocurrió en los últimos 7-8 Ma y parece coincidir con la expansión del área ocupada por sabanas deducida del registro fósil.

En Falcón, la principal herramienta paleontológica para estudiar los cambios en la vegetación ha sido el polen (de 20-40 micras), que se preserva muy bien en las rocas sedimentarias. Para extraerlo de la roca, se usan variados químicos que destruyen los silicatos y carbonatos que están en la roca para poder liberar la materia orgánica donde se encuentra el polen que se observa usando un microscopio. El registro polínico que hemos encontrado en toda la secuencia desde Agua Clara hasta Urumaco indica la presencia de un bosque mucho más húmedo que el actual, con muchas afinidades a los bosques amazónicos y muy diferente a la extensa vegetación seca que se presenta hoy día en la región. Esta vegetación que requiere una mayor humedad también se corrobora por la inmensa variedad de fauna que se ha encontrado en rocas de la Formación Urumaco. Los datos en Falcón indican que la

expansión de las sabanas en el norte de América del Sur tuvo que ser un fenómeno muy reciente, al menos en los últimos 9 a 3 Ma.

Pero entonces, ¿Qué factores podrían haber inducido la expansión de las sabanas en el trópico suramericano? La lluvia a macroescala en América del Sur está controlada por la amplitud y migración de la zona de convergencia intertropical (ZCIT) con la posibilidad de que ésta estuviera más al norte de su posición actual y apenas hace 9-3 Ma se hubiese movido hacia el sur a su posición actual, dejando la zona de Falcón mucho más seca. También es posible que antes la ZCIT fuese mucho más ancha e incluyera la zona de Falcón y se haya adelgazado en los últimos 9-3 Ma. Ahora pensemos por qué la ZCIT habría cambiado. Esto es aún un misterio, pero hay tres posibles hipótesis: 1. El cierre del istmo de Panamá habría hecho que la ZCIT migrara hacia el sur durante el Plioceno inferior (5-3 Ma) a su posición actual. 2. El comienzo de la glaciación en el polo norte a los 2.7 Ma habría causado que la posición del ZCIT migrara hacia el sur hasta su posición actual. 3. El levantamiento de los Andes del Norte habría detenido gran parte de la lluvia que provenía del Océano Pacífico hacia el continente América del Sur facilitando así la expansión de las sabanas.

El desarrollo del paisaje, sus sistemas de ríos, y las comunidades de plantas y animales en las zonas bajas neotropicales a lo largo del tiempo geológico ha sido afectado por una serie de accidentes históricos, cambios climáticos a escalas cortas y largas junto con procesos tectónicos que han creado montañas y unido continentes. La vegetación actual es producto de la suma de todos estos factores, los cuales necesitamos estudiar para entender por qué los trópicos son tan diversos y cómo responderán a los cambios climáticos en un futuro cercano.

Formaciones geológicas del Estado Falcón de especial relevancia paleontológica

Formación Agua Clara (22 a 17.5 Ma)

Litología: aflora extensamente en el área central de la Cuenca de Falcón. Su máximo espesor es de 2000 m en la parte central de la cuenca y se adelgaza hacia los bordes norte, sur y occidental de la cuenca. Está conformada por una secuencia espesa de arcillolitas negras y grises que deja una morfología de valles y baja topografía; hacia el tope comienzan a intercalarse capas delgadas de arenitas bioturbadas (es decir, con señales de actividad biológica que han alterado la configuración inicial del sedimento).

Ambiente: se acumuló en ambientes de baja energía en la plataforma externa, en donde la sedimentación es por decantación a partir de sedimentos en suspensión. Las intercalaciones de arenitas bioturbadas hacia el tope de la formación fueron depositadas en ambientes de prodelta, más próximos al continente, con aporte de material orgánico en periodos de alta descarga de los ríos.

Formación Cerro Pelado (17.5 a 17 Ma)

Litología: aflora a lo largo del frente de montañas de Falcón occidental, donde se extiende desde el Río Mitare al este por más de 150 km al oeste. Esta unidad alcanza un máximo espesor de 2075 m. Hacia el oeste el espesor disminuye a 900 m. y hacia el oriente mide 600 m. conformando una morfología abrupta de colinas desprovistas de vegetación que constituyen la topografía más alta en la región de Urumaco. Tiene tres segmentos, el inferior esta caracterizado por arcillolitas grises laminadas, con intercalaciones de arenitas. El medio se caracteriza por capas muy gruesas de arenitas con estratificación cruzada y mantos de carbón. El segmento superior lo dominan las arenitas con laminación ondulosa y de rizaduras, intercaladas con arcillolitas grises.

Ambiente: El segmento inferior representa un avance del frente deltaico hacia el océano, es decir, el nivel relativo del mar en Falcón bajo y la línea de costa avanzó hacia el norte. El medio representa depósitos de canales de ríos y zonas de inundación dentro de la llanura deltaica, que incluso podrían alcanzar a ambientes de llanura aluvial. Y en el segmento superior el nivel relativo del mar comenzó a subir, con un retroceso progresivo de la línea de costa hacia el sur y el predominio de ambientes de frente deltaico.

Formación Querales (17 Ma a 14.5 Ma)

Litología: aflora desde el Río Mitare al este, por unos 100 km al oeste, mide unos 425m y forma una depresión entre las arenitas de la parte superior de la Formación Cerro Pelado y la base de la Formación Socorro, sobre la cual se desarrolla el valle del Río Caduce. La parte inferior está caracterizada por arcillolitas grises laminadas con intercalaciones de capas delgadas a gruesas de arenitas completamente bioturbadas predominando hacia el tope las arcillolitas grises laminadas.

Ambiente: La Formación Querales representa una gran inundación con depósitos costa afuera, lo cual representó un aumento en el nivel del mar y un retroceso rápido de la línea de costa hacia el sur. En la parte media de la unidad se pasa a ambientes más profundos, representados por el predominio de arcillolitas y hacia la parte superior se vuelve a los ambientes de costa afuera, con las mismas características del segmento inferior.

Formación Socorro (14.5 a 12 Ma)

Litología: aflora en la parte media de Falcón, donde se extiende desde el sur de Coro al este, por más de 150 km al oeste, mide alrededor de 2209 m. en la quebrada Paují, donde está mejor expuesta; tiene un segmento inferior (690m) definido por un banco de arenitas de grano medio a grueso (>10m) completamente bioturbadas con gran expresión topográfica y continuidad lateral, seguidas de una sucesión de arcillolitas grises laminadas con intercalaciones de arenitas con moderada bioturbación. El segmento medio (880m) es bastante heterogéneo en su composición y se compone por lodolitas grises laminadas y lodolitas carbonosas, bancos de arenitas de hasta 25m de espesor y capas tabulares de calizas con abundantes fragmentos de conchas. El segmento superior (639m) tiene lodolitas grises macizas, con algunos niveles carbonosos, y capas gruesas de arenitas.

Ambiente: El segmento inferior representa un nuevo avance deltaico, con una mayor influencia de olas y tormentas, representando un descenso del nivel del mar y el avance de la línea de costa hacia el norte. El segmento medio se depositó en bahías interdistributarias, con la progradación de pequeños deltas de desborde. El segmento superior representa depósitos de llanuras de inundación en el plano costero del delta.

Formación Urumaco (12 a 7 Ma)

Litología: aflora en la parte noroccidental del Estado de Falcón, se extiende desde el Río Mitare al este, por 100 km aproximadamente hacia el oeste. En las cercanías al municipio de Urumaco, la unidad tiene un espesor de 2060m. Presenta una morfología de pequeñas colinas y depresiones longitudinales y se divide en 3 miembros: inferior (780m), medio (570m) y Superior (470m). Miembro Inferior: lodolitas grises laminadas con algunos niveles carbonosos y mantos delgados de carbón e intercalaciones de capas gruesas de calizas bioturbadas, de gran continuidad lateral. El miembro medio está conformado por lodolitas grises laminadas a macizas, con niveles carbonosos y mantos delgados de carbón, e intercalaciones de capas medias a muy gruesas de arenitas. El miembro superior no posee calizas, y predominan las lodolitas grises, macizas a laminadas, con algunos niveles de lodolitas carbonosas y carbón, intercaladas con capas medias a muy gruesas de arenitas.

Ambiente: La base de la Formación Urumaco representa un nuevo evento de inundación marina y ascenso relativo del nivel del mar, con depósitos acumulados en una gran bahía o estuario abierto expuesto a la acción de olas y tormentas. Esta bahía fue sometida a constantes inundaciones marinas de corta duración, representadas por las capas de calizas, que localmente pueden dejar depósitos de mar abierto. El Miembro Medio se pudo haber depositado hacia las márgenes de la gran bahía o estuario, con depósitos de canales distributarios y depósitos de desborde sobre bahías y pantanos y progradaciones del frente deltaico. El miembro superior se depositó en ambientes de llanuras aluviales a deltaicas. La tabla de agua seguramente fue alta, lo cual implica la formación de cuerpos de agua dulce permanentemente inundados y pantanos, que fueron el hábitat ideal para la gran cantidad de fósiles de reptiles que se han encontrado en esta formación.

Formación Codore (7 a 4 Ma)

Litología: La Formación Codore aflora en la parte norte del Estado de Falcón. La unidad está dividida en tres miembros: Jebe, Chiguaje y Algodones, que en general no presentan mayores rasgos topográficos y solo las calizas arenosas del Miembro Chiguaje forman un pequeño cerro de gran extensión lateral. El Miembro Jebe (475m) está caracterizado por lodolitas moteadas rojizas, con intercalaciones de capas delgadas a gruesas de arenitas masivas. El Miembro Chiguaje (65m) se conforma por lodolitas grises laminadas con intercalaciones de capas gruesas de arenitas ma-

sizas con abundantes restos de conchas. El Miembro Algodones (320m) está constituido por arenitas de grano fino a medio y lodolitas moteadas rojizas, similares a las del miembro inferior.

Ambiente: El Miembro Jebe fue depositado en llanuras aluviales a deltaicas pero con un nivel de la tabla de agua mucho más bajo que la Formación Urumaco, en el cual no se preserva la materia orgánica por la constante exposición a condiciones subaerias y de oxidación. El Miembro Chiguaje marca un nuevo evento de inundación marina, dejando un ambiente de bahía protegida de la acción del oleaje sobre la llanura deltaica. El Miembro Algodones tiene características similares a las del Miembro El Jebe.

Formación San Gregorio (4 a 2 Ma)

Litología: La formación San Gregorio aflora en la parte norte y central del Estado de Falcón, extendiéndose desde las cercanías de la ciudad de Coro al este, por aproximadamente 50 km al oeste, en el área del Río Urumaco con un espesor de 355m. La unidad está dividida en tres miembros, Vergel (230m), Cocuiza (55m) Río Seco (70m). Los miembros inferior y superior están caracterizados por capas de conglomerados con limitada extensión lateral (Vergel) y subtabulares (Río Seco), los cuales dejan una morfología de pequeñas colinas y depresiones alargadas en la dirección del rumbo de las capas, mientras que el miembro Cocuiza esta caracterizado por la presencia de capas gruesas de calizas de gran extensión lateral generando una topografía más pronunciada.

Ambiente: El Miembro Vergel representan depósitos de abanicos aluviales dístales a costeros. El Miembro Cocuiza representa una nueva inundación marina que se depositó en una bahía costera, con el desarrollo de grandes bancos de ostras, mientras que el El Miembro Río Seco, muestra una rápida progradación de abanicos aluviales.

CAPÍTULO 11

Una Introducción a los Fósiles de Invertebrados

Leandro Martín Pérez

Si consideramos la diversidad de organismos que habitan nuestro planeta, los invertebrados ocupan un lugar central en el desarrollo y evolución de la vida. Son los animales más comunes y no queda lugar del mundo donde uno deje de encontrarlos. Lo integran conjuntos independientes que en algunos casos llegan a ser muy numerosos y conocidos como son los protozoos (organismos unicelulares), poríferos (esponjas), cnidarios (medusas y corales), moluscos (almejas, caracoles, pulpos y calamares), artrópodos (insectos, cangrejos, langostinos, arañas y ciempiés), braquiópodos (lámparas de mar), equinodermos (estrellas de mar, erizos y lirios de mar) y otros no tan conocidos como los que habitan dentro de otros seres, tal es el caso de los gusanos que viven parasitando todo lo que encuentran a su alcance, como puede ser una planta, un animal vertebrado, e incluso hasta otro invertebrado; siempre que estos les brinden el alimento pararon el que puedan subsistir. El término 'invertebrado' se refiere así a una amalgama muy diversa que no forma un grupo evolutivo natural.

Encontrar un invertebrado es fácil, ellos habitan en casi todos los rincones del planeta, han desarrollado las más extrañas capacidades para volar, vivir en los cuerpos de agua, sobre la superficie de la tierra ó por debajo de ella; pueden cavar, perforar, prenderse de otros organismos para sustraerles los jugos que los alimentan o capturar activamente sus presas.

Si miramos dentro de nuestras propias casas podemos encontrar moscas y mosquitos, arañas en rincones del techo, en las

macetas del jardín donde están las flores que son visitadas por mariposas y abejas en busca del néctar o bien las babosas y caracoles que se comen las plantas, así también se hacen presentes las lombrices en la tierra de las mencionadas macetas; son solo algunos de estos lugares donde están conviviendo con nosotros algunos invertebrados.

Otro lugar interesante para encontrar representantes de este grupo es el océano. Si nos acercamos a una playa podemos ver en la orilla del mar cientos de restos de invertebrados esparcidos sobre la superficie de la arena. Tan es así que, sin saberlo, hemos recolectado infinidad de veces conchas de caracoles, valvas sueltas de bivalvos, pedacitos de corales, estrellas de mar, erizos y hasta algún que otro cangrejo, que están dispersos en la costa, y nosotros nos los encontramos caminando allí, donde las olas pasan y dejan sembrados los restos de las cosas que el mar atesora.

La mayor parte de los restos acumulados son producto del ataque de las olas a los arrecifes y fondos marinos, que con la energía que estas traen, rompen y escarban todo lo que encuentran a su paso, depositando en el mismo momento los restos de los materiales cerca del lugar de donde fueron retirados.

Conociendo poco de estos restos, ya nos podemos imaginar la enorme diversidad de formas de invertebrados que habitan el mar. Este número es incalculable y cada día conocemos más y más de estos organismos, pero sigue siendo una incógnita saber cómo son las relaciones que estos animales mantienen entre sí y con el resto de los organismos con los que forman las comunidades marinas; este secreto lo tiene guardado el mar y solo lo podemos desentrañar si nos internamos en ese extraño mundo.

¿Cómo se originaron los invertebrados?

El origen de los “invertebrados” se remonta a los primeros tiempos de la vida en el planeta, hace unos 3.700 millones de años; aunque para ese entonces las formas que habitaban el globo no tenían las mismas características que podemos ver hoy con solo abrir los ojos. Las primeras formas de vida eran solo unas pequeñas células microscópicas que se desarrollaban en el antiguo mar y que fueron cambiando a lo largo de miles de millones de años, de generación en generación.

Con el paso del tiempo, estos organismos fueron tomando diferentes características: algunos siguieron siendo solitarios, otros vivieron a costa de parasitar al prójimo y también hubieron algunos que llegaron a juntarse para formar los primeros agregados celulares. De esta manera fueron apareciendo en la tierra algunas formas similares a las que hoy conocemos como invertebrados.

Los primeros organismos tenían afinidades con las esponjas y las medusas actuales, como se puede ver en el registro fósil de Ediacara, un yacimiento excepcional de Australia central que data de 610 millones de años. Para ese entonces ya se registra una compleja comunidad marina conviviendo en los océanos del neoproterozoico, merodeando por las aguas cálidas de las costas de la era precámbrica y que fueron el preámbulo de la explosión cámbrica millones de años más tarde.

Con el inicio del período Cámbrico, hace unos 540 millones de años, en lo que se ha llamado “la gran explosión cámbrica”, la historia de los invertebrados cambió drásticamente. La aparición de todas las formas de animales más complejos que hoy conocemos se originaron en ese momento. La magnitud de la diversidad de ese entonces solo se puede comprender conociendo el registro fósil, y la aparición de los invertebrados documentada en las rocas dan cuenta de ello, tal como se puede observar en el famoso yacimiento de Burgess Shale en Canadá.

Desde los primeros momentos en la evolución del grupo de los invertebrados, se pueden ver las más diversas formas de adaptación a la locomoción y alimentación. Algunos tenían la capacidad de moverse en la columna de agua, otros de desplazarse por el fondo y, los más arriesgados, de vivir enterrados bajo el sedimento del suelo marino. De esta manera, no tardaron en colonizar todos los rincones del océano, hasta que lograron salir a la superficie terrestre cuando las posibilidades lo permitieron.

Hoy en día convivimos con millones de insectos. Estos animales son el resultado de millones de años de evolución y diversificación de los artrópodos, que se originaron en el mar y que un buen día lograron salir a la superficie terrestre para invadir cada rincón del planeta.

Curiosamente, y no por eso nos tenemos que sorprender, alguna de las primeras observaciones sobre los fósiles de invertebrados fueron hechas por Leonardo Da Vinci. Son conocidas sus comparaciones entre las conchillas que aparecían al pie de los Alpes y sobre ellos.

Muchos otros científicos que lo sucedieron realizaron estudios y observaciones con restos de invertebrados, hasta el mismo Charles Darwin se interesó en la vida de los corales, las lombrices y los balanos, que recolectaba en sus viajes. Esto significa que desde hace muchos años, el hombre está explorando la naturaleza en busca de información que le cuente cómo fue la vida de los invertebrados en el pasado.

Así como se conocen las investigaciones para Europa, en el nuevo mundo también fueron iniciadas hace mucho tiempo. Las primeras observaciones de la fauna y flora del nuevo continente fueron contemporáneas con los viajes de los adelantados, quienes llevaron animales y curiosidades a sus reyes, recolectadas en su paso por América.

Los viajes exploratorios organizados por España, Portugal, Inglaterra y Francia hacia el siglo XIX, fueron los que propicia-

ron la llegada de los naturalistas a las tierras sudamericanas y con esto todo un mundo de descubrimientos. Así fue como surgieron los primeros reportes de los invertebrados que habitan las costas americanas. Los fósiles del grupo también se conocieron gracias a las publicaciones de personalidades como Charles Darwin (1839) y Alcide d'Orbigny (1842), que dieron comienzo a los descubrimientos en este lado del mundo y fueron rápidamente seguidos por muchos investigadores, siendo algunos de ellos personas que estaban habitando en el mismo territorio americano.

¿Cómo puedo reconocer a un invertebrado?

Resulta sencillo reconocer a un invertebrado, como lo dice la palabra misma, un invertebrado sería un animal que no tiene vértebras. Con esta idea quedan fuera de la lista los animales que llevan un esqueleto con huesos (peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos). Pero, como este concepto sigue siendo muy amplio, tenemos que aclarar que dentro de "invertebrados" se suelen incluir a los protozoos (organismos unicelulares) y a los metazoos (organismos pluricelulares), estos últimos son los que más nos interesa destacar. Los metazoos reúnen a los animales que llevan una organización tan sencilla como la de una esponja, hasta los insectos con las comunidades más sofisticadas que podemos encontrar sobre la tierra, como las hormigas o las abejas.

Si nos concentramos en el ambiente marino, podemos encontrar a los invertebrados viviendo en la franja litoral a lo largo de toda la zona intermareal (espacio de la playa entre la línea de pleamar y bajamar) y en la zona litoral donde el agua está más calma, algo más alejado de la playa, detrás de la zona donde rompen las olas. En menor medida, algunos de ellos evolucionaron un tipo de vida en aguas abiertas, colgados de la columna de agua o nadando de forma muy activa de un lado a otro. Otras especies viven

en profundidades poco exploradas de los océanos, allí donde no llegan los rayos del sol y todo se vuelve oscuridad y frío.

La diversidad de formas y tamaños que estos animales suelen adoptar es llamativa. Algunos animalitos pueden ser microscópicos, del tamaño de una cabeza de alfiler, y otros de varios metros como los calamares gigantes de las profundidades.

En cuanto a los colores y adaptaciones especiales, muchos utilizan recursos para protegerse y alimentarse, desarrollando estructuras especializadas como son los brazos de los pulpos para desplazarse y capturar presas, los ocelos (pequeños ojitos) y los poderosos músculos de los bivalvos para estar alerta al peligro, para la excavación y natación de alguna de las formas posadas. O las células urticantes de los cnidarios que utilizan para defenderse o paralizar a las posibles presas de las que se alimenta.

Muchos de ellos desarrollan aparatos filtradores como los lirios de mar, braquiópodos y algunos bivalvos, y para ello buscan las aguas claras que les permitan utilizar este recurso de manera más eficiente. Otras estructuras son especialmente diseñadas para el desplazamiento por el fondo, como las patas de los cangrejos y los podios (apéndices locomotores) de las estrellas de mar. Pero así como las utilizan para “caminar por el suelo marino”, algunos otros crustáceos como las langostas modifican esos apéndices locomotores para pegar saltos rápidos y así escapar de los predadores y nadar enérgicamente en la columna de agua.

Entre los más conocidos y numerosos grupos invertebrados tenemos a los moluscos que, a su vez, están integrados por formas muy diversas y se caracterizan por llevar mayormente un esqueleto externo llamado concha o conchilla. Como podemos ver en los caracoles de tierra y en los marinos, esta conchilla puede estar presente como una pieza espiralada que llevan a cuevas y utilizan a modo de protección. En el caso de los bivalvos, tan comunes de ver en nuestras playas, utilizan ambas valvas para diversas funciones: excavar en la arena y así protegerse de los predadores,

fijarse a las rocas y posarse sobre el sedimento mientras filtran el agua para alimentarse. Otros moluscos como los pulpos y los calamares (cefalópodos), elijen moverse libremente por la superficie del fondo marino y por la columna de agua a gran velocidad, propulsados por un chorro de agua que despiden en el movimiento de natación.

Otro grupo interesante es el de los equinodermos, entre los cuales cuentan las estrellas de mar. Estos animales con un esqueleto duro, con y sin espinas y con una morfología variada entre las que se destacan las formas de estrella, se mueven por el fondo del océano en busca de comida raspando las rocas, atrapando sus presas o filtrando el agua de mar para capturar las partículas en suspensión que puedan servirles como alimento. El tiempo que no utilizan para alimentarse lo aprovechan para ocultarse bajo las rocas o enterrarse en el sedimento para no pasar a ser la comida de otros animales.

Existe también un pequeño grupo de invertebrados que es el de los braquiópodos que, al igual que los bivalvos, tienen un cuerpo protegido por una conchilla externa compuesta por una valva superior y una inferior. Pueden vivir fijos al sustrato o quedar posados sobre él; solo unos pocos se entierran en el sedimento y generalmente se reúnen formando poblaciones que pasan el tiempo al igual que los lirios de mar de los equinodermos: filtrando el agua para conseguir el sustento.

Otros invertebrados son las esponjas (Poríferos) y los corales (Cnidaria), que forman grandes arrecifes costeros en las aguas cálidas del Mar Caribe. Estas bioconstrucciones son el microambiente donde se desarrollan complejas comunidades de organismos que se relacionan entre sí, como ocurre con los invertebrados que viven adheridos a los cuerpos coralinos y los peces que merodean en busca de protección y alimento. También son refugio de muchas especies que encuentran en los arrecifes las guaridas para no ser atrapados por los predadores que pasan al acecho. Muchos

animales dependen de estas construcciones de origen animal para desarrollar sus vidas y es en las costas con aguas cálidas donde la generación y crecimiento de estas estructuras se hacen más complejos.

El principal factor que condiciona el desarrollo de los arrecifes es la temperatura del agua y ésta, a su vez, depende de las corrientes marinas y de la posición latitudinal de la costa. Esto explica la existencia de los fenomenales arrecifes coralinos que encontramos hoy en la costa venezolana, que la hacen tan interesante para experimentar la sensación de observarlos con tan solo bucear unos metros por debajo del agua, para ver cómo interactúan los organismos y como se construyen las cadenas tróficas entre los seres que conforman el arrecife.

Los invertebrados en las costas venezolanas

Venezuela posee una larga superficie costera, con un litoral marino que llega a una extensión de 4.000 km sobre el extremo sur del Mar Caribe. Este territorio cuenta con diversos ambientes marinos, un gran número de playas cristalinas y coloridas arenas, más de trescientas islas y archipiélagos, lagunas costeras, estuarios, zonas de manglares y abundantes áreas pantanosas como ocurre en la zona deltaica del Río Orinoco, todos estos lugares con condiciones propicias para el desarrollo de comunidades marinas litorales.

La diversidad de animales que se observa en las costas nos indica que los invertebrados predominan por sobre el resto de los organismo que integran las comunidades. En gran parte del litoral es posible ver cómo las olas rompen sobre los arrecifes coralinos, que forman barreras o grandes cuerpo de roca cercanos a la playa. En estos ambientes, se entrapan grandes cantidades de sedimento que junto a las rocas bioconstruidas por los corales, propician la llegada de los animales típicos de las zonas rocosas y de los suelos blandos.

La mayor parte de la fauna la integran moluscos, crustáceos y cnidarios, aunque es importante la presencia de briozoos, equinodermos y gusanos de todo tipo que excavan el sedimento blando del fondo. Asimismo, entre los arrecifes conviven centenares de peces y otros vertebrados como tortugas y cetáceos (delfines y ballenas) que acompañan la actividad del sistema.

Estos ecosistemas son el resultado de millones de años de evolución en el área. Los cambios que se fueron dando en la región del Mar Caribe a lo largo de la historia geológica, permitió la migración y colonización de los invertebrados desde otras zonas hacia la costa venezolana y desde ésta hacia lugares lejanos de latitudes más altas. En este sentido, una buena forma de averiguar los detalles de esta historia es estudiando los restos fósiles de los invertebrados marinos que se preservaron en el territorio venezolano.

Los rasgos que dominan las comunidades costeras de Venezuela fueron generados a partir de los cambios en las masas continentales y al movimiento de las masas de agua. Los organismos que habitan en la costa comparten características con las faunas de las islas y litorales marinos de otros países caribeños. En un pasado no muy lejano, hace unos 15 millones de años atrás, la distribución de los territorios fue muy diferente, como así también la altura media del nivel del mar. Parte del territorio que hoy corresponde al Estado Falcón, en el occidente de Venezuela, estuvo bajo el agua del mar. La evidencia de ello se preserva en los fósiles de invertebrados que afloran en muchos sitios de la Península de Paraguaná y en la zona aledaña al pueblo de Urumaco.

Para la época geológica conocida como Mioceno (entre los 23 y 7 millones de años), esta zona del territorio venezolano fue cubierta por un mar de características semejantes a las observadas en parte de la actual costa venezolana; esto puede ser inferido debido a la gran cantidad de especímenes fósiles provenientes de la Formación Urumaco, específicamente de la localidad "El Hatillo",

ubicada entre la costa y la ruta que une Coro con el Estado Zulia, a la altura del pueblo de Urumaco. En este sitio los invertebrados fósiles que habitaron el mar venezolano se encuentran dispersos por el terreno pudiendo verse una diversidad tan alta como la actual, que referencian la existencia de un ecosistema de aguas cálidas, y con una alta productividad orgánica, pero con la ausencia de grandes bioconstrucciones coralinas, las cuales para la zona ya habían desaparecido hacia finales del Oligoceno-principios del Mioceno. En contraposición con el presente, para ese entonces, la ausencia de grandes arrecifes diferencian aquellos mares del presente, quedando en el pasado las grandes bioconstrucciones, desaparecidas hacia finales del Oligoceno y comienzo del Mioceno. Kenneth Johnson del Museo de Historia Natural de Londres y sus colaboradores (2009) han documentado los cambios en las especies y comunidades de corales en base a estudios detallados de fósiles de la Sierra de San Luis y del área de Urumaco en Falcón.

Los rasgos mencionados evidentemente nos están indicando que las condiciones del litoral marino en la zona, fueron diferentes a lo que podemos observar por ejemplo en la Península de Paraguaná hoy en día o en otros puntos de la costa marina de la región. Por lo que se puede considerar que esta ausencia de arrecifes coralinos pudo haber sido simplemente por ciertas condiciones del agua. Es posible imaginar que si bien la temperatura pudo haber sido similar a la actual, la suspensión de partículas sedimentarias no propiciaron el desarrollo de los grandes arrecifes coralinos, proceso que está muy relacionado con aguas marinas turbias por la desembocadura de grandes ríos, tal como ocurre frente a la desembocadura del Río Amazonas y Orinoco, donde no existen arrecifes coralinos.

Retomando la observación de la fauna hallada en “El Hatillo”, se puede resaltar que esta asociación fósil, tiene un particular interés para la historia de la costa falconiana. En este sitio se conjuga una muestra de los animales que habitaron el litoral marino,

todo concentrado en un área pequeña del terreno. Los restos de conchas dispersas sobre la superficie muestran un marcado dominio de los moluscos sobre otro grupo de invertebrados; de los cuales muchos se encuentran en posición de vida en los sedimentos que algún momento conformaron parte del lecho hundidos sobre el fondo, enterrados en los primeros centímetros del sedimento o moviéndose sobre la superficie en busca de alimento. Estos invertebrados fueron acompañados en sus días por abundantes vertebrados marinos, como tiburones, rayas, peces óseos, tortugas y algunos mamíferos marinos. Restos de estos animales están asociados a los invertebrados, y su evidencia fósil es conocida gracias a dientes, espinas, aguijones, vertebras y fragmentos de caparzones.



Figura 11.1. La Localidad de 'El Hatillo' de la Formación Urumaco es muy rica en fósiles de invertebrados marinos. Foto Jorge D. Carillo-Briceño.

Los invertebrados que componen esta asociación, en su mayoría son formas que gustaban de vivir en la zona que se ubicada por detrás de las línea de rompiente de las olas, a escasos metros de profundidad de la playa. Esta franja es la más iluminada, donde la luz y el calor del sol llegan hasta el fondo mismo del mar dándole vida a todo el sistema, principalmente a las algas microscópicas que sostienen la pirámide alimenticia en el lecho marino. La mayoría de las conchas preservadas son de bivalvos, aunque abundaba la de caracoles gigantes (gasterópodos) del género *Strombus* y turritellas, que en esta zona parecen haber tenido una rica diversidad de formas. Estos gasterópodos junto a otros más pequeños vivieron cazando y ramoneando en el fondo marino, para luego esconderse bajo el fango a la espera de no ser vistos. Un comentario especial merece los bivalvos que fueron conservadas en su posición de vida original. En este sitio existen muchos ejemplos de especímenes que han quedado enterrados en el lugar donde habitaban, sin lograr escapar al momento del sepultamiento; hoy se los puede ver marcando el área misma que comprendía la zona intermareal de la costa. Estos ejemplares son una pieza fundamental para la reconstrucción de la antigua línea de costa, ya que si los comparamos con las formas afines que viven hoy en día en la región, podemos estimar con cierta exactitud la configuración costera de aquel momento y en donde se encontraba la zona intermareal y de rompiente.

De la información recabada en la comunidad del “El Hatillo”, es posible reconstruir las condiciones ambientales del mar y la dinámica poblacional de la biota marina. Los restos fósiles nos hablan de las relaciones que funcionaron en el pasado entre los invertebrados y vertebrados con su hábitat. Una de las evidencias más certeras hasta el momento, es que en el Mioceno, la línea de costa marina se encontraba un kilómetro al sur de lo que es hoy en día la costa falconiana, con predominio de un mar cálido como el actual, habitado por una biota litoral algo diferente a la actual;

aunque sin las extensiones arrecifales que se pueden observar en la actualidad en la región falconiana.

Con el acercamiento entre los territorios de Centro y Sur América, la circulación de las corrientes marinas fue cambiando y con ello también cambió la distribución de la fauna de invertebrados. La unión entre Panamá y América del Sur, hace unos 3,5 millones de años aproximadamente, modificó la circulación de las masas de aguas en la zona del Caribe. Antes de establecerse el actual istmo de Panamá, es posible que las corrientes marinas hayan comunicado las aguas cálidas de las costas venezolanas con lo que hoy se corresponde a la costa Pacífica de América del Sur, al otro lado del puente. Como consecuencia del levantamiento de esta barrera geográfica (istmo de Panamá), las larvas de los organismos que circulaban entre el "Atlántico" y el "Pacífico" ya no lo hicieron más, las costas del norte de América del Sur cambiaron para siempre y con esto las asociaciones faunísticas que evolucionaron a cada lado del istmo.

Finalmente, la historia cambió una vez establecido el istmo de Panamá, dando origen a lo que conocemos hoy en día como Mar Caribe, cuyas aguas calmas y cálidas propiciaron el desarrollo de biotas marinas muy diversas. Valorar esta magnífica diversidad actual y disfrutarla, es el desafío; sin olvidar que cuanto más se siga indagando y tratando de conocer los secretos del pasado a través de los fósiles, podremos comprender mejor el dinamismo de nuestro planeta y estar preparado para los cambios naturales que en un futuro tendremos que afrontar.



Figura 11.2. Extracción y muestras de invertebrados fósiles de la Formación Caujarao, miembro Muaco, Estado Falcón. Debajo, de izquierda a derecha: coral, molde de bivalvo y equinodermos. Para detalles sobre el registro fósil de equinodermos en Venezuela, ver Mihaljević y colaboradores (2010). Para detalles sobre el registro de corales, ver Johnson y colaboradores (2009). Fotos por Cathy Villalba.

CAPÍTULO 12

Cambios del Nivel del Mar en la Cuenca Falconiana y Relaciones con el Sur del Continente

Leandro Martín Pérez

Si bien no es una tarea sencilla reconstruir la historia del terreno a partir de la observación de las piedras, es posible deducir con cierta confiabilidad cuáles fueron las características del ambiente pasado. El análisis detallado de los sedimentos y la manera en que estos se disponen en el sustrato, reflejan los acontecimientos ocurridos al momento en que se generaron. A partir de la información brindada por los cuerpos de roca junto a los fósiles que en ella se preservaron, se logra un ensamble perfecto de ideas que finalmente da como resultado, el conocimiento mismo de la historia del lugar. En el oeste del Estado Falcón, las condiciones desérticas actuales de la región dejan al descubierto la superficie del suelo y con esto la posibilidad de estudiar las formaciones geológicas allí con mucha facilidad.

Los cuerpos de rocas que afloran sobre la superficie del terreno en el Municipio de Urumaco y en sus alrededores, son el resultado de un largo proceso de depositación y erosión de sedimentos dentro de una cuenca sedimentaria que contuvo y protegió estos materiales. La edad de estas rocas es variable, las primeras unidades geológicas acumuladas datan del Mioceno inferior (unos 20 millones de años aproximadamente), siendo las formaciones más antiguas las denominadas Formación Agua Clara y Cerro Pelado, ubicadas al sur del pueblo. Asimismo, en una continuidad que se puede seguir hasta casi llegar a la costa del Mar Caribe, le

sigue una serie de formaciones que se van haciendo cada vez más modernas, hasta llegar casi a edades de 10.000 años antes del presente; en el borde mismo de la barranca a unos pocos metros del mar. Estas unidades aparecen dispuestas de manera escalonada sobre el terreno, representando diferentes edades y orientadas en sentido Este-Oeste.

Los cambios del nivel del mar

Las formaciones sedimentarias acumuladas en esta cuenca falconiana son el resultado de una historia geológica que comprende la mayor parte del Cenozoico. En estas se ven reflejadas los diferentes momentos de ascensos y descensos del nivel del mar. Resulta difícil imaginar al mar cambiando de altura respecto de la tierra, pero estos eventos son comunes y cuando se producen dejan sus improntas en las rocas a través de los sedimentos y los fósiles asociados. Los motivos pueden ser varios, pero el motivo más frecuente es que agua asciende por que se calienta el planeta y por esto, los polos se derriten. El exceso de agua acumulado ingresa a las áreas deprimidas del terreno, inundando todo lo que encuentra en su camino hasta estabilizarse para luego retirarse cuando se restablecen las condiciones generales de temperatura en la tierra.

Desde comienzos del Mioceno ocurrieron varios ascensos y caídas del nivel medio del mar, la fauna de invertebrados fósiles depositada en las diferentes formaciones de la cuenca falconiana refleja los cambios que acompañaron las variaciones. En el oeste del Estado el ingreso del agua sobre el continente se puede reconocer a partir de las sucesivas líneas de costa marcadas por las concentraciones de conchillas de moluscos. La posición de los avances de la costa marina, cambian según la formación, siendo las más antiguas las que se encuentran más distantes respecto de la costa actual y otras más próximas, como en el caso de las uni-

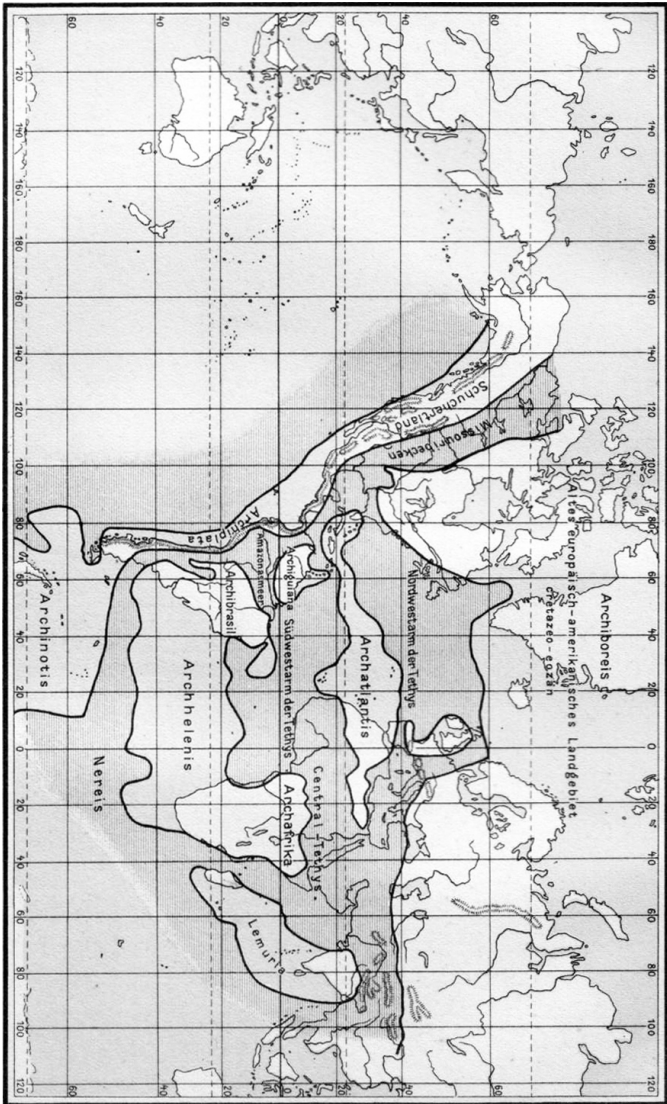


Figura 12.1. Mapa del mundo en el cual se muestra la hipótesis de con Lhering (1927) sobre un mar interior en América del Sur que se extendía de lo que es hoy Falcón hasta Argentina. Reproducción de un libro publicado por la Editorial Gustav Fischer de Jena, Alemania.

dades con edades más modernas, que se ubican a escasos metros del mar actual.

Estos cambios también se observan a una escala mayor, cuando se calienta el planeta, el agua de los océanos invaden todas las costas bajas, es por eso que en el territorio sudamericano a lo largo del Cenozoico (últimos 65 millones de años), estos cambios se registran hasta en las costas más australes. Las comunidades litorales han ido acompañando estos movimientos de las masas de agua, adoptando características propias en cada sitio y ajustándose a las condiciones ambientales, creando asociaciones de organismos que tal vez solo existieron en el pasado en las diferentes latitudes.

Hacia el año 1927 el Dr. von Ihering, científico alemán, documentó estos cambios en las costas de los océanos, observando los fósiles y conociendo la geología del Cenozoico de América del Sur. Él propuso una teoría muy interesante para explicar los movimientos de las comunidades marinas del pasado. Su idea suponía una gran lengua marina que conectaba el “Mar Caribe” con el “Mar Argentino” hacia el Eoceno (55 millones de años), la misma era el relictos del antiguo Mar de Tethys de la era Mesozoica. Esta idea, abrió una discusión entre los científicos que llega hasta nuestros días, donde la evidencia de la existencia de dicho corredor permite explicar las relaciones existentes entre las formas de especímenes fósiles comunes entre las costas del norte y el sur del continente de América del Sur.

A partir de esta hipótesis, en los sucesivos años, algunos investigadores han ido buscando los rastros que apoyan esta teoría y otros los que la desacreditan. Lo cierto es que las formaciones geológicas del Cenozoico sudamericano, contienen muchos restos de animales que dan crédito a las dos partes. De todos modos, a partir de la teoría de von Ihering se pudieron comparar por ejemplo las características de los invertebrados de las comunidades fósiles del Cenozoico del Estado Falcón con aquellas de la misma

edad existentes a gran de distancias en el la parte más austral del continente.

En relación con lo dicho anteriormente, los ecosistemas costeros de aguas cálidas que habitan el Mar Caribe en la actualidad, eran muy similares en el pasado y se extendían hacia latitudes mayores. Estas condiciones fueron también llevadas a latitudes mayores en los momentos de calentamiento del globo. En la costa austral del Atlántico Sur, en lo que hoy es Argentina y Uruguay, algunos grupos de invertebrados del Mioceno superior (10 millones de años antes del presente) han sido compartidos con el Mar Caribe. Si bien el registro fósil no se corresponde exactamente con el de la zona norte, se pueden reconocer algunas especies características de estas aguas litorales cálidas de bajas latitudes, en regiones donde actualmente la temperatura es mucho menor y las comunidades de organismos están más vinculadas con la fauna patagónica.

Al mismo tiempo, el ingreso del agua al continente afectó las comunidades acuáticas de organismos que habitaban aguas dulces y salobres de la periferia de la costa marina. En las inundaciones de las cuencas continentales se generaron grandes cuerpos de agua. Entre los más conocidos está el desarrollado en las cuencas: Amazónica y Chaco-paranaense. Ambos ecosistemas cubrieron gran parte de la totalidad del territorio a mediados del Mioceno, donde se formaron: en la primera, las condiciones ambientales mencionadas al comienzo del capítulo con sistemas de ríos y redes hidrográficas conectadas, en la segunda, un mar tranquilo y de poca profundidad que por lo menos cubrió el centro norte de Argentina.

Retomando la idea de von Ihering, se puede presumir que en algún momento del Cenozoico estas cuencas mencionadas anteriormente ubicadas en la parte norte y sur del continente han podido estar conectadas. Sin ser un verdadero "corredor acuático", como lo sugiere la teoría del alemán, es posible suponer que en

los momentos de mayor inundación del territorio hayan existido conexiones intermitentes que relacionaron las cuencas permitiendo el pasaje de algunas especies de organismos entre ambos ecosistemas. Estas ideas se pueden ver reflejadas en el registro fósil, aunque la evidencia no es del todo clara hasta el momento, si se pueden relacionar algunos los géneros de bivalvos que son compartido entre ambas cuencas.

En Argentina, por ejemplo, la evidencia encontrada indica que las condiciones ambientales y las características de la fauna costera hacia el Mioceno superior, no eran cercanas a las que existen actualmente. A partir de los restos fósiles encontrados en el una formación geológica en la provincia de Entre Ríos, se confirman los desplazamientos de la fauna costera del litoral marino y de aguas salobres de bajas latitudes hasta esta zona; ligados a los cambios en las masas de agua. Al igual que en las formaciones miocenas de Urumaco donde se preservan infinidad de restos de invertebrados marinos, la unidad entrerriana, comparte algunos géneros de bivalvos típicamente de aguas cálidas como son *Chionopsis*, *Anadara*, *Crassostrea* y los pectínidos gigantes (Pérez y colaboradores 2011), característicos de la costa caribeña.

Por otro lado en la misma asociación fosilífera de la unidad entrerriana, se encontraron bivalvos característicos de comunidades en aguas dulces y salobres tales como *Polymesoda* y *Mytilopsis*, los cuales habitan actualmente la zona norte de América del Sur (Pérez y colaboradores 2010). Esta mezcla individuos en un nivel fosilífero, junto a especies características de áreas australes como *Erodona doellojuradoi* y *Tegula patagonica*, a las que se suman los restos de peces y vertebrados continentales que acompañan la asociación, sugieren que el pasaje de organismos entre las cuencas Amazónica y Chaco-paranaense fue posible. Asimismo, las formas marinas de bajas latitudes se estima que llegaron a través del borde de la costa sudamericana con el calentamiento del agua,

arribando los organismos desde bajas latitudes hasta esas áreas australes.

El tesoro paleontológico falconiano

Las formaciones geológicas del occidente falconiano contribuyen de forma directa al conocimiento de la historia del continente. Los diferentes niveles fosilíferos aflorantes en el terreno y los fósiles que en ellos se encuentran, completan la información necesaria para comprender los cambios de los ecosistemas del pasado y las relaciones con otras partes del territorio sudamericano. Los vertebrados e invertebrados que se encuentran en las rocas cenozoicas del Estado Falcón, vienen a clarificar las relaciones con el resto de las faunas de América del Sur, y por otro lado conforman un nexo fundamental en el conocimiento del registro fósil del pasaje generado con el istmo de Panamá.

La posición geográfica de los afloramientos cenozoicos en Urumaco, fueron el paso obligado entre las comunidades de América del Norte y del Sur, en estos estratos se registran los sucesos más relevantes de la unión entre las masas continentales a través del istmo de Panamá. Las modificaciones del litoral marino, previo y posterior al cierre del puente que separa los océanos Pacífico y Atlántico, quedaron reflejados en las formaciones geológicas que resguardaron el patrimonio paleontológico en la región.

Los fósiles coleccionados en el museo de Urumaco y aquellos que aún están en el campo no dejan de asombrar. El tesoro paleontológico preservado en las rocas falconianas, espera ser descubierto y permitir la reconstrucción de la historia de esta parte de la tierra venezolana; solo resta seguir visitando el campo en busca de nuevos hallazgos que contribuyan al conocimiento de estos ecosistemas cenozoicos.

CAPÍTULO 13

Los Peces: Diversidad en el Paleo-Caribe y en el Paleo-Orinoco

Orangel A. Aguilera Socorro

Los estudios paleontológicos en Venezuela sobre la fauna de peces del Neógeno (hace 23 a 2.6 millones de años) se inician con las investigaciones de Leriche (1938) quien realiza el hallazgo de dientes de tiburones en localidades del Estado Falcón correspondientes a las formaciones Socorro (Mioceno medio), La Vela y Punta Gavilán (Plioceno), seguido de la contribución de Rodríguez (1968) que cita la presencia de dientes de tiburones en la Formación Paraguaná también del Plioceno. Luego Lundberg y colaboradores (1988) publican el primer trabajo sobre el hallazgo de un gran bagre cajaro de la Formación Urumaco (Mioceno superior), siendo que sólo a partir de la década de los noventas es cuando Aguilera (1993) descubre los primeros otolitos de peces para Venezuela y una serie de restos de dientes de tiburones y rayas, así como de esqueletos de peces, que serán posteriormente publicados en una serie de contribuciones listadas en mi libro del 2010, para totalizar 193 especies de peces fósiles descritos y muchos otros que aún permanecen en nomenclatura abierta en la espera de las oportunas descripciones. La asociación de peces del Neógeno de Venezuela sirve de referencia para la interpretación de la historia evolutiva de los peces en América Tropical.

Las regiones estudiadas del Occidente de Venezuela en los estados Falcón y Lara, del Occidente en el Estado Sucre y regiones insulares en el Estado Nueva Esparta, han permitido establecer una secuencia geocronológica relativamente continua de los últimos 38 millones de años. Sin embargo esto apenas representa

un pequeño esfuerzo que deja absolutamente claro la necesidad de profundizar los estudios, extender las áreas de exploración en superficie, iniciar los estudios en núcleos de subsuperficie, y realizar investigaciones interdisciplinarias que permitan ampliar el conocimiento para entender la paleobiogeografía y paleoecología de la región.

Los temas centrales que han acompañado las investigaciones sobre los peces fósiles se refieren a la formación del Mar Caribe y a la mudanza en los drenajes Amazónicos que fluían hacia el Caribe, mientras que temas específicos abordan aspectos paleoambientales y eventos oceanográficos como la surgencia marino costera. Hablar del Paleo-Caribe y del Paleo-Orinoco en el contexto de la paleontología ha sido extremadamente difícil en las tres últimas décadas. Sin embargo los aportes continuos y cada vez más sólidos de la información abren al debate académico nuevos escenarios, en donde las discusiones serias y las críticas sustentables serán bienvenidas.

Algo que discutir

La paleontología de las cuencas sedimentares marinas de Venezuela se destacan del resto de América Tropical por agrupar la mas variada fauna ancestral del Caribe. Entre los fósiles de vertebrados, los peces son uno de los grupos que ofrecen una amplia diversidad y resultan excelentes para la caracterización de los paleoambientes a través de la interpretación de sus asociaciones y comunidades. Los restos fósiles encontrados son muy variados, pero por la naturaleza de los esqueletos y de los sedimentos, los elementos diagnósticos comúnmente hallados para los peces cartilagosos o elasmobranquios como tiburones y rayas son los dientes y placas dentarias respectivamente, mientras que para los peces de hueso o teleósteos como el corocoro, pargo, mero, etc., son los fragmentos de sus esqueletos como cráneos, espinas,

vértebras y las “piedras del oído” definidos como otolitos, que conforman parte del sistema de equilibrio de los peces teleósteos.

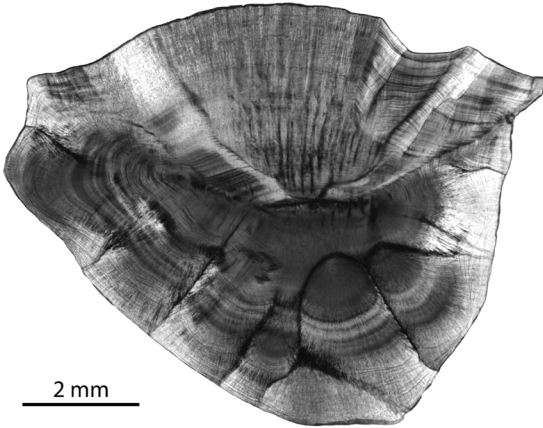


Figura 13.1. Foto bajo microscopio de sección de otolito o “piedra del oído” de curbina (*Larimus breviceps*), mostrando las líneas de crecimiento de este individuo. Foto Torsten Scheyer, Zürich.

La naturaleza de las rocas de las unidades portadoras y el ambiente de sedimentación son definitivos en la preservación de los fósiles, por lo cual en rocas calcáreas y fosfatos es más común el hallazgo de dientes de tiburones y rayas, mientras que en areniscas arcillosas se preservan bien los esqueletos, y en las arcillas los otolitos. Ambientes de aguas someras ofrecen mayor diversidad de especies que aquellos de aguas profundas.

Las cuencas sedimentarias son reales evidencias de los ambientes del pasado y tanto la litología como los fósiles son indicadores del paleoambiente, y es justamente el punto más relevante en el estudio paleobiogeográfico de Venezuela como una referencia global para toda la región de América Tropical.

Esta relevancia se debe a las diferencias de las regiones insulares de la Antillas mayores y menores, así como del istmo centroamericano con la zona costera de Venezuela, localizada al norte de América del Sur y que tendría igualmente en el pasado una

gran diversidad de ambientes marinos costeros como es el caso de grandes estuarios, lagunas marginales, fondos coralinos, arenosos, rocosos y lodosos, eventos de surgencias marino costeras, zonas costeras, insulares de plataforma y fosas oceánicas. Aparte de estar localizada en una suerte de encrucijada en donde convergían masas de agua y faunas provenientes de los océanos Atlántico y del Pacífico antes de su aislamiento a consecuencia de la formación del istmo de Panamá.

A ello se le suma el hecho de que las unidades litoestratigráficas estudiadas entre el Oligoceno-Mioceno (23 millones de años) y el Plioceno-Pleistoceno (1,8 millones de años), que conforman las denominadas formaciones geológicas de Castillo, Agua Clara, Agua Salada, Cerro Pelado, Cantaure, Querales, Socorro, Caujarao, Urumaco, Paraguaná, La Vela, Codore y San Gregorio en el Occidente del país, y Cubagua y Cumaná en el Oriente, ofrecen la oportunidad de estudiar una secuencia temporal casi completa.

Las 194 especies fósiles de peces descritos para Venezuela se agrupan en asociaciones faunísticas por formaciones geológicas y sus respectivas cuencas como una manera cualitativamente válida y cuantitativamente significativa, para la interpretación paleoambiental y para los análisis de las tendencias, en donde queda perfectamente demostrado que el factor geográfico marca una tendencia significativamente alta cuando es comparado con la tendencia de variaciones en factor del tiempo geológico.

En el contexto geológico de la formación del Mar Caribe, a consecuencia de la dinámica tectónica de las placas de Norte América y América del Sur con la placa del Caribe, así como la elevación definitiva del istmo de Panamá en el Plioceno, la fauna de peces fósiles de Venezuela preservada en las cuencas marinas revelan formas ancestrales que resultan de las mezclas de especies y masas de agua provenientes del Océano Pacífico Centro Oriental y del Océano Atlántico Centro Occidental, dando origen a la fauna Caribeña como es conocida actualmente.

A consecuencia de la tensión entre las placas tectónicas de América del Sur, Pacífico y del Caribe, se produce la elevación de la cordillera oriental de Colombia, los Andes merideños y la cordillera de la costa, cambiando la configuración de los drenajes continentales Amazónicos que fluían hacia el Caribe, y estableciendo nuevas cuencas hidrográficas en dirección al Atlántico, como es el caso del río Orinoco.

Testimonios fósiles del “Paleo-Orinoco” están muy bien representados por los principales grupos de peces Suramericanos encontrados en la sección de la Formación Urumaco del Mioceno Superior de Falcón (8 a 6 millones de años), asociados a una fauna de tortugas fluviales, cocodrilos y toninas netamente Amazónica. Estos consisten en esqueletos fósiles de grandes bagres dulceacuícolas como el cajaro *Phractocephalus* y de bagres sierras *Doraops*, así como dientes de cachamas *Colossoma* y *Piaractus*.

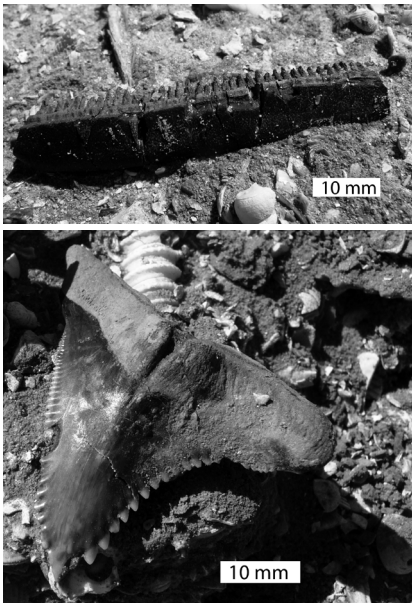


Figura 13.2. Restos de dos peces cartilaginosos del Mioceno de la Formación Urumaco, Estado Falcón. La raya o manta llamada ‘chucho blanco’ *Myliobatis* sp. (superior) y el tiburón gáleo *Hemipristis serra* (inferior). Foto Jorge Carillo-Briceño.

Los procesos de extinción y renovación de la fauna de peces marinos y dulceacuícolas de Venezuela en el tiempo geológico que abarca un lapso entre 38 y 1,8 millones de años no expresan grandes cambios en la composición por familias y géneros, con excepción de los gigantes tiburones *Megaselachus* y *Cosmopolitodus*. Sin embargo a nivel de especies la mayoría son consideradas especies extintas, ocurriendo una renovación faunística muy importante hasta conformar las 850 especies de peces actualmente distribuidas en las costas de Venezuela.

Pescando en el tiempo

Al igual que para cualquier pesquería la preparación y adecuación de las artes de pesca, la selección de las áreas por tipos de fondos y profundidades, información previa sobre las especies más abundantes, la intuición y la navegación son aspectos fundamentales para lograr las capturas exitosas. En el caso de la paleontología es algo similar.

Precediendo cualquier expedición paleontológica es necesario estudiar los mapas geológicos y secciones de las columnas estratigráficas para identificar las formaciones por edad y tipo de roca que pretendemos acceder caso se encuentren en superficie. Identificada la formación se debe consultar las referencias sobre la edad, litología, la ubicación referenciada por mapas topográficos y los fósiles previamente colectados en esa formación. Un buen inicio es consultar el *Léxico Estratigráfico de Venezuela* de acceso libre por internet (www.pdv.com/lexico/lexicoh.htm), en el caso de la fauna fósil y del paleoambiente existen disponibles varios artículos y libros publicados que pueden ser consultados. La navegación hasta los puntos de colectas preseleccionados se pueden establecer con la ayuda de un navegador satélite (GPS) e incluso con un mapa topográfico. Para la observación y reconocimiento de los restos fósiles en campo es importante consultar los libros de

anatomía y zoología o las publicaciones específicas sobre aquellos grupos en los que se tiene particular interés, para visualizar bien su anatomía. Esta consulta puede ser ampliada con la visita previa a los museos de Ciencias y a las colecciones de las Universidades e Institutos de investigaciones.

Decidida la actividad y establecido el grupo de la expedición es necesario organizar los materiales de campo, incluyendo aquellos provisiones de seguridad y primeros auxilios, libreta de anotaciones, mapas, cámara fotográfica y guías de campo para reconocimiento de los fósiles.

Como cualquier pescador experimentado, la marcha sobre el afloramiento y la búsqueda de los fósiles de peces es cuestión de paciencia, tratando de encontrar pistas como conchas que sirvan de guías para la interpretación del ambiente. Quizás es más sencillo mentalizar el aspecto triangular de los dientes de tiburones, que generalmente en los fósiles adquieren un color gris oscuro y sus superficies se muestran muy brillantes al sol. Otras estructuras como las vértebras son relativamente fáciles de reconocer en campo, mientras que los otolitos por sus pequeños tamaños son difíciles de observar.

Durante las expediciones hay que tomar en cuenta que son actividades exploratorias, de observación y de registro, por lo cual no se deben intervenir, ni coleccionar los fósiles sin el debido proyecto autorizado por el Instituto de Patrimonio Cultural y la compañía de profesionales especializados. De esta manera se contribuye con el rescate de una información fundamental para los estudios sobre fósiles y con la preservación del patrimonio paleontológico, dando la oportunidad de que otras personas interesadas en el tema disfruten como usted de la pesquería en el tiempo.

Hablar de peces fósiles de Venezuela es contar una historia ancestral muy similar a la reciente, que en general sigue la misma composición de los géneros y familias de la contraparte viviente encontrada comúnmente en el litoral a lo largo de los diferentes ecosistemas, como se ilustran y narran en las reconstrucciones que presentamos a continuación, en una invitación a sumergirse en el pasado geológico.

Asociaciones de peces en zonas de surgencia marino costeras

Mar oscuro iluminado por pequeños haces que emergen centelleantes del abismo oceánico en un vórtice de cardúmenes energizados, dejando a su paso estelas fosforescentes en la superficie rizada del mar, como una suerte de coreografía de linternas sobre un escenario pelágico que cobra vida bajo el ocaso tropical en aguas cristalinas.

El nado sincronizado de los peces linternas *Diaphus*, *Lampadena* y *Myctophum*, dotados de órganos bio-luminiscentes que se disponen como perlas a lo largo de sus cuerpos, guía el ascenso vertical desde las heladas y oscuras aguas de la fosa oceánica, en recorrido de un millar de metros hasta emerger a pocos centímetros de la superficie apenas iluminada por el reflejo lunar.

Las numerosas bocanadas de agua enriquecida con el plancton y la turbulencia ocasionada durante su nado, provocan nuevos reflejos luminosos de colores esverdeados en el agua como si fuesen fuegos estelares, ocasionados al agitar las aglomeraciones de diminutos organismos llamados diatomeas y dinoflagelados.

Atraídos por el festín de luces, los tiburones esquelidos de profundidad llamados *Daenia*, *Centrophorus* y *Squalus*, se agregan al banquete nocturno para alimentarse de los cardúmenes formados por los peces linternas, y luego, durante la aurora se disper-



Figura 13.3. Asociaciones de peces en zonas de surgencia marino costeras, basado en descubrimientos en la Formación Cubagua. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

san nuevamente en las profundidades siguiendo el ciclo diurno de inmersión.

Tiburones de siete branquias con el cuerpo muy oscuro llamados *Hexanchus*, y tiburones zorros *Alopias* caracterizados por sus grandes ojos y aleta caudal extremadamente prolongada, complementan la diversidad de especies residentes y transeúntes en aguas profundas.

A medias profundidades surgen sombras grisáceas voluminosas que se desplazan en una especie de camino tortuoso y exploratorio, entrecruzando eventualmente sus trayectorias con otras sombras fantasmas que dibujan bandas subacuáticas oscuras mimetizadas con el juego de luz. Se trata de dos grandes depredadores, el tiburón mako *Isurus* y el tiburón tigre *Galeocerdo*. El primero al asecho de grandes peces espadas *Mokaira*, meros *Epinephelus* y pargos *Lutjanus*, entre otros. El segundo, un perfecto oportunista de dieta muy variada, que atrapa lo que encuentra a su paso sin distintivos entre langostas, peces, tortugas, aves y mamíferos marinos.

A plena luz, es el turno de las especies diurnas brindar su espectáculo, unas salpicando la superficie del mar en una ebullición de vida formada por cardúmenes de sardinas *Clupea*, *Engraulis* y *Anchoa*. Y otras abandonando las oquedades y galerías del fondo en un despertar de riqueza y color.

Los obispos *Equetus* con su aleta dorsal abanderada, los cardenales *Apogon* vestidos de rojo brillante, los corocoros *Orthopristis* con manchas negruzcas y amarillentas sobre sus escamas de tonos gris brillante, algunos pargos *Haemulon* con reflejos de oro, y el roncador *Micropogonias* entonando danzas de tambores, se agrupan como en un acuario para exhibir sus mejores figuras y nados sincronizados.

Sobre el fondo, cautelosos, aparecen varios ojos saltones de los pequeños góbidos, mientras que las rayas y chuchos *Dasyatis*,

Myliobatis y *Rhinoptera* parecen levantar vuelo nadando vigorosamente sobre el fondo.

Asociaciones de peces desde el litoral hasta mar abierto

El encuentro de aguas desbordadas de las planicies costeras con el mar, mezclan sales y nubes acuáticas de sedimentos que pintan de marrón la masa de agua y oscurecen por completo el medio a los primeros centímetros de la superficie. Esta penumbra estuarina reúne una fauna muy especializada por su tolerancia a los límites extremos de salinidad, temperatura, oxígeno disuelto y turbidez del agua. La naturaleza fisiológica de los peces para su adaptación evolutiva en ese encuentro de aguas dulces y marinas desarrolla sofisticados mecanismos de regulación de sales, así como sensores para el reconocimiento de presas y atracción de especies afines.

Morfológicamente resaltan en su apariencia externa los grandes bagres marinos *Aspistor*, *Bagre*, *Cathorops*, *Notarius* y *Sciades*, todos ellos de cuerpos grisáceos oscuro y desnudos de escamas, que en contraste con sus pequeños ojos por la visión limitada con la turbidez del agua, desarrollan largos bigotes y barbas provistas de células sensoriales para escudriñar en el fondo durante la búsqueda de sus presas, como cangrejos y camarones soterrados en el fango.

Mientras que otros peces transeúntes como las curvinas *Cynoscion* durante el período de reproducción se desplazan entonando sonidos de tambores producidos por la fricción de los huesos faríngeos a manera de baquetas, amplificadas por sus vejigas natatorias. Este tronío subacuático sensible entre las mismas especies dirige la marcha del cardumen para agruparse en el oscurecido estuario en un desfile de peces machos y hembras maduras que garantiza el éxito de la desova y la fertilización.

Sobre el fondo y apenas perceptible en el fango se destacan un par de pequeños orificios que se abren y cierran intermiten-



Figura 13.4. Asociaciones de peces desde el litoral hasta mar abierto, basado en descubrimientos en la Formación Cantaure. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

temente a manera de válvula hidráulica que generan una ligera turbulencia. Estos orificios llamados espiráculos están localizados próximos de los ojos de las grandes rayas *Dasyatis* y sirven para mantener el flujo de agua de respiración mientras esconden su cuerpo semi-enterrado en el fondo lodoso, aguardando pacientemente el paso de pequeños peces, crustáceos y moluscos para el festín.

De la nada el agua es cortada por contundentes y poderosos movimientos laterales de hojillas fantasmas que cruzan sin resistencia la turbidez del agua, lacerando los cuerpos de los peces agrupados en cardúmenes y provocan una estampida ante la sorprendente presencia de los tiburones sierra *Pristis*, provistos de grandes rostros tabulares que se extienden desde la cabeza, y están dotados con numerosos dientes agudos y aplanados en cada uno de sus bordes laterales. Igualmente desafortunados peces y crustáceos que se esconden en el fondo son sorprendidos por estos tiburones sierras que “rastrillan” las arenas y el fango en la búsqueda de alimento.

En las márgenes del litoral se levantan atalayas de manglares que entrecruzan ramificados zancos y atrapan sedimentos para crear lagunas marginales someras que sirven de refugio ambiental para las larvas de cuerpos translúcidos y juveniles de una variada fauna de peces entre los que destacan las lisas *Mugil*, mojarras *Gerres*, róbalos *Centropomus*, maraos *Hyporhamphus* y sapos *Thalassophryne* entre otros.

Hacia el mar abierto se disipan los sedimentos y el agua se torna transparente reflejando los tonos azules del horizonte. Sobre la superficie ondulada por el viento saltan enormes mantas *Mobula* que parecen aletear para mantener el vuelo, mientras gigantes tiburones *Megaselachus* cortan el agua con sus enormes aletas dorsales durante su nado y en subsuperficie abren sus grandes fauces exhibiendo sus triangulares y cortantes grandes dientes, que le confieren el nombre a la especie de *Megaselachus megalodon*.

Siguiendo una suerte de nado en carrusel los tiburones martillos *Sphyrna* giran agrupados próximos de las islas, mientras que las barracudas *Sphyraena* de cuerpos extraordinariamente plateados y brillantes, nadan a distancia en pequeños cardúmenes abriendo pausadamente las mandíbulas intrincadas de aguzados dientes.

En niveles más profundos donde el agua es helada y los colores desaparecen, los granaderos acorazados *Coelorhynchus*, la merluza plateada *Merluza* y la merluza luminosa *Steindachneria* merodean sobre el fondo fangoso donde se alimentan de gusanos marinos, cangrejos, moluscos y pequeños peces. Mientras los candiles *Ostichthys* observan serenos con sus grandes ojos la faena de sus competidores.

Los fondos arenosos y lodosos albergan los peces con cuerpos en forma de serpientes entre los que están los congriños *Paraconger* y *Ariosoma* y el machete *Cynoponthicus*, que se vale de la naturaleza del fondo para ocultarse entre los sedimentos.

Asociación de peces del paleo-Orinoco

Mientras las aguas del gran pantanal Amazónico drenaban tierras abajo en diferentes direcciones, unas al sur hacia el Paraná, otras al este hacia el Atlántico, otras al noroeste hacia Colombia y otras al norte hacia Venezuela, esparciendo las especies ancestrales de peces para toda la región, se iniciarían durante el Mioceno medio los movimientos tectónicos que elevarían cordilleras, sierras y montañas en el continente Suramericano. Esta actividad tectónica transformó la geografía pretérita y delimitó las planicies del norte con la formación de la cordillera Oriental de Colombia, los Andes merideños, la Cordillera de la Costa y la Sierra de Perijá. Las cabeceras, los tributarios y los drenajes adoptaron nuevas configuraciones en sus cauces, ahora entre barreras divisorias aislando las poblaciones de peces y creando nuevos ambientes.

Los cambios hidrográficos Amazónicos generaron nueva diversidad de especies, mientras que los cauces desecados de La Venta en Colombia y Urumaco en Venezuela, se transformarían en campos desérticos en donde los testimonios pétreos de peces dulceacuícolas son las mejores evidencias de una fauna ancestral de características Amazónicas. El bagre cajaro *Phractocephalus*, el bagre malarbo *Platysilurus*, el bagre laulao *Brachyplatystoma*, los bagres sierra *Doras*, *Doraops* y *Rhinodoras*, las cachamas *Colossoma* y *Piaractus*, y la guabina *Hoplias*, son algunos de los ejemplos de una fauna proto Amazónica-Orinoquia encontrada entre los fósiles de peces de Venezuela, en donde hoy día es una planicie costera semi-desértica y apenas con algunos ríos intermitentes durante las lluvias, que dejan a su paso grandes cárcavas en el paisaje.

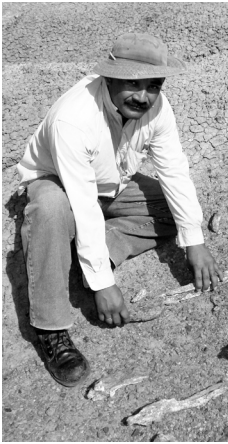


Figura 13.5. Asociación de peces del paleo-Orinoco, basado en descubrimientos en la Formación Urumaco. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

CAPÍTULO 14

Los Animales Vertebrados Fósiles de Falcón: Una Visión desde Urumaco

Rodolfo Sánchez



*El Geólogo **Rodolfo Sánchez** ha contribuido como ningún otro al descubrimiento de los fósiles de vertebrados de Urumaco. Gracias a su trabajo de campo y exploratorio, a su “olfato” y ojo casi único por los fósiles, a su conocimiento de las rocas y anatomía de los animales allí preservados, Rodolfo Sánchez ha hecho varios descubrimientos importantes descritos en este libro. En este reporte, él nos presenta de manera integrada una visión personal basada en su propia experiencia de la geología y los fósiles de distintas formaciones geológicas en Urumaco. Este texto complementa aquel de Carlos Jaramillo y Luis Quiroz sobre la cuenca sedimentaria y evolución de la vegetación en Falcón. Las identificaciones de los materiales han sido llevadas a cabo sobre todo en colaboración con Orangel Aguilera (peces, cocodrilos) y Alfredo Carlini (mamíferos), así como con varios otros autores mencionados en este libro.*

La historia geológica de la región noroccidental de Falcón integra varias formaciones en donde sea podido detectar una considerable actividad biológica de diversos grupos de vertebrados fósiles. En primer lugar se destaca la sedimentación de la Formación **Cerro Pelado** dominada por canales distributarios, barras progradantes con migración de dunas por encima del frente deltaico, canales sinuosos en las planicies deltaicas, con alternancia de depósitos de planicies inundadas, bahías interdistributarias muy bioturbadas y marcas de deltas abandonados – información sobre todo generada por mis colegas Luis Quiroz y Carlos Jaramillo. Estas condiciones ambientales de la Formación Cerro Pelado, seguramente promovieron muchos nichos ecológicos para el desarrollo de la

actividad biológica. Sin embargo, esta unidad es muy pobre en el registro fósil de vertebrados; esto puede deberse mayormente a las condiciones tafonómicas (sesgos de preservación, las cuales implican que los animales quizás estuvieron allí pero no fueron preservados como fósiles). Hasta el momento solo tenemos un único registro correspondiente a un pez teleósteo pariente de los bagres, un siluriforme indeterminado, representado por una espina lateral derecha y una placa del cráneo, localizado al suroeste de Urumaco, carretera de San José de Bruzual – Suey, en la localidad de Cerro Samuro. Los sedimentos del frente deltaico no han sido muy explorados, como si lo han sido las formaciones suprayacentes, a pesar de que esta formación está bien extendida en la región. El paso de la Formación Cerro Pelado a la **Formación Querales** es notable. La Formación Querales preserva estructuras biogénéticas (talassinoides y planolites) y ha aportado restos de moluscos, peces y cangrejos, los cuales están siendo estudiados en estos momentos y serán publicados oportunamente por Leandro Pérez y sus colaboradores. Los fósiles provienen de la localidad de Corralito, en la carretera de Urumaco – Pedregal, en la margen oeste del puente, al sur de Urumaco. El contacto suprayacente es concordante y transicional, con la **Formación Socorro**, la cual aflora a lo largo del frente de montaña del Falcón oriental, desde Cumarebo hasta Dabajuro en el Occidente, con una extensión de más de 150 Km en dirección este-oeste y un espesor de 2.209 m, medidos a lo largo de la Quebrada Paují, localizada 20 Km al Sureste de Urumaco (Quiroz y Jaramillo 2010). Generalmente los levantamientos geológicos realizados en los ríos y las quebradas no han sido exitosos a la hora de la búsqueda de restos fósiles - exceptuando los afloramientos del miembro inferior de la Formación Urumaco en la Quebrada Bejucal, que trataré más adelante.

El miembro medio de la Formación Socorro es el resultado de depósitos de un sistema predominantemente deltaico y sedimentos ricos en materia orgánica y carbón, con limolitas coquinasas

que representan períodos de alta energía durante las transgresiones del mar. Las areniscas canaliformes que dominan la topografía de la región se depositaron en una planicie deltaica, lejos de la influencia marina. En estos ambientes, en diferentes niveles y generalmente en los niveles de lodos marrones oscuros, ricos en materia orgánica, se ha podido exhumar una rica fauna en diferentes sitios. Por ejemplo, hacia el sureste de Urumaco, en la localidad de Capirote y en la margen norte del camino a la Quebrada Honda, en niveles de lodos marrones oscuro con abundante materia orgánica, se recuperaron las primeras vértebras de serpientes de Venezuela, publicadas por Jason Head y colaboradores en el 2006. De esta localidad se descubrieron también los restos postcraneales de un cocodrilo indeterminado. En la localidad Cerro Maniaero, la secuencia contiene un gran espesor de lodos marrones laminares con abundante materia orgánica pertenecientes a la Formación Socorro y ha aportado dos cráneos pequeños de caimanes indeterminados, el rostro de un gavial muy deteriorado, aún in situ, y el plastrón de una tortuga indeterminada. Infrayacente a estos niveles, en las areniscas finas de frente deltaico se recuperó un cráneo completo con mandíbula articulada y vértebras del cocodrilo *Thecachampsia* sp., el cual se exhibe en la Casa de La Cultura en Urumaco. Al este de la localidad de Santa Bárbara en el camino a la Campana aflora una secuencia que integra paleosuelos con icnofósiles de talasinoides; un nivel de lodo carbonoso infrayacente aporta placas pequeñas de tortugas indeterminadas y 45 vértebras de la serpiente *Eunectes* (Hsiou y Sánchez 2011), al igual que dos vértebras de otro ejemplar de esta misma especie de serpiente. A 200 metros al norte de este punto otro nivel de lodo carbonoso de menor espesor aporta un rostro parcialmente completo de un cocodrilo gavialoide indeterminado. En la base de la localidad Cerro Overo, en lodos carbonosos con abundante materia orgánica, se recuperaron dos dientes de *Purussaurus* sp. e impresiones de hojas de plantas en lodos masivos marrón claro. De la parte media, en

lodos marrones, proviene un fragmento del rostro del tiburón sierra *Pristis* sp. y cuatro vértebras de serpientes indeterminadas. Al este, en Hato Raspiñito, en la localidad de Llano Largo, se descubrió una asociación de cráneo, fémur, tibia, región pélvica, garras y vértebras de un milodóntido, que hemos descrito como *Mirandabradys socorensis* (AMU-CURS-29; ver Carlini y colaboradores 2006). También se recuperaron de esta localidad tres segmentos robustos de la rama mandibular derecha del gigantesco caimán *Purussaurus* sp., quedando in situ restos muy deteriorados de un mamífero indeterminado de gran talla.

La localidad de Cerro Alto, a 12 km al este de Quebrada Honda, aportó al registro fósil una asociación de restos pertenecientes a un milodóntido indeterminado (cráneo, fragmento de mandíbula, diente, humero y vértebras), un resto craneano de un cocodrilo, un fémur de otro milodóntido aún *in situ*, y un húmero de



Figura 14.1. Parte de la exposición de los fósiles en la Casa de La Cultura en Urumaco. Foto Jorge Carillo-Briceño.

estas perezas, todos provenientes de un nivel de lodos marrón con abundante materia orgánica de 0,5 m de espesor y una extensión de 180 m orientados este-oeste. Al sureste, en la localidad de Cerro los Chivatos, se exhumaron un cráneo y mandíbula del cocodrilo *Thecachampsa* sp., vértebras precloacales de serpientes (Head y colaboradores 2006), un fémur de un milodóntido indeterminado y cinco vértebras articuladas del caimán *Purussaurus* sp. Una localidad al norte, en el hato de la familia Nava, en lodos marrones con materia orgánica, arrojó un rostro del caimán *Mourasuchus* sp., e infrayacente en areniscas de grano medio a fino, el caparazón parcialmente completo de una tortuga matamata, perteneciente al género *Chelus* sp. Este miembro de la Formación Socorro es tan rico en vertebrados fósiles como la Formación Urumaco, por lo que merece mayor atención, aunque tiene sus limitaciones puesto que las localidades quedan muy distantes de las vías de acceso y las caminatas se hacen muy largas y cansonas.

El miembro superior de la Formación Socorro, representa una sucesión de ambientes fluvio-deltaicos, en los que dominan ambientes de planicies deltaicas, canales en planicies inundadas y abanicos de desbordes, los cuales se pueden reconocer por las areniscas con abundante fragmentos de materia orgánica de grano creciente. Son estos los niveles portadores de los vertebrados fósiles de este miembro, que es menos diverso que el anterior. Los fósiles de este miembro provienen del sureste y suroeste de Urumaco y del sur de Llano Grande. De la localidad de Bella Vista en el Cerro Samuro se recuperaron restos de un milodóntido pequeño (vértebras, húmero y fémur) y del oeste de la localidad de Tarana, carretera Nacional Falcón-Zulia, 300 m al sur, en depósitos de planicies deltaicas, se conoce el cráneo completo de un sirénido el cual está depositado en el Museo de la Universidad Simón Bolívar. Ese cráneo fue figurado en el libro sobre Urumaco y la Paleontología de Venezuela de los editores Sánchez-Villagra y colaboradores (2010) como proveniente del Mamón en la Formación Urumaco,

pero este ejemplar en realidad proviene del miembro superior de la Formación Socorro. En la localidad Barranco blanco-capiroite, al sur-este de Urumaco, se encontraron restos de *Purussaurus* sp. (David Acosta, comunicación personal). Al sur de Urumaco en la carretera Urumaco-Pedregal en la margen oeste cerca del hato "El Tamarindo", aflora una capa coquinosa que contiene en varios puntos restos de tortugas y restos de costillas de mamíferos, e infrayacente en depósitos de planicies de inundación se pudo recuperar un cráneo de un milodóntido indeterminado en mal estado de preservación.

La **Formación Urumaco** se depositó principalmente en planicies costeras deltaicas. Se conocen fósiles de los tres miembros.

El **miembro inferior** de la Formación Urumaco muestra una profunda interacción de organismos invertebrados que dejaron sus huellas: *Ophiomorpha*, *Diplocraterion*, *Skolithos*, *Macaronichnus*, *Thalassinoides* y *Planolites* son muy comunes, determinados gracias al trabajo de Luis Quiroz. La intercalación de capas coquinas ocasionalmente son portadoras de vertebrados. En la localidad Quebrada Bejucal al sur de la falla se han podido recuperar un humero y fémur de un megatérido, un astrágalo de un astrapoterio, un fragmento de maxilar de un *Mourasuchus* sp. y un fémur pequeño de un caimán, así como aún in situ existe parte de la región pélvica de un mamífero. Todo este material proviene de sedimentos limosos grises a amarillo claro. Suprayacente a estos sedimentos, subiendo 50 m en sección estratigráfica, hay lodolitas marrones con materia orgánica de donde se extrajeron dos vértebras de *Purussaurus*, material que se exhibe en la Casa de La Cultura de Urumaco, mandíbulas de *Caiman* sp., el caparazón de la tortuga matamata *Chelus* sp. y el rostro completo de un *Pristis* sp. A pocos metros de la falla de la misma quebrada se recuperó un caparazón parcialmente completo de una tortuga, también exhibida en la Casa de La Cultura de Urumaco.

En la coquina del camino a la meseta en la misma quebrada se ha podido observar una asociación faunística de varios grupos de vertebrados producto de aportes tanto marinos como continentales. De esta localidad provienen varias vértebras de serpientes, principalmente *Eunectes* (Hsiou. comunicación personal), mandíbulas parcialmente completas de un caimán de rostro corto, dos molariformes de roedores pequeños (en estudio isotópico), placas neurales de tortugas, dientes de varias especies de tiburón, dientes de rayas y una placa dérmica de cachicamo extinto pampatérico. Todo este material presenta un buen estado de preservación. Allí se encuentra también una abundante fauna de moluscos. El miembro inferior de la Formación Urumaco se extiende de este a oeste y en la región de Barranco Blanco al sur - este de Urumaco. De allí se rescató una tortuga *Bairdemys* sp. a 30 m al sur de la



Figure 14.2. La Coquina, una localidad del miembro inferior de la Formación Urumaco rica en vertebrados e invertebrados. Foto Marcelo R. Sánchez-Villagra.

laguna. Al oeste la localidad de El Vijiadero, al sur de Llano Grande, aflora una secuencia de limolitas y arenitas de grano medio a fino e infrayacente lodolitas marrones con materia orgánica. De los niveles de limolitas inferiores se extrajeron: un fémur y húmero de un milodonte, maxilar de un delfín, un rostro parcialmente completo de un cocodrilo gavialoide, dos vértebras de la serpiente *Eunectes* dos otolitos de bagres de género *Arius* y un cráneo completo, con dentición y parcialmente deformado de un milodonte. De la localidad de La Ventolina al oeste de Urumaco, de los lodos marrones con materia orgánica, se conoce el rostro completo con mandíbula articulada de un caimán (*Melanosuchus fisheri*) en mal estado de preservación y aun cubierto por yeso. La mayoría de los restos que se han recuperado en los ambientes lodosos ricos en materia orgánica, tanto de la Formación Socorro como de la Formación Urumaco, no muestran una buena preservación.

El **miembro medio** de la Formación Urumaco se caracteriza por presentar depósitos de canales distributarios terminales; las trazas de ofiomorfos dentro de los canales sugieren condiciones de influencia marina, mientras que los depósitos de detritos de materia orgánica en las barras de areniscas representan los períodos de crecimiento de las descargas fluviales. Estas condiciones ambientales no fueron muy propicias para el desarrollo de la actividad orgánica o biológica en este miembro, debido a las condiciones de estrés que se presentaron, por lo que el material fósil recuperado es muy poco y en mal estado de preservación. En la localidad al este del puente del río Urumaco se recuperaron varios restos de diferentes grupos entre ellos: el rostro completo de *Hesperogavialis cruxenti*, un fémur y húmero de un milodóntido, 24 vértebras de la serpiente *Eunectes*, un caparazón de la tortuga *Bairdemys* sp., un diente posiblemente atribuible a *Purussaurus* sp., y un basicráneo de un *Mourasuchus* en mal estado de preservación. Allí se encuentra *in situ* el plastrón de una tortuga *Stupendemys* sp. y restos de *Purussaurus* en mal estado de preservación. Al oes-

te en la localidad de Playa Larga, norte de Llano Grande, se han recuperado el cúbito y el radio de un mamífero grande, probablemente un astrapoterio, una vértebra, la rama mandibular derecha y la región pélvica del milodonte *Urumacotherium garciai*, restos del fémur de un milodonte, el fémur de otro milodonte pequeño, al lado del oleoducto en la misma localidad, la rama mandibular derecha de un caimán de rostro corto, fracturada pero en buen estado de preservación y una vértebra de la serpiente *Eunectes*, dos caparazones de tortuga matamata (*Chelus* sp.) y parte del cráneo de un caimán *Purussaurus*. a 10 m del oleoducto.

El **miembro superior** de la Formación Urumaco es el resultado de depósitos de planicies deltaicas; los intervalos de lodos ricos en materia orgánica y carbón sugieren depósitos en áreas de planicies inundadas. La influencia marina en este miembro se



Figure 14.3. El autor en el campo de la Formación Urumaco, al lado de un ejemplar sólo parcialmente visible de la tortuga gigante Stupendemys geographicus. Foto Marcelo R. Sánchez-Villagra.

evidencia por fragmentos de conchas en los niveles arenosos que sugieren períodos transgresivos cortos (Quiroz y Jaramillo 2010). Esta secuencia cíclica del miembro superior se repite hasta formar 360 m de espesor. Los niveles lodosos son los que más han aportado al registro fósil y son numerosas las localidades portadoras de restos fósiles. La localidad de Domo de Agua Blanca representa la base del miembro, de aquí provienen: un cráneo de *Thecachampsa* sp. el caparazón completo de una tortuga *Bairdemys venezuelensis* y una tortuga *Chelus* sp., estos se exhiben en la Casa de La Cultura de Urumaco, el rostro incompleto de un *Hesperogavialis cruxenti*, dientes de cocodrilos, vértebras de mamíferos, dientes de raya, restos de tortugas en una capa de areniscas coquinas *in situ* en donde se pueden observar las nidadas con huevos. Al norte de El Hatillo, Bocquentin-Villanueva en 1984 describió *Urumacotherium garciai*, dedicándole la especie al señor García, un lugareño, quien descubriera el ejemplar. De esta misma localidad provienen restos pertenecientes a un cráneo con mandíbulas de *Purussaurus mirandai*, una rama mandibular de un caimán rostro de pato *Mourasuchus arendsi*, el rostro parcialmente completo de un *Gryposuchus colombianus* (Aguilera 2004) un fémur de una perezosa pequeño muy deformado, vértebras articuladas de peces, una tortuga matamata (*Chelus* sp.) y un fémur del roedor gigante *Phoberomys* sp. En una localidad al noroeste de El Hatillo aflora una capa de arenitas coquinas que contiene una gran diversidad de moluscos en buen estado de preservación en donde se han recuperado: otolitos de diversas especies de peces, dientes de diversas especies de tiburones y rayas, dientes de cocodrilos, parte de un maxilar de tortuga marisquera *Bairdemys* y placas de la coraza de un armadillo gigante (*Pamphaterium* sp.). Los niveles limosos y lutíticos ricos en materia orgánica de esta localidad se puede correlacionar con las localidades de El Mamón, de donde se conoce: cráneos de varios géneros y especies de bagres tanto marinos como dulceacuícolas, rostros incompletos de tiburón sierra (*Pristis*) tortugas del

género *Bairdemys*, molariformes aislados de roedores, cráneos de caimanes (*Mourasuchus nativus* y *Caiman brevirostris*), caparazón de tortuga matamata (*Chelus* sp.), fémures de roedores, vértebras de serpientes (*Eunectes*) aún *in situ*, cráneo y mandíbula de *Purusaurus mirandai*, caparazón de tortuga gigante *Stupendemys geographicus*, vértebras de serpientes (*Eunectes*), abundantes coprolitos y otolitos. En las arenitas finas con fragmentos de conchas del lado norte de la estación de bombeo de PDVSA, al oeste la localidad de Norte de Las Huertas, se conoce un plastrón (peto o pecho de



Figure 14.4. Extracción de muestras de huevos de tortuga de una capa de areniscas en la localidad de Domo de Agua Blanca, en la base del miembro superior de la Formación Urumaco. De esta localidad proviene el caparazón completo de la tortuga *Bairdemys venezuelensis*, expuesto en la Casa de La Cultura de Urumaco. Foto Cathy Villalba.

tortuga), una mandíbula y un cráneo parcialmente completo de un caimán rostro de pato *Mourasuchus* sp., dientes aislados asignables a *Purussaurus* sp. y el rostro completo del gaviálido *Gryposuchus croizati* que se exhibe en la Casa de La Cultura de Urumaco.

Subiendo en la sección estratigráfica del miembro superior de la Formación Urumaco, la localidad de El Picache aporta al registro fósil; un cráneo completo del roedor *Phoberomys* sp., un rostro del tiburón sierra *Pristis* sp., en buen estado de preservación y un cráneo de un caimán; al noroeste, en la localidad de Zoron-go se recuperaron dos maxilares de gaviálidos y tres vértebras de serpientes. Allí *in situ* se encuentran vértebras, costillas y un cráneo de un caimán *Purussaurus* sp. Hacia el tope de la Formación Urumaco en las localidades al sur de Corralito provienen diez vértebras articuladas y un fémur de un milodóntido (*Mirandabradys urumaquensis*, Carlini y colaboradores 2004), un fémur pequeño de un mamífero, el maxilar de un delfín, el fémur de una pereza gigante (*Urumaquia robusta*), un incisivo de un roedor asignados a *Phoberomys* sp. y la tabla craneana de un caimán de rostro corto. Allí *in situ* se encuentra el caparazón de una tortuga gigante (*Stupendemys*). En la localidad de Corralito, en las capa con tortugas, existen vértebras de cocodrilos, rostros de *Gryposuchus* sp. y de *Caiman lutescens*, cráneos de tortugas, vértebras de cetáceos, cráneos de bagres, vértebras de mamíferos indeterminados, dientes de rayas, varios caparazones de tortugas en mal estado de preservación y 300 mts al sur-oeste de este punto, molariformes de roedores (*Phoberomys* sp.), el cráneo de un mamífero indeterminado, la mandíbula, vértebras y las costillas de sirénido (probablemente asociado a *Nanosiren sanchezi*, Domning y Aguilera 2008), la mandíbula y parte del cráneo de un milodonte pequeño, y un fragmento mandibular del liptoterna *Bounodus enigmaticus* (Carlini y colaboradores 2006). De esta localidad provienen la mayor variedad de bagres (cráneos) que se conocen hasta el momento, así como un caparazón de tortuga gigante *Stupendemys*. En las li-

molitas arcillosa de color ocre se han recuperado varios dientes de tiburones y rayas, un caimán rostro de pato (*Mourasuchus* sp.), el rostro de un *Pristis* sp. (tiburón sierra) y existen *in situ* restos de tortugas. Hacia el este, en la localidad de Cerro José La Paz se han encontrado vértebras, mandíbulas, fémur y fíbula de un roedor (*Phoberomys* sp.), cráneo y mandíbula de *Caiman* sp. y existe *in situ* una rama mandibular derecha de un caimán pequeño. Siguiendo la misma secuencia hacia el oeste y al norte del Picache, se encuentra el Cerro Amarillo de donde provienen cuatro cráneos de tortugas de lo cuales dos fueron la base de las especies *Bairdemys winklerae* y *Bairdemys sanchezi* descritas por Gaffney y colaboradores. Al oeste está la localidad de Tío Gregorio, la cual representa la localidad con mayor concentración de vertebrados fósiles de toda la Formación Urumaco. Entre ellos se han descubierto: un rostro completo de *Gryposuchus croizati*, las mandíbulas y parte del rostro de un *Mourasuchus* sp. de gran talla, el cráneo y la rama mandibular izquierda de un *Caiman brevirostris*, el maxilar de un delfín, las mandíbulas parcialmente completas de un *Purussaurus* sp., las costillas de un sirénido, el cúbito de *Urumaquia rubusta*, el fémur, el astrágalo, la tibia y la patela de *Urumaquia robusta*, restos de *Mirandabradys urumaquensis*, *Bolivarthierium urumaquensis*, restos del roedor *Phoberomys pattersoni* casi completo, una mandíbula completa de otro ejemplar de roedor *Phoberomys* sp., vértebras de serpiente, molariformes aislados de roedores, cráneos de bagres, un cráneo de mero (*Epinephelus itajara*, Aguilera 2004), un rostro del tiburón sierra *Pristis* sp., cráneos de tortugas, caparazón de una tortuga matamata (*Chelus* sp.), el húmero de una ballena, dos tortugas *Stupendemys*, dos mandíbulas de *Purussaurus*, una vértebra de *Purussaurus* sp., restos de la tortuga *Bairdemys*, y costillas y mandíbulas del manatí *Nanosiren* sp. Cabe destacar que las localidades Cerro José La Páz, Cerro las Aguilitas, Cerro Amarillo, Corralito (capa de tortuga) y Tío Gregorio corresponden al tope de la Formación Urumaco. Estas se pueden correlacionar teniendo en

cuenta la capa de tortugas o capa de huesos, la cual es claramente identificable por su alto contenido en restos fósiles de vertebrados y de tortuga en particular. Esta secuencia del tope de la Formación Urumaco se extiende unos 18 kilómetros desde el río Urumaco al este hasta la quebrada de Tío Gregorio al oeste.

En contacto concordante suprayace la **Formación Codore** (Mioceno tardío – Plioceno temprano). Los depósitos de lodolitas rojas y abigarradas (moteadas) del Miembro el Jebe sugieren ambientes de planicies de inundación y períodos largos de tiempo de exposición sub-aérea (Quiroz y Jaramillo 2010). Estas condiciones ambientales no fueron fructíferas para el buen desarrollo y preservación de la fauna. De esta formación solo se cuenta con tres localidades fosilíferas: (1) Camino a Tío Gregorio, donde se han exhumado placas dérmicas y un fragmento del paladar del arma-



Figure 14.5. El cráneo de la tortuga marisquera Bairdemys sanchezi, en vista dorsal y lateral, de longitud 62 mm. Especie descrita por Gaffney y colaboradores en 2008.

dillo *Boreostemma pliocena*, y el húmero y placas dérmicas de un *Pamphatherium* sp.; (2) oeste de casa Chiguaje, en arenitas conglomerádicas de guijas y guijarros de color negro, donde se recuperó un cráneo de una pereza gigante *Proeremotherium eljebe*, el cráneo de un milodonte, *Bolivartherium codorensis*, el fémur del milodóntido *Mirandabradys zabasi*, y el tarso y metatarso de un ave, *Jabiru codorensis* y (3) a 350 m al este de Casa Chiguaje, en cárcavas que drenan al sur, se encontró el rostro de un delfín. El Miembro Chiguaje representa un evento transgresivo, las arenitas y lodolitas con asociaciones de ostras indican sedimentos de lagunas costeras de baja energía y bahías con poca salinidad. Allí se han encontrado dientes de tiburones y quelas de cangrejos. El sistema de cárcavas en esta región hace difícil el acceso y por consiguiente las exploraciones; por otra parte, las capas están expuestas en toda su expresión por lo que son áreas promisorias para las futuras expediciones.

La **Formación San Gregorio** aflora al norte de Casa Chiguaje y su acceso es bastante intrincado. Sus ambientes sedimentarios corresponden a abanicos distales aluviales y canales entrelazados sinuosos. Los flujos laterales de canales formados durante eventos de inundación indican sabanas sub-aéreas; estos originaron paleosuelos por encima de los depósitos de arena. Los fósiles de mamíferos encontrados en estos ambiente indican la presencia de cursos de agua y cambios climáticos durante el Mioceno – Plioceno (Vucetich y colaboradores 2010).

Del miembro inferior se han recuperado dientes de al menos tres especies de roedores: *Cardiatherium* sp., *Neoepiblema* sp. y *Marisela gregoriana*, descritos por Vucetich y colaboradores en el 2010, mandíbulas, cráneos, vértebras y un húmero de toxodontes, placas dérmicas de pampaterios parecidas a aquellas de *Holmescina floridanus*, placas dérmicas de glitodontes parecidas a las de *Boreostemma pliocena*, un cráneo de megatérido, dientes de milodontes, dientes de cocodrilos, dientes de peces, espinas de rayas y



Figure 14.6. Restos de dientes rotos de toxodonte en el campo, de la Formación San Gregorio, miembro inferior, Plioceno, Estado Falcón. Foto Jorge D. Carillo-Briceño.

espinas dorsales y laterales de bagres. El miembro medio de esta formación está siendo explorado en estos momentos y hasta la fecha no ha aportado fósiles de vertebrados. Hacia el tope de este miembro se observa una marcada influencia marina representada por un evento regresivo, las capas allí son muy ricas en crustáceos y moluscos de diversas formas y tamaño, al norte las expresiones topográficas que se observan forman parte de barras o arrecifes de *Crassostrea* sp. Ordenados en su posición de vida se pueden contar entre dos y tres eventos de este tipo en el lugar.

Los depósitos de **sedimentos pleistocénicos de las planicies costera** de Cauca al norte de la Formación San Gregorio prometen ser un rico yacimiento del Cuaternario, comparable en riqueza al de Taima Taima. Algunos ejemplares están parcialmente aflorados, entre los que cuentan defensas y molariformes de *Stegomastodon* de dos o más ejemplares, un cráneo de un megaterio, el fémur, húmero y dientes de otra pereza, región pélvica de un mamífero indeterminado, dientes de *Equus* (caballo) y un fémur de una tortuga indeterminada.

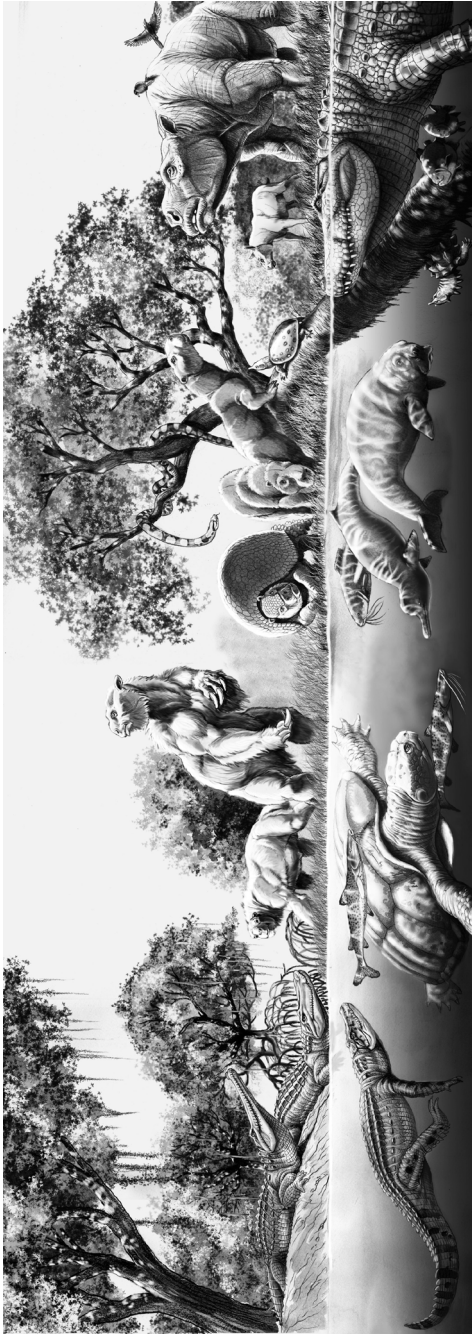


Figura 14.7. Reconstrucción de diversos vertebrados de la secuencia de Urumaco. De izquierda a derecha: en la tierra: cocodrilo gaviado *Gryposuchus croizati*, crocodilo netostíquido *Mourasuchus arendsi*, pereza *milodontioidea Bolivartherium urumaquensis*, pereza *megaterina Urumaquia robusta*, *glistodontioidea Boreostemma plocena*, serpiente *Boitidae*, roedor *neopiblémido Phoberomys pattersoni*, tortuga *trionitida*, mamífero *litopterna Bounodus enigmaticus*, toxodóntido *Gyrinidon*. En el agua: cocodrilo *Melanosuchus fisheri*, tortuga gigante *Stupendemys geographicus*, bagre *Platysilurus (2)*, bagre doradado, *delfín*, *dugón* *Nanosiren sanchezi*, tortuga *matamata Chelus lewisi*, *caimán gigante Purussaurus mirandai*, pez *cachama Colosoma macropomum*. Dibujo de Jorge González, reproducido con el gentil permiso de Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

Diversidad y Gigantismo en los Cocodrilos Fósiles

Torsten M. Scheyer

Casi cualquier niño en edad escolar tiene muy buena idea de lo que es un cocodrilo y es capaz de describirlo: un animal grande, semiacuático, a veces flojo, tomando sol por horas al lado del agua, pero una vez en el agua muy buen nadador, agresivo y rápido cazador. El hecho de que los cocodrilos se puedan identificar tan fácilmente se explica indudablemente por su aspecto «arcaico», con un cuerpo bajo y largo, placas (osteodermos) que cubren su cuerpo, y un largo hocico lleno de dientes, apropiado para capturar peces sobre todo en el caso de los cocodrilos gaviales del Sudeste asiático y en muchos otros casos, hasta grandes mamíferos, aves u otros reptiles. Pero la forma del cuerpo experimentó muchos cambios en la larga evolución de los cocodrilos, y muchos fósiles de Venezuela sirven para ilustrar algunos de esos cambios.

Entre los cocodrilos fósiles existen formas muy peculiares y distintas de las especies vivientes, tales como las especies marinas de aguas profundas del grupo de los *Thalattosuchia* del Jurásico y formas pequeñas de patas largas como *Terrestrisuchus* del Triásico. El hecho de que estas formas terrestres hayan sido los antecesores más antiguos de nuestros cocodrilos modernos se puede aún apreciar por ejemplo cuando un caimán camina “elevado” (cuando sus patas y pies están directamente debajo del cuerpo en vez de desplazarse reptando, que es el modo más típico) para sortear ciertos obstáculos como troncos caídos o el pseudogalope del cocodrilo australiano de agua dulce (*Crocodylus johnsoni*) cuando se

escapa de un depredador más grande, como por ejemplo un cocodrilo de agua salada (*Crocodylus porosus*).

Cocodrilos actuales

Hoy en día Crocodylia es un grupo de una amplia distribución en las zonas tropicales y subtropicales del mundo, incluyendo Venezuela y otras partes de América del Sur. Los parientes evolutivos vivientes más cercanos de los cocodrilos son las aves. Los cocodrilos se dividen en tres grupos principales, los cuales comprenden 24 especies en ocho géneros: los gariales (Gavialoidea: una sola especie viviente, el garial verdadero *Gavialis gangeticus*), los cocodrilos propiamente dichos (Crocodyloidea: 15 especies vivientes), y los aligatóridos (Alligatorioidea: 8 especies vivientes).

En general en los cocodrilos propiamente dichos, la cabeza tiene una silueta en forma de "V" y el cuarto diente de la mandíbula inferior encaja en una hendidura de la mandíbula superior de forma tal que es visible cuando el hocico está cerrado. Es más, los dientes de la mandíbula superior encajan entre los de la mandíbula inferior. En los aligátos y caimanes la forma de la cabeza es generalmente más ancha y redondeada (en forma de "U") y el cuarto diente de la mandíbula inferior encaja en una depresión de la mandíbula superior y por ello no es visible cuando la mandíbula está cerrada. En este grupo los dientes de las mandíbulas superior e inferior están solapados unos con otros. En el gaviálido, la parte delantera del hocico (el rostro) es extremadamente angosto y alargado, con un mayor número de dientes de tamaño más o menos parejo en las mandíbulas superior e inferior, lo cual es una adaptación a su dieta piscícola.

El mayor número de especies vivientes de cocodrilos se encuentra en la parte norte del continente suramericano y en América Central, con seis especies presentes en Brasil y Colombia, cinco en Bolivia, Perú, Ecuador y Venezuela, seguidos por cuatro espe-

cies en Guyana y en la Guayana Francesa, y tres especies en Surinam, entre los países que tienen mayor diversidad.

Las especies de cocodrilos que viven actualmente en Venezuela son: 1) la baba común o caimán de anteojos, *Caiman crocodylus*, 2) el caimán enano, o babo negro o morichalero (*Paleosuchus palpebrosus*), 3) el cachirre o babo negro (*Paleosuchus trigonatus*), 4) el cocodrilo americano (*Crocodylus acutus*) y el 5) caimán del Orinoco (*Crocodylus intermedius*).

De todas las especies presentes en América del Sur, la baba, *Caiman crocodylus*, puede que sea el más abundante y *Melanosuchus niger*, el caimán amazónico negro (el cual no habita en territorio venezolano, pero está cerca de la frontera en la región amazónica), con más de cinco metros de largo, es la especie de caiman más grande, mientras que los babos negros (caimanes enanos y los cachirres) rara vez alcanzan más de 1.5 metros. Las especies del género *Caiman* y las otras dos especies de *Melanosuchus* pueden diferenciarse fácilmente de *Paleosuchus* gracias a la presencia de crestas óseas alrededor y atravesando el cráneo justo delante de los ojos, lo que le da aspecto de tener anteojos puestos. Estos están



Figura 15.1. Vista dorsal del cráneo de *Siquisiquesuchus venezuelensis*, del Mioceno temprano de la Formación Castillo en el Estado Lara. Este ejemplar, el MBLUZ-P-5050, está depositado en el Museo de Biología de la Universidad del Zulia. Nótese el largo y angosto hocico, característico de los gariales. La longitud alcanza casi el metro y medio. Las especies actuales de gariales, que habitan en el Sudeste asiático, se alimentan de peces, como muy probablemente lo hiciera *Siquisiquesuchus*, el representante más antiguo de este grupo en América del Sur.

generalmente más desarrollados en *Caiman* que en *Melanosuchus*. A diferencia de los caimanes, los cocodrilos propiamente dichos que viven en Venezuela hoy día, el cocodrilo americano *Crocodylus acutus*, y el cocodrilo del Orinoco *Crocodylus intermedius*, son escasos y éste último incluso está en peligro crítico de extinción.

Crocodilianos fósiles

Además de esta riqueza extrema que vemos hoy día, la zona septentrional y central de América del Sur tiene además un muy buen registro fósil de crocodilianos. Especialmente durante el Neógeno, el período de tiempo que abarca de 23 a 2.5 millones de años atrás (Mioceno: 23 a 25 Ma y Plioceno: 5 a 2.5 Ma), el registro fósil crocodiliano es especialmente rico y sus restos incluso están entre los fósiles más comunes que se encuentran en las localidades principales del Mioceno (Acre en Brasil, Urumaco en Venezuela y La Venta en Colombia). A pesar de que se encuentran fósiles aislados, como por ejemplo huesos largos, huesos del cráneo, dientes y placas dérmicas de la armadura (=osteodermos) con frecuencia, los fósiles completos o incluso los hallazgos de huesos articulados son menos comunes. Como podemos apreciar gracias a estos restos fósiles, los crocodilianos de América del Sur eran notablemente diversos en esa época; algunos de ellos pertenecían a grupos que viven hoy día mientras que otros aparentemente se extinguieron completamente.

A continuación me concentraré en el registro y la evolución de crocodilianos fósiles en Venezuela, especialmente de la Formación Urumaco del Estado Falcón, que es extremadamente fosilífera. También se incluirán otras localidades importantes en la discusión.

Marco geológico

El registro geológico de los crocodilianos, especialmente los caimaninos, casi llega hasta la época de los dinosaurios en América del Sur. Los restos de los parientes más antiguos de los caimanes modernos fueron hallados en sedimentos del Paleoceno temprano de Argentina, según la descripción del experto en cocodrilos fósiles Chris Brochu, de la Universidad de Iowa. Sin embargo, no fue hasta tiempos más recientes, principalmente durante el Mioceno y Plioceno, que *Crocodylia* realmente se diversificó.

En esa edad, la secuencia de Urumaco, una gruesa serie de sedimentos que llega a tener varios miles de metros de grosor en el Estado Falcón, es rica en restos fósiles crocodrilianos. La secuencia completa incluye el Mioceno Medio de la Formación Socorro, la Formación Urumaco del Mioceno Tardío, la Formación Codore del Mioceno Superior a Plioceno Inferior, y la Formación San Gregorio que es más joven (del Plioceno). La Formación Castillo es más vieja (Oligoceno a Mioceno temprano) que la secuencia de Urumaco y sus rocas están bien expuestas en los estados Lara y Falcón.

Dentro de la secuencia de Urumaco, en la Formación Urumaco solamente, se encontraron 14 especies distintas de crocodilianos fósiles, aunque también se conocen unos fósiles más antiguos de la Formación Socorro que es subyacente. Entre esas 14 especies fósiles, se han encontrado los tres grupos de crocodilianos: los aligátos y los caimanes, los gariales, y los cocodrilos propiamente dichos. Muchas de estas especies fósiles alcanzaron un tamaño gigantesco de más de diez metros de largo, por lo tanto representaban depredadores de máximo nivel en el ecosistema antiguo. A modo de comparación, los crocodilianos vivientes más grandes, el cocodrilo marino (*Crocodylus porosus*) de Australia y el cocodrilo del Nilo (*Crocodylus niloticus*) de África, rara vez alcanzan los seis

metros de largo y muchos supuestos “gigantes” son en realidad sobreestimaciones.

Entre las localidades comparativamente ricas en fósiles, con más de 10 especies de crocodilianos, se cuentan la fauna de Mioceno Medio de La Venta (Grupo Honda) de Colombia y la fauna de Acre del Mioceno Superior de Brasil. Muchos de los crocodilianos reconocidos para las faunas de Colombia y Brasil se encuentran también en el registro de Venezuela.



Figura. 15.2. Reconstrucción del caimanino de tamaño gigantesco Purussaurus. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

Resumen de la sistemática

Alligatoroidea (aligátore y caimanes)

Los aligátore y los caimanes constituyen la mitad de los taxones crocodilianos fósiles de la Formación Urumaco. Entre éstos hay algunas formas de hocico corto y ancho (dos especies de *Caiman* y dos de *Melanosuchus*), dos de las cuales (*C. brevirostris* y una especie nueva aun por describir de caimaninos basales) tienen dientes fuertes y triturantes en la parte trasera del cráneo. También hay formas de tamaños grande a gigantesco que tienen un cráneo de forma más generalizada similar a la de los aligátore modernos y los caimanes, como por ejemplo *Purussaurus mirandai*, descrito por



Figura. 15.3. Reconstrucción del crocodiliano netosúchido con pico de pato *Mourasuchus*. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

Orangel Aguilera y colaboradores en el 2006, y por último, aunque no menos importantes, también hay formas grandes con hocico de pato del género *Mourasuchus*. Estos últimos, que pertenecen a los Nettosuchidae, tienen un cráneo extremadamente achatado y en forma de U, similar al pico de un pato lleno de dientes uniformes, muy distinto del de cualquier crocodiliano viviente.

En el 2012 Daniel Fortier y Ascanio Rincón describieron una especie de caimán nueva y más reciente, *Caiman venezuelensis*, del Pleistoceno de la Formación Mesa en Venezuela, de unos 1 a 0.5 Ma. El fósil consiste de sólo una parte anterior del rostro y fue encontrado en la Brea de Orocuá, cerca de la ciudad de Maturín, en el Estado Monagas, una localidad semejante a Rancho La Brea de la ciudad de Los Angeles.

Gavialoidea (gariales)

Con cuatro especies reconocidas actualmente, los gariales son el segundo grupo crocodiliano en abundancia de la Formación Urumaco. Ciertas formas de hocico extremadamente largo y angosto, como *Ikanogavialis gameroi* y *Hesperogavialis cruxenti* (de los cuales sólo se conoce la parte anterior del hocico), tienen un aspecto muy similar al del garial actual, de manera que en general se supone que deben haber tenido una dieta similar que consistía en peces. El cráneo del gigantesco *Gryposuchus croizati* (Riff y Aguilera 2008) es más robusto, así que es posible que su dieta incluyera una mayor variedad de presas.

El representante gavialoideo más antiguo de América del Sur, *Siquisiquesuchus venezuelensis*, también fue descrito para Venezuela y proviene de sedimentos del Mioceno Inferior de la Formación Castillo en el Estado Lara (Brochu y Rincón 2004).



Figura. 15.4. Reconstrucción de el gavialoideo gigantesco Gryposuchus, en una escena (improbable, y con mucha licencia artística) de ataque a un ave. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra et al. 2010).



Figura 15.5. El Ikanogavialis, una especie de hocico largo, del tipo de los gariales. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

Crocodyloidea (cocodrilos)

Se han descrito tres especies de crocodyloideos provenientes de la Formación Urumaco (dos especies de *Thecachampsa* y *Charactosuchus mendesi*). Debido a la índole fragmentaria del material, se sabe muy poco de estas especies en comparación con el registro más rico de gavialoideos y aligatorioideos.

El cráneo y la mandíbula de un crocodiliano aún no descrito, fueron encontrados en los sedimentos más recientes del Plioceno, de la Formación San Gregorio, del Estado Falcón. Este fósil, en comparación con los crocodilianos de la Formación Urumaco que es más antigua, tiene afinidades con el género moderno *Crocodylus*.

Histología ósea – un vistazo del interior de los huesos

Las estructuras mineralizadas del esqueleto tienen el potencial más alto de fosilizarse, mientras que las estructuras blandas como la piel o los órganos internos en general no se conservan. Debido a su alto grado de mineralización, no es sorprendente que los huesos y los dientes sean los restos de vertebrados más comunes en el registro fósil. Esto también es verdad en el caso de los crocodilianos fósiles de Venezuela. Si uno examina la microestructura interna de estos huesos y dientes mineralizados y fosilizados, uno puede descubrir detalles de la historia de la vida de estos animales que de otra forma permanecerían ocultos si uno sólo estudiara la forma externa de los fósiles. Debido a que los dientes son menos comunes y en general no están tan bien preservados en la Formación Urumaco, en lo que sigue nos concentraremos en los restos óseos de los animales.

Usando las mismas técnicas que los geólogos utilizan para estudiar a secciones finas de roca, se pueden examinar secciones de hueso fosilizado, y de esta manera estudiar la histología (el

hueso a nivel de tejido) o microestructura. Si uno corta una delgada sección de hueso, se la puede pegar a una sección de vidrio y luego pulir hasta que tenga un espesor de unos 0.1 milímetros, que es aproximadamente el espesor de un pelo humano. Al bajarlo de esta manera, el hueso se hace traslúcido y se lo puede estudiar con un microscopio. A pesar de que las muestras de hueso fosilizado pueden tener millones de años de antigüedad, en general aún se pueden apreciar sus estructuras detalladas internas y lo que es más importante, las mismas son comparables con la microestructura ósea de los animales vivientes. Usando este método comparativo, podemos aplicar nuestras observaciones de los animales vivientes a los fósiles. Si no fuera por ello, sabríamos muy poco acerca de cómo vivían, cómo envejecían o cómo crecían.

Hemos estudiado la histología de las placas dérmicas de los crocodilianos. Estas placas están sobre la piel y cubren la espalda (además del abdomen en algunas especies) y están a su vez cubiertas por una escama córnea que es una capa queratinosa gruesa como nuestras uñas. Actualmente estamos estudiando también varios otros huesos de distintos crocodilianos de la Formación Urumaco, incluyendo por ejemplo un hueso grande del muslo (fémur) del gigantesco *Purussaurus* y la vértebra de un caimanino pequeño, *Melanosuchus*. A pesar de la edad de la estructura original del hueso, la estructura aún es visible en ambos ejemplos. En la sección transversal del hueso del muslo, el interior circular que solía ser la cavidad original para la médula del hueso se ha rellenado con sedimento castaño oscuro durante el proceso de fosilización. La capa compacta de la diáfisis original del hueso rodea al sedimento un color castaño claro. En la sección longitudinal de la vértebra se ven el cuerpo y el arco neural. En este caso el hueso tiene una coloración más clara y el agujero vertebral entre el cuerpo y el arco neural está relleno también con sedimento castaño oscuro. Dentro del cuerpo se ven unas estructuras óseas delgadas llamados trabéculas.

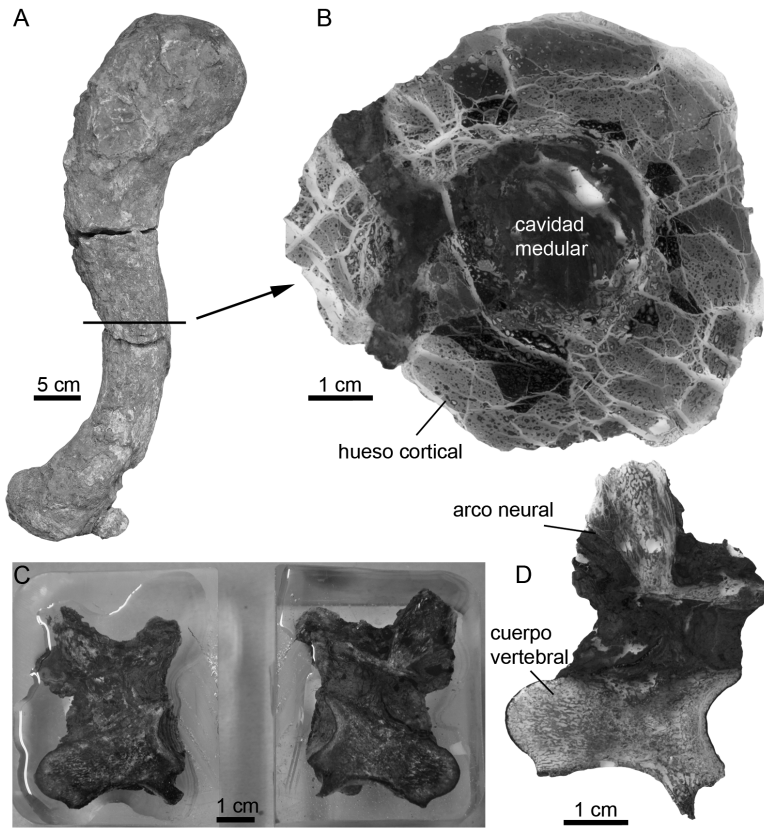


Figura 15.6. A) Hueso del muslo (fémur) del gigantesco *Purussaurus*. B) Sección delgada del hueso del muslo. El hueso cortical está lleno de fisuras (que se ven como una red de líneas delgadas blancas) rellenas de cristales de yeso. La cavidad medular y los huecos más grandes están llenos de un sedimento color castaño. C) Vértebra de *Melanosuchus* después de ser rodeada de una resina sintética (bloque plástico) y cortada por la mitad. D) Corte fino de uno de los bloques mostrando el arco neural y el cuerpo vertebral. El foramen vertebral en el medio está en este caso también relleno con un sedimento oscuro. Se notan las trabéculas en la parte interna del cuerpo y del arco de la vértebra. Preparación de secciones histológicas por Fiona Straehl y Sarah Bolliger, Zürich.

Un tipo muy especial de cocodrilo: el sebécido *Barinasuchus arveloi*

Se conocen restos de sebécidos tanto de Colombia como de Venezuela. Éstos constituyen un tipo de cocodrilo lejanamente emparentado con las formas vivientes y aquellas tratadas anteriormente. Eran cocodrilos terrestres con cráneos muy alargados, altos, con una forma y un tipo de dentición muy semejante a aquella de los dinosaurios terópodos entre los cuales se cuenta *Tyranosaurus rex*. Paolillo y Linares describieron en 2007 la especie *Barinasuchus arveloi* en base a un cráneo proveniente de la Formación Parángula, del Estado Barinas.

Conclusiones

El registro fósil de lo crocodilianos de Venezuela, especialmente del Mioceno Superior de la Formación Urumaco, es un tesoro para los paleontólogos. De las 14 especies identificadas en estos sedimentos, hasta siete especies parecen haber vivido cerca unas de otras en la misma zona geográfica, como sugiere la mera variedad de restos óseos hallados en algunas localidades. Ésto es mucho más de lo que se puede encontrar en cualquier comunidad actual. Relacionado con esta gran diversidad es la variedad de formas en el hocico y la dentición, así también como la amplia gama de tamaños de los crocodilianos fósiles. Mientras que los generalistas más grandes como *Purussaurus* probablemente cazaban animales terrestres más grandes como los roedores gigantes o los xenartros, las formas de hocico largo del tipo de los gariales estaban más especializadas en consumir peces, y las formas caimaninas más chicas de hocico mocho se alimentaban de presas más chicas, ya sea en el agua o cerca de las orillas de los ríos.

Mourasuchus con su hocico en forma de pico de pato, por otro lado, de quijadas achatadas, débiles y anchas y dientes relativa-

mente pequeños, es posible que haya cazado presas pequeñas y lentas en el fondo de ambientes acuáticos de baja energía, como sugirió Wann Langston en 2008. De esta forma, la competencia entre los crocodilianos que vivían en la misma zona habría sido limitada y podrían haber aprovechado los recursos de forma eficiente.

Llegar a un entendimiento de la gran disparidad y diversidad de las especies crocodilianas fósiles de Venezuela es uno de los temas de investigación científica actuales del equipo de Marcelo Sánchez en la Universidad de Zürich.



Figura 15.7. El gigantesco Purussaurus cazando al roedor gigante Phoberomys. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

Los Roedores, un Registro de Diversidad y Formas Gigantes

Inés Horovitz

Los roedores son uno de los grupos más diversos de la fauna de mamíferos vivientes de Venezuela. El roedor más conocido es la rata que fue introducida por los colonizadores europeos y tiene una distribución muy amplia. Otro roedor es el chigüire, tan característico de los Llanos venezolanos.

Los roedores más antiguos de América del Sur datan del Eoceno medio de Perú, hace unos 41 millones de años atrás. Éste fue el comienzo del registro de roedores de América del Sur y de las Antillas llamados caviomorfos. No se sabe cuándo ni cómo llegaron allí los primeros roedores, puesto que en esa época y durante la mayor parte la Era Cenozoica, América del Sur estaba aislada de las otras masas continentales. Se especula que pudieron llegar en “islas flotantes” desde África, donde viven los roedores más cercanamente emparentados con los caviomorfos, aunque también se ha propuesto su llegada directamente desde Asia donde se habría originado el grupo de los roedores que incluye a los caviomorfos. La diversificación inicial de los roedores en América del Sur ocurrió durante el Mioceno tardío y una segunda radiación evolutiva importante ocurrió entre el Mioceno medio y tardío, con la aparición de formas que representan la mayoría de las familias vivientes.

El aislamiento geográfico de América del Sur durante el Cenozoico tuvo gran influencia en la evolución de su fauna y con pocas excepciones (incluyendo los roedores y primates), no hubo intercambio con otros continentes hasta la elevación definitiva del

Istmo de Panamá. Los caviomorfos tuvieron a su disposición en este subcontinente una gama de nichos ecológicos distinta de la que tuvieron otros roedores en otras masas continentales. Algunos de estos nichos ecológicos estaban ocupados por otros mamíferos en otras partes del planeta y en parte por ello, los roedores sudamericanos se diversificaron en tamaño y forma resultando en especies exclusivas de América del Sur que a menudo se parecen a miembros de otros grupos de mamíferos de otros continentes. Este tipo de similitud que no involucra parentesco es un fenómeno que se conoce como “convergencia evolutiva”. Por ejemplo, el chigüire, también conocido como carpincho o capibara, tiene un parecido general con el hipopótamo pigmeo en tamaño corporal, en la forma casi cilíndrica del cuerpo y en la posición de las orejas, ojos y aperturas nasales en la parte superior de la cabeza, de manera que cuando el animal nada, puede mantener esas partes afuera del agua.

Los roedores, mamíferos exitosos

Con alrededor de 2.280 especies, los roedores del mundo representan casi la mitad de todas las especies actuales de mamíferos. Son muy exitosos probablemente por tratarse de buenos oportunistas: tienen una gran capacidad de reproducirse y sus dietas son muy variadas. Las distintas especies se han adaptado para vivir en casi todos los ecosistemas de nuestro planeta, desde la tundra ártica hasta los desiertos más calurosos y secos. Varias especies se han especializado para distintos estilos de vida: además de haber especies corredoras, saltadoras y trepadores, hay casos notables como las ardillas voladoras que pueden planear de un árbol a otro y casi nunca bajan al suelo, los tucos-tucos que excavan sistemas de túneles complejos y viven la mayor parte de su vida bajo tierra y los coipos y los castores que son animales semiacuáticos y por ello muy buenos nadadores. Hay gran variedad de tamaños: las es-

pecies más grandes que viven actualmente son los chigüires, con individuos que pesan en promedio unos 50 kg (aunque pueden llegar a los 105 kg) y la cabeza y el cuerpo miden 100 a 130 cm de longitud. Los más pequeños son posiblemente las jerboas pigmeas asiáticas, que posiblemente no pesen más que unos pocos gramos y cuya cabeza y cuerpo miden sólo alrededor de 4 cm de longitud.

Las características morfológicas principales de los roedores que los distinguen de otros mamíferos son justamente sus herramientas principales para roer: poseen un par de dientes incisivos largos y curvos en el premaxilar (incisivos superiores) y otro par en la mandíbula (incisivos inferiores). Los incisivos crecen durante toda la vida del animal y están cubiertos de esmalte sólo en su cara anterior. La acción de roer tiene como consecuencia el desgaste de las puntas de estos dientes, las cuales tienen forma de cincel porque el esmalte de la cara anterior se desgasta más lentamente que el resto del diente. Al no poseer caninos, existe un espacio sin dientes o diastema que separa los incisivos de los dientes molares. Los labios de algunas especies de roedores se pueden cerrar detrás de los incisivos (gracias a la existencia del diastema) para impedir que las partes roídas de descarte entren en la boca. Algunos roedores usan los incisivos para abrir frutas y nueces, otros para roer árboles (como los castores y algunas especies de puercoespines del Nuevo Mundo), otros para cortar los brotes tiernos de las tacuaras (como la rata de las tacuaras de América del Sur), otros para excavar sus túneles (como las ratas topo africanas) y otros para cortar raíces cuando excavan sus túneles con las patas (como los tuco-tucos de América del Sur).

Se conocen por lo menos 160 especies de caviomorfos actuales y fósiles. El Mioceno tardío representa el climax de los caviomorfos gigantes. Los especímenes más completos y mejor conservados han sido hallados en Venezuela, pero los roedores gigantes fueron diversos a lo largo del Neotrópico desde el centro de Argentina hasta el norte de América del Sur y las Antillas. Las fami-

lias de roedores caviomorfos donde se desarrolló gigantismo son Neopiblemidae, Dinomyidae, Hydrochoeridae y Heptaxodontidae. La especie de roedor más grande que se conoce es un dinómido fósil, *Josephoratigasia monesi*, de fines del Plioceno y/o principios del Pleistoceno de Uruguay, que posiblemente pesó alrededor de 1.000 kg. Otros ejemplos de gigantismo incluyen especies del Mioceno Tardío de Urumaco, Venezuela, como el neopiblemido *Phoberomys pattersoni*. Otra especie en particular bastante conocida es el heptaxoodóntido *Amblyrrhiza inundata*, que vivió durante el Cuaternario (a partir de unos 1,6 millones de años) en dos de las Antillas Menores, Anguilla y San Martín, y llegó a tener un peso corporal estimado entre 50 y 200 kg. No se sabe cómo o cuándo llegó *Amblyrrhiza* a estas islas, pero otros miembros de la misma familia vivieron en la mayoría de las Antillas Mayores (Jamaica, La Española y Puerto Rico).

Los grupos de roedores que están mejor representados en la historia geológica de Venezuela son los Neopiblemidae e Hydrochoeridae, aunque también se han encontrado restos de otras formas más pequeñas en los últimos años.

La dentición molariforme de los roedores caviomorfos

Los roedores en general tienen un número reducido de dientes en comparación con la mayoría de los otros mamíferos. Además del número reducido de incisivos que se mencionó anteriormente para todos los roedores, los caviomorfos tienen cuatro dientes “molariformes” a cada lado del cráneo y la mandíbula: un premolar y tres molares.

Los dientes molariformes varían en su período de crecimiento según la especie. En algunas especies los molariformes son de crecimiento limitado o braquiodontes, como por ejemplo en *Proechimys*, en otras especies son de crecimiento prologando o hipsodontes, por ejemplo en *Dinomys*. En el primer caso, los

dientes salen completamente formados y sus raíces tienen canales angostos. Su crecimiento se ha detenido antes de la salida del diente. La corona en este caso es relativamente baja. Los dientes hipsodontes se han clasificado a su vez en protohipsodontes, en que el crecimiento continúa después de la salida del diente pero se detiene eventualmente, y euhipsodontes, en que el crecimiento continúa durante toda la vida del animal y por lo tanto las raíces permanecen abiertas. En los dientes hipsodontes, la corona de los dientes es más alta que en el caso de los dientes braquiodontes

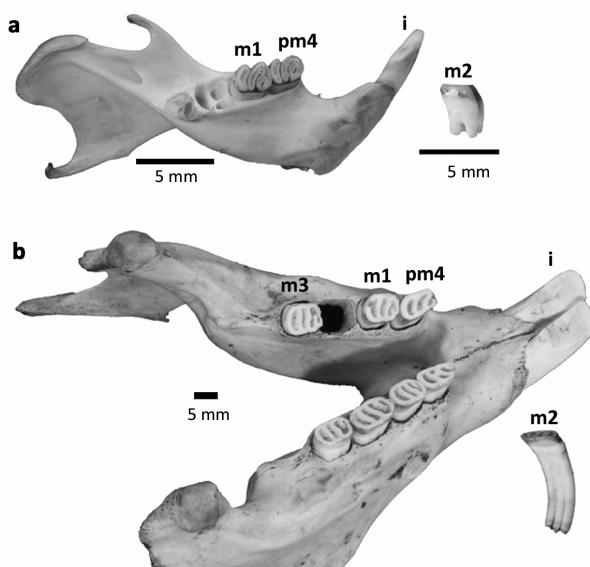


Figura 16.1. (a) Vista medio-oclusal de la mandíbula de *Proechimys* sp., ejemplar del Museo de Historia Natural del Condado de Los Angeles LACM 62953 y vista lateral del tercer molariforme faltante en esa mandíbula, como ejemplo de diente braquiodonte (diente que termina de crecer antes de salir) y coronas relativamente bajas. (b) Vista medio-oclusal de la mandíbula de *Dinomys branickii* LACM 74118 y vista lateral del tercer molariforme faltante en esa mandíbula, como ejemplo de diente hipsodonte (diente que continúa creciendo después de salir), de corona alta. Abreviaciones: i: incisivo, pm4: cuarto premolar, m1: primer molar, m2: segundo molar (alvéolo), m3: tercer molar.

El aspecto oclusal de un molariforme inferior, por ejemplo, es la superficie que hace contacto con los dientes superiores y es por ello muy importante en la masticación. La configuración de la superficie oclusal de los roedores es variable y la misma es muy útil para identificar especies. Es además una de las fuentes de información que se usa para reconstruir la historia evolutiva de los roedores. En muchos roedores la superficie oclusal está compuesta por una serie de crestas transversales o diagonales también llamadas láminas (como en *Dinomys*). Alternativamente pueden tener pliegues o invaginaciones de la pared externa del diente que al gastarse forman islas o viceversa (como en *Proechimys*).

Roedores fósiles de Venezuela

Neoeplemididae: *Phoberomys pattersoni* y parientes

La familia Neoeplemididae incluye roedores extintos de tamaño mediano a gigantesco. Además de haber vivido en lo que es hoy Venezuela, los neoeplemidos vivieron en Argentina y Brasil en el Mioceno medio y tardío. Tenían dientes molariformes de crecimiento continuo con láminas múltiples y una capa gruesa de cemento interlaminar. Los parientes vivientes más cercanos de la familia Neoeplemididae son las pacaranas (género *Dinomys*), roedores del tamaño de un zorro que se distribuyen desde Colombia y Venezuela hasta el norte de Bolivia. Las pacaranas tienen el aspecto general de un conejillo de Indias y viven en zonas montañosas bajas y se alimentan de frutas, hojas y tallos tiernos. Uno de los neoeplemidos más conocidos es *Phoberomys pattersoni*.

Phoberomys pattersoni vivió durante el Mioceno tardío, es decir hace unos 9 a 6 millones de años. La misma ha atraído la curiosidad mundial por tratarse de un roedor de un tamaño extraordinario, cercano a la media tonelada. El paleontólogo uruguayo Álvaro Mones describió la especie *Phoberomys pattersoni* en 1980

basándose en dientes molares aislados que no estaban asociados con otros restos esqueléticos. Estos dientes provenían de la región de Urumaco, en el noroeste de Venezuela. La forma y el número de láminas de los molares son características diagnósticas importantes para reconocer las especies del grupo al que pertenece *Phoberomys*.

En el año 2000 se descubrió un esqueleto de *Phoberomys pattersoni*. Al igual que los primeros dientes descubiertos de esta especie, el esqueleto fue hallado en Urumaco. En el 2003 se publicaron los primeros resultados del estudio y actualmente el ejemplar se encuentra en las colecciones de la Universidad Francisco de Miranda en Coro. Este esqueleto es el ejemplar más completo que se conoce para su género.

La geología de la localidad donde se encontró el esqueleto de *P. pattersoni* indica que se trataba de un ambiente costero con lagunas. La fauna fósil del lugar era acuática, de manera que *P. pattersoni* era seguramente de hábitos semiacuáticos o por lo menos pasaba parte del día en el agua, posiblemente buscando alimento y/o protegiéndose de ciertos depredadores. La estructura de sus dientes indica que su dieta incluía alimentos abrasivos, seguramente gramíneas acuáticas con una superficie parecida al papel de lija.

En la época en que evolucionaron los animales de Urumaco, la fauna de América del Sur era muy distinta de la que conocemos hoy en día. Cuando América del Sur se unió con América del Norte a través del Istmo de Panamá a fines del Plioceno, alrededor de 2.8 millones de años atrás, hubo un gran intercambio de mamíferos entre ambos subcontinentes. No sabemos si *P. pattersoni* aun existía a fines del Plioceno ni las causas de su extinción. Se especula que la llegada de las especies boreales pudo haber sido la causa de la extinción de muchos mamíferos sudamericanos que vivían en esa época. La fauna invasora incluía especies herbívoras y si *Phoberomys pattersoni* todavía existía en la época de la llegada

de las mismas, algunas de esas especies pudieron haber sido sus competidores por el mismo alimento. También llegaron algunos grandes depredadores como los felinos, que de haber convivido con *Phoberomys pattersoni*, habrían podido contribuir a la reducción de su población.

Se conocen otras especies del género fósil *Phoberomys* en Argentina y Brasil, todas las cuales eran de gran tamaño. La más grande, *Phoberomys insolita*, de Argentina tenía un tercer molar inferior de unos 4,7 cm de largo mientras que el de *Phoberomys pattersoni* medía unos 0,6 cm menos. A pesar de ser un poco más chica, *P. pattersoni* ganó popularidad por ser la única especie que se conoce por su esqueleto casi completo.

El parámetro más común que usan los biólogos y paleontólogos cuando se refieren al tamaño de los mamíferos es el peso corporal. En el caso de los fósiles, el mismo debe ser estimado basándose en comparaciones con el tamaño de los huesos de ani-



Figura 16.2. Reconstrucción artística de *Phoberomys pattersoni*, del Mioceno tardío de la Formación Urumaco, Estado Falcón. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

males vivientes de peso corporal conocido. Se han desarrollado ecuaciones teniendo en cuenta las dimensiones de distintos elementos del esqueleto como el cráneo, los dientes y los huesos de los miembros. En animales pequeños el tamaño de un diente puede ser suficiente para llegar a una estimación bastante acertada de su peso, mientras que en animales más grandes, se necesitan datos más íntimamente relacionados con el peso, como el grosor de los huesos de los miembros. La disponibilidad del esqueleto de *Phoberomys pattersoni* permitió estimar el peso corporal de esta especie a partir del grosor de los huesos de sus extremidades.

Otro aspecto peculiar del esqueleto de *P. pattersoni*, además de su tamaño extraordinario, es que los miembros posteriores eran mucho más robustos que los anteriores. Es por ello que se cree que los posteriores jugaban un papel más importante en la locomoción, mientras que los anteriores probablemente cumplían un papel importante en la manipulación del alimento.

No hay evidencia directa de quiénes pudieron ser los depredadores de *Phoberomys pattersoni* pero entre las especies fósiles encontradas en Urumaco y/u otras localidades, hay varias del tamaño adecuado para haber incluido semejante roedor en su dieta. Por lo pronto había varios tipos de cocodrilos muy grandes como algunas especies de *Purussaurus* que alcanzaron una longitud máxima de aproximadamente 11,5 metros. Otros depredadores que posiblemente habrían atacado individuos más bien jóvenes (y por ende de menor tamaño) incluyen marsupiales carnívoros y aves forusrácidas aunque no se han encontrado fósiles de estos grupos en Urumaco. Las aves forusrácidas eran depredadoras no voladoras que alcanzaron estaturas de hasta 3 metros. En la mayor parte del Cenozoico de América del Sur no hubo miembros del grupo de mamíferos placentarios Carnivora (como los pumas y zorros), de manera que se supone que los forusrácidos exclusivamente llenaron el nicho ecológico de carnívoros corredores hasta fines del Cenozoico.

Hydrochoeridae

Esta familia incluye los roedores vivientes más grandes, los chigüres. El registro fósil de la familia se extiende hasta el Plioceno de América del Sur y el grupo se dispersó también en el Plioceno a América del Norte y las Antillas. Existen dos subespecies vivientes, *Hydrochoerus hydrochaeris hydrochaeris* e *H. hydrochaeris isthmius*, aunque algunos autores las consideran especies diferentes. La segunda, conocida como cacó, es de menor tamaño corporal que la primera. Existen restos de hidrocoéridos de Urumaco que posiblemente pertenecieron al género *Cardiatherium*.

Otros restos postcraneanos de roedores

Se conocen otros restos esqueléticos aislados de roedores indeterminados de gran tamaño, incluyendo huesos largos y del tarso. La variabilidad morfológica entre estos restos y aquellos que pertenecen a *Phoberomys pattersoni* es mayor que la que uno esperaría encontrar dentro de una especie, si uno toma como criterio la variabilidad entre los individuos que pertenecen a una misma especie de roedores vivientes. Uno de los fémures es sustancialmente más grande que el de *Phoberomys pattersoni*: mide 445 mm de largo, mientras que el del *P. pattersoni* mide 402 mm y ambos difieren además en algunos rasgos de su forma. De hecho, se han estudiado varios ejemplares del fémur de la pata de roedores gigantes de Urumaco, y se ha concluido luego de estudios métricos y anatómicos que aparte de *Phoberomys pattersoni* debieron existir en el Mioceno de Falcón otras tres especies del mismo género o de formas muy emparentadas. En los muchos años de exploraciones de la Universidad Francisco de Miranda, la Alcaldía de Urumaco y la Universidad de Zürich, se fueron acumulando ejemplares de fémures, un hueso más preservado que otros seguramente debido a su robusticidad. De esta manera, la acumulación de materiales

en las colecciones ha servido para conocer mejor la diversidad de estos roedores fósiles de Falcón.

Limitaciones en la interpretación del registro fósil

Los dientes son los restos más comunes en el registro fósil de los vertebrados porque están protegidos por una capa de esmalte, el tejido más resistente que tienen los vertebrados. En la mayoría de los mamíferos y vertebrados en general, los dientes no cambian de tamaño o forma una vez que salen, salvo por los cambios que sufren en cierto grado el relieve de la superficie oclusal causada por el desgaste. Esto significa que el tamaño de los dientes y la configuración oclusal pueden proveer fuentes confiables de información para la identificación de las especies de la mayoría de los mamíferos. Como se mencionó anteriormente, sin embargo, los dientes hipsodontes continúan creciendo después de haber salido. En los mismos, los cambios en tamaño y forma oclusal pueden ser significativos. Por ejemplo, los dientes molariformes de los chigüires son muy variables en su aspecto oclusal, especialmente en el caso de los molariformes inferiores y del tercer molar superior. Esta variabilidad se debe en parte a cambios que ocurren durante el crecimiento. Los chigüires nacen con todos sus dientes molariformes, incluso con desgaste oclusal. Como en otros mamíferos euhipsodontes, sus dientes siguen creciendo en sus tres dimensiones siempre que el cráneo y la mandíbula sigan creciendo. Pero en contraste con otros grupos de mamíferos euhipsodontes, la morfología oclusal en los chigüires sigue cambiando a medida que el diente crece, lo cual implica que la base del diente sigue plegándose durante toda o casi toda la vida del animal. La morfología de la superficie oclusal se torna más compleja con la edad. Es posible que algunos fósiles de Urumaco que han sido interpretados como varias especies distintas representen en realidad distintos estadios en el crecimiento de los individuos de una especie.

Por otra parte, existe una variación significativa en la morfología de los restos esqueléticos que se han hallado en Urumaco y un fémur en Trinidad: es posible que hayan coexistido dos o más especies de roedores de gran tamaño al norte de Venezuela y la isla mencionada. Son pocos los casos en que se han hallado restos dentales y postcraneos en asociación y la incertidumbre asociada con la taxonomía de dientes multilaminares euhipsodontes no permite por el momento apreciar con mayor precisión la diversidad de roedores en la región.

Otro aspecto del registro fósil del Mioceno venezolano es que se conocen sobre todo especies de tamaño mediano y grande. Varias especies vivientes pequeñas de roedores (las ratas espinosas, por ejemplo) son abundantes y diversas en las faunas tropicales actuales de América del Sur. Salvo por la ausencia de vertebrados pequeños, estas faunas actuales son similares en composición a la que existió en Urumaco durante el Mioceno tardío. Esto sugiere que hay un sesgo en el tamaño de organismos que se preservaron en Urumaco. El descubrimiento reciente en rocas del Plioceno de la Formación San Gregorio, Falcón, de dientes fósiles de algunas especies de roedores mucho más pequeñas que las especies de mamíferos fósiles venezolanas que se conocían hasta entonces permite apreciar una mayor diversidad faunística en el pasado de Venezuela. En 2010 se ha descrito el nuevo género y especie *Marisela gregoriana* de esa misma localidad, cuyo nombre genérico hace referencia a una de las figuras de "Doña Bárbara" de Rómulo Gallegos. Este ejemplar se conoce sólo por dientes. Su segundo molar inferior tenía solo unos 0,7 cm de largo.

También se han recolectado 277 restos de unas 10 especies de roedores pequeños y medianos del Pleistoceno de la localidad de Mene de Inciarte, en la Sierra de Perijá, Zulia. Éstos incluyen tanto caviomorphos como miomorfos, un grupo que, a diferencia de los caviomorfos, se originó en el viejo mundo e inmigró más recientemente en América del Sur. Los miomorfos incluyen

algunas de las especies más conocidas de roedores, como las ratas y los ratones. Algunas de las especies fósiles de Mene de Inciarte incluyen parientes del ratón del algodón viviente (*Sigmodon*) y de la rata arrocera (*Holochilus sciureus*) entre los miomorfos, y del agutí (*Dasyprocta*), ratas espinosas (*Echimys* y *Proechimys*), y del chigüire (*Neochoerus*) representando a los caviomorfos. Esta fauna sugiere la existencia de una sabana abierta hace unos 25.500 años en la zona del lago de Maracaibo.

CAPÍTULO 17

Los Ungulados Autóctonos de América del Sur

Inés Horovitz

Uno de los componentes más diversos de la fauna de América del Sur fue el de los ungulados nativos o autóctonos también llamados “meridiungulados”. En la actualidad existen ungulados en América del Sur pero todos ellos son inmigrantes relativamente recientes, como por ejemplo las llamas, los guanacos, las vacas, los ciervos, los caballos, y los tapires. Los ungulados que llamamos “nativos sudamericanos” llegaron posiblemente hace alrededor de 65 millones de años y evolucionaron y se diversificaron dando origen a muchas especies durante la Era Cenozoica. Algunos alcanzaron un gran tamaño corporal, alrededor del tamaño de rinocerontes, y en el otro extremo hubo algunos del tamaño de ratones. Todos los meridiungulados están extintos.

Los ungulados se caracterizan por poseer pezuñas y por ser ungulígrados o por apoyarse en las puntas de los dedos y sus pezuñas. En ambos sentidos se han especializado a partir de formas plantígradas, que se apoyaban en la planta de los pies, o de formas digitígradas, que se apoyaban en una mayor superficie de los dedos. Las pezuñas evolucionaron a partir de garras en los ancestros de los ungulados. Debido a que los ungulados se apoyan en las puntas de sus dedos y los mismos evolucionaron ensanchándose, las garras se ensancharon también, formando las pezuñas. Al mismo tiempo, muchos ungulados fueron perdiendo dedos en sus extremidades, y los dedos que retuvieron se agrandaron quedando en algunos casos solo un dedo en cada extremidad como en los caballos, o dos, como en los camellos y los guanacos.

Charles Darwin fue uno de los primeros descubridores de la fauna nativa de América del Sur en los años 1830, durante su viaje a bordo del barco británico llamado el "Beagle". De hecho, los fósiles que recolectó Darwin estuvieron entre los primeros publicados para el continente americano. Darwin compró el cráneo de un mamífero muy grande a un campesino en Uruguay en 1833 y lo envió a Londres, donde cuatro años después Richard Owen lo llamó *Toxodon platensis*. En el mismo viaje, el Beagle se ancló en el Puerto San Julián en la Patagonia; Darwin caminó unos pasos y descubrió un esqueleto que años más tarde fue objeto de la nueva especie *Macrauchenia patachonica*. Éstos fueron los dos primeros representantes descubiertos de dos grandes grupos llamados Notoungulata y Litopterna respectivamente.

Los primeros ungulados llegaron probablemente de América del Norte y no se sabe si pertenecían a una o más especies. Posteriormente a este evento migratorio, América del Sur se habría aislado de América del Norte al desaparecer el istmo de Panamá. Los ungulados establecidos en América del Sur evolucionaron aislados de sus parientes de otras masas continentales y se originaron así especies únicas de América del Sur. Estas especies se diversificaron rápidamente y alcanzaron su pico más alto de diversidad en el Eoceno, hace unos 50 millones de años. En esa época estuvieron representados por cinco órdenes y más de 40 géneros. Luego sufrieron una reducción en su diversidad taxonómica pero aparentemente no en número de individuos. Estos cambios han sido atribuidos en parte a un enfriamiento climático que ocurrió durante la transición del Eoceno al Oligoceno. Otro factor importante que contribuyó al cambio climático en América del Sur fue la elevación de la Cordillera de los Andes. Durante el Neógeno temprano, durante la Edad Mamífero Santacrucense (Mioceno Temprano) hace unos 22 millones de años, el número de órdenes de ungulados endémicos se redujo de cinco a tres: Astrapotheria, Litopterna y Notoungulata, y el número de géneros identificados

se redujo casi en un 50%. Los linajes que sobrevivieron se especializaron y divergieron unos de otros adquiriendo características muy distintas.

El registro fósil de mamíferos de América del Sur es bastante desperejo en cobertura, tanto geográfica como temporal. Gran parte de los fósiles provienen de la Patagonia, zona ubicada en la región austral del continente. Los fósiles de esta zona han sido hallados en sedimentos del Oligoceno y Mioceno temprano (aproximadamente 35 – 20 millones de años). También se han encontrado fósiles en el centro y norte de Argentina pero de una edad distinta: Mioceno tardío al Pleistoceno. Los otros depósitos de gran importancia están en la región septentrional del subcontinente, en La Venta del Mioceno de Colombia, en localidades del desierto de la Tatacoa, a unos 300 Km al sur de Bogotá. La fauna fósil de Colombia tiene poco en común con la fauna austral del subcontinente. La historia evolutiva de los mamíferos de América del Sur, tal como la conocemos, está inevitablemente sesgada por la distribución despereja de los sitios fosilíferos que han sido descubiertos o mejor explorados hasta ahora.

En Venezuela se han encontrado restos fósiles de tres grandes grupos de meridiungulados: Astrapotheria, Litopterna y Notoungulata. Aunque los restos son fragmentarios y escasos, son suficientes para documentar la evolución de estos diversos mamíferos extinguidos de características morfológicas singulares.

Astrapotheria

Los astrapoterios fueron animales de gran tamaño con especializaciones peculiares que les deben haber dado un aspecto estrambótico y que son difíciles de interpretar desde el punto de vista de sus funciones. Los restos más antiguos de este grupo de América del Sur datan del Paleoceno y desaparecen después del Mioceno Medio. En las especies especializadas la mandíbula sobresalía

hacia adelante, los colmillos eran grandes y afilados, no tenían incisivos superiores, y la cabeza tenía un aspecto abovedado debido a los senos frontales que estaban agrandados. Es posible que algunas especies tuvieran una trompa ya que las aperturas nasales tenían una posición más bien posterior. Se ha sugerido que algunos astrapoterios podrían haber sido semiacuáticos, como los hipopótamos vivientes.

Se conocen posiblemente tres especies de astrapoterios de Venezuela; dos de ellas provienen del noroeste de Venezuela de la Formación Castillo, localidad de Cerro La Cruz, del Mioceno temprano. Una de ellas es *Xenastrapotherium christi*, perteneciente a un género de amplia distribución en América del Sur. Otra especie está representada por restos esqueléticos no creaneanos, también llamados restos "postcraneanos", y no ha sido identificada al nivel de especie pero se sabe que pertenece a otra subfamilia llamada Astrapotheriinae. La tercera especie proviene de la Formación Urumaco, del Mioceno tardío; sus restos son postcraneanos y se la considera tentativamente como un astrapoterio.

En general la forma de los huesos de un mamífero refleja cómo se movía el animal, cuáles eran sus actividades principales y qué habilidades poseía. Por ejemplo, un animal que corre velozmente en general tiene huesos delgados y alargados en sus miembros, con inserciones musculares poco prominentes, ubicadas cerca de los extremos de los huesos, lo cual facilita los movimientos rápidos. En contraste, una especie subterránea que se dedica a cavar madrigueras la mayor parte del día, tendrá huesos que reflejen fuerza en los miembros que usa para cavar, robustos y con crestas e inserciones musculares prominentes.

Los huesos también nos dan pistas acerca del estilo de vida de sus poseedores en otras formas: se ha descubierto que la estructura interna del hueso varía entre especies terrestres y acuáticas. Las especies terrestres, por lo general, tienen una cavidad medular en el centro y una zona cortical densa que la rodea. En las especies

acuáticas, en cambio, la cavidad medular está reducida o ha desaparecido por completo y el hueso es o más denso o más liviano que en las especies terrestres emparentadas. Un estudio del tejido óseo de los restos de la tercera especie mencionada anteriormente que podrían haber pertenecido a un astrapoterio, sirve para caracterizar el estilo de vida de esa especie y muy probablemente de otros astrapoterios: ellos pasaban tiempo en agua al menos de manera facultativa, y en caso de haber estado sumergidos muy seguramente eran nadadores menos diestros que los chigüires entre la fauna actual de mamíferos (en este caso un roedor) de Venezuela.

Litopterna

Los litopternos fueron un grupo que tuvo una diversificación relativamente moderada en comparación con otros grupos. Los fósiles más antiguos de América del Sur que se conocen para este orden datan del Paleoceno tardío. Hubo tres familias: Adianthidae, Protherotheriidae y Macrauchenidae. Los adiantidos consistieron de especies pequeñas y delicadas y vivieron sólo en el Cenozoico medio.

El grupo de litopternos que se conoce mejor es de los Protherotheriidae y como en la mayoría de los meridiungulados, se conoce sobre todo por esqueletos encontrados en Argentina. Esta familia incluía especies de aspecto generalizado y extremidades equinas aunque su dentadura era muy distinta de las de los caballos ya que la misma no estaba tan especializada en los proterotéridos como en los caballos. No había un espacio sin dientes muy grande entre los dientes anteriores y los dientes molariformes como vemos en los equinos, pero sí eran peculiares para mamíferos herbívoros en que poseían incisivos superiores muy afilados que tal vez usarían para defenderse.

Los macrauchenídeos alcanzaron gran tamaño y algunas de las especies llegaron a tener el tamaño de los camellos modernos.

Incluyen los únicos meridiungulados que poseyeron un cuello largo. Sus huesos nasales se fueron reduciendo durante la evolución del grupo y hay indicios muy convincentes de que poseyeron una trompa corta. Tanto los proterotéridos como los macrauquénidos se adaptaron bien al ecosistema de las pampas.

Se ha encontrado por lo menos una especie de Protherotheeriidae, subfamilia Megadolodinae, llamada *Bounodus enigmaticus* que habría vivido en el Mioceno tardío de Urumaco. Varios restos adicionales de la misma localidad han sido asignados en forma preliminar a la familia mencionada y a Macraucheniiidae.

Bounodus enigmaticus fue dado a conocer en 2006 y se lo conoce sólo a partir de una maxila fragmentaria con dientes. Es una especie autóctona de Venezuela, pero se parece en la forma de los dientes a otra especie colombiana del Mioceno medio de la localidad de La Venta, llamada *Megadolodus molariformis*. A juzgar por la estructura de sus dientes, su dieta era probablemente omnívora



Figure 17.1. Reconstrucción de *Bounodus enigmaticus* por Jorge González. Esta reconstrucción es muy especulativa pues sólo se conoce un fragmento del cráneo de esta especie. No obstante, otros parientes cercanos de ella se conocen mejor y proveen una idea de las probables proporciones y forma de este litopterno del Mioceno tardío de la Formación Urumaco en el Estado Falcón. Reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra et al. 2010).

o frugívora. *Bounodus* en particular tenía dientes bunodontes, es decir con cúspides bajas y redondeadas y la capa de esmalte que los cubría era gruesa, características que son típicas de mamíferos vivientes de dieta omnívora. Dado que los depósitos sedimentarios de Urumaco indican un ambiente costero para esta zona en la época en que vivieron estos animales, es posible que *Bounodus* se valiera de sus dientes bunodontes para abrir frutas con cáscara resistente o los caparazones de crustáceos y/o moluscos. No se han encontrado restos postcraneanos de *Bounodus* pero su pariente cercano *Megadolodus molariformis*, tenía los dedos II y IV muy reducidos y había perdido los dedos I y V. Tanto en los miembros anteriores como en los posteriores, el dedo III era el principal y tenía un casco o pezuña fuerte. Es razonable conjeturar que *Bounodus* también se debía parecer en este aspecto a *Megadolodus*.

Bounodus y *Megadolodus* se debían parecer en sus hábitos ecológicos a los suoideos modernos, o sea al grupo que incluye cerdos y pecaríes. En el Mioceno no había suoideos en América del Sur y los miembros de ambos grupos (los suoideos y ambas especies de proterotéridos) habrían evolucionado en paralelo para ocupar nichos ecológicos parecidos en regiones diferentes del mundo.

Notoungulata

Notoungulata fue el grupo más diverso de meridiungulados, representado por 13 familias. Ocho de ellas ya habían aparecido entre el Paleoceno y el Eoceno temprano. Existe una amplia variabilidad dentro de cada especie, tanto que al principio se creyó que cientos de dientes pertenecían a 16 especies de tres órdenes distintos de mamíferos, pero eran en realidad todos de la misma especie. Las 13 familias están agrupadas en cuatro subórdenes, de los cuales Notioprogonia incluye las especies consideradas más primitivas. Otro suborden, Toxodontia, era el más diverso e incluye las especies más grandes, del tamaño de hipopótamos y

rinocerontes vivientes. Los Typotheria y Hegetotheria incluyeron algunas especies parecidas a conejos y otras a roedores grandes.

De los cuatro grandes grupos de notoungulados, en Venezuela se han identificado tentativamente candidatos para Typotheria, Toxodontia y Hegetotheria. El tipoterio es *Protypotherium* de la familia Interatheriidae del Mioceno tardío de Urumaco, aunque los restos son fragmentarios e incompletos y la identificación es tentativa. Este género fue erigido a partir de restos hallados en Argentina.

Toxodontia habría estado representado por los toxodóntidos *Mixotoxodon*, *Gyrinodon*, *Ocneritherium* y *Alitoxodon*, también de Urumaco. *Mixotoxodon larensis* se conoce a partir de una mandíbula con dentición inferior y varios otros restos asociados encontrados cerca de San Miguel, al sudoeste de Barquisimeto, Lara, y datan del Cuaternario. El espécimen se encuentra en las colecciones del American Museum of Natural History de Nueva York, EE.UU. Se cree que varios restos adicionales pertenecen a la misma especie, incluyendo algunos de Honduras, El Salvador y Colombia. Su tamaño era cercano al de un rinoceronte. Los dientes eran de crecimiento continuo, a diferencia de los nuestros que salen ya formados. Esto significa que en *Mixotoxodon* y en muchos otros mamíferos, tanto fósiles como vivientes incluyendo la mayoría de los toxodontes, los dientes seguían creciendo a medida que se desgastaban.

Gyrinodon quassus fue el primer toxodonte descubierto en la zona norte de América del Sur y fue descrito en 1928. Se lo conoce a partir de una mandíbula con dentición y se cree que otros restos pertenecen al mismo individuo, incluyendo dientes superiores, parte del techo del cráneo y varios elementos del postcráneo. Estos restos provienen de la Formación La Puerta del oeste de Buchivacoa, Falcón y están depositados en el Museo de Historia Natural de Londres. Además de los restos de Venezuela, se cree que varios fósiles de la Provincia de Acre, Brasil, pertenecen al mismo géne-

ro. Éste era un toxodóntido de tamaño mediano. Su mandíbula era muy alta para acomodar a los molares que, como en el caso de *Mixotoxodon*, eran de crecimiento continuo. Una característica peculiar del cráneo de *Gyrinodon* es la presencia de una depresión en la zona frontal del cráneo de función desconocida.

Ocnerotherium y *Alitoxodon* son géneros que se conocían solamente de Argentina, hasta que ciertos restos encontrados en Urumaco fueron tentativamente asignados a estos dos géneros en 2004. Existen restos de otro toxodóntido que no habría pertenecido a ninguno de los géneros mencionados, así que posiblemente haya existido en Urumaco al menos una especie más de toxodóntidos.



Figure 17.2. Reconstrucción de un toxodonte por Jorge González. Los toxodontes son parte de una radiación extinta de mamíferos de América del Sur que se conoce de varias localidades de fósiles de Venezuela, entre ellas Urumaco. Reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra et al. 2010).

Finalmente, el hegetotérico *Hemihegetotherium* sería el único representante de su familia con una distribución en una zona tropical septentrional, si su identificación preliminar se confirmara.

CAPÍTULO 18

La Diversidad e Historia Evolutiva de las Perezas, Cachicamos y sus Parientes

Fiona Straehl, Maïlys Chassagne y Alfredo A. Carlini

Los mamíferos xenartros se originaron durante el Paleógeno más temprano o Cretácico más tardío, alrededor de hace 65 millones de años. Fueron y son principalmente de distribución sudamericana, aunque a partir fines del Mioceno medio se dispersaron a América Central, las Antillas y América del Norte, en más de una oportunidad y en distintos momentos geológicos. Se los denominó también edentados porque la mayoría de sus representantes tiene la dentición simplificada, aunque sólo los osos hormigueros y sus parientes (por ejemplo el osos meleros o tamandúas) carecen totalmente de dientes. Si bien la gran mayoría de los xenartros fueron primariamente herbívoros, los hubo y hay, insectívoros, como los osos hormigueros y el tatú carreta, u omnívoros como los cachicamos, entre otras formas.

Los xenartros poseen una serie de características morfológicas que son únicas, con un mosaico de caracteres interpretados como primitivos y derivados, poco frecuentes entre los mamíferos. Su nombre, *Xenarthra*, hace alusión a la presencia de articulaciones intervertebrales adicionales y únicas en las últimas vértebras torácicas y lumbares. Este grupo de placentarios cuenta más de 450 especies extintas descriptas, e incluye a los tatúes, piches, cachicamos (o mulitas), quirquinchos, perezas y osos hormigueros vivientes.

Los xenartros se dividen en tres grupos principales, los acoirazados (*Cingulata*), las perezas (*Tardigrada*) y los osos hormigueros (*Vermilingua*).

Cingulata

Cachicamos y sus parientes extintos

Los cingulados poseen una estructura muy particular: el cuerpo está protegido por una armadura ósea o caparazón formada por numerosos osteodermos individuales, frecuentemente ornamentados en su cara externa. El caparazón se desarrolla por la formación de hueso en las capas de la piel, en un proceso llamado osificación dermal. Este caparazón puede estar dividido hasta en tres regiones principales, que cubren la parte dorsal o posterior del cuerpo. Adicionalmente, existe un caparazón pequeño o 'casco' que protege parte de la cabeza, y otro que envuelve la cola. Los cingulados se dividen en cuatro grupos principales distintos: los gliptodontes, los pampaterios, los armadillos y los peltefílidos. En Venezuela gliptodontes, armadillos y pampaterios han sido encontrados como fósiles, y los armadillos son además parte de la fauna actual.

Los Dasypodidae están representados por unos 9 géneros y 21 especies que habitan desde el extremo sur de la Patagonia hasta el Sur de los Estados Unidos. De ellos, seis especies se encuentran en Venezuela: el gran armadillo de rostro largo (*Dasypus kappleri*), el armadillo de nueve bandas (*Dasypus novemcinctus*), el armadillo de los llanos (*Dasypus sabanicola*), el armadillo de cola desnuda del norte (*Cabassous centralis*), el armadillo de cola desnuda del sur (*Cabassous unicinctus*) y el cuspón o cuspa o armadillo gigante (*Priodontes maximus*).

Sin embargo, en el pasado geológico los cingulados de Venezuela fueron mucho más diversos. Los registros fósiles más ricos provienen de la secuencia de Urumaco en el Estado Falcón y del Mene de Inciarte en el Estado Zulia.

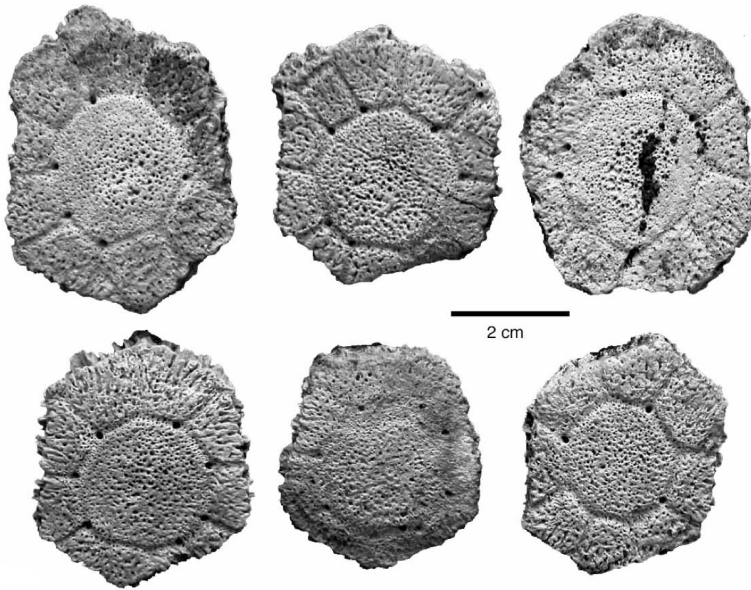


Figura 18.1. Boreostemma pliocena Carlini et al. 2008, placas correspondientes a la región dorsal o postero-dorsal del carapacho, en vista exterior. Reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

Grupo	Géneros y especies
Gliptodontes	<i>Boreostemma pliocena</i>
	<i>Boreostemma venezolensis</i>
	<i>Glyptodon clavipes</i>
	<i>Glyptodon</i> sp.
	<i>Glyptotherium</i> sp.
Pampaterios	<i>Holmesina</i> sp.
	<i>Pampatherium humboldtii</i>
	<i>Pampatherium</i> sp.
Armadillos	<i>Dasypus sabanicola</i>
	<i>Propraopus sulcatus</i>
	<i>Propraopus</i> sp.

Tabla 18.1. Cingulados fósiles conocidos para Venezuela, de sedimentos del Mioceno al Pleistoceno.

Los gliptodontes

Hay tres características diagnósticas de los gliptodontes que sirven para diferenciarlos de los pampaterios, peltefílidos y armadillos. El caparazón que cubre el dorso del cuerpo forma una estructura ósea única, es decir no está dividido en partes articuladas como los armadillos o los pampaterios. En los gliptodontes el caparazón está construido por osteodermos mucho más firmemente unidos entre sí y es globular, similar superficialmente al de las grandes tortugas. Otra característica que los diferencia está en los dientes, los cuales poseen una forma trilobada única, y las coronas están entre las más altas de los mamíferos, llegando en algunos casos a medir más de 25 cm. Esta forma de los dientes, y el hecho de que en las especies del Pleistoceno la superficie oclusal muestra distintos dibujos, son motivos que le dan el nombre al grupo, ya que gliptodonte significa en griego "diente con dibujos". La tercera característica propia de los gliptodontes, muy diferente al resto de los Cingulata, es que su cráneo es muy corto y alto.

Los fósiles más antiguos que incuestionablemente corresponden a gliptodontes fueron encontrados en la Patagonia argentina y datan del Eoceno tardío (35 Ma atrás). Después de que el Istmo panameño se estableció (un puente entre América del Sur y América del Norte, que es parte de América Central) de forma continua y estable (alrededor de los 3 Ma), los gliptodontes se dispersaron en América Central y de allí hacia América del Norte, donde los géneros norteamericanos se diferenciaron y diversificaron. La diversidad total de gliptodontes incluye aproximadamente 65 géneros reconocidos, con especies que llegaron a más de cuatro metros de largo y dos toneladas de peso. Todos los gliptodontes fueron herbívoros, y luego del límite Pleistoceno-Holoceno (aproximadamente 10.000 años atrás) los gliptodontes se extinguieron como parte de la extinción en masa que causó la desaparición de la ma-

yor parte de los grandes mamíferos, todos los megamamíferos y las tortugas gigantes terrestres en América del Sur.

En el registro fósil de Venezuela, son comunes los restos pleistocénicos de gliptodontes, los cuales han sido tradicionalmente asignados al género *Glyptodon*, típico del sur de América del Sur. Sin embargo, recientemente restos hallados en Taima-Taima, Muaco, Cucuruchú y Quebrada Ocando (todos de la municipalidad de Colina, Estado Falcón), han sido reinterpretados como pertenecientes al género *Glyptotherium*. Estos fósiles representan el primer registro del género norteamericano en América del Sur, y están estrechamente emparentados con *Glyptotherium cylindricum*, que fueron descritos para depósitos del Pleistoceno tardío de México central y sur de los Estados Unidos. La presencia de *Glyptotherium* en el extremo norte de América del Sur apoya la hipótesis que la migración faunística durante el Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA) posterior a la construcción del Istmo panameño, sucedió de forma bidireccional. Esto significa que el



Figura 18.2. *Glyptotherium cf. cylindricum*. Cráneo en vista lateral (MCN n/n) y osteodermos articulados de una carapacho parcial en vista lateral izquierda (CIAAP n/n). El largo del carapacho supera el metro de longitud. Modificado de Carlini y Zurita (2010).

género sudamericano *Boreostenma* migró a América Central y del Norte, luego se diferenció el nuevo género *Glyptotherium*, y a su vez este reingresó a América del Sur. Otros fósiles asignados al género *Glyptodon* fueron encontrados en diferentes localidades del Estado Carabobo, Lara y Zulia, y todavía no han sido reanalizados a fin de determinar si corresponden o no al género al mencionado taxón.

Los restos de gliptodontes encontrados en los sedimentos de Venezuela, del Mio-Plioceno (23 a 1.8 Ma), cerca de San Francisco (Estado Zulia) y en Urumaco (Estado Falcón), habían sido asignados originalmente al género *Asterostemma*, el que fue caracterizado por su amplia distribución desde Patagonia hasta Colombia y Venezuela. Recientemente también, fue reconocido en género *Boreostenma* para ejemplares que fueron encontrados en el extremo



Figura 18.3. Reconstrucción de *Glyptotherium cf. cylindricum*. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

norte de América del Sur y el género *Asterostemma* quedó restringido a los restos del Mioceno de la Patagonia argentina.

Los pampaterios

La morfología de los pampaterios, un segundo grupo de cingulados extinguidos, se asemeja de varias maneras a los armadillos, y es por ello que fueron incluidos originalmente dentro de los dasipódidos (armadillos). Actualmente, sin embargo, se asume que los pampaterios representan un linaje diferente. Ellos tienen una variedad de caracteres morfológicos particulares, tales como el tamaño corporal, que fue mayor que los armadillos más grandes conocidos (llegando hasta los 200 kg), la forma de los dientes y la estructura de su caparazón. Los pampaterios solo tienen tres ban-

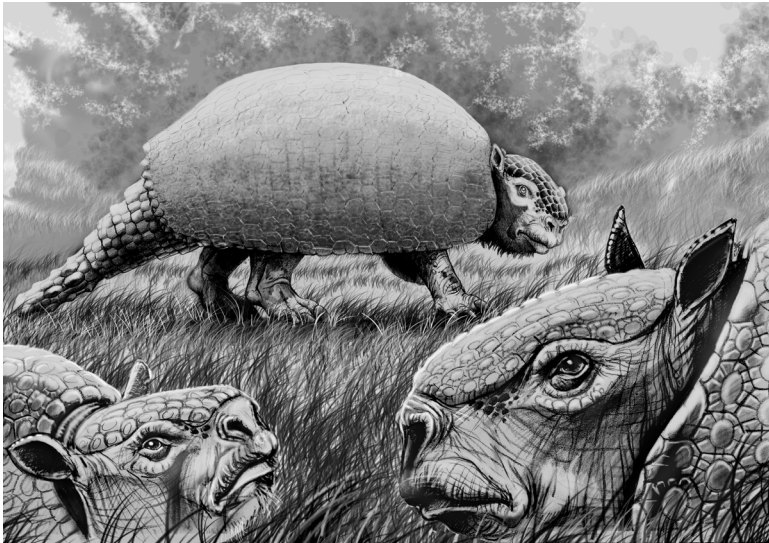


Figura 18.4. Reconstrucción de *Boreostemma pliocena*. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

das transversales móviles en su caparazón, en tanto los armadillos extinguidos y actuales tienen entre tres y diez bandas transversales. Por otro lado, la dentición de los pampaterios es más parecida a la de los gliptodontes que a la de los armadillos, en tanto es fuertemente lobulada. Esta curiosa situación de poseer características de ambos de los grandes grupos de cingulados mantiene activa la discusión acerca de si los pampaterios son más próximos a uno u otro grupo.

El más antiguo e indudable pampaterio conocido proviene de sedimentos del Mioceno medio (16 a 11.6 Ma) de La Venta, en Colombia. Estos restos fueron descritos bajo el nombre del nuevo género *Scirrotherium*, interpretado como un pampaterio herbívoro basal. Los pampaterios fueron registrados hasta el Pleistoceno tardío, pero nunca fueron tan diversos como los otros dos grandes

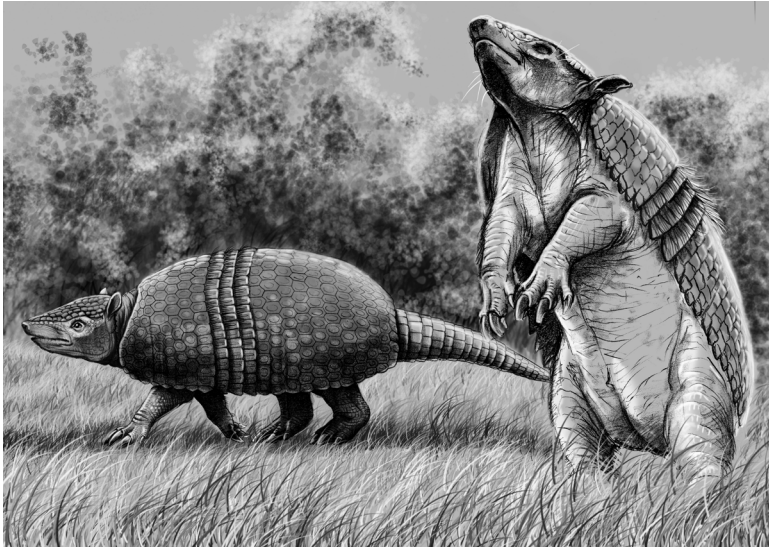


Figura 18.5. Reconstrucción de un pampatérico del Plioceno de Venezuela. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

grupos de Cingulata y siempre fueron muy conservadores en su plan estructural. Sin embargo, ellos también alcanzaron América Central y se dispersaron luego hacia América del Norte.

Restos de pampaterios hemos conseguido en la secuencia de Urumaco, en las Formaciones Codore y San Gregorio. Sitios del Cuaternario del NE del Estado de Falcón, en los pozos de breca de Mene de Incierte, en la Sierra de Perijá (Estado Zulia) y Lago Valencia (Estado Carabobo), han provisto algunos especímenes Pleistocenos de *Pampatherium* y *Holmesina*. Estos dos géneros se supone que estuvieron cercanamente relacionados a dos géneros de pampaterios del Mio-Plioceno (23 a 1.8 Ma) de América del Sur. *Pampatherium* parece haber sido más próximo a *Vasallia*, en tanto que *Holmesina* lo fue a *Kraglievichia*. Estas relaciones de parentesco llevan a un escenario paleobiogeográfico muy semejante al propuesto para los gliptodóntidos *Boreostemma*, *Glyptodon* y *Glyptotherium*. Como *Boreostemma*, *Kraglievichia* habría migrado hacia América del Norte luego de que el Istmo de Panamá fuera completado, y allí se diferenció el género *Holmesina*. Hacia finales de Pleistoceno, este género ingresó a América del Sur y se diversificó en varias especies. Por otro lado, *Pampatherium* se supuso que había estado estrictamente distribuido en América del Sur; sin embargo, recientes descubrimientos en el Pleistoceno de México, que pueden asignarse a este género, indicarían que los pampaterios habrían tenido dos procesos de emigración hacia América del Norte. La segunda emigración es la que corresponde a *Pampatherium*, aunque no tuvo gran distribución en América del Norte.

Los armadillos

Los armadillos (o dasipódidos) son los únicos Cingulata vivientes, y tienen el registro temporal más largo. Los fósiles más antiguos asignados a esta familia de xenartros han sido encontrados en depósitos del Paleoceno medio-tradío (58 Ma) de Brasil. Después de

la conexión terrestre entre las américas, los dasipódidos se dispersaron desde América del Sur hacia América Central y América del Norte, donde aún persisten. Los armadillos vivientes cubren un amplio rango de tamaños, desde el gigante *Priodontes maximus* (que mide cerca de 90 cm de largo y llega a pesar 50 kg) hasta el pequeño *Chlamyphorus truncatus* (que no excede los 14 cm y los 250 g de peso).

Los dasipódidos actuales y extintos muestran una gran variedad de hábitos alimentarios; a pesar de que ellos son primariamente oportunistas y omnívoros, pueden llegar a mostrar ciertas especializaciones hacia la insectivoría, o a una dieta mayormente basada en vegetales. El hecho de que sean omnívoros generalistas significa que pueden comer tanto productos vegetales como animales, o inclusive pueden adaptar sus hábitos al ofrecimiento del medio ambiente, llegando ocasionalmente a ser necrófagos. La

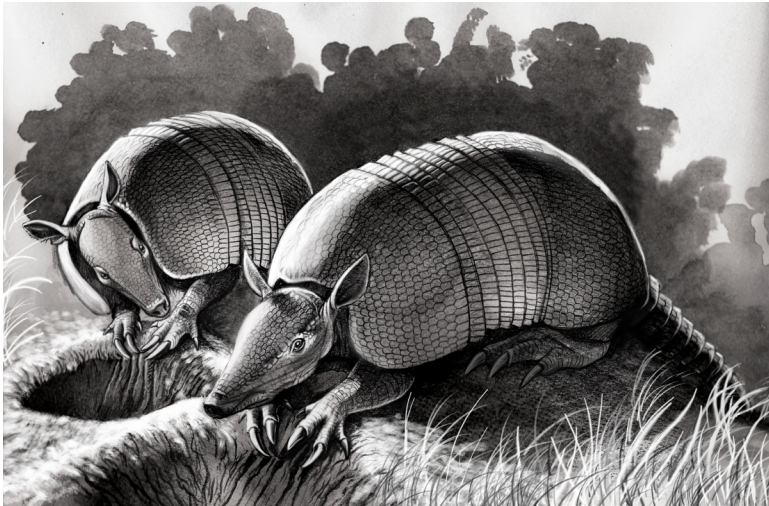


Figura 18.6. Reconstrucción de *cf. Propraopus* del Plioceno de Venezuela. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

gran diversidad dietaria está asociada directamente con la gran diversidad que los dasipódidos alcanzaron, que es la mayor entre los xenartos.

De Venezuela solamente hay unos pocos restos de dasipódidos extintos conocidos y fueron encontrados en los sedimentos de la Formación San Gregorio, Urumaco (Estado Falcón) de antigüedad Pliocena (5.3 a 2.6 Ma), en sedimentos de Lago Valencia (Estado Carabobo) y en pozos de brea del Mene de Inciarte en la Sierra de Perijá (Estado Zulia), ambos del Pleistoceno tardío. El género *Propraopus*, que se conoce de la Formación San Gregorio y de Lago Valencia podría estar relacionado con el género *Dasypus*, cuyos restos han sido encontrados en los pozos de brea y que es uno de los géneros actuales de dasipódidos que más especies posee.

Tardigrada

La historia evolutiva de las perezas en Venezuela

Las perezas son parientes de los cachicamos (Cingulata) e incluyen cinco familias: los bradipódidos (perezas de tres dedos), los megaloníquidos (perezas de dos dedos), y las familias extinguidas Megatheriidae, Mylodontidae y Nothrotheridae. Según la evidencia disponible, las perezas se originaron en el continente sudamericano y sus primeros registros son del Eoceno tardío de Patagonia y Antártida. Desde el Oligoceno hasta el Pleistoceno su registro se extiende desde el extremo austral de América del Sur hasta Alaska, pasando por América Central y las Antillas. Las perezas constituyen uno de los más característicos y grandes grupos de la fauna Cenozoica del continente americano, especialmente diversos en América del Sur, con más de cincuenta géneros nominales.

El registro paleontológico de Venezuela muestra una gran diversidad de perezas. Ellos han sido descubiertos en Cerro La Cruz y Urumaco para el Mio-Plioceno y en muchas localidades

del Pleistoceno en los estados de Falcón, Lara, Aragua, Guárico, Sucre y en el Distrito Federal. Urumaco es el sitio más importante de Venezuela para el entendimiento de la historia de las perezas. La diversidad de perezas halladas en la secuencia de Urumaco es extraordinariamente rica y una de las más altas en América del Sur. Hasta ahora 15 especies han sido reconocidas, 8 atribuidas a Megatherioidea (incluyendo 6 no descriptas) y 7 a Mylodontidae (incluyendo al menos una no publicada); varios nuevos especímenes han sido colectados recientemente y están actualmente en estudio, lo que promete una diversidad aún mayor. Los descubrimientos en Urumaco, y en general en Venezuela, proveen información relevante para la comprensión de la paleobiogeografía de las perezas, especialmente en lo relacionado a los intercambios faunísticos entre el norte de América del Sur y el sur de América del Norte.



Figura 18.7. Reconstrucción de la perezza Bolivartherium urumaquensis del Mioceno superior de Venezuela. Dibujo Jorge González.

Los megaterios y el Gran Intercambio Biótico Americano

Estudios de megaterinos revelan una rica historia paleobiogeográfica de las perezas fósiles. Los investigadores han sido capaces de mostrar que la historia de esta subfamilia comienza en Patagonia,

Megatherioidea	Mylodontoidea
<i>Eremotherium laurillardi</i> *	<i>Mirandabradys socorrensis</i>
<i>Plesiomegatherium</i> sp.	<i>Mirandabradys urumaquensis</i>
<i>Proeremotherium eljebe</i>	<i>Mirandabradys zabasi</i>
<i>Urumaquia robusta</i>	<i>Bolivartherium codorensis</i>
<i>Pronothrotherium</i> sp.	<i>Bolivartherium urumaquensis</i>
	<i>Glossotherium tropicorum</i> *
	<i>Urumacotherium garciai</i>

Tabla 18.2. Tardigrada de Venezuela del Mioceno medio al Pleistoceno. * = especies del Pleistoceno.

con dos primitivos megaterinos, *Megathericulus* y *Eomegatherium*, los que luego divergen en Venezuela en el género *Urumaquia*. Este último género está relacionado al clado *Pyramiodontherium* - *Megatheriops*, y a la historia de los megaterinos que finalmente resulta en el grupo *Proeremotherium* – *Eremotherium*. La especie venezolana *Proeremotherium eljebe* es interpretada como un taxón basal de *Eremotherium*, el megaterino más ampliamente distribuido en el Pleistoceno de América del Norte, América Central y las tierras bajas del norte y este de América del Sur. Dado el ejemplo de la historia geográfica de algunos Cingulata, se ha interpretado que primeramente *Proeremotherium* migró hacia América del Norte, luego de que el Istmo panameño estuvo definitivamente establecido a fines del Plioceno (aproximadamente 2,7 Ma atrás), en América del Norte se habría diferenciado el género *Eremotherium*, que



Figura 18.8. Reconstrucción de la pereza Proremotherium eljebe del Plioceno de Venezuela. Dibujo Jorge González.



Figura 18.9. Reconstrucción de Urumacotherium garciai del Mioceno tardío de Venezuela. Tomado de Carlini y colaboradores (2012). Dibujo Jorge González.

posteriormente ingresó a América del Sur en el Pleistoceno tardío. Por lo tanto, los procesos migratorios que involucran a estos dos megaterinos podrían ser otro caso de diferenciaciones en América del Norte luego del Plioceno tardío que lleva a nuevos grupos a re-colonizar América del Sur como supuestamente ocurrió con los pampaterios y los gliptodontes.

Ciertos fósiles actualmente en estudio del Mio-Plioceno de la secuencia de Urumaco presentan similitudes con algunas especies del Cuaternario de las Antillas. Estas observaciones llevan a preguntar acerca de cuáles fueron las condiciones del medio ambiente en ese momento. Es por lo tanto evidente que más investigaciones de la relación Venezuela - Antillas son necesarias para comprender las conexiones terrestres y el medio ambiente que permitieron tales dispersiones en ese tiempo.

Perezas vivientes

Las perezas vivientes tienen un rango geográfico restringido a los bosques de América Central y Sudamérica tropical y están representados por dos géneros, *Bradypus* y *Choloepus*, que pertenecen respectivamente a la familia Bradypodidae y Megalonychidae. Estos dos géneros están diversificados en un total de seis especies encontradas entre América Central y América del Sur. En Venezuela hay dos especies de Bradypodidae: *Bradypus tridactylus* y *Bradypus variegatus*, y dos especies actuales de Megalonychidae, *Choloepus didactylus* y *Choloepus hoffmani*.

Todas las especies vivientes de perezas son estrictamente arbóreas (a diferencia de la inmensa mayoría de las perezas fósiles que fueron primariamente terrestres) y se mueven de forma sorprendentemente lenta, colgando de sus dedos, cabeza abajo y son excelentes nadadores. Su cuerpo está cubierto con un largo pelaje marrón grisáceo y sus manos y pies terminan en garras gruesas, largas y curvadas (las que usan para colgarse). Tienen una den-

tición muy sencilla de no más de diez dientes, que es otro de los característicos rasgos de estos extraños mamíferos.

Siendo herbívoros, las perezas actuales se alimentan primariamente de hojas; ellos tienen un sistema digestivo altamente especializado, formado por estómagos complejos de muchos compartimientos, donde se alojan bacterias que son capaces de digerir la celulosa. El proceso digestivo completo, desde la ingestión, puede llegar a tomar hasta un mes. Su metabolismo es muy bajo con una tasa que alcanza solo el 40% de aquella esperada para su masa corporal (de 4 a 8 kg), en comparación con lo que sucede en otros mamíferos placentarios. Ellos probablemente sean uno de los mamíferos más marcadamente heterotérmicos, con temperaturas corporales que varían desde los 25° a los 34° C, que les permite conservar energía mientras están inactivos o cuando la temperatura del medio ambiente es baja.

Paleobiología de perezas fósiles

Dados los tamaños corporales generalmente grandes, o muy grandes, de las perezas extinguidos (especialmente los del Mioceno medio al Pleistoceno) y por comparación con la fisiología de sus representantes actuales, tradicionalmente se interpretó que las perezas extinguidos tuvieron una locomoción terrestre lenta y cuadrúpeda. Sin embargo, investigaciones recientes propusieron una diversidad de tipos de vida incluyendo especies arbóreas, fosoriales y aún acuáticas en su forma de vida. En este último ejemplo, Christian de Muizon y sus colegas, del Museo de Historia Natural de París, han descrito al género *Thalassocnus* del Mio-Plioceno de Perú y Chile (7 a 2 Ma), cuya anatomía demostraría hábitos acuáticos.

Actualmente, se está investigando en estos animales extintos secciones finas de huesos, las cuales al examinarse bajo el microscopio revelan detalles sobre la construcción de los huesos y sus

cambios durante la vida del animal. El estudio de los tejidos fósiles se denomina 'paleohistología' y puede aplicarse también a otros grupo de organismos extintos.

La diversidad de formas fósiles encontradas en la secuencia de Urumaco son, sin excepciones, de gran tamaño. Esa diversidad es única y solo comparable con unas pocas faunas en otros lugares de América del Sur; sin embargo, cualquiera de esos conjuntos tiene un amplio rango de tamaños representados. La explicación del porqué estos fósiles encontrados en la secuencia de Urumaco muestran un restringido rango de tamaños puede tener una expli-

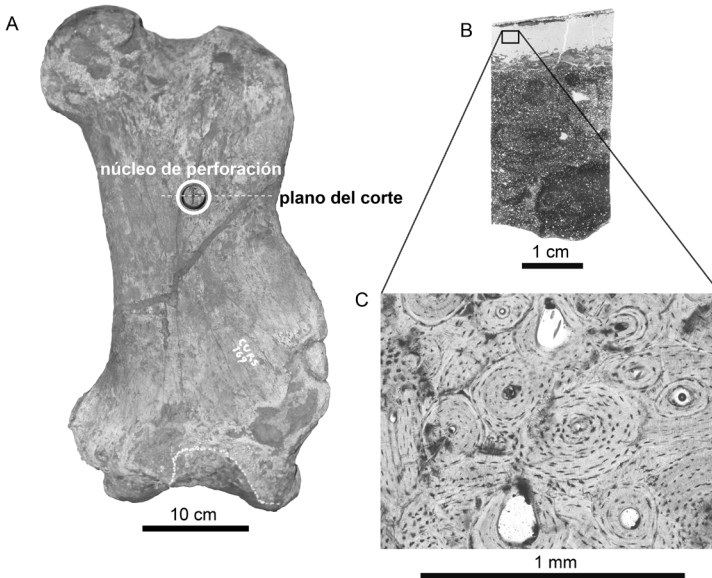


Figura 18.10. Investigación de los tejidos óseos en un fémur izquierdo de la pereza fósil *Urumaquia robusta* (AMU-CURS 169). Una muestra circular fue extraída (A) usando un taladro especial con mecha de diamante. Esa muestra fue luego cortada por la mitad en el plano vertical. Una de las porciones fue pegada a una lámina de vidrio y reducida con delicado lijado a una fina sección (B). La sección resultante fue luego examinada en el microscopio, revelando estructuras (C). Estas incluyen un tipo de tejido óseo llamado Haversiano, el cual implica un remodelaje con nuevas células del tejido original.

cación tafonómica. Estas circunstancias podrían ser causadas por un proceso selectivo de preservación; en tanto los restos encontrados en Urumaco se sabe que han sido transportados por agua y depositados en sedimentos con altos contenidos de evaporitas; así, sólo los más grandes y robustos huesos podrían haber sido capaces de resistir los procesos de transporte, en tanto los pequeños no y por lo tanto no se hallan representados en el registro fósil. De esta forma, es posible imaginar que la diversidad de los tardígrados fue aún mayor que la conocida, en tanto toda la fracción pequeña de la diversidad se habría perdido.

CAPÍTULO 19

Los Dugones de Urumaco

Daisuke Koyabu y Rodolfo Sánchez

Los Sirenia son mamíferos acuáticos emparentados con los elefantes pero con características morfológicas muy distintas a ellos. El cuerpo alargado, la carencia de pelaje, la forma propulsora de la cola, los miembros anteriores transformados en aletas y los posteriores reducidos, son características de los sirenios que los vinculan a la vida acuática. Estos animales son herbívoros y se dividen en dos grupos: los dugones, con una sola especie viviente (*Dugong dugon*) y los manatíes, con tres especies vivientes reunidas en un sólo género, *Trichechus*. *Dugong dugon* se encuentra en las aguas costeras de latitudes tropicales y sub-tropicales del Océano Indo-Pacífico, en Africa, India y el norte de Australia. Los manatíes se distribuyen en las aguas salobres del Caribe, el Amazonas y el Orinoco, y el Oeste de Africa. En Venezuela existen dos especies: *Trichechus inunguis* y *Trichechus manatus*.

Los Sirenia fósiles son fácilmente distinguibles debido a lo singular que resultan muchas partes del esqueleto. Correlacionado con una dieta basada en gramíneas acuáticas, la mandíbula tiene una proyección inferior en su parte delantera en forma de pala que le permite a los sirenios excavar el sustrato para extraer los vegetales. Asimismo, los dientes incisivos superiores tienen forma de colmillo.

Los Sirenia tuvieron antecesores terrestres. De hecho, la especie fósil *Prorastomus sirenoides*, que vivió hace unos 50 millones de años en el Eoceno medio de Jamaica, presentaba una combinación de rasgos acuáticos y terrestres. Del Eoceno medio de Egipto, Pakistán y de la costa del Golfo de México se conoce *Protosiren fra-*

Taxón	Familia	Localidad	Época
<i>Prorastomus sirenoides</i>	Prorastomidae	Jamaica	Eoceno temprano
<i>Pezosiren portelli</i>	Prorastomidae	Jamaica	Eoceno temprano
<i>Protosiren</i> aff. <i>Protosiren frausi</i>	Protosirenidae	Egipto, Pakistan, EE.UU.	Eoceno temprano
<i>Nanosiren</i> sp.	indeterminada	Patagonia Argentina	Eoceno temprano
<i>Domningia sodhae</i>	Dugonginae	Panamá	Mioceno temprano
<i>Kutchisiren cylindrical</i>	Dugonginae	India occidental	Eoceno temprano
indeterminado	Dugonginae	India occidental	Eoceno temprano
<i>Halitherium schinzii</i>	Dugonginae	Chile	Eoceno tardío
<i>Caribosiren turneri</i>	Halitheriinae	Alemania	Oligoceno temprano
<i>Crenatosiren olseni</i>	Halitheriinae	Puerto Rico	Oligoceno medio
<i>Bharatisiren kachchhensis</i>	Dugonginae	SC, FL, EE.UU.	Oligoceno tardío
<i>Metaxytherium</i> sp.	Dugonginae	India occidental	Mioceno temprano
<i>Metaxytherium</i> sp.	Halitheriinae	España	Mioceno temprano
<i>Nanosiren sanchezi</i>	Halitheriinae	Francia	Mioceno temprano
<i>Nanosiren garciae</i>	Dugonginae	Venezuela	Mioceno tardío
<i>Metaxytherium subappenninum</i>	Dugonginae	FL, EE.UU.	Plioceno temprano
<i>Hydrodamalis gigas</i>	Halitheriinae	Italia	Plioceno temprano
	Hydrodamalidae	Russia, Alaska	Pleistoceno tardío

Tabla 19.1. Importantes formas fósiles de sireníidos de referencia para comparaciones con los registros de Venezuela. Abreviaciones: SC, Carolina del Sur; FL, Florida.

asi, otra forma con características anatómicas transicionales, con cuatro extremidades, aunque ya más adaptada a la vida acuática que *Prorastomus*. La posterior historia evolutiva de los sirénidos ya traza las dos líneas evolutivas: la de los manatíes y la de los dugones. Los manatíes (Trichechidae) se conocen de varias partes del mundo, incluso por varios registros del Mioceno medio de Colombia, incluyendo a *Potamosiren magdalenensis*. Los fósiles de esta especie provienen de antiguos ambientes fluviales similares a aquellos donde habitan hoy día muchos manatíes. Los Dugoninae se originaron en el Caribe y el Atlántico del Oeste. En el Oligoceno tardío y el Mioceno temprano tuvieron una distribución pantropical, con una gran diversidad de formas a pesar de haber hoy en día una sola especie sobreviviente.

El dugón de Urumaco

Un pequeño dugón fósil es *Nanosiren*, conocido por las especies *N. garcia* del Plioceno de Florida y *N. sanchezi* del Mioceno tardío de Urumaco. Esta última especie fue nombrada por Daryl Domning y Orangel Aguilera en el 2008, gentilmente en honor a uno de nosotros. *Nanosiren sanchezi* es el sirénido post-Eoceno más pequeño y muy probablemente una de las especies más basales de dugones. El ejemplar tipo de *N. sanchezi* fue encontrado en la rivera de un antiguo río junto a una fauna fósil que incluye tiburones, rayas y bagres marinos, sugiriendo un ambiente marino costero. En base a otros registros Daryl Domning y colegas postularon que el linaje evolutivo del género *Nanosiren* existió desde el Mioceno temprano hasta el Plioceno temprano.

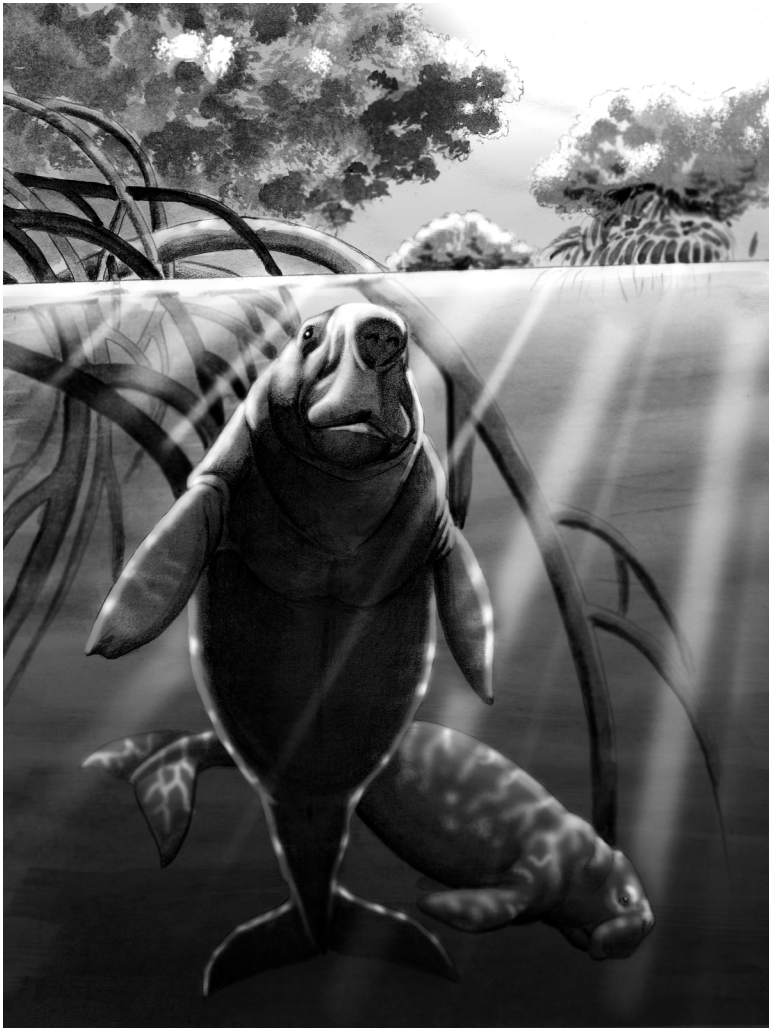


Figura 19.1. Reconstrucción del dugong fósil Nanosiren sanchezi del Mioceno tardío de Urumaco. Fósiles de este animal son raros en Urumaco, aunque costillas de sirénidos fueron halladas en varias localidades. Dibujo de Jorge González, reproducido con gentil permiso de la Indiana University Press (Sánchez-Villagra y colaboradores 2010).

Una nueva mandíbula de un dugón de Urumaco

Además del material ya conocido de *Nanosiren sanchezi*, las sedimentitas de Urumaco dan cuenta de otro dugón. Se trata de una mandíbula, catalogada como AMU-CURS-324 en las colecciones de la Alcaldía de Urumaco. El ejemplar proviene del Miembro Superior de la Formación Urumaco, de la localidad de Tío Gregorio. Las similitudes en forma general y tamaño más importantes son con las mandíbulas de *Dugong dugon*, *Nanosiren garciae*, y *Crenatosiren olseni*, este último originalmente conocido del Oligoceno tardío del sureste de los Estados Unidos. Dado que la especie *Nanosiren sanchezi* proviene de los mismos niveles de la Formación Urumaco que este nuevo ejemplar, es plausible que esta mandíbula pertenezca al mismo taxón. Su pequeño tamaño también coincide con lo esperado para una asignación a este género. Es posible que AMU-CURS-324 represente un juvenil en vez de un adulto, un aspecto a considerar al hacer una asignación taxonómica más precisa de este material. El diente no posee esmalte, como es característico de otros dugones.

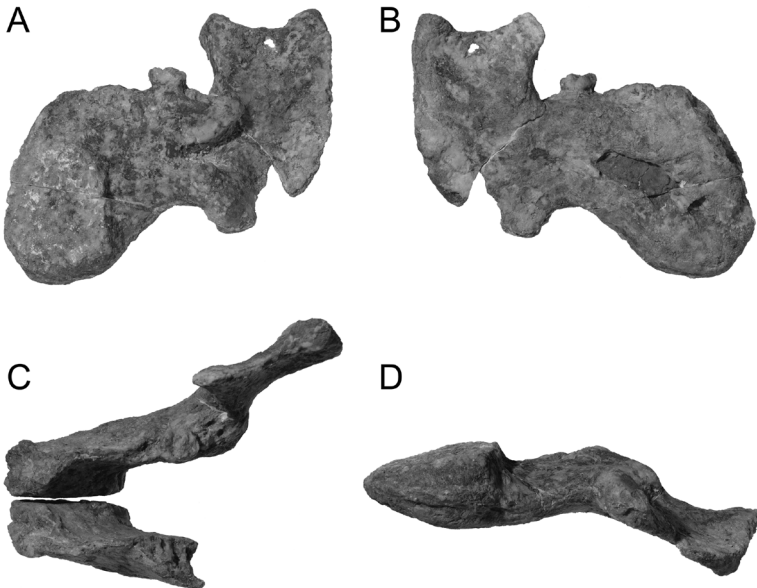


Figura 19.2. Mandíbula del dugon de Urumaco AMU-CURS-324. A) Vista medial del dentario derecho, B) vista lateral del dentario derecho, C) vista dorsal, D) vista ventral.

Las comparaciones métricas y morfológicas entre las mandíbulas fósiles de los dugones son presentadas a continuación. La comparación de longitud de la mandíbula de AMU-CURS-324, (179,6mm) con aquellas de *Crenatosiren* y *D. dugon* sugieren que el fósil de Urumaco tenía un hocico más corto que el dugón actual pero en el rango de tamaño de *Crenatosiren*. De acuerdo a Domning (1997), *C. olseni* posee una mandíbula corta y profunda, al igual que aquella descrita para *Nanosiren garciae* por Domning y Aguilera (2008). Así es también la mandíbula AMU-CURS-324. Otra similitud entre *C. olseni*, *N. garciae* y la nueva mandíbula es la presencia de un solo foramen mentoniano. Existen diferencias en el borde ventral de la rama mandibular; mientras que en *C. olseni* (Domning 1997) y *N. garciae* (Domning y Aguilera 2008) este borde es claramente cóncavo, en AMU-CURS-324 es mucho menos profundo. Otra semejanza entre AMU-CURS-324 y *N. garciae* es una protuberancia lateral inferior al cóndilo mandibular. El cóndilo en AMU-CURS-324 es pequeño pero prominente. El proceso coronoides es alto en comparación a la longitud total de la rama mandibular. No hay un proceso angular diferenciado,

1. Longitud máxima de la mandíbula	179.62
2. Longitud de la sínfisis	55.82
3. Extremo anterior hasta borde anterior de la rama ascendente	120.00
4. Extremo posterior hasta borde anterior de la rama ascendente	56.02
5. Altura en la mueca mandibular	93.91
6. Altura a nivel del cóndilo	108.10
7. Altura al nivel del proceso coronoides	104.18
8. Ancho mínimo de la rama ascendente	53.71
9. Tope de la curvatura ventral de la rama ascendente a la línea que conecta los extremos ventrales	18.50
10. Ancho/alto dorsoventral mínimo de la rama horizontal	54.77
11. Altura de la sínfisis mandibular	61.22
12. Distancia entre las extremidades ventrales anteriores y posteriores	84.41
13. Extremo anterior a posterior del foramen mentoniano	76.52
14. Extremo anterior del proceso coronoides a extremo posterior del cóndilo	56.40

Tabla 19.2. Medidas en mm de la mandíbula inferior del dugón AMU-CURS-324 de la Formación Urumaco.

solo una indentación poco profunda en el borde posterior de la rama ascendente de la mandíbula. La forma y orientación de la sínfisis es aquella típica del dugón actual.

El proceso coronoides en AMU-CURS-324 es proporcionalmente más alto en comparación con las otras especies. La altura del proceso condilar en AMU-CURS-324 es proporcionalmente más corto en relación a la longitud. La altura mínima de la rama horizontal de la mandíbula es relativamente profunda. La muesca mandibular en AMU-CURS-324 es relativamente profunda en comparación con la longitud de la rama mandibular y asimismo más profunda que en otras especies fósiles.

Tanto en la mandíbula AMU-CURS-324 como en *Dugong dugon* los procesos condilares y coronoideos son prominentes, mientras que en *C. olseni*, el cóndilo es relativamente más pequeño. Al igual que en el dugón viviente, no existe un proceso angular si no tan solo una leve indentación en el borde posterior de la rama ascendente de la mandíbula, como en *C. olseni*.

El ejemplar AMU-CURS-324 es un ejemplo más de los descubrimientos constantes que el trabajo de campo en Urumaco arroja cada año. Pero el descubrimiento es solo el primer paso de un largo proceso de estudio, que incluye la preparación, comparación taxonómica e interpretación paleobiológica. A veces métodos como el uso de micro-tomografías resultan útiles para visualizar estructuras anatómicas; métodos químicos como el estudio de los isótopos también pueden ser relevantes, esta vez para hacer inferencias sobre la dieta o el medio ambiente donde vivían los animales extintos. Con la capacitación, el entrenamiento y la colaboración de los distintos integrantes de un equipo de trabajo multidisciplinario, el proceso de estudio se acelera. Crucial es luego poder comunicar los resultados de ese estudio, escribir, y someterlos al escrutinio de los colegas especializados. En Venezuela el registro fósil no es pobre, es más bien rico, y lo que hace falta es más gente seriamente dedicada y capacitada para paso a paso armar el rompecabezas de la historia evolutiva de la gran diversidad biológica y sus raíces en el pasado geológico.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
AMU-CURS-324	179.62	55.82	120	56.02	93.91	108.1	104.18	53.71	18.5	54.77	61.22	84.41	76.52	56.4
<i>Crenatosiren olseni</i>	185	59	148	61	120	130	NA	51	30	51	96	94	NA	NA
<i>Prorastomus sirenooides</i>	231	80	NA	NA	NA	NA	114	NA	NA	35	42	NA	NA	NA
<i>Trichechus manatus</i>	202	65	137	66	110	127	61	126	20	44	60	105	40	NA
<i>Dugong dugon</i>	262.7	90	124.5	70.9	NA	NA	165.3	NA	NA	NA	NA	NA	NA	85.1
<i>Hydrodamalis gigas</i>	395	166	NA	132	233	132	283	123	58	NA	NA	NA	222	NA
<i>Metaxytherium</i> sp.	302	106	207	103	NA	226	NA	95	48	82	133	183	83	NA

Tabla 19.3. Comparación de las medidas mandibulares en mm (ver Tabla 19.2 y Figura 19.5) en el dugón viviente y en formas extintas. NA denota medidas no disponibles. Fuentes de los datos: Domínguez (1978, 1988, 1997, 2005), Savage y colaboradores (1994) y Stefen (2003).

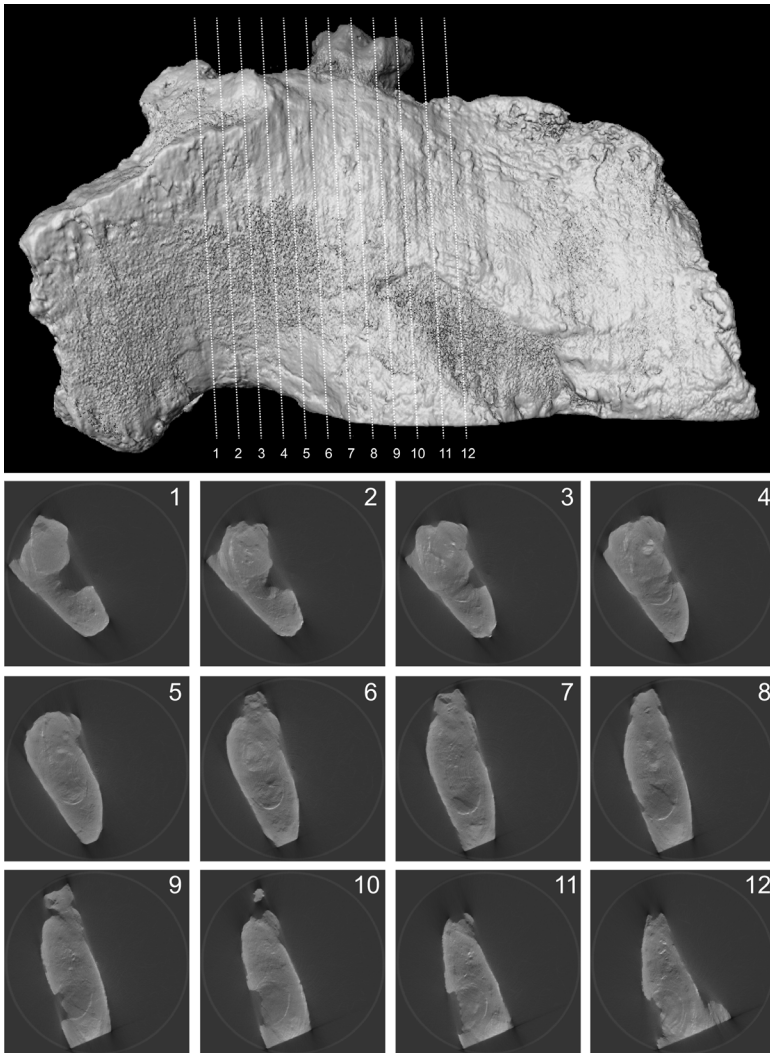


Figura 19.3. Microtomografía computarizada y secciones de la mandíbula de AMU-CURS-324.

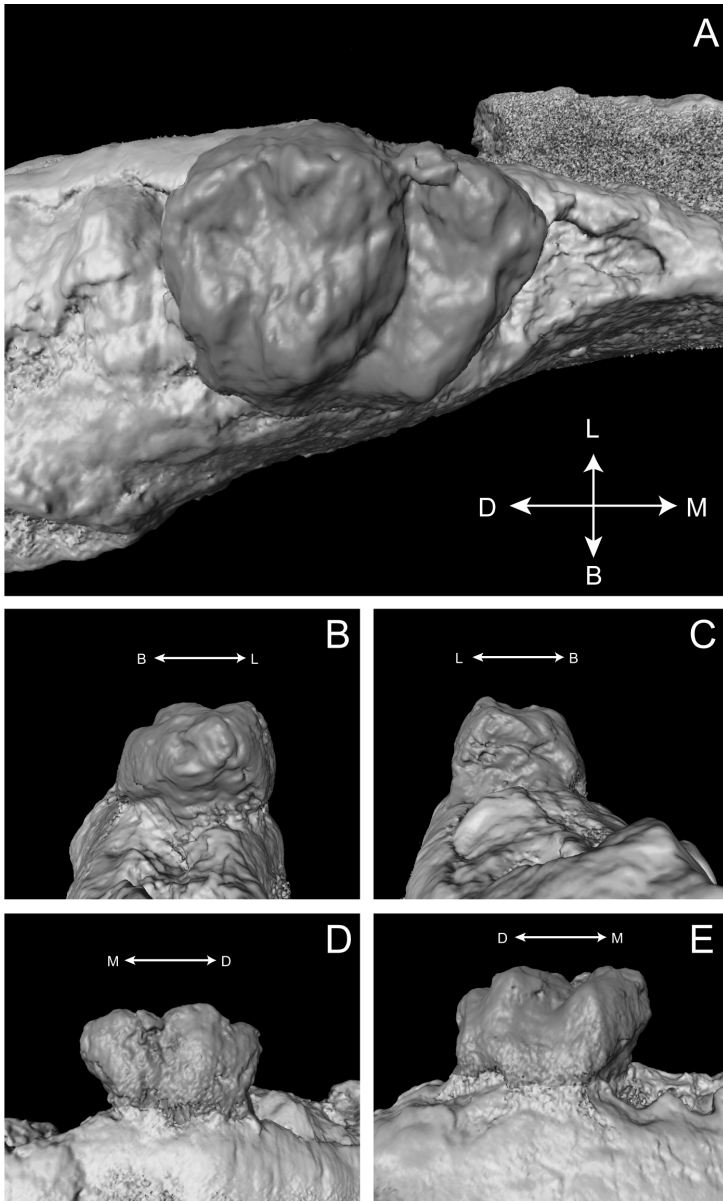


Figura 19.4. Microtomografía computarizada del molar (m2?) de AMU-CURS-324. A) vista dorsal, B) vista mesial, C) vista distal, D) vista lingual, E) vista bucal.

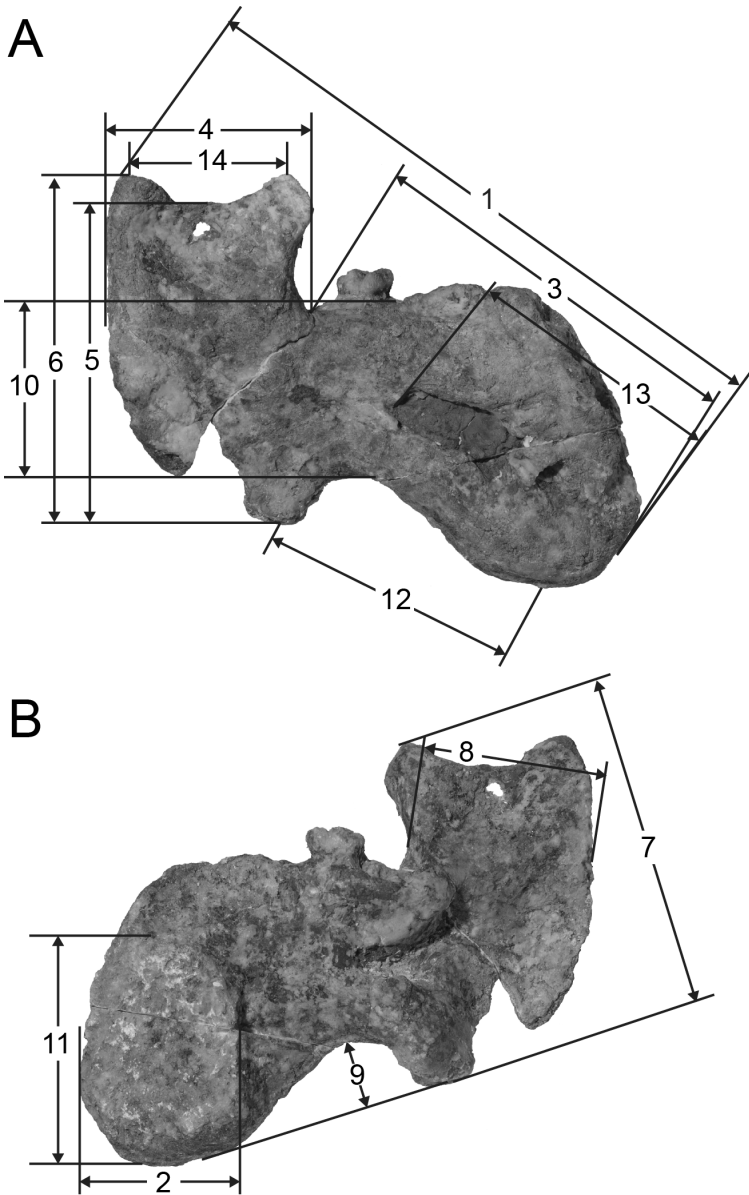


Figura 19.5. Mandíbula del dugón de Urumaco AMU-CURS-324 en vista medial (A) y lateral (B), con los números de las medidas de la Tabla 19.2.

Los Mastodontes y sus Parientes: El Registro Fósil de los Proboscidos

Jorge D. Carrillo-Briceño

Los únicos representantes vivientes del orden Proboscidea son tres especies de elefantes; sin embargo, el grupo fue mucho más diverso en el pasado. De las tres especies vivientes, dos habitan en el continente africano (*Loxodonta africana* y *L. cyclotis*) y una en el continente asiático (*Elephas maximus*). El registro fósil es mucho más extenso: se reconocen aproximadamente 175 especies de proboscídeos, entre las que se encuentran los gonfoterios, que habitaron gran parte de América del Sur durante un período principalmente comprendido entre 2,5 Millones de años (Ma) y 8 mil años (Ka) antes del presente. Sus restos fósiles cuentan en algunas localidades entre los más comunes y las evidencias encontradas en los yacimientos paleontológicos y arqueológicos sugieren la importancia que estos animales pudieron tener como sustento para los primeros pobladores de América.

Durante la mayor parte de la era Cenozoica, abarcando los últimos 65 millones de años, los proboscidos fueron uno de los grupos más exitosos en función de su diversidad y de la variedad de hábitats que pudieron colonizar. Los miembros vivientes del grupo y sus más cercanos parientes extintos se caracterizan por poseer las fosas nasales por arriba de las orbitas oculares, siendo su característica más representativa, la presencia de una proboscis o trompa carnosa muy desarrollada y segundos incisivos, los comúnmente denominados “colmillos” o “defensas”, bien desarrollados. Los restos más antiguos que se conocen de los proboscidos provienen del Eoceno inferior del norte de África, de la cuenca de

Oulad Abdoun en Marruecos, con una edad de aproximadamente 55 millones de años, y los mismos corresponden a un cráneo muy primitivo y pequeño, de la especie *Phosphatherium escuilliei*, al cual se le ha calculado un peso entre 10 y 15 Kg. Desde entonces y durante el resto de la era Cenozoica, el linaje de los proboscídeos se ramificó en diferentes grupos y sus especies se adaptaron a innumerables hábitats tanto anfibios como terrestres, con una distribución geográfica muy amplia.

Los Proboscídeos fósiles del Continente Americano

Para principios del Neógeno (23 Ma) la distribución de los proboscídeos abarcaba Europa y Asia, ampliándose hasta Norteamérica a mediados del Mioceno, hace unos 15 millones de años antes del presente, probablemente cuando un puente natural que unía Alaska con Asia fue utilizado como ruta de migración por estos grandes herbívoros. La diversidad de hábitats potencialmente aprovechables en América del Norte promovieron la radiación especialmente de los gonfoterios y sus parientes, lo cual se puede evidenciar gracias a restos fósiles que llegan aproximadamente hasta unos 10 mil años antes del presente.

En el registro de los fósiles de Norte y Centroamérica, se reconocen tres familias: Gomphotheriidae, Mammutidae y Elephantidae. De los Gomphotheriidae se conocen ocho géneros desde el Mioceno medio hasta el Pleistoceno tardío: *Gomphotherium*, *Rhynchotherium*, *Amebelodon*, *Serbelodon*, *Platybelodon*, *Torynobelodon*, *Stegomastodon* y *Cuvieronius*. La familia Mammutidae está representada desde el Plioceno tardío al Holoceno temprano por *Mammut americanum*, conocido comúnmente como el mastodonte americano. Esta especie representa además el primer proboscídeo fósil en ser registrado en el continente americano, hacia 1778, por el naturalista francés Georges Louis De Buffon. Su distribución hacia el sur abarca hasta Costa Rica. La familia Elephantidae estuvo

representada entre el Pleistoceno y principios del Holoceno por *Mammuthus primigenius*, *M. imperator*, *M. hayi* y *M. columbi*, teniendo una amplia distribución que abarca desde Alaska en la parte más septentrional de América del Norte, hasta América Central.

El arribo de los gonfoterios a América del Sur

Con la aparición del Istmo de Panamá durante el Plioceno, hace aproximadamente unos 3 millones de años, se produce el *Gran Intercambio Biótico Americano*, en el cual biotas provenientes de América del Norte ingresan al continente Suramericano y viceversa, ocasionando la ocupación de nuevos hábitats en ambos lugares por especies inmigrantes, y la sucesiva competencia con las especies endémicas por los recursos. Entre los grupos que ingresaron en América del Sur están los perisodáctilos, artiodáctilos, carnívoros y proboscidos gonfoterios. Sobre este último no existe certeza del momento exacto en el se produjo su entrada. Algunas propuestas sugieren que el arribo de los mastodontes ocurrió entre finales del Plioceno y comienzos del Pleistoceno; siendo la cronología más antigua la del sitio de Tarija, en Bolivia, cuyos fechados absolutos han arrojado edades superiores a un millón de años. No obstante, el hallazgo de un proboscido en la amazonía peruana (*Amahuacatherium peruvium*) proveniente de rocas de probable edad Mioceno tardío plantea la posibilidad de un ingreso de faunas norteñas antes del Plioceno.

Los proboscidos fósiles encontrados en América del Sur han sido mencionados en innumerables estudios e investigaciones durante finales del siglo XIX y todo el siglo XX, conociéndose en sedimentos que van desde mediados del Pleistoceno hasta el Holoceno temprano. Todos los restos de proboscídeos sudamericanos han sido asignados a la familia Gomphotheriidae, y a pesar de la gran variedad de sinonimias existentes, en la actualidad se reconocen dos géneros: *Cuvieronius*, representado por una sola

especie, *Cuvieronius hyodon*, y *Stegomastodon* representado por las especies *Stegomastodon platensis* y *S. waringi*. Aunque es bien sabido que fue sólo la familia Gomphotheriidae la que se disperso por toda América del sur, algunas evidencias como la de un molar aislado, encontrado en Cayena, en La Guyana Francesa, a mediados del siglo XIX, referido a *Mammuthus columbicayennensis*, y más recientemente, restos de un molar sin identificar proveniente de la amazonia brasilera, con características zigodontas (molares con laminas en paralelo) similares al molar de La Guyana Francesa, ratifican que la familia Elephantidae, llegó por lo menos, hasta el norte de América del Sur, y que América Central no constituyó el límite más austral de los elefántidos norteamericanos, como clásicamente se sostenía.

Los gonfoterios en el registro fósil de Venezuela

El primer registro de mamíferos fósiles en Venezuela data de finales del siglo XVIII y corresponde a la mención de los restos de un gran animal hallado en las cercanías de Cumanacoa, Estado Sucre. El material fósil fue referido por el naturalista alemán Alexander Humboldt a un mastodonte, pese a que nunca vio los huesos personalmente. Posteriormente, desde el siglo XIX hasta principios del XXI, el registro de los proboscidios comprende gran parte del territorio nacional, contándose sitios que van desde las zonas costeras hasta altitudes que superan los 2000 m.s.n.m. En la actualidad, se totalizan alrededor de treinta localidades con registros fósiles para la zona de los Andes, La Serranía de la Costa, la Cordillera Oriental, el Sistema Coriano, la Región de los Llanos y la región al Sur del Orinoco, lo cual da una idea de la paleodistribución que tuvo este grupo en lo que hoy es Venezuela.

Sistemática y morfología de los gonfoterios fósiles de Venezuela

Los proboscidios gonfoterios, comúnmente llamados mastodontes, constituyen uno de los grupos fósiles más comunes de megamamíferos procedentes de los yacimientos del Pleistoceno de Venezuela. Estos gonfoterios al igual que los del resto de América del Sur, están representados por los géneros *Cuvieronius* y *Stegomastodon*. Ambos se caracterizan por poseer cuerpos robustos, un cráneo algo deprimido con relación a los elefantes actuales, incisivos superiores hipertrofiados en forma de colmillos o defensas largas, más o menos curvadas, las cuales también presentan una torsión en espiral en el caso de *Cuvieronius*, y una banda de esmal-



Figura 20.1. Reconstrucción artística de Stegomastodon waringi en una zona de sabana. Dibujo Jorge González.

te; la mandíbula siempre es corta y carece de colmillos inferiores, aunque en algunos ejemplares de *Cuvieronius* se han podido determinar vestigios de pequeñas defensas inferiores. Los molares son bunolofodontes, con crestas uniendo cúspides; el número de molares puede variar desde uno a tres, en función de la edad y desarrollo del individuo. Estos molares presentan un alargamiento de la superficie oclusal desde un patrón entre bilofodonte y trilofodonte, con hileras transversales de dos o tres crestas respectivamente en los pares M1/m1 y M2/m2, hasta molares entre tetra y pentalofodonte en los pares M3/m3. Las series de colinas transversales presentan cúspides o conos redondeados y cónulos accesorios más pequeños que cubren los espacios intermedios del molar, y que al ser desgastados por el proceso de masticación durante la alimentación, generan dibujos de desgaste en el área oclusal que tienden a formar figuras treboladas, las cuales van desde sencillas a complejas.



Figura 20.2. Reconstrucción artística de Cuvieronius hyodon en una zona de valles y montañas. Dibujo Jorge González.

Material fósil de gonfoterios reconocidos para Venezuela

El registro fósil de los gonfoterios de Venezuela está basado principalmente en molares y restos postcraniales aislados, de los cuales algunos han sido identificados hasta categoría de especie únicamente en función de la morfología de los molares y defensas.

Cuvieronius hyodon (Osborn 1923)

Sinonimias: *Mastodon andium*, *M. bolivianus*, *M. chilensis* y *M. tariensis*.

Diagnosis: este género está caracterizado por poseer un cráneo alargado y deprimido, con una mandíbula corta, en cuya sínfisis tiene una curvatura hacia abajo. Las defensas inferiores están ausentes, y las superiores son largas y recurvadas en espiral, con una banda de esmalte que sigue toda la torsión de la misma y que está presente tanto en juveniles como en los adultos. Los alvéolos de las mismas se presentan en una posición más divergente que en otros géneros. Los molares son de tipo bunolofodonte, con una serie doble de cúspides y conos accesorios más pequeños, cuyo desgaste generan principalmente dibujos con forma de “tréboles simples”, a un lado de la línea media del diente, aunque en este género, el desgaste es muy variable y pueden conseguirse formas más desarrolladas y complejas.

Aspectos paleobiogeográficos: en América del Sur se ha registrado en las zonas de alta montaña y altiplánicas de la Cordillera de los Andes, desde Venezuela hasta Chile. En Colombia se han encontrado restos a más de 3.500 m.s.n.m., por lo cual se cree que esta especie estaba adaptada a condiciones climáticas frías o templadas. Sin embargo, nuevas evidencias en Norteamérica (México) sugieren que esta especie no solo se restringía a las zonas montañosas. En Venezuela, restos asignados a *Cuvieronius hyodon*

han sido referenciados para la zona de Los Andes en los estados Lara, Mérida y Trujillo.

Stegomastodon waringi (Ameghino 1888)

Sinonimias más comunes: *Mastodon humboldti*, *M. brasiliensis*, *M. waringi*, *Haplomastodon waringi*, *H. chimborazi*, *Stegomastodon brasiliensis*.

Diagnosis: morfológicamente esta especie es un poco más robusta y grande que *Cuvieronius hyodon*, diferenciándose principalmente por tener un cráneo menos deprimido y más redondeado (es decir, más “elefantoide”), carece de defensas inferiores y las defensas superiores pueden ser ligeramente rectas o curvadas hacia arriba, sin torsión y esmalte ausente o presente (en forma

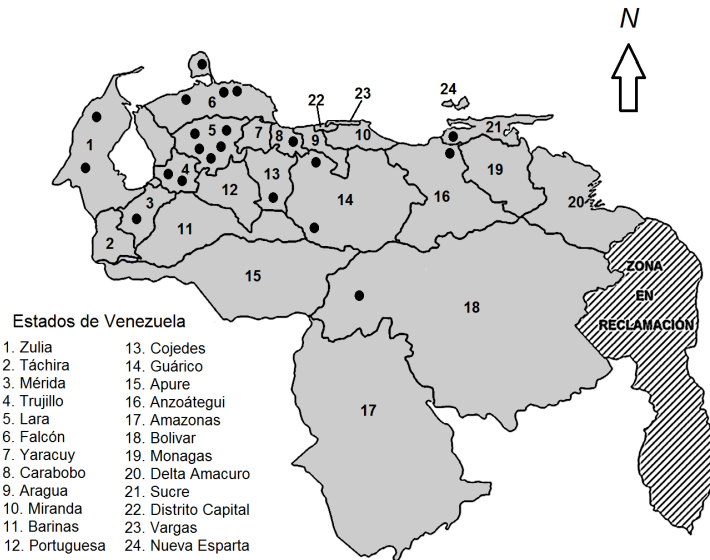


Figura 20.3. Mapa de Venezuela con las localidades donde se han reportado proboscídeos fósiles.

de banda o en su totalidad), a excepción de algunos ejemplares juveniles. Presenta molares bunolofodontes, con la última colina en forma de un talón bien desarrollado. El área oclusal tiene una doble serie de cúspides principales con conos accesorios más pequeños a ambos lados de la línea media del diente, lo cual generan un desgaste con tendencia a figuras treboladas dobles, aunque existen ejemplares asignados a este género con figuras treboladas simples. Los caracteres morfológicos de los fósiles de *Stegomastodon waringi* recolectados en toda América del Sur, demuestran que esta especie posee una gran variabilidad en cuanto a la robustez y curvatura de las defensas superiores, al igual que una marcada complejidad de las cúspides principales y accesorias de los molares, siempre con patrones de desgaste más complejos que los del género *Cuvieronius*.

Aspectos paleobiogeográficos: La especie *Stegomastodon waringi* es reconocida para el Pleistoceno de Brasil, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela. Sus restos fósiles están asociados a llanuras y zonas costeras, lo que sugiere una preferencia por ambientes cálidos y húmedos. Se cree que el género *Stegomastodon* utilizó una ruta oriental de las tierras bajas, que le permitió desplazarse desde el norte de América del Sur hasta la zona pampeana de Argentina y viceversa, utilizando todo el borde costero continental y la Amazonía brasilera. En Venezuela, restos de *Stegomastodon waringi*, han sido reportados en el Estado de Lara, los Andes merideños y el Estado de Falcón. Los registros del Estado de Falcón, en la localidad de Taima-Taima, son de gran importancia arqueológica y paleontológica, debido a que los restos fósiles de los gonfoterios se han encontrado asociados a puntas de flecha y otros elementos líticos que sugieren evidencias de antiguas cacerías realizadas por los primeros pobladores del territorio venezolano.

La Caracterización Taxonómica de los Gonfotéridos

Para una caracterización taxonómica confiable de los proboscidios fósiles de América del Sur, se deben utilizar elementos diagnósticos como el cráneo y las defensas, ya que en los molares la variabilidad morfológica impide distinguir si las formas intermedias corresponden a uno u otro género cuando se trata de restos aislados. Los restos fósiles recuperados de los yacimientos venezolanos corresponden principalmente con elementos aislados y desarticulados, entre ellos molares, fragmentos de defensas y elementos postcraniales, cuya procedencia es incierta en la mayoría de los casos por tratarse de hallazgos ocasionales; y no de excavaciones sistemáticas, en las cuales pueden ser recuperados ejemplares más completos y en mejor estado de conservación, permitiendo una determinación taxonómica más confiable. De igual forma, la falta de estudios detallados, referidos a yacimientos paleontológicos del Pleistoceno, con información consistente y actualizada en cuanto a la estratigrafía, dataciones radiométricas y contexto de fauna asociada, impiden una correcta ubicación de los registros fósiles en edades exactas y su comparación con ejemplares de otras regiones.

CAPÍTULO 21

Los Carnivora del Pleistoceno

Edwin O. Chávez-Aponte y Jorge D. Carrillo-Briceño

El orden Carnivora es un grupo de mamíferos placentarios con una dieta basada, en la mayoría de las especies, en la ingestión de carne de otros animales. La adaptación morfofuncional del esqueleto apendicular y el aparato digestivo, conjuntamente con un incremento de la cavidad craneana para alojar un cerebro más grande, fue crucial para que los Carnivora adquirieran un mayor grado de coordinación y destreza en la captura e ingestión del alimento. El término “Carnivora” hace alusión entonces a una entidad taxonómica de mamíferos pertenecientes a una misma línea evolutiva y que por ende no deben confundirse con otras especies que depredan ó carroñan a otros animales, como por ejemplo el diablo de Tasmania, que en cambio pertenecen al grupo de los marsupiales, aunque también se alimenta de carne. La característica más representativa de Carnivora es la presencia de dientes caninos bien desarrollados y de molares y premolares con bordes cortantes prominentes. Por lo general, los Carnivora poseen tres incisivos y un canino en cada maxilar, mostrando una especialización del cuarto premolar superior (Pm4) y el primer molar inferior (m1), conocidos como carnasiales ó dientes carniceros, los cuales son utilizados para cortar. Los carnasiales están más desarrollados en las especies más estrictamente depredadoras y reducidos en las más herbívoras y omnívoras (la ominivoría siendo una dieta generalizada, digamos que comen ‘de todo’, como es el caso en general de los osos).

En los Carnivora existe una gran diversidad de tamaños entre sus integrantes. Estos pueden ir desde una pequeña comadre-

ja, con menos de 1 metro de longitud y 70 gramos de peso, hasta un elefante marino con más de 6 metros de largo y 5.000 kilogramos de peso. En el caso de Venezuela, el representante de Carnívora más pequeño es la “comadreja común” (*Mustela frenata*) con un tamaño que no supera los 50 centímetros y un peso que oscila entre los 90 y 340 gramos; mientras que el representante con mayor tamaño es el “oso de anteojos ó frontino” (*Tremarctos ornatus*) del cual se han referenciado ejemplares de machos adultos con una longitud cercana a los 2 metros y con pesos de hasta 175 kilogramos. La mayoría de las especies de Carnívora poseen garras afiladas en todos los dígitos y un mínimo de cuatro dedos en cada extremidad, como es el caso del gato doméstico.

Los registros fósiles más antiguos del orden Carnívora se remontan al Paleoceno medio hace unos 58 millones de años. Entre ellos estaban los miácidos, pequeños animales arborícolas de largas colas, cuyo tamaño promedio era el de una comadreja común, como la que habita actualmente en el territorio venezolano (*Mustela frenata*). Durante el Eoceno temprano aproximadamente hace unos 55 millones de años, los miácidos se ramificaron en dos líneas principales que darían origen a todos los representantes del orden Carnívora conocidos en la actualidad. Una de esta rama es la de los Caniformes, conformada por los cánidos (perros, lobos), úrsidos (osos), pinnípedos (focas, lobos marinos), mustélidos (comadrejas, hurones, nutrias) y prociónidos (mapaches, coatíes, cuchicuchi). La otra rama evolutiva de Carnívora es la de los Feliformes, conformada por los félicos (tigres, leones), hiénidos (hienas), vivérridos (ginetas, civetas) y herpéstidos (mangostas, suricatos). Los Caniformes tuvieron su origen en América del Norte, y los Feliformes en el territorio conocido como el Viejo Mundo (África, Asia y Europa). Ambos grupos evolucionaron de forma independiente, hasta que hace unos 30 millones de años durante el Oligoceno temprano, surge una conexión terrestre entre América del

Norte y Asia, que permitió el ingreso de estas faunas en ambos territorios.

En la actualidad el orden Carnivora ha sido referenciado con un total de 11 familias y un poco más de 286 especies vivientes; de formas tanto terrestres como acuáticas, con una distribución geográfica muy amplia en los continentes y zonas marinas. En Venezuela los miembros actuales de Carnivora están representados por 6 familias, repartidos en 19 géneros y 21 especies, con una amplia distribución que abarca todo el territorio nacional. Estas familias son: Canidae (zorros y afines), Felidae (jaguar, puma, cunaguaro), Mephitidae (mapurites), Mustelidae (comadreja, hurones, nutrias), Procyonidae (coatíes, cuchicuchi) y Ursidae (oso frontino).

Un grupo inmigrante llega a América del Sur

La conexión terrestre que surgió entre Eurasia y América del Norte a finales del Paleógeno (Oligoceno temprano), permitió que los Feliformes y Caniformes que habían evolucionado por separado en distintas regiones, ingresaran a territorios nuevos con una gran variedad de hábitats potencialmente aprovechables dentro del Hemisferio Norte, favoreciendo la radiación del orden Carnivora desde ese momento. Las principales familias de Carnivora actuales se originaron probablemente en el Eoceno tardío, generándose una variada diversificación del grupo en América del Norte, la cual continuó hasta finales del Neógeno tardío hace unos 5 millones de años, donde los representantes de este orden ocuparon todos los hábitats terrestres disponibles, convirtiéndose en los máximos depredadores de la cadena alimentaria.

En la primera parte de la Era Cenozoica, aproximadamente unos 50 millones de años atrás (Eoceno), América del Sur se encontraba separada del resto de las masas continentales que en algún momento conformaron el gran supercontinente sureño de

Gondwana. Este aislamiento de América del Sur en forma de una gran isla favoreció a que la fauna evolucionara tomando características particulares que las diferenciaron de las faunas de otros lugares. Sin embargo, algunas evidencias que datan de finales del Oligoceno infieren incursiones correspondientes a faunas foráneas como aquella de los monos (Primates), que posiblemente llegaron desde la costa africana por medio de balsas naturales o 'islas flotantes'.

El aislamiento de América del Sur terminó con la aparición del Istmo de Panamá durante el Plioceno, aproximadamente hace

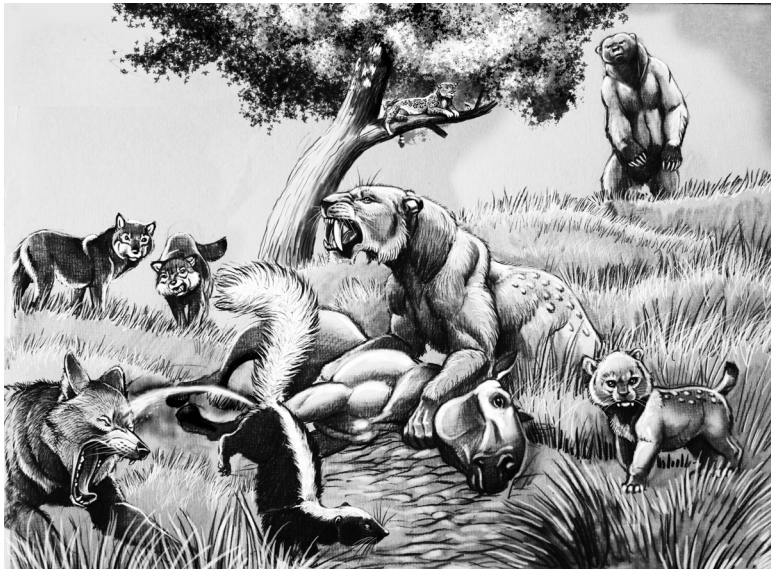


Figura 21.1. Reconstrucción artística de los representantes del orden Carnivora durante el Pleistoceno tardío del Estado Falcón. En primer plano una hembra de Smilodon popular y su cría, junto a su presa referible a un Equus (Amerhippus); en la parte inferior derecha un mapurite (Conepatus cf. semistriatus), se defiende ante el agresivo ataque del zorro gris (Urocyon cinereoargenteus); en la parte superior izquierda una pareja de lobos terribles (Canis dirus) esperan su oportunidad para arrebatar la presa; en la parte central, al fondo, posado sobre la rama del árbol, descansa un jaguar o tigre mariposa (Panthera onca); en el extremo superior derecho, atraído por el olor de una presa recién muerta, se acerca de forma imponente el gran oso de rostro corto (Arctotherium wingei). Dibujo Jorge González.

unos 3 millones de años antes del presente. Este proceso geológico que permitió la unión entre América del Norte y del Sur, mediante una conexión terrestre, posibilitó que la fauna proveniente de Norteamérica ingresara al continente Suramericano y viceversa, ocasionando la ocupación de nuevos hábitats en ambos lugares por las especies inmigrantes; produciéndose la extinción de muchas especies endémicas como consecuencia de la competencia por los recursos disponibles y la posible transmisión de enfermedades. Este proceso biogeográfico es conocido como el *Gran intercambio biótico americano*. Entre los grupos sureños que ingresaron en América del Norte están los perezosos, osos hormigueros y armadillos (*Xenarthra*), así como los marsupiales (*Didelphimorphia*), conocidos comúnmente como rabipelados y zarigüeyas. Los grupos que ingresaron en América del Sur incluyen a los *Perissodactyla* (caballos y tapires), *Artiodactyla* (cerdos, pecaríes, venados y camélidos), *Proboscidea* (gonfoterios) y *Carnivora*. Dentro de los *Carnivora*, las principales familias que ingresaron fueron: *Canidae* (lobo terrible, zorros y afines), *Felidae* (tigre dientes de sable, jaguar, puma, cunaguaro, onza, etc.), *Mustelidae* (mapurite, comadreja, hurón, nutria y perro de agua), *Procyonidae* (coatí, cuchicuchi, olingo, mapache) y *Ursidae* (oso de hocico corto y oso de anteojos o frontino).

Los Carnivora del Pleistoceno de Venezuela

La diversidad del orden *Carnivora* reconocida para el Pleistoceno de Venezuela, hasta el momento está representada sólo por ocho especies repartidas en cuatro familias. Estos registros fósiles en su mayoría corresponden a elementos craneales y postcraneales desarticulados, aislados y en algunos casos fragmentados, que provienen de excavaciones puntuales realizadas en el Estado Falcón y en menes o pozos de asfalto en los estados Monagas y Zulia, como también en otros yacimientos referibles a cuevas, en los cuales y

gracias a los efectos erosivos a los que han sido sometidos estos lugares, se han podido coleccionar ejemplares fósiles que han quedado expuestos con el pasar de los años. A continuación se presenta una breve descripción de los registros principales.

Zorrillos ó mapurites (Mephitidae)

Esta familia incluye representantes terrestres de mediano tamaño y hábitos nocturnos. Su cuerpo es delgado y alargado y su cuello grueso y corto. El cráneo es corto, algo deprimido y grueso. Los premolares superiores son muy pequeños, incluyendo el Pm4 el cual posee cúspides internas pequeñas y es más largo que el primer molar superior (M1). En contraste, el m1 es relativamente grande, ancho y muy tuberculoso, con las cúspides bien diferenciadas entre sí. Son animales plantígrados con las patas cortas terminadas en cinco dedos armados con garras medianas. Lo que más resalta de este grupo es su pelaje de color blanco y negro y la presencia de una glándula anal cuya secreción de fuerte olor fétido, es utilizada para marcar su territorio y como defensa ante depredadores.

En la actualidad en Venezuela habita una sola especie de mefítico, el *Conepatus semistriatus*, que se distribuye preferencialmente en zonas de sabana y bosques de la región de Los Llanos, la Cordillera oriental y Central, Los Andes, el Sistema Coriano y al lago de Maracaibo. El registro fósil de este género se conoce únicamente por un cráneo y una rama mandibular procedentes del Pleistoceno del Sitio de Muaco, en el Estado Falcón, y asignado a *Conepatus cf. semistriatus*

Jaguar, tigres dientes de sable y afines (Felidae)

Esta familia de diversos carnívoros terrestres comprende también a los gatos, pumas y leones. Su dentadura consta de seis incisivos, dos caninos, cuatro u ocho premolares y dos molares en el maxilar superior y de seis incisivos, dos caninos, dos ó seis premolares y dos ó cuatro molares inferiores en la mandíbula. El cráneo tiende a ser redondeado y compacto, con el hocico corto. El cuerpo es musculoso y compacto y el cuello es corto. Las extremidades son fuertes y alargadas; las manos son pentadáctilas (5 dedos) y los pies son tetradáctilos (4 dedos), ambos digitígrados y con garras retráctiles. Pueden mostrar o no una coloración manchada y la cola es peluda, pudiendo ser muy larga o muy corta.

El registro fósil de los félidos en Venezuela comprende los restos craneales y dientes de grandes depredadores como el jaguar ó tigre mariposa (*Panthera onca*), el único representante de la subfamilia Pantherinae que habita el continente americano, extendiéndose desde las selvas y sabanas arboladas de Florida en América del Norte, hasta el norte de Argentina. Al igual que otras especies de panterinos, tales como el león (*Panthera leo*), el tigre (*Panthera tigris*) y el leopardo (*Panthera pardus*), el jaguar es un depredador activo de hábitos crepusculares y diurnos, que se caracteriza por presentar una complexión corporal robusta. Su cráneo es relativamente corto, siendo ancho a nivel de los arcos cigomáticos y estrechándose en el rostro. A nivel de la mandíbula, los caninos inferiores son relativamente largos, fuertes y arqueados, el pm3 es visiblemente más pequeño que el pm4 y el m1 es relativamente corto en comparación con el resto de los panterinos. Sus extremidades son musculosas y sus manos y pies son grandes y muy fuertes. La coloración del cuerpo es parda amarillenta con manchas irregulares negras con forma redondeada o de roseta que se extienden por todo el cuerpo. Se alimentan de mamíferos grandes como tapires, venados, báquiros, chigüires, perezas, aves,

reptiles e incluso peces. En Venezuela, esta especie está asociada principalmente a hábitats boscosos primarios de altitud baja y medianamente alta, entre 10 y 1250 m.s.n.m del Sur del Orinoco, Los Llanos, Lago de Maracaibo, la Cordillera Central y Oriental y el Sistema Coriano. Su presencia en el Pleistoceno tardío está restringida a las localidades de Muaco y Taima-Taima en el Estado Falcón.

Además de los panterinos actuales, los félicos del Pleistoceno también comprendieron grupos extintos como los grandes tigres dientes de sable, los cuales pertenecen a la subfamilia *Machairodontinae*. Sus integrantes presentan un cráneo más comprimido y alargado que los tigres verdaderos, con arcos cigomáticos más estrechos y un hocico más proyectado, caninos superiores hipertrofiados y comprimidos lateralmente, mandíbulas con procesos coronoideos reducidos, procesos mentonianos sobresalientes y procesos mastoideos muy desarrollados. Dentro de los macairodontinos, han sido reconocidos dos morfotipos: el grupo que poseen caninos “con forma de daga” (es decir, caninos muy largos y comprimidos lateralmente y con pequeños dentículos de esmalte en sus márgenes), tales como *Smilodon* y *Megantereon*, con miembros locomotores cortos y robustos, y aquellos con caninos “tipo cimitarra” (es decir, caninos más cortos y con dentículos marginales de esmalte más grandes y evidentes) tales como *Homotherium* y *Machairodus*, de miembros más largos y gráciles.

El primer registro de los macairodontinos en Venezuela es conocido a partir de un elemento de la pata (metacarpo) y varias piezas dentales encontradas en la Cueva del Zumbador del Estado Falcón y el pozo de asfalto de Inciarte del Estado Zulia, asignados por su forma y tamaño a la especie *Smilodon populator* del Pleistoceno medio y tardío de América del Sur (entre 1 y 0,1 millones de años). El género *Smilodon* ha sido asociado a ambientes de sabana arbolada con parches de arbustos y matorrales que habrían servido de escondite al momento de esperar la aproximación de

una presa potencial. Es probable que *Smilodon* asechara grandes mamíferos herbívoros como bisontes, caballos, mastodontes jóvenes y milodontes, que después persiguiera brevemente para desestabilizarlos, someterlos con sus cuartos delanteros y por último asestarles una mordida con sus caninos alargados (hipertrofiados). Esta dentición seguramente les permitió infligir heridas profundas y letales que sangrarían profusamente, utilizando los dientes carniceros para seccionar grandes trozos de carne y hueso.

Recientemente, la presencia de los dientes de sable en Venezuela se ha extendido hasta el Oriente de nuestro territorio. El nuevo material, procedente de los pozos de asfalto del Breal de Orocuál (ciudad de Maturín) en el Estado Monagas, data del Pleistoceno medio (entre 1 y 0,5 millones de años) e incluye el canino superior y un Pm4 de *Smilodon gracilis*, una especie más pequeña que *Smilodon populator*, y el cráneo y la hemimandíbula derecha de una nueva especie de macairodóntido, *Homotherium venezuelensis*. Este último hallazgo constituye el primer registro de los félidos con dientes de cimitarra para América del Sur, indicando que este género ya habría ingresado al continente a principios del período Cuaternario, hace más de 1 millón de años antes del presente.

Lobos, zorros y formas afines (Canidae)

Los integrantes de este grupo se caracterizan por el notable desarrollo de la bóveda craneana y el alargamiento del hocico. La cabeza es relativamente alta y ancha, con el rostro elongado y aguzado. Los dientes son numerosos, contando en cada lado del maxilar y la mandíbula con tres incisivos, un canino bien desarrollado, cuatro premolares y dos o tres molares trituradores altos y amolados. Este rasgo en la dentición de los cánidos ha contribuido en gran medida a la versatilidad en la alimentación, siendo capaces de consumir carne y huesos, así como insectos e incluso frutos. El cuello es más o menos alargado y las extremidades suelen ser

largas ó cortas y terminan en manos y pies digitígrados de cuatro dedos con garras cortas que se apoyan en el suelo.

En general, los cánidos se caracterizan por su gran inteligencia y su capacidad de socializar y formar manadas para cazar de forma coordinada, lo cual incrementa las probabilidades de capturar presas y defenderse de otros depredadores, así como cuidar a sus crías y colonizar nuevos hábitats. Sin embargo, la mayoría de las especies suramericanas son solitarias. En la actualidad en Venezuela existen al menos tres especies identificables. El zorro común (*Cerdocyon thous*) y el zorro gris (*Urocyon cinereoargenteus*), los cuales están presentes en los hábitats de sabanas y matorrales en las distintas regiones del país, distinguiéndose por ser de tamaño mediano, de complexión esbelta y grácil y cazadores principalmente nocturnos consumidores de pequeños animales. El zorro perro ó perro de monte (*Spheotos venaticus*), es un cánido de hábitos diurnos y nocturnos de los bosques húmedos del Norte de la Cordillera de los Andes, la Cordillera Central y el norte de los Llanos, que se caracteriza por ser de cuello, patas y cola proporcionalmente cortas respecto al largo del cuerpo. Es la única especie gregaria en el país, alimentándose principalmente de aves corredoras y roedores pequeños y medianos.

En la actualidad, el género *Canis* se encuentran representado por los coyotes (*Canis latrans*), chacales (*Canis aureus* y *Canis adustus*), lobos y perros domésticos (*Canis lupus*). No obstante, en el Pleistoceno figuran otras formas fósiles, siendo una de ellas conocido como el “lobo terrible” (*Canis dirus*). En apariencia, el lobo terrible sería muy similar a las formas de lobos vivientes, aunque de complexión más corpulenta y robusta. Su cabeza era más larga y ancha que la del lobo actual, aunque la bóveda cerebral era mucho más reducida y una cresta sagital más desarrollada, lo que denota un amplio espacio para la inserción de poderosos músculos temporales. Sus dientes son gruesos y fuertes y de acuerdo a los patrones de desgaste se ha sugerido que estos animales habrían

podido triturar huesos además de consumir la carne de las presas, tal y como lo hacen las hienas actuales y otros carnívoros oportunistas. El registro del lobo terrible (*Canis dirus*), abarca desde Castleguard Icefield en Alberta, Canadá, hasta el Departamento de Tarija, en Bolivia, América del Sur.

En Venezuela, la presencia de *Canis dirus* se basa en un cráneo encontrado en el Sitio de Muaco (Estado Falcón) y de restos dentales procedentes de los pozos de asfalto en Inciarte (Sierra de Perijá, Estado Zulia) del Pleistoceno tardío. En esta última localidad, también se han identificado restos referibles al zorro gris (*Urocyon cinereoargenteus*) y a *Protocyon troglodites*, un cánido de talla intermedia entre un zorro y un lobo. Recientemente, la presencia del género *Protocyon* también ha sido determinada en el Pleistoceno temprano del Breal de Orocuál, en el Estado Monagas.

Osos (Ursidae)

Los osos se caracterizan por ser animales terrestres muy corpulentos y de gran tamaño, con formas que pueden alcanzar una masa corporal de 800 kilogramos. La cabeza es grande y elevada, con el rostro ancho y relativamente alargado. Las extremidades son musculosas y potentes, las manos y pies terminan en garras cortas y son plantígradas, apoyándose completamente en el suelo; la cola es corta. El pelaje es muy denso y puede ser corto o largo. La dieta de los osos es omnívora ya que son capaces de subsistir a base de tejidos animales y vegetales, incluyendo pequeños mamíferos, insectos, peces, aves, plantas, frutos y tubérculos. Los dientes son numerosos, con incisivos poco desarrollados, los caninos largos, los premolares reducidos o inexistentes y los molares anchos y planos con cúspides redondeadas, en lugar de presentar la típica forma de cuchilla como en la mayoría de los carnívoros. Las especies existentes de osos en Europa, Asia y América del Norte, están incluidos dentro de la subfamilia Ursinae y pertenecen al

género *Ursus*. El oso pardo (*Ursus arctos*), el oso negro (*Ursus americanus*), el oso polar (*Ursus maritimus*) y el extinto oso cavernario (*Ursus spelaeus*) son algunos ejemplos de este linaje. Los únicos úrsidos que ingresaron a América del Sur pertenecen a la subfamilia Tremarctinae y son conocidos comúnmente como “osos de rostro corto”. En la actualidad están representados por el oso de anteojos u oso frontino (*Tremarctos ornatus*), el cual se distingue por ser relativamente pequeño, de hasta 175 kilogramos. Su complexión es gruesa y robusta, el pelaje es denso y negro en todo el cuerpo, a excepción de la cara que puede presentar líneas o manchas de grosor variable alrededor de los ojos y las mejillas. Su cabeza es muy ancha y su hocico es relativamente corto. Sus hábitos alimentarios son omnívoros con una marcada tendencia a la herbivoría, alimentándose de frutos, bayas, brotes de cañas, bromelias, nueces y pequeños animales, aunque ocasionalmente atacan al ganado vacuno y caprino.

El registro de los tremarctinos en el Pleistoceno americano comprende formas hipercarnívoras, como *Arctodus simus* en América del Norte, y las especies suramericanas del género *Arctotherium*, representadas por *Arctotherium angustidens*, *Arctotherium bonariense*, *Arctotherium vetustum*, *Arctotherium tarijense* y *Arctotherium wingei*. Algunos ejemplares de *Arctotherium* se caracterizan por su enorme tamaño: la masa estimada de algunos individuos de *A. angustidens* superaba los 1200 kilogramos, sobrepasando los valores más extremos de *U. maritimus* conocidos hasta ahora.

El registro fósil de los Tremarctinae en Venezuela comprende restos del maxilar y molares encontrados en Muaco, Taima Taima (Estado Falcón) y la Cueva del Guácharo del Estado Monagas. El material ha sido referido a la especie *Arctotherium wingei*, del Pleistoceno Tardío del Norte de América del Sur. Recientemente se han encontrado en el Breal de Orocuál, Estado Monagas, restos fósiles una especie de tamaño similar a *Tremarctos ornatus*.

CAPÍTULO 22

El Origen de la Gran Sabana: Pistas del Pasado

Valentí Rull y Encarni Montoya

La Gran Sabana de Venezuela, junto con las sabanas de Roraima, en Brasil, y las de Rupununi, en Guyana, forman una enorme isla de sabanas (~30.000 km²) rodeada por las inmensas selvas de Guayana y la Amazonia. La vegetación de estas sabanas es bastante parecida a de Los Llanos del Orinoco (en la margen izquierda del río, en Venezuela y Colombia), cuya altitud sobre el nivel del mar es menor y su clima mucho más seco y estacional, sobre todo por la mayor aridez y duración de la estación seca. Por esta razón, la Gran Sabana se ha considerado tradicionalmente una especie de anomalía paisajística, ya que su clima y su situación biogeográfica parecerían, en principio, más adecuados para la existencia de selvas como las que la rodean. Se han propuesto una serie de hipótesis para explicar esta situación, partiendo de la base hipotética de que en algún momento la región que ahora llamamos Gran Sabana, habría estado cubierta por selvas, al igual que las tierras circundantes. La supuesta desaparición de estas selvas se habría debido a causas climáticas, edáficas (relacionadas con los suelos) o antrópicas (relacionadas con las actividades humanas), según el caso. Durante varias décadas, todas estas hipótesis se sustentaron en evidencias indirectas basadas en observaciones y estudios de la vegetación, los suelos, el clima y las prácticas humanas actuales, extrapolándolas al pasado. Esto es lógico debido a que no se disponía de ningún otro tipo de datos, pero actualmente poseemos evidencias directas sobre lo que ha ocurrido en la Gran Sabana desde hace varios milenios, lo que confiere mayor confiabilidad a

los argumentos a favor o en contra de las distintas opciones planteadas. En este capítulo revisamos esas evidencias del pasado, en las que venimos trabajando desde hace más de 20 años, y su contribución al esclarecimiento del enigma. En primer lugar, repasaremos las hipótesis existentes con algo más de detalle, seguidamente describiremos cuáles son esas evidencias del pasado que hemos mencionado y cómo se obtienen para, finalmente, evaluar cuáles de las hipótesis existentes se ven favorecidas y cuáles no, por esas evidencias.

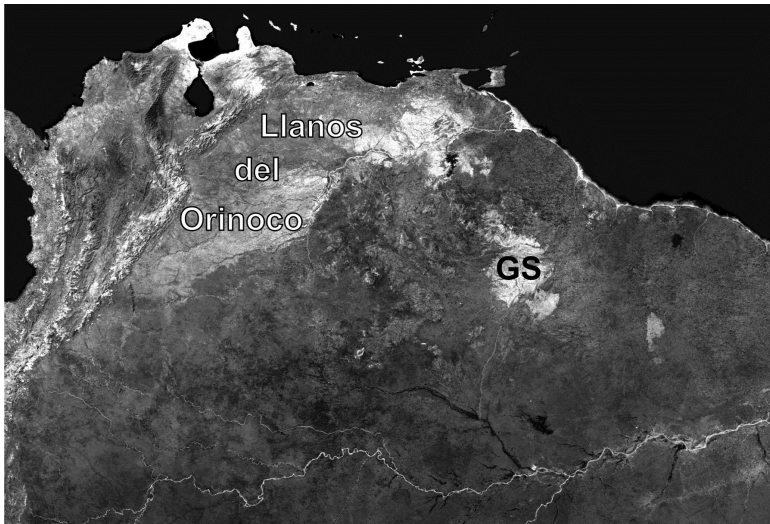


Figura 22.1. Mapa del norte de Sudamérica que muestra, a grandes rasgos, los tipos de vegetación dominante. Los grises claros representan la vegetación abierta (principalmente sabanas) y los más oscuros, los bosques y selvas. GS = Sabanas de la Gran Sabana-Roraima-Rupununi.

Hipótesis sobre el origen de la Gran Sabana

Climáticas

Según las hipótesis climáticas, hace unos 20.000 años, el trópico sudamericano habría estado cubierto en gran parte por sabanas, desiertos y bosques secos, mientras que las selvas húmedas habrían quedado restringidas a enclaves aislados (refugios) de condiciones microclimáticas más cálidas y húmedas. Esto habría sido consecuencia de la última glaciación, que en las zonas templadas significó un notable descenso de las temperaturas que hizo avanzar las masas de hielo del casquete polar del norte hasta la actual frontera entre Estados Unidos y Canadá, mientras que en el trópico se habría manifestado en forma de una extendida y pronunciada aridez. Esta situación es parte del ciclo natural de épocas frías (glaciaciones) y cálidas (interglaciares) que se han ido alternando cada 100.000 años, más o menos, durante los últimos 2,5 millones de años (lo que conocemos como el período Cuaternario). Estos ciclos son debidos a variaciones periódicas en la rotación de la Tierra y su órbita alrededor del Sol. En este contexto, la Gran Sabana se ha interpretado como un hipotético relictos de esa supuesta vegetación seca extendida a casi todo el Neotrópico durante la última glaciación.

Edáficas

Las hipótesis edáficas plantean que en la Gran Sabana no puede haber otro tipo de vegetación que las sabanas, debido a que las características de suelo son inapropiadas para el desarrollo de selvas húmedas, a pesar de que el clima parezca sugerir lo contrario. El clima de la Gran Sabana no es muy diferente del que existe en las selvas húmedas que la rodean, por lo que, en principio, no sería obstáculo para el desarrollo de vegetación boscosa. Sin em-

bargo, los suelos adolecen de la suficiente capacidad de retención de agua (por su elevada porosidad) y de una pobreza casi extrema de nutrientes, sin olvidar su elevada concentración de Hierro y Aluminio, que parecen ser tóxicos para muchas plantas. Las gramíneas y otras plantas propias de las sabanas de Los Llanos están adaptadas a estas condiciones y por eso serían las más aptas para vivir en condiciones similares en la Gran Sabana.

Antrópicas

Según los defensores de esta hipótesis, la Gran Sabana es el resultado de la destrucción de las supuestas selvas primigenias debido a los incendios provocados por los pobladores mayoritarios de la región, de la etnia indígena Pemón. El fuego forma parte integral de la cultura Pemón y es usado desde tiempos ancestrales para multitud de propósitos, como por ejemplo para cazar, comunicarse, limpiar la sabana, favorecer el crecimiento de brotes de hierba tiernos, cocinar, calentarse, secar la madera, por motivos mágico-religiosos, estéticos, etc. En la actualidad, se pueden observar multitud de esos fuegos diariamente, se habla de hasta 5.000 fuegos al año, de pequeña extensión y afectando principalmente sabanas y alguna que otra área boscosa. Los que avalan esta hipótesis argumentan que esto impide la hipotética regeneración de las supuestas selvas que existían originalmente y que también habrían sido víctimas del fuego.

Las evidencias del pasado

El análisis de polen

El método más utilizado para reconstruir la historia de la vegetación proviene del campo de la Palinología, que es el estudio del polen y las esporas de las plantas vasculares, también llamadas

plantas superiores, que comprenden los helechos y las plantas con flores. El polen y las esporas de estas plantas poseen una cubierta formada por una sustancia llamada esporopolenina, que es muy resistente a la degradación, lo que hace que se conserven bien en ambientes con bajas concentraciones de oxígeno, como por ejemplo los sedimentos de los lagos y las turberas. Si a esto añadimos que tanto el polen como las esporas poseen características morfológicas que permiten identificar las especies, géneros o familias de las que proceden, la Palinología nos proporciona una herramienta fundamental para la reconstrucción de las comunidades vegetales del pasado. A este método se le denomina genéricamente análisis de polen y se utiliza desde principios del siglo XX, cuando el geólogo y naturalista sueco Lennart von Post sentó las bases científicas para su uso en sedimentos cuaternarios.

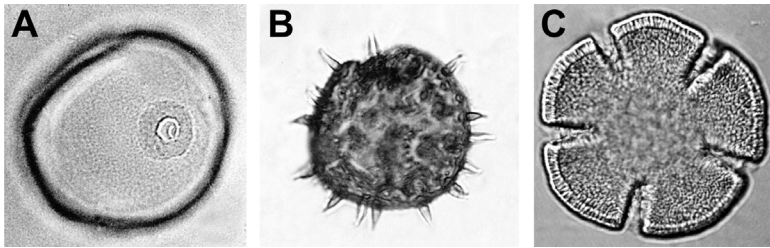


Figura 22.2. Ejemplos de polen comúnmente encontrado en los sedimentos de la Gran Sabana: A) Polen de gramínea, B) Polen de la palma moriche (Mauritia flexuosa), C) Polen de Catostemma, un género de árboles de la familia de las bombacáceas, frecuente en las selvas nubladas. El diámetro de estos granos de polen es de alrededor de 0.04 mm.

El primer paso consiste en obtener testigos sedimentarios, o cilindros verticales de sedimento extraídos con sondas especiales a tal efecto. En estos testigos, cada capa horizontal contiene el registro de lo ocurrido en el lago o turbera y la cuenca circundante, durante un período de tiempo determinado. Para conocer el tiem-

po representado por cada capa o estrato se utiliza la datación por Carbono-14 (^{14}C), mientras que para deducir el tipo de vegetación que existía en cada época se identifica el polen y las esporas al microscopio, cuantificando las proporciones de los distintos tipos presentes, previo tratamiento químico de los sedimentos para concentrar este tipo de partículas. El resultado final es lo que llamamos un diagrama polínico, que es un registro dinámico de los cambios de vegetación en un determinado intervalo de tiempo. Además de polen y esporas, en las preparaciones palinológicas se encuentran otras partículas orgánicas como restos de algas del plancton que una vez vivió en el lago, esporas de hongos, fragmentos de insectos, etc., que también ayudan a reconstruir los ecosistemas pasados. El fuego también deja un rastro, que consiste en partículas de ceniza (también llamadas microcarbones), cuyo tamaño y cantidad nos permite deducir el carácter regional o local de los incendios y su intensidad.

Estudios palinológicos en la Gran Sabana

Los primeros análisis palinológicos de la Gran Sabana se han desarrollado ininterrumpidamente desde 1985, cuando se iniciaron en el Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), y continuaron en Petróleos de Venezuela S.A (1990-2002) y posteriormente en la Universidad Autónoma de Barcelona, en España (2003-2008). Desde hace unos años, las investigaciones se están desarrollando paralelamente en el Instituto Botánico de Barcelona (España) y la Universidad Simón Bolívar (Venezuela), con el apoyo de la Universidad de Leicester (Inglaterra). Por ahora, todavía no hemos encontrado sedimentos de 20.000 años de edad, por lo que no poseemos evidencias directas de cómo era el clima y la vegetación de la Gran Sabana durante la última glaciación, pero estamos en condiciones de reconstruir, a grandes rasgos, lo que ha ocurrido durante los últimos 13.000 años y, con mayor detalle, la

historia de los 2 últimos milenios. Las evidencias que se comentarán aquí pertenecen a la mitad sur de la Gran Sabana, los estudios sobre el sector norte se encuentran en desarrollo o en vías de publicación en revistas científicas.

Las primeras sabanas

Las sabanas más antiguas que, de momento, se conocen en la Gran Sabana datan de 12.000 años antes del presente (AP) y aparecieron de forma súbita, sustituyendo a otros tipos de vegetación, como

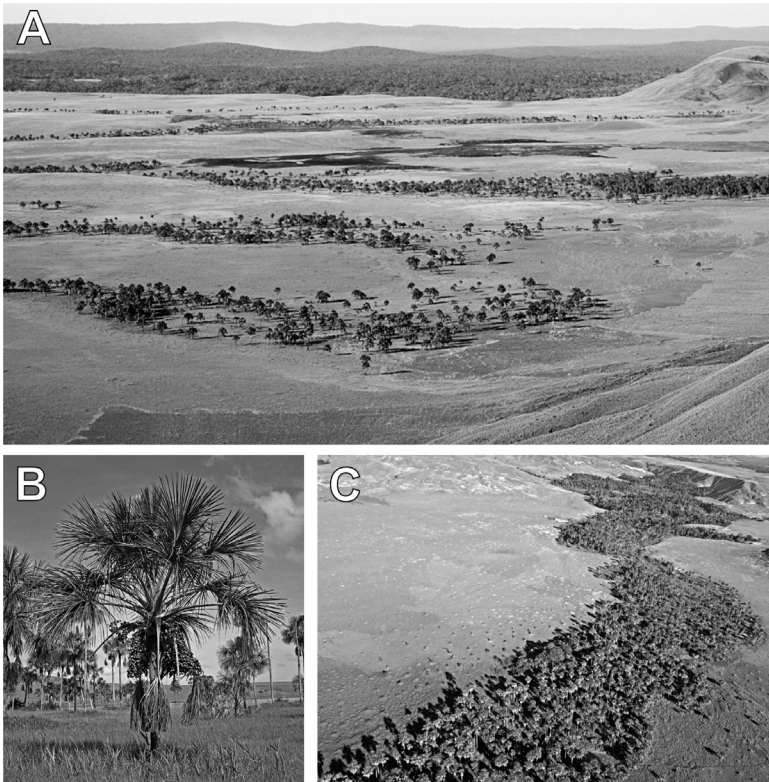


Figura 22.3. A) Paisaje típico de la Gran Sabana, con las selvas guayanesas-amazónicas al fondo, B) palma moriche en fructificación a la orilla de una laguna, C) vista aérea de un morichal que sigue el curso de un río.

bosques nublados y arbustales, que fueron desplazados o eliminados por la combinación de un cambio climático a condiciones más cálidas y el aumento de la incidencia del fuego. Este cambio climático coincide con un calentamiento generalizado de carácter global que se produjo al inicio de la presente época geológica, el Holoceno, que comprende los últimos 11.500 años. El fuego es uno de los más antiguos registrados en el Neotrópico y es casi tan antiguo como la presencia humana en la región que data de unos 13.000 años antes del presente, como mínimo. Sin embargo, los datos disponibles hasta ahora no nos permiten afirmar si se trata de incendios naturales o antrópicos. La presencia de sabanas ha sido continua desde ese momento en las localidades estudiadas, mientras que los tipos de vegetación que existían anteriormente nunca han vuelto a colonizar estos enclaves, a pesar de que han existido otros cambios climáticos que los hubieran podido favorecer. Los bosques han estado presentes y se han ido extendiendo o contrayendo, según las condiciones climáticas más húmedas o secas, respectivamente, pero no han alcanzado su extensión anterior. La presencia del fuego también ha sido constante, pero en intensidades mucho menores que las registradas antes de 12.000 años AP. Esta situación se mantuvo prácticamente inalterada durante aproximadamente 10.000 años, hasta que se produjo un cambio que determinó el establecimiento del paisaje actual de la Gran Sabana.

El paisaje actual

Hacia 2.000 años AP aparecieron los morichales, dominados por la palma moriche (*Mauritia flexuosa*), que habían estado ausentes hasta ese momento en todas las localidades estudiadas, lo que coincide con un aumento espectacular de los incendios y una reducción evidente en la extensión de los bosques. Esta situación, de elevada actividad de incendios y expansión de los morichales, es

exactamente igual que la actual, por lo que podría significar la llegada o la expansión de la cultura indígena Pemón u otra similar, en la que el fuego fuera de la misma importancia. Por el momento, esta posibilidad también es hipotética y debería confirmarse, o no, mediante el hallazgo de otras evidencias como por ejemplo polen de plantas cultivadas por esta etnia u otro tipo de evidencias arqueológicas. Según los registros históricos escritos, la presencia de la etnia Pemón en la Gran Sabana data, como mínimo, de unos 300 años atrás, pero todos los investigadores que trabajan en el tema piensan que ésta es una edad mínima y no muy precisa (se basa en la estimaciones de los primeros europeos que colonizaron la región), y que esta cultura ocupa el territorio desde mucho antes.

Hipótesis frente a evidencias

La ciencia avanza descartando las hipótesis que no están soportadas por las evidencias y manteniendo las que son consistentes con las mismas, pero también ocurre que los nuevos datos sugieren nuevas formas de ver las cosas que van marcando el camino hacia el progreso del conocimiento.

En el caso que nos ocupa, las evidencias palinológicas no dan soporte a la hipótesis de la Gran Sabana como relicto glacial (hipótesis climática). Si así fuera, deberíamos haber encontrado en nuestros análisis la existencia continua de sabanas desde 13.000 años AP y no la presencia de bosques y arbustales, como es el caso. Sin embargo, no se puede descartar del todo esta hipótesis hasta que no tengamos datos sobre lo ocurrido durante la última glaciación, es decir, antes de 20.000 años AP. Lo que sí proporcionan nuestros análisis es la evidencia de que el clima del pasado ha influido sobre la vegetación de la Gran Sabana, pero no en forma drástica, en forma de todo-o-nada, sino más bien como modulador de los ecosistemas.

Las hipótesis edáficas podrían explicar porque una vez establecida la sabana no hay una recolonización por parte de los bosques. Esto podría ser debido a una degradación de los suelos, volviéndose más pobres en agua y nutrientes, lo cual también está apoyado por estudios sobre comunidades actuales, donde se observa que la eliminación del bosque produce este efecto, lo que impide la recuperación del mismo. Sin embargo, parece poco probable que esta hipótesis, por sí sola, explique el origen de la Gran Sabana, ya la eliminación del bosque, por tala o por incendio, es un requisito previo imprescindible.

El soporte de la palinología a las hipótesis antrópicas tampoco es incuestionable, aunque muy probable, sobre todo en los últimos dos milenios. La coincidencia en la reducción del bosque y el registro de incendios, siguiendo los mismos patrones actuales, es bastante ilustrativa. Los fuegos de origen natural suelen ser más esporádicos y aleatorios, mientras que desde 2.000 años AP hasta el presente, han ocurrido de forma continua y con una intensidad varios órdenes de magnitud mayor que anteriormente. La confirmación definitiva de la intervención humana, sin embargo, necesita de evidencias arqueológicas adicionales.

En síntesis, la reconstrucción de la dinámica de la vegetación pasada mediante análisis de polen apunta hacia un origen muy antiguo de las sabanas de la Gran Sabana, mucho más que la presencia de la etnia Pemón tal como la conocemos actualmente, en la que tanto el clima, como la degradación de los suelos y la intervención humana, han influido. Esta multiplicidad de factores y su interacción también es algo habitual en los fenómenos biológicos. Algo tan complejo como la dinámica ecológica no se debe a un solo factor, sino a la acción conjunta y sinérgica de varios de ellos. En el caso de la Gran Sabana, las primeras sabanas documentadas se establecieron a causa de cambios climáticos e incendios, de origen todavía desconocido. El hecho de que estas sabanas hayan existido ininterrumpidamente hasta nuestros días seguramente

se debe a la combinación del clima, la pobreza edáfica y los incendios. El paisaje actual, de predominio de sabanas con menores extensiones de bosque y morichales, ha estado muy influido por el fuego, muy posiblemente de origen antrópico.

Comentario final

Al estudiar el pasado de la vegetación y el clima con evidencias directas, una de las principales conclusiones que se obtiene es que ni las condiciones ambientales, ni los ecosistemas y sus comunidades son inmutables a través del tiempo, sino que cambian debido a que los factores que gobiernan su composición, estructura y funcionamiento (como por ejemplo los cambios en los ciclos astronómicos) son también variables. Así pues, no podemos hablar de condiciones normales ni de anomalías, sino de dinámica del clima y la vegetación a través del tiempo. Tampoco podemos hablar de ecosistemas o tipos de vegetación originales o primigenios, en términos absolutos, ya que la dinámica biológica se manifiesta en forma de cambios continuos que siguen la dinámica ambiental. A escala humana sí que es posible identificar cuáles han sido los ecosistemas que el hombre ha modificado y cómo lo ha hecho, pero eso no significa que esas comunidades biológicas y ambientales anteriores hayan permanecido estáticas a través del tiempo antes de la intervención humana.

Epílogo del Editor: El Futuro del Estudio del Pasado en Venezuela

Los estudios paleontológicos en Venezuela no poseen una tradición de instituciones. Argentina y Brasil son los únicos países de Latinoamérica donde desde varias generaciones han existido numerosos grupos de trabajo dedicados a la exploración e investigación de los fósiles. No obstante, muchos esfuerzos individuales y esporádicos equipos han incursionado en el pasado de Venezuela, y las contribuciones de los autores de este libro son testimonio de ello. Para garantizar el futuro de estos estudios, de gran impacto educativo, formativo y de interés general, es necesario que existan más individuos capacitados en el estudio y preservación de los fósiles. Los estudios geológicos en Venezuela han sido y seguirán siendo importantes debido a las riquezas minerales. El estudio de la biodiversidad también ha tenido su impacto debido a las riquezas biológicas de la región, de manera que ya sea por una disciplina o por otra, no cabe duda que la paleontología tendrá más relevancia en un futuro próximo. Por ejemplo, en Venezuela ha habido excelentes zoólogos y quizás más de ellos podrán aventurarse al estudio de los fósiles.

El desarrollo de la paleontología en los países vecinos, sin duda, influirá positivamente en el crecimiento de esta disciplina en Venezuela. Con tal desarrollo los trabajos de Venezuela tomarán más relevancia para entender los fenómenos evolutivos ocurridos en el continente y las posibilidades de fácil intercambio con personas de culturas e idiomas semejantes serán mayores. En mi propia experiencia, en el contexto del proyecto junto a Orangel Aguilera en Falcón, las colaboraciones con colegas de Argentina,

Colombia y Panamá han traído un gran aporte intelectual y humano.

Patrimonio y conservación

Es común escuchar entre venezolanos el “orgullo” sentido debido a las riquezas naturales del país. La diversidad de los ambientes en Venezuela es remarcable, como también lo es la biodiversidad. Por ejemplo, Venezuela es uno de los países de Latinoamérica que alberga más especies de aves, solo superado por Colombia. Habiendo crecido en Venezuela, he admirado y disfrutado las riquezas naturales del país, pero siempre me he preguntado: ¿de qué se puede estar orgulloso por algo ya dado y no ganado? El orgullo radicaría en conocer y preservar lo que nos rodea. Se puede preservar y apreciar sólo aquello que se conoce. Venezuela está a la vanguardia en riquezas naturales; el venezolano podrá estar a la vanguardia en conocimientos de ellas. Este libro es una contribución modesta pero cierta para lograr esa meta.



Yajaira María Sánchez Garvett observa el caparazón de tortuga de hace unos 5 millones de años de la Formación Urumaco, en Falcón.

Un bien patrimonial es todo aquel objeto que posee un valor documental y cronológico tal que debe ser conservado como testimonio para el conocimiento y desarrollo cultural. Los restos fósiles, cualquiera sean ellos, son parte del patrimonio de Venezuela, donde existen leyes que los protegen. El patrimonio paleontológico es algo universal, y es deber de cada individuo preservarlo. La educación y el compromiso abordado en conjunto facilitarán que el acervo cultural sea transmitido a las generaciones futuras.

Autores

Orangel A. Aguilera Socorro

Profesor emérito de la Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda en Coro e Investigador asociado del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, se desempeña como Investigador en el Museu Paraense Emilio Goeldi en Belém, Brasil. Nacido en Caracas, de profesión Oceanólogo, realizó sus estudios en Brasil y Venezuela. Ha publicado, aparte de numerosos artículos especializados, tres libros: dos sobre fósiles de vertebrados de Venezuela y otro sobre peces marinos de Venezuela. Sus investigaciones y numerosas expediciones se han centrado principalmente sobre la fauna actual y del pasado de la región Caribeña.



Rubén I. Ayala Omaña

Ingeniero Geólogo de la Universidad de los Andes (Mérida, 2000) y Magister en Riesgos Geológicos de la Universidad Autónoma de Barcelona (España, 2010). A sus antecedentes académicos le suman tres años de experiencia en la Industria Petrolera, trabajando sobre ingeniería geológica y computación para la delineación, desarrollo y descripción de yacimientos, y entre otras actividades, monitoreo operacional de perforación de pozos petroleros. Actualmente es profesor agregado de la Escuela de Geografía de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de Los Andes, Mérida, donde ha supervisado numerosos trabajos especiales de grado. Su experiencia profesional incluye el área de Geología, Geomorfología y Riesgos Geológicos.





Paul M. Barrett

Nativo de Londres, condujo sus estudios de grado en Zoología y de doctorado en paleontología de vertebrados en la Universidad de Cambridge, Inglaterra. Posteriormente fue docente e investigador en el Departamento de Zoología en la Universidad de Oxford, antes de comenzar su actual cargo como Investigador en el Departamento de Paleontología del Museo de Historia Natural de Londres. Allí se concentra con su grupo de trabajo en el estudio de dinosaurios y otros vertebrados del Mesozoico de muchas regiones del mundo, así como la evolución de la herbivoría en estos animales. Es autor de numerosos libros de divulgación y editor principal del *Journal of Vertebrate Paleontology*.



Jorge D. Carillo-Briceño

Nacido en Trujillo, es graduado en Geografía de la Universidad de Los Andes (Mérida, 2008) y Magister en Oceanografía de la Universidad de Valparaíso (Chile, 2011). Con amplia experiencia de trabajo de campo en Argentina, Chile, Colombia, Panamá y Venezuela, su interés particular dentro de la paleontología se centra en el estudio de los vertebrados marinos del Mesozoico y Cenozoico, sus relaciones paleoecológicas, implicancias paleobiogeográficas y su significado como indicadores paleoambientales. En la actualidad desarrolla un proyecto de investigación sobre los tiburones y rayas cenozoicos del norte de América del Sur.

Alfredo A. Carlini

Nacido en Argentina, Licenciado en Biología en la Universidad Nacional de La Plata, recibió su doctorado en la Universidad de Zürich, con una tesis sobre los xenartros del Neógeno de Venezuela. Es autor de numerosos trabajos científicos y libros sobre la fauna extinta y actual de América de Sur. Es investigador del CONICET en Argentina y se ha desempeñado como docente en Anatomía Comparada en la Universidad Nacional de La Plata por muchos años, donde lidera un grupo de investigación sobre la evolución de los xenartros y otros mamíferos. Ha realizado numerosas expediciones a Patagonia y Antártida, aparte de sus trabajos en Falcón.



Mailys Chassagne

Completó su maestría en Palaeontología y sus estudios de Biología y Fisiología Animal en la Universidad de Montpellier en Francia. Sus intereses científicos son la evolución de los organismos y su relación con el medio ambiente. Trabajó en un proyecto de investigación sobre la paleodiversidad de xenartros en el laboratorio de Marcelo Sánchez en Zürich, cuando participó en trabajos de campo y de colecciones en Urumaco. Previamente, trabajó sobre la paleodiversidad de una localidad de Marruecos en la Universidad de Montpellier (2010) y sobre el oído interno de reptiles Squamata en la Universidad de Poitiers.





Edwin O. Chávez Aponte

Nacido en Caracas en 1983, es dibujante e Ilustrador. Realizó estudios en la Universidad Central de Venezuela donde obtuvo los títulos de Licenciado en Biología, Mención Zoología y Licenciado en Educación, Mención Biología. A formado parte del personal de investigación del Museo Geológico José Royo y Gómez, de la Escuela de Geología, Minas y Geofísica en la Universidad Central de Venezuela. En la actualidad, su interés está dirigido a los mamíferos fósiles del Pleistoceno.



Walter Etter

Estudió biología y paleontología en la Universidad de Zürich y finalizó su doctorado en 1990. Luego de un postdoctorado en la Universidad del Sur de California en Los Angeles, comenzó su actual posición de encargado científico de las colecciones de palaeontología de invertebrados en el Museo de Historia Natural de Basilea, Suiza. Allí es responsable de una gran colección de invertebrados del Mesozoico y Cenozoico, incluyendo miles de ejemplares de Venezuela. Su investigación concierne la ecología de las comunidades marinas del Mesozoico.

Analía M. Forasiepi

Recibió el título de Licenciado en Biología (2000) en la Universidad de La Plata, Argentina y con posterioridad completó la maestría (2004) y el doctorado (2006) en la Universidad de Louisville, EE.UU. Desde el 2007 trabaja en el Museo de Historia Natural de San Rafael, Mendoza, Argentina como investigador del CONICET. El principal tema de estudio son los mamíferos sudamericanos, en particular los marsupiales. Ha publicado numerosos trabajos científicos y tres libros de divulgación científica: *Los Marsupiales de la Argentina* (2000), *Bestiario Fósil* (2007) y *Animales Prehistóricos del Sur de Mendoza* (2010).



Erika González-Akre

Nacida en Venezuela, ha colaborado en investigaciones sobre taxonomía de plantas fósiles y modernas del trópico venezolano y de América del Norte. Realizó una maestría en geología en la Universidad Central de Venezuela (2002) y otra en Botánica Neotropical en la Universidad de Los Andes (2007). Trabajó en el Herbario Nacional de Venezuela y en los departamentos de Paleobotánica y Botánica del Museo Nacional de Historia Natural en Washington DC. Actualmente trabaja como botánico en el Smithsonian Conservation Biology Institute en Virginia, EE.UU., estudiando la dinámica de los bosques templados. Asimismo se desempeña como director y curador del Herbario Harvill Stevens en la Universidad de Longwood, y participa activamente en la Sociedad de plantas nativas de Virginia.



Inés Horowitz



Estudió biología en la Universidad de Buenos Aires donde se graduó como Licenciado en 1991. Posteriormente completó su doctorado en la Universidad del Estado de Nueva York en Stony Brook (1997) y el tema de su tesis fue la evolución de los monos neotropicales. Realizó su postdoctorado en el Museo Americano de Historia Natural de Nueva York, sobre la evolución de mamíferos placentarios y de sus antiguos parientes del Mesozoico. En el 2000, se trasladó a Los Angeles, donde fue curadora de la colección de mastozoología en el Museo de Historia Natural del Condado de Los Angeles y actualmente es profesora adjunta de la Universidad de California. Su investigación abarca varios grupos de mamíferos placentarios y marsupiales. Ha hecho numerosos trabajos de campo en Argentina, Cuba, Mongolia, Vietnam y EE.UU.

Julio Mario Hoyos



Biólogo de la Universidad Nacional de Colombia en Bogotá, con maestría en Sistemática de la misma Universidad. Obtuvo un DEA (Diplome d'Études Approfondi) del Museo de Historia Natural de París y un Ph.D. en el mismo Museo en 1999. Actualmente trabaja en el Departamento de Biología de la Pontificia Universidad Javeriana en Bogotá. Sus cursos e investigaciones se desarrollan alrededor de la morfología, sistemática y biogeografía de los vertebrados con énfasis en los anfibios y reptiles. Otros intereses son la historia, la filosofía y la sociología de la ciencia.

Carlos Jaramillo

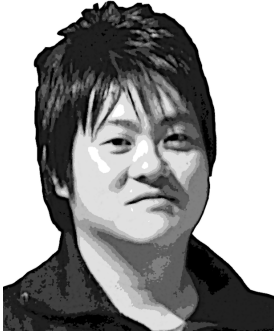
Geólogo graduado de la Universidad Nacional de Colombia (1992), completó su maestría en la Universidad de Missouri-Rolla (1995) y su doctorado en la Universidad de Florida (1999) en botánica. Su investigación concierne las causas, patrones y procesos de la evolución de la biodiversidad tropical a distintas escalas, concentrando sus investigaciones en el estudio del polen fósil y otros elementos paleobotánicos. Con su grupo de trabajo en el Instituto de Estudios Tropicales del Smithsonian, en Panamá, se focaliza en el estudio de la bioestratigrafía y varios aspectos de la paleontología del norte del Neotrópico y el Caribe.



Christian Klug

Su interés paleontológico se remonta a su niñez, cuando ya buscaba fósiles en su natal Alemania del Sur. Estudió Geología en Tübingen, Alemania y en Flagstaff, Arizona, EE.UU, culminando en un doctorado. Posteriormente, se dedicó a la docencia e investigación en el Instituto de Paleontología y Museo de la Universidad de Zürich. Allí el trabaja principalmente sobre la paleobiología de cefalópodos y lideriza trabajos de campo en el Paleozoico de Marruecos.





Daisuke Koyabu

Estudió Biología en la Universidad de Kyoto, con tesis de maestría sobre la anatomía de los monos colobinos del África y obtuvo luego su doctorado en la Universidad de Tokyo (2011). Actualmente es investigador postdoctorado en el Instituto de Paleontología de la Universidad de Zürich. Sus trabajos científicos conciernen la anatomía, desarrollo y evolución del cráneo de los mamíferos. Sus trabajos de campo se han desarrollado en varios países de África y Asia.



Enrique La Marca

Biólogo con estudios de pregrado en la Universidad de Los Andes, Venezuela, y en la Universidad de Colorado en Boulder, EE.UU. y de Maestría en la Universidad de Nebraska. Doctorado en Ecología Tropical en la Universidad de Los Andes. Autor de más de 200 artículos científicos y de 4 libros; actualmente es el jefe de la colección de anfibios y reptiles del Laboratorio de Biogeografía de la Universidad de los Andes, donde es Profesor Titular. Editor fundador de la revista científica *Herpetotropicos*. Sus principales intereses son la sistemática y conservación de anfibios y reptiles tropicales, así como la biogeografía de los Andes de Venezuela.

Encarni Montoya

Licenciada en Biología en la Universidad de Murcia (2005) y doctorado en la Universitat Autònoma de Barcelona (2011). Su tesis estuvo basada en el estudio paleoecológico multidisciplinario del Sur de la Gran Sabana en los últimos 15.000 años. Es miembro del grupo de investigación de Paleoecología Tropical y de Alta Muntanya, donde trabaja bajo la figura de un contrato postdoctoral del CSIC en el Laboratorio de Palinología y Paleoecología del Instituto Botánico de Barcelona. Desde Octubre de 2012, forma parte del grupo Palaeoenvironmental Change Research, en The Open University (Reino Unido), como investigadora postdoctoral NERC.



Leandro M. Pérez

Nacido en Ensenada de Barragán en Argentina. Realizó sus estudios de paleontología en la Universidad Nacional de La Plata y cursó estudios de postgrado en la Universidad de Oviedo. Su profundo interés por las ciencias naturales lo ha llevado a formar parte de diferentes grupos de trabajo, desarrollando investigaciones en mamíferos cenozoicos, dinosaurios e invertebrados neógenos. Se encuentra concluyendo su doctorado en Ciencias Naturales en la Universidad Nacional de La Plata. Su línea de investigación se focaliza en el estudio de las faunas de macroinvertebrados del Neógeno de Argentina y sus relaciones paleobiogeográficas con el resto de América del Sur.





Luis Ignacio Quiroz

Nacido en Medellín, Colombia, es graduado en Geología en la Universidad Nacional de Bogotá (2005). Ha sido pasante del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, en Panamá, desde el año 2006. Su área de interés es en el campo de la estratigrafía, sedimentología e icnología, con amplia experiencia de campo en Colombia, Venezuela, Panamá, Costa Rica, Perú, Canadá y EE.UU. Su investigación se focaliza al estudio de los ambientes sedimentarios marinos someros a marginales, la paleogeografía en el norte de América del Sur durante el Cenozoico y el registro icnológico de las comunidades bénticas marinas asociado a los cambios oceanográficos en la región del Caribe durante el Neógeno. Se encuentra terminando sus estudios de doctorado en la Universidad de Saskatchewan, Canadá, focalizado al estudio de la sucesión sedimentaria del Neógeno en la región de Urumaco.



Valentí Rull

Es Biólogo con PhD en Paleoeología y actualmente ocupa el cargo de Científico Titular del Consejo Superior de Investigaciones Científicas de España, en el Instituto Botánico de Barcelona. Es fundador y director de la línea de investigación de Palinología y Paleoeología en dicho instituto y entre sus principales intereses se encuentran las aplicaciones paleoecológicas de la Palinología, las respuestas bióticas a los cambios climáticos y su importancia en el calentamiento global, el origen de la biodiversidad neotropical y su distribución, la paleoeología de alta montaña, la teoría de la conservación y las relaciones Ciencia-Sociedad. Sus áreas de estudio actuales incluyen la Península Ibérica, las Islas Azores, la Isla de Pascua, los Llanos del Orinoco, los Andes tropicales, la Gran Sabana y los tepuyes.

Rodolfo J. Sánchez Garvett

Nacido en Coro, desde muy temprana edad tuvo interés en las ciencias geológicas y paleontológicas. Graduado en el 2000 como Técnico Superior (TSU) en Geología en el Instituto Universitario de Tecnología de Maracaibo, actualmente se encuentra finalizando los estudios de Ingeniería en Geociencias en la Universidad Politécnica Experimental de Maracaibo. Ha realizado campañas de campo en Argentina y Panamá durante períodos de entrenamiento y cooperación y en Falcón, en conjunto con numerosas Instituciones de Venezuela y del exterior, sobre todo de Suiza, Argentina y EE.UU. Desde el 2006 trabaja asociado al Smithsonian Tropical Research Institute de Panamá, en el proyecto denominado “Cambio Florístico en los Trópicos” que esta institución lleva a cabo en la cuenca central y occidental de Falcón.



Marcelo R. Sánchez-Villagra

De nacionalidad Argentino-Venezolano, nació en Buenos Aires, realizó los estudios de grado en Biología en la Universidad Simón Bolívar en Caracas y de doctorado en Anatomía y Antropología Biológica en la Universidad de Duke, EE.UU. Luego fue docente de Zoología en la Universidad de Tübingen en Alemania y posteriormente Investigador en Paleontología en el Museo de Historia Natural de Londres. Desde el 2007 es profesor en la Universidad de Zürich en Suiza, donde creó el laboratorio de morfología evolutiva y paleobiología de vertebrados (www.msanchezlab.net). Es autor del libro *Embryos in Deep Time* (2012).





Torsten M. Scheyer

Estudió en Darmstadt y Bonn en Alemania y obtuvo su PhD en la Universidad de Bonn (2007). Desde entonces trabaja como docente e investigador en el Instituto de Paleontología y Museo de la Universidad de Zürich. Su interés científico es la morfología y paleobiología de los vertebrados y su investigación concierne principalmente la microestructura interna de los huesos, así como la morfología externa y palaeobiología de los animales tetrápodos extintos y actuales. Sus proyectos actuales conciernen las radiaciones evolutivas de los reptiles marinos del Mesozoico, los cocodrilos del Neógeno de Venezuela y la evolución de los caparzones en una variedad de animales vertebrados.



Fiona Straehl

Luego de completar sus estudios básicos en Biología en la Universidad de Zürich, prosiguió con una maestría sobre la paleohistología de los mamíferos xenartros en la misma institución, en el laboratorio de Marcelo Sánchez y Torsten Scheyer. Su interés científico es la paleobiología de los vertebrados, en especial de los mamíferos.

Direcciones de los Autores

Orangel A Aguilera Socorro. Museu Paraense Emilio Goeldi, Coordenação de Ciências da Terra e Ecologia, CCTE, Av. Perimetral, 1901 Terra Firme, CEP 66077-830 Belém, PA, Brasil

Rubén I. Ayala Omaña. Escuela de Geografía, Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela

Paul M. Barrett. Department of Palaeontology, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD, Inglaterra

Jorge D. Carillo-Briceño. Casa de la Cultura, Alcaldía de Urumaco, Estado Falcón, Venezuela; Paläontologisches Institut und Museum, Universität Zürich, Karl-Schmid-Strasse 4, CH-8006 Zürich, Suiza

Alfredo A. Carlini. CONICET- Div. Paleontología de Vertebrados, Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n (B1900FWA), La Plata, Buenos Aires, Argentina

Mailys Chassagne. Paläontologisches Institut und Museum, Universität Zürich, Karl-Schmid-Strasse 4, CH-8006 Zürich, Suiza

Edwin O. Chávez Aponte. Unidad Educativa Colegio Marbe, Av. San Felipe, La Castellana, Municipio Chacao, Estado Miranda, Venezuela

Walter Etter. Naturhistorisches Museum, Abteilung Geowissenschaften, Augustinergasse 2, CH 4001 Basel, Suiza

Analía M. Forasiepi. Museo de Historia Natural de San Rafael. Parque Mariano Moreno s/nº, 5600, San Rafael, Mendoza, Argentina

Erika González-Akre. Smithsonian Conservation Biology Institute, Conservation Ecology Center. National Zoological Park, 1500 Remount Rd., Front Royal, VA.22630, EE.UU.

Inés Horovitz. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California Los Angeles, Los Angeles, California, EE.UU.

Julio Mario Hoyos. Facultad de Ciencias, Departamento de Biología, Unidad de Ecología y Sistemática (UNESIS), A.A 56710, Bogotá, D.C., Colombia

Carlos Jaramillo. Smithsonian Tropical Research Institute, Box 0843-03092, Balboa, Ancon República de Panamá

- Christian Klug.** Paläontologisches Institut und Museum, Universität Zürich, Karl-Schmid-Strasse 4, CH-8006 Zürich, Suiza
- Daisuke Koyabu.** Paläontologisches Institut und Museum, Universität Zürich, Karl-Schmid-Strasse 4, CH-8006 Zürich, Suiza
- Enrique La Marca.** Laboratorio de Biogeografía, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela
- Encarni Montoya.** Institut Botànic de Barcelona, Laboratorio de Palinología y Paleocología, Pg. Del Migdia s/n, 08038 Barcelona, Catalunya, España
- Leandro M. Pérez.** División Paleozoología Invertebrados, Museo de La Plata (UNLP), Paseo del Bosque s/n, La Plata, Buenos Aires, Argentina
- Luis Ignacio Quiroz.** Department of Geological Sciences, University of Saskatchewan, Saskatoon, Saskatchewan S7N 5E2, Canada
- Valentí Rull.** Institut Botànic de Barcelona, Laboratorio de Palinología y Paleocología, Pg. Del Migdia s/n, 08038 Barcelona, Catalunya, España
- Rodolfo J. Sánchez Garvett.** Smithsonian Tropical Research Institute, Box 0843-03092, Balboa, Ancon, República de Panamá
- Marcelo R. Sánchez-Villagra.** Paläontologisches Institut und Museum, Universität Zürich, Karl-Schmid-Strasse 4, CH-8006 Zürich, Suiza
- Torsten M. Scheyer.** Paläontologisches Institut und Museum, Universität Zürich, Karl-Schmid-Strasse 4, CH-8006 Zürich, Suiza
- Fiona Straehl.** Paläontologisches Institut und Museum, Universität Zürich, Karl-Schmid-Strasse 4, CH-8006 Zürich, Suiza

Bibliografía

- Aguilera M, A Azócar, E González Jiménez. (eds). 2003. *Biodiversidad en Venezuela*. Tomo II. Fundación Polar. Ministerio de Ciencia y Tecnología. Fondo Nacional de Ciencia, Tecnología, e Innovación, Caracas.
- Aguilera OA. 1993. *Ictiofauna Neogena del Noroeste de Venezuela y su Relación con el Paleo-Orinoco y el Paleo-Caribe*. Tesis de Doctorado, Universidad Central de Venezuela, 136 p.
- Aguilera OA. 2004. *Tesoros Paleontológicos de Venezuela: Urumaco, Patrimonio Natural de la Humanidad*. Editorial Arte, Caracas.
- Aguilera OA. 2006. *Tesoros Paleontológicos de Venezuela: El Cuaternario del Nordeste del Estado Falcón*. Editorial Arte, Caracas.
- Aguilera OA. 2010. *Peces Fósiles del Caribe de Venezuela*. Gorham Printing, USA.
- Aguilera OA, R de Aguilera, F Vega, MR Sánchez-Villagra. 2010. Mesozoic and Cenozoic Decapod Crustaceans from Venezuela and Related Trace-fossil Assemblages. En: Sánchez-Villagra MR, OA Aguilera, AA Carlini. (eds). *Urumaco and Venezuelan Palaeontology: The fossil record of the Northern Neotropics*. 103-128. Indiana University Press, Bloomington.
- Aguilera OA, MI Feijó Ramos, E Tavares Paes, SA Regina Ferreira Costa, MR Sánchez-Villagra. 2011. The Neogene Tropical America Fish Assemblage and the Paleobiogeography of the Caribbean Region. *Swiss Journal of Palaeontology* 130:217-240.
- Aguilera OA, D Riff, J Bocquentin-Villanueva. 2006. A new giant *Purussaurus* (Crocodyliformes, Alligatoridae) from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology* 4(3):221-232.
- Alberdi MT, JL Prado, C Cartelle. 2002. El Registro de *Stegomastodon* (Mammalia, Gomphotheriidae) en el Pleistoceno Superior de Brasil. *Revista Española de Paleontología* 17(2):217-235.
- Arroyo-Cabrales J, OJ Polaco, C Laurito, E Johnson, MT Alberdi, AL Valerio-Zamora. 2007. The Proboscideans (Mammalia) from Mesoamerica. *Quaternary International* 169-170:17-23.
- Audemard FA. 2001. Quaternary Tectonics and Present Stress Tensor of the Inverted Northern Falcón Basin, Northwestern Venezuela. *Journal of Structural Geology* 23(2-3):431- 453.
- Bajpai S, DP Domning. 1997. A New Dugongine Sirenian from the Early Miocene of India. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17(1):219-228.
- Bajpai S, DP Domning, DP Das, J Vélez-Juarbe, VP Mishra. 2010. A New Fossil Sirenian (Mammalia, Dugonginae) from the Miocene of India. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen* 258(1):39-50.
- Barrett PM, RJ Butler, FE Novas, S Moore-Fay, JM Moody, JM Clark, MR Sánchez-Villagra. 2008. Dinosaur Remains from the La Quinta Formation (Lower or

- Middle Jurassic) of the Venezuelan Andes. En: Sánchez-Villagra MR, OA Aguilera. (eds). Vertebrate Palaeontology in Venezuela. *Palaeontologische Zeitschrift* 82:163-177.
- Bartok PE, Renz O, Westermann GEG. 1985. The Siquisique ophiolites, Northern Lara State, Venezuela: A discussion on their Middle Jurassic ammonites and tectonic implications. *Geological Society of America Bulletin* 96(8):1050-1055.
- Benedetto G. 1980. Bivalvos Pensilvanianos de la Formación Caño Indio, Sierra de Perijá. *Boletín de Geología* 14(26):197-244.
- Benedetto J. 2010. El Continente de Gondwana a Través del Tiempo "Una Introducción a la Geología Histórica". *Academia Nacional de Ciencias. Córdoba, Argentina*.
- Benton M. 1999. El Verano de los Dinosaurios. En: SJ Gould. (ed). *El Libro de la Vida*. Editorial Crítica, Grijalbo Comercial, Barcelona.
- Bermúdez, P.J. 1960. Contribución al Estudio de las Globigerinidea de la Región Caribe-Antillana (Paleoceno-Reciente). *Congreso Geológico Venezolano, Caracas* 3:1119-1393.
- Bermúdez, P.J. 1960. Foraminíferos Planctónicos del Golfo de Venezuela. *Congreso Geológico Venezolano, Caracas* 2:905-927.
- Beurli K, Gerhard Lichter G. 2002. *Fósiles*. Editorial Blume S.A., Barcelona.
- Bianucci G, S Sorbi, ME Suárez, W Landini. 2006. The Southernmost Sirenian Record in the Eastern Pacific Ocean, from the Late Miocene of Chile. *Comptes Rendus Palevol* 5:945-952.
- Blow WH. 1969. Late Middle Eocene to Recent Planktonic Foraminiferal Biostratigraphy. *Proceedings of the First International Conference on Planktonic Microfossils. Geneva* 1967, 1: 199.
- Bocquentin-Villanueva J. 1982. Notas sobre la Fauna del Pleistoceno Superior de Taima-Taima, depositada en el Museo del Hombre en Coro, Estado Falcon Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 33:479-487.
- Bocquentin-Villanueva J. 1984. Un Nuevo Representante de la Subfamilia Preprotheriinae (Mammalia, Edentata) Proveniente del Mioceno de Venezuela. *Congreso Latinoamericano de Paleontología* 3:516-523.
- Bocquentin-Villanueva J. 1984. Um Nuevo Nettosuchidae (Crocodylia, Eusuchia) Proveniente de la Formación Urumaco (Mioceno Superior) Venezuela. *Ameghiniana* 21(1):3-8.
- Bocquentin-Villanueva J, E Buffetaut. 1981. *Hesperogavialis cruxenti* n. gen., n. sp. Nouveau Gavialide (Crocodylia, Eusuchia) du Mioceno Supérieur (Huayquerian) d'Urumaco (Venezuela). *Geobios* 14:415-419.
- Bond M, JN Gelfo. 2010. The South American Native Ungulates of the Urumaco Formation. En: Sánchez-Villagra MR, OA Aguilera, AA Carlini. (eds). *Urumaco and Venezuelan Paleontology: The fossil record of the Northern Neotropics*. 256-268. Indiana University Press, Bloomington.
- Brochu CA. 2011. Phylogenetic Relationships of *Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937 and the Early History of Caimanines. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163:228-256.

- Brochu CA, AD Rincón. 2004. A Gavialoid Crocodylian from the Lower Miocene of Venezuela. En: Sánchez-Villagra MR, JA Clack. (eds). *Fossils of the Miocene Castillo Formation, Venezuela: Contributions on Neotropical Palaeontology. Special Papers in Palaeontology* 71:61-78.
- Buch L. von .1850. Die Anden in Venezuela. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* 2:339-345.
- Buatois LA, MG Mangano, FG Acenolaza. 2002. Trazas Fósiles: Señales de Comportamiento en el Registro Estratigráfico. *Publicación Museo Paleontológico Egidio Feruglio*.
- Campbell KE, CD Frailey, L Romero-Pittman. 2009. In Defense of *Amahuacatherium* (Proboscidea: Gomphotheriidae). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie- Abhandlungen* 252(1):113-128.
- Carlini AA, D Brandoni, R Sánchez. 2006. First Megatheriines (Xenarthra, Phyllophaga, Megatheriidae) from the Urumaco (Late Miocene) and Codore (Pliocene) Formations, Estado Falcón, Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology* 4(3):255-267.
- Carlini AA, JN Gelfo, MR Sánchez-Villagra. 2006. A New Megadolinae (Mammalia, Litopterna, Protherotheriidae) from the Urumaco Formation (Late Miocene) of Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology* 4(3):279-284.
- Carlini AA, GJ Scillato-Yané, R Sánchez. 2006. New Mylodontoidea (Xenarthra, Phyllophaga) from the Middle Miocene-Pliocene of Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology* 4(3):269-278.
- Carlini AA, EC Vieytes, MR Sánchez-Villagra. En revisión. Primitive Dental Features in a Fossil Sloth from the Northern Neotropics.
- Carlini AA, AE Zurita. 2010. An Introduction to Cingulate Evolution and their Evolutionary History during the Great American Biotic Interchange: Biogeographical clues from Venezuela. En: Sánchez-Villagra MR, OA Aguilera, AA Carlini. (eds). *Urumaco and Venezuelan Paleontology: The Fossil Record of the Northern Neotropics*. 233-255. Indiana University Press, Bloomington.
- Carlini AA, AE Zurita, OA Aguilera. 2008. North American Glyptodontines (Xenarthra, Mammalia) in the Upper Pleistocene of Northern South America. *Paläontologische Zeitschrift* 82(2):125-138.
- Carlini AA, AE Zurita, GJ Scillato-Yané, R Sánchez, OA Aguilera. 2008. New Glyptodont from the Codore Formation (Pliocene), Falcón State, Venezuela, its Relationship with the *Asterostemma* Problem, and the Paleobiogeography of the Glyptodontinae. *Paläontologische Zeitschrift* 82(2):139-152.
- Carrillo-Briceño J. 2009. Presencia del Género *Ptychodus* (Elasmobranchii: Ptychodontiade) en el Cretácico Superior de los Andes de Trujillo Venezuela. *Geominas* 36(50):207-210.
- Carrillo-Briceño J, R Ayala, E Chávez, G González. 2008. Registro de *Serratolamna serrata* (Elasmobranchii: Serratolamnidae) en el Cretácico Superior (Maestrichiense) de los Andes Venezolanos. *Geominas* 36(47):160-163.
- Carrillo-Briceño J, E Chávez-Aponte, I Alfonzo-Hernández. 2008. Notas Preliminares Sobre los Mastodontes Gonfoterios (Mammalia: Proboscidae) del Cuaternario Venezolano. *Boletín Antropológico* 26(74):233-263.

- Carrillo-Briceño J, E Chávez-Aponte, I Alfonzo-Hernández. 2011. Una Contribución al Conocimiento de los Gonfoterios del Cuaternario de Venezuela. En: Calvo J, J Porfiri, B González-Riga, D Dos Santos. (eds). *Paleontología y Dinosaurios desde América Latina*. Editorial de la Universidad del Cuyo, Mendoza, Argentina. 71-78.
- Cesari SN, CO Limarino, EL Gulbranson. 2011. An Upper Paleozoic Bio-chronostratigraphic Scheme for the Western Margin of Gondwana. *Earth-Science Reviews* 106:149-160.
- Chávez-Aponte E, I Alfonzo-Hernández, J Carrillo-Briceño. 2008. Morfología Dentaria de los Gonfoterios de la Localidad de Muaco, Estado Falcón, Venezuela. *Interciencia* 33(10):771-775.
- Chiang JCH. 2009. The Tropics in Paleoclimate. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 37:263-297.
- Chinsamy A, MA Raath. 1992. Preparation of Fossil Bone for Histological Examination. *Palaeontologia africana* 29:39-44.
- Cione AL, EP Tonni, L Soibelzon. 2003. The Broken Zig-Zag: Late Cenozoic Large Mammal and Tortoise Extinction in South America. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, n.s.* 5(1):1-19.
- Cocks LRM, TH Torsvik. 2011. The Paleozoic Geography of Laurentia and Western Laurussia: A Stable Craton with Mobile Margins. *Earth-Science Reviews* 106: 1-51.
- Código Estratigráfico de las Cuencas Petroleras de Venezuela. Documento patrocinado por Petróleos de Venezuela, S.A. Comité Interfilial de Estratigrafía y Nomenclatura (CIEN). (ed). www.pdv.com/lexico/lexicoh.htm
- Colbert E. 1949. A New Cretaceous Plesiosaur from Venezuela. *American Museum Novitates* (1420):1-22.
- Crocodile Specialist Group. 1996a. *Crocodylus acutus*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2 . www.iucnredlist.org.
- Crocodile Specialist Group. 1996b. *Crocodylus intermedius*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2 . www.iucnredlist.org.
- D'Orbigny A. 1842. *Voyage dans l'Amérique Méridionale*. Pitois Levraut et Cie, Volumes III(3) Géologie, 290 pp; III (4) Paléontologie, 188 pp, 22 pls. Paris.
- Darwin C. 1839. *Narrative of the Surveying Voyages of His Majesty's Ships Adventure and Beagle Between the Years 1826 and 1836, Describing their Examination of the Southern Shores of South America and the Beagle's Circumnavigation of the Globe*, 3. Colburn, London.
- De Baets K, C Klug, D Korn, NH Landman. 2012. Evolutionary Trends in Ammonoid Embryonal Development. *Evolution* 66:1788-1806.
- De Iuliis G, MS Bargo, SF Vizcaíno. 2000. Variation in Skull Morphology and Mastication in the Fossil Giant Armadillos *Pampatherium* spp. and Allied Genera (Mammalia: Xenarthra: Pampatheriidae), with Comments on their Systematics and Distribution. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(4):743-754.
- De Romero LM, Galea-Alvarez FA. 1995. Campanian *Bolivinooides* and Microfacies from the La Luna Formation, Western Venezuela. *Marine Micropaleontology* 26: 385-404.

- Densmore LD. 2001. Crocodylia (Including Crocodiles and Alligators). *Encyclopedia of Life Sciences*: 1-5.
- Díaz de Gamero ML. 1985. Estratigrafía de Falcón Nororiental. *VI Congreso Geológico Venezolano, Caracas, Memorias*. 1:454-502.
- Díaz de Gamero ML, OJ Linares. 1989. Estratigrafía y Paleontología de la Formación Urumaco, del Mioceno Tardío de Falcón Noroccidental. *VII Congreso Geológico Venezolano, Caracas, Memorias* 1:419-439.
- Domning DP. 1978. Sirenia. En: Maglio VJ, HBS. Cooke (eds.). *Evolution of African Mammals*. 573-581. Harvard University Press, Cambridge.
- Domning DP. 1994. A Phylogenetic Analysis of the Sirenia. En: Berta A, TA Deméré. (eds). *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 29:177-189.
- Domning DP. 1997. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. VI. *Crenatosiren olseni* (Reinhart, 1976). *Journal of Vertebrate Paleontology* 17(2):397-412.
- Domning DP. 1997. Sirenia. En: Kay RF, RH Madden, RL Cifelli, JJ Flynn (eds). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. 383-391. Washington: Smithsonian Institution Press.
- Domning DP. 2001. Sirenians, Seagrasses and Cenozoic Ecological Change in the Caribbean. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 166:27-50.
- Domning DP. 2001. The Earliest Known Fully Quadrupedal Sirenian. *Nature* 413:625-627.
- Domning DP. 2005. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. VII. Pleistocene *Trichechus manatus* Linnaeus, 1758. *Journal of Vertebrate Paleontology* 25(3):685-701.
- Domning DP. 2007. Sirenia. En: Janis CM, GF Gunnell, MD Uhen. (eds). *Evolution of Tertiary Mammals of North America. Volume 2*. 629-638. Cambridge University Press, Cambridge.
- Domning DP, OA Aguilera. 2008. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. VIII. *Nanosiren garciae*, gen. et sp. nov. and *Nanosiren sanchezi*, sp. nov. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28(2):479-500.
- Edwards EJ, CP Osborne, CAE Strömberg, SA Smith, et al. 2010. The Origins of C₄ Grasslands: Integrating Evolutionary and Ecosystem Science. *Science* 328:587-591.
- Ernst HU, C Klug. 2011. *Perlboote und Ammonshörner weltweit. Nautilids and Ammonites worldwide*. Pfeil, München.
- Fariña R, SF Vizcaíno. 1999. A Century after Florentino Ameghino: The Palaeobiology of the Quaternary Land Mammal Fauna of South America. En: Rabassa J, M Salemme. (eds). *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula* 12:255-277. A. A. Balkema, Rotterdam.
- Forasiepi AM, AG Martinelli, JL Blanco. 2007. *Bestiario Fósil. Mamíferos del Pleistoceno de la Argentina*. Editorial Albatros, Buenos Aires.
- Fortier DC, AD Rincón. 2012. Pleistocene Crocodylians from Venezuela, and the Description of a New Species of *Caiman*. *Quaternary International* 1-8 [doi: 10.1016/j.quaint.2012.03.018].

- Fundación Polar. 2007. *GeoVenezuela. Tomo II. Medio Físico y Recursos Ambientales*. Fundación Empresas Polar, Caracas.
- Gaffney ES, TM Scheyer, KG Johnson, J Bocquentin-Villanueva, OA Aguilera. 2008. Two New Species of the side necked turtle genus, *Bairdemys* (Pleurodira, Podocnemididae), from the Miocene of Venezuela. *Paläontologische Zeitschrift* 82:209-229.
- Galea F. 1985. Biostratigraphy and Depositional Environment of the Upper Cretaceous Eocene Santa Anita Group, (North Eastern Venezuela). *Tesis MSc, Free University press*, Amsterdam, 115 pp.
- Gardner AL. 2010. Order Pilosa Flower, 1883. En: Gardner AL (ed). *Mammals of South America: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats*. 1:157-168. University of Chicago Press, Chicago.
- Gaudin T, J Wible. 2006. The Phylogeny of Living and Extinct Armadillos: A Craniodental Analysis. En: Carrano MT, TJ Gaudin, RW Blob, JR Wible. (eds). *Amniote Paleobiology: Perspectives on the Evolution of Mammals, Birds and Reptiles*. 153-198. University of Chicago Press, Chicago.
- Geiger M, LAB Wilson, L Costeur, R Sánchez, MR Sánchez-Villagra. En revisión. Diversity and Growth in Giant Caviomorphs from the Northern Neotropics – A Study of Femoral Variation in *Phoberomys* (Rodentia).
- Gheerbrant E, P Tassy. 2009. L'Origine et l'Évolution des Éléphants. *Comptes Rendus Palevol* 8(2-3):281-294.
- Gillette DD, CE Ray. 1981. Glyptodonts of North America. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 40:1-251.
- Gingerich PD, DP Domning, CE Blane, MD Uhen. 1994. Cranial Morphology of *Protosiren fraasi* (Mammalia, Sirenia) from the Middle Miocene of Egypt: A New Study Using Computed Tomography. *Contributions from the Museum of Paleontology, The University of Michigan* 29(2):41-67.
- González de Juana C, de Arozena I, Picard X. 1980. *Geología de Venezuela y de sus Cuencas Petrolíferas*. Ediciones Foninves, Caracas.
- Hambalek N. 1993. *Palinoestratigrafía del Mioceno-Plioceno de la Región de Urumaco, Falcón Noroccidental*. Tesis Universidad Central de Venezuela, Caracas.
- Hambalek N, V Rull, E de Digiacomio, ML Diaz de Gamero. 1994. Evolución Paleoecológica y Paleoambiental de la Secuencia del Neógeno en el Surco de Urumaco. Estudio Palinológico y Litológico. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Geología* 191:7-19.
- Hansen J. 2008. Tipping Point: Perspective of a Climatologist. En: Fearn E. (ed). *State of the Wild 2008-2009: A Global Portrait of Wildlife, Wildlands, and Oceans*. Wildlife Conservation Society. Island Press. 6-15. http://pubs.giss.nasa.gov/docs/2008/2008_Hansen_1.pdf
- Hasson E. 2007. *Evolución y Selección Natural*. Colección Ciencia Joven 18, Eudeba, Buenos Aires.
- Head JJ, MR Sánchez-Villagra, O Aguilera. 2006. Past Colonization of South America by Trionychid Turtles: Fossil Evidence from the Neogene of Margarita Island, Venezuela. *Journal of Herpetology* 40:378-381.

- Hedberg HD. 1931. Cretaceous Limestones as Petroleum Source Rocks in Northwestern Venezuela. *American Association of Petroleum Geologists, Bulletin* 15(3):229-244.
- Hedberg HD. 1937. Foraminifera of the Middle Tertiary Carapita Formation of Northeastern Venezuela. *Journal of Paleontology* 11(8):661-697.
- Hedberg HD. 1937a. Stratigraphy of the Río Querecual section of northeastern Venezuela. *Geological Society of America, Bulletin* 48:1971-2024.
- Hedberg HD. 1937b. Estratigrafía de la sección del río Querecual en el noreste de Anzoátegui, Venezuela. *Boletín Geológico y Minero (Venezuela)* 1(2-4): 263-265 (English ed. p. 239-250).
- Hedberg HD, A Pyre. 1944. Stratigraphy of Northeastern Anzoátegui, Venezuela. *American Association of Petroleum Geologists, Bulletin* 28(1):1-28.
- Horovitz I, MR Sánchez-Villagra, OA Aguilera. 2011. *Phoberomys*, un Gigante entre Roedores. *Investigación y Ciencia* 413:58-63.
- Hsiou, AS, R Sánchez. 2011. New Materials from Snakes (Lepidosauria, Squamata) from the Miocene of Venezuela. IV. Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. San Juan, Provincia de Mendoza, Argentina.
- Husar SL. 1978. *Dugong dugon*. *Mammalian Species* 88:1-7.
- James PSBR. 1974. An Osteological Study of the Dugong *Dugong dugon* (Sirenia) from India. *Marine Biology* 27:173-184.
- Jaramillo C, C Hoorn, S Silva, F Leite, F Herrera, L Quiroz, R Dino. 2010. The Origins of the Modern Amazon Rainforest: Implications from the Palynological and Paleobotanical Record. En: Hoorn MC, FP Wesselingh. (eds). *Amazonia, Landscape and Species Evolution*. 317-334. Blackwell, Oxford.
- Johnson KG, MR Sánchez-Villagra, O Aguilera, 2009. The Oligocene-Miocene Transition on Coral Reef in the Falcón Basin (NW Venezuela). *Palaios* 24:59-69.
- Jung P. 1965. Miocene Mollusca from the Paraguana Peninsula, Venezuela. *Bulletins of American Paleontology* 49(223):360-652.
- Kellner AWA, JM Moody. 2003. Pterosaur (Pteranodontoidea, Pterodactyloidea) Scapulocoracoid from the Early Cretaceous of Venezuela. *Geological Society, London, Special Publications* 217:73-77.
- Kröger B, Vinther J, Fuchs D. 2011. Cephalopod origin and evolution: A congruent picture emerging from fossils, development and molecules. *Bioessays* 33(8):602-13.
- La Marca E. 1997. *Origen y Evolución Geológica de la Cordillera de Mérida*. Cuadernos Geográficos. Universidad de los Andes, Mérida.
- La Marca E. (ed.). 1997. Vertebrados Actuales y Fósiles de Venezuela. Listados de especies, y directorio de colecciones zoológicas, con una introducción a los ambientes fisiográficos y vegetales. *Serie Catálogo Zoológico de Venezuela, volumen 1*. Museo de Ciencia y Tecnología de Mérida. Edit. Venezolana, Mérida.
- Langston Jr W. 2008. Notes on a Partial Skeleton of *Mourasuchus* (Crocodylia, Nettosuchidae) from the Upper Miocene of Venezuela. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 66:125-143.
- Leriche M. 1938. Contribution à l'étude

- des poissons fossiles des pays riverains de la Méditerranée américaine (Venezuela, Trinité, Antilles, Mexique). *Mémoires de la Société Paléontologique Suisse* 61(1):1-42 p.
- Lasso CA, JC Señaris, LE Alonso, AL Flores (eds). 2006. *Evaluación rápida de la biodiversidad de los ecosistemas acuáticos en la confluencia de los ríos Orinoco y Ventuari, Estado Amazonas (Venezuela)*. RAP Bulletin of Biological Assessment, 30. University of Chicago Press, Chicago.
- Lieberman DE. 2009. *Homo floresiensis* from Head to Toe. *Nature* 459:41-42.
- Linares OJ. 1983. *Mamíferos Fósiles del Pleistoceno de Venezuela*. Museo Arqueológico de Quibor-Fundacultura, Lara.
- Linares OJ. 1998. *Mamíferos de Venezuela*. Editorial Sociedad Conservacionista Audubon de Venezuela y British Petroleum, Caracas.
- Linares OJ. 2004. Bioestratigrafía de la Fauna de Mamíferos de las Formaciones Socorro, Urumaco y Codore (Mioceno Medio–Plioceno Temprano) de la Región de Urumaco, Falcón, Venezuela. *Paleobiología Neotropical* 1:1-26.
- Loeblich AR, H Tappan 1964. Sarcodina, Chiefly «Thecamoebians» and Foraminiferida. En: Moore RC. (ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Part C, v. 1-2. Geological Society of America, Boulder. 900 pp., 1964.
- Loeblich AR, H Tappan 1987. *Foraminiferal Genera and Their Classification*, v. 1-2. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Lundberg JG, OJ Linares, ME Antonio, P Nass. 1988. *Phractocephalus hemiliopterus* (Pimelodidae, Siluriformes) from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela: a further case of evolutionary stasis and local extinction among South American fishes. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8:131-138.
- Macsotay O, R Campos Villarroel. 2001. *Moluscos representativos de la Plataforma de Margarita Venezuela. Descripción de 24 especies nuevas*. Editora Rivolta, Valencia.
- Macsotay O, T Peraza. 1997. Late Jurassic marine fossils from northern Venezuela. In: Muñoz J, N Gerardo (eds.). *VIII Congreso Geológico Venezolano* 8(II): 9-16.
- Malavé CML. 1994. Litofacies y Distribución del Carbono Orgánico y Fósforo en la Formación Colón, Cuenca de Maracaibo. *Trabajo Especial de Grado, Escuela de Geología., UCV, Caracas, 1994, 150 pp.*
- Martínez JI. 2009. La Historia Cenozoica del Fenómeno de El Niño. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 33:491-511.
- McDonald HG, G de Juliis. 2008. Fossil History of Sloths. En: Vizcaíno SF, WJ Loughry (eds). *The Biology of the Xenarthra*. 39-55. University Press of Florida, Gainesville.
- McFadden B. 2005. Fossil Horses – Evidence of Evolution. *Science* 307:1728-1730.
- McGowan C. 1993. *Dinosaurios y Dragones de Mar*. Editorial Crítica, Grijalbo Comercial, Barcelona.
- Mihaljevic M, C Klug, O Aguilera, T Lüthi, MR Sánchez-Villagra. 2010. Venezuelan Echinoids: Their Fossil Record and New Material from the Neogene. *Palaeontologia Electronica* 13(3):20A:36p. [http://palaeo-electronica.org/2010_3/224/index.html].

- Ministerio de Minas. 1952. Estudio Sistemático de los Foraminíferos Rotaliformes. *Boletín de Geología (Venezuela)* 2(4):7-230.
- Montero R, A Autino. 2009. *Sistemática y Filogenia de los Vertebrados con Énfasis en la Fauna Argentina*. 2 Edición. Tucumán, Argentina.
- Montoya E, V Rull. 2011. Gran Sabana Fires (SE Venezuela): A Paleoecological Perspective. *Quaternary Science Reviews* 30:3430-3444.
- Montoya E, V Rull, S Nogué. 2011. Early Human Occupation and Land Use Changes Near the Boundary of the Orinoco and the Amazon Basins (SE Venezuela): Palynological Evidence from El Paují Record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 310:413-426.
- Montoya E, V Rull, ND Stansell, BW Bird, S Nogué, T Vegas-Villarrúbia, MB Abbott, WA Díaz. 2011. Vegetation Changes in the Neotropical Gran Sabana (Venezuela) around the Younger Dryas Chron. *Journal of Quaternary Science* 26:207-218.
- Montoya E, V Rull, ND Stansell, MB Abbott, S Nogué, BW Bird, WA Díaz. 2011. Forest-Savanna-Morichal Dynamics in Relation to Fire and Human Occupation in the Southern Gran Sabana (SE Venezuela) During the Last Millennium. *Quaternary Research* 76:335-344.
- Moody J, J Maisey. 1994. New Cretaceous Marine Vertebrate Assemblages from North-Western Venezuela and Their Significance. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14(1):1-8.
- Mothé D, LS Avilla, M Cozzuol, GR Winck. 2011. Taxonomic Revision of the Quaternary Gomphotheres (Mammalia: Proboscidea: Gomphotheriidae) from the South American Lowlands. *Quaternary International*. [doi: 10.1016/j.quaint.2011.05.018].
- Náñez C, Malumián N. 2007. Foraminíferida. En: Camacho HH, MI Longobucco (eds). Los Invertebrados Fósiles. Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia» División Paleontología de Invertebrados. Fundación de Historia Natural Félix de Azara: Universidad Maimónides, 800 pp. Buenos Aires.
- Naples VA. 2003. Xenarthra. En: M. Hutchins, DG Kleiman, V Geist, MC McDade. (eds). *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, 2nd Edition. Volumes 12-16, Mammals I-V. 147-154. Farmington Hills, MI: Gale Group.
- NASA. 2012. Research News: NASA Finds 2011 Ninth Warmest Year on Record. National Aeronautics and Space Administration. Goddard Institute of Space Studies. www.giss.nasa.gov/research/news/20120119/
- Novas FE. 2006. *Buenos Aires, un Millón de Años Atrás*. Siglo XXI Editores, Buenos Aires.
- Ochsenius C. 1980. Cuaternario en Venezuela: Introducción a la Paleontología en el Norte de Sudamérica. Ediciones Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda, Coro. *Cuadernos Falconianos* (3):1-68.
- Odreman O, F Ricardi. 1992. Flora Paleozoica de la Región de Carache. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Geólogos* 45:33-41.
- Paolillo A, OJ Linares. 2007. Nuevos Cocodrilos Sebecosuchia del Cenozoico Sudamericano (Mesosuchia, Crocodylia). *Paleobiología Neotropical* (3):1-25.

- Paula Couto C de. 1979. *Tratado de Paleomastozoología*. Academia Brasileira de Ciencias, Río de Janeiro.
- PDVSA & INTEVEP. 2012. Código Estratigráfico de las Cuencas Petroleras de Venezuela. Comité Interfiliar de Estratigrafía y Nomenclatura (CIEN). Caracas. [<http://www.pdv.com/lexico/lexicoh.htm>]
- Pemberton SG, M Spila, AJ Pulham, T Saunders, JA MacEachern, D Robbins, IK Sinclair. 2001. *Ichnology and Sedimentology of Shallow to Marginal Marine Systems. Ben Nevis and Avalon Reservoirs, Jeanne d'Arc Basin*. Geological Association of Canada, St. John's, Newfoundland. Short Course Notes 15. 343 pp.
- Pérez LM, SF Genta Iturrería, M Griffin. 2010. Paleocological and Paleobiogeographic Significance of Two New Species of Bivalves in the Paraná Formation (late Miocene) of Entre Ríos Province, Argentina. *Malacologia* 53:61-76.
- Pérez LM, SF Genta Iturrería, M Griffin. 2011. Pectínidos de la Formación Paraná (Mioceno) Entre Ríos, Argentina. *Serie de Correlación Geológica* 27 (1), INSU-GEO, *Temas de Correlación Geológica* 1:66-75.
- Prado JL, MT Alberdi, B Sánchez, B Azanza, D Frassinetti. 2005. The Pleistocene Gomphotheriidae (Proboscidea) from South America. *Quaternary International* 126-128:21-30.
- Prevosti F, AD Rincón. 2007. A new Fossil Canid Assemblage from the late Pleistocene of Northern South America: The Canids of the Inciarte Asphalt Pit (Zulia, Venezuela), Fossil Record and Biogeography. *Journal of Paleontology* 81(5):1053-1065.
- Prevosti F, G Turazzini, A Chemisquy. 2010. Morfología Craneana en Tigres Dientes de Sable: Alometría, Función y Filogenia. *Ameghiniana* 47:239-256.
- Quiroz LI, LA Buatois, MG Mángano, CA Jaramillo, N Santiago. 2010. Is the trace fossil Macaronichnus an indicator of temperate to cold waters? Exploring the paradox of its occurrence in tropical coasts. *Geology* 38(7):651-654.
- Quiroz LI, CA Jaramillo. 2010. Stratigraphy and Sedimentary Environments of Miocene Shallow to Marginal Marine Deposits in the Urumaco Trough, Falcón Basin, Western Venezuela. En: Sánchez-Villagra MR, OA Aguilera, AA Carlini (eds). *Urumaco and Venezuelan Paleontology: The Fossil Record of the Northern Neotropics*. 153-172. Indiana University Press, Bloomington.
- Renz HH. 1948. Stratigraphy and Fauna of the Agua Salada Group, State of Falcón, Venezuela. *Geol. Soc. Amer., Memoir*. 32:219.
- Renz HH. 1957. Stratigraphy and Geologic History of Eastern Venezuela. *Geol. Rundschau* 45(3):728-759.
- Renz HH. 1962. Anzoátegui, Northeastern Venezuela. *Boletín Informativo, Asociación Venezolana Geol. Min. y Petr.* 5(4):89-108.
- Renz O. 1977. The Lithologic Units of the Cretaceous in Western Venezuela. *V Congreso Geológico Venezolano* 1:45-58.
- Renz O. 1982. *The Cretaceous Ammonites of Venezuela*. Maraven, Caracas.
- Rey O. 1990. *Análisis Comparativo y Correlación de las Formaciones Codore y La Vela, Estado Falcón*. Universidad Central de Venezuela, Tesis de Maestría, 162 p.

- Riff D, OA Aguilera. 2008. The World's Largest Gharials *Gryposuchus*: Description of *G. croizati* n. sp. (Crocodylia, Gavialidae) from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. *Paläontologische Zeitschrift* 82:178-195.
- Riff D, PSR Romano, GR Oliveira, OA Aguilera. 2010. Neogene Crocodile and Turtle Fauna in Northern South America. En: Hoorn C, FP Wesselingh. (eds). *Amazonia, Landscape and Species Evolution*. 259-280. Blackwell Publishing, Londres.
- Rincón AD. 2003. Los Mamíferos Fósiles del Pleistoceno de la Cueva del Zumbador, Estado Falcón, Venezuela. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología* 37:18-25.
- Rincón AD, G Parra, F Prevosti, M Alberdi, C Bell. 2009. A Preliminary Assessment of the Mammalian Fauna from the Pliocene-Pleistocene 'El Breal de Orocuá Locality', Monagas State, Venezuela. *Museum of Northern Arizona, Bulletin* 65:593-620.
- Rincón AD, R White, H McDonald. 2008. Late Pleistocene Cingulates (Mammalia: Xenarthra) from Mene de Inciarte Tar Pits, Sierra de Perijá, Western Venezuela. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28(1):197-207.
- Rincón A, F Prevosti, G Parra. 2011. New Saber-Toothed Cat Records (Felidae: Machairodontinae) for the Pleistocene of Venezuela, and the Great American Biotic Interchange. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31(2):468-478.
- Rodríguez SE. 1968. Estratigrafía y Paleontología del Mioceno en la Península de Paraguaná, Estado Falcón. *Bol. Inf. Asoc. Venez. Geol. Min. y Petrol.* 11(5):127-152.
- Royo y Gómez J. 1960. Características Paleontológicas y Geológicas del Yacimiento de Muaco, Edo. Falcón Con Industria Lítica Humana. *Memorias del III Congreso Geológico Venezolano* 2:501-504.
- Rull V. 1992. Successional Patterns of the Gran Sabana (Southeastern Venezuela) Vegetation during the last 5000 Years, and its Responses to Climatic Fluctuations and Fire. *Journal of Biogeography* 19:329-338.
- Rull V. 1999. A Palynological Record of a Secondary Succession after Fire in the Gran Sabana, Venezuela. *Journal of Quaternary Science* 14:137-152.
- Rull V. 2007. Holocene Global Warming and the Origin of the Neotropical Gran Sabana in the Venezuelan Guayana. *Journal of Biogeography* 34:279-288.
- Rull V. 2009. New Paleoecological Evidence for the Potential Role of Fire in the Gran Sabana, Venezuelan Guayana, and Implications for Early Human Occupation. *Vegetation History and Archaeobotany* 18:219-224.
- Sánchez TM. 2006. *La Historia de la Vida en Pocas Palabras*. Centro de Investigaciones Paleobiológicas, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, CIPAL. 200pp. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Sánchez-Villagra MR. (ed). 2006. Vertebrate Fossils from the Venezuelan Neogene: Contributions on Neotropical Palaeontology. *Journal of Systematic Palaeontology* 4(3):211-306.
- Sánchez-Villagra MR. 2011. Missing Links – Zeugnisse der Vergangenheit. En: Reyer U, P Schmid-Hempel. (eds). *Darwins langer Arm-Evolutionstheorie Heute*. 51-63. Vdf Verlag, Zürich.

- Sánchez-Villagra MR. 2012. *Embryos in Deep Time*. University of California Press, San Francisco.
- Sánchez-Villagra MR, JA Clack. (eds). 2004. Fossils of the Castillo Formation, Venezuela: Contributions on Neotropical Palaeontology. *Special Papers in Palaeontology* 71:112pp.
- Sánchez-Villagra MR, OA Aguilera. 2006. Neogene Vertebrates from Urumaco, Falcón State, Venezuela: Diversity and Significance. *Journal of Systematic Palaeontology* 4:213-220.
- Sánchez-Villagra MR, OA Aguilera. 2008. Vertebrate Palaeontology in Venezuela. *Paläontologische Zeitschrift* 82:103-245.
- Sánchez-Villagra MR, OA Aguilera, A Carlini. (eds). 2010. *Urumaco and Venezuelan Paleontology: The Fossil Record of the Northern Neotropics*. Indiana University Press.
- Sánchez-Villagra MR, RJ Burnham, DC Campbell, RM Feldmann, ES Gaffney, RF Kay, R Lozán, R Purdy, JGM Thewissen. 2000. A Near-Shore Marine Fauna and Flora from the Early Neogene of Northwestern Venezuela. *Journal of Paleontology* 74:957-968.
- Sánchez-Villagra MR, W Brinkmann, R Lozán. 2008. The Palaeozoic and Mesozoic Vertebrate Record of Venezuela: An Overview, Summary of Previous Discoveries and Report of a Mosasaur from the La Luna Formation (Cretaceous). *Paläontologische Zeitschrift* 82(2):113-124.
- Sánchez-Villagra MR, OA Aguilera, I Horovitz. 2003. The Anatomy of the World's Largest Extinct Rodent. *Science* 301:1708-1710.
- Savage RJG, DP Domning, JGM Thewissen. 1994. Fossil Sirenia of the West Atlantic and Caribbean Region. V. The Most Primitive Known Sirenian, *Prorastomus sirenioides*, Owen, 1855. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14(3):427-449.
- Schaub S. 1935. Säugetierfunde aus Venezuela und Trinidad. *Abhandlungen der Schweizerischen Paläontologischen Gesellschaft* 55:1-21.
- Scheyer TM, JW Moreno-Bernal. 2010. Fossil Crocodylians from Venezuela in the Context of South American Faunas. 192-213. En: Sánchez-Villagra MR, OA Aguilera, AA Carlini. (eds). *Urumaco and Venezuelan Palaeontology: The Fossil Record of the Northern Neotropics*. Indiana University Press, Bloomington.
- Scheyer TM, MR Sánchez-Villagra. 2007. Carapace Bone Histology in the Giant Pleurodiran Turtle *Stupendemys geographicus*: Phylogeny and Function. *Acta Palaeontologica Polonica* 52(1):137-154.
- Scillato-Yané GJ, AA Carlini. 1998. Un Gigantesco Gliptodonte en los Alrededores de la Ciudad de La Plata. *Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata (UNLP), Museo*. 2(11):45-48.
- Scillato-Yané GJ, AA Carlini, EP Tonni, JI Noriega. 2005. Paleobiogeography of the Late Pleistocene Pampatheres of South America. *Journal of South American Earth Sciences* 20:131-138.
- Scillato-Yané GJ 1977. Sur quelques Glyptodontidae Nouveaux (Mammalia, Edentata) du Déséadien (Oligocène Inférieur) de Patagonie (Argentine). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 487:249-260.

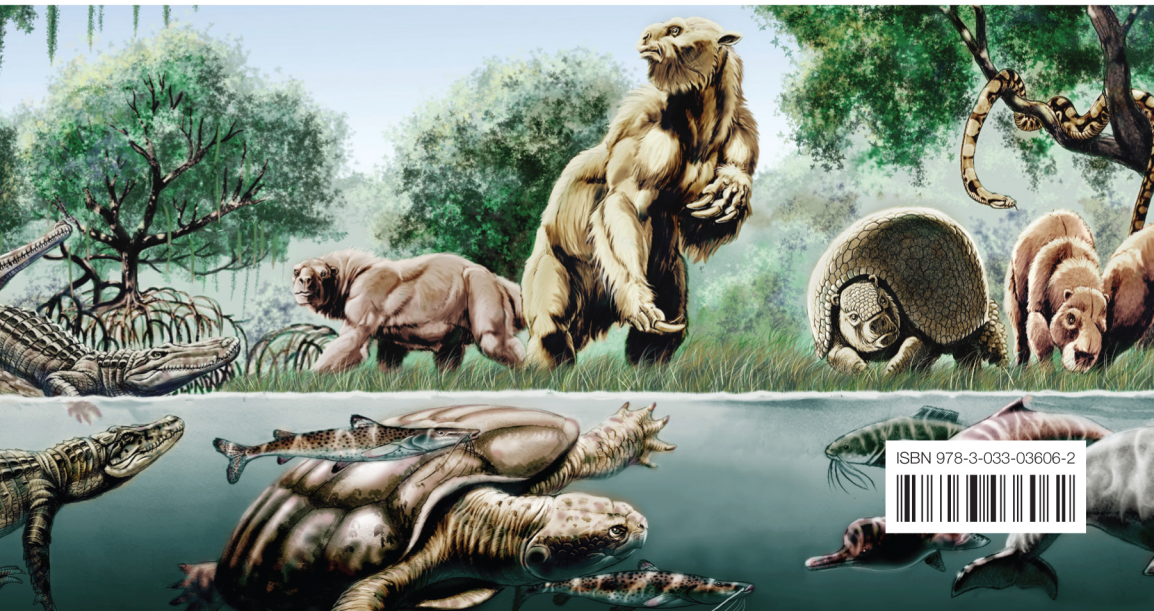
- Sellier de Civrieux JM. 1952. Estudio de la Microfauna de la Sección-tipo del Miembro Socuy de la Formación Colón, Distrito Mara, Estado Zulia. *Boletín de Geología (Venezuela)* 2(5):231-310.
- Silva Taboada G, W Suárez Duque, S Díaz Franco. 2007. *Compendio de los Mamíferos Terrestres Autóctonos de Cuba Vivos y Extintos*. Museo Nacional de Historia Natural, La Habana.
- Simpson GG, C de Paula Couto. 1957. The Mastodonts of Brasil. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 112(2):125-190.
- Simpson GG. 1947. A Miocene Glyptodont from Venezuela. *American Museum Novitates* (1368):1-10.
- Simpson GG. 1985. *Fósiles e Historia de la Vida* (Edición en Castellano). Prensa Científica, Barcelona.
- Soibelzon LH. 2004. Revisión Sistemática de los Tremarctinae (Carnivora, Ursidae) Fósiles de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6(1):107-133.
- Soibelzon LH, AD Rincón. 2007. The Fossil Record of the Short-faced Bears (Ursidae, Tremarctinae) from Venezuela. Systematic, Biogeographic, and Paleocological Implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*. 231(3):423-452.
- Spath LF. 1925. On Upper Albian Ammonoidea from Portuguese East Africa. *Annals Transvaal Museum* 11(3):179-200.
- Stainforth RM. 1971. La Formación Carapita de Venezuela Oriental. *IV Congreso Geológico Venezolano, Caracas 1969, Memorias* 1:433-463.
- Steel R. 1989. *Crocodiles*. Christopher Helm, London. 198 pp.
- Stefen C. 2003. *Hydrodamalis gigas* (Mammalia, Sirenia, Digongidae) Material in the Museum für Tierkunde Dresden. *Zoologische Abhandlungen (Dresden)* 53:205-214.
- Superina M, W Loughry. 2011. Life on the Half-Shell: Consequences of a Carapace in the Evolution of Armadillos (Xenarthra, Cingulata). *Journal of Mammalian Evolution* 19:217-224.
- Szabadics Roka M. 1997. *Arqueología de la Prehistoria de Venezuela*. Publicaciones de la Gobernación del Estado Aragua, Maracay.
- Turner A, M Antón. 1997. *The Big Cats and their Fossil Relatives. An Illustrated Guide to their Evolution and Natural History*. Columbia University Press, New York.
- Uhen MD, AG Coates, CA Jaramillo, C Montes, C Pimiento, A Rincón, N Strong, J Velez-Juarbe. 2010. Marine Mammals from the Miocene of Panama. *Journal of South American Earth Sciences* 30:167-175.
- Useche A, I Fierro 1969. Geología de la Región de Pregonero, Estados Táchira y Mérida. *IV Congreso Geológico Venezolano, Caracas* 2:963-998.
- Valeris C, T Barros. 2011. *The Crocodiles of the Santa Rosa River, Venezuela*. LAP Lambert Academic Publishing.
- Vélez-Juarbe J, CA Brochu, H Santos. 2007. A Gharial from the Oligocene of Puerto Rico: Transoceanic Dispersal in the History of a Non-Marine Reptile. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 274:1245-1254.

- Von Ihering HI. 1927. *Die Geschichte des Atlantischen Ozeans*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Vucetich MG, AA Carlini, O Aguilera, MR Sánchez-Villagra. 2010. The Tropics as Reservoir of Otherwise Extinct Mammals: the Case of Rodents from a New Pliocene Faunal Assemblage from Northern Venezuela. *Journal of Mammalian Evolution* 17:265-273.
- Walker W, D Ward. 2004. *Manual de Identificación de Fósiles*. Ediciones Omega, Barcelona.
- Walsh SA, R Sánchez. 2008. The First Cenozoic Fossil Bird from Venezuela. *Paläontologische Zeitschrift* 82(2):105-112.
- Wermuth H, R Mertens. 1996. *Schildkröten, Krokodile, Brückenechsen*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Wetzel RM, AL Gardner, KH Redford, JF Eisenberg. 2007. Order Cingulata Illiger, 1811. En: Gardner AL. (ed.), *Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats*. 128-157. Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- Wheeler CB. 1963. Oligocene and Lower Miocene Stratigraphy of Western and Northeastern Falcón Basin, Venezuela. *American Association of Petroleum Geologists, Bulletin* 47(1):35-68.
- Winkler JD, MR Sánchez-Villagra. 2006. A Nesting Site and Egg Morphology of a Miocene Turtle from Urumaco, Venezuela: Direct Evidence of Marine Adaptations in Pelomedusoides. *Palaeontology* 49(3):641-646.
- Yoris F. 1985. Revisión de la Estratigrafía del Cretáceo Inferior al Sur y Este de la Serranía del Interior, Venezuela Nororiental. En: Espejo A, JH Rios, NP de Bellizzia. (eds). *VI Congreso Geológico Venezolano, Caracas, Memorias* 2:1343-1393.
- Zurita AE, AA Carlini, D Gillette, R Sánchez. 2011. Late Pliocene Glyptodontinae (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae) of South and North America: Morphology and Paleobiogeographical Implications in the GABI. *Journal of South American Earth Sciences* 31(2-3):178-185.
- Zurita AE, EV Oliveira, P Toriño, SM Rodríguez-Bualó, GJ Scillato-Yané, C Luna, J Krapovickas. 2011. On the Taxonomic Status of Some Glyptodontidae (Mammalia, Xenarthra, Cingulata) from the Pleistocene of South America. *Annales de Paléontologie* 97:63-83.



Venezuela Paleontológica

Los fósiles son testimonios directos del pasado. Su estudio enriquece nuestra comprensión de los procesos que han llevado a la actual biodiversidad del planeta ¿Qué explicaciones científicas podemos encontrar para entender la naturaleza que nos rodea? Venezuela tiene mucho que ofrecer al entendimiento de la evolución biológica, gracias a nuevos descubrimientos en todo su territorio. Estos son tratados por diversos especialistas en 22 capítulos profusamente ilustrados y claramente expuestos.



ISBN 978-3-033-03606-2

