

SECRETARÍA DE EDUCACIÓN PÚBLICA DEL ESTADO DE PUEBLA

TECNOLÓGICO NACIONAL DE MÉXICO INSTITUTO TECNOLÓGICO SUPERIOR DE ZACAPOAXTLA

SUBDIRECCIÓN DE POSGRADO E INVESTIGACIÓN

Respuesta de las comunidades de microvertebrados a los cambios
climáticos durante el Pleistoceno en la localidad paleontológica de Santa
Lucía, México.

Tesis

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS AMBIENTALES

Presenta:

BIOL. JOSÉ OMAR MORENO FLORES

Director de tesis: Dr. Guillermo A. Woolrich Piña

Codirector: Dr. José Alberto Cruz Silva

**Asesores externos: M en C. Felisa Josefina Aguilar Arellano
Dr. Joaquín Arroyo Cabrales**

Zacapoaxtla, Puebla

junio 2025



SECRETARÍA DE EDUCACIÓN PÚBLICA DEL ESTADO DE PUEBLA

TECNOLÓGICO NACIONAL DE MÉXICO INSTITUTO TECNOLÓGICO SUPERIOR DE ZACAPOAXTLA

SUBDIRECCIÓN DE POSGRADO E INVESTIGACIÓN

Respuesta de las comunidades de microvertebrados a los cambios
climáticos durante el Pleistoceno en la localidad paleontológica de Santa
Lucía, México.

Tesis

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS AMBIENTALES

Presenta:

BIOL. JOSÉ OMAR MORENO FLORES

Director de tesis: Dr. Guillermo A. Woolrich Piña

Codirector: Dr. José Alberto Cruz Silva

**Asesores externos: M en C. Felisa Josefina Aguilar Arellano
Dr. Joaquín Arroyo Cabrales**

Zacapoaxtla, Puebla junio 2025

AUTORIZACIÓN PARA LA IMPRESIÓN DE TRABAJO DE TESIS

Zacapoaxtla, Puebla, **10/junio/2025**

**JOSÉ OMAR MORENO FLORES
PRESENTE**

Por este medio se le informa que debido a la entrega completa de los documentos requeridos para realizar los trámites de titulación:

Documentos	Entregado
Constancia de avance de créditos y promedio	Sí
Comprobante fiscal electrónico de pago por concepto de trámites administrativos de titulación	Sí
Propuesta de jurado (3 miembros)	Sí
Solicitud para expedir carta de Autorización de Impresión de Tesis, emitida por comité tutorial	Sí
Trabajo de Tesis	Sí
Constancia de Acreditación del Programa de Lenguas Extranjeras	Sí

Y una vez revisados y cotejados, se le autoriza la impresión de su trabajo de tesis, titulado **"Respuesta de las Comunidades de Microvertebrados a los cambios climáticos durante el Pleistoceno en la localidad paleontológica de Santa Lucía, México"**.

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE

*Excelencia en Educación Tecnológica
"Hacia la excelencia, con calidad humana y calidad integral"*


ROSARIO HAYDEÉ GARCÍA PÉREZ
SUBDIRECCIÓN DE POSGRADO E INVESTIGACIÓN



Ccp. Archivo.

Carretera Acuaco-Zacapoaxtla, km 8, Col. Totoltepec, Zacapoaxtla, Puebla
C.P. 73680 Tel. 233 317 5000, e-mail: dir_dzacapoaxtla@tecnm.mx
tecnm.mx | zacapoaxtla.tecnm.mx



Educación
Secretaría de Educación Pública



INSTITUTO TECNOLÓGICO
NACIONAL DE MÉXICO



Instituto Tecnológico Superior de Zacapoaxtla
Dirección Académica
Subdirección de Posgrado e Investigación

Zacapoaxtla, Puebla, 09/junio/2025

Asunto: Autorización de impresión de tesis.

JOSÉ OMAR MORENO FLORES
MAESTRANTE DE CIENCIAS AMBIENTALES ITSZ
PRESENTE

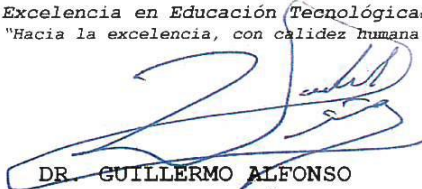
Por este medio le comunicamos que su trabajo titulado: **“Respuesta de las comunidades de microvertebrados a los cambios climáticos durante el Pleistoceno en la localidad paleontológica de Santa Lucía, México)”**, fue presentado a nuestra consideración y ha sido aprobado para que se lleve a cabo la impresión definitiva del mismo.

Sin otro particular, nos despedimos deseándole éxito en la etapa final de su titulación.

A T E N T A M E N T E

Excelencia en Educación Tecnológica.

"Hacia la excelencia, con calidez humana y calidad integral"



DR. GUILLERMO ALFONSO
WOOLRICH PIÑA



DR. JOSÉ ALBERTO CRUZ
SILVA



DRA. MARTHA ANAHÍ
GÚIZADO RODRÍGUEZ

Cep. Archivo



2025
Año de
La Mujer
Indígena

Carretera Acuaco-Zacapoaxtla, km 8, Col. Totoltepec, Zacapoaxtla, Puebla C.P. 73680
Tel 233 317 5000, ext. 503 e-mail: guillermo.wo@zacapoaxtlatecnm.mx



Instituto Tecnológico Superior de
Zacapoaxtla
Dirección Académica
Subdirección de Posgrado e Investigación
Zacapoaxtla, Puebla a 6 de junio de 2025

Asunto: Carta de Cesión de Derechos del Proyecto de Tesis Individual.

Mtra. Rosario Haydee García Pérez
Subdirectora de Posgrado e Investigación
PRESENTE

El que suscribe C. **José Omar Moreno Flores**, egresado de la Maestría en Ciencias Ambientales, clave **MCAMB-2012-08**, con número de matrícula **23ZPM008**, manifiesto ser el autor intelectual del presente trabajo, teniendo como Director de Tesis al **Dr. Guillermo Alfonso Woolrich Piña**, cediendo los derechos del trabajo titulado **“Respuesta de las comunidades de microvertebrados a los cambios climáticos durante el Pleistoceno en la localidad paleontológica de Santa Lucía”** al Instituto Tecnológico superior de Zacapoaxtla para su difusión con fines académicos y de investigación.

Por lo anterior, no tengo inconveniente en extender la presente Carta de Cesión de Derechos para los fines que correspondan y en total cumplimiento a los Lineamientos para la Operación de Estudios de Posgrado del Tecnológico Nacional de México aplicables.

ATENTAMENTE



José Omar Moreno Flores



2025
Año de
La Mujer
Indígena

Carretera Acuaco-Zacapoaxtla, km 8, Col. Totoltepec, Zacapoaxtla, Puebla C.P.
73680



AGRADECIMIENTOS

Gracias al Instituto Tecnológico Superior de Zacapoaxtla, que, a través del Programa de Maestría en Ciencias Ambientales, me abrió sus puertas para continuar con mi desarrollo profesional y personal.

Al Dr. Guillermo A. Woolrich Piña por aceptarme como estudiante, ser guía académica y personal, brindándome su apoyo desde el primer momento con sus consejos; por abrir las puertas de su casa y recibirme como un miembro más de su familia.

Al Dr. José Alberto Cruz Silva por brindarme su apoyo incondicional en todo momento, por ser una guía académica y confiar en que puedo lograr las cosas. Agradezco los consejos tan acertados y, sobre todo, la amistad que se ha construido.

A la Dra. Martha Anahí Güizado Rodríguez por formar parte del comité, por sus valiosos consejos que permitieron el desarrollo de este trabajo, así como su gran apoyo y amistad durante este periodo.

A la M. en C. Felisa Josefina Aguilar Arellano por brindarme la oportunidad de seguir en el campo de la paleontológica, su confianza y apoyo otorgado a lo largo del desarrollo de este trabajo, además de los consejos que siempre me ayudaron para la parte académica y personal.

Al Dr. Ángel Alejandro Ramírez Velazco por su amistad y todo su apoyo durante la realización del trabajo, su tiempo y consejos fueron fundamentales para finalizarlo.

Al Dr. Joaquín Arroyo Cabrales por su colaboración, tiempo, consejos y observaciones que ayudaron a pulir el desarrollo de este trabajo.

Al Dr. Eduardo Corona Martínez cuyos consejos siempre aportaron de manera positiva para la realización de este trabajo.

A mis compañeros y amigos de la maestría por ser una fuente de apoyo, diversión y motivación para continuar con el proceso de formación.

A mis amigos y compañeros del Centro de Investigación Paleontológica Quinametzin, quienes comparten la pasión por la paleontología y me ayudaron en todo momento durante este trabajo. Gracias por el apoyo y los momentos de diversión.

A mis padres por la educación que me brindaron, gracias a todos los esfuerzos y sacrificios que hicieron para que yo pudiera seguir adelante, les agradezco mucho. A mis hermanos que me han apoyado y siempre hacen las cosas más divertidas. A Margarita, por siempre estar ahí para que pudiera salir adelante.

Infinitas gracias a quien ha sido el pilar fundamental en el ámbito personal y académico, a lo largo de casi 15 años. Adriana, todo mi amor y admiración, sin ti nada de esto habría sido posible.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT.....	2
1.INTRODUCCIÓN.....	3
2.ANTECEDENTES	5
2.1 Los Microvertebrados como proxys ambientales	6
3.JUSTIFICACIÓN	7
4.OBJETIVOS.....	7
5.HIPÓTESIS	8
6.MATERIAL Y MÉTODOS	8
6.1 Área de estudio	8
6.2 Colecta e identificación del material paleontológico.....	11
6.3 Análisis de los cambios en comunidades	14
7.RESULTADOS.....	16
7.1 Total de restos identificados y número mínimo de individuos ...	16
7.2 Sistemática paleontológica	19
7.3 Análisis de diversidad	134
8.DISCUSIÓN	142
8.1 Diversidad dentro de la cuenca de México	142
8.2 Paleoecología y microvertebrados en México	142
8.3 Variables ambientales y la estructura de las comunidades de microvertebrados	143
8.4 Reconstrucción paleoambiental de la localidad paleontológica de Santa Lucía	144
9. CONCLUSIONES	146
10. REFERENCIAS	147

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de la localidad paleontológica de Santa Lucía (AIFA)	8
Figura 2. Sitios de hallazgos con megafauna	9
Figura 3. Polígono de la localidad paleontológica de Santa Lucía.....	9
Figura 4. Columna estratigráfica de la localidad paleontológica de Santa Lucía.....	10
Figura 5. Capa estratigráfica de la localidad paleontológica de Santa Lucía	11
Figura 6. Excavaciones del material fósil.....	12
Figura 7. Separación del material fósil.....	13
Figura 8. Preparación de material fósil.....	13
Figura 9. Total de restos de microvertebrados y grupos encontrados.....	16
Figura 10. Comparativa del total de restos de los microvertebrados.....	19
Figura 11. Elementos fósiles del género <i>Ambystoma</i> sp.....	21
Figura 12. Elementos fósiles de <i>Ambystoma mexicanum</i>	23
Figura 13. Elementos fósiles de <i>Ambystoma velasci</i>	25
Figura 14. Elementos pertenecientes a la familia Bufonidae	27
Figura 15. Elementos identificados como <i>Spea</i> sp.	30
Figura 16. Restos fósiles de <i>Lithobates</i> sp.	33
Figura 17. Fragmento de mandíbula izquierda de <i>Sceloporus</i> sp.....	36
Figura 18.- Vérttebras del tronco, <i>Thamnophis</i> sp.....	38
Figura 19.- Vérttebras del tronco, <i>Crotalus</i> sp.	39
Figura 20. Placa costal de <i>Gopherus</i> sp.....	40
Figura 21. Placas del género <i>Kinosternon</i> sp.	42
Figura 22. Restos óseos de <i>Branta</i> sp.....	43
Figura 23. Elementos correspondientes a <i>Anser</i> sp.	47
Figura 24. Restos óseos de <i>Anas</i> sp.....	50
Figura 25. Restos pertenecientes a <i>Aix</i> sp.....	52
Figura 26. Restos identificados como <i>Aythya</i> sp.	55
Figura 27. Restos fósiles de <i>Oxyura</i> sp.	58

Figura 28. Restos óseos de <i>Meleagris</i> sp.....	61
Figura 29. Elementos fósiles de <i>Podilymbus</i> sp.	64
Figura 30. Restos fósiles de <i>Podiceps</i> sp.....	70
Figura 31. Restos fósiles de <i>Tachybaptus</i> sp.	76
Figura 32. Restos fósiles de <i>Rallus</i> sp.	80
Figura 33. Elementos fósiles de <i>Gallinula</i> sp.....	82
Figura 34. Restos fósiles de <i>Fulica</i> sp.....	85
Figura 35. Restos fósiles de <i>Pluvialis</i> sp.	87
Figura 36. Restos fósiles de <i>Larus</i> sp.	89
Figura 37. Elementos fósiles de <i>Calidris</i> sp.	92
Figura 38. Elementos fósiles de <i>Numenius</i> sp.	94
Figura 39. Restos fósiles de <i>Tringa</i> sp.....	96
Figura 40. Restos fósiles de <i>Phoenicopterus</i> sp.	99
Figura 41. Elementos pertenecientes a <i>Mycteria</i> sp.	101
Figura 42. Coracoides derecho de <i>Pelecanus</i> sp.	102
Figura 43. Coracoides derecho de <i>Ardea</i> sp.	103
Figura 44. Restos fósiles de <i>Phalacrocorax</i> sp.	105
Figura 45. Coracoides derecho de Accipitridae.....	107
Figura 46. – Falange ungueal derecha del segundo dígito, <i>Buteo</i> sp.....	108
Figura 47. Restos fósiles de <i>Cathartes</i> sp.....	109
Figura 48. Fragmento de esternón de Falconidae.....	110
Figura 49. Fragmento de esternón de Strigidae	111
Figura 50. Húmeros fósiles de Passeriformes	113
Figura 51. Fragmento de hemimandíbula izquierda de <i>Neotoma</i> sp.	114
Figura 52. Elementos fósiles de <i>Peromyscus</i> sp.	115
Figura 53. Fragmentos de hemimandíbulas de <i>Sigmodon</i> sp.	117
Figura 54. Restos fósiles de <i>Dipodomys</i> sp.....	118
Figura 55. Restos fósiles de <i>Cratogeomys</i> sp.....	121

Figura 56. Fémur izquierdo fósil de <i>Thomomys</i> sp.	122
Figura 57. Restos fósiles pertenecientes a <i>Ictidomys</i> sp.	124
Figura 58. Restos fósiles de <i>Xerospermophilus</i> sp.	125
Figura 59. Fragmento de maxilar de <i>Sylvilagus</i> sp.	126
Figura 60. Restos pertenecientes a <i>Lepus</i> sp.	128
Figura 61. Húmero izquierdo de <i>Lasiurus</i> sp.	129
Figura 62. Húmero izquierdo de Phyllostomatidae indeterminado	130
Figura 63. Restos pertenecientes a <i>Vulpes</i> sp.	132
Figura 64. Húmero derecho de <i>Taxidea</i> sp.	133
Figura 65. Índices de disimilitud aplicado a los microvertebrados	134
Figura 66. Análisis de clúster aplicado a los microvertebrados	135
Figura 67. Variaciones climáticas durante los últimos 30 mil años.	135
Figura 68. Índices de disimilitud aplicado a los anfibios	136
Figura 69. Análisis de clúster aplicado a los anfibios.	136
Figura 70. Índices de disimilitud aplicado a los reptiles	137
Figura 71. Análisis de clúster aplicado a los reptiles.	138
Figura 72. Índices de disimilitud aplicado a las aves	139
Figura 73. Análisis de clúster aplicado a las aves.	139
Figura 74. Índices de disimilitud aplicado a los mamíferos	140
Figura 75. Análisis de clúster aplicado a los mamíferos	140

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1.- Colecciones osteológicas de referencia consultadas	14
Tabla 2. - Número mínimo de individuos de taxones por capa estratigráfica	16

RESUMEN

Los microvertebrados son aquellos individuos que en vida adulta llegan a pesar entre 2 g hasta 5 kg. Presentan restricciones ecológicas y rangos de distribución estrechos, son buenos indicadores ambientales dentro de los ecosistemas, lo que permite utilizarlos para las reconstrucciones paleoambientales y paleoclimáticas de yacimientos paleontológicos. Pocos estudios han utilizado en conjunto grupos fósiles de microvertebrados; para reconstruir paleoambientes; y en menor medida, incorporar los cambios en las comunidades a través del tiempo, sin embargo, un análisis integral ayudaría a entender los procesos de respuesta de las especies a las variaciones climáticas a través del tiempo. La localidad paleontológica de Santa Lucía nos ha permitido registrar la presencia de microvertebrados fósiles en distintos horizontes, con dataciones que los sitúan a partir de los 30 000 años hasta el presente. Esta localidad se encuentra en el municipio de Zumpango, Estado de México y en sus 3700 hectáreas, se cuenta con más de 500 puntos de excavación donde se encontraron restos de megafauna. Del total de sitios excavados hasta el momento, 78 tienen presencia de microvertebrados. Se han identificado anfibios con cuatro familias (Ambystomatidae, Bufonidae, Scaphiropodidae, Ranidae) y tres géneros (*Ambystoma*, *Spea* y *Lithobates*); reptiles con cinco familias (Testudinidae, Kinosternidae, Phrynosomatidae, Natricinae, Viperidae) y cinco géneros (*Gopherus*, *Kinosternon*, *Sceloporus*, *Thamnophis*, *Crotalus*); aves con 14 familias (Anatidae, Podicipedidae, Rallidae, Recurvirostridae, Charadriidae, Scolopacidae, Laridae, Ciconiidae, Phalacrocoracidae, Phoenicopteridae, Pelecanidae, Ardeidae, Cathartidae, Accipitridae); mamíferos con 10 familias (Cricetidae, Heteromyidae, Sciuridae, Geomyidae, Leporidae, Vespertilionidae; Phyllostomidae, Canidae, Procyonidae, Mustelidae) y 14 géneros (*Neotoma*, *Sigmodon*, *Peromyscus*, *Dipodomys*, *Ictidomys*, *Xerospermophilus*, *Thomomys*, *Cratogeomys*, *Sylvilagus*, *Lepus*, *Lasiurus*, *Vulpes*, *Taxidea*). Se analizó el recambio de especies a través del tiempo en las comunidades fósiles a través del tiempo, mediante los índices de disimilitud de Bray-Curtis y Jaccard, se determinaron cambios significativos en la composición de las comunidades de los microvertebrados presentes en la localidad paleontológica de Santa Lucía durante el Pleistoceno y Holoceno, las cuales respondieron factores climáticos. La precipitación parece ser, la variable que moldeó la estructura de las comunidades de microvertebrados a través del tiempo, posiblemente a que el ambiente de depósito es un paleolago. Gracias a la asociación faunística de microvertebrados y su respuesta ante las fluctuaciones ambientales, principalmente con la precipitación, podemos inferir la historia del lago el cual era extenso, profundo y de agua dulce en un principio. Posteriormente pasó a ser un lago somero, salobre y con una marcada estacionalidad, con fluctuaciones ambientales que lo llevaron de climas fríos y secos a cálidos y húmedos.

ABSTRACT

Microvertebrates are organisms that present a weight between 2 g and 5 kg when they are adults. They present ecological restrictions and narrow distribution ranges. They are good environmental indicators within ecosystems, allowing them to be used for paleoenvironmental and paleoclimatic reconstructions of paleontological sites. Few studies have used different fossil groups of microvertebrates together to reconstruct paleoenvironments, and studies that incorporate changes in communities over time are scarcer. However, a comprehensive analysis would help us to understand species' response processes to climatic variations over time. The paleontological site of Santa Lucía has allowed us to record the presence of fossil microvertebrates in different time periods, with dates ranging from 30,000 years ago to the Present. This site is located in the municipality of Zumpango, State of Mexico, within 3,700 hectares and more than 500 excavation sites where megafauna remains have been found. Of the total of sites excavated to date, only 78 present microvertebrates records. Amphibians have been identified with four families (Ambystomatidae, Bufonidae, Scaphiropodidae, Ranidae) and three genera (*Ambystoma*, *Spea* and *Lithobates*); reptiles are presented by five families (Testudinidae, Kinosternidae, Phrynosomatidae, Natricinae, Viperidae) and five genera (*Gopherus*, *Kinosternon*, *Sceloporus*, *Thamnophis*, *Crotalus*); birds with 14 families (Anatidae, Podicipedidae, Rallidae, Recurvirostridae, Charadriidae, Scolopacidae, Laridae, Ciconiidae, Phalacrocoracidae, Phoenicopteridae, Pelecanidae, Ardeidae, Cathartidae, Accipitridae); mammals with 10 families (Cricetidae, Heteromyidae, Sciuridae, Geomyidae, Leporidae, Vespertilionidae; Phyllostomidae, Canidae, Procyonidae, Mustelidae) and 14 genera (*Neotoma*, *Sigmodon*, *Peromyscus*, *Dipodomys*, *Ictidomys*, *Xerospermophilus*, *Thomomys*, *Cratogeomys*, *Sylvilagus*, *Lepus*, *Lasiurus*, *Vulpes*, *Taxidea*). The species turnover in the fossil communities over time was analyzed using the Bray-Curtis and Jaccard dissimilarity indices. We found significant changes in the composition of the microvertebrate communities present at the paleontological locality of Santa Lucía between the Pleistocene and Holocene, which responded to climatic factors. Precipitation was the variable that affected the structure of microvertebrate communities over time, surely because we are in a paleolake deposit. Due to the faunal association of microvertebrates and their response to environmental fluctuations, mainly precipitation, we can infer the history of the lake, which was extensive, deep, and freshwater in the beginning, after that, became a shallow, brackish, and with a marked seasonality lake, with environmental fluctuations that took it from cold and dry climates to warm and humid.

1.- INTRODUCCIÓN.

Actualmente, los ecosistemas se encuentran bajo una gran presión ocasionada por la interferencia humana; factores como el cambio de uso de suelo, la destrucción de hábitat, contaminación y el cambio climático, alteran drásticamente las comunidades (Kelley & Dietl, 2022; Dillon *et al.*, 2022). La combinación de estos factores puede conducir a tasas de extinción (Blois *et al.*, 2013), o en el mejor de los casos, llega a causar disminución en la abundancia, provocando alteraciones en procesos ecológicos importantes para el correcto funcionamiento del hábitat (Pozo-Montuy *et al.*, 2019).

Diferentes factores ambientales operan en distintas escalas espaciales y temporales, inclusive, dentro de un mismo grupo taxonómico una especie en particular puede responder a un conjunto de variables o características del medio distinto a otras especies. El clima es el factor determinante en la distribución de especies (Peterson *et al.*, 2011), debido a que los organismos viven bajo cierto límite de tolerancia climática. La ciclicidad climática afecta los procesos etológicos, reproductivos y fisiológicos de los organismos, por lo que, el cambio climático puede tener impactos negativos a cualquier nivel en la biodiversidad (PNUD, 2016).

En México y a nivel global se reconoce que el cambio climático ha provocado modificaciones a largo plazo en las temperaturas y patrones en el clima, que junto al cambio de uso de suelo y la deforestación, es uno de los principales responsables de la pérdida de diversidad y ecosistemas (Guzmán-Santiago *et al.*, 2023). Las investigaciones en el área de paleoecología, ofrece nuevos enfoques para anticipar las respuestas de la biodiversidad y los ecosistemas ante el cambio climático, revelando mecanismos ecológicos y evolutivos que han dado forma a los patrones de diversidad pasados y actuales (Fordham *et al.*, 2020).

La paleobiología de la conservación tiene como objetivo abordar el problema de la pérdida de biodiversidad. Generando conocimiento a partir del registro fósil (sedimentos y otros archivos naturales) para complementar las políticas y prácticas que protegen la biodiversidad (Kelley & Dietl, 2022). Los archivos paleontológicos revelan el colapso, recuperación y variación en los ecosistemas en respuesta a los cambios climáticos, permitiendo el seguimiento *in situ* de las respuestas de la biodiversidad a las perturbaciones climáticas. Integrándose en modelos ecológicos y evolutivos para mejorar las teorías y generalidades con respecto a las dinámicas espaciales de las especies, explicando patrones biogeográficos pasados a partir del registro fósil (Jackson *et al.*, 2009; Fordham *et al.*, 2020; Candell y Jackson, 2021).

Debido a que el clima va fluctuando constantemente a escalas de tiempo diversas (interanuales o inclusive milenios). La paleoclimatología ayuda a comprender cómo eran las condiciones ambientales en el pasado a través de diversos proxys que responden a estas variaciones (Sánchez-López *et al.*, 2023). Los estudios recientes del paleoclima destacan la importancia de los registros terrestres para rastrear las respuestas bióticas a las glaciaciones cuaternarias, la restructuración de los ecosistemas, migración, diversificación, especiación y extinción de las especies (Avendaño *et al.*, 2023). Los registros paleoambientales para el

centro de México muestran cambios climáticos y ecológicos sustanciales entre las condiciones frías que prevalecieron durante finales del Pleistoceno (MIS-2) y las más cálidas del Holoceno (MIS-1) (Caballero *et al.*, 2019).

Una reconstrucción paleoecológica depende de un ensamblaje de especies más que de la presencia de uno o dos taxones (Cuenca-Bescós *et al.*, 2005). Las variaciones en la composición cuantitativa y cualitativa de las asociaciones faunísticas de un yacimiento o de una región, pueden utilizarse para reconocer los cambios climáticos (Blain, 2009).

Los vertebrados son particularmente sensibles a los cambios en el clima y el hábitat. Generalmente se supone que estos cambios inducen nuevas condiciones bióticas que, a su vez, restringen la distribución de las especies de vertebrados, interacciones bióticas y organización de comunidades (Royer *et al.*, 2016; Blanco *et al.*, 2018; Royer *et al.*, 2020).

En particular, los microvertebrados, permiten recuperar la mayor cantidad de información posible. Ya que están asociados a hábitats con factores ambientales y rangos de variación estrechos, convirtiéndolos en marcadores específicos de comunidades ecológicas, facilitando secuencias de reconstrucción paleoambiental y paleoclimáticas (Cruz *et al.*, 2022). Lo cual los convierte en un elemento clave para los estudios multidisciplinarios de los yacimientos paleontológicos y arqueológicos (García-Ibaibarriaga, 2018).

Aunque como tal, el término microvertebrados no tiene validez taxonómica, el concepto se ha utilizado en diversos artículos científicos, siendo muy dinámico, adoptando distintas definiciones (García-Ibaibarriaga, 2018). En la literatura se mencionan principalmente dos conceptos que definen a los microvertebrados, el primero abarcando características basadas en peso, estableciendo límites que se han modificado a través del tiempo, proponiendo que son aquellos individuos que en vida adulta tengan un peso entre los 2 g hasta los 5 kg (Delany, 1974; Bourlière, 1975; Heusner, 1991, Andrews & Evans; 1983; García-Ibaibarriaga, 2018; Sánchez-López *et al.*, 2023). El segundo concepto se basa en agrupar las clases Actinopterygii, Sarcopterygii, Amphibia, Reptillia (exceptuando el orden Crocodylia), Aves y Mammalia, particularmente los órdenes Lagomorpha, Rodentia, Chiroptera, Eulipotyphla y algunas familias del orden Carnivora (García-Ibaibarriaga *et al.* 2015; García-Ibaibarriaga, 2018), siendo este último concepto el utilizado en este estudio.

Debido a que el uso de microvertebrados en estudios paleoecológicos en México es escaso (Cruz *et al.*, 2024_a, 2024_b; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2024) y el conocimiento paleoambiental del norte de la cuenca de México es pobre (Arroyo-Cabrales & Manzanilla-López, 2022) ¿Qué información nos pueden dar los microvertebrados a cerca del paleoambiente? Por lo que en el presente trabajo analizaremos los cambios en la estructura de las comunidades de microvertebrados (mamíferos pequeños, herpetofauna y avifauna) a través de diferentes periodos, presentes en la localidad paleontológica de Santa Lucía, Zumpango, Estado de México, y su relación con las variaciones climáticas reportadas a finales del Pleistoceno.

2. ANTECEDENTES.

Las especies han tenido diversas maneras de responder al cambio climático pasado y actual (Blois *et al.*, 2013). Debido a ello, en las investigaciones paleoecológicas cuyo objetivo es realizar reconstrucciones paleoambientales, es fundamental la elección de proxys adecuados para establecer las condiciones antiguas (Guerrero-Arenas & Jiménez-Hidalgo, 2024).

Dado que una comunidad biológica representa a un conjunto de especies que comparten ubicación geográfica y periodos de tiempo específico, estando sujetas a un mismo conjunto de condiciones ambientales, las convierte en el proxy más confiable para las reconstrucciones paleoambientales (Cruz & Lindsey, 2024).

Sin embargo, en México el registro fósil con una estratigrafía controlada y con el conocimiento de dataciones absolutas es escaso, al igual que el estudio de comunidades de vertebrados en conjunto (Arroyo-Cabrales & Manzanilla-López, 2022). Siendo sólo los sitios de Loltún, Yucatán y San Josecito, Nuevo León. los que cumplen con estas características. Para el Valle de México, se han escrito diversos trabajos sobre el paleoambiente utilizando diferentes proxys (diatomeas, polen, suelos, diversos grupos de invertebrados, entre otros). Los cuales evidencian los distintos cambios y momentos ambientales por los que ha pasado esta región, condiciones que llevaron de climas húmedos-cálidos a fríos-secos y viceversa (Bradbury 1986; Flores-Díaz 1986; González-Quintero 1986).

A pesar de los esfuerzos en paleontología en el Valle de México, un enfoque con vertebrados y en especial microvertebrados, no se ha explorado (Cruz *et al.*, 2022). Donde el único antecedente es la presencia de flamencos que infiere condiciones climáticas diferentes a las actuales (Cruz *et al.*, 2023_b). Esto es concordante con las reconstrucciones que van de los 40 mil-10 mil años AP, en donde se obtienen conclusiones similares: Se describe un gran lago que va fluctuando entre los niveles de profundidad, extensión, volumen y pH; oscilando en valores de temperatura, precipitación y salinidad; con fauna y vegetación asociada a los momentos glaciales y de humedales, como a los periodos más secos, así como un recurrente depósito de ceniza, debido a la continua actividad volcánica en los alrededores (Flores-Díaz, 1986; Lozano-García & Ortega-Guerrero, 1998; Caballero *et al.*, 2019).

Los métodos de reconstrucción paleoclimática basados en vertebrados han aumentado tanto en número como en precisión en las últimas décadas (Blain *et al.*, 2018). Muchos de los cuales se realizan con grandes vertebrados (Marín-Leyva *et al.*, 2016; Díaz-Sibaja *et al.*, 2018; Rodríguez-Franco *et al.*, 2023; Pérez-Crespo *et al.*, 2023; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2024). Pero estas especies tienen grandes áreas de distribución con amplias tolerancias ambientales, otorgándoles una utilidad limitada para comprender el paleoclima de un sitio (Cruz & Lindsey, 2024).

En México los estudios sobre microvertebrados se han centrado en realizar las reconstrucciones utilizando diversos grupos (anfibios, reptiles escamosos, mamíferos pequeños y aves), así como distintas técnicas (Microdesgaste, Modelos de Nicho Ecológico [ENM], Método del Intervalo Ecogeográfico Mutuo [MER] (Cruz *et al.*, 2016; Cruz *et al.*,

2020; Arroyo-Cabrales *et al.*, 2021; Cervantes-Barriga *et al.*, 2021; Cruz *et al.*, 2023a; Cruz *et al.*, 2023b)).

2.1 Los microvertebrados como proxys ambientales

Los anfibios, al presentar necesidades fisiológicas y reproductivas fuertemente influenciadas por la lluvia y la disponibilidad de agua, así como depender de las condiciones de temperatura al ser ectotermos, las condiciones ambientales juegan un papel importante en el desarrollo del grupo. Llegando a influenciar el tamaño corporal y los patrones de actividad, siendo considerados excelentes indicadores ecológicos con una destacable plasticidad fenotípica (Cruz *et al.*, 2024a).

La temperatura determina completamente el desarrollo de los reptiles, dependen de las condiciones ya que es un factor clave para el desarrollo de procesos fisiológicos y ecológicos, llegando incluso a influir en el sexo de las crías y el tamaño de los individuos. Ellos presentan un limitado rango de preferencias de temperatura, variando en especies de una misma familia, sus patrones de actividad son detonados por este factor ambiental. Por lo anterior, son considerados extremadamente útiles en las reconstrucciones de climas pasados (Cruz *et al.*, 2024b).

La diversidad de mamíferos es reconocida, a través de un largo proceso evolutivo. Adquirieron varias adaptaciones morfológicas que les permiten responder a su entorno y las condiciones ambientales, dichas modificaciones son distintas dependiendo el entorno en donde vivan (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2024). En México, los mamíferos grandes son el grupo más utilizado para hacer reconstrucciones del paleoambiente, con diversas técnicas como el microdesgaste, mesodesgaste e isótopos estables (Marín-Leyva *et al.*, 2016; Pérez-Crespo *et al.*, 2016; Bravo-Cuevas *et al.*, 2017; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2017; Díaz-Sibaja *et al.*, 2018; Marín-Leyva *et al.*, 2021; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2024).

Debido a su alta movilidad, a las aves se les considera un marcador ecológico poco confiable ya que presentan una alta plasticidad fenotípica que les permite responder a estos cambios. Rara vez se han utilizado para las reconstrucciones paleoclimáticas, pero en estudios recientes al incorporar a este grupo se ha reducido el área de variación en las condiciones ambientales, permitiendo reconstrucciones más precisas (Cruz *et al.*, 2023a, Cruz & Lindsey, 2024).

Pocos estudios han utilizado en conjunto a los anfibios, reptiles, aves y mamíferos pequeños (Cruz *et al.*, 2023a, Cruz & Lindsey, 2024); y en menor medida, los que incorporan los cambios en las comunidades a través del tiempo. Por lo que un análisis más integrativo ayudaría a entender los procesos de respuesta de las especies y comunidades a las variaciones climáticas a través del tiempo (Cruz, 2017), enriqueciendo el conocimiento paleoecológico del país.

3. JUSTIFICACIÓN

Debido a que los métodos de monitoreo biológico actuales proporcionan indicadores de la salud en los ecosistemas limitados, al presentar una baja escala temporal para analizar las tendencias poblacionales a lo largo de diferentes generaciones y condiciones ecológicas; generar estrategias que permitan anticipar la pérdida de la biodiversidad se torna complejo (Dowsett *et al.*, 2022; Dillon & Pimiento, 2024; Assumpção & Ritter, 2025). Para abordar esta problemática, la paleobiología de la conservación al utilizar datos de registro geohistóricos puede establecer escenarios base o zonas de refugio donde los ecosistemas estaban menos impactados que en la actualidad, en una escala de tiempo más amplia (Monsarrat *et al.*, 2019; Fordham *et al.*, 2020). Logrando así, obtener con precisión escenarios ambientales pasados y presentes para respaldar las estrategias de conservación actuales y futuras con datos más robustos (Dietl, 2019; Walker, 2023; Dietl *et al.*, 2023; Kowalewski *et al.*, 2023; Assumpção & Ritter, 2025).

En particular, los microvertebrados son un elemento clave en la búsqueda de datos del pasado, debido a que permiten recuperar la mayor cantidad de información posible, ya que están asociados a hábitats con factores ambientales y rangos de variación estrechos. Convirtiéndolos en marcadores específicos de comunidades ecológicas, facilitando secuencias de reconstrucción paleoambiental y paleoclimáticas (García-Ibaibarriaga, 2018; Cruz *et al.*, 2022). Por lo que, el presente estudio, nos ayudará a determinar patrones que determinan la respuesta de las comunidades ante los cambios climáticos a través del tiempo, para en un futuro generar estrategias que aporten a la conservación de los organismos.

4. OBJETIVOS.

General.

Reconocer los cambios en la estructura de las comunidades de microvertebrados durante el Pleistoceno, por medio del registro fósil, en la localidad Paleontológica de Santa Lucia, Estado de México.

Particulares.

- Identificar al nivel taxonómico más específico posible los restos fósiles de microvertebrados.
- Calcular las abundancias utilizando el número total de restos (NTR) y el número mínimo de individuos (NMI), así como la riqueza temporal de microvertebrados del Cuaternario.
- Inferir las variaciones climáticas durante el Pleistoceno de la localidad y la respuesta de las comunidades de la microfauna fósil.

5. HIPÓTESIS.

Durante el Pleistoceno en la cuenca de México, donde se encuentra la localidad paleontológica de Santa Lucía, el registro con otros proxys como polen, diatomeas y el estudio de suelos, indican variaciones en la temperatura y la precipitación. Por lo que esperamos ver reflejados estos cambios ambientales en la composición de las comunidades de microvertebrados en la localidad.

6. MATERIAL Y MÉTODOS.

6.1 Área de estudio.

La localidad se encuentra a 39.2 km al NE de la Ciudad de México, 44.51 km al SO de la ciudad de Pachuca, Hidalgo y 12.07 km al SE del Municipio de Zumpango, Estado de México (Figura 1). Debido a las obras realizadas para la construcción del Aeropuerto Internacional Felipe Ángeles (AIFA) (Cruz *et al.*, 2022), se cuenta con más de 3700 hectáreas (Figura 2) que albergan restos de megafauna y microvertebrados del Pleistoceno tardío. Dada su magnitud, apunta a ser la localidad más grande de América Latina, con un poco más de 500 puntos de hallazgo (Arroyo-Cabrales & Manzanilla-López, 2022), de los cuales, hasta el momento 78 tienen presencia de microvertebrados (Figura 3).

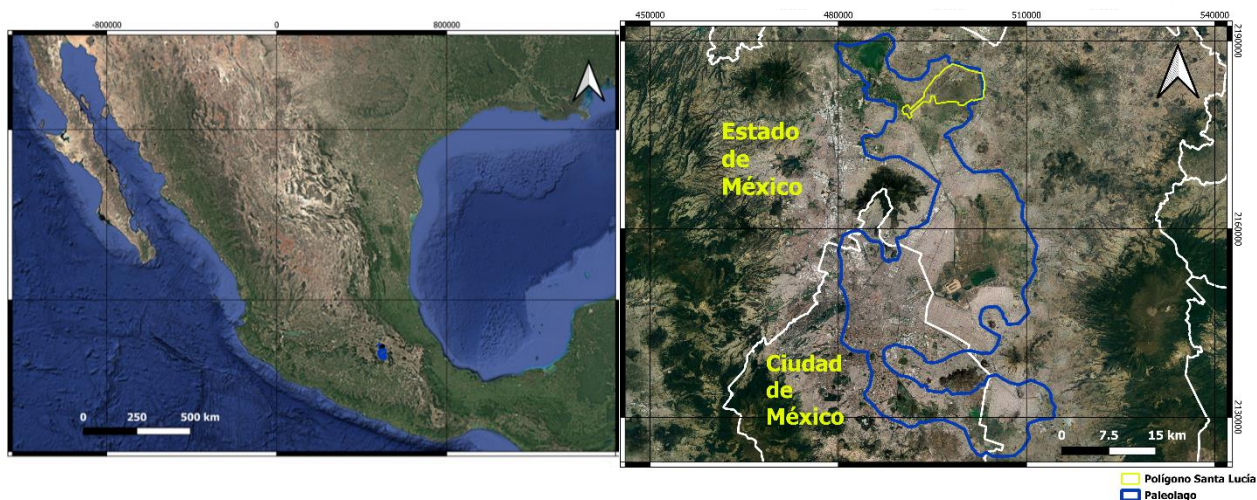


Figura 1.- Mapa de la localidad paleontológica de Santa Lucía (AIFA), con evidencia de fósiles de microvertebrados. Azul, antiguo paleolago de Texcoco, Negro, polígono de la localidad.

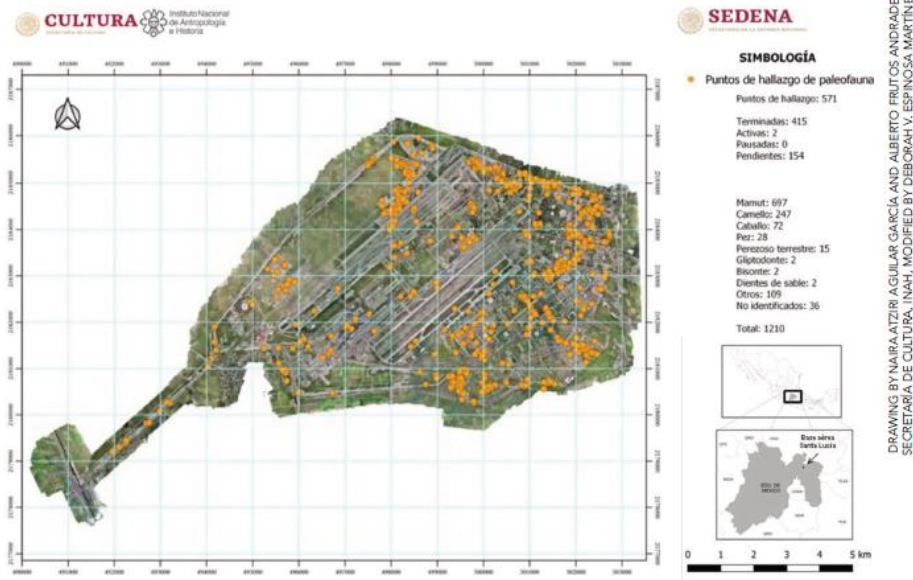


Figura 2. Antigua Base aérea Militar de Santa Lucía. Puntos amarillos indican los sitios de hallazgo con fauna pleistocénica. Imagen tomada de Arroyo-Cabrales y Manzanilla-López, 2022.

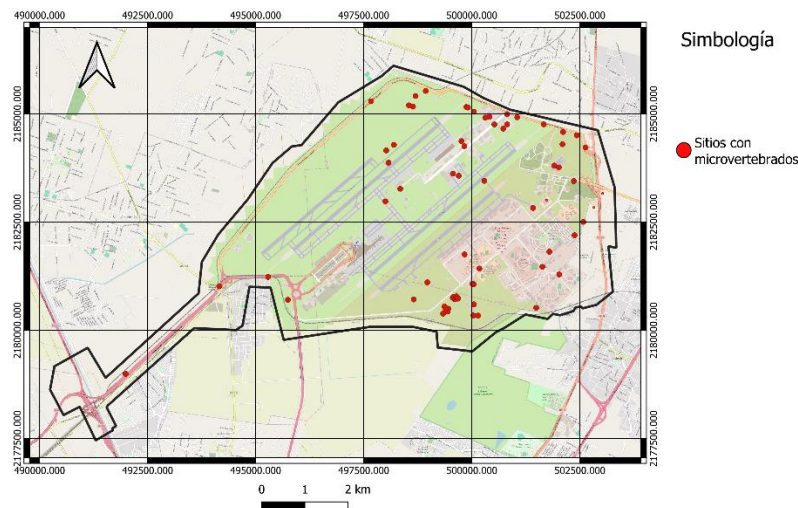


Figura 3. Polígono de la localidad paleontológica de Santa Lucía. Puntos rojos indican los sitios de hallazgo con presencia de microvertebrados pleistocénicos.

Los sedimentos de la localidad son palustres, con paleosuelos carbonatados y suelos salinos (Pérez-Crespo *et al.*, 2023). Contienen lutita, arcilla, arenisca y grava, algunos con presencia de raíces mineralizadas (Cruz *et al.*, 2022) (Figura 4).

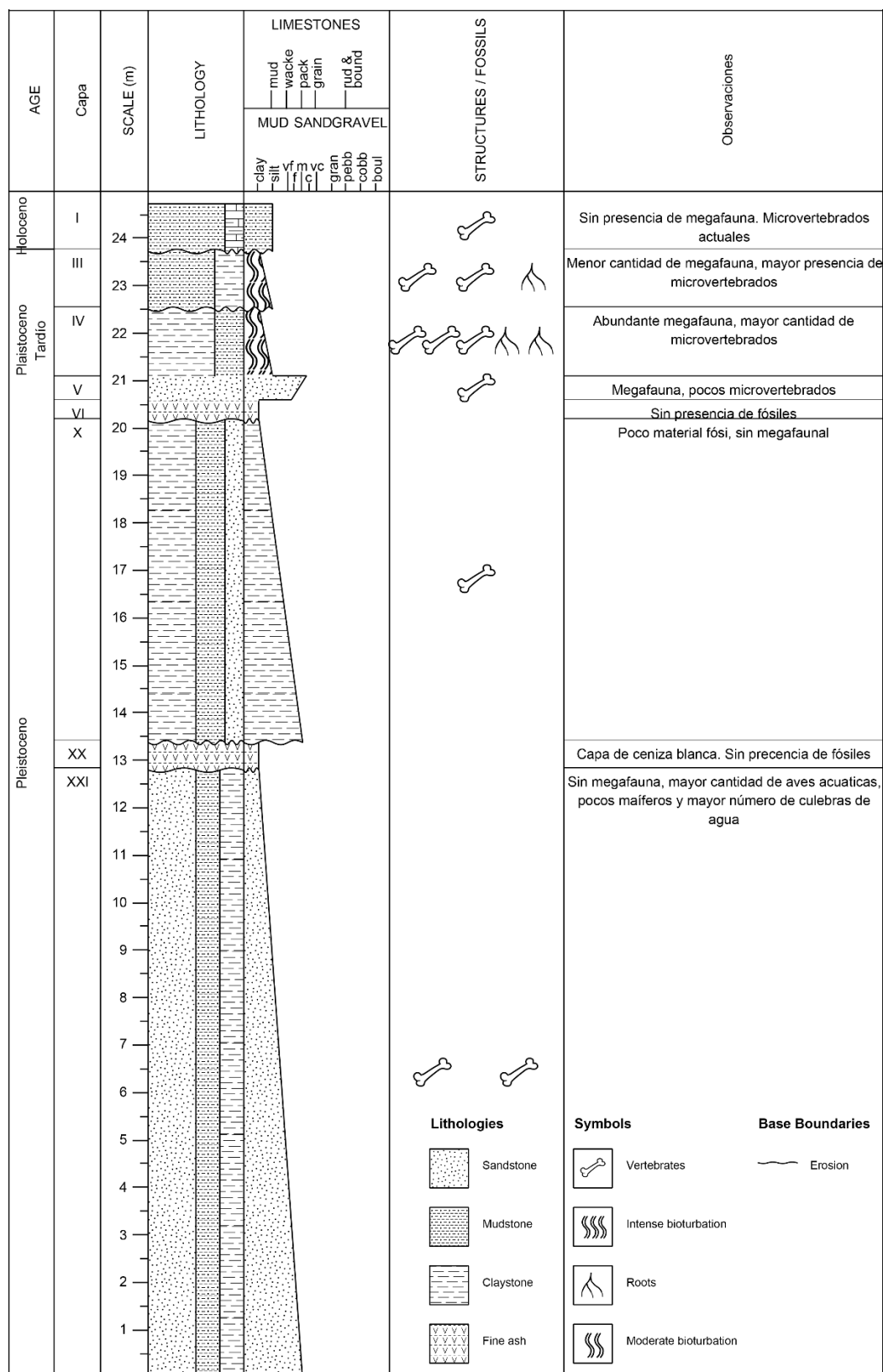


Figura 4. Columna estratigráfica de la localidad paleontológica de Santa Lucía, se muestran las diferentes capas de las que provienen los microvertebrados.

En la localidad paleontológica de Santa Lucía, tomando como base la presencia de la megafauna en la estratigrafía, se han identificado tres momentos en el tiempo con la presencia de microvertebrados (Figura 5). El primero son todos los estratos más antiguos previo a las apariciones de restos de la megafauna, el segundo comprende las capas estratigráficas con presencia de elementos pertenecientes a megafauna y el ultimo, son todos aquellos estratos posteriores a la megafauna, cuando está ya no se encuentra en el registro e involucrando las capas más superficiales.

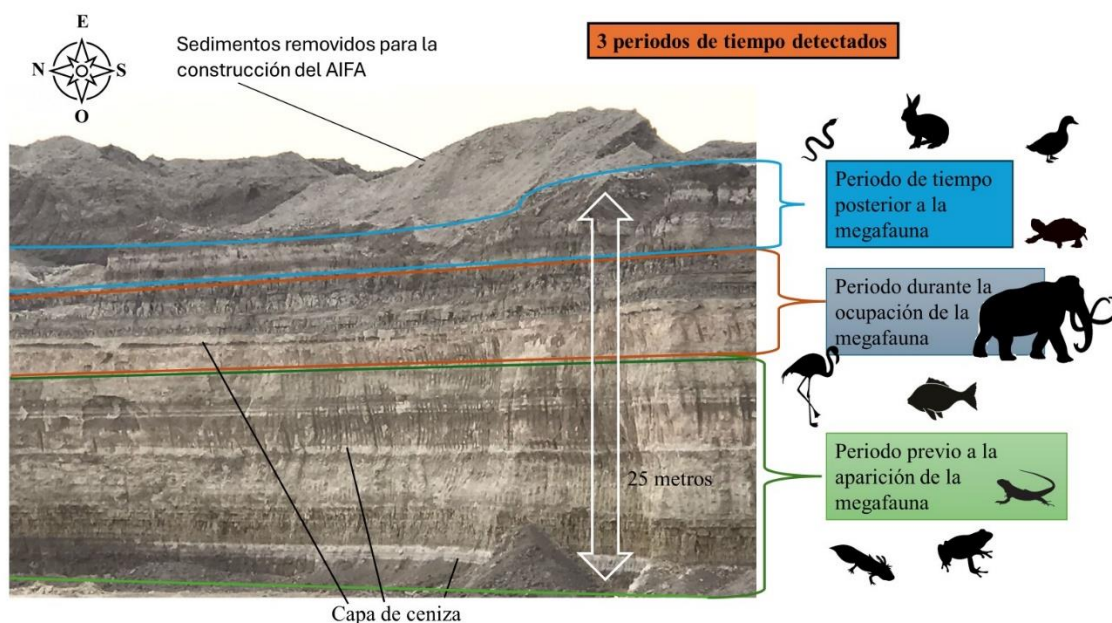


Figura 5.- Capa estratigráfica de la localidad paleontológica de Santa Lucía. Se muestran los tres momentos estratigráficos con presencia de microvertebrados. Imagen tomada y modificada de Cruz *et al.*, 2022.

6.2 Colecta e identificación del material paleontológico.

Se utilizó el material recolectado durante las obras de construcción para el AIFA, donde se recuperaron materiales paleontológicos del Cuaternario (Figura 6), por parte del “Proyecto de Salvamento Arqueológico en el nuevo aeropuerto de Santa Lucía, Zumpango, Estado de México”, durante el periodo comprendido de junio 2019 hasta mayo del 2022, y por el proyecto de investigación “Reconstrucción paleoambiental y paleoclimática del sitio paleontológico Nuevo Aeropuerto Internacional “Felipe Ángeles”, utilizando microvertebrados fósiles, de noviembre 2021.

Posteriormente, se realizó una búsqueda por la colección paleontológica, en las muestras de sedimento y en los elementos óseos disgregados asociados a restos de megafauna. En cada resto fósil, se realizó un cambio de etiquetas de campo y embalaje, resguardándolos en cápsulas de gel y, a su vez, dentro de tubos de vacuette®, si el tamaño del elemento excede las dimensiones de la cápsula, se colocan directamente dentro del tubo, con una interfaz amortiguante en el fondo para evitar el movimiento de la pieza. En los elementos de mayor

tamaño o que su forma no permitiera su resguardo en los tubos, se preparó un embalaje con una placa acuñada de poliestireno expandido (Ethafoam) forrada de papel plástico hecho de fibras de polietileno de alta densidad (Tyvek®) resistente a las condiciones ambientales (Figura 7).

A los elementos que lo requerían, se les aplicó una limpieza mecánica superficial en seco con palillos de madera y pinceles, en los restos con sedimento más consolidado, se realizó una limpieza fisicoquímica con la ayuda de agua-alcohol al 70%, con la técnica de hisopo rodado; además, se unieron los fragmento pegándolos con Resistol® blanco. Estos procesos de preparación ayudan a observar de mejor manera los caracteres diagnósticos. Se tomaron fotografías de los restos de mayor relevancia con ayuda de un microscopio estereoscópico (Figura 8). Posteriormente ingresaron a la base de datos de la colección del Centro de Investigación Paleontológica Quinametzin.



Figura 6.- Excavaciones realizadas durante las obras de construcción del AIFA (a). Material de microvertebrados recuperados en las excavaciones (b).



Figura 7.- Separación de material (a), cambio de etiquetas de campo (b) y embalajes por tubos vacuette (c). Embalaje con ethafoam y tyvek (d).

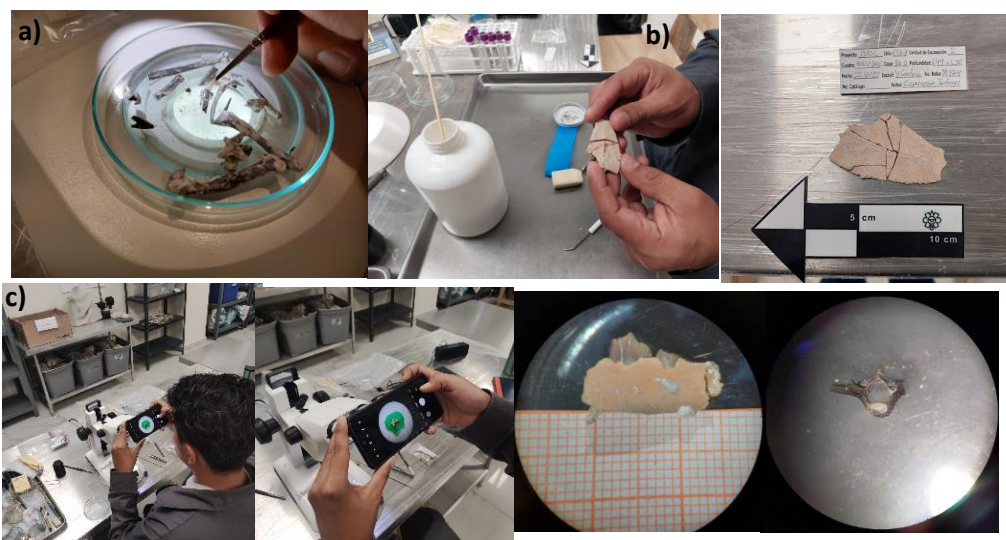


Figura 8.- Limpieza de elementos diagnósticos (a), unión de fragmentos (b) y fotografías de restos de importancia (c).

La determinación taxonómica de los restos se realizó con base en literatura especializada (Tihen 1958; Olsen, 1964; Camp, 1988; LaDuke 1991; Holman, 1995; Cohen & Serjeantson, 1996; Gilbert *et al.*, 1996; Holman, 2000; Holman, 2003; Holman, 2006; Legler & Vogt 2013), y comparaciones directas con material osteológico de referencia en diferentes colecciones científicas (Tabla 1).

Las descripciones de los elementos se realizaron siguiendo la nomenclatura utilizada en la Nomenclatura Anatómica Veterinaria (I.C.V.G.A.N, 2017), la Nomenclatura Anatómica Aviar (Baumel *et al.*, 1993), así como autores especializados como Holman (1995, 2000, 2003, 2006) para anfibios y reptiles, Gilbert y colaboradores (1996) para aves y Olsen (1964) y Hillson (2005) para los mamíferos.

Se describieron solamente los elementos que permitieron llegar a una identificación más precisa, en aquellos que estuvieron completos se les tomó la medida de longitud. En las fotografías se representa el elemento con mejor estado de preservación de cada taxón.

Tabla 1.- Colecciones osteológicas de referencia consultadas.

Nombre de la colección	Acrónimo	Dirección
Colección osteológica de referencia.	DP-INAH	Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticul Álvarez Solórzano”, Subdirección de Laboratorios de Apoyo académico. Moneda 16 Col. Centro, 06006, Ciudad de México.
Colección Nacional de Aves	CNAV	Pabellón Nacional de la Biodiversidad, Instituto de Biología, UNAM. Cto. Centro Cultural, C.U., Coyoacán, 04510, Ciudad de México.
Colección Nacional de Mamíferos	CNMA	Pabellón Nacional de la Biodiversidad, Instituto de Biología, UNAM. Cto. Centro Cultural, C.U., Coyoacán, 04510, Ciudad de México.

6.3 Análisis de los cambios en comunidades

Los cambios en las comunidades de mamíferos a través del tiempo han sido las más estudiadas, con el argumento de que las variaciones en la estructura de las comunidades se deben principalmente a alteraciones climáticas (Blois y Hadly, 2009; Blois *et al.*, 2010; Royer *et al.*, 2016). Por lo que, para observar los cambios de la composición de microvertebrados a través del tiempo y su respuesta a los cambios climáticos y de vegetación, se utilizó la abundancia relativa, la riqueza de taxa y la disimilitud (Blois *et al.*, 2010; Fordham *et al.*, 2020).

Para la abundancia relativa se calculó el número total de restos (NTR) y el número mínimo de individuos (NMI), tomando en cuenta la lateralidad de los elementos completos (huesos y dientes), las partes proximales y distales que nos permitan una identificación taxonómica (Lyman, 1994).

Los análisis de los taxa y disimilitud se realizaron con los índices de Bray Curtis (Ecuación 1) que compara dos sitios en términos de abundancia mínima para cada especie, mide las diferencias en abundancia de los taxones que componen las muestras e ignora los casos en los cuales el taxón está ausente en ambas muestras (Legendre & Legendre 1998).

$$s(x_1, x_2) = \frac{w}{(A + B) / 2} = \frac{2w}{(A + B)}$$

Ecuación 1.- Índice de disimilitud de Bray Curtis. w es la suma de las abundancias mínimas de cada especie presente en los sitios, A y B son las sumas de las abundancias de todas las especies en cada uno de los sitios.

Además de utilizó el índice de similitud de Jaccard (Ecuación 2), que expresa el grado en que dos muestras son semejantes por las especies presentes entre los dos sitios, dándole importancia a las presencias y ausencias (Moreno, 2001)

$$I_j = \frac{c}{a + b - c}$$

Ecuación 2.- índice de similitud de Jaccard. c es el número de especies presentes en los mismos sitios, a el número de especies presentes en el sitio a y b el número de especies presentes para el sitio b .

Con la finalidad de asociar el cambio de la estructura de las comunidades con las variaciones vegetales y climáticas durante el Pleistoceno, la información ecológica obtenida (abundancia relativa, riqueza y disimilitud) se comparó con los cambios climáticos a través del tiempo de Paleoclim (Brown *et al.*, 2018) y con los estudios paleoambientales realizados en zonas cercanas a la localidad paleontológica de Santa Lucía como lo es el Valle de Chalco y el Lago de Texcoco (Caballero *et al.*, 2019; Avendaño, 2023).

7. Resultados

7.1 Total de restos identificados y número mínimo de individuos

En total, se encontraron cinco grupos de microvertebrados fósiles (peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos). Se reporta un total de 5422 restos, de los cuales 318 corresponden a los anfibios, 86 a reptiles, 421 de mamíferos, 810 a las aves, 3198 a peces y 589 a vertebrado no identificado (Figura 9), estos dos últimos no forman parte de este estudio.

Porcentaje de restos fósiles de microvertebrados

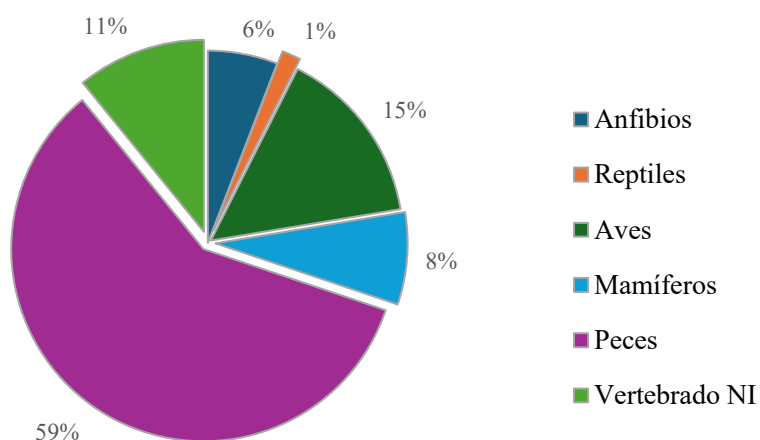


Figura 9. Total de restos de microvertebrados y grupos encontrados.

Dentro de los tres periodos de tiempo acorde con la estratigrafía general del yacimiento, la distribución de los restos de los cuatro grupos, exceptuando a los peces y microvertebrados no identificados es la siguiente: el más antiguo que corresponde a los estratos antes de la aparición de la megafauna (capas X y XXI) con 913 restos (anfibios 75, reptiles 36, aves 198 y mamíferos 96). El estrato con la presencia de megafauna (capas III, IV y V) cuenta con 4265 restos (anfibios 175, 8 de reptiles, 548 de aves y 296 de mamíferos). Y el estrato más temprano con la desaparición de la megafauna (Capa I) presenta 212 restos (68 de anfibios, 42 de reptiles, 64 de aves y 29 de mamíferos) (figura 10). Se identificaron 23 órdenes, 38 familias, 45 géneros y 5 especies (Tabla 2).

Tabla 2. - Número mínimo de individuos de los taxones reportados por capa estratigráfica.

Taxa/Capa	I	III	IV	V	X	XXI
Anfibios						
<i>Ambystoma</i>	1	2	2	0	1	2
<i>Ambystoma mexicanum</i>	0	1	0	2	0	0
<i>Ambystoma velasci</i>	0	2	0	0	0	0
Anuro indeterminado	0	2	2	1	0	2
Bufonidae	0	0	0	0	0	3
<i>Spea</i>	2	3	0	0	0	0
<i>Lithobates</i>	5	1	0	1	0	3
Reptilia						
Sauria indeterminado	0	1	0	0	1	1
<i>Sceloporus</i>	1	0	0	0	0	0
Serpentes	0	0	0	1	0	0
Colubridae	0	0	0	0	0	1
<i>Thamnophis</i>	1	0	1	0	0	4
<i>Crotalus</i>	2	0	0	0	0	0
Testudines	0	1	0	1	0	0
<i>Gopherus</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Kinosternon</i>	3	0	0	0	0	0
Aves						
Anatidae	0	3	6	1	2	1
<i>Anser</i>	2	5	3	2	0	3
<i>Branta</i>	0	0	4	0	0	0
<i>Aix</i>	0	0	0	0	0	3
<i>Anas</i>	5	2	3	2	1	3
<i>Aythya</i>	0	1	1	0	0	2
<i>Oxyura</i>	0	1	2	2	1	2
<i>Meleagris</i>	2	0	0	0	0	0
<i>Podilymbus</i>	0	0	4	0	0	3
<i>Podiceps</i>	2	2	3	0	0	3
<i>Tachybaptus</i>	0	2	5	0	0	0
Rallidae	0	2	2	0	0	3
<i>Rallus</i>	0	5	4	0	0	2
<i>Fulica</i>	3	1	1	0	0	3
<i>Gallinula</i>	0	0	0	0	0	2
Scolopacidae	2	3	1	0	1	0
<i>Calidris</i>	0	3	2	1	0	0

<i>Larus</i>	0	3	0	0	0	0
<i>Numenius</i>	0	1	1	0	0	0
<i>Pluvialis</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Tringa</i>	0	2	2	0	0	0
<i>Mycteria</i>	4	0	0	0	0	0
<i>Phoenicopterus</i>	0	5	10	0	0	0
<i>Phalacrocorax</i>	0	0	4	0	0	0
<i>Pelecanus</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Ardea</i>	0	0	1	0	0	0
<i>Cathartes</i>	2	0	1	0	1	0
Accipitridae	1	0	0	0	0	0
<i>Buteo</i>	0	0	1	0	0	0
Strigidae	1	0	0	1	0	0
Falconidae	1	1	0	0	0	0
Passeriforme	2	11	8	0	0	2
Mamífero	0	6	3	1	0	2
Rodentia	0	3	4	3	0	3
Geomyidae	0	2	0	2	0	1
<i>Cratogeomys</i>	3	8	8	5	3	3
<i>Thomomys</i>	0	1	0	1	0	0
<i>Peromyscus</i>	0	2	0	0	0	0
<i>Neotoma</i>	0	1	0	1	0	1
<i>Sigmodon</i>	1	1	1	2	0	1
<i>Dipodomys</i>	0	5	2	0	0	0
<i>Ictidomys</i>	0	0	2	1	2	1
<i>Xerospermophilus</i>	0	2	1	1	0	0
Lagomorfo	1	2	1	0	0	0
<i>Sylvilagus</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Lepus</i>	4	0	0	0	0	0
Phyllostomatidae	0	1	0	1	0	0
Vespertilionidae	0	0	0	0	0	1
<i>Lasiurus</i>	0	1	0	0	0	0
Carnivora	0	1	3	2	0	0
<i>Taxidea</i>	1	1	1	0	0	0
<i>Vulpes</i>	0	1	0	0	0	0

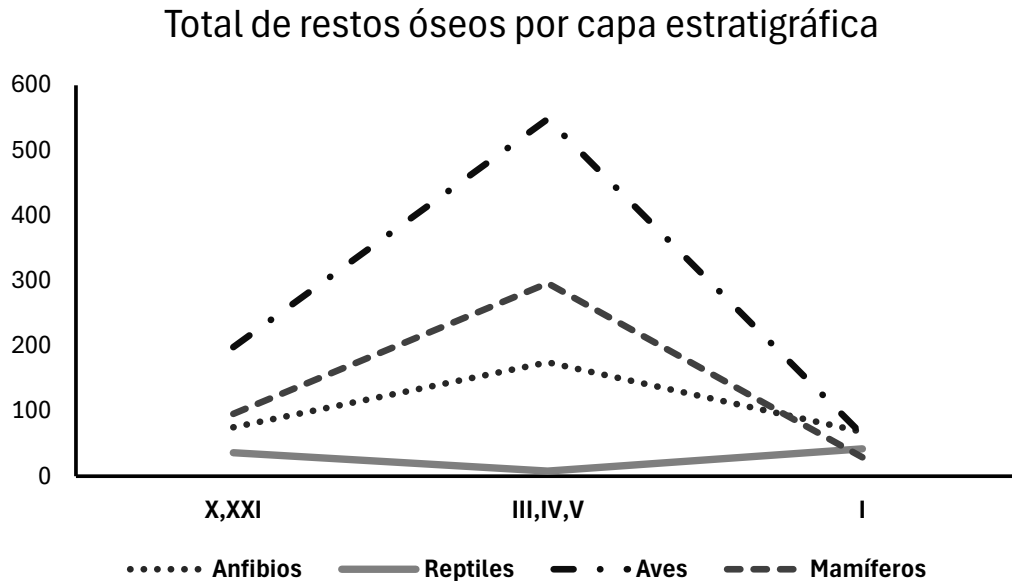


Figura 10. Comparativa del total de restos de los microvertebrados utilizados en este estudio, a través de los tres momentos temporales presentes en la localidad.

7.2 Sistemática paleontológica.

Orden Caudata Scopoli, 1777

Familia Ambystomatidae Gray, 1850

Género *Ambystoma* Tschudi, 1838

Ambystoma sp.

Material referido: Dos fragmentos de mandíbulas (45284, 38519), 17 vértebras del tronco (38244, 38716, 35909, 38539, 38607), tres vértebras de la última sección del tronco (38781, 34711, 38244) y cuatro húmeros (38748, 35958, 45264, 38765), (Figura 11).

Descripción: Las mandíbulas están fragmentadas, se muestra un fragmento de la sínfisis. En vista labial, presenta un canal mandibular corto, profundo y estrecho, es ancho en la sínfisis, se constriñe y vuelve a ensancharse hacia distal; presenta una depresión inclinada hacia la base del elemento. En vista lingual, tiene una cresta delgada que se proyecta hacia ventral; tiene números alveolos sin piezas dentales.

Las vértebras del tronco. Tienen una longitud que va de 3.16 mm a 7.45 mm, tienen los procesos transversos fragmentados. En vista craneal el cotilo es circular; el canal neural es triangular, largo y estrecho, este canal puede ser circular y se vuelve más aplanado en las vértebras posteriores; los procesos transversos son gruesos, fusionados en la base y se

proyectan ligeramente hacia caudal, estos van siendo más delgados en las vértebras posteriores. En vista dorsal, las precigapófisis son largas, ligeramente elevadas hacia dorsal, con una faceta ovalada; la mitad anterior de los arcos neurales son horizontales con una cresta neural ligeramente elevada, mientras que la mitad posterior se eleva alrededor de 45 grados para encontrarse con hiperapófisis anchas y ligeramente bifurcadas. En vista lateral, el arco neural en su porción craneal es plano, con una cresta neural ligeramente elevada, y su zona caudal se eleva unos 45 grados para encontrarse con una hiperapófisis; los procesos transversos se originan en el medio del centro vertebral, tienen una fosa anterior y otra posterior en la base.

Las últimas vértebras del tronco miden de 3.33 mm a 5.85 mm de longitud, tiene los procesos transversos fragmentados. De manera general la vértebra es alargada y tiene un perfil bajo. En vista anterior el cotilo es circular, ligeramente aplanado ventralmente; presenta un foramen nervioso que atraviesa el centro vertebral; el canal neural es bajo. En vista dorsal el arco neural es relativamente plano con una cresta neural muy poco desarrollada; las precigapófisis son horizontales, ligeramente orientadas hacia los laterales y con facetas articulares ovaladas. En vista lateral, la mitad anterior del arco neural es plana y la posterior se eleva a menos de 45 grados, presenta una fosa profunda en la base anterior de los procesos transversos. En vista caudal, el cotilo es circular, ligeramente aplanado ventralmente, el canal neural tiene una forma triangular, las facetas de las postcigapófisis son circulares. En vista ventral, presenta una forma de reloj de arena, de la parte media del centro vertebral se proyectan un par de procesos transversos bicaudados, con un par de forámenes en la base.

Los húmeros de *Ambystoma* tienen una longitud que va de 10.58 mm a 11.44 mm, no presentan las epífisis ni los cóndilos radiales y ulnares. En vista craneal, la cabeza está comprimida lateralmente y se extiende hacia caudal conectándose con la cresta ventral; la cresta dorsal es corta, con los bordes redondeados y se proyecta hacia proximal; el cuerpo del elemento es delgado y recto, ensanchando hacia la zona distal; la fosa del olécranon es ancha y poco profunda. En vista caudal la cresta ventral se dirige hacia lateral; el cuerpo del elemento es recto, delgado y ensancha en la zona distal; la fosa cubital es alta, ancha y poco profunda, con el margen proximal ligeramente agudo.

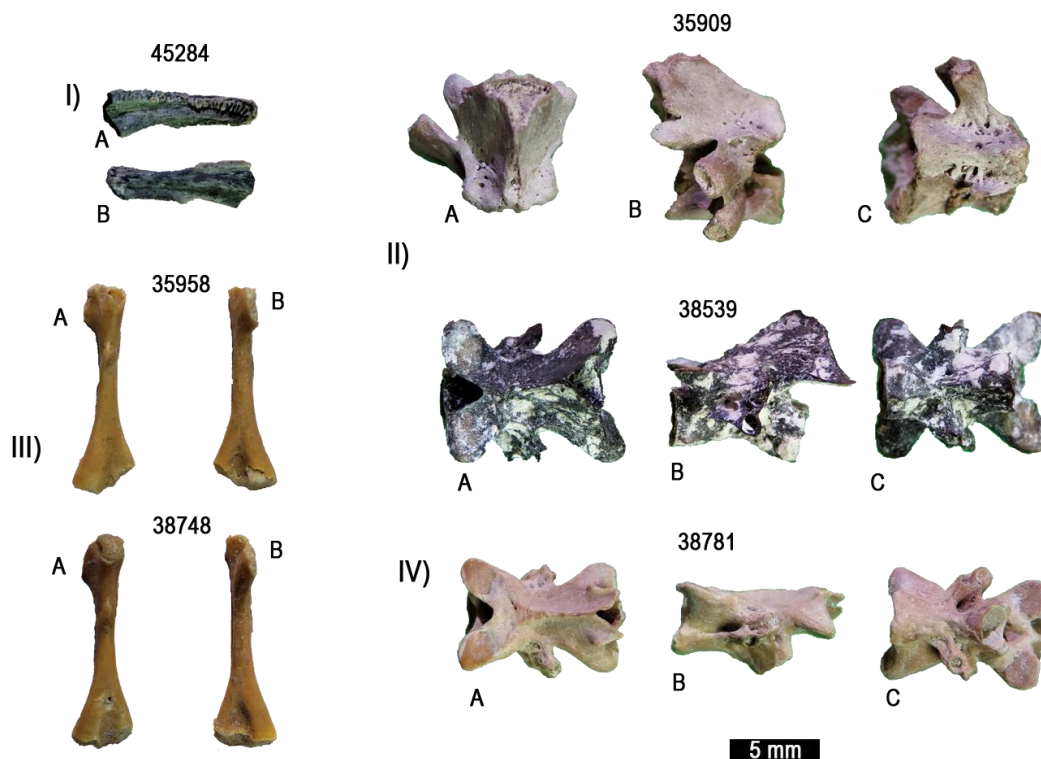


Figura 11. Elementos fósiles del género *Ambystoma* sp. I) fragmento de mandíbula izquierda, A vista lingual, B vista labial. II) vértebras del tronco, A vista dorsal, B vista lateral, C vista ventral. III) húmeros derechos, A vista craneal, B vista caudal. IV) última vértebra del tronco, A vista dorsal, B vista lateral, C vista ventral.

Diagnosis: Los fragmentos de mandíbula fueron asignados como *Ambystoma* por presentar un borde óseo prominente cerca de la sínfisis en la superficie lingual, característica típica del género, además presentan dientes en forma de cono estrechándose gradualmente desde el alveolo hasta la punta (Tihen, 1958; Olsen, 1968; Holman, 2006).

Las vértebras de *Ambystoma* son anficélicas, presentan un par de procesos transverso a la mitad del centro vertebral que son bicapitados y un foramen nervioso que atraviesa el centro vertebral; las precigapófisis son horizontales, con facetas planas y están orientados ligeramente hacia la parte lateral; los márgenes del arco neural, por lo general, tienen forma de V. En vista ventral, tienen una forma de reloj de arena, siendo más estrechas en la parte media del centro vertebral, donde pueden o no presentar un par de forámenes en la base de los procesos transversos dependiendo de la posición de la vértebra (Tihen, 1958; Olsen, 1968; Holman, 2006; Boardman & Schubert, 2011; Ledesma *et al.*, 2022)

Las últimas vértebras del tronco fueron asignadas por presentar tanto el canal y el arco neurales aplanados, con una cresta neural poco desarrollada, los cotilos son circulares y aplanados ventralmente, los márgenes interprecigapofisiarios del arco neural generalmente tienen forma de V, Las apófisis transversas son delgadas, fusionadas y proyectadas

posterodorsalmente. El ejemplar, se asignó como *Ambystoma* porque la mitad posterior del arco neural se eleva menos de 45 grados para encontrarse con una hiperapófisis (Tihen, 1958; Olsen, 1968; Holman, 2006; Boardman & Schubert, 2011; Ledesma, 2022).

Los húmeros fueron identificados porque la cabeza está comprimida lateralmente y se extiende hacia la parte caudal conectándose con la cresta ventral, una cresta dorsal corta, con los bordes redondeados y se proyecta hacia proximal; el cuerpo del elemento es delgado y recto, ensanchando hacia la zona distal con los bordes rectos; la fosa del olécranon es ancha y poco profunda, en otras familias de salamandras, la parte distal del húmero se ensancha con los bordes redondeados y presentan una cresta dorsal más larga (Tihen, 1958; Olsen, 1968; Holman, 2006; Tissier *et al.*, 2016; Molnar, 2021).

***Ambystoma mexicanum* Shaw & Nodder, 1798**

Material referido: Orbitoesfenoides (44083), un angular (44083), mandíbula (44083), atlas (35893), dos fémures (38616, 38294), (Figura 12).

Descripción: Orbitoesfenoides está fragmentado hacia la zona craneal, teniendo solamente la parte más cercana al hocico. En vista palatina, tiene una forma relativamente larga, ancha en la región anterior, se constriñe en la sección media y se vuelve a ensanchar en la parte posterior; en la región anterior presenta tres dientes unicúspides con la punta redondeada en hilera.

El angular está fragmentado del proceso coronoides, en vista labial presenta un proceso coronoides elevado, delgado y largo, con un margen recto que va descendiendo en dirección medial; el canal mandibular es largo, profundo y estrecho, se posiciona casi en la base; el proceso articular craneal es ligeramente cuadrado y poco profundo. En vista lingual el elemento tiene una forma cóncava.

La mandíbula está fragmentada hacia la parte distal y en la sínfisis; en vista labial es ancho en la parte distal y se va adelgazando hacia la zona de la sínfisis; el canal mandibular es corto, profundo y estrecho, se encuentra antes de la sínfisis. En vista lingual, el elemento es cóncavo, tiene una serie de alveolos sin piezas dentales.

El atlas tiene una longitud de 11.40 mm, fragmentado en la parte caudal del arco neural. En vista craneal, tiene un proceso odontoide plano con su borde proximal ligeramente orientado hacia ventral; presenta dos facetas semicirculares y ligeramente profundas; el arco neural es alto, triangular y estrecho. En vista dorsal, la espina neural es abierta, corta y con el borde proximal bilobulado, se adelgaza hacia la mitad del elemento, ensanchándose en dirección caudal, con su borde crenado o bilobulado. En vista caudal el cotilo es redondeado y bastante profundo, el arco neural es alto, las facetas de las postcigapófisis son delgadas y ovaladas.

Los fémures tienen una longitud que va de 11.12 mm a 11.54 mm. Los elementos no presentan las epífisis, ni los cóndilos articulares. En vista craneal, la cabeza está comprimida lateralmente y se extiende hacia caudal; el cuerpo del elemento es delgado, ligeramente curvado y ancho en la zona distal. En vista caudal, la cabeza tiene una fosa profunda a ligeramente profunda, formando una cresta alta y delgada que la separa de la fosa intertrocanterea; la fosa intertrocanterea es profunda, más larga que ancha; el trocánter es alto, dirigido hacia caudal y ligeramente proyectado hacia medial, conectado con una cresta caudal delgada que termina a la mitad del elemento.

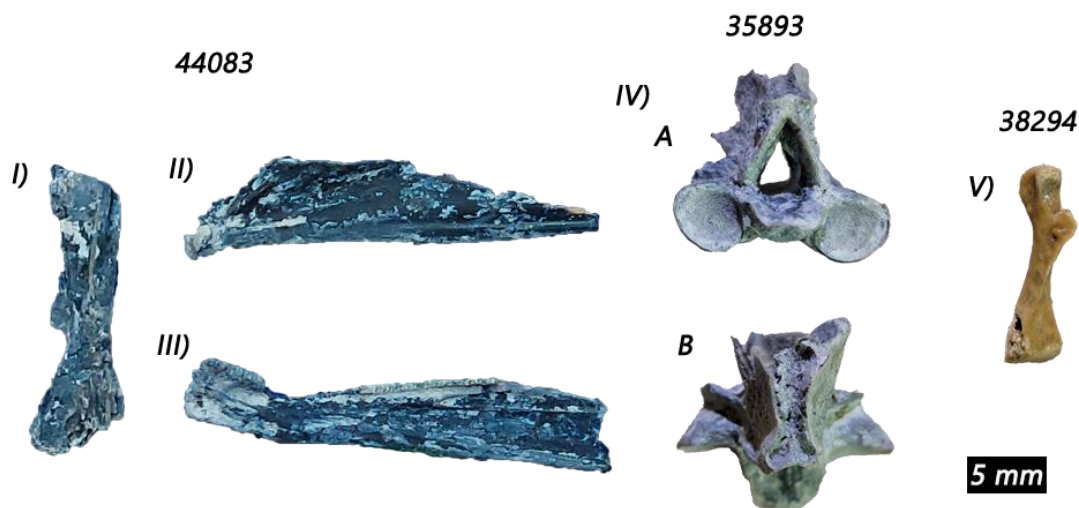


Figura 12. Elementos fósiles de *Ambystoma mexicanum*. I) orbitosfenoides izquierdo en vista palatina. II) Angular izquierdo en vista lingual. III) fragmento de mandíbula derecha en vista lingual. IV) atlas, A vista craneal, B vista dorsal. V) fémur derecho en vista caudal.

Diagnosis: El orbitoesfenoides se asignó debido a la forma alargada, ancha en los extremos y estrecha en la zona media, además de la presencia de dientes unicúspides con punta redondeada en hilera. En *A. velasci* y *A. tigrinum* este elemento es corto, de aspecto triangular y sin la presencia de dientes. (DigiMorph Staff, 2024, MorphoSource, 2024).

El angular se determina como *A. mexicanum* debido a que estaba en asociación con el orbitoesfenoides, además del proceso coronoides elevado, delgado y largo, con un margen recto que va descendiendo en dirección medial; en *A. velasci* y *A. tigrinum* este proceso tiene un borde totalmente redondeado (DigiMorph Staff, 2024, MorphoSource, 2024).

La mandíbula se asigna como *A. mexicanum* debido a que estaba en asociación con el orbitoesfenoides, además de que es ancha de la parte distal y va adelgazando hacia la zona de la sínfisis, en *A. velasci* y *A. tigrinum* ésta pareciera mantener el mismo grosor por todo el elemento (DigiMorph Staff, 2024, MorphoSource, 2024).

El atlas se asignó debido a la forma de la espina neural, ya que es ligeramente larga y con el borde proximal bilobulado, adelgaza hacia la mitad del elemento, ensanchando en dirección caudal, con su borde de crenado a bilobulado. *A. velasci* tiene una espina neural corta con un borde proximal redondeado, adelgaza hacia la mitad y ensancha antes de llegar al borde caudal. Esta característica se observó durante la elaboración de esta tesis.

Los fémures se determinaron porque en vista caudal, la cabeza tiene una fosa profunda a ligeramente profunda, formando una cresta alta y delgada que la separa de la fosa intertrocanterea; la fosa intertrocanterea es profunda, más larga que ancha; el trocánter es alto, dirigido hacia caudal y ligeramente proyectado hacia medial, conectado con una cresta caudal delgada que termina a la mitad del elemento. En *A. velasci* no presenta una fosa que separa a la cabeza y la fosa intertrocanterea profunda (Molnar, 2021).

***Ambystoma velasci* Duges, 1888**

Material referido: Dos atlas (38662, 30085), un fémur (38240) (Figura 13).

Descripción: Los atlas tienen una longitud de 4.32 mm a 4.67 mm. En vista craneal, tiene un proceso odontoide cuneiforme, con su borde proximal ligeramente orientado hacia ventral; presenta dos facetas semi ovaladas; el arco neural es alto y triangular. En vista dorsal, la espina neural es abierta, corta y con el borde proximal redondeado, adelgaza hacia la mitad del elemento, ensanchando en dirección caudal, con su borde de crenado a bilobulado. En vista caudal el cotilo es poco profundo, ligeramente inclinado, con el margen ventral dirigido hacia caudal, el arco neural es alto, las facetas de las postcigapófisis son delgadas y ovaladas.

El fémur en *Ambystoma velasci* tiene una longitud de 11.46 mm, no presenta las epífisis, ni los cóndilos articulares. En vista craneal, la cabeza está comprimida lateralmente y se extiende hacia caudal; el trocánter se proyecta ligeramente a medial; el cuerpo del elemento es delgado, ligeramente curvado y ancho en la zona distal. En vista caudal, la cabeza tiene una forma rectangular; presenta una fosa intertrocanterea profunda, más larga que ancha y de forma cuadrada, ligeramente más alta que larga; el trocánter es alto, dirigido hacia caudal y ligeramente proyectado hacia medial, conectado con una cresta caudal delgada que termina a la mitad del elemento, presenta un par de forámenes a los costados de la cresta.

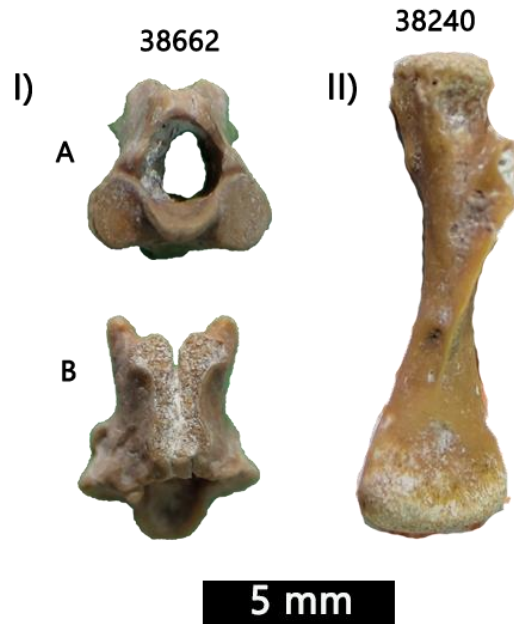


Figura 13. Elementos fósiles de *Ambystoma velasci*. I) atlas, A vista craneal, B vista dorsal. II) fémur derecho en vista caudal.

Diagnosis: El material se asignó como *A. velasci* debido a la forma de la espina neural, ya que es corta y con el borde proximal redondeado, adelgaza hacia la mitad ensanchando antes de llegar al borde caudal, con su margen de crenado a bilobulado; en contraste con *A. mexicanum* donde la espina es larga con el borde proximal bilobulado, adelgaza hacia la mitad del elemento, ensanchando casi al llegar al borde caudal. Esta característica se observó durante la elaboración de esta tesis.

El fémur se identificó ya que, en vista caudal la cabeza tiene una forma rectangular y se conecta de manera continua a la fosa intertrocanterea profunda, más larga que ancha y de forma cuadrada. En *A. mexicanum* la cabeza y la fosa intertrocanterea están separadas por una cresta delgada que divide a la fosa intertrocanterea en dos (Molnar, 2021).

Orden Anura Merrem, 1820

Familia Bufonidae Gray, 1825

Bufonidae indeterminado.

Material referido: Un hueso proótico (38507), dos vértebras del tronco IV (45283, 63203), un húmero (38507), un urostilo (45283), una tibiofibula (45278) (Figura 14).

Descripción: El hueso proótico está fragmentado del margen occipital y frontal, tiene una serie de crestas ligeramente altas y delgadas.

La vértebra del tronco IV tiene una longitud de 4.59 mm a 4.88 mm, están fragmentados de los procesos transversos, la espina neural y las postcigapófisis. La vértebra es más ancha que larga, en vista craneal, el cotilo presenta una forma ovalada, comprimido dorsoventralmente y es profundo; los procesos transversos son gruesos y dirigidos hacia los laterales; las precigapófisis están ligeramente inclinadas hacia el eje medio del elemento; el arco neural es alto, ligeramente triangular e inclinado hacia caudal. En vista dorsal, la espina neural tiene una base ancha; el arco neural es ligeramente largo y ancho, rectangular y con el margen proximal en forma de “V”; las postcigapófisis son cortas, anchas y dirigidas hacia ventral, presentan un surco profundo. En vista caudal, el cotilo es ovalado, comprimido dorsoventralmente; el arco neural es bajo comprimido dorsoventralmente y el cigantro es crenado.

El húmero solamente tiene la parte distal. En vista ventral, la fosa cubital es poco profunda, en forma de “C”, ligeramente más ancha que larga, con el extremo mesial más elevado en comparación del lateral que es bajo; el cóndilo distal es redondeado, ligeramente comprimido lateralmente, con el epicóndilo ulnar grueso a la misma altura que el del epicóndilo radial que es corto y grueso; la cresta lateral es delgada, corta y con un borde lateral irregular, mientras que la cresta mesial es ligeramente más ancha e inclinada. En los machos las crestas se extienden para formar los procesos alares. En vista dorsal, presenta una faceta dorsal ovalada, más larga que ancha y que se encuentra más a mesial.

El urostilo está fragmentado de la cresta dorsal y el cuerpo, presenta solo la parte proximal. En vista dorsal, la protuberancia dorsal tiene una forma romboide, con su lado grueso hacia su margen proximal que se encuentra a la altura del borde proximal de los cotilos; la cresta dorsal es alta. En vista lateral, la cresta dorsal es alta y larga; los cotilos son bajos, anchos y ligeramente ovalados.

La tibiofibula se encuentra fragmentada en dos secciones, parte proximal y epífisis. Presenta una forma de reloj de arena, es larga, con la diáfisis más estrecha que las epífisis, con ligera curvatura, tiene un foramen central en la diáfisis, así como un surco profundo y corto cerca de las epífisis que son altas.

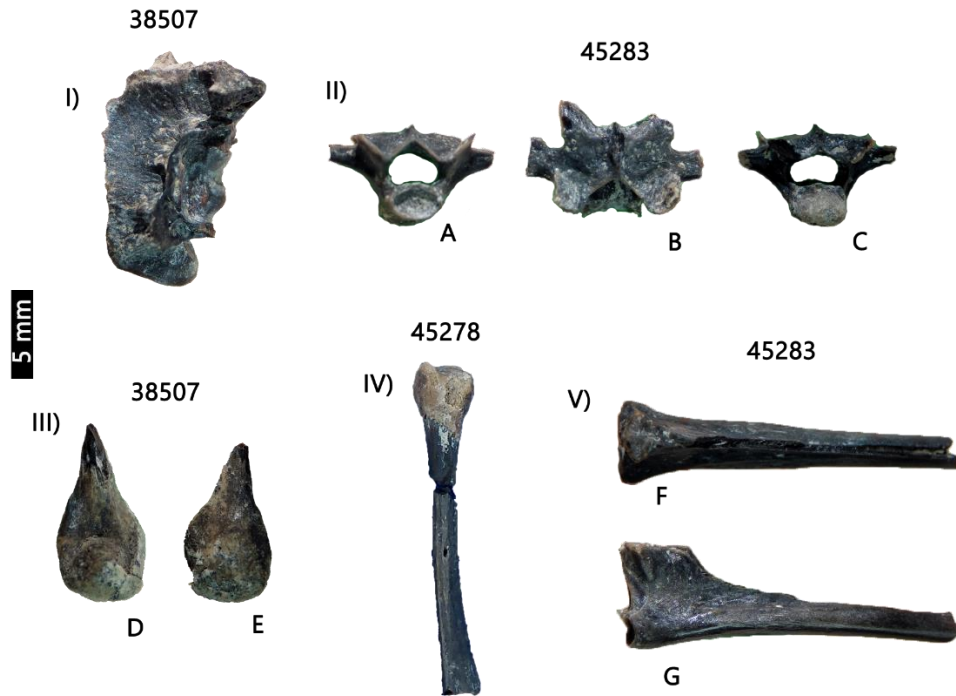


Figura 14. Elementos pertenecientes a la familia Bufonidae. I) Hueso proótico en vista craneal. II) Vértebra del tronco IV, A vista craneal, B vista dorsal, C vista caudal. III) Húmero derecho, D vista ventral, E vista dorsal. IV) Tibiofibula derecha en vista dorsal. V) Urostilo, F vista dorsal, G vista lateral.

Diagnosis: El hueso proótico fue posible asignarlo a Bufonidae por la presencia de crestas craneales (Olsen, 1968; Holman, 1995; Holman, 2003).

Las vértebras se refirieron como Bufonidae debido a el tamaño, así como a procesos transversos son gruesos y dirigidos hacia los laterales, precigapófisis inclinadas hacia el eje medio del elemento más a dorsal, una la espina neural con base ancha, un arco neural rectangular y con el margen proximal en forma de “V” y las postcigapófisis son cortas, anchas y dirigidas hacia ventral. En la familia Scaphiopodidae los procesos transversos son gruesos y dirigidos hacia dorsal; las precigapófisis están ligeramente inclinadas hacia el eje medio más a lateral, la espina neural está poco desarrollada, el arco neural es corto, mientras que en la familia Ranidae el cotilo presenta una forma elíptica, los procesos transversos son delgados y dirigidos hacia los laterales la espina neural es baja; el arco neural es corto, rectangular y con ambos márgenes crenados (Olsen, 1968; Holman, 1995; Holman, 2003).

El húmero se determinó debido a que, en su extremo distal, en vista dorsal presenta una faceta dorsal ovalada, más larga que ancha y que se encuentra más a mesial, a diferencia de la familia Scaphiopodidae que la faceta es semicircular y abarca la mayor parte del elemento, en la familia Ranidae esta faceta es delgada y se encuentra casi en medio del elemento (Olsen, 1968; Holman, 1995; Holman, 2003, Blackburn *et al.*, 2019; Keeffe & Blackburn, 2020).

El urostilo tiene una protuberancia dorsal de forma romboide, con su margen proximal la altura del borde proximal de los cotilos que son bajos, anchos y ligeramente ovalados. En la familia Scaphiopodidae este presenta unos procesos accesorios del sacro anchos hacia los ejes laterales y adelgazan hacia la parte media del elemento, mientras que la familia Ranidae la protuberancia dorsal tiene una forma ovoide, la cresta dorsal deja un espacio entre ésta y los cotilos, con una ligera depresión en forma de “V” y los cotilos son ligeramente redondeados y anchos; formando un ángulo casi de 90° con la cresta dorsal (Olsen, 1968; Holman, 1995; Holman, 2003; Pugener & Maglia, 2009).

La tibiofibula se identificó como Bufonidae debido a que es larga con una ligera curvatura, así como un surco profundo y corto cerca de las epífisis que son altas, en la familia Scaphiopodidae es corta y recta, las epífisis son bajas, en vista ventral, en la parte proximal los cóndilos presentan una ampliación que se extiende hacia la diáfisis; mientras que la familia Ranidae es larga, con una fuerte curvatura hacia los laterales y en la diáfisis, presenta un surco ligeramente profundo y largo por debajo de las epífisis altas (Olsen, 1968; Holman, 1995; Holman, 2003).

Todos los caracteres mencionados se observaron al revisar material osteológico de comparación presente en el Centro de Investigación Paleontológica Quinametzin (CIPAQ).

Familia Scaphiopodidae Cope, 1865

Género *Spea* Cope, 1866.

***Spea* sp.**

Material referido: Parasfenoides (100013), una vértebra del tronco II (38244), una vértebra del tronco V (38291), tres húmeros (38609, 38256, 38210), una radioulna (100013), un sacrourostilo (100013), tres iliones (30096, 38608, 38622), cuatro tibiofibulas (35916, 35973, 38765, 35958) (Figura 15).

Descripción: El parasfenoides en vista palatina, muestra el proceso posterior ancho en la base y adelgaza hacia el ápice, con un margen caudal agudo. Los procesos del margen posterior son largos, rectos y del mismo ancho; los márgenes orbitales presentan una ligera inclinación hacia craneal, son cóncavos cerca de los procesos del margen. El proceso medial es largo, con el ápice agudo y con una cresta delgada que recorre el elemento.

La vértebra del tronco II tiene una longitud de 1.45 mm, presenta los procesos transversos fragmentados. La pieza es más ancha que larga, en vista craneal, el cotilo presenta una forma semicircular, con el margen ventral recto; los procesos transversos son gruesos y dirigidos hacia ventral; las precigapófisis están ligeramente inclinadas hacia el eje medio del elemento, con los bordes proximales redondeados; el arco neural es alto, ligeramente triangular e inclinado hacia caudal. En vista dorsal, la espina neural está poco desarrollada, el arco neural

es corto, con ambos márgenes crenados y el borde caudal más grueso. En vista caudal, presenta un cotilo semicircular, el arco neural presenta dos facetas articulares.

La vértebra del tronco V tiene una longitud de 2.11 mm, el elemento está fragmentado de las postcigapófisis. En vista craneal, el cotilo es semicircular, con el margen ventral recto; los procesos transversos son gruesos y dirigidos hacia dorsal; las precigapófisis están ligeramente inclinadas hacia el eje medio del elemento, con los bordes proximales rectos y delgados; el arco neural es alto, ligeramente triangular e inclinado hacia caudal. En vista dorsal, la espina neural está poco desarrollada; el arco neural es corto, con el margen anterior en forma de “V”, presenta dos fosas en la base, que conectan con las precigapófisis, que son ovoides. En vista caudal, el cotilo es ovalado, ligeramente comprimido dorsoventralmente.

Los húmeros están fragmentados presentando la porción distal. En vista ventral, el cuerpo del elemento es ligeramente curvado hacia lateral, el margen medio se levanta y adelgaza formando la cresta humeral. La fosa cubital es poco profunda, más ancha que larga, con el extremo lateral más elevado en comparación del mesial que es más bajo. El cóndilo distal es redondeado, con el epicóndilo ulnar más largo y delgado que el epicóndilo radial que es corto y grueso, en los machos se aprecian los procesos alares. En vista dorsal, presenta una faceta dorsal semicircular que abarca la mayor parte del elemento. Los procesos alares en las hembras son poco desarrollados, forman un par de crestas que se extienden hacia proximal; presenta una fosa poco profunda, mientras que, en los machos, los procesos alares formar un par de crestas elevadas, inclinadas lateralmente que forman una fosa profunda.

La radioulna presenta una longitud de 9.14 mm. El elemento es corto, delgado en la zona proximal y grueso en la región distal. En vista lateral, la faceta humeral forma un ángulo ligeramente mayor a 90°, la diáfisis presenta un pequeño foramen circular; el surco radicular es profundo y comienza por la región media. En vista medial, la faceta humeral es poco profunda; el cuerpo del elemento en su borde dorsal es delgado, formando una cresta que se extiende de proximal hasta casi hasta llegar a la parte distal.

El sacrourostilo en su vista dorsal, presenta los procesos accesorios del sacro anchos hacia los ejes laterales y adelgazan hacia la parte media del elemento; el cotilo presenta un margen dorsal delgado y cóncavo; el urostilo se adelgaza hacia caudal, siendo ancho en la parte proximal.

Los ilión presentan la zona articular de la parte distal, la cresta dorsal está fragmentada. En vista lateral, la expansión dorso acetabular es ligeramente plana, presenta un par de forámenes pequeños y circulares, el borde dorsal es agudo y se extiende hacia dorsal; los márgenes proximales son rectos o ligeramente curvos. La prominencia dorsal es elevada, ovoide y con el margen dorsal delgado; el cuerpo del ilión es curvado en dirección dorsal, la fosa acetabular es poco profunda con su borde ventral elevado y ligeramente inclinado. La fosa paracetabular es profunda; la expansión acetabular ventral es larga, delgada y con un margen ventral circular o recto.

Las tibiofibulas en su mayoría están fragmentadas, siendo la 35958 el único elemento completo, teniendo una longitud de 15.89 mm. El elemento presenta una forma de reloj de arena, es corta, con la diáfisis más estrecha que las epífisis, presenta un foramen central; las epífisis son bajas. En vista ventral, en la parte proximal los cóndilos presentan una ampliación que se extiende hacia la diáfisis.

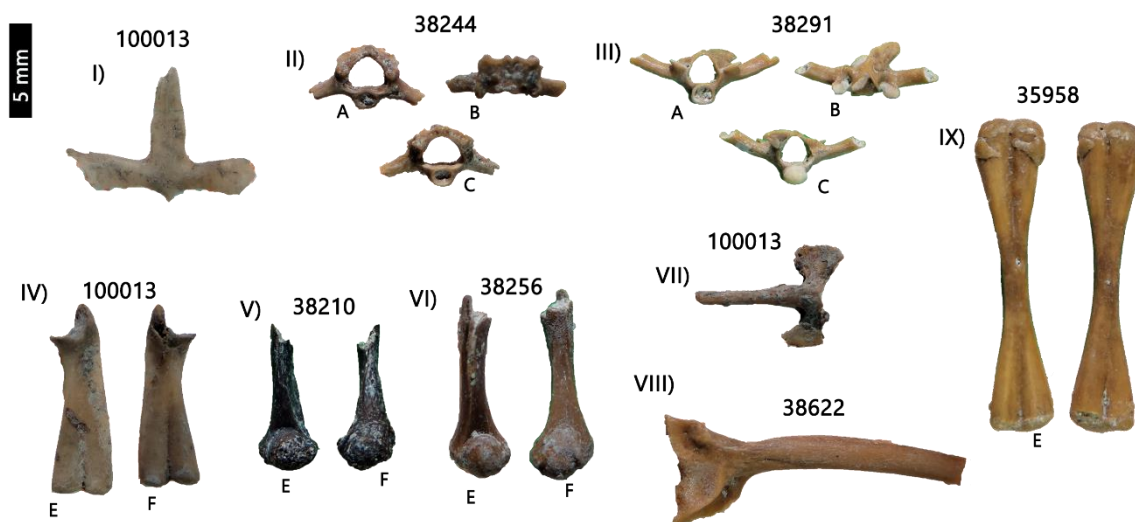


Figura 15. Elementos identificados como *Spea* sp. I Paraesfenoides en vista palatina. II) Vértebra del tronco II; III) Vértebra del tronco IV, A vista craneal, B vista dorsal, C vista caudal. IV) Radioulna izquierda; V) Húmero izquierdo (macho); VI) Húmero derecho (hembra), E vista ventral, F vista dorsal. VII) Sacroostilo en vista dorsal. VIII) Ilión derecho en vista lateral. IX) Tibiofibula derecha, E vista ventral, F vista dorsal.

Diagnosis: Las vértebras se asignaron al género *Spea* debido a que el cotilo presenta una forma semicircular, los procesos transversos son gruesos y dirigidos hacia ventral; las precigapófisis están ligeramente inclinadas hacia el eje medio del elemento, con los bordes proximales redondeados; la espina neural está poco desarrollada, el arco neural es corto, con ambos márgenes crenados y el borde caudal más grueso. Se separan de los miembros de la familia Bufonidae por el tamaño, así como a procesos transversos son gruesos y dirigidos hacia los laterales, precigapófisis inclinadas hacia el eje medio del elemento más a dorsal, una la espina neural con base ancha, un arco neural rectangular y con el margen proximal en forma de “V” y las postcigapófisis son cortas, anchas y dirigidas hacia ventral. Por último, se descarta la familia Ranidae ya que el cotilo presenta una forma elíptica, los procesos transversos son delgados y dirigidos hacia los laterales la espina neural es baja; el arco neural es corto, rectangular y con ambos márgenes crenados (Olsen, 1968; Holman, 1995; Holman, 2003).

Los húmeros se identificaron por el cuerpo del elemento ligeramente curvado hacia lateral, el epicóndilo ulnar más largo y delgado que el epicóndilo radial, por la presencia de una

faceta dorsal semicircular que abarca la mayor parte del elemento, procesos alares que forman un par de crestas que se extienden hacia proximal presentando una fosa profunda. Los húmeros de la familia Bufonidae tienen una faceta dorsal ovalada, más larga que ancha que se encuentra más a mesial y con el epicóndilo ulnar grueso a la misma altura que el del epicóndilo radial. En la familia Ranidae esta faceta es delgada y se encuentra casi en medio del elemento (Olsen, 1968; Holman, 1995; Holman, 2003, Blackburn *et al.*, 2019; Keeffe & Blackburn, 2020).

La radioulna se identifica al ser corta, con la faceta humeral formando un ángulo ligeramente mayor a 90°, un surco radicular profundo y con el cuerpo del elemento en su borde dorsal es delgado, formando una cresta que se extiende de proximal hasta casi hasta llegar a la parte distal. La característica general en los miembros de la familia Bufonidae es que poseen elementos robustos que adelgazan ligeramente hacia proximal, un surco radicular cuadrangular, un proceso en Y con forma de espina, una distancia corta entre el proceso radial y el cubital, una desviación del trocánter de 90° y un borde anterior ligeramente angulado. Los miembros de la familia Ranidae tienen una radioulna larga, con un cuello delgado una faceta humeral que forma un ángulo menor a 90°, un surco radicular poco profundo que se extiende de la base hasta la mitad del elemento (Olsen, 1968; Holman, 1995; Holman, 2003, Cruz *et al.* 2016).

El sacrourostilo debido a que el sacro está fusionado con el urostilo, los procesos accesorios son anchos hacia los ejes laterales y que adelgazan hacia la parte media del elemento. Los búfonidos carecen de los procesos accesorios, tiene una protuberancia dorsal de forma romboide, con su margen proximal la altura del borde proximal de los cotilos que son bajos, anchos y ligeramente ovalados. Los miembros de la familia Ranidae también carecen de estos procesos accesorios, la protuberancia dorsal tiene una forma ovoide, la cresta dorsal deja un espacio entre ésta y los cotilos, con una ligera depresión en forma de “V” y los cotilos son ligeramente redondeados y anchos; formando un ángulo casi de 90° con la cresta dorsal (Olsen, 1968; Holman, 1995; Holman, 2003; Pugener & Maglia, 2009).

Los ilión tienen la prominencia dorsal elevada, ovoide y con el margen dorsal delgado y carecen de cresta dorsal iliaca. El ilión en la familia Bufonidae se caracteriza por una prominencia dorsal elevada en forma de protuberancia circular y una cresta dorsal iliaca ausente o poco desarrollada, mientras que en la familia Ranidae la prominencia dorsal es plana en forma de gota con el margen dorsal grueso; tiene una cresta dorsal iliaca bien desarrollada, alta, delgada y larga que recorre el cuerpo (Olsen, 1968; Holman, 1995; Holman, 2003; Bever, 2005; Pugener & Maglia, 2009; Reilly & Jorgensen, 2011).

La tibiofibula presenta una forma de reloj de arena, corta, con la diáfisis más estrecha que las epífisis y las epífisis son bajas; en vista ventral, en la parte proximal los cóndilos presentan una ampliación que se extiende hacia la diáfisis. Los miembros de la familia Bufonidae poseen una tibiofibula larga con una ligera curvatura, un surco profundo y corto cerca de las epífisis altas; mientras que en la familia Ranidae es larga, con una fuerte curvatura hacia los

laterales y en la diáfisis, presenta un surco ligeramente profundo y largo por debajo de las epífisis altas (Olsen, 1968; Holman, 1995; Holman, 2003).

Familia Ranidae Rafinesque, 1814

Género *Lithobates* Fitzinger, 1843.

***Lithobates* sp.**

Material referido: ánguloesplénial (29575), una vértebra del tronco IV (29575), una vértebra sacral (29575), dos húmeros (35187, 45271), un urostilo (29575), cuatro iliones (38516, 38545, 29575, 35959), el pubisquión (29575), dos tibiofibulas (29575) (Figura 16).

Descripción: El ánguloesplénial está fragmentado y se tiene la parte proximal. En vista lateral, tiene una forma sigmoide; presenta un proceso coronoides en forma de duna, ligeramente alto, con borde redondeado y levemente estriado; se forma una cresta bien marcada que lo separa del canal mekeliano, que es largo, profundo y amplio; el proceso articular craneal es semiovalado y ligeramente profundo.

La vértebra del tronco IV tiene una longitud de 2.43 mm, está fragmentado de los procesos transversos y las precigapófisis. La vértebra es más ancha que larga, en vista craneal, el cotilo presenta una forma elíptica, comprimida dorsoventralmente; los procesos transversos son delgados y dirigidos hacia los laterales; las precigapófisis están ligeramente inclinadas hacia el eje medio del elemento; el arco neural es bajo, ligeramente triangular e inclinado hacia caudal. En vista dorsal, la espina neural es baja; el arco neural es corto, rectangular y con ambos márgenes crenados; las postcigapófisis son cortas, anchas y poco profundas. En vista caudal, presenta un cotilo ovalado, comprimido dorsoventralmente, el arco neural es bajo comprimido dorsoventralmente y el cigantro es crenado.

La vértebra sacral mide 3.15 mm de longitud, elemento fragmentado del arco neural, el centro vertebral en su porción proximal y los procesos transversos. En vista caudal, presenta dos cotilos articular redondos, el proceso transverso es grueso y está dirigido caudoventralmente.

El húmero 45271 corresponde a una hembra y tiene una longitud de 23.94 mm, el otro elemento corresponde a un macho y solamente se presenta la parte distal. En vista ventral el cuerpo del elemento es recto; la cresta humeral es alta y se extiende hacia la mitad del elemento, siendo más ancha en su porción distal; la fosa cubital es profunda, en forma de “V”, ligeramente más ancha que larga, con el extremo mesial más elevado en comparación del lateral que es bajo; el cóndilo distal es redondeado, ligeramente comprimido lateralmente, con el epicóndilo ulnar extendido más a distal, es grueso y con el borde puntiagudo; el epicóndilo radial que es corto y grueso; la cresta lateral es delgada, corta y con un borde lateral irregular, mientras que la cresta mesial es ligeramente más ancha e inclinada. En los machos las crestas se extienden para formar los procesos alares. En vista dorsal, el cuerpo

del elemento se curva un poco hacia ventral, formando una depresión poco profunda, presenta una faceta dorsal ovalada, más larga que ancha y se encuentra casi al centro de las piezas.

El urostilo está fragmentado de la cresta dorsal y el cuerpo, presenta solo la parte proximal. En vista dorsal, la protuberancia dorsal tiene una forma ovoide, con su lado grueso hacia proximal; la cresta dorsal es alta con un espacio entre ésta y los cotilos, con una ligera depresión en forma de “V”. En vista lateral, la cresta dorsal es alta y larga; los cotilos son ligeramente redondeados y anchos; formando un ángulo casi de 90° con la cresta dorsal.

Los ilión presentan la zona articular de la parte distal, la cresta dorsal está fragmentada. En vista lateral, la expansión dorso acetabular es ligeramente plana, con borde recto o ligeramente inclinado, el borde dorsal es agudo y se extiende hacia dorsal; presenta una fosa supracetabular profunda; la prominencia dorsal es plana en forma de gota con el margen dorsal grueso; tiene una cresta dorsal iliaca alta, delgada y larga que recorre el cuerpo; el cuerpo del ilión es curvado en dirección dorsal; la fosa acetabular es profunda con su borde ventral elevado y ligeramente inclinado; la fosa paracetabular es poco profunda; la expansión acetabular ventral es corta, delgada y con un margen ventral circular o recto.

El pubisquión se encuentra fusionado entre ambos lados, está fragmentado del margen posterior. En vista lateral, el margen distal es redondeado más amplio en su porción dorsal; los acetábulos son semicirculares, elevados y extendidos hacia los laterales.

Las tibiofibulas tienen una longitud que va de 33.02 mm a 33.27 mm. De manera general, el elemento presenta una forma de reloj de arena, es largo, con la diáfisis más estrecha que las epífisis; muestra una fuerte curvatura hacia los laterales; tiene un foramen central en la diáfisis, presenta un surco ligeramente profundo y largo por debajo de las epífisis altas.



Figura 16. Restos fósiles de *Lithobates* sp. I) ánguloesplénico izquierdo en vista lingual. II) vértebra del tronco, A vista craneal, B vista dorsal, C vista caudal. III) húmero izquierdo en vista caudal. IV) vértebra sacral en vista caudal. V) urostilo en vista dorsal. VI) ilión izquierdo en vista lateral. VII) pobisquiión en vista lateral. VIII) tibiofibula izquierda, A vista dorsal, B vista ventral.

Diagnosis: El ánguloesplénico se asignó como *Lithobates* ya que presenta un proceso coronoides corto en forma de duna, ligeramente alto, con borde redondeado y levemente estriado; el canal mekeliano, profundo, amplio y se encuentra más hacia labial, el proceso articular craneal es semiovalado y ligeramente profundo. En la familia Bufonidae el proceso coronoides es largo y rectangular, el canal mekeliano es profundo, amplio, se encuentra más hacia labial y termina con el proceso articular craneal, mientras que en los miembros de la familia Scaphiopodidae el proceso coronoides es bajo y se encuentra más hacia mesial, el canal mekeliano se posiciona hacia craneal en su parte distal y el proceso articular craneal es profundo con sus bordes laterales altos. Estos caracteres se observaron al revisar material osteológico de comparación presente en el Centro de Investigación Paleontológica Quinametzin (CIPAQ).

Las vértebras del tronco se asignaron como *Lithobates* ya que el cotilo presenta una forma elíptica, los procesos transversos son delgados y dirigidos hacia los laterales, la espina neural es baja; el arco neural es corto, rectangular y con ambos márgenes crenados. La familia Scaphiopodidae tienen un cotilo semicircular, los procesos transversos son gruesos y dirigidos hacia ventral; las precigapófisis están ligeramente inclinadas hacia el eje medio del elemento, con los bordes proximales redondeados; la espina neural está poco desarrollada, el arco neural es corto, con ambos márgenes crenados y el borde caudal más grueso. Se separan de los miembros de la familia Bufonidae por el tamaño, así como a procesos transversos son gruesos y dirigidos hacia los laterales, precigapófisis inclinadas hacia el eje medio del elemento más a dorsal, una la espina neural con base ancha, un arco neural rectangular y con el margen proximal en forma de “V” y las postcigapófisis son cortas, anchas y dirigidas hacia ventral (Olsen, 1968; Holman, 1995; Holman, 2003).

La vértebra sacral se identificó debido a que, en vista caudal, presenta dos cotilos articular redondos, largos, con una separación ligeramente amplia entre estos, el proceso transversal es grueso, tubular y está dirigido caudoventralmente. Los miembros de la familia Bufonidae presentan dos cotilos articular redondos, cortos, con una separación mínima entre estos, los procesos transversos están dirigidos más a lateral, son gruesos en la base y ensanchan en dirección lateral. Se separa de la familia Scaphiopodidae ya que esta vértebra está fusionada con el urostilo (Olsen, 1968; Holman, 1995; Holman, 2003).

Los húmeros tienen el cuerpo del elemento es recto, una fosa cubital profunda en forma de “V”, el epicóndilo ulnar está extendido más hacia distal, es grueso y con el borde puntiagudo, en vista dorsal, el cuerpo del elemento se curva un poco hacia ventral, formando una depresión poco profunda, presenta una faceta dorsal ovalada, más larga que ancha y se

encuentra casi al centro de las piezas. En la familia Scaphiopodidae el cuerpo del elemento ligeramente curvado hacia lateral, el epicóndilo ulnar más largo y delgado que el epicóndilo radial, la faceta dorsal es semicircular y abarca la mayor parte del elemento, los procesos alares que forman un par de crestas que se extienden hacia proximal presentando una fosa profunda. Los húmeros de la familia Bufonidae tienen una faceta dorsal ovalada, más larga que ancha que se encuentra más hacia mesial y con el epicóndilo ulnar grueso a la misma altura que el del epicóndilo radial (Olsen, 1968; Holman, 1995; Holman, 2003, Blackburn *et al.*, 2019; Keeffe & Blackburn, 2020).

El urostilo tiene una protuberancia dorsal de forma ovoide, la cresta dorsal deja un espacio entre ésta y los cotilos, con una ligera depresión en forma de “V” y los cotilos son ligeramente redondeados y anchos; formando un ángulo casi de 90° con la cresta dorsal. La familia Bufonidae tiene una protuberancia dorsal de forma romboide, con su margen proximal a la altura del borde proximal de los cotilos que son bajos, anchos y ligeramente ovalados. En la familia Scaphiopodidae este se encuentra fusionado con la vértebra sacral, presenta unos procesos accesorios del sacro anchos hacia los ejes laterales y adelgazan hacia la parte media (Olsen, 1968; Holman, 1995; Holman, 2003; Pugener & Maglia, 2009).

Los iliones se asignaron como *Lithobates* ya que tienen una prominencia dorsal plana en forma de gota, con el margen dorsal grueso; una cresta dorsal ilíaca bien desarrollada, alta, delgada y larga que recorre el cuerpo. El ilión en la familia Bufonidae se caracteriza por una prominencia dorsal elevada en forma de protuberancia circular y una cresta dorsal ilíaca ausente o poco desarrollada, mientras que en la familia Scaphiopodidae la prominencia dorsal elevada, ovoide y con el margen dorsal delgado y carecen de cresta dorsal ilíaca (Olsen, 1968; Holman, 1995; Holman, 2003; Bever, 2005; Pugener & Maglia, 2009; Reilly & Jorgensen, 2011).

El pubisquión al no contar con características que ayuden a su identificación, solamente fue posible asignarlo a *Lithobates* debido a que se encontraba asociado al ilión.

La tibiofibula en *Lithobates* es larga, con una fuerte curvatura hacia los laterales y en la diáfisis, presenta un surco ligeramente profundo y largo por debajo de las epífisis altas. Los miembros de la familia Bufonidae poseen una tibiofibula larga con una ligera curvatura, un surco profundo y corto cerca de las epífisis altas; mientras que en la familia Scaphiopodidae tienen una forma de reloj de arena, corta, con la diáfisis más estrecha que las epífisis que son bajas y en la parte proximal los cóndilos presentan una ampliación que se extiende hacia la diáfisis (Olsen, 1968; Holman, 1995; Holman, 2003).

Orden Squamata Oppel, 1811

Suborden Sauria McCartney, 1802

Familia Phrynosomatidae Blainville, 1835

Genero *Sceloporus* Wiegmann, 1828

***Sceloporus* sp.**

Material referido: Mandíbula (8054), (Figura 17).

Descripción: El elemento está fragmentado, se presenta solamente la parte media con seis piezas dentales, en vista lingual es delgado hacia la parte anterior y va ensanchando hacia la parte posterior, el canal mandibular es abierto, más estrecho en la parte anterior. En vista oclusal los dientes son tricúspides, las coronas están comprimidas lateralmente, la cúspide media es más alta que las laterales, siendo la anterior mayor que la posterior; los dientes son cilíndricos y todos del mismo grosor, ensanchando un poco en la base y antes de llegar a las coronas.



Figura 17. Fragmento de mandíbula izquierda de *Sceloporus* sp. A) vista lingual, B) vista oclusal.

Diagnosis: Se asigna a *Sceloporus* por la presencia del canal mandibular abierto, estrecho hacia la zona anterior y ensanchándose en dirección posterior, por la presencia de dientes tricúspides. Se descartan las familias Anguidae, Scincidae, Teiidae, Xenosauridae, Helodermatidae y Xenosauridae; así como al género *Phrynosoma* ya que estos presentan dientes unicúspides o bicúspides. Separamos al ejemplar de la familia Xantusidae, porque esta familia presenta el canal meckeliano cerrado. Se descarta a la familia Iguanidae ya que las especies presentan dientes multicúspides con más de tres cúspides. La familia Polychortidae presenta dentarios alargados y delgados, lo cual no se observa en el fósil (Olsen, 1968; Holman, 1995; Ledesma *et al.*, 2024).

Suborden Serpentes Linnaeus, 1758

Familia Colubridae Cope, 1886

Subfamilia Natricinae Bonaparte 1840

Género *Thamnophis* Fitzinger, 1843.

Thamnophis

Material referido: 23 vértebras del tronco (36991, 38551, 38539, 45283, 38542, 45247, 35187, 38503, 38505, 38507, 7948, 7883) (Figura 18).

Descripción: La mayoría de las vértebras están completas, aunque algunas presentan fragmentadas diferentes regiones del elemento. Las piezas con más largas que altas y tan anchas como largas. En vista anterior el cotilo es redondeado a semiovalado lateralmente, siendo más ancho que alto. El arco neural y el cigosfeno son más anchos que el cotilo. La región paracotilar es profunda y se presentan los forámenes paracotilares. Las parapófisis están bien desarrolladas, y los procesos accesorios de la parapófisis están proyectándose anterodorsalmente. Las precigapófisis se dirigen en dirección laterodorsal. Los procesos accesorios son largos, obtusos y se dirigen lateralmente. En vista caudal, el cóndilo es redondeado. La hipapófisis, es corta de la misma proporción del cóndilo, tiene un ancho equivalente a dos tercios del cóndilo y es puntiaguda en dirección ventral. Las postcigapófisis se extienden en dirección lateral. El cigantero es ligeramente elevado, con márgenes rectos. En vista lateral, la hipapófisis se dirige en dirección caudal. Las parapófisis son puntiagudas y se proyectan en dirección antero dorsal, la diapófisis es de menor tamaño y redondeada. La faceta articular del cigosfeno es ovalada y se proyecta en dirección latero ventral. La espina neural presenta un borde anterior recto y su borde posterior es biselado. En vista dorsal el cigosfeno es ligeramente crenado, la faceta articular precigapofisial es ovoide dirigida lateralmente. El margen posterior del arco neural es curvado y se dirige lateralmente al igual que las postcigapófisis. En vista ventral el cuerpo vertebral es triangular, con el margen anterior cóncavo. Las parapófisis van a dirección anterior, y la faceta articular de las postcigapófisis son ovoides dirigidas lateralmente. Puede o no presentar los forámenes subcentrales.

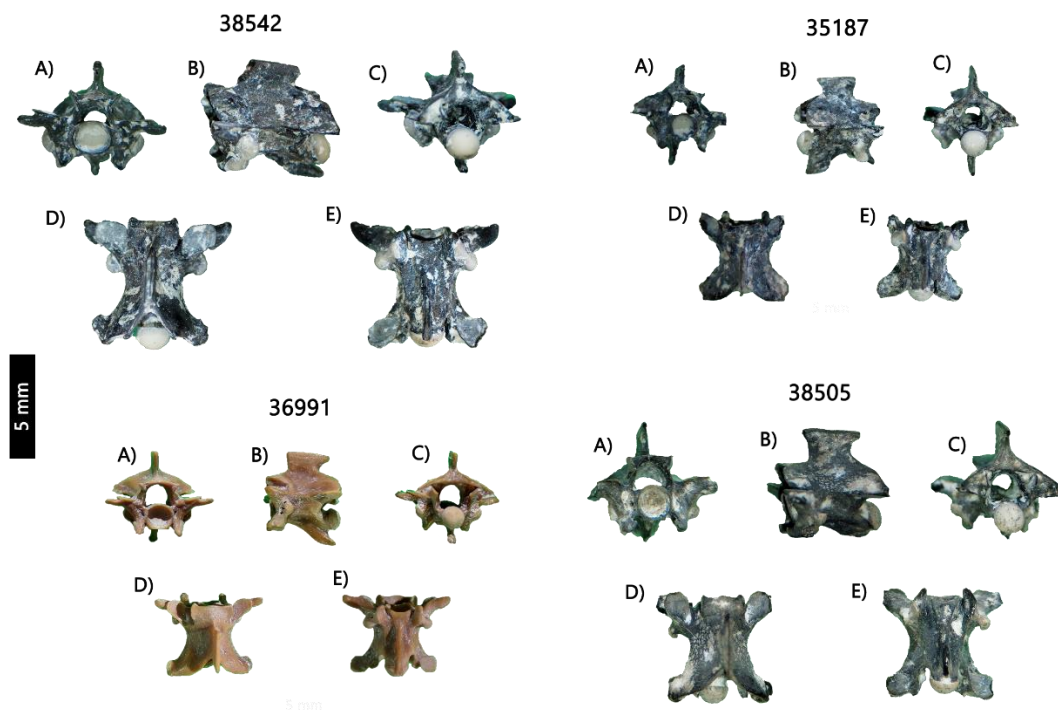


Figura 18.- Vértex del tronco, *Thamnophis* sp. A) vista craneal. B) vista lateral. C) vista caudal. D) vista dorsal. E) vista ventral.

Diagnosis: Por la presencia de una hipapófisis en el material fósil se excluyen a las familias Boidae y Colubridae (excepto la subfamilia Natricinae), por la presencia de una hipapófisis en las vértebras del tronco. Los fósiles se separan de Viperidae porque en vista posterior, la hipapófisis es menos de 1/3 el ancho del cóndilo, mientras que en los vipéridos es 1/3 o más ancha. Se descarta a la familia Elapidae porque las vértebras de esta familia están deprimidas y la espina neural es baja, características que no se observan en los fósiles. Dentro de Natricinae las vértebras se asignaron al género *Thamnophis* debido a que el centro vertebral es más alargado que en *Nerodia*. La espina neural en *Thamnophis* es alta, larga, y su borde posterior es fuertemente biselado, en comparación con *Storeria*, que su espina neural es más larga que alta y su borde posterior ligeramente biselado (Auffenberg, 1963; LaDuke, 1991; Holman, 2000).

Familia Viperidae Oppel, 1811

Género *Crotalus* Linnaeus, 1758.

Crotalus sp.

Material referido: 11 vértebras del tronco (7286, 3654, 7289) (Figura 19).

Descripción: La vértebra es más alta que larga y tan ancha como larga. El cótilo es sub redondeado mucho más grande que el canal neural, llegando a ocupar parte del espacio del canal, del mismo ancho que el cigosfeno y el borde ventral se proyecta hacia la parte caudal.

La región paracotilar es poco profunda y no se presentan los forámenes paracotilares. Las parapófisis están bien desarrolladas, proyectándose antero ventralmente. Las precigapófisis se dirigen en dirección latero dorsal. Los procesos accesorios son cortos, redondeados y se dirigen lateralmente. El canal neural es más pequeño que el cotilo, es redondeado en la parte dorsal y se expande lateralmente hacia la zona ventral. El cigosfeno es grueso y ligeramente cóncavo. La espina neural es ligeramente más alta que el cotilo, en la base presenta un ensanchamiento posiblemente patológico. En vista caudal, el cóndilo es redondeado. La hipapófisis, es alargada dos veces el cóndilo, tiene un ancho equivalente a dos tercios del cóndilo y es puntiaguda en dirección ventral. Las postcigapófisis se extienden en dirección lateral. El cigantro es elevado, con márgenes rectos. En vista lateral el cóndilo es redondeado, la hipapófisis se dirige en dirección caudal. Las parapófisis son puntiagudas y se proyectan en dirección antero ventral, la diapófisis es de menor tamaño y redondeada. La faceta articular del cigosfeno es ovalada y se proyecta en dirección latero ventral. La espina neural presenta un borde anterior recto y su borde posterior es biselado. En vista dorsal el cigosfeno es cóncavo, la faceta articular precigapofisial es ovoide dirigida lateralmente, los procesos accesorios de las precigapófisis son moderadamente puntiagudos, proyectándose en dirección lateral anterior. El margen posterior del arco neural es curvado y se dirige lateralmente al igual que las postcigapófisis. En vista ventral el cuerpo vertebral es triangular, con al margen anterior cóncavo. Las parapófisis van a dirección anterior, y la faceta articular de las postcigapófisis son ovoides dirigidas lateralmente.

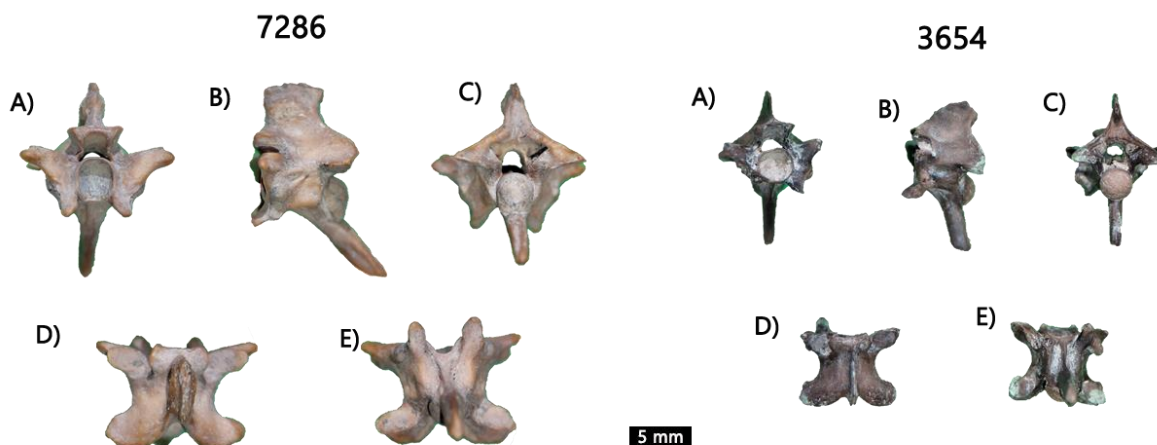


Figura 19.- Vértabras del tronco, *Crotalus* sp. A) vista craneal. B) vista lateral. C) vista caudal. D) vista dorsal. E) vista ventral.

Diagnosis: Por la presencia de una hipapófisis en el material fósil se excluyen a las familias Boidae y Colubridae (excepto la subfamilia Natricinae), por la presencia de una hipapófisis en las vértebras del tronco. Se separan a la subfamilia Natricinae y la familia Elapidae, debido a que en estas familias la hipapófisis en vista posterior es delgada, menos de 1/3 el ancho del cóndilo, mientras que en el material fósil es casi el ancho del cotilo, característica presente en la familia Viperidae. Las vértebras se asignaron a *Crotalus* debido a que presentan un cuerpo vertebral corto, con una espina neural alta y una hipapófisis que se origina más cerca

del cóndilo y es larga proyectada hacia ventral, con un ápice agudo (Auffenberg, 1963; LaDuke, 1991; Holman, 2000).

Orden Testudines Batsch, 1788

Familia Testudinidae Batsch, 1788

Género *Gopherus* Rafinesque, 1832

***Gopherus* sp.**

Material referido: Una placa costal (38724) (Figura 20).

Descripción: La placa se encuentra fracturada en las zonas medial y lateral, presenta fisuras en vista dorsal y ventral. Tiene una forma triangular que va de medial a lateral, en vista dorsal se aprecia la impresión de los escudos que corre de medial a lateral, ligeramente curvada hacia craneal. Los bordes craneal y caudal tienen rugosidades que recorren el margen del elemento y se aprecian en vista dorsal y ventral. En vista ventral, cerca del borde medial presenta unas estrías verticales, cercano al borde lateral tiene un foramen ligeramente ovalado.

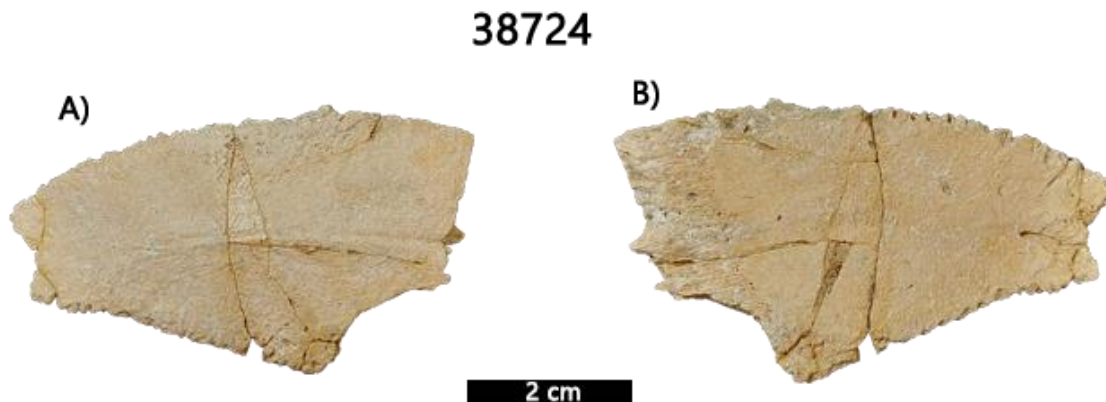


Figura 20. Placa costal de *Gopherus* sp. A) vista dorsal, B) vista ventral.

Diagnosis: El material se asigna a *Gopherus* debido a que la placa presenta una forma triangular, característica diagnóstica del género (Auffenberg, 1976), la presencia de la cicatriz del escudo dorsal y ausencia de la espina costal que une esta placa con las marginales (Cruz *et al.* 2009). Podemos separarla de *Kinosternon* debido a que estas presentan una ornamentación vermicular en la cara dorsal de las placas, además, la espina costal se encuentra presente. Se distingue de *Trachemys* porque las placas costales tienen una forma subrectangular, con un margen de contacto en las placas neurales semicircular (Jasinski, 2018) y de *Hesperotestudo* en que las placas costales triangulares, son mucho más anchas, comprimiéndose al margen dorsal (Meylan, 2000).

Familia Kinosternidae Agassiz, 1857

Género *Kinosternon* Spix, 1824

***Kinosternon* sp.**

Material referido: Una placa nuchal, cinco placas costales, 10 placas marginales, dos epiplastrones, dos hioplastrones, dos hipoplastrones y dos xifiplastrones (Figura 21).

Descripción: Las placas que componen el caparazón en vista dorsal, la placa nuchal es triangular, con su margen craneal ligeramente cóncavo; las placas costales son más rectangulares, más anchas que largas, dispuestas de manera transversal, con una cicatriz horizontal que atraviesa al elemento; las placas marginales son anchas y altas en el margen lateral, con una ligera depresión marcada por una cicatriz que separa el margen medial, que es más plano y delgado, presentan cicatrices poco profundas, tienen un orificio de inserción de la costilla. Todas las placas presentan una ornamentación vermicular.

Las placas que componen al plastrón presentan una ornamentación vermicular, en vista ventral el epiplastron presenta un margen craneal redondeado, con una placa gular ancha, ligeramente elevada del margen y una placa humeral larga, ligeramente triangular y con cicatrices en diagonal profundas; el hioplastron es rectangular, más ancho que largo, con una depresión en su margen craneal cercana al borde lateral, la escama axilar es larga y delgada, con el borde distal estrecho, la escama gular es triangular, ancha en su borde distal; el hipoplastron es rectangular, más ancho que largo, con una marcada proyección en su margen lateral, que se dirige hacia caudal con un borde distal muy agudo; el xifiplastron es triangular, ancho en el borde craneal y estrecho hacia caudal, con su margen caudal redondeado, presenta una cicatrices curvas poco marcadas.

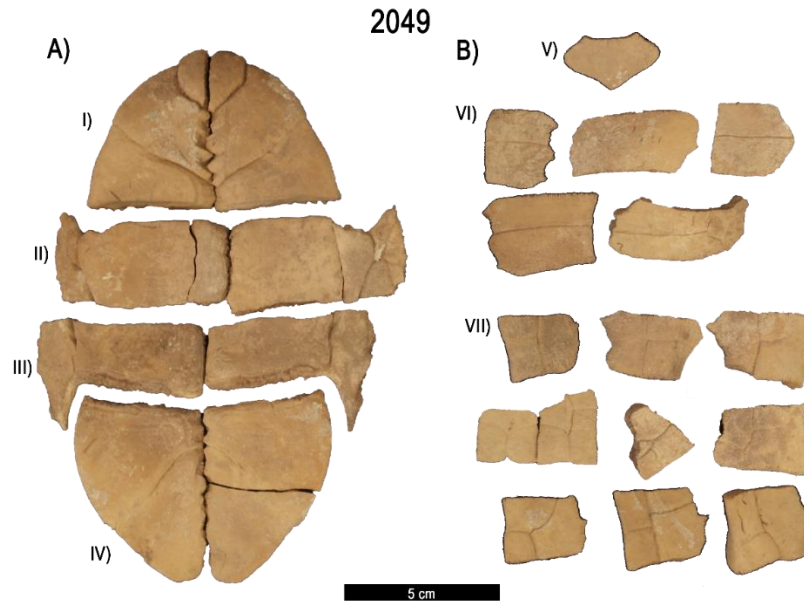


Figura 21. Placas del género *Kinosternon* sp. A) plastrón, I) epiplastron, II) hioplastron, III) hipoplastron, IV) xifiplastron. B) caparazón, V) placa nuchal, VI) placas costales, VII) placas marginales.

Diagnosis: Las placas fueron asignadas a *Kinosternon* por la presencia de una ornamentación vermicular, las nuchales son triangulares con los bordes laterales anchos, las placas costales presentan una proyección en vista ventral que corresponde a la costilla, las marginales tienen el foramen periferal, el epiplastron tiene la placa gular que sobresale del margen, hioplastron rectangular y corto, hipoplastron rectangular con una proyección en el borde lateral que se extiende hacia caudal, un xifiplastron largo y triangular. Se diferencia de *Gopherus* y *Trachemys* principalmente porque en estos, el plastrón presenta una placa plastral y el hioplastron es más largo que ancho, además las placas costales en *Gopherus* son triangulares y en *Trachemys* por la presencia de líneas de crecimiento en la parte ventral, las placas marginales en *Gopherus* no presentan el foramen periferal, mientras que en *Trachemys* estas placas son delgadas y afiladas (Olsen, 1968; Cruz *et al*, 2009; Jasinski, 2018).

Orden Anseriformes Wagles, 1831

Familia Anatidae Vigors, 1825

Género *Branta* Scopoli, 1769

Branta sp.

Material referido: Un húmero (52908), carpometacarpo (31589), un fémur (15297) (figura 22).

Descripción: El húmero está fragmentado, solo presentando la parte distal. En vista dorsal, el proceso flexor es elevado, grueso y recto; el surco humeral del tríceps es poco profundo y se inclina ligeramente hacia medial; la fosa del olécranon es ancha y ligeramente profunda; el borde distal de la cabeza es redondeada y está por debajo del borde distal del proceso flexor; el epicóndilo dorsal es largo y se extiende hacia lateral. En vista craneal, la impresión del músculo braquial es muy profunda, elíptica y ligeramente inclinada hacia los márgenes laterales; el epicóndilo ventral se proyecta hacia distal pero sin sobrepasar los márgenes distales de los cóndilos, presenta dos fosas profundas en forma de media luna separadas entre sí por una cresta delgada; el cóndilo ventral es ovalado, comprimido proximalmente; la faceta braquial es ovalada y delgada; el surco intercondilar es estrecho y profundo; el cóndilo dorsal es en forma de gota, es elevado, su borde distal es redondeado, mientras que su borde proximal se curva hacia la impresión del músculo braquial.

El carpometacarpo mide 101.50 mm de longitud, está fragmentado en la zona distal del metacarpo III. En vista ventral el margen dorsal de la tróclea carpal es más elevado y agudo que el margen ventral, siendo casi redondeado; el proceso piciforme es elevado, con un margen redondeado y formando una fosa en el espacio con el proceso del metacarpo I; el proceso del extensor es largo, grueso en la base y adelgaza hacia el ápice, es elevado, con su margen medial con una protuberancia redondeada, su borde proximal forma un ángulo mayor a 90° con el borde dorsal de la tróclea carpal. En vista medial, la fosa anterior carpal es poco profunda, se encuentra más hacia la parte ventral; el margen de las trócleas es bilobulado. En vista lateral, el margen ventral de la tróclea carpal es delgado y se proyecta más lateralmente que el margen dorsal que es anguloso; la fovea carpal presenta dos fosas profundas, redondeadas y separadas por una cresta baja y delgada; el metacarpo III se encuentra más al borde ventral y se adelgaza en dirección distal. En vista dorsal, la fosa supratrocantérea está dirigida de lateral a medial, alargada, delgada y profunda.

El fémur presenta la parte distal, se encuentra fragmentado del cóndilo lateral en la parte craneal. En vista craneal los cóndilos presentan una ligera inclinación hacia medial; el cóndilo lateral se proyecta más a distal; el surco patelar es poco profundo y amplio, conecta con el surco intercondilar que es poco profundo y cóncavo en su margen distal. En vista dorsal, la cresta supracondilar medial es elevada y gruesa; la fosa poplítea es superficial y ligeramente cuadrada; el cóndilo lateral es alto, más elevado que el cóndilo fibular, largo y delgado, ligeramente recto; el cóndilo fibular es bajo, plano y ancho.

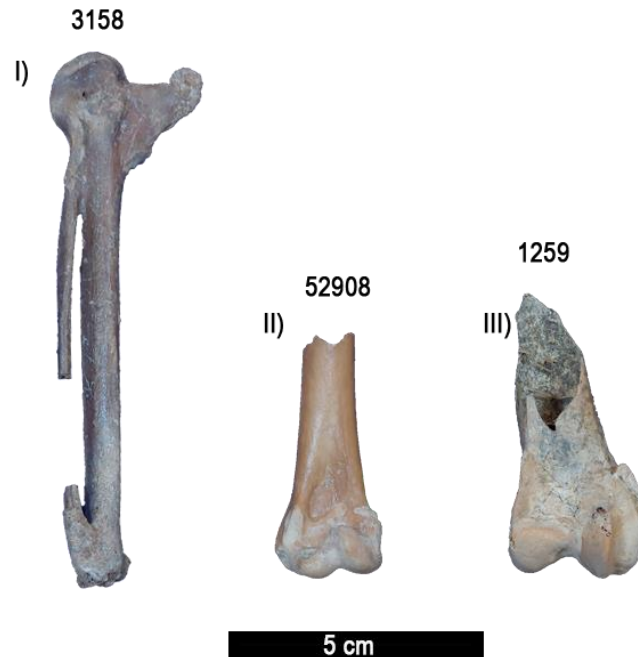


Figura 22. Restos óseos de *Branta* sp. I) carpometacarpo izquierdo en vista ventral. II) húmero izquierdo en vista craneal. III) fémur izquierdo en vista caudal.

Diagnosis: El húmero es fácilmente distinguible de otros anátidos debido a su tamaño y a su curvatura en la zona dista, fue asignado como *Branta* debido a que el entepicóndilo tiene una extensión distal menor que el cóndilo dorsal, el surco tricipital externo está presente caudalmente y se extiende alrededor del extremo distal como un surco poco profundo, mientras que en taxones más pequeños como *Anser* el entepicóndilo tiene una extensión distal similar al cóndilo dorsal, el surco tricipital externo está presente caudalmente pero no continúa alrededor del extremo distal (Woolfenden, 1961; Worthy *et al.*, 2008).

Carpometacarpo fue asignado a *Branta* por el proceso del metacarpo I, ya que el proceso del extensor es largo, grueso en la base y adelgaza hacia el ápice, elevado con su borde proximal casi perpendicular al eje, con su borde proximal forma un ángulo mayor a 90° con el borde dorsal de la tróclea carpal, Se separa de taxones más pequeños como *Anser* por su gran tamaño y porque en este último, el proceso del metacarpo I es más corto, ancho en la base con su borde distal más extendido y adelgaza casi llegando al ápice, de los cisnes porque el proceso del metacarpo I tiene un borde proximal que generalmente se inclina hacia la tróclea carpal (Woolfenden, 1961).

El fémur se asignó a *Branta* debido a que la cresta medial que bordea el área poplíteo está menos desviada medialmente y, por lo tanto, es más recta y está más alineada con el eje, las superficies externas de los cóndilos son paralelas, mientras que en géneros como *Anser* o *Chen* el surco rotular es más estrecho y, por lo tanto, parece más profundo, las superficies externas de los cóndilos convergen entre sí anteriormente y el cóndilo interno es más

estrecho. La diferencia entre los gansos y los cisnes es que en estos últimos los cóndilos están dirigidos lateralmente, mientras que en los gansos están dirigidos más posterior (Woolfenden, 1961).

Género *Anser* Brisson, 1760

***Anser* sp.**

Material referido: Una escápula (38503), cuatro coracoides (38643, 38631, 38728, 38536) seis húmeros (60929, 29539, 38728, 38796, 38722), una ulna (38771), tres carpometacarpos (45260, 39739, 8735), un tarsometatarso (38517) (Figura 23).

Descripción: La escápula presenta solamente la parte proximal, en vista dorsal el acromion está dirigido más medialmente y, en consecuencia, la superficie posterior al acromion, incluida la faceta glenoidea, es amplia; el borde anterior, entre la articulación coracoidal y el acromion, es más grueso, hay una protuberancia presente en el borde dorso medial del cuello; la faceta glenoidea se encuentra casi en el plano de la porción anterior del eje.

Los coracoides tienen una longitud que va de 46.85 mm a 55.98 mm. En vista dorsal la cabeza está comprimida lateralmente, presenta una inclinación en su margen lateral; la impresión acrocoracohumeral es larga, delgada y cóncava; la faceta glenoidea es ancha, ovalada y se encuentra más en posición lateral; la faceta escapular es profunda, ligeramente triangular, con los márgenes redondeados; el proceso procoracoideo es corto, grueso, triangular y con su ápice agudo en dirección proximal; el cuello es ancho a delgado y recto; el cuerpo ensancha y se inclina hacia la parte distal. En la zona distal, el margen lateral es delgado, se eleva ligeramente hacia dorsal; presenta pequeñas crestas en el cuerpo que se originan en el borde medial; la impresión esternocoracoidea está poco desarrollada; la faceta esternal es profunda, recorre el margen distal del elemento y se curva ligeramente hacia medial, con el labio interno bien desarrollado, delgado y sobresale más hacia dorsal que el labio externo; el margen medial del ángulo medial es recto. En vista ventral, el labio glenoideo es grueso, el cuello se inclina hacia medial respecto al eje del cuerpo, en su margen lateral se forma una ligera depresión cerca del proceso lateral; el ángulo medial presenta una faceta elevada, con su margen proximal proyectado hacia proximal-ventral.

El húmero 38722 está completo y mide 104.65 mm de longitud, el resto están fragmentados en partes proximales y distales, la mayoría presenta desgaste en la cresta deltoidea, la tuberosidad interna y el margen de la cresta bicipital. En vista caudal la cabeza es robusta, baja, ligeramente redondeada y con su margen distal pronunciado; la cresta mesial está inclinada al eje del cuerpo del húmero, con la tuberosidad interna ligeramente proyectada hacia proximal; el foramen neumático es abierto, se proyecta por debajo de la tuberosidad interna, lo que lo hace bajo, profundo y tiene una apariencia ovalada, se marca ligeramente una cresta dorsal poco desarrollada; el margen de la cresta bicipital es curvo; la inserción pectoral (tubérculo dorsal) es ovalada en dirección proximal-distal, estrecha, plana y poco

profunda. En la parte distal, el proceso flexor es elevado, con un margen lateral en diagonal y un margen distal ligeramente agudo, el surco humeral del tríceps es poco marcada; la fosa del olécranon es profunda y ancha, ligeramente rectangular; el borde distal de la cabeza es redondeada y está a la misma altura que el borde distal del proceso flexor. En vista craneal, la cresta deltoidea es pequeña; la impresión coracobraquial está poco marcada; el surco del ligamento transversal comienza justo en el margen medial, es amplio, corto y profundo, terminando poco antes del borde medial de la cabeza; se aprecia ligeramente la tuberosidad interna, el margen proximal del canal capital que separa a la cabeza y la base de la tuberosidad interna, forma un ángulo un poco menor a 90°. La parte distal la impresión del músculo braquial está poco definida, con forma ovoide que se inclina hacia medial en la parte distal. En la zona distal la fosa braquial es ligeramente profunda, ovalada e inclinada hacia la zona media del elemento, el epicóndilo ventral se proyecta hacia distal sobrepasando los márgenes distales de los cóndilos, presenta dos fosas poco profundas y ovaladas, separadas entre sí por una cresta delgada; el cóndilo ventral es ovalado, con una inclinación hacia proximal; la faceta braquial es cuadrada; el surco intercondilar es estrecho y poco perceptible; el cóndilo dorsal es en forma de gota, es elevado, su borde distal es redondeado, mientras que su borde proximal se curva hacia la fosa braquial.

La ulna mide 79.21 mm de longitud, fragmentada del olécranon. Tiene una forma curva que va de proximal y se vuelve recto hacia la zona distal antes de la mitad del elemento; las papilas están presentes, aunque poco desarrolladas, son perceptibles al tacto. En vista ventral, la impresión braquial está fuertemente excavada y es larga, con su borde mesial elevado y delgado; el cotilo ventral es más largo que ancho es ovalado e inclinado hacia medial; el cotilo dorsal es más ancho que largo con su borde dorsal en diagonal al eje, proyectándose hacia distal. En la parte distal, el cóndilo dorsal es corto, ancho con el ápice agudo y se proyecta más a lateral que a distal.

Los carpometacarpos tienen una longitud que va de 34.22 mm a 56.82 mm. En vista ventral el margen dorsal de la tróclea carpal es más elevado y agudo que el margen ventral, siendo casi redondeado; el proceso piciforme es corto, elevado, con un margen redondeado y formando una fosa en el espacio con el proceso del metacarpo I; el proceso del extensor es corto, grueso en la base y adelgaza hacia el ápice, es elevado en dirección proximal, su borde proximal forma un ángulo ligeramente mayor a 90° con el borde dorsal de la tróclea carpal. En vista medial, la fosa anterior carpal es poco profunda, se encuentra más hacia la parte ventral, el margen de las trócleas es bilobulado. En vista lateral, el margen ventral de la tróclea carpal es delgado y casi recto; la fovea carpal presenta una fosa profunda y redondeada; el metacarpo III se encuentra más al borde ventral y se adelgaza en dirección distal. En vista dorsal, la fosa supratrocantérica es horizontal, alargada, delgada y profunda.

El tarsometatarso solo presenta la parte distal fragmentada de las trócleas metatarsianas en vista plantar. En vista dorsal, el foramen vascular distal es profundo y ovalado, se encuentra entre las trócleas de los metatarsianos III y IV; la tróclea del metatarsiano II está más proximal

que las otras, con una ligera inclinación hacia plantar, tiene un surco poco profundo en la zona media y presenta una pequeña protuberancia en su margen lateral; el metatarsiano III es más largo que los otros, ancho, con una depresión en la zona media bien marcada; presenta una pequeña cresta en el margen lateral que se extiende hacia distal; la tróclea del metatarsiano IV es ancha, más corta que la tróclea del metatarsiano III; tiene una fosa poco profunda en la zona media, con una pequeña protuberancia en el margen lateral cóncava e inclinada hacia lateral.

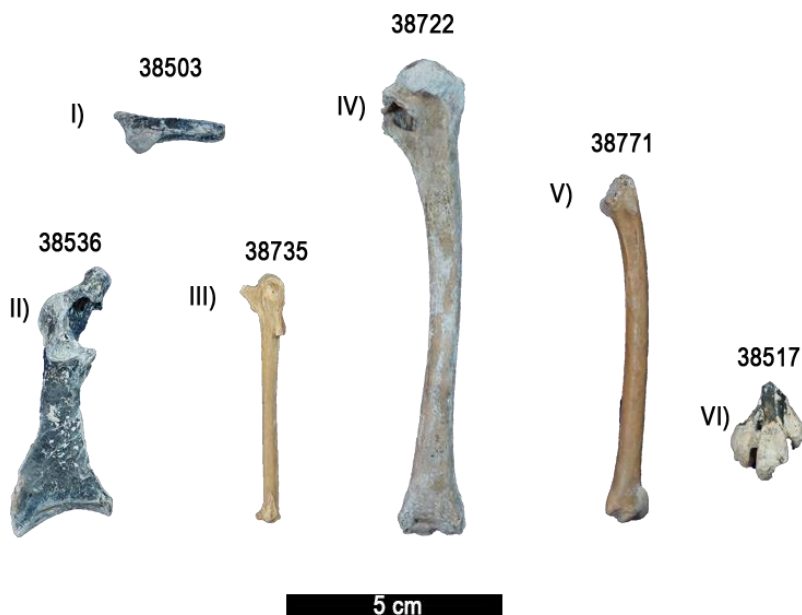


Figura 23. Elementos correspondientes a *Anser* sp. I) escápula izquierda en vista dorsal. II) coracoides izquierdo en vista dorsal. III) carpometacarpo derecho en vista ventral. IV) húmero derecho en vista caudal. V) ulna derecha en vista caudal. VI) tarsometatarso derecho en vista dorsal.

Diagnosis: La escápula se identifica como *Anser* debido a que en la porción anterior de la faceta suele estar inclinada latero ventralmente, presenta una fosa neumática cerca del extremo anterior de la superficie dorsal de la escápula, lo que permite separarlas de taxones más grandes como *Branta* ya que carecen de fosas (Woolfenden, 1961).

Los coracoides fueron asignados por su gran tamaño, ya que en otros miembros de la familia estos elementos son considerados pequeños, gráciles, con un eje más delgado y una cabeza estrecha, también porque la faceta furcular está profundamente excavada dorsalmente, se estrecha contra el eje en el medio y ligeramente excavada ventralmente; los forámenes neumáticos en la región ventral de la faceta están ausentes, la presencia de una fosa en la parte central del tubérculo braquial y una muesca en su margen distal; mientras que en el género *Branta* la faceta furcular está fuertemente excavada en toda su extensión y los forámenes neumáticos aparecen con frecuencia bajo la porción ventral de la faceta y carecen

de una fosa en el tubérculo braquial o la fosa es extremadamente pequeña (Woolfenden, 1961); Volkova & Zelenkov, 2019).

Los húmeros son separados de las otras tribus debido a la prominente cresta capital, la extensión del área de inserción de la cabeza externa del tríceps casi hasta la cabeza humeral, lo estrecho de la faceta para la inserción del ligamento articular anterior (más estrecha que el espacio entre la faceta y el cóndilo externo). Se asigna como *Anser* porque la cresta capital intercepta el medio de una línea que conecta el extremo distal de la cresta media y el tubérculo dorsal, formando un surco distintivo entre ella y el tubérculo dorsal; presenta un foramen neumático largo, delgado y ovalado, el epicóndilo medial tiene una extensión distal similar al cóndilo dorsal, el surco tricipital externo está presente caudalmente pero no continúa alrededor del extremo distal. Se puede separar se taxones más grandes como *Branta* porque la fosa neumática es relativamente más ancha el epicóndilo medial tiene una extensión distal menor que el cóndilo dorsal, el surco tricipital externo está presente caudalmente y se extiende alrededor del extremo distal como un surco poco profundo (Woolfenden, 1961; Worthy *et al.*, 2008).

Los carpometacarpos se identificaron como *Anser* debido a que la superficie anterior del metacarpiano II, y en particular la mitad distal, es plana y el ángulo formado con la superficie externa es correspondientemente bastante agudo, la inserción extensora está confinada a la punta del proceso corto, pero alto, del metacarpiano I, siendo ancho en la base con su borde distal más extendido y adelgaza casi llegando al ápice. En géneros como *Anas*, *Aix*, *Aythya*, *Oxyura*, la superficie superior es redondeada, sin ángulos agudos y la inserción extensora es más larga y se extiende distalmente sobre el borde distal del proceso (Woolfenden, 1961).

El tarsometatarso se identificó como *Anser* debido a que la tróclea de los dedos II y IV, y particularmente del II, está extendida, la parte anterior es estrecha y el borde externo tiene una curva prominente, la tróclea del dedo II en vista interna está dirigida más posterior y proximalmente, el foramen distal en vista posterior se acerca más a la perpendicular al mango. En los cisnes verdaderos difieren ligeramente de los gansos en que el surco en la tróclea del dedo IV continúa anteroproximalmente hasta la parte más proximal de la tróclea. Se separa de *Branta* ya que la tróclea del dedo II se une al eje del hueso en un ángulo más abrupto y es más corta que en *Anser*. En *Anser* el surco tendinoso de la superficie anterior es más prominente y todo el hueso es ligeramente más robusto que en *Branta* (Woolfenden, 1961).

Género *Anas* Linnaeus, 1758

***Anas* sp.**

Material referido: dos coracoides (38535, 39222), siete húmeros (45267, 38515, 38551, 55729, 38646, 58669, 58656), tres ulnas (45259, 39728, 39730) (Figura 24).

Descripción: Los coracoides se encuentran fragmentados de la cabeza y el proceso procoracoideo. En vista dorsal la faceta glenoidea es semicircular con los bordes altos y gruesos, se encuentra en posición lateral; la faceta escapular es profunda, con bordes altos y ligeramente ovalada; el cuello es delgado y se proyecta hacia medial, engrosando hacia la zona distal del elemento. En la parte distal, el margen lateral es delgado, se eleva ligeramente hacia dorsal; presenta pequeñas crestas en el cuerpo que se originan en el borde medial; la impresión esternocoracoidea está poco desarrollada; la faceta esternal es poco profunda y recorre el margen distal del elemento, se curva ligeramente hacia medial con el labio interno bien desarrollado, delgado y sobresale más hacia dorsal que el labio externo; el margen medial del ángulo medial es recto hacia proximal y forma una muesca. En vista ventral, el labio glenoideo es grueso, el cuello se inclina hacia medial respecto al eje del cuerpo, en su margen lateral se forma una ligera depresión cerca del proceso lateral.

Los húmeros tienen una longitud que va de 64.7 mm a 69.94 mm. En general el elemento es delgado, presenta una ligera curva hacia lateral en el cuerpo, en vista caudal la cabeza es baja, ovalada y comprimida con una ligera dirección hacia medial; el canal capital es profundo, estrecho y se extiende por debajo de la cabeza hacia la mitad; la tuberosidad interna es ligeramente plana, con una ligera inclinación en la cresta mesial, casi horizontal, se extiende hacia caudal; El foramen neumático es abierto, profundo, circular y se proyecta por debajo de la tuberosidad interna; el margen de la cresta bicipital puede ser recto o ligeramente curvo; la tuberosidad dorsal es ovalada y poco profunda, con el margen proximal agudo. En la parte distal, el proceso flexor es poco elevado, con una pequeña protuberancia en la parte media; el surco humeral del tríceps es poco marcada con los bordes laterales rectos; La fosa del olécranon es profunda, el borde distal de la cabeza es redondeada y se extiende más a distal que el borde distal del proceso flexor. En vista craneal la cresta deltoidea es pequeña, con un borde delgado, recta en su parte distal, eleva hacia proximal y se deprime hacia la cabeza; la impresión coracobraquial es poco profunda y con forma de medialuna; el surco del ligamento transversal es corto y profundo, comienza justo en el borde medial y termina se antes del borde de la cabeza; se aprecia el canal capital que separa a la cabeza y la base de la tuberosidad interna, en un ángulo un considerablemente mayor a 90°; la cresta bicipital es baja y tiene un borde recto; la parte distal la impresión del músculo braquial está bien definida, con forma redondeada que se inclina hacia medial en la parte distal; la inserción del ligamento anterior en forma de medialuna y profunda; la inserción del músculo pronador redondo es poco profunda y ovalada en dirección proximal-distal, inclinada hacia el eje medio del elemento; el epicóndilo tiene un proceso que se extiende en dirección ventral-distal, presenta dos fosas poco profundas, con un borde distal que sobrepasa los bordes de los cóndilos; el tubérculo supracondilar ventral es elevado, corto y triangular; el cóndilo ventral es ovalado, con una ligera inclinación hacia proximal, el cóndilo dorsal es en forma

de gota, elevado, su borde distal es redondeado, mientras que su borde proximal se curva hacia la impresión del músculo braquial.

Las ulnas tienen una longitud que va de 53.63 mm a 59.59 mm. Los elementos completos están completos, presentan una forma curva que va de la parte proximal hasta llegar un poco más allá de la mitad del hueso, posteriormente se vuelve recto hacia la zona distal; las papilas están bien desarrolladas y son perceptibles al tacto. En vista ventral, el olécranon es ligeramente triangular, largo y con un margen proximal agudo; la impresión braquial está fuertemente excavada, el cotilo ventral es más largo que ancho, poco profundo y con su borde ventral curvo; el cotilo dorsal es más ancho que largo con su borde dorsal en diagonal al eje, proyectándose hacia distal. En la parte distal, el cóndilo dorsal tiene una inclinación y se proyecta en dirección latero-distal; el cóndilo ventral es corto, con borde ventral redondeado y se deprime hacia distal.



Figura 24. Restos óseos de *Anas* sp. I) coracoides izquierdo en vista dorsal. II) húmero izquierdo en vista caudal. III) ulna izquierda en vista dorsal.

Diagnosis: Los coracoides fueron asignados a *Anas* por el ángulo que forma el eje de la cabeza con el plano de la superficie dorsal, que varía entre 67° y 71°, además de que suele tener una fosa poco profunda que está poco excavada debajo de la faceta glenoidea, esta última se extiende por debajo del margen dorsal de la faceta clavicular, lo que forma un lóbulo redondeado que sobresale del surco, presenta un proceso procoracoideo que se origina más allá de la faceta glenoidea, se dirige medialmente y tiene un ápice puntiagudo, el ángulo media es agudo, con las superficies ventral y dorsal uniéndose en una cresta afilada (a menudo producida como un reborde) que se extiende desde el ángulo medial hasta el eje una

distancia equivalente al doble de la altura de la faceta esternal bien desarrollada que corre por todo el margen distal. Se distingue de géneros como *Aythya*, *Oxyura* y *Anser* ya que el proceso procoracoideo no sobresale medialmente de la línea del eje, el surco supracoracoidal está marcadamente excavado bajo la faceta humeral, el lóbulo dorsal de la faceta clavicular es prominente y puntiagudo y sobresale del surco supracoracoidal, y la profundidad del hueso medialmente del surco supracoracoidal es mucho mayor (Woolfenden, 1961; Worthy, 2004).

Los húmeros fueron identificados como *Anas* principalmente a que presentan una fosa neumática abierta, con un foramen neumático profundo y circular, sin que esté cerrada por una lámina continua de hueso, en contraste a géneros como *Aythya*, *Oxyura*, *Aix*, de *Anser* se distingue por la forma del foramen neumático, ya que en estos es largo, estrecho y ovalado (Woolfenden, 1961; Worthy, 2004; Worthy *et al.*, 2008).

Para las ulnas Woolfenden (1961) menciona que este elemento en particular es difícil de separar, estas se asignaron como *Anas* debido a son curvas de la parte proximal hasta llegar un poco más allá de la mitad del hueso, posteriormente se vuelve recto hacia la zona distal, el margen central del cotilo ventral es redondeado, a diferencia de *Aythya* y *Oxyura* donde el elemento se vuelve recto en la mitad del elemento y su cotilo ventral es recto (Worthy, 2004).

Género *Aix* F. Boie, 1828

Aix sp.

Material referido: dos húmeros (45246, 38507), dos carpometacarpos (38540, 35187) (Figura 25).

Descripción: El húmero 45246 está completo y tiene una longitud de 59.16 mm. De manera general el elemento es largo y delgado, con el cuerpo curvado en dirección lateral. En vista posterior la cabeza y la cresta mesial están separadas por un canal capital profundo que se extiende hacia dorsal; la inserción pectoral es ovalada, poco profunda y va hacia el margen lateral; la tuberosidad interna es elevada, puntiaguda y se proyecta en dirección distal; el foramen neumático es abierto, semicircular y profundo; la cresta bicipital tiene un margen recto y se extiende hacia la vista anterior. En la parte distal, la fosa del olécranon es amplia y poco profunda, se puede ver el epicóndilo ventral elevado y el epicóndilo dorsal se extiende hacia lateral, presenta la fosa externa tricipital poco profunda. En vista anterior, se aprecia el canal capital que separa a la cabeza y la base de la tuberosidad interna, en un ángulo de 90°; el surco del ligamento transversal es corto y profundo, comienza en el margen mesial y termina a la altura del margen del canal capital; la cresta bicipital tiene un margen recto medial recto y uno lateral redondeado; la tuberosidad externa es aguda, con un margen distal recto que conecta con la cresta deltoidea que es baja y con una ligera inclinación hacia mesial. En la parte distal, la impresión del músculo braquial es pequeña, ovalada y poco profunda,

se extiende hacia distal, más cercana al borde mesial; la inserción del músculo pronador redonde es circular, poco profunda y con el margen mesial poco desarrollad, la inserción del ligamento anterior es elevada, con una forma semiovalada y con el margen distal recto: la protuberancia epicondilar se extiende en dirección distal-ventral, sobrepasando el borde distal del cóndilo interno; el cóndilo ventral es ovalado en dirección mesial-lateral, presenta una ligera elevación menor a la del cóndilo externo, en la base de la parte proximal, es inclinada y termina en una zona plana entre el cóndilo dorsal y la inserción del ligamento anterior, el margen distal es redondeado y sobrepasa el margen distal del cóndilo externo; el cóndilo dorsal es ovalado en dirección proximal-distal, con una inclinación hacia la zona mesial, el borde proximal es ligeramente agudo, presenta una elevación que supera al cóndilo ventral; presenta un ectepicóndilo con un borde delgado y un extremo distal muy agudo, sobrepasando el borde distal del cóndilo dorsal; el epicóndilo dorsal está poco desarrollado, formando un valle poco profundo, con un margen lateral semicircular y un borde proximal casi triangular.

Los carpometacarpos solamente presentan la parte proximal. en vista ventral el margen dorsal de la tróclea carpal es más elevado y agudo que el margen ventral, siendo casi redondeado; el proceso piciforme corto, pequeño y elevado, con un margen redondeado y formando una fosa en el espacio con el proceso del metacarpo I; el proceso del extensor es corto, grueso y agudo en el ápice, es elevado, su borde proximal forma un ángulo mayor a 45° con el borde dorsal de la tróclea carpal. En vista medial, la fosa anterior carpal es poco profunda, el margen de la tróclea dorsal está inclinado en dirección dorsal. En vista lateral, el margen ventral de la tróclea carpal es delgado y recto; el margen de la tróclea dorsal está inclinado y se conecta con el margen ventral de la tróclea, pasando sobre el margen proximal de la fóvea carpal que es muy profunda.

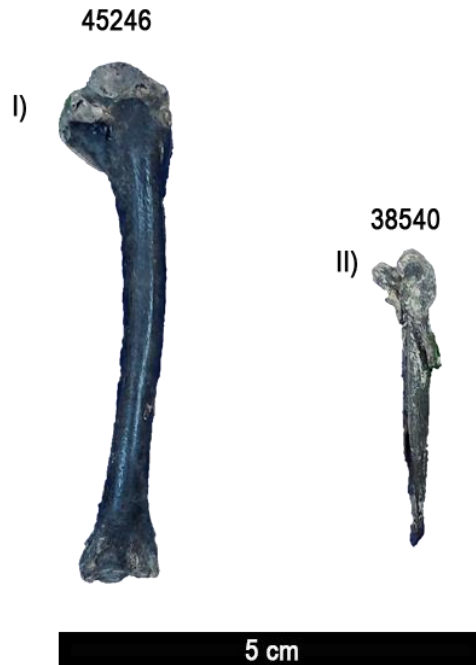


Figura 25. Restos pertenecientes a *Aix* sp. I) húmero derecho en vista caudal. II) carpometacarpo derecho en vista ventral.

Diagnosis: Los húmeros de *Aix* se pueden diferenciar del resto de las tribus porque el borde de la fosa neumática es reducida, abierta, circular y rodeado por hueso grueso, la depresión formada por la cabeza del tríceps es indistinta a lo largo del borde interno de la tuberosidad externa y se junta con la parte externa de la cabeza, además de que el cuerpo es ligeramente curvado (Woolfenden, 1961).

Los carpometacarpos se identificaron debido a que, en vista lateral, el margen ventral de la tróclea carpal es delgado y recto; el margen de la tróclea dorsal está inclinado y se conecta con el margen ventral de la tróclea, pasando sobre el margen proximal de la fóvea carpal que es muy profunda, a diferencia de las otras tribus donde el margen de la tróclea dorsal recto y no se conecta con el margen ventral de la tróclea, teniendo una fóvea carpal poco profunda (Boev, 2020).

Género *Aythya* F. Boie, 1822

Aythya sp.

Material referido: Dos escápulas (38534), un húmero (47379), un carpometacarpo (36996), dos tarsometatarsos (45251, 38543) (Figura 26).

Descripción: Las escápulas están fragmentadas, se presenta solamente la parte proximal. En vista dorsal la porción proximal del elemento está rotado de modo que el borde interno y el

acromion aparecen deprimidos; tienen un tubérculo prominente en la cara lateral del cuello; la forma del acromion se dirige marcadamente hacia arriba desde la línea dorsal del eje, es largo y tiene una superficie ventral en forma de protuberancia, tiene lados casi paralelos y es redondeado en la punta, tiene una cara craneal plana y no forma un hueco entre su punta y el tubérculo coracoides en el margen anterior; la hoja es relativamente delgada en toda su extensión no se ensancha notablemente por detrás del tubérculo en la cara lateral del cuello y la cara costal carece de huecos.

El húmero solo presenta la parte proximal y está fragmentado del margen lateral, no presenta la cresta deltoidea completa. En vista caudal la cabeza es baja, ligeramente redondeada y con dirección hacia medial; el canal capital es profundo, ligeramente curvo y se extiende por debajo del margen distal de la cabeza; la cresta mesial está horizontal al eje del cuerpo del húmero, con la tuberosidad interna redondeada que se proyecta más a caudal; el foramen neumático es cerrado, se proyecta por debajo de la tuberosidad interna, lo que lo hace bajo, profundo y tiene una apariencia ligeramente triangular; el margen de la cresta bicipital puede ser recto o ligeramente curvo, la inserción pectoral (tubérculo dorsal) es ligeramente ovalada en dirección proximal-distal, plano y poco profundo, con su margen proximal ligeramente agudo. En vista craneal, la cresta deltoidea es pequeña, con un borde delgado, recta en su parte proximal y eleva hacia distal; la impresión coracobraquial está poco marcada; el surco del ligamento transversal es amplio, corto y profundo, terminando antes del borde medial de la cabeza; se aprecia el canal capital que separa a la cabeza y la base de la tuberosidad interna, en un ángulo un poco mayor a 90°; la cresta bicipital es baja y tiene un borde recto o ligeramente cóncavo.

El carpometacarpo tiene una longitud de 42.87 mm, en vista ventral el margen dorsal de la tróclea carpal es más elevado y agudo que el margen ventral, siendo casi recto; el proceso piciforme es ligeramente elevado, en forma de protuberancia y formando una fosa en el espacio con el proceso del metacarpo I; el proceso del extensor es elevado, con su margen medial redondeado y su borde proximal forma un ángulo con el borde dorsal de la tróclea carpal. En vista medial, la fosa anterior carpal es poco profunda. En vista lateral, el margen ventral de la tróclea carpal es delgado y se proyecta más lateralmente que el margen dorsal que es ligeramente cóncavo; la fovea carpal caudal es profunda y rectangular; el metacarpo III se encuentra más al borde ventral y se adelgaza en dirección distal. En vista dorsal, la fosa supratrocantérea está dirigida de lateral a medial, alargada, delgada y profunda.

Los tarsometatarsos están fragmentados y solo presentan la porción distal. El elemento está ligeramente aplanado, en vista dorsal la tróclea del metatarso III se proyecta más a distal que la tróclea del metatarso IV, sus márgenes distales que son ligeramente cóncavos; el foramen vascular distal es ovalado, profundo y se inclina ligeramente hacia la parte media del elemento, se encuentra a la misma altura del margen proximal de la tróclea del metatarsiano II; la tróclea del metatarso II está más elevada que las trócleas metatarsianas III y IV, se proyecta hacia la parte plantar. En vista medial, la tróclea del metatarso II presenta una la fovea del ligamento colateral poco profunda, semicircular y se encuentra más en el borde

plantar. En vista plantar, las puntas de las trócleas de los metatarsos III y IV son agudas; la tróclea del metatarsiano III termina por debajo del margen proximal de la tróclea IV; la tróclea del metatarso II está inclinada hacia el eje medio del elemento y se conecta con el cuerpo mediante un pequeño puente.

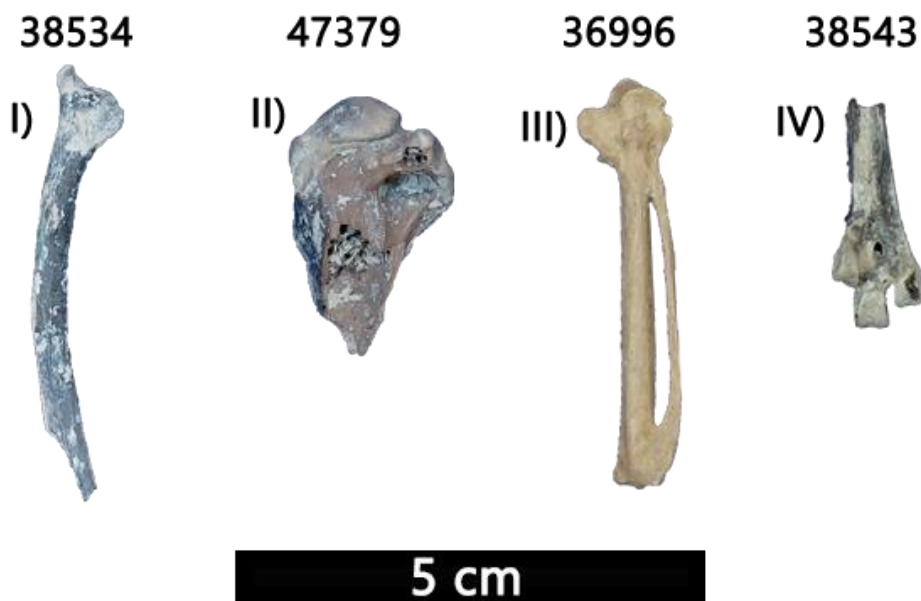


Figura 26. Restos identificados como *Aythya* sp. A) escápula derecha en vista dorsal. B) húmero izquierdo en vista caudal. C) carpometacarpo derecho en vista ventral. D) tarsometatarso derecho en vista plantar.

Diagnosis: Las escápulas se diferencian de *Anas* por la forma del acromion ya que se dirige marcadamente hacia arriba desde la línea dorsal del eje, tiene lados casi paralelos y es redondeado en la punta, la faceta articular humeral está dirigida aproximadamente en un plano con la superficie inmediatamente superior. Del género *Oxyura* porque tienen un hueco marcado en la cara costal del cuello, justo caudalmente del acromion; hay una cresta alargada (no un tubérculo) en la cara lateral y la menor altura del eje está caudalmente en lugar de en o anterior a este punto; el acromion se dirige más hacia adelante que en otros patos; la hoja es muy uniforme en ancho, bastante estrecha y, a menudo gruesa, la faceta glenoidea está literalmente comprimida (Woolfenden, 1961, Worthy, 2004).

Los húmeros son elementos muy característicos, se identificaron porque el foramen neumático es cerrado y tiene un borde agudo lo que le da una apariencia triangular, en *Anas* este foramen es abierto y ligeramente circular, en *Anser* es largo, estrecho y ovalado, en la mayoría el foramen neumático es abierto. *Oxyura* y *Aythya* se asemejan en el foramen neumático, pero difieren en el tubérculo dorsal, ya que en el primero está elevado por encima de la superficie del húmero, el surco capital está interrumpida por una cresta distintiva en su extremo dorsal, no hay cresta en *Aythya*. (Woolfenden, 1961; Worthy, 2004, Worthy, 2005).

El carpometacarpo se identificó debido a que la porción distal del borde dorsal de la tróclea carpal no presenta una protuberancia, es reducida y da un aspecto lateral cóncavo, el proceso extensor es alto y se curva proximalmente, presenta una unión característica del metacarpo mayor con el metacarpo menor, donde este último se une más distalmente del proceso alular, lo que le da un cuello distintivo. En otras tribus este metacarpo menor se une al metacarpo mayor en el extremo opuesto del proceso alular, a la misma altura, como en *Anas* (Woolfenden, 1961; Worthy, 2004).

Los tarsometatarsos se asignaron como *Aythya* porque la tróclea II está más inclinada hacia atrás plantarmente, de modo que su extremo más distal en vista dorsal está marcadamente próximo al surco intertroclear lateral, además, la tróclea II es más larga que profunda y las crestas de las trócleas III a IV tienen una longitud ligeramente similar. Difiere de *Anas* y otros miembros de esa tribu ya que son más largos y el foramen distal es relativamente pequeño y se extiende hacia la incisura intertrocantérea de *Oxyura* en la posición y forma del foramen distal. (Woolfenden, 1961; Worthy, 2004).

Género *Oxyura* Bonaparte, 1828

***Oxyura* sp.**

Material referido: tres coracoides (38538, 39716, 39736), dos escápulas (39720, 39735), tres húmeros (39726, 38787, 38772), dos ulnas (38544, 30153), un carpometacarpo (39733) (Figura 27).

Descripción: Los coracoides tienen una longitud que va de 38.47 mm a 38.88 mm. En vista dorsal la cabeza está comprimida lateralmente; la faceta fúrcular es elongada en dirección dorso-ventral; la tuberosidad braquial está poco desarrollada y se encuentra hacia el borde ventral; la faceta glenoidea es semicircular con los bordes altos y ligeramente inclinada latero-dorsalmente; la faceta escapular es profunda, con bordes altos y ligeramente triangular; la superficie coracohumeral es curva en dirección mesial y está poco profunda; el proceso procoracoideo tiene un borde medial agudo, sobrepasando el eje del coracoides, proyectándose medialmente. En la parte distal presenta pequeñas crestas en el cuerpo que se originan en el borde medial; la faceta esternal es poco profunda, se extiende del borde medial al lateral, con el labio interno poco desarrollado que se extiende un poco más de la mitad del eje del cuerpo. En vista distal, la faceta esternal es fuertemente cóncava. En vista ventral, la superficie coracohumeral es curva en dirección proximal; la tuberosidad braquial tiene una faceta ovalada, poco profunda; el labio glenoideo es grueso; el proceso esternocoracoideo está inclinado respecto al cuello, terminando en un borde agudo, formando una superficie cóncava en el margen lateral con el ángulo lateral que es agudo y se proyecta latero distalmente; el ángulo interno distal tiene un borde medial agudo, con un borde proximal convexo formando una ligera depresión.

Las escápulas solamente cuentan con la parte proximal, la hoja está fragmentada en la dirección distal. En vista lateral tienen un hueco marcado en la cara costal del cuello, justo caudalmente del acromion; la faceta articular humeral está dirigida más ventralmente; presentan una cresta alargada debajo de la faceta humeral; el eje a través de la cresta lateral tiende a tener una forma claramente triangular en sección; el acromion se proyecta más hacia la parte proximal; la hoja es muy uniforme en ancho, bastante estrecha; la faceta glenoidea está literalmente comprimida.

Los húmeros tienen una longitud que va de 68.41 mm a 68.55mm, son largos y delgados, presentan una ligera curva hacia lateral en el cuerpo, en vista caudal la cabeza es baja, ovalada y comprimida con una ligera dirección hacia medial; canal capital es profundo, ligeramente curvo y se extiende hacia craneal; la cresta mesial está horizontal al eje del cuerpo del húmero, con la tuberosidad interna redondeada que se eleva hacia proximal; el foramen neumático es cerrado, tiene un borde agudo, lo que le da una apariencia triangular, tiene una cresta ventral, formando una fosa con el margen de la cresta bicipital; el margen de la cresta bicipital puede ser recto o ligeramente curvo; la inserción pectoral es ligeramente ovalada en dirección proximal-distal, con el borde proximal elevado. En la parte distal, el proceso flexor es elevado, con un margen lateral en diagonal y un margen distal ligeramente agudo; el surco humeral del tríceps es poco marcada con los bordes laterales rectos; la fosa del olécranon es profunda; el borde distal de la cabeza es redondeada y está a la misma altura que el borde distal del proceso flexor. En vista craneal, la cresta deltoidea es pequeña, con un borde delgado, recta en su parte distal, eleva hacia proximal y se deprime; la impresión coracobraquial es poco profunda y con forma de medialuna; el surco del ligamento transversal es corto y profundo, se extiende del borde medial a la altura de la cabeza; se aprecia el canal capital que separa a la cabeza y la base de la tuberosidad interna, en un ángulo un poco mayor a 90°; la cresta bicipital es baja y tiene un borde recto o ligeramente redondeado; la parte distal la impresión braquial está bien definida, con forma ovoide que se inclina hacia medial en la parte distal; la inserción del ligamento anterior es semicircular, más larga que ancha, con el borde lateral elevado, en el borde medial contactando con la inserción del pronador redondo, profunda y ovalada en dirección proximal-distal; el epicóndilo tiene un proceso que se extiende en dirección ventral-distal, con un borde distal que sobrepasa los bordes de los cóndilos; el cóndilo ventral es redondeado, un poco más ancho que largo, en su borde proximal es plano y se aprecia la fosa braquial ligeramente triangular; el cóndilo dorsal es en forma de gota, es elevado, su borde distal es redondeado, mientras que su borde proximal se curva hacia la impresión del braquial anterior, se conectan mediante un puente.

Las ulnas miden de 55.47 mm a 58.47 mm de longitud, tienen una forma curva que va de la parte proximal hasta llegar a la mitad del elemento, posteriormente se vuelve recto hacia distal, las papilas están presentes, aunque poco desarrolladas. En vista ventral, el olécranon es corto, con un borde proximal ligeramente agudo; la impresión braquial está fuertemente excavada; el cotilo ventral es más largo que ancho y con su borde ventral recto; el cotilo dorsal es más ancho que largo con su borde dorsal en diagonal al eje, proyectándose hacia

distal. En la parte distal, el cóndilo dorsal tiene una inclinación y se proyecta en dirección latero-distal.

El carpometacarpo tiene una longitud de 34.27 mm, en vista ventral el margen dorsal de la tróclea carpal es más elevado y agudo que el margen ventral, siendo redondeado; el proceso piciforme es ligeramente elevado, formando una fosa en el espacio con el proceso del metacarpo I; el proceso del extensor es elevado y su borde proximal forma un ángulo con el borde dorsal de la tróclea carpal; En vista medial, la fosa anterior carpal es poco profunda. En vista lateral, el margen ventral de la tróclea carpal es delgado y se proyecta más lateralmente que el margen dorsal; la fovea carpal caudal es profunda y semiovalada; el metacarpo III se encuentra más al borde ventral y se adelgaza en dirección distal. En vista dorsal; la fosa supratrocantérea está dirigida de lateral a medial, alargada, delgada y profunda.

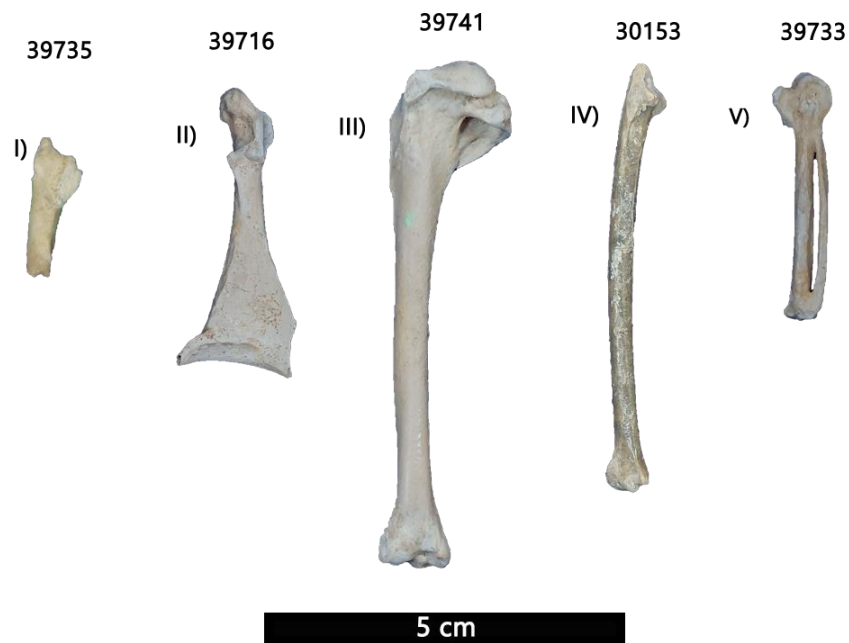


Figura 27. Restos fósiles de *Oxyura* sp. I) escápula derecha en vista dorsal, II) coracoides derecho en vista dorsal, III) húmero izquierdo en vista caudal, IV) ulna izquierda en vista dorsal, V) carpometacarpo derecho en vista ventral.

Diagnosis: Los coracoides se asignaron como *Oxyura* porque la porción ventral de la cabeza se extiende hasta el eje, la tuberosidad braquial está reducida, el proceso esternocoracoidal es prominente y la faceta esternal está fuertemente arqueada en toda su longitud. Este último carácter lo separa de las otras tribus, pero es similar a *Aythya*, aunque con este difiere en que el surco supracoracoidal no está excavado y el lóbulo de la faceta claviclar está poco desarrollada, además, la faceta glenoidea es estrecha, más larga que ancha (Woolfenden, 1961; Worthy, 2004; Worthy, 2005).

Las escápulas se determinaron como *Oxyura* ya que tienen un marcado hueco en la cara costal del cuello justo caudalmente del acromion que está dirigido más hacia proximal en comparación a otros patos, la faceta glenoidea se dirige más ventralmente y suele estar comprimida, en lugar de estar aproximadamente en un plano con la superficie inmediatamente superior a ella, como en *Anas*, lo que la distingue de las otras tribus, además, la hoja del cuerpo es muy uniforme en lo ancho. Hay una cresta alargada (no un tubérculo) en la cara lateral y la menor altura del eje está caudalmente en lugar de en o anterior a este punto (como en *Anas* y *Aythya*), además, el eje a través de la cresta lateral tiende a tener una forma claramente triangular en sección en lugar de ovalada (Woolfenden, 1961; Worthy, 2004, Worthy, 2005).

Los húmeros son elementos muy característicos, se identificaron porque el foramen neumático es cerrado y tiene un borde agudo lo que le da una apariencia triangular, en *Anas* este foramen es abierto y ligeramente circular, en *Anser* es largo, estrecho y ovalado, en la mayoría el foramen neumático es abierto. *Oxyura* y *Aythya* se asemejan en el foramen neumático, pero difieren en el tubérculo dorsal, ya que en el primero está elevado por encima de la superficie del húmero, el surco capital está interrumpida por una cresta distintiva en su extremo dorsal, no hay cresta en *Aythya*. (Woolfenden, 1961; Worthy, 2004, Worthy, 2005).

Las ulnas se identificaron como *Oxyura* ya que el margen ventral del cotilo ventral es recto, formando un ángulo casi recto con el margen craneal, el cóndilo dorsal es casi tan ancho como largo, mientras que en *Aythya* las ulnas son más largas y robustas, y el cóndilo dorsal tiende a ser más largo que ancho. Se separa de *Anas* y el resto de los miembros de su tribu porque el cotilo es redondeado ventralmente (Worthy, 2004, Worthy 2005).

Los carpometacarpos se asignaron porque el margen distal de la parte interna de la tróclea parece casi paralelo al eje, en comparación de otros patos que está desviada lateralmente, el metacarpiano III es más estrecho en la parte proximal, en otros patos este se ensancha en esa zona, en la parte distal, la faceta del dedo II es estrecha, en forma de medialuna y tiene un margen inferior cóncavo, en otros patos la faceta es más ancha y su borde es casi recto. Difiere de *Aythya* porque en este, la cresta dorsal se une con el borde ventral de la tróclea formando una curva dorsalmente convexa, en *Oxyura* esta cresta se une con la tróclea en línea recta (Woolfenden, 1961; Worthy, 2004, Worthy, 2005).

Orden Galliformes Temminck, 1820

Familia Phasianidae Horsfield, 1821

Género *Meleagris* Linnaeus, 1758

***Meleagris* sp.**

Material referido: Dos carpometacarpos (6647), dos tarsometatarsos (6647, 4126) (Figura 28).

Descripción: Los carpometacarpos están completos, tienen una longitud que va de 55.3 mm a 55.6 mm. En vista ventral el margen dorsal de la tróclea carpal es bajo y no sobrepasa el margen ventral de la tróclea carpal que es bilobulado y su margen lateral se extiende hasta llegar al metacarpo menor; el proceso piciforme es bajo, redondeado teniendo un aspecto de protuberancia, el proceso extensor es ancho en la base y adelgaza hacia el ápice, con un borde ligeramente recto y se proyecta hacia proximal; el proceso alular es ligeramente profundo y amplio; el metacarpo menor se une al mayor en el lado opuesto al proceso alular pero a la misma altura, tiene una marcada curvatura en dirección distal, con un surco profundo que nace antes de la mitad del elemento y se curva hacia dorsal; el metacarpo mayor es grueso, recto y presenta un proceso intermetacarpiano triangular justo por debajo de la unión del metacarpo menor. En la parte distal la faceta del dígito III tiene un borde redondeado que se extiende más a distal que la faceta del dígito II. En vista dorsal, el margen ventral de la tróclea carpal está por debajo el margen dorsal que es redondeado; la fovea carpal caudal está poco excavada, casi superficial; el proceso intermetacarpiano sobrepasa el margen del metacarpo menor que ancho en la región proximal, adelgaza hacia distal y es curvo en dirección distal donde presenta una fosa profunda.

Los tarsometatarsos están completos y tienen una longitud que va de 78.5 mm a 137.2 mm. En vista plantar el cotilo medial se extiende más a medial que presenta un margen agudo; el cotilo lateral es ligeramente más bajo que el medial; presenta una cresta hipotarsal medial larga, con un foramen cerca de la zona proximal, se extiende un poco más allá de la mitad del elemento hasta llegar al espolón que está bien desarrollado, es triangular, grueso en la base y se proyecta hacia plantar-medial; la cresta hipotarsal lateral es alta y corta, termina a la altura del foramen de la cresta medial; la tróclea del metatarsiano II es más corta que las otras, se encuentra más a proximal y tiene una forma más redondeada; la tróclea del metatarsiano III se proyecta más a distal, es ancha y tiene un surco, con su margen distal es bilobulado y su margen proximal asimétrico, con su porción lateral más hacia proximal; la tróclea del metatarsiano IV tiene una forma ligeramente triangular, se inclina ligeramente hacia lateral y presenta un surco poco profundo al centro; el foramen distal es circular y profundo.

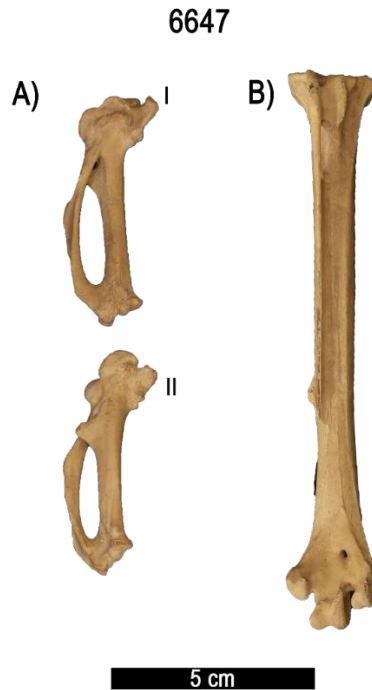


Figura 28. Restos óseos de *Meleagris* sp. A) carpometacarpo, I izquierdo en vista ventral, II derecho en vista dorsal. B) tarsometatarso derecho en vista plantar.

Diagnosis: Los carpometacarpos se identificaron porque presenta un espacio intercarpal amplio, su tróclea es profunda y ancha, presenta un proceso intermetacarpal triangular bien desarrollado justo por debajo de la unión del metacarpo menor y por la faceta del dígito III que tiene un borde redondeado y sobrepasa la faceta del dígito II, esta característica lo separa de los demás miembros de la familia (Olsen, 1968; Olsen, 1979; Gilbert *et al.*, 1996).

Los tarsometatarsos se asignaron como *Meleagris* por la presencia de un espolón bien desarrollado que se proyecta en dirección plantar-medial, así como la presencia de una cresta hipotarsal medial larga que se extiende hasta llegar al espolón y que presenta un foramen cerca del margen proximal, lo que lo diferencia del resto de los miembros de la familia (Olsen, 1968; Olsen, 1979; Gilbert *et al.*, 1996).

Orden Podicipediformes Fürbringer, 1888

Familia Podicipedidae Bonaparte, 1831

Género *Podilymbus* Lesson, 1831

Podilymbus sp.

Material referido: esternón (38786), tres húmeros (45265, 45254 y 45267), ulna (45275), radio (45275), carpometacarpo (45268), dos fémures (45253), cinco tibiotarsos (45244, 45284, 45273, 38740, 40715) y dos tarsometatarsos (51514, 38543) (Figura 29).

Descripción: El esternón solamente presenta la parte craneal, está fragmentado en el borde lateral, en vista dorsal, presenta la protuberancia del labio dorsal y sobrepasa el margen craneal del labio ventral en su parte media. En vista craneal, las facetas del coracoides son largas hacia los costados y comprimidas en dirección dorsoventral, lo que las hace profundas, el proceso craneal del manubrio tiene una cara craneal que no sobrepasa los márgenes de las facetas del coracoides y tiene con una pequeña cresta. En vista ventral, el margen del proceso craneal del manubrio está por debajo de los márgenes de las facetas coracoideas, lo que da como resultado un borde craneal cóncavo, los procesos paracostales ventrales tienen un borde craneal agudo y corto.

Los húmeros tienen una longitud que va de 58.5 mm a 68.2 mm. En vista caudal, la cabeza está comprimida próximo distalmente; el canal capital es amplio y termina a la mitad del margen distal de la cabeza; el tubérculo ventral es poco elevado se proyecta a caudal; el tubérculo dorsal es bajo, ovalado en dirección proximal distal y con un margen proximal redondeado; carece de foramen neumático y tiene una fosa neumática superficial que penetra por debajo del tubérculo; el cuerpo del húmero es recto y se curva en dirección medial en la zona proximal, aproximadamente arriba de la mitad del elemento. En vista craneal, el surco del ligamento transversal es profundo y ligeramente circular; la cresta deltoidea es larga, poco elevada y con un borde delgado; la impresión coracobraquial es ovalada y poco profunda, con un borde distal poco desarrollado. En la región distal, la fosa braquial es ligeramente profunda, con el borde mesial delgado y elevado; el cóndilo dorsal es más grande que el cóndilo ventral y se curva ligeramente hacia el eje medio del elemento en dirección proximal; el epicóndilo dorsal es pequeño y puntiagudo; el epicóndilo ventral se extiende en dirección medial distal, con una faceta que se conecta con el borde de la fosa braquial.

La ulna está fragmentada hacia la parte distal. En vista dorsal, el cotilo ventral es cóncavo y profundo, su borde proximal es redondeado y ligeramente extendido proximalmente, el borde distal es elevado y ligeramente agudo; el cotilo dorsal es poco profundo, más ancho que largo y el proceso cotilar dorsal es inclinado respecto al eje y se proyecta hacia ventral, sobrepasando el borde distal del cotilo ventral; presenta un surco profundo entre el proceso cotilar y el cotilo ventral; las papilas están poco desarrolladas y son perceptibles al tacto. En la parte distal, el tubérculo carpal es corto y ligeramente ancho, proyectado a lateral y está en ángulo recto con el eje del hueso. En vista ventral, su cotilo ventral es cóncavo, con el margen distal elevado; no presenta un tubérculo redondeado por debajo del cotilo ventral; la impresión braquial es larga, poco profunda y adelgaza en dirección distal; el cuerpo del elemento tiene una superficie plana. En la región distal, el cóndilo ventral está por debajo del margen proximal del cóndilo dorsal, se inclina hacia el cóndilo dorsal; el cóndilo dorsal tiene un margen dorsal inclinado en dirección del eje medio.

Radio con una longitud de 63.92 mm. Elemento completo, en vista dorsal la faceta articular ulnar tiene un borde dorsal plano que se eleva ligeramente hacia mesial. Presenta una muesca profunda por debajo de la faceta articular ulnar inclinada en dirección lateral, el tubérculo bicipital radial es delgado, tiene un borde proximal agudo y se ensancha ligeramente en dirección distal. El cuerpo es largo y delgado, con una ligera forma sigmoidal. En la parte distal el tubérculo medial tiene una faceta delgada, larga y con bordes poco visibles. En vista ventral, el tubérculo bicipital radial comparte con el margen distal de la faceta ulnar, es ancho en proximal y agudo hacia distal. El cuerpo tiene una forma ligeramente sigmoide.

Del carpometacarpo se recuperó la parte proximal. En vista ventral la tróclea carpal tiene un borde dorsal elevado y redondeado, la fosa infratroclear es profunda y ovoide; el proceso pisiforme es poco desarrollado; el proceso del metacarpo I es rectangular en dirección próximo distal con un proceso extensor redondeado; la parte proximal del metacarpo III comienza en la zona ventral del elemento y se une con un puente al proceso piciforme. En vista lateral, la fovea carpal lateral es pequeña, profunda y está más en el borde dorsal; el margen ventral de la tróclea carpal es delgada, ligeramente inclinada hacia dorsal y se proyecta hacia lateral. En vista dorsal, el proceso del extensor es elevado y su borde proximal forma un ángulo con el borde dorsal de la tróclea carpal.

Del fémur tiene dos elementos, el derecho solamente tiene la parte proximal, el izquierdo está completo con una longitud de 38.04 mm. En vista anterior, el margen lateral es recto; la cabeza está comprimida próximo distalmente y con una inclinación hacia distal; tiene un cuello corto; el trocánter está reducido y su margen proximal sobrepasa al margen de la cabeza. En la parte distal, la línea anterior intermuscular se encuentra en el lado lateral; el cóndilo medial es más corto que el lateral; el surco patelar es poco profundo y estrecho, se encuentra arriba de los márgenes de los cóndilos, sobre el surco intercóndilar; el epicóndilo se proyecta hacia caudal y más en dirección distal que lateral. En vista lateral en la región proximal, el borde craneal presenta un margen redondo y el eje del cuerpo está curvado hacia craneal. En vista caudal, el cóndilo medial es plano, se proyecta hacia el margen medial; el cóndilo lateral es elevado en relación con el medial, con un margen delgado y ligeramente inclinado al borde lateral; el epicóndilo lateral es más bajo que el cóndilo lateral, con una inclinación a lateral que genera una depresión entre ambos, su margen es delgado y se curva en dirección proximal conectando con el tubérculo del gastrocnemios.

En los tibiotarsos se tienen tres partes proximales y dos distales. En vista caudal el proceso cnemial se extiende más allá de los cotilos articulares y se adelgaza hacia el ápice, su borde lateral es curvado; el cotilo mesial es ovalado en dirección próximo distal, con el borde mesial redondeado; el cotilo lateral se extiende hacia lateral y tiene una pequeña protuberancia en el centro; la cresta fibular es delgada y larga, se forma un surco con el eje medio del elemento. En la parte distal, el surco intercotilar posterior es ancho, su borde mesial es más delgado y elevado que el borde lateral; los bordes distales de los cóndilos están casi a la misma altura. En vista craneal, la cresta cnemial tiene un surco profundo que se extiende a lo largo del

elemento, con la cresta cnemial craneal más larga y alta; el borde medial del cotilo medial está más elevado que el borde del cotilo lateral. En la parte distal, el cóndilo medial se extiende más a medial que distal, es ovalado y su borde proximal está a la misma altura del borde proximal del cóndilo lateral; el cóndilo lateral es ovalado, ligeramente comprimido lateralmente y se curva en su borde proximal hacia lateral; el puente supratendinoso es delgado, con su borde distal cóncavo y el proximal plano; el canal tendinoso es profundo y está bien marcado; la fosa intercóndilar es más ancha que larga.

Los tarsometatarsos no presentan la parte proximal completa. En vista dorsal, el borde lateral es elevado y grueso, las trócleas para el metatarsiano III y IV se encuentran casi a la misma altura en sus márgenes distales que son redondeados. El foramen vascular distal es ovalado, profundo y se encuentra por debajo del margen dorsal de la tróclea del metatarsiano III, este margen se adelgaza en dirección proximal y es más elevado que el margen del metatarsiano IV. La tróclea del metatarso II está más elevada a la altura del margen distal del foramen, se encuentra desviada hacia la parte plantar. En vista medial, la tróclea del metatarso II es lisa, tiene un margen distal redondeado y se extiende hacia plantar. La fóvea del ligamento colateral es poco profunda, semicircular y se encuentra más en el borde dorsal. En vista plantar, las puntas de las trócleas de los metatarsos III y IV son agudas, la tróclea del metatarsiano III termina cerca del borde distal del foramen, la tróclea del metatarso II está inclinada hacia el eje medio del elemento.

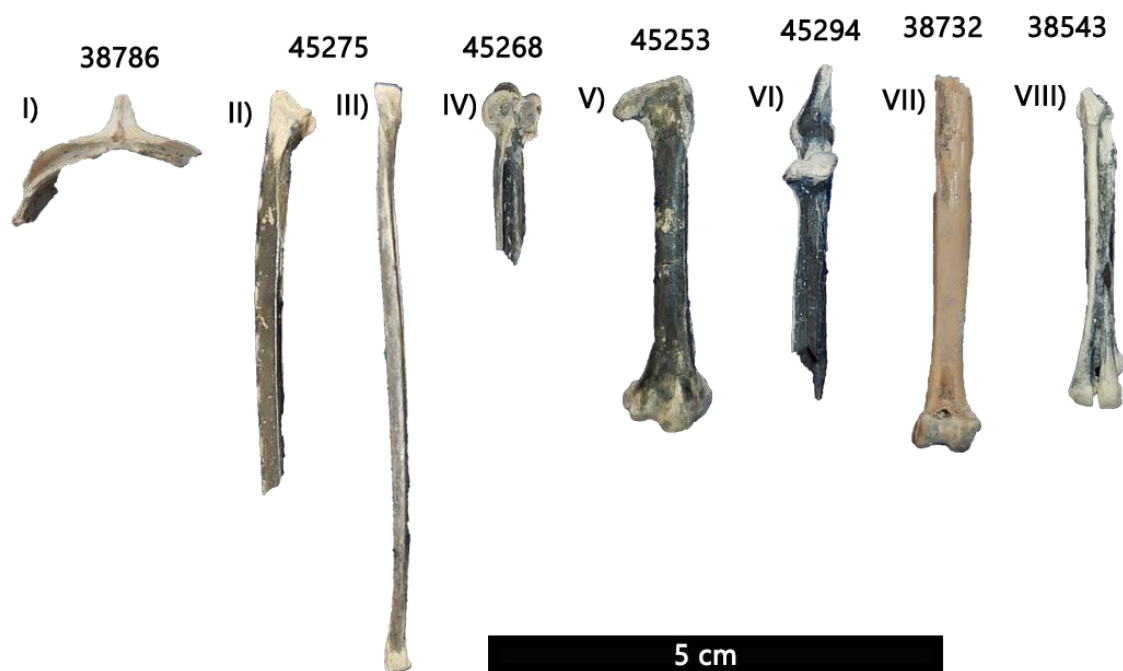


Figura 29. Elementos fósiles de *Podilymbus* sp. I) fragmento proximal de esternón en vista proximal. II) fragmento proximal de ulna izquierda en vista dorsal. III) radio izquierdo en vista dorsal. IV) fragmento proximal de carpometacarpo izquierdo en vista ventral. V)

fémur izquierdo en vista craneal. VI) fragmento proximal de tibiotarso derecho en vista craneal. VII) fragmento distal de tibiotarso derecho en vista craneal. VIII) tarsometatarso derecho en vista dorsal.

Diagnosis: El esternón de *Podilymbus* se distingue porque en la parte craneal el labio ventral sobresale sobre el margen del labio dorsal, mientras que en *Podiceps* no es posible apreciar el labio ventral ya que no sobresale por encima del labio dorsal. De *Tachybaptus* se diferencia por el tamaño, ya que este último es más pequeño (Bochenski, 1994).

Los húmeros se identificaron como *Podilymbus* ya que en vista caudal, la cabeza está comprimida próximo distalmente, el canal capital es amplio y termina a la mitad del margen distal de la cabeza, el tubérculo ventral es bajo proyectándose hacia caudal, el tubérculo dorsal es bajo y ovalado en dirección proximal-distal, con un margen proximal redondeado, tiene una fosa neumática superficial que penetra por debajo del tubérculo, además, al tener una longitud que va de 58.5 mm a 68.2 mm, los elementos coinciden con los rangos de medidas reportadas por Bochenski (1994). De *Podiceps* se distingue ya que este presenta la cabeza comprimida lateralmente, un canal capital extenso que recorre el margen distal de la cabeza, el tubérculo ventral elevado y que se proyecta a caudal, un tubérculo dorsal puntiagudo y extendido en dirección latero proximal, la fosa neumática es plana y su transición con el tubérculo es gradual. En *Tachybaptus* el canal capital es estrecho del margen proximal, se va ensanchando y termina a la mitad del margen distal de la cabeza; el tubérculo ventral es poco elevado, ligeramente redondeado y se proyecta a caudal; el tubérculo dorsal es bajo y ovalado proyectándose ligeramente en dirección proximal-distal, extendiéndose ligeramente hacia lateral y tiene una fosa neumática superficial (Olsen, 1979; Bochenski, 1994; Gilbert *et al.*, 1996).

La ulna fue identificada debido a que, el cotilo dorsal es poco profundo, más ancho que largo y el proceso cotilar dorsal es inclinado respecto al eje y se proyecta hacia ventral, sobrepasando el borde distal del cotilo ventral, presenta un surco profundo entre el proceso cotilar y el cotilo ventral, no presenta un tubérculo redondeado por debajo del cotilo ventral; en la región distal el cóndilo dorsal tiene un margen dorsal inclinado en dirección del eje medio. Difiere de *Tachybaptus* en que el cotilo dorsal es poco profundo, ligeramente circular, el proceso cotilar dorsal es inclinado respecto al eje y se proyecta hacia distal, sobrepasando el borde distal del cotilo ventral; el cuerpo del elemento se curva en dirección proximal y se vuelve recto hacia distal, presenta un tubérculo redondeado por debajo del cotilo ventral, en la parte distal, el cóndilo dorsal tiene un margen dorsal recto, con una ligera curvatura en dirección proximal. Son distinguibles de *Podiceps* ya que, en la parte distal el tubérculo carpal es corto y ligeramente ancho, proyectado un poco más a distal que lateral y genera un ángulo menor a 90° con respecto al eje del cuerpo y el cóndilo dorsal tiene un margen dorsal recto que se inclina en su margen proximal en dirección del eje medio (Olsen, 1979; Bochenski, 1994).

El radio al ser un elemento considerado con poco peso para la identificación fue asignado a *Podilymbus* debido a su longitud (63.92 mm), ya que el elemento coincide con los rangos de medidas reportadas por Bochenski (1994), que menciona para el género longitudes que van de 62.4 mm a 72.2 mm. El mismo autor expone que las longitudes en los radios para *Podiceps* son variadas, pero por lo general superan los 90 mm, mientras que para *Tachybaptus* no superan los 51 mm.

El carpometacarpo se asignó como *Podilymbus* debido a que la fosa infratroclear es profunda y ovoide, en vista lateral, la fovea carpal lateral es pequeña, profunda y está más en el borde dorsal, el margen ventral de la tróclea carpal es delgada, ligeramente inclinada hacia dorsal y se proyecta hacia lateral, en vista dorsal, el proceso extensor es elevado y su borde proximal forma un ángulo con el borde dorsal de la tróclea carpal. En *Podiceps* la fosa infratroclear es profunda y circular, en vista lateral, la fovea carpal lateral es ligeramente profunda, más larga que ancha, el margen dorsal de la tróclea carpal es cóncavo, en vista dorsal, el proceso del metacarpo I tiene un borde proximal plano que se va elevando en dirección del proceso del extensor. En *Tachybaptus* puede distinguirse por su tamaño menor que los otros dos, además de que la fosa infratroclear es profunda y redondeada, en vista lateral la fovea carpal lateral es poco profunda, el margen ventral de la tróclea carpal es delgado y se proyecta hacia lateral; en vista dorsal el proceso del extensor es elevado y su borde proximal forma un ángulo con el borde dorsal de la tróclea carpal (Olsen, 1979; Bochenski, 1994; Gilbert *et al.*, 1996).

Los fémures fueron identificados como *Podilymbus* debido a que, por su longitud (38.04 mm) entra en el rango reportado por Bochenski (1994) y porque presenta las siguientes características morfológicas: en vista anterior el margen lateral es recto, la línea anterior intermuscular se encuentra en el lado lateral, el surco patelar es poco profundo, estrecho y se encuentra arriba de los márgenes de los cóndilos, sobre el surco intercóndilar, en vista lateral en la región proximal, el borde craneal presenta un margen redondo y el eje del cuerpo está curvado hacia craneal. En el fémur de *Podiceps* el margen lateral es curvado hacia medial, la línea anterior intermuscular se encuentra en el borde medial y se extiende hasta un poco más de la mitad del cuerpo en dirección cráneo proximal, el surco patelar es profundo y redondeado o en ocasiones casi rectangular hacia los bordes laterales, se encuentra arriba del margen proximal del cóndilo lateral, en vista lateral en la región proximal, el borde craneal presenta una muesca que separa ambos trocánteres y el eje del cuerpo está curvado hacia craneal. En *Tachybaptus* el margen lateral es recto; la cabeza es ligeramente redondeada y con una inclinación hacia distal; tiene un cuello poco desarrollado y se ve como si fuera un surco, la línea anterior intermuscular se encuentra en la zona craneal del cuerpo, el surco patelar es profundo y redondeado, se encuentra arriba del margen proximal del cóndilo lateral, en vista lateral en la región proximal, el borde craneal presenta un margen recto e inclinado y el eje del cuerpo está curvado hacia craneal (Olsen, 1979; Bochenski, 1994; Olson, 1994; Gilbert *et al.*, 1996).

Los tibiotarsos fueron asignados como *Podilymbus* por la presencia de una cresta cnemial que se extiende más allá de los cotilos articulares y se adelgaza hacia el ápice, su borde lateral es curvado; la cresta fibular es delgada y larga, se forma un surco con el eje medio del elemento; los bordes distales de los cóndilos están casi a la misma altura. En *Podiceps* la cresta medial tiende a ser recta o con una ligera curvatura, además de que por lo general el cóndilo medial es más pequeño que el cóndilo lateral. Fue separado de *Thachybaptus* principalmente por su tamaño y porque en este, la cresta cnemial tiende a ser recta en su borde medial, además de que el cóndilo medial es más grande que el cóndilo lateral (Olsen, 1979; Bochenki, 1994; Olson, 1994; Gilbert *et al.*, 1996).

Los tarsometatarsos se identificaron por el foramen vascular distal ovalado, profundo y se encuentra por debajo del margen dorsal de la tróclea del metatarsiano III, este margen se adelgaza en dirección proximal y es más elevado que el margen del metatarsiano IV; el margen distal de la tróclea del metacarpo III presenta un pequeño surco; la tróclea del metatarso II está más elevada a la altura del margen distal del foramen, se encuentra fuertemente desviada hacia la parte plantar., inclinada hacia el eje medio del elemento y con un borde plantaromedial ondulado, de modo que su extremo forma una franja ovalada y estrecha. Fue separado de *Podiceps* porque, en este el foramen vascular distal es ovalado, poco profundo y se encuentra por debajo del margen dorsal de la tróclea del metatarsiano III, este margen no adelgaza dirección proximal y es más elevado que el margen del metatarsiano IV; el borde distal de la tróclea del metatarso III es redondeada; la tróclea del metatarso II está más elevada, aunque muy por debajo del margen distal del foramen, su borde plantaromedial es oblicuo, lo que le da una apariencia de cuña. De *Tachybaptus* se distingue en general por su tamaño y porque en este; el foramen vascular distal es ovalado, profundo y se encuentra por debajo del margen dorsal de la tróclea del metatarsiano III, este margen se adelgaza en dirección proximal y es más elevado que el margen del metatarsiano IV; la tróclea del metatarso II está más elevada por encima del margen distal del foramen, se encuentra desviada hacia la parte plantar inclinada hacia el eje medio del elemento y se conecta con el cuerpo mediante un pequeño puente (Olsen, 1979; Bochenki, 1994; Olson, 1994; Gilbert *et al.*, 1996).

Género *Podiceps* Latham, 1787

***Podiceps* sp.**

Material referido: Dos coracoides (38538 y 35187), dos húmeros (38545 y 51518), ulna (35187), carpometacarpo (35187), falange del dígito mayor I (45263), esternón (38699), cuatro fémures (38546, 45276, 67995, 35187), dos tibiotarsos (35100, 35927), tarsometatarso (45280) (Figura 30).

Descripción: Los coracoides tienen una longitud de 39.2 mm a 41.4 mm. En vista dorsal, la cabeza está comprimida lateralmente, la faceta furcular está reducida; la inserción bicipital es ligeramente cóncava; la faceta glenoidea es amplia y la faceta escapular es reducida,

semicircular y poco profunda; el proceso procoracoideo no está desarrollado y el canal trióseo es plano y extenso; el cuerpo del elemento presenta una curvatura que se dirige hacia lateral, en la parte distal, la faceta articular esternal es amplia y poco profunda, con el labio interno poco marcado y que se curva hacia proximal; el ángulo medial tiene un borde terminal agudo y se proyecta hacia distal. En vista lateral, la faceta glenoidea es ovalada y poco profunda.

El esternón solamente presenta la parte craneal. En vista dorsal, el labio ventral en su parte media no presenta la protuberancia del labio dorsal. En vista craneal, las facetas del coracoides son largas hacia los costados y comprimidas en dirección dorsoventral, lo que las hace profunda, el proceso craneal del manubrio tiene una cara craneal plana y no sobrepasa los márgenes de las facetas del coracoides. En vista ventral, el margen del proceso craneal del manubrio está por debajo de los márgenes de las facetas coracoideas, lo que da como resultado un borde craneal cóncavo, los procesos paracostales ventrales tienen un borde craneal redondeado y corto.

Los húmeros tienen una longitud de 97.26 mm a 102.2 mm. En vista caudal, la cabeza está comprimida latero medialmente, el canal capital es extenso, y recorre el margen distal de la cabeza, el tubérculo ventral es elevado se proyecta a caudal, el tubérculo dorsal es puntiagudo y se extiende en dirección latero proximal, carece de foramen neumático y tiene una fosa neumática superficial, el cuerpo del húmero es recto y se curva en dirección medial en la zona proximal, aproximadamente arriba de la mitad del elemento. En vista craneal, el surco del ligamento transversal es profundo y ligeramente circular, la cresta deltoidea es larga, poco elevada y con un borde delgado, la impresión coracobraquial es ovalada y poco profunda. En la región distal, la fosa braquial es profunda, con el borde mesial delgado y elevado, el cóndilo dorsal es más grande que el cóndilo ventral y se curva ligeramente hacia el eje medio del elemento en dirección proximal, el epicóndilo dorsal es pequeño y puntiagudo, el epicóndilo ventral se extiende en dirección medial-distal, con una faceta que se conecta con el borde de la fosa braquial.

Parte distal de ulna. Las papilas están poco desarrolladas y son perceptibles al tacto. En la parte distal, el tubérculo carpal es corto y ligeramente ancho, proyectado un poco más a distal que lateral y genera un ángulo menor a 90° con respecto al eje del cuerpo. En la región distal el cóndilo ventral está por debajo del margen proximal del cóndilo dorsal, se inclina hacia el cóndilo dorsal. El cóndilo dorsal tiene un margen dorsal recto que se inclina en su margen proximal en dirección del eje medio.

El carpometacarpo presenta solamente la proximal. En vista ventral la tróclea carpal tiene un borde dorsal un poco elevado, delgado y redondeado respecto al borde ventral, la fosa infratróclea es profunda y circular, el proceso pisiforme es poco desarrollado. El proceso del metacarpo I es rectangular en dirección próximo distal con un proceso extensor redondeado, En vista lateral, la fovea carpal lateral es ligeramente profunda, más larga que ancha, el margen dorsal de la tróclea carpal es cóncavo. En vista dorsal, El proceso del metacarpo I tiene un borde proximal plano que se va elevando en dirección del proceso del extensor.

La Falange del dígito mayor I tiene una longitud de 19.8 mm. En vista ventral, el elemento es recto y se curva al llegar a la parte distal. Presenta dos fosas semiovaladas, con la parte más ancha en el borde distal, son poco profundas y perceptibles a la vista.

Los fémures tienen una longitud de 39.02 mm, 44.9 mm, 45.67 mm, 43.82 mm y 43.1 mm. En vista anterior, el margen lateral es curvado hacia medial, la cabeza es ligeramente comprimida en dirección próximo distal y con una inclinación hacia lateral, tiene un cuello corto. El trocánter mayor es corto, su margen proximal agudo que sobrepasa al margen de la cabeza y se encuentra separado del trocánter anterior. En la parte distal, la línea anterior intermuscular se encuentra en el borde medial y se extiende hasta un poco más de la mitad del cuerpo en dirección cráneo proximal, el cóndilo medial es más corto que el lateral, el surco patelar es profundo y redondeado o en ocasiones casi rectangular hacia los bordes laterales, se encuentra arriba del margen proximal del cóndilo lateral. El epicóndilo se proyecta hacia caudal y más en dirección lateral que distal, con su borde distal a la misma altura que el borde distal del cóndilo lateral. En vista lateral en la región proximal, el borde craneal presenta una muesca que separa ambos trocánteres y el eje del cuerpo está curvado hacia craneal. En vista caudal, el cóndilo medial es plano, se proyecta hacia el margen medial y se direcciona ligeramente hacia craneal. El cóndilo lateral es elevado en relación con el medial, con un margen delgado y ligeramente inclinado al borde lateral. El epicóndilo lateral es más bajo que el cóndilo lateral, con una inclinación a lateral que genera una depresión entre ambos, su margen es delgado, el tubérculo del gastrocnemios es poco desarrollado.

Los tibiotarsos están fragmentados, son dos partes distales y una proximal. En vista caudal el proceso cnemial se extiende más allá de los cotilos articulares, y se adelgaza hacia el ápice, el cotilo mesial es ovalado en dirección próximo distal, con el borde mesial redondeado, el cotilo lateral es comprimido próximo distalmente y se extiende hacia lateral, En la parte distal, el surco intercotidal posterior es ancho, su borde mesial es más delgado y elevado que el borde lateral. En vista craneal, la cresta cnemial tiene un surco profundo que se extiende por lo largo del elemento el borde medial del cotilo medial está más elevado que el borde del cotilo lateral. En la parte distal, el cóndilo se extiende más a distal, es ovalado y su borde proximal está por debajo del borde proximal del cóndilo lateral. El cóndilo lateral es ovalado, ligeramente comprimido lateralmente y se curva en su borde proximal hacia lateral, el puente supratendinoso está presente, sus bordes distal y proximal son cóncavos, ensanchando hacia los márgenes laterales, el canal tendinoso es profundo y está bien marcado, la fosa intercóndilar es más ancha que larga.

Tarsometatarso con una longitud de 57.17 mm. El elemento presenta el hipotarso fragmentado. En vista dorsal, el cotilo medial está más extendido hacia medial, se eleva hacia proximal sobrepasando al cotilo lateral y a la misma altura del cóndilo intercotilar. El margen lateral es ligeramente más elevado que el margen del eje de la pieza, la fosa infracótilar dorsal es profunda y presenta dos forámenes pequeños, semi ovalados, el foramen de más cercano al margen medial está más proximal que el foramen del eje medio. En la parte distal la tróclea

del metatarso III está más distal que la del metatarso IV, ambas trócleas presentan una ligera depresión en su superficie articular. El foramen vascular distal es ovalado, poco profundo y se encuentra por debajo del margen dorsal de la tróclea del metatarsiano III, este margen no adelgaza dirección proximal y es más elevado que el margen del metatarsiano IV. La tróclea del metatarso II está más elevada, aunque muy por debajo del margen distal del foramen, se encuentra desviada hacia la parte distal-mesial. En vista medial, la tróclea del metatarso II presenta una ligera depresión en su superficie articular, tiene un margen distal redondeado y se extiende hacia distal más que hacia plantar. La fovea del ligamento colateral es poco profunda, redondeada y se encuentra más en el borde plantar. En vista plantar, el cóndilo intercóndilar tiene un margen distal redondeado, se encuentra a la misma altura que el cóndilo mesial, que tiene un borde lateral inclinado. En vista plantar, las puntas de las trócleas de los metatarsos III y IV son semi redondeadas, la tróclea del metatarsiano III lejos del borde distal del foramen, y antes que la tróclea del metatarso IV que se extiende más proximalmente, la tróclea del metatarso II está ligeramente recta respecto el eje medio del elemento, su borde proximal se extiende al eje medio del elemento para formar un puente con borde delgado.



Figura 30. Restos fósiles de *Podiceps* sp. I) coracoides derecho en vista dorsal. II) fragmento de esternón en vista proximal. III) húmero izquierdo en vista caudal. IV) fragmento proximal de carpometacarpo derecho en vista ventral. V) primera falange del ala derecha en vista lateral. VI) fémures izquierdos en vista craneal. VII) tibiotarso izquierdo en vista caudal. VIII) tarsometatarso izquierdo en vista dorsal.

Diagnosis: Los coracoides se asignaron como *Podiceps* debido a la longitud y porque el proceso procoracoideo no está desarrollado y el canal trióseo es plano y extenso, a diferencia

de *Podilymbus* y *Tachybaptus* donde el canal trióseo es redondeado (Olsen, 1979; Bochenski, 1994; Gilbert *et al.*, 1996).

El esternón de *Podiceps* se distingue ya que no es posible apreciar el labio ventral debido a que no sobresale por encima del labio dorsal. En *Podilymbus* la parte craneal el labio ventral sobresale sobre el margen del labio dorsal, mientras que en. De *Tachybaptus* se diferencia por el tamaño, ya que este último es más pequeño (Bochenski, 1994).

Los húmeros se identificaron *Podiceps* ya que este presenta la cabeza comprimida lateralmente, un canal capital extenso que recorre el margen distal de la cabeza, el tubérculo ventral elevado y que se proyecta a caudal, un tubérculo dorsal puntiagudo y extendido en dirección latero proximal, la fosa neumática es plana y su transición con el tubérculo es gradual; además, al tener una longitud que va de 97.26 mm a 102.2 mm, los elementos coinciden con los rangos de medidas reportadas por Bochenski (1994). En *Tachybaptus* el canal capital es estrecho del margen proximal, se va ensanchando y termina a la mitad del margen distal de la cabeza; el tubérculo ventral es poco elevado, ligeramente redondeado y se proyecta a caudal; el tubérculo dorsal es bajo y ovalado proyectándose ligeramente en dirección proximal-distal, extendiéndose ligeramente hacia lateral y tiene una fosa neumática superficial. Se diferencia de *Podilymbus* ya que, en vista caudal, la cabeza está comprimida próximo distalmente, el canal capital es amplio y termina a la mitad del margen distal de la cabeza, el tubérculo ventral es bajo proyectándose hacia caudal, el tubérculo dorsal es bajo y ovalado en dirección proximal-distal, con un margen proximal redondeado, tiene una fosa neumática superficial que penetra por debajo del tubérculo (Olsen, 1979; Bochenski, 1994; Gilbert *et al.*, 1996).

La ulna se identificó debido a que, la parte distal el tubérculo carpal es corta y ligeramente ancha, proyectándose un poco más hacia distal que lateralmente y genera un ángulo menor a 90° con respecto al eje del cuerpo y el cóndilo dorsal tiene un margen dorsal recto que se inclina en su margen proximal en dirección del eje medio. Difiere de *Tachybaptus* en que el cotilo dorsal es poco profundo, ligeramente circular, el proceso cotilar dorsal es inclinado respecto al eje y se proyecta hacia distal, sobrepasando el borde distal del cotilo ventral; el cuerpo del elemento se curva en dirección proximal y se vuelve recto hacia distal, presenta un tubérculo redondeado por debajo del cotilo ventral, en la parte distal, el cóndilo dorsal tiene un margen dorsal recto, con una ligera curvatura en dirección proximal. Se separa de *Podilymbus* porque el cotilo dorsal es poco profundo, más ancho que largo y el proceso cotilar dorsal es inclinado respecto al eje y se proyecta hacia ventral, sobrepasando el borde distal del cotilo ventral, presenta un surco profundo entre el proceso cotilar y el cotilo ventral, no presenta un tubérculo redondeado por debajo del cotilo ventral; en la región distal el cóndilo dorsal tiene un margen dorsal inclinado en dirección del eje medio (Olsen, 1979; Bochenski, 1994).

El carpometacarpo se asignó como *Podiceps* debido a que la fosa infratróclear es profunda y circular, en vista lateral, la fóvea carpal lateral es ligeramente profunda, más larga que ancha,

el margen dorsal de la tróclea carpal es cóncavo, en vista dorsal, el proceso del metacarpo I tiene un borde proximal plano que se va elevando en dirección del proceso del extensor. En *Podilymbus* la fosa infratróclea es profunda y ovoide, en vista lateral, la fovea carpal lateral es pequeña, profunda y está más en el borde dorsal, el margen ventral de la tróclea carpal es delgada, ligeramente inclinada hacia dorsal y se proyecta hacia lateral, en vista dorsal, el proceso extensor es elevado y su borde proximal forma un ángulo con el borde dorsal de la tróclea carpal. De *Tachybaptus* puede distinguirse por su tamaño menor que los otros dos, además de que la fosa infratróclea es profunda y redondeada, en vista lateral la fovea carpal lateral es poco profunda, el margen ventral de la tróclea carpal es delgado y se proyecta hacia lateral; en vista dorsal el proceso del extensor es elevado y su borde proximal forma un ángulo con el borde dorsal de la tróclea carpal (Olsen, 1979; Bochenski, 1994; Gilbert *et al.*, 1996).

La falange del dígito mayor I fue asignada principalmente por su longitud (19.8 mm), complementando con que, en vista ventral, presenta una depresión extensa con dos pequeños surcos. En *Podilymbus* generalmente esta depresión está ausente o poco desarrollada. De *Thachybapthus* se distingue por su tamaño (Bochenski, 1994).

Los fémures fueron identificados como *Podiceps* debido a que el margen lateral es curvado hacia medial, la línea anterior intermuscular se encuentra en el borde medial y se extiende hasta un poco más de la mitad del cuerpo en dirección cráneo proximal, el surco patelar es profundo y redondeado o en ocasiones casi rectangular hacia los bordes laterales, se encuentra arriba del margen proximal del cóndilo lateral, en vista lateral en la región proximal, el borde craneal presenta una muesca que separa ambos trocánteres y el eje del cuerpo está curvado hacia craneal. Difiere de *Podilymbus* debido a que, en vista anterior el margen lateral es recto, la línea anterior intermuscular se encuentra en el lado lateral, el surco patelar es poco profundo, estrecho y se encuentra arriba de los márgenes de los cóndilos, sobre el surco intercóndilar, en vista lateral en la región proximal, el borde craneal presenta un margen redondo y el eje del cuerpo está curvado hacia craneal. En *Tachybaptus* el margen lateral es recto; la cabeza es ligeramente redondeada y con una inclinación hacia distal; tiene un cuello poco desarrollado y se ve como si fuera un surco, la línea anterior intermuscular se encuentra en la zona craneal del cuerpo, el surco patelar es profundo y redondeado, se encuentra arriba del margen proximal del cóndilo lateral, en vista lateral en la región proximal, el borde craneal presenta un margen recto e inclinado y el eje del cuerpo está curvado hacia craneal (Olsen, 1979; Bochenski, 1994; Olson, 1994; Gilbert *et al.*, 1996).

Los tibiotarsos fueron asignados como *Podiceps* la cresta cnemial tiende a ser recta o con una ligera curvatura, además de que por lo general el cotilo medial es más pequeño que el cotilo lateral, con su borde distal ligeramente cóncavo en vista medial, además de que el cotilo lateral está ligeramente separado en dos secciones por una ligera depresión que se aprecia en vista lateral. En *Podilymbus* la cresta cnemial se extiende más allá de los cotilos articulares y se adelgaza hacia el ápice, su borde lateral es curvado; la cresta fibular es delgada y larga, se forma un surco con el eje medio del elemento; los bordes distales de los

cóndilos están casi a la misma altura, con su borde distal plano en vista medial, además de que el cóndilo lateral está ligeramente curvo y se aprecia en vista lateral. Fue separado de *Thachybapthus* principalmente por su tamaño y porque en este, la cresta cnemial tiende a ser recta en su borde medial, además de que el cóndilo medial es más grande que el cóndilo lateral, además de que el borde distal del cóndilo medial es plano en vista medial y el borde distal del cóndilo lateral es curvo en vista lateral. (Olsen, 1979; Bochenski, 1994; Olson, 1994; Gilbert *et al.*, 1996).

Los tarsometatarsos se identificaron por el foramen vascular distal ovalado, poco profundo y se encuentra por debajo del margen dorsal de la tróclea del metatarsiano III, este margen no adelgaza dirección proximal y es más elevado que el margen del metatarsiano IV; el borde distal de la tróclea del metatarso III es redondeada; la tróclea del metatarso II está más elevada, aunque muy por debajo del margen distal del foramen, su borde plantaromedial es oblicuo, lo que le da una apariencia de cuña. En *Podilymbus* el foramen vascular distal es ovalado, profundo y se encuentra por debajo del margen dorsal de la tróclea del metatarsiano III, este margen se adelgaza en dirección proximal y es más elevado que el margen del metatarsiano IV; el margen distal de la tróclea del metacarpo III presenta un pequeño surco; la tróclea del metatarso II está más elevada a la altura del margen distal del foramen, se encuentra fuertemente desviada hacia la parte plantar., inclinada hacia el eje medio del elemento y con un borde plantaromedial ondulado, de modo que su extremo forma una franja ovalada y estrecha. De *Tachybaptus* se distingue en general por su tamaño y porque en este; el foramen vascular distal es ovalado, profundo y se encuentra por debajo del margen dorsal de la tróclea del metatarsiano III, este margen se adelgaza en dirección proximal y es más elevado que el margen del metatarsiano IV; la tróclea del metatarso II está más elevada por encima del margen distal del foramen, se encuentra desviada hacia la parte plantar inclinada hacia el eje medio del elemento y se conecta con el cuerpo mediante un pequeño puente (Olsen, 1979; Bochenski, 1994; Olson, 1994; Gilbert *et al.*, 1996).

Género *Tachybaptus* Reichenbach, 1853

***Tachybaptus* sp.**

Material referido: Tres coracoides (34714, 38240, 58685), tres húmeros (38740, 5189), tres ulnas (38704, 5189, 38740), dos carpometacarpas (38740), un tibiotarso (38740), cinco fémures (2722, 38800, 38740, 5189) y dos tarsometatarsos (5189, 38645) (Figura 31).

Descripción: Los coracoides tienen una longitud que va de 25.4 mm a 25.9 mm, están casi completos, fragmentados en el borde lateral de la parte distal, donde estaba el proceso lateral. En vista dorsal, la cabeza está comprimida próximo distalmente, la faceta furcular está poco desarrollada; la tuberosidad braquial se extiende hacia medial y un poco en dirección distal; la inserción bicapital es plana y ligeramente inclinada; la faceta glenoidea es amplia y poco profunda; la faceta escapular es profunda y ligeramente ovalada, con el borde distal elevado; el proceso procoracoideo no está desarrollado; el canal trióseo es ligeramente redondeado; el

eje del cuerpo es recto y se ensancha hacia distal; la faceta esternal es amplia y poco profunda, con el labio interno curvado en dirección proximal. En vista ventral, la tuberosidad braquial se proyecta en dirección ventral distal; la faceta esternocoracoidea se extiende un poco más de la mitad del eje, con el labio interno curvado hacia proximal. En vista lateral, la faceta glenoidea es ovoide con el borde ancho hacia proximal, poco profunda y se nota el interior de la faceta escapular.

Los húmeros están incompletos, una parte proximal y dos distales. En vista caudal, la cabeza está comprimida próximo distalmente; el canal capital es estrecho en el margen proximal, se va ensanchando y termina a la mitad del margen distal de la cabeza; el tubérculo ventral es poco elevado, ligeramente redondeado y se proyecta a caudal; el tubérculo dorsal es bajo, ovalado en dirección proximal-distal que se extiende ligeramente hacia lateral; carece de foramen neumático y tiene una fosa neumática superficial, sin cresta media. En vista craneal, el surco del ligamento transversal es profundo, corto y ligeramente circular; la cresta deltoidea es corta, poco elevada y con un borde delgado, la impresión coracobraquial poco visible. En la región distal, la fosa braquial es profunda, con el borde mesial delgado y elevado; el cóndilo dorsal es más grande que el cóndilo ventral, este último se curva ligeramente hacia el eje medio del elemento en dirección próxima, con el margen proximal del cóndilo dorsal ligeramente recto; el epicóndilo dorsal es pequeño y puntiagudo; el epicóndilo ventral se extiende en dirección medial-distal, con una faceta que se conecta con el borde de la fosa braquial.

Las ulnas presentan una longitud de 55.7 mm. En vista dorsal, el cotilo ventral es cóncavo y profundo, su borde proximal es redondeado y extendido proximalmente, con el borde distal elevado y ligeramente puntiagudo; el cotilo dorsal es poco profundo, ligeramente circular, el proceso cotilar dorsal es inclinado respecto al eje y se proyecta hacia distal, sobrepasando el borde distal del cotilo ventral; el cuerpo del elemento se curva en dirección proximal y se vuelve recto hacia distal; las papilas están poco desarrolladas y son perceptibles al tacto. En la parte distal, el tubérculo carpal es corto, ligeramente proyectado a distal y está en ángulo recto con el eje del hueso. En vista ventral, su cotilo ventral es cóncavo, con el margen distal elevado; presenta un tubérculo redondeado por debajo del cotilo ventral; la impresión braquiales larga y poco profunda; el cuerpo del elemento tiene una superficie plana. En la parte distal, el cóndilo ventral se encuentra por debajo del margen proximal del cóndilo dorsal; el cóndilo dorsal tiene un margen dorsal recto, con una ligera curvatura en dirección proximal.

El carpometacarpo tiene una longitud de 27.8 mm, no presenta el metacarpo III. En vista ventral la tróclea carpal tiene un borde dorsal elevado y ligeramente agudo; la fosa infratroclear es profunda y redondeada; el proceso pisiforme es poco desarrollado; el proceso del metacarpo I es rectangular en dirección próximo distal y se inclina ligeramente a medial. En vista lateral, la fovea carpal lateral es poco profunda, el margen ventral de la tróclea carpal

es delgada y se proyecta hacia lateral. En vista dorsal, el proceso del extensor es elevado y su borde proximal forma un ángulo con el borde dorsal de la tróclea carpal.

Los fémures tienen una longitud de 29.3 mm a 32.9 mm. En vista craneal, el margen lateral es recto; la cabeza es ligeramente redondeada y con una inclinación hacia distal; tiene un cuello poco desarrollado y se ve como si fuera un surco; el trocánter es corto y su margen proximal agudo sobrepasa al margen de la cabeza. En la parte distal, la línea anterior intermuscular se encuentra en la zona craneal del cuerpo; el cóndilo medial es más corto que el lateral; el surco patelar es profundo y redondeado, se encuentra arriba del margen proximal del cóndilo lateral; el epicóndilo se proyecta hacia caudal y más en dirección lateral que distal. En vista lateral en la región proximal, el borde craneal presenta un margen recto e inclinado y el eje del cuerpo está curvado hacia craneal. En vista caudal, el cóndilo medial es plano, se proyecta hacia el margen medial y se eleva hacia caudal; el cóndilo lateral es elevado en relación con el medial, con un margen delgado y ligeramente inclinado al borde lateral; el epicóndilo lateral es más bajo que el cóndilo lateral, con una inclinación a lateral que genera una depresión entre ambos, su margen es delgado; el tubérculo del gastrocnemios es poco desarrollado.

El tibiotarso mide 70.15 mm de longitud. En vista caudal el proceso cnemial se extiende más allá de los cotilos articulares y se adelgaza hacia el ápice, su borde lateral es curvado; el cotilo medial es ovalado en dirección próximo distal, con el borde medial recto; el cotilo lateral se extiende hacia lateral y tiene una pequeña protuberancia en el centro; la cresta fibular es delgada y larga, se forma un surco con el eje medio del elemento. En la parte distal, el surco intercotilar posterior es poco profundo, su borde medial y lateral se encuentran a la misma altura; el borde distal del cóndilo mesial está más a distal que el borde del cóndilo lateral. En vista craneal, la cresta cnemial tiene un surco profundo que se extiende a la mitad del elemento; el borde medial del cotilo medial está más elevado que el borde del cotilo lateral. En la parte distal, el elemento tiene una ligera inclinación latero distal; el cóndilo medial es ligeramente recto y se extiende más a distal que a medial y su borde proximal está por debajo del borde proximal del cóndilo lateral; el cóndilo lateral es ovalado, ligeramente comprimido lateralmente y se inclina hacia lateral; el puente supratentorial es delgado, con sus bordes distal y proximal cóncavos; el canal tendinoso es profundo y está bien marcado, la fosa intercóndilar es más ancha que larga.

Los tarsometatarsos tienen una longitud de 39.9 mm a 43.04 mm. En vista dorsal, el elemento es rectangular y delgado, el borde lateral es bajo y delgado; el cotilo medial es extendido y su borde medial se eleva hacia proximal, el cotilo lateral se extiende a distal en su borde distal, el hipotarso presenta tres canales tendinosos separados; la tróclea del metatarso III está ligeramente más a distal que la tróclea del metatarso IV; sus márgenes distales son redondeados; el foramen vascular distal es ovalado, profundo y se encuentra por debajo del margen dorsal de la tróclea del metatarsiano III, este margen se adelgaza en dirección proximal y es más elevado que el margen del metatarsiano IV; la tróclea del metatarso II está

más elevada por encima del margen distal del foramen, se encuentra desviada hacia la parte plantar. En vista medial, la tróclea del metatarso II presenta un pequeño surco poco profundo, tiene un margen distal redondeado y se extiende hacia plantar, la fóvea del ligamento colateral es poco profunda, semicircular y se encuentra más en el borde dorsal. En vista plantar, las puntas de las trócleas de los metatarsos III y IV son agudas; la tróclea del metatarsiano III termina cerca del borde distal del foramen; la tróclea del metatarso II está inclinada hacia el eje medio del elemento y se conecta con el cuerpo mediante un pequeño puente.



Figura 31. Restos fósiles de *Tachybaptus* sp. A) coracoides izquierdo en vista dorsal. B) fragmento proximal de húmero izquierdo en vista caudal. C) fragmento distal de húmero derecho en vista craneal. D) ulna izquierda en vista dorsal. E) carpometacarpo izquierdo en vista ventral. F) fémur derecho en vista craneal. G) tibiotarso derecho en vista caudal. H) tarsometatarso izquierdo en vista dorsal.

Diagnosis: Los coracoides fueron asignados por su pequeño tamaño, además de que presentan un canal trióseo redondeado y la faceta esternal amplia y poco profunda, con el labio interno curvado en dirección proximal. De *Podilymbus* se distingue ya que esta faceta esternal no presenta curvatura tan marcada y de *Podiceps*, además del tamaño, por el canal trióseo que en este último es plano (Olsen, 1979; Bochenski, 1994; Olson, 1994; Gilbert *et al.*, 1996).

Los húmeros se identificaron por el canal capital, ya que es estrecho del margen proximal, se va ensanchando y termina a la mitad del margen distal de la cabeza; el tubérculo ventral es poco elevado, ligeramente redondeado y se proyecta a caudal; el tubérculo dorsal es bajo y ovalado proyectándose ligeramente en dirección proximal-distal, extendiéndose ligeramente

hacia lateral y tiene una fosa neumática superficial. Además de su gran tamaño, *Podiceps* presenta la cabeza comprimida lateralmente, un canal capital extenso que recorre el margen distal de la cabeza, el tubérculo ventral elevado y que se proyecta a caudal, un tubérculo dorsal puntiagudo y extendido en dirección latero proximal, la fosa neumática es plana y su transición con el tubérculo es gradual. Se diferencia de *Podilymbus* ya que, en vista caudal, la cabeza está comprimida próximo distalmente, el canal capital es amplio y termina a la mitad del margen distal de la cabeza, el tubérculo ventral es bajo proyectándose hacia caudal, el tubérculo dorsal es bajo y ovalado en dirección proximal-distal, con un margen proximal redondeado, tiene una fosa neumática superficial que penetra por debajo del tubérculo (Olsen, 1979; Bochenski, 1994; Olson, 1994; Gilbert *et al.*, 1996).

La ulna fue identificada debido a que, el cotilo dorsal es poco profundo, ligeramente circular, el proceso cotilar dorsal es inclinado respecto al eje y se proyecta hacia distal, sobrepasando el borde distal del cotilo ventral; el cuerpo del elemento se curva en dirección proximal y se vuelve recto hacia distal, presenta un tubérculo redondeado por debajo del cotilo ventral, en la parte distal, el cóndilo dorsal tiene un margen dorsal recto, con una ligera curvatura en dirección proximal. Se separa de *Podilymbus* porque el cotilo dorsal es poco profundo, más ancho que largo y el proceso cotilar dorsal es inclinado respecto al eje y se proyecta hacia ventral, sobrepasando el borde distal del cotilo ventral, presenta un surco profundo entre el proceso cotilar y el cotilo ventral, no presenta un tubérculo redondeado por debajo del cotilo ventral; en la región distal el cóndilo dorsal tiene un margen dorsal inclinado en dirección del eje medio. De *Podiceps* se distingue porque la parte distal el tubérculo carpal es corto y ligeramente ancho, proyectado un poco más a distal que lateral y genera un ángulo menor a 90° con respecto al eje del cuerpo y el cóndilo dorsal tiene un margen dorsal recto que se inclina en su margen proximal en dirección del eje medio (Olsen, 1979; Bochenski, 1994; Olson, 1994).

El carpometacarpo fue asignado como *Tachybaptus* por su tamaño menor que los otros dos, además de que la fosa infratroclear es profunda y redondeada, en vista lateral la fovea carpal lateral es poco profunda, el margen ventral de la tróclea carpal es delgado y se proyecta hacia lateral; en vista dorsal el proceso del extensor es elevado y su borde proximal forma un ángulo con el borde dorsal de la tróclea carpal. *Podiceps* presenta la fosa infratroclear es profunda y circular, en vista lateral, la fovea carpal lateral es ligeramente profunda, más larga que ancha, el margen dorsal de la tróclea carpal es cóncavo, en vista dorsal, el proceso del metacarpo I tiene un borde proximal plano que se va elevando en dirección del proceso del extensor. En *Podilymbus* la fosa infratroclear es profunda y ovoide, en vista lateral, la fovea carpal lateral es pequeña, profunda y está más en el borde dorsal, el margen ventral de la tróclea carpal es delgada, ligeramente inclinada hacia dorsal y se proyecta hacia lateral, en vista dorsal, el proceso extensor es elevado y su borde proximal forma un ángulo con el borde dorsal de la tróclea carpal. (Olsen, 1979; Bochenski, 1994; Gilbert *et al.*, 1996).

Los fémures fueron identificados como *Tachybaptus* por su tamaño, además de que presentan margen lateral recto; la cabeza es ligeramente redondeada y con una inclinación hacia distal; tiene un cuello poco desarrollado y se ve como un surco, la línea anterior intermuscular se encuentra en la zona craneal del cuerpo, el surco patelar es profundo y redondeado, se encuentra arriba del margen proximal del cóndilo lateral, en vista lateral en la región proximal, el borde craneal presenta un margen recto e inclinado y el eje del cuerpo está curvado hacia craneal. Difiere de *Podilymbus* debido a que, en vista anterior el margen lateral es recto, la línea anterior intermuscular se encuentra en el lado lateral, el surco patelar es poco profundo, estrecho y se encuentra arriba de los márgenes de los cóndilos, sobre el surco intercóndilar, en vista lateral en la región proximal, el borde craneal presenta un margen redondo y el eje del cuerpo está curvado hacia craneal. En *Podiceps* el margen lateral es curvado hacia medial, la línea anterior intermuscular se encuentra en el borde medial y se extiende hasta un poco más de la mitad del cuerpo en dirección cráneo proximal, el surco patelar es profundo y redondeado o en ocasiones casi rectangular hacia los bordes laterales, se encuentra arriba del margen proximal del cóndilo lateral, en vista lateral en la región proximal, el borde craneal presenta una muesca que separa ambos trocánteres y el eje del cuerpo está curvado hacia craneal. (Olsen, 1979; Bochenski, 1994; Olson, 1994; Gilbert *et al.*, 1996).

Los tibiotarsos se asignaron como *Thachybapthus* porque la cresta cnemial tiende a ser recta en su borde media, además de que el cóndilo medial es más grande que el cóndilo lateral, el borde distal del cóndilo medial es plano en vista medial y el borde distal del cóndilo lateral es curvo en vista lateral, además, de que el tamaño corresponde con este género. En *Podilymbus* la cresta cnemial se extiende más allá de los cotilos articulares y se adelgaza hacia el ápice, su borde lateral es curvado; la cresta fibular es delgada y larga, se forma un surco con el eje medio del elemento; presenta una mayor longitud en comparación a *Tachybaptus*. Difiere de *Podiceps* porque la cresta medial tiende a ser recta o con una ligera curvatura, además de que por lo general el cóndilo medial es más pequeño que el cóndilo lateral, con su borde distal ligeramente cóncavo en vista medial, además de que el cóndilo lateral está ligeramente separado en dos secciones por una ligera depresión que se aprecia en vista lateral (Olsen, 1979; Bochenski, 1994; Olson, 1994; Gilbert *et al.*, 1996).

Los tarsometatarsos se identificaron por su menor tamaño y porque el foramen vascular distal es ovalado, profundo y se encuentra por debajo del margen dorsal de la tróclea del metatarsiano III, este margen se adelgaza en dirección proximal y es más elevado que el margen del metatarsiano IV; la tróclea del metatarso II está más elevada por encima del margen distal del foramen, se encuentra desviada hacia la parte plantar inclinada hacia el eje medio del elemento y se conecta con el cuerpo mediante un pequeño puente. Difiere de *Podiceps* en el foramen vascular distal ovalado, poco profundo y se encuentra por debajo del margen dorsal de la tróclea del metatarsiano III, este margen no adelgaza dirección proximal y es más elevado que el margen del metatarsiano IV; el borde distal de la tróclea del metatarso III es redondeada; la tróclea del metatarso II está más elevada, aunque muy por debajo del

margen distal del foramen, su borde plantaromedial es oblicuo, lo que le da una apariencia de cuña. En *Podilymbus* el foramen vascular distal es ovalado, profundo y se encuentra por debajo del margen dorsal de la tróclea del metatarsiano III, este margen se adelgaza en dirección proximal y es más elevado que el margen del metatarsiano IV; el margen distal de la tróclea del metacarpo III presenta un pequeño surco; la tróclea del metatarso II está más elevada a la altura del margen distal del foramen, se encuentra fuertemente desviada hacia la parte plantar., inclinada hacia el eje medio del elemento y con un borde plantaromedial ondulado, de modo que su extremo forma una franja ovalada y estrecha (Olsen, 1979; Bochenski, 1994; Olson, 1994; Gilbert *et al.*, 1996).

Orden Gruiformes Bonaparte, 1854

Familia Rallidae Vigors, 1825

Género *Rallus* Linnaeus, 1758

***Rallus* sp.**

Material referido: tres húmeros (18326, 43074, 58942), un tibiotarso (45257) (Figura 32).

Descripción: Los húmeros tienen una longitud que va de 65.18 mm a 68.82 mm. En vista caudal la cabeza es ovalada y comprimida lateralmente; el canal capital es profundo; la tuberosidad ventral está bien desarrollada, redondeada y se proyecta fuertemente a caudal; la fosa neumática es profunda y sin foramen; la tuberosidad dorsal es ligeramente profunda y ovalada casi a la misma altura que la tuberosidad ventral. En la zona distal, la fosa del olécranon es poco profunda y se encuentra más hacia el margen medial; presenta un surco escapulatricipitis poco profundo; tiene un proceso flexor que se eleva ligeramente sobre el margen medial del elemento, su borde distal se encuentra casi a la misma altura que los cóndilos y el ectepicóndilo. En vista craneal, el surco del ligamento transversal es profundo, se ensancha hacia el margen medial hasta la base de la cabeza; la impresión coracobraquial es ligeramente marcada, poco profunda y el margen de la superficie braquial es grueso; presenta una cresta deltoidea poco elevada, corta e inclinada hacia lateral; la cresta bicipital tiene un borde redondeado; el cuerpo del elemento es curvado en la parte proximal y distal. En la zona distal, la fosa braquial es poco profunda, con un margen ventral elevado que conecta con el tubérculo supracondilar ventral que es semi elíptico y plano; el cóndilo ventral es ligeramente redondeado; el cóndilo dorsal es alargado, grueso en la base, se curva y adelgaza hacia proximal; el proceso supracondilar dorsal es corto, triangular y si proyecta más hacia lateral; el entepicóndilo se encuentra a la misma altura de los cóndilos y el ectepicóndilo.

El tibiotarso está fragmentado y solamente se presenta la parte distal. En vista caudal, el elemento se curva en dirección medial; el surco intercondilar posterior es ancho, sus bordes mesial y lateral son rectos e inclinados en dirección mesial. En vista craneal, el cóndilo

medial es delgado, ligeramente comprimido lateralmente y curvado hacia mesial; el cóndilo lateral es ovalado, ancho y su borde proximal sobrepasa el borde proximal del cóndilo medial, se conecta con la inserción fibular que es corta, ancha en la base y adelgaza hacia proximal; la prominencia externa del ligamento es ancha y muy profunda; la fosa intercondilar es poco profunda y ligeramente cuadrada, el puente supratendinoso está presente, es grueso con su borde proximal recto, el distal es convexo, alto, ligeramente ovalado; el canal tendinoso es profundo.



Figura 32. Restos fósiles de *Rallus* sp. I) húmero izquierdo en vista craneal. II) fragmento distal del tibiotarso derecho en vista craneal.

Diagnosis Los húmeros fueron asignados ya que la cabeza es ovalada y comprimida lateralmente; el canal capital es profundo; la tuberosidad ventral está bien desarrollada, redondeada y se proyecta fuertemente a caudal; la fosa neumática es profunda y sin foramen; la tuberosidad dorsal es ligeramente profunda y ovalada casi a la misma altura que la tuberosidad ventral, la fosa braquial es poco profunda, con un margen ventral elevado que conecta con el tubérculo supracondilar ventral que es semielíptico y plano; el cóndilo ventral es ligeramente redondeado; el cóndilo dorsal es alargado, grueso en la base, se curva y adelgaza hacia proximal; el proceso supracondilar dorsal es corto, triangular y si proyecta más hacia lateral; el entepicóndilo se encuentra a la misma altura de los cóndilos y el ectepicóndilo. Difiere de *Gallinula* en que en este la fosa braquial presenta un margen ventral delgado y elevado que conecta con el tubérculo supracondilar ventral que parece más una protuberancia redondeada; el cóndilo ventral es ligeramente comprimido próximo distalmente y el cóndilo dorsal es alargado, grueso en la base, se curva y adelgaza hacia proximal; el proceso supracondilar dorsal es corto, con un borde agudo; el entepicóndilo se

extiende más a distal que el cóndilo ventral, dorsal y el ectepicóndilo, su borde distal se encuentra escalonado. Fue separado de *Fulica* debido a la fosa braquial conecta con el tubérculo supracondilar ventral semielíptico y plano; el cóndilo ventral es ligeramente redondeado y el cóndilo dorsal es alargado, grueso en la base, se curva y adelgaza hacia proximal; el proceso supracondilar dorsal es corto, con un borde recto; el entepicóndilo se encuentra a la misma altura que el cóndilo ventral; el cóndilo dorsal se encuentra a la misma altura que el ectepicóndilo (Olsen, 1979; Alcover *et al.*, 2015; Hume, 2019; De Mendoza *et al.*, 2024).

El tibiotarso se identificó como *Rallus* debido a la inserción fibular que es corta, ancha en la base y adelgaza hacia proximal; la prominencia externa del ligamento es ancha y muy profunda; la fosa intercondilar es poco profunda y ligeramente cuadrada, el puente supratendinoso presenta su borde proximal recto, el distal es convexo, alto, ligeramente ovalado con el canal tendinoso profundo. En *Gallinula* la inserción fibular que es delgada; la prominencia externa del ligamento es estrecha y muy profunda; la fosa intercondilar es poco profunda y ligeramente rectangular; el puente supratendinoso con su borde proximal cóncavo y agudo, el distal es convexo, bajo, ligeramente elíptico y se extiende hacia el cóndilo medial y un canal tendinoso profundo. Se separa de *Fulica* por la inserción fibular que es ancha en la base y adelgaza en dirección proximal; la prominencia externa del ligamento es estrecha y profunda; la fosa intercondilar es poco profunda y ligeramente rectangular; el puente supratendinoso está presente, es grueso con su borde proximal inclinado y recto, el distal es convexo, bajo y se extiende hacia el cóndilo medial con el canal tendinoso profundo (Olsen, 1979; Alcover *et al.*, 2015; Hume, 2019; De Mendoza *et al.*, 2024).

Género *Gallinula* Brisson, 1760

***Gallinula* sp.**

Material referido: cinco húmeros (45254, 45277, 38545), un tibiotarso (38546) (Figura 33).

Descripción: Los húmeros se encuentran fragmentados, presenta solamente la parte distal. En vista caudal la fosa del olécranon es profunda y se encuentra más hacia el margen medial; presenta un surco escapulatricipitis ancho y poco profundo; tiene un proceso flexor que se eleva sobre el margen medial del elemento, se proyecta más a distal que los cóndilos ventrales, dorsal y el ectepicóndilo, por lo que su borde distal se encuentra escalonado. En vista craneal, la fosa braquial es profunda, inclinada y con un margen ventral delgado y elevado que conecta con el tubérculo supracondilar ventral que parece más una protuberancia redondeada; el cóndilo ventral es ligeramente comprimido próximo distalmente y el cóndilo dorsal es alargado, grueso en la base, se curva y adelgaza hacia proximal; el proceso supracondilar dorsal es corto, con un borde agudo; el entepicóndilo se extiende más a distal que el cóndilo ventral, dorsal y el ectepicóndilo, su borde distal se encuentra escalonado.

El tibiotarso está fragmentado y solamente se presenta la parte distal. El elemento se curva en dirección medial; el surco intercondilar posterior es ancho, su borde mesial curvo y el lateral recto e inclinado. En vista craneal, el cóndilo medial es delgado, ligeramente comprimido lateralmente y curvado hacia mesial; el cóndilo lateral es ovalado, ancho y su borde proximal sobrepasa el borde proximal del cóndilo medial, se conecta con la inserción fibular que es delgada; la prominencia externa del ligamento es estrecha y muy profunda; la fosa intercondilar es poco profunda y ligeramente rectangular; el puente supratendinoso está presente, es grueso con su borde proximal cóncavo y agudo, el distal es convexo, bajo, ligeramente elíptico y se extiende hacia el cóndilo medial; el canal tendinoso es profundo.



Figura 33. Elementos fósiles de *Gallinula* sp. I) fragmento distal de húmero derecho en vista craneal. II) fragmento distal del tibiotarso izquierdo en vista cranel.

Diagnosis Los húmeros fueron asignados ya que la fosa braquial presenta un margen ventral delgado y elevado que conecta con el tubérculo supracondilar ventral que parece más una protuberancia redondeada; el cóndilo ventral es ligeramente comprimido próximo distalmente y el cóndilo dorsal es alargado, grueso en la base, se curva y adelgaza hacia proximal; el proceso supracondilar dorsal es corto, con un borde agudo; el entepicóndilo se extiende más a distal que el cóndilo ventral, dorsal y el ectepicóndilo, su borde distal se encuentra escalonado. Fue separado de *Fulica* debido a la fosa braquial conecta con el tubérculo supracondilar ventral semielíptico y plano; el cóndilo ventral es ligeramente redondeado y el cóndilo dorsal es alargado, grueso en la base, se curva y adelgaza hacia proximal; el proceso supracondilar dorsal es corto, con un borde recto; el entepicóndilo se encuentra a la misma altura que el cóndilo ventral; el cóndilo dorsal se encuentra a la misma

altura que el ectepicóndilo. En *Rallus* la fosa braquial es poco profunda, con un margen ventral elevado que conecta con el tubérculo supracondilar ventral que es semielíptico y plano; el cóndilo ventral es ligeramente redondeado; el cóndilo dorsal es alargado, grueso en la base, se curva y adelgaza hacia proximal; el proceso supracondilar dorsal es corto, triangular y si proyecta más hacia lateral; el entepicóndilo se encuentra a la misma altura de los cóndilos y el ectepicóndilo (Olsen, 1979; Alcover *et al.*, 2015; Hume, 2019; De Mendoza *et al.*, 2024).

El tibiotarso fue identificado como *Gallinula* por la inserción fibular que es delgada; la prominencia externa del ligamento es estrecha y muy profunda; la fosa intercondilar es poco profunda y ligeramente rectangular; el puente supratendinoso con su borde proximal cóncavo y agudo, el distal es convexo, bajo, ligeramente elíptico y se extiende hacia el cóndilo medial; además de que el canal tendinoso es profundo. Se separa de *Rallus* debido a la inserción fibular que es corta, ancha en la base y adelgaza hacia proximal; la prominencia externa del ligamento es ancha y muy profunda; la fosa intercondilar es poco profunda y ligeramente cuadrada, el puente supratendinoso presenta su borde proximal recto, el distal es convexo, alto, ligeramente ovalado y el canal tendinoso es profundo. Difiere de *Fulica* por la inserción fibular que es ancha en la base y adelgaza en dirección proximal; la prominencia externa del ligamento es estrecha y profunda; la fosa intercondilar es poco profunda y ligeramente rectangular; el puente supratendinoso está presente, es grueso con su borde proximal inclinado y recto, el distal es convexo, bajo y se extiende hacia el cóndilo medial con el canal tendinoso profundo (Olsen, 1979; Alcover *et al.*, 2015; Hume, 2019; De Mendoza *et al.*, 2024).

Género *Fulica* Linnaeus, 1758

***Fulica* sp.**

Material referido: Un coracoides (38505), un húmero (3854), dos tibiotarsos (39717, 38517) (Figura 34).

Descripción: El coracoides mide 30.03 mm de longitud, elemento fragmentado, con el proceso lateral y el proceso procoracoideo faltante. En vista dorsal la cabeza está reducida y comprimida lateralmente, tiene forma ligeramente triangular; presenta una impresión del ligamento acrocoracohumeral bien marcada y profunda; la faceta glenoidea es elevada y se proyecta hacia lateral, casi superficial y semicircular; la faceta escapular es profunda y en forma de C, con el borde distal elevado; el proceso procoracoideo está desarrollado; el cuello del elemento es grueso, recto y presenta un foramen debajo de la faceta escapular; el eje del cuerpo es inclinado y se ensancha hacia distal. En la zona distal, tiene una fosa esternocoracoidal profunda y de apariencia triangular; la faceta esternal es corta, profunda, con el labio interno desarrollado, en contraste del labio externo. En vista medial el canal trióseo es ligeramente plano y poco profundo, presenta un foramen neumático; la faceta

articular fúrcular está en el borde ventral de la tuberosidad braquial. En vista ventral, la tuberosidad braquial sobresale del eje medio de la pieza y se proyecta hacia distal.

El húmero está fragmentado, solamente presenta la parte distal. En vista caudal la fosa del olécranon es profunda y se encuentra más hacia el margen medial; presenta un surco escapulatricipitis ancho y poco profundo; tiene un proceso flexor que se eleva sobre el margen medial del elemento y se inclina ligeramente, su borde distal se encuentra casi a la misma altura que el cóndilo dorsal y el ectepicóndilo; el cóndilo ventral se proyecta más a distal. En vista craneal, la fosa braquial es poco profunda, con un margen ventral delgado y elevado que conecta con el tubérculo supracondilar ventral que es semielíptico y plano; el cóndilo ventral es ligeramente redondeado y el cóndilo dorsal es alargado, grueso en la base, se curva y adelgaza hacia proximal; el proceso supracondilar dorsal es corto, con un borde recto; el entepicóndilo se encuentra a la misma altura que el cóndilo ventral; el cóndilo dorsal se encuentra a la misma altura que el ectepicóndilo.

Los tibiotarsos se encuentran fragmentados, se presenta una parte distal y otra proximal. En vista caudal en la parte proximal el proceso cnemial se extiende más allá de los cotilos articulares y se proyecta hacia lateral; el cotilo medial es ovalado en dirección próximo distal, con el borde mesial redondeado; el cotilo lateral redondeado con una protuberancia al centro; la cresta fibular es corta y aplanada. En la parte distal, el elemento se curva en dirección medial; el surco intercondilar posterior es ancho, su borde mesial y lateral son de la misma. En vista craneal, el surco intercnemial es poco profundo y corto; la cresta cnemial lateral es larga y se extiende hacia lateral; el borde medial del cotilo medial está más elevado que el borde del cotilo lateral. En la parte distal, el cóndilo medial es delgado, ligeramente comprimido lateralmente y recto; el cóndilo lateral es ovalado, ancho y su borde proximal sobrepasa el borde proximal del cóndilo medial, se conecta con la inserción fibular que es ancha en la base y adelgaza en dirección proximal; la prominencia externa del ligamento es estrecha y profunda; la fosa intercondilar es poco profunda y ligeramente rectangular; el puente supratendinoso está presente, es grueso con su borde proximal inclinado y recto, el distal es convexo, bajo y se extiende hacia el cóndilo medial el canal tendinoso es profundo.

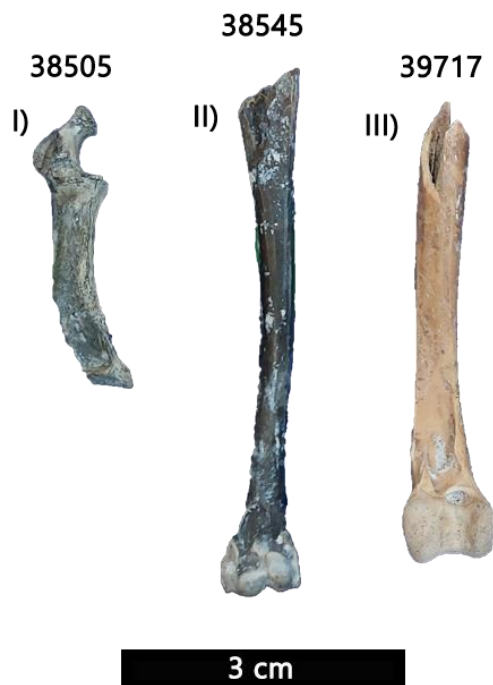


Figura 34. Restos fósiles de *Fulica* sp. I) coracoides izquierdo en vista dorsal. II) húmero izquierdo en vista craneal. III) fragmento distal del tibiotarso derecho en vista craneal.

Diagnosis El coracoides fue asignado a *Fulica* por la presencia de una impresión del ligamento acrocoracohumeral bien marcada y profunda; la faceta glenoidea elevada y proyectada hacia lateral, casi superficial y semicircular; una faceta escapular profunda y en forma de C, un proceso procoracoideo bien desarrollado, delgado y en forma de espolón; una fosa esternocoracoidal profunda, cóncava y de apariencia triangular; una faceta esternal angosta y que se distribuye por el margen distal del cuerpo. Se diferencia de *Rallus* porque este presenta un cuerpo fuertemente alargado, un cuello delgado y recto, además de una faceta escapular marcadamente triangular. De *Gallinula* se separa por que la faceta esternal es curvada en su parte lateral y se vuelve recta hacia medial, además de que es profunda (Olsen, 1979; Alcover *et al.*, 2015; Mayr & Smith, 2019).

Los húmeros se asignaron como *Fulica* ya que la fosa braquial conecta con el tubérculo supracondilar ventral semielíptico y plano; el cóndilo ventral es ligeramente redondeado y el cóndilo dorsal es alargado, grueso en la base, se curva y adelgaza hacia proximal; el proceso supracondilar dorsal es corto, con un borde recto; el entepicóndilo se encuentra a la misma altura que el cóndilo ventral; el cóndilo dorsal se encuentra a la misma altura que el ectepicóndilo. Se distingue de *Gallinula* en que la fosa braquial presenta un margen ventral delgado y elevado que conecta con el tubérculo supracondilar ventral que parece más una protuberancia redondeada; el cóndilo ventral es ligeramente comprimido próximo distalmente y el cóndilo dorsal es alargado, grueso en la base, se curva y adelgaza hacia proximal; el proceso supracondilar dorsal es corto, con un borde agudo; el entepicóndilo se extiende más a distal que el cóndilo ventral, dorsal y el ectepicóndilo, su borde distal se

encuentra escalonado. Fue separado *Rallus* debido a la fosa braquial poco profunda, con un margen ventral elevado que conecta con el tubérculo supracondilar ventral que es semielíptico y plano; el cóndilo ventral es ligeramente redondeado; el cóndilo dorsal es alargado, grueso en la base, se curva y adelgaza hacia proximal; el proceso supracondilar dorsal es corto, triangular y si proyecta más hacia lateral; el entepicóndilo se encuentra a la misma altura de los cóndilos y el ectepicóndilo (Olsen, 1979; Alcover *et al.*, 2015; Hume, 2019; De Mendoza *et al.*, 2024).

El tibiotarso fue identificado como *Fulica* por la inserción fibular que es ancha en la base y adelgaza en dirección proximal; la prominencia externa del ligamento es estrecha y profunda; la fosa intercondilar es poco profunda y ligeramente rectangular; el puente supratendinoso está presente, es grueso con su borde proximal inclinado y recto, el distal es convexo, bajo y se extiende hacia el cóndilo medial; el canal tendinoso es profundo. En *Rallus* la inserción fibular que es corta, ancha en la base y adelgaza hacia proximal; la prominencia externa del ligamento es ancha y muy profunda; la fosa intercondilar es poco profunda y ligeramente cuadrada, el puente supratendinoso presenta su borde proximal recto, el distal es convexo, alto, ligeramente ovalado; el canal tendinoso es profundo. *Gallinula* presenta una inserción fibular que es delgada; la prominencia externa del ligamento es estrecha y muy profunda; la fosa intercondilar es poco profunda y ligeramente rectangular; el puente supratendinoso con su borde proximal cóncavo y agudo, el distal es convexo, bajo, ligeramente elíptico y se extiende hacia el cóndilo medial con el canal tendinoso profundo. (Olsen, 1979; Alcover *et al.*, 2015; Hume, 2019; De Mendoza *et al.*, 2024).

Orden Charadriiformes Huxley, 1867

Familia Charadriidae Vigors, 1825

Género *Pluvialis* Brisson, 1760

***Pluvialis* sp.**

Material referido: Cinco húmeros (17412, 35913, 32228, 38709, 38778) (Figura 35).

Descripción: Los elementos tienen una longitud de 43.5 mm a 50.52 mm. En vista caudal la cabeza es redondeada y comprimida en dirección cráneo caudal, el canal capital es poco profundo pero amplio, con un borde distal agudo que se extiende hacia distal, la tuberosidad ventral es poco desarrollada y se proyecta más a caudal que hacia proximal, la fosa neumática es profunda y sin foramen. La tuberosidad dorsal es larga, ovalada y ligeramente profunda, está en el margen lateral. El margen caudal es elevado cercano a la fosa neumática. En la zona distal, la fosa del olécranon es profunda y se encuentra más hacia el margen medial, tiene un proceso flexor bien desarrollado que se eleva sobre el margen medial del elemento, se aprecia el proceso supracóndilar dorsal proyectándose hacia craneal. En vista craneal, en la parte proximal, la cabeza del húmero es ovoide, el surco del ligamento transversal es

profundo, se extiende desde el margen medial hasta la base de la cabeza y se conecta con la impresión coracobraquial bien marcada, es profunda y el margen de la superficie braquial es grueso. Una cresta deltoidea elevada y corta; la cresta bicipital tiene un borde redondeado, con una muesca que se extiende al eje medio de la pieza. En la zona distal, la fosa braquial es muy profunda, con un margen ventral elevado que conecta con el tubérculo supracóndilar ventral que es semi elíptico y plano, el cóndilo ventral es más largo que ancho y el cóndilo dorsal es alargado, grueso en la base, se curva y adelgaza hacia proximal, el proceso supracóndilar dorsal es largo, triangular y se proyecta más hacia proximal.



Figura 35. Restos fósiles de *Pluvialis* sp. Húmero izquierdo. A) vista caudal. B) vista craneal.

Diagnosis: Los húmeros fueron asignados como parte de la familia Charadriidae por presentar una segunda fosa neumática bien desarrollada y una cresta deltopectoral cóncava, características ausentes en la mayoría de los miembros de la familia Scolopacidae. Fue asignado como *Pluvialis* por tener medidas similares a las reportadas por Gruwier (2024) y por presentar un proceso supracondilar dorsal que se proyecta más hacia proximal, una diáfisis con una ligera curvatura y con los extremos proximales y distales con una ligera compresión dorsoventral (Olsen, 1979; Gilbert *et al.*, 1996; De Pietri *et al.*, 2013; Mayr, 2011; Mayr & Kitchener, 2023; De Pietri *et al.*, 2020; Gruwier, 2024).

Familia Laridae Vigors, 1825

Género *Larus* Linneo, 1758

Larus sp.

Material referido: Coracoides (35975), húmero (38796) y tibiotarso (38653) (Figura 36).

Descripción: El coracoides se encuentra fragmentado en el margen lateral de la zona distal, no presenta el proceso esternocoracoidal. Tiene una longitud de 45.31 mm. En vista dorsal la faceta glenoidea es bastante amplia, poco profunda y semicircular, se encuentra en posición laterodorsal, la faceta escapular es profunda y ligeramente circular, con el borde distal elevado. El proceso procoracoideo está bien desarrollado, con una curvatura que dirige el ápice hacia proximal, la impresión del ligamento acrocoracohumeral es poco profunda y ligeramente ovalada, el canal trióseo es plano y amplio. Presenta un foramen ovalado en dirección próximo-distal, se encuentra debajo de la faceta escapular, más al margen medial. El eje del cuerpo es inclinado y se ensancha hacia distal, tiene un cuello estrecho, la faceta esternal es amplia, profunda, con el labio interno poco desarrollado, el ángulo medial tiene un borde agudo y se proyecta hacia dorsal, la fosa esternocoracoidal es poco profunda. En vista ventral, la tuberosidad braquial sobresale del eje medio de la pieza y se proyecta hacia distal, presenta una fosa circular profunda, el ángulo medial está fuertemente curvado hacia dorsal.

Los húmeros están fragmentados, tiene faltantes en el proceso supracondilar dorsal. En vista caudal la cabeza tiene una forma piramidal, con el borde proximal redondeado, el canal capital es poco profundo pero amplió, la tuberosidad ventral es plana y se proyecta hacia proximal, la fosa neumática es profunda y está separada en dos por una cresta que se ubica debajo de la tuberosidad ventral. La tuberosidad dorsal es pequeña, ovalada y está en el margen lateral. El margen caudal es elevado cercano a la fosa neumática. En la zona distal, la fosa del olécranon es profunda y se encuentra más hacia el margen medial, tiene un proceso flexor bien desarrollado que se eleva sobre el margen medial del elemento, se aprecia el epicóndilo ventral semitirangular. En vista craneal, en la parte proximal, la cabeza del húmero es ovoide, el surco del ligamento transversal es profundo, se extiende desde el margen medial hasta la base de la cabeza, la impresión coracobraquial está bien marcada, es profunda y el margen de la superficie braquial es elevado y grueso. Una cresta deltoidea elevada y corta. En la zona distal, la fosa braquial es muy profunda, con un margen ventral elevado que conecta con el tubérculo supracondilar ventral que es semielíptico y plano, el cóndilo ventral es más largo que ancho y el cóndilo dorsal que es alargado, grueso en la base, curvado y delgado en dirección proximal.

Los tibiotarsos tiene una longitud que va de 78.73 mm a 88.5 mm. En vista caudal en la parte proximal el proceso cnemial se extiende ligeramente más allá de los cotilos articulares, es ancho y su cresta lateral se extiende hacia lateral sobrepasando el cotilo lateral. El cotilo medial es ovalado en dirección próximo distal, más grande que el cotilo lateral, con forma redondeada y que se proyecta a distal, la cresta fibular es delgada, larga y aplanada. En la parte distal, el surco intercóndilar posterior es ancho, su borde lateral es ligeramente elevado, el cóndilo medial se proyecta más a distal. En vista craneal, el surco intercnemial es corto y

plano, la cresta cnemial lateral se proyecta más allá del borde lateral, con un borde agudo que se dirige a distal. En la parte distal presenta una forma plana; el cóndilo medial es corto, ligeramente comprimido lateralmente, se extiende en dirección medial. El cóndilo lateral es ovalado, ancho y su borde proximal sobrepasa el borde proximal del cóndilo medial, se conecta con la inserción fibular que es ancha, la fosa intercóndilar es poco profunda y ancha, el puente supratendinoso está fragmentado.



Figura 36. Restos fósiles de *Larus* sp. I) coracoides izquierdo en vista dorsal. II) fragmento proximal de húmero izquierdo en vista caudal. III) fragmento distal de húmero izquierdo en vista craneal. IV) tibiotarso derecho en vista craneal.

Diagnosis: El coracoides fue identificado principalmente por su tamaño, fue asignado como *Larus* por presentar un proceso esternocoracoidal profundo, una tuberosidad braquial sobresaliente, un procoracoides delgado en forma de cuchilla y que se proyecta en dirección ventral, una impresión esternocoracoidea cóncava y de apariencia triangular, además de que presenta una faceta esternal profunda cerca del ángulo medial, formando una muesca bien definida (Olsen ,1979; Gilbert *et al.*, 1996; De Pietri *et al.*, 2011; Gruwier, 2024).

Los húmeros se identificaron por su gran tamaño, fueron asignados como *Larus* por presentar un surco capital profundo y ancho, una fosa neumática separada por una cresta ubicada debajo de la tuberosidad interna, un proceso supracondilar en forma de espiga, surco del ligamento transvers profundo que conduce a un canal en forma de V en el borde de la superficie bicipital, una fosa braquial bastante profunda y una cresta deltoidea alta y delgada (Olsen ,1979; Gilbert *et al.*, 1996; De Pietri *et al.*, 2011; Gruwier, 2024).

Los tibiotarsos al igual que el resto de los elementos, fueron identificados por su gran tamaño y asignados como *Larus* por presentar crestas cnemiales bien desarrolladas, con la cresta fibular alta y corta, un cóndilo medial más largo y un puente supratendinoso bastante ancho (Olsen, 1979; Gilbert *et al.*, 1996; De Pietri *et al.*, 2011; Gruwier, 2024).

Familia Scolopacidae Vigors, 1825

Género *Calidris* Merrem, 1804

***Calidris* sp.**

Material referido: Coracoides (38725), siete húmeros (13812, 38221, 39707, 38725, 38694, 38611, 38728), dos ulnas (34716, 38728), dos carpometacarpos (38748, 38717), tarsometatarso (38626) (figura 37).

El coracoides tiene una longitud de 19.2 mm, se encuentra fragmentado de la parte del cuello, el procoracoides y el proceso lateral. En vista dorsal la cabeza está reducida, la tuberosidad braquial sobrepasa el margen medial del elemento y se proyecta hacia ventral, presenta una impresión del ligamento acrocoracohumeral marcada y poco profunda, la faceta glenoidea es amplia, casi superficial y semiovalada, se encuentra en posición laterodorsal; la faceta escapular es profunda y ligeramente circular, con el borde distal elevado, el proceso procoracoideo está bien desarrollado. El eje del cuerpo es inclinado y se ensancha hacia distal, En vista medial el canal trióseo es amplio y poco profundo, la faceta articular fúrcular está en el borde medial de la tuberosidad braquial. En la zona distal, tiene una fosa esternocoracoidal profunda, de apariencia triangular, la faceta esternal es corta, profunda, con el labio interno desarrollado, el ángulo medial y lateral tienen un borde agudo y se proyectan hacia dorsal, lo que le da al elemento una curvatura y apariencia cóncava. En vista ventral, la tuberosidad braquial sobresale del eje medio de la pieza y se proyecta hacia distal, presenta una faceta circular, el ángulo medial está fuertemente curvado hacia dorsal-distal.

Los húmeros tienen una longitud que va de 28.08 mm a 29.4 mm. En vista caudal la cabeza es redondeado, el canal capital es profundo y corto, con un borde distal agudo que se extiende hacia distal; la tuberosidad ventral es poco desarrollada, aguda y se proyecta más a caudal que hacia proximal; la fosa neumática es profunda y sin foramen; la tuberosidad dorsal se encuentra en el margen lateral, es larga, ovalada, poco profunda y ligeramente desarrollada; el margen caudal es elevado cercano a la fosa neumática. En la zona distal, la fosa del olécranon es profunda y se encuentra más hacia el margen medial, tiene un proceso flexor bien desarrollado que se eleva sobre el margen medial del elemento, se aprecia el proceso supracóndilar dorsal proyectándose hacia craneal. En vista craneal, en la parte proximal, la cabeza del húmero es ovoide, el surco del ligamento transversal es profundo, delgado y se extiende desde el margen medial hasta la base de la cabeza, se conecta con la impresión coracobraquial que es bien marcada, profunda con el margen de la superficie braquial grueso;

una cresta deltoidea elevada, corta y con un margen recto; la cresta bicipital tiene un borde redondeado, con una muesca poco marcada que se extiende al eje medio de la pieza. En la zona distal, la fosa braquial es muy profunda, con un margen ventral elevado que conecta con un tubérculo supracóndilar ventral semiéptico y plano; el cóndilo ventral es más largo que ancho, en contraste al cóndilo dorsal alargado, grueso en la base, se curva y adelgaza hacia proximal; el proceso supracóndilar dorsal es corto, triangular y se proyecta más hacia proximal.

Las ulnas tienen una longitud de 30.78 mm a 31.16 mm. En vista craneal, el olécranon es ligeramente más extendido a proximal que los cotilos, con borde redondeado, el cotilo ventral es cóncavo, profundo y más elevado que el cotilo dorsal que es poco profundo y ligeramente extendido hacia distal. Presenta un tubérculo alargado debajo del cotilo medial, la impresión braquial es poco desarrollada. El cuerpo del elemento se curva en dirección proximal y se vuelve recto hacia distal. En la parte distal, el tubérculo carpal es corto, ligeramente proyectado a craneal y agudo. En vista craneal, las papilas están poco desarrolladas y son perceptibles al tacto, el olécranon tiene un eje recto. En la parte distal, el cóndilo ventral es recto y está por debajo del margen proximal del cóndilo dorsal. El cóndilo dorsal tiene un margen dorsal recto, con una ligera curvatura en dirección proximal.

Los carpometacarpos tienen una longitud entre 18.99 mm a 19.8 mm, ambos fragmentados sin el metacarpo III. En vista ventral la tróclea carpal tiene un borde dorsal elevado, agudo y ligeramente inclinado hacia dorsal, la fosa infratroclear es profunda y redondeada, el proceso pisiforme es puntiagudo y se proyecta hacia medial. El proceso del metacarpo I es largo, delgado y va en dirección próximo-medial. En vista lateral, la fovea carpal lateral es poco profunda, el margen ventral de la tróclea carpal es delgada y se proyecta hacia lateral. En vista dorsal, el proceso del extensor es elevado y su borde proximal forma un ángulo con el borde dorsal de la tróclea carpal. En la zona distal, la faceta articular tiene un pequeño proceso trapezoide en el borde medial.

El tarsometatarso se encuentra incompleto, se tiene la parte distal fragmentada de la tróclea del metatarso II. En vista dorsal la tróclea del metatarso III está más distal que la del metatarso IV, ambas trócleas presentan una ligera depresión en su superficie articular. El foramen vascular distal es ovalado, poco profundo y se encuentra por debajo del margen dorsal de la tróclea del metatarsiano III, este margen adelgaza dirección proximal y es más elevado que el margen del metatarsiano IV. La tróclea del metatarso II está más elevada. En vista plantar, las puntas de las trócleas de los metatarsos III y IV son agudas, la tróclea del metatarsiano III lejos del borde distal del foramen, y posterior a la tróclea del metatarso IV que se extiende más proximalmente.



Figura 37. Elementos fósiles de *Calidris* sp. I) coracoides derecho en vista dorsal. II) húmero izquierdo en vista caudal. III) ulna izquierda en vista dorsal. IV) carpometacarpo derecho en vista ventral. V) tarsometatarso izquierdo en vista craneal.

Diagnosis: El coracoides fue asignado al concordar con las medidas reportadas por Gruwier (2024), además de que presenta una tuberosidad braquial saliente, un procoracoides ancho, con forma de espolón, una región distal cóncava, con una faceta esternal corta, ahuecada y que forma una muesca bien definida (Olsen, 1979; Gilbert *et al.*, 1996; Mayr, 2011; Mayr & Kitchener, 2023; De Pietri *et al.*, 2020; Gruwier, 2024).

Los húmeros fueron asignados como parte de la familia Scolopacidae por no presentar una segunda fosa neumática bien desarrollada y una cresta deltopectoral cóncava, características desarrolladas en los miembros de la familia Charadriidae. Fueron identidades como *Calidris* por presentar medidas similares a las reportadas por Gruwier (2024), además de que el surco capital es profundo con una pequeña cresta en su margen distal, un surco del ligamento transversal largo y poco profundo y un proceso supracondilar dorsal cuadrado, formando un ángulo recto con el cuerpo del húmero, en esta tesis se observó que la tuberosidad interna tiene una cresta de margen recto que se dirige hacia el surco capital (Olsen, 1979; Gilbert *et al.*, 1996; De Pietri *et al.*, 2013; Mayr, 2011; Mayr & Kitchener, 2023; De Pietri *et al.*, 2020; Gruwier, 2024).

Las ulnas fueron asignadas por su tamaño, ya que concuerdan con las medidas reportadas por Gruwier (2024), presenta un proceso del olécranon bajo, con los cotilos poco desarrollados y una sola fila de papilas bien desarrolladas (Olsen, 1979; Mayr & Kitchener, 2023; Gruwier, 2024).

Los carpometacarpos se identificaron como *Calidris* por presentar medidas similares a las reportadas por Gruwier (2024) y basados en las características morfológicas ya que presentan un espacio intermetacarpal estrecho, como los metacarpianos II y III paralelos, un proceso del metacarpiano I bien desarrollado con una curvatura en el ápice en dirección proximal, las facetas de los dedos II y III se extienden por igual más allá del extremo distal (Olsen, 1979; Gilbert *et al.*, 1996; Mayr & Kitchener, 2023; De Pietri *et al.*, 2020; Gruwier, 2024).

El tarsometatarso fue asignado por presentar medidas similares a las reportadas por Gruwier (2024), muestra una tróclea del metatarsiano III más ancha y que se proyecta más a distal, tiene un espacio intertrocantereo bien desarrollado y la tróclea del metatarsiano II es elevada y se proyecta hacia plantar (Olsen, 1979; Gilbert *et al.*, 1996; Mayr, 2011; De Pietri *et al.*, 2013; Mayr & Kitchener, 2023; De Pietri *et al.*, 2020; Gruwier, 2024).

Género *Numenius* Brisson, 1760

***Numenius* sp.**

Material referido: Coracoides (35988), húmero (57325), tibiotarso (38212) (Figura 38).

Descripción: El coracoides tiene una longitud de 35.5 mm, con el proceso lateral fragmentado. En vista dorsal la cabeza está reducida y comprimida lateralmente, presenta una impresión del ligamento acrocoracohumeral bien marcada y profunda; la faceta glenoidea se encuentra en posición laterodorsal, casi superficial, bastante amplia y semicircular; la faceta escapular es profunda y ligeramente triangular, con el borde distal elevado; el proceso procoracoideo está bien desarrollado, con una curvatura que dirige el ápice hacia proximal; el cuello del elemento es grueso y presenta un foramen debajo de la faceta escapular; el eje del cuerpo es inclinado y se ensancha hacia distal. En vista medial el canal trióseo es cóncavo, amplio y profundo, presenta un foramen neumático; la faceta articular fúrcular está en el borde ventral de la tuberosidad braquial. En la zona distal, tiene una fosa esternocoracoidal profunda, de apariencia triangular; la faceta esternal es corta, profunda, con el labio interno desarrollado; el ángulo medial y lateral tienen un borde agudo y se proyectan hacia dorsal, lo que le da al elemento una curvatura y apariencia cóncava. En vista ventral, la tuberosidad braquial sobresale del eje medio de la pieza y se proyecta hacia distal; presenta una fosa circular profunda; el ángulo medial está fuertemente curvado en dirección dorso distal.

El húmero mide 66.88 mm de longitud, el elemento no presenta la parte proximal. En vista caudal de la zona distal, la fosa del olécranon es profunda y se encuentra más hacia el margen medial, tiene un proceso flexor bien desarrollado que se eleva sobre el margen medial del elemento, se aprecia el proceso supracondilar dorsal proyectándose hacia craneal. En vista craneal, la cresta pectoral es larga y elevada, en la base de la cresta bicipital tiene una muesca poco marcada que se extiende más allá del eje medio de la pieza, conectando con la impresión

coracobraquial bien marcada, profunda y el margen de la superficie braquial es grueso. De la zona distal, la fosa braquial es muy profunda e inclinada, con un margen ventral elevado que conecta con el tubérculo supracondilar ventral que es semicircular y plano, el cóndilo ventral es más ancho que largo, redondeado y el cóndilo dorsal es alargado, grueso en la base, se curva y adelgaza hacia proximal, el proceso supracondilar dorsal es corto, siendo más una protuberancia redondeada con el borde lateral recto y si proyecta más hacia lateral.

El tibiotarso solamente presenta la parte distal y el puente supratendinoso está fragmentado. En vista caudal, en la parte distal, el surco intercotilar posterior es ancho, con ambos bordes a la misma altura; el borde del distal del cóndilo medial está ligeramente más a distal que el cóndilo lateral. En vista craneal el cóndilo medial se extiende más a medial que distal, es ovalado y comprimido lateralmente, con su borde proximal a la misma altura del borde proximal del cóndilo lateral; el cóndilo lateral es ovalado, más ancho y recto; el canal tendinoso es profundo y está bien marcado, con una ligera inclinación hacia medial; la fosa intercondilar es más ancha que larga.



Figura 38. Elementos fósiles de *Numenius* sp. A) coracoides derecho en vista dorsal. B) húmero izquierdo en vista craneal. C) tibiotarso derecho en vista craneal.

Diagnosis: El coracoides muestra características anatómicas típicas de la familia Scolopacidae, presenta una tuberosidad braquial saliente, un procoracoides ancho, con forma de espolón, una región distal cóncava, con una faceta esternal corta, ahuecada y que forma una muesca bien definida, fue asignado como *Numenius* al concordar con las medidas

reportadas por Gruwier (2024) (Olsen, 1979; Gilbert *et al.*, 1996; Mayr, 2011; Mayr & Kitchener, 2023; De Pietri *et al.*, 2020; Gruwier, 2024).

Los húmeros fueron asignados como parte de la familia Scolopacidae por que el surco capital es profundo con una pequeña cresta en su margen distal, un surco del ligamento transverso largo y poco profundo y un proceso supracondilar dorsal cuadrado, formando un ángulo recto con el cuerpo del húmero, se separaron de la familia Charadriidae por no presentar una segunda fosa neumática bien desarrollada y una cresta deltopectoral cóncava. Fueron identidades como *Numenius* por presentar medidas similares a las reportadas por Gruwier (2024), y en esta tesis se observó que la fosa braquial es bastante más profunda en comparación a *Calidris* y *Tringa*, su proceso supracondilar dorsal parece más una protuberancia, es ligeramente más corto y se proyecta más a dorsal que a lateral (Olsen, 1979; Gilbert *et al.*, 1996; De Pietri *et al.*, 2013; Mayr, 2011; Mayr & Kitchener, 2023; De Pietri *et al.*, 2020; Gruwier, 2024).

El tibiotarso fue identificado por presentar un cuerpo ligeramente curvado, un canal tendinoso profundo y está bien marcado, con una ligera inclinación hacia medial; la fosa intercondilar es más ancha que larga, se aprecia un doble puente supratendinoso (Olsen, 1976; De Pietri *et al.*, 2020; Gruwier, 2024). Fue asignado como *Numenius* por presentar medidas similares a las reportadas por Gruwier (2024).

Género *Tringa* Bonaparte, 1827

***Tringa* sp.**

Material referido: Cinco húmeros (17412, 35913, 32228, 38709, 38778), tres ulnas (17412, 38753, 38784) (Figura 39).

Descripción: Los húmeros tienen una longitud de 34.5 mm a 36.52 mm. En vista caudal la cabeza es redondeado y comprimida craneocaudalmente; el canal capital es poco profundo pero amplio, con un borde distal agudo que se extiende hacia distal; la tuberosidad ventral es poco desarrollada y se proyecta más a caudal que a proximal; la fosa neumática es profunda y sin foramen; la tuberosidad dorsal está en el margen lateral, es larga, ovalada y ligeramente profunda; el margen caudal es elevado cercano a la fosa neumática. En la zona distal, la fosa del olécranon es profunda y se encuentra más hacia el margen medial; tiene un proceso flexor bien desarrollado que se eleva sobre el margen medial del elemento, se aprecia el proceso supracondilar dorsal proyectándose hacia craneal. En vista craneal, en la parte proximal, la cabeza del húmero es ovoide; el surco del ligamento transverso es profundo, se extiende desde el margen medial hasta la base de la cabeza y se conecta con la impresión coracobraquial que es bien marcada y profunda; el margen de la superficie braquial es grueso; una cresta deltoidea elevada y corta; la cresta bicipital tiene un borde redondeado, con una muesca que se extiende al eje medio de la pieza. En la zona distal, la fosa braquial es muy

profunda, con un margen ventral elevado que conecta con el tubérculo supracondilar ventral que es semielíptico y plano; el cóndilo ventral es más largo que ancho en contraste al cóndilo dorsal alargado, grueso en la base, adelgazándose y curvándose hacia proximal; el proceso supracondilar dorsal es largo, triangular y si proyecta más hacia proximal.

Las ulnas miden 35.08 mm a 36.23 mm de longitud. En vista craneal, el olécranon se extiende más a proximal que los cotilos con borde redondeado; el cotilo ventral es cóncavo, profundo y más elevado que el cotilo dorsal que es poco profundo y ligeramente plano; presenta un tubérculo redondeado debajo del cotilo medial; la impresión braquiales corta y poco profunda; el cuerpo del elemento se curva en dirección proximal y se vuelve recto hacia distal. En la parte distal, el tubérculo carpal es corto, ligeramente proyectado hacia craneal y es redondeado. En vista craneal, las papilas están desarrolladas y son perceptibles al tacto; el olécranon tiene una ligera curvatura hacia medial. En la parte distal, el cóndilo ventral es recto y está por debajo del margen proximal del cóndilo dorsal; el cóndilo dorsal tiene un margen dorsal recto, con una ligera curvatura en dirección proximal.



Figura 39. Restos fósiles de *Tringa* sp. I) húmero derecho en vista caudal. II) ulna izquierda en vista dorsal.

Diagnosis: Los húmeros fueron asignados como parte de la familia Scolopacidae por el surco capital es profundo con una pequeña cresta en su margen distal, un surco del ligamento transversal largo y poco profundo y un proceso supracondilar dorsal cuadrado, formando un ángulo recto con el cuerpo del húmero, fue diferenciado de la familia Charadriidae por no

presentar una segunda fosa neumática bien desarrollada y una cresta deltopectoral cóncava. Fueron identidades como *Tringa* por presentar medidas similares a las reportadas por Gruwier (2024), y en esta tesis se observó que la tuberosidad interna extiende una cresta hacia el canal capital, con un margen distal agudo, además de que el proceso supracondilar dorsal se proyecta ligeramente más a dorsal que a lateral (Olsen, 1979; Gilbert *et al.*, 1996; De Pietri *et al.*, 2013; Mayr, 2011; Mayr & Kitchener, 2023; De Pietri *et al.*, 2020; Gruwier, 2024).

Las ulnas presenta características de la familia Scolopacidae, un proceso del olécranon bajo, con los cotilos poco desarrollados y una sola fila de papilas bien desarrolladas (Olsen, 1979; Mayr & Kitchener, 2023; Gruwier, 2024), fueron asignadas como *Tringa* por su tamaño, ya que concuerdan con las medidas reportadas por Gruwier (2024).

Orden Phoenicopteriformes Howard, 1955

Familia Phoenicopteridae Bonaparte, 1838

Género *Phoenicopterus* Linnaeus, 1758

***Phoenicopterus* sp.**

Material referido: Dos coracoides (63264, 57325), cuatro ulnas (38688, 10542, 51507, 63271), cuatro húmeros (47372, 38723, 63268, 38737), cuatro tibiotarsos (57398, 36975, 57334, 57325) (Figura 40).

Descripción: El coracoides 63264 se encuentra completo y tiene una longitud de 58.71 mm. En vista dorsal, la cabeza está comprimida lateralmente, con el margen proximal más ancho; la faceta fúrcular está reducida; la inserción bicipital es profunda y en forma de medialuna; la faceta glenoidea es ovoide y amplia; la faceta escapular es profunda y semicircular; el proceso procoracoideo está desarrollado, se proyecta más a proximal que a medial y su borde proximal es ligeramente cóncavo; el canal trióseo es plano y extenso; presenta un foramen ovalado debajo de la faceta escapular. En la parte distal, la faceta articular esternal es amplia y poco profunda, con el labio interno marcado y que se curva hacia proximal; el ángulo medial tiene un borde terminal agudo y se proyecta hacia distal; la impresión esternocoracoidea es ligeramente profunda y se encuentra en dirección lateral. En vista lateral, la faceta glenoidea es ovalada y poco profunda. En vista ventral, la tuberosidad braquial tiene un borde agudo que se proyecta a distal.

Los húmeros están fragmentados en dos secciones, la parte proximal sin la cresta deltoidea y la sección distal. En vista caudal, la cabeza está comprimida próximo distalmente; el canal capital es amplio y ensancha hacia distal; el tubérculo ventral es elevado, redondeado y se proyecta a caudal; el tubérculo dorsal es bajo, llegando a parecer una faceta y con un margen proximal redondeado que se conecta directamente con la cabeza; presenta un foramen

neumático semiovalado y poco profundo, con una fosa neumática superficial; la cresta bicipital tiene un margen ventral recto, ligeramente elevado y delgado; el margen caudal es ancho. En vista craneal, el surco del ligamento transversal es ovalado a subrectangular y muy profundo; la impresión coracobraquial es ovalada y poco profunda, con un borde distal poco desarrollado. En la región distal, la fosa braquial es ampliamente profunda, con el borde ventral grueso y elevado; el cóndilo dorsal es más grande que el cóndilo ventral y se curva ligeramente hacia el eje medio del elemento en dirección proximal; el epicóndilo dorsal es amplio y ligeramente puntiagudo; el epicóndilo ventral se extiende en dirección medial-distal, con una faceta que se conecta con el borde de la fosa braquial.

Las ulnas se encuentran fragmentadas en dos secciones, proximal y distal. En vista craneal, el olécranon es más extendido a proximal que los cotilos y se proyecta hacia ventral, con borde redondeado; el cotilo ventral es cóncavo, profundo, con el margen distal ligeramente proyectado hacia craneal, su margen ventral es redondeado, más elevado que el cotilo dorsal que es poco profundo y ligeramente extendido hacia distal; presenta un tubérculo alargado debajo del cotilo medial; la impresión braquial es poco desarrollada; presenta una cresta delgada y corta debajo del cotilo dorsal; el cuerpo del elemento se curva en dirección proximal y se vuelve recto hacia distal. En la parte distal, el tubérculo carpal es corto, ligeramente proyectado a craneal y agudo. En vista craneal, las papilas están poco desarrolladas y son perceptibles al tacto; el olécranon tiene un eje inclinado, presenta un surco poco profundo debajo del cotilo dorsal. En la parte distal, el cóndilo ventral es recto y está por debajo del margen proximal del cóndilo dorsal; el cóndilo dorsal tiene un margen dorsal recto, con una ligera curvatura en dirección proximal. En vista ventral, el margen del cotilo ventral es cóncavo.

Los tibiotarsos se encuentran fragmentados y solamente se presenta la parte distal. En vista caudal el surco intercondilar posterior es ancho, con ambos bordes delgados, elevados y, a la misma altura, el margen proximal es recto y el distal ligeramente cóncavo; los bordes distales de los cóndilos son rectos, planos, ligeramente inclinados y están a la misma altura; el epicóndilo lateral está a la altura del margen dorsal del surco intercondilar, mientras que el epicóndilo medial está por debajo del margen. En vista lateral la depresión epicondilar se extiende hacia la parte proximal del elemento. En vista craneal el cóndilo lateral es ligeramente más grande que el cóndilo medial, se extiende más proximal y es semiovalado; el cóndilo medial es semiovalado, más ancho en su borde lateral y recto en su borde medial, su margen proximal se adelgaza e inclina ligeramente hacia medial; el canal extensor es profundo y está bien marcado, la porción distal tiene una forma subtriangular que se extiende ligeramente en dirección distal medial; el puente supratendinoso es más ancho que largo, con su borde proximal cóncavo y el distal convexo; presenta un proceso puntiagudo bien desarrollado y la misma altura del canal del canal extensor, su borde distal es amplia y se extiende hacia craneal, su borde proximal se adelgaza en forma de punta; presenta un foramen profundo y ovalado cerca del borde lateral; la fosa intercondilar es más ancha que larga, con

un margen distal cóncavo, sus bordes laterales se expanden hacia la parte proximal de los cóndilos.

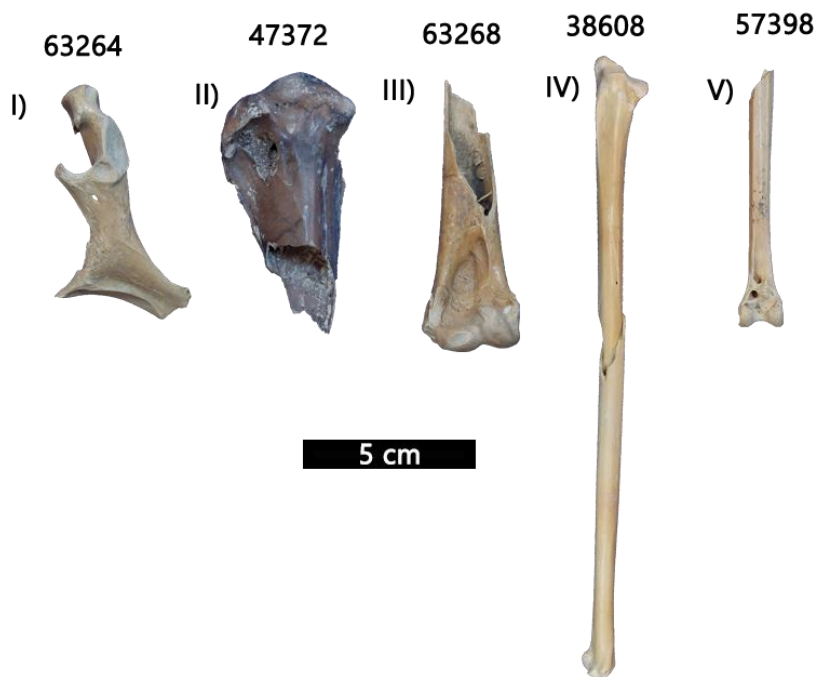


Figura 40. Restos fósiles de *Phoenicopteridae* sp. I) coracoides derecho en vista dorsal. II) parte proximal de húmero derecho en vista caudal. III) parte distal del húmero izquierdo en vista craneal. IV) ulna izquierda en vista dorsal. V) tibiotarso izquierdo en vista craneal.

Diagnosis Los coracoides se asignaron como *Phoenicopteridae* debido al tamaño y a que presenta las características morfológicas típicas de la familia Phoenicopteridae, es un elemento fuertemente neummatizado, presenta un procoracoides bien desarrollado y extendido en dirección proximal, un cuello fuerte y corto, con una faceta esternal larga, ancha y moderadamente profunda (Olsen, 1979; Gilbert *et al.*, 1996).

Los húmeros se asignaron debido a que el canal capital es amplio profundo y ensancha hacia distal, presenta un foramen neumático semiovalado y poco profundo, con una fosa neumática superficial, el surco del ligamento transversal es ovalado a subrectangular y muy profundo; la impresión coracobraquial es ovalada y poco profunda, con un borde distal poco desarrollado, la fosa braquial es ampliamente profunda y ovalada (Olsen, 1979; Gilbert *et al.*, 1996).

Las ulnas fueron identificadas principalmente por el tamaño y porque presentan un olécranon moderadamente desarrollado, con cotilos muy proyectados y de márgenes delgados, con un cóndilo dividido por un surco y una fila única de papilas poco desarrolladas (Olsen, 1976; Gilbert *et al.*, 1996).

Los tibiotarsos se asignaron por el canal extensor profundo y bien marcado, la porción distal tiene una forma subtriangular que se extiende ligeramente en dirección distal medial; el

puente supratendinoso es más ancho que largo, presente solamente en el costado del eje por encima del cóndilo interno, con su borde proximal cóncavo y el distal convexo; presenta un proceso puntiagudo bien desarrollado y la misma altura del canal del canal extensor, su borde distal es amplia y se extiende hacia craneal, su borde proximal se adelgaza en forma de punta; presenta un foramen profundo y ovalado cerca del borde lateral; la fosa intercondilar es más ancha que larga, con un margen distal cóncavo, sus bordes laterales se expanden hacia la parte proximal de los cóndilos (Olsen, 1976; Gilbert *et al.*, 1996).

Orden Ciconiiformes Bonaparte, 1854

Familia Ciconiidae Gray, 1840

Género *Mycteria* Linnaeus, 1758

***Mycteria* sp.**

Material referido: Un tibiotarso (9595), dos tarsometatarsos (9435) (Figura 41).

Descripción: El tibiotarso está fragmentado, no presenta la parte proximal. En vista caudal el surco intercondilar posterior es ancho, con ambos bordes delgados, elevados y a la misma altura, con el cóndilo medial ligeramente más a distal que el cóndilo lateral. En vista craneal el cóndilo lateral es ligeramente más grande que el cóndilo medial, se extiende más proximal y es semiovalado; el cóndilo medial es semiovalado, más ancho en su borde lateral y recto en su borde medial, su margen proximal se adelgaza e inclina ligeramente hacia medial; el canal extensor se encuentra al centro, es profundo y está bien definido; el puente supratendinoso es más ancho que largo, con su borde proximal agudo y el distal redondeado; presenta una protuberancia en forma de papila ubicada al centro del elemento; la fosa intercondilar es ligeramente circular, con un margen distal cóncavo, sus bordes laterales se expanden hacia la parte proximal de los cóndilos.

Los tibiotarso se encuentran fragmentados, se presenta la porción proximal y la distal. En vista dorsal, el cotilo medial es más delgado y se encuentra ligeramente más extendido hacia medial, se eleva hacia proximal sobrepasando al cotilo lateral y por debajo de la protuberancia intercotilar que es elevada, ancha en la base y adelgaza hacia el ápice, con su margen proximal redondeado; la fosa infracotilar dorsal es profunda y presenta dos forámenes pequeños, el cercano al borde lateral es redondeado y el cercano al borde medial ovalado. En la sección distal, el foramen distal está bien marcado, es ovalado y sumamente profundo; la tróclea del metatarso II se encuentra ligeramente más elevada que las otras, proyectada más hacia medial y no hacia plantar, con un espacio intertrocantereo amplio con la tróclea del metatarso III; la tróclea del metatarsiano III es ancha, con un surco poco profundo pero bien definido, se encuentra ligeramente más a distal que las otras trócleas, con un pequeño espacio intertrocantereo estrecho con la tróclea del metatarso IV; la tróclea del metatarso IV es más delgada que las otras y presenta una apariencia ovalada, con un surco

poco profundo y definido. En vista plantar la parte proximal presenta dos crestas hipotarsales separadas por un canal central largo. En la sección distal, el elemento tiene una forma general triangular; el foramen distal tiene apariencia circular.

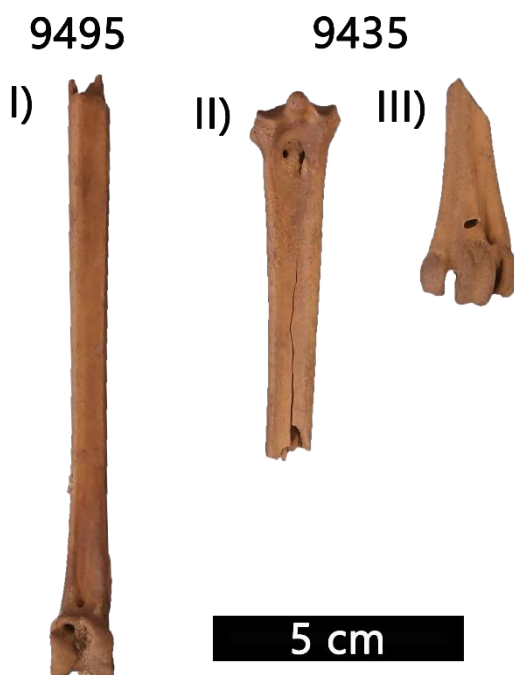


Figura 41. Elementos pertenecientes a *Mycteria* sp. I) fragmento distal de tibiotarso izquierdo en vista craneal. II) fragmento proximal de tarsometatarso derecho en vista dorsal. III) fragmento distal de tarsometatarso izquierdo en vista dorsal.

Diagnosis: El tibiotarso fue identificado por su gran tamaño, se diferenció de aves con características similares y asignado como *Mycteria* por presentar una fosa intercondilar circular profunda bordeada dorsalmente por una gran papila ubicada en el centro (Olsen, 1976; Gilbert *et al.*, 1996).

Los tarsometatarsos fueron asignados por presentar dos crestas hipotarsales separadas por un canal, por tener un foramen distal bien definido, ovalado y sumamente profundo, además de que las trócleas se encuentran casi al mismo nivel y la tróclea del metatarso II se dirige más a medial y no hacia plantar, presentando un espacio intertrocantereo amplio con la tróclea del metatarso III (Olsen, 1976; Gilbert *et al.*, 1996; Massonne *et al.*, 2022).

Orden Pelecaniformes Sharpe, 1891

Familia Pelecanidae Rafinesque, 1815

Género *Pelecanus* Linnaeus, 1758

***Pelecanus* sp.**

Material referido: Coracoides (68000) (Figura 42).

Descripción: El elemento tiene una longitud de 95.67 mm, se encuentra fragmentado en la cabeza, el proceso coracoideo y en la parte distal del margen lateral. En vista dorsal la faceta glenoidea es bastante amplia y poco profunda, se encuentra en posición latero dorsal, la faceta escapular es profunda y ligeramente rectangular, con el borde distal elevado. el proceso procoracoideo está bien desarrollado y se proyecta a ventral, el canal trióseo es plano y amplio. Presenta un foramen ovalado en dirección próximo distal, se encuentra debajo de la faceta escapular, más al margen medial. El eje del cuerpo es inclinado y se ensancha hacia distal, tiene un cuello ancho, la faceta esternal es amplia, profunda, con el labio interno curvado en dirección distal y sobrepasa el labio externo. La fosa esternocoracoidal es profunda. En vista ventral, la faceta glenoidea tiene un borde ancho y elevado, presenta un foramen ovalado debajo del proceso procoracoideo. En vista lateral, la faceta glenoidea es cóncava con el borde ancho y elevado hacia proximal.



Figura 42. Coracoides derecho de *Pelecanus* sp. A) vista dorsal. B) vista ventral.

Diagnosis: El elemento se identificó como *Pelecanus* principalmente por el tamaño, la posición y extensión de la faceta glenoidea, la profundidad de la faceta escapular, el proceso esternocoracoidal en forma de espolón, un procoracoides en forma de gancho, la presencia de forámenes neumáticos en la cabeza y cuello, una fosa esternocoracoidal profunda, la faceta esternal amplia, profunda, con el labio interno curvado en dirección distal que sobrepasa el labio externo (Olsen, 1979, Gilbert *et al.*, 1999).

Familia Ardeidae Vigors, 1825

Género *Ardea* Linnaeus, 1758

***Ardea* sp.**

Material referido: Coracoides (17601) (Figura 43).

Descripción: El elemento tiene una longitud de 74.9 mm, se encuentra fragmentado de la zona distal en el margen lateral. En vista dorsal, la cabeza está comprimida próximo distalmente, la faceta fúrcular es reducida, pareciendo más una protuberancia, se encuentra en el borde la tuberosidad braquial, la faceta glenoidea es ligeramente ovalada, amplia y poco profunda, se encuentra en posición latero dorsal, la faceta escapular es profunda y ligeramente triangular, con el borde distal elevado. el proceso procoracoideo está bien desarrollado y se proyecta a ventral, con el ápice agudo, la impresión acrocoracohumeral es ligeramente profunda y curveada, el canal trióseo es plano y amplio. El eje del cuerpo es inclinado y se ensancha hacia distal, tiene un cuello estrecho, la faceta esternal es amplia, profunda, con el labio interno bien desarrollada que se eleva en la parte del eje medio del elemento, sin llegar hasta el margen lateral, presenta un pequeño proceso o expansión dirigido medialmente craneal al ángulo medial. En vista ventral, la tuberosidad braquial tiene un borde irregular, el proceso procoracoideo se extiende hacia proximal, la faceta esternocoracoidea es poco profunda, con el labio interno elevado en dirección próximo medial. En vista lateral, la faceta glenoidea es ovoide con el borde ancho en proximal, con la faceta escapular profunda y el proceso procoracoideo agudo.



Figura 43. Coracoides derecho de *Ardea* sp. A) Vista dorsal. B) vista ventral.

Diagnosis: El elemento difiere de los Suliformes en el proceso procoracoideo, ya que en estos es más una protuberancia ligeramente redondeada, presentan una faceta escapular poco desarrollada; fue asignado como *Ardea* debido a que presenta un cuello bastante largo y delgado con una ligera inclinación, la faceta glenoidea es ligeramente ovalada, amplia y poco profunda, se encuentra en posición latero dorsal, la faceta escapular es profunda y ligeramente triangular; la posición de la faceta esternal recorre todo el margen distal del elemento, característica del género pues en los otros miembros de la familia esta faceta presenta variación en la posición y extensión (Payne & Risley, 1976; Cohen & Serjeantson, 1996; Gilbert *et al.*, 1996; Boles, 2010; Zelenkov, 2011).

Orden Suliformes Reichenbach, 1849

Familia Phalacrocoracidae Reichenbach, 1850

Género *Phalacrocorax* Brisson, 1760

***Phalacrocorax* sp.**

Material referido: Coracoides (68000), carpometacarpo (15296), tibiotarso (39721) (Figura 44).

Descripción: El coracoides tiene una longitud de 67.32mm. El elemento está fragmentado del proceso esternocoracoideo. En vista dorsal, la cabeza es delgada y alargada en dirección próximo distal, presenta una impresión del ligamento acrocoracohumeral bien marcada, es delgada y se curva en dirección medial, la faceta glenoidea es poco profunda, alargada en dirección próximo distal y elevada en su borde proximal, se conecta con una faceta escapular superficial. El procoracoides es corto, grueso y con borde redondeado. El canal trióseo es plano y extendido hacia ventral. El cuerpo del elemento es delgado y largo, formando un ángulo con el eje medio del elemento, presenta un cuello corto, la faceta esternal está bien marcada, con un labio interno muy desarrollado. En vista ventral, la tuberosidad braquial es más larga que ancha, con un borde delgado, la faceta fúrcular es ligeramente ovalada y superficial, la faceta esternocoracoidea es ligeramente marcada y con un labio interno más desarrollado que el externo.

El carpometacarpo presenta la parte proximal. En vista ventral, la tróclea carpal es ligeramente plana, tiene un borde dorsal elevado, delgado y redondeado respecto al borde ventral; la fosa infratróclear es profunda y circular; el proceso pisiforme está bien desarrollado, con una fosa ligamental interna profunda y alargada; el proceso del metacarpo I es ligeramente cuadrado, con el borde medial achatado, con el proceso extensor puntiagudo que se eleva a proximal, el proceso alularis plano y su borde dorsal se extiende hacia medial, la fovea carpal craneal es visible, aunque poco profunda. En vista lateral, la fovea carpal lateral es profunda, más larga que ancha, el margen dorsal de la tróclea carpal es cóncavo.

En vista dorsal, el proceso del extensor es elevado y su borde proximal forma un ángulo con el borde dorsal de la tróclea carpal, el proceso alularis es triangular.

El tibiotarso tiene una longitud de 67.6 mm. El elemento se encuentra fragmentado en 2 partes, una proximal y otra distal. En vista caudal en la parte proximal el proceso cnemial se extiende más allá de los cotilos articulares, es ancho, el cotilo mesial es ovalado en dirección próximo distal, con el borde mesial redondeado, el cotilo lateral redondeado con una protuberancia al centro, la cresta fibular es ancha y aplanada. En la parte distal, el elemento se curva en dirección medial, el surco intercotilar posterior es ancho y dirigido hacia mesial, su borde mesial y lateral son de la misma. En vista craneal, el surco intercnemial es profundo que se extiende a lo largo del elemento, la cresta cnemial lateral es más baja que la cresta cnemial craneal y tiene un borde ancho, el borde medial del cotilo medial está más elevado que el borde del cotilo lateral. En la parte distal presenta una forma plana, el cóndilo medial es delgado, ligeramente comprimido lateralmente, se extiende en dirección medial y se eleva ligeramente hacia craneal; el cóndilo lateral es ovalado, ancho y su borde proximal sobrepasa el borde proximal del cóndilo medial, se conecta con la inserción fibular que es ancha en la base y adelgaza en dirección proximal; presenta una tuberosidad del retináculo fibular bien desarrollada; la fosa intercóndilar es poco profunda y se extiende más hacia el cóndilo medial, el puente supratendinoso está presente, es oblicuo, delgado con su borde proximal es cóncavo y el distal es convexo, el canal tendinoso es profundo.

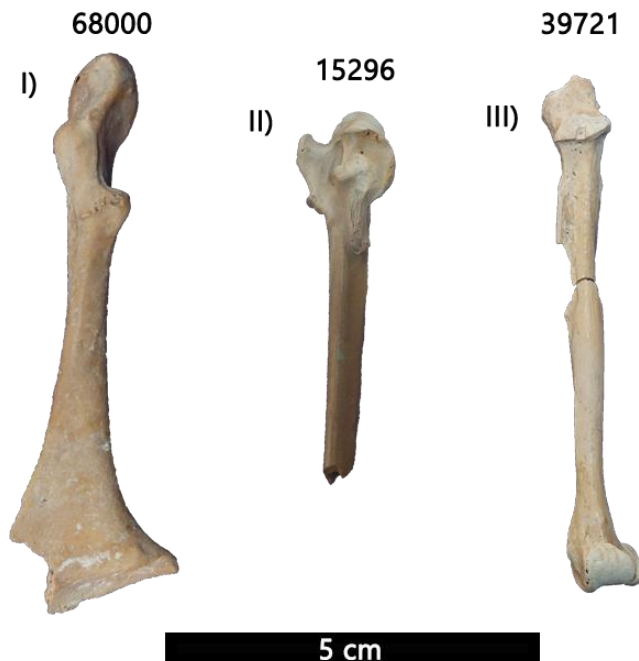


Figura 44. Restos fósiles de *Phalacrocorax* sp. I) coracoides izquierdo en vista dorsal. II) fragmento proximal de carpometacarpo derecho en vista ventral. III) tibiotarso izquierdo en vista craneal.

Diagnosis: El coracoides fue separado de otras aves de características similares como la familia Ardeidae por presentar un proceso procoracoideo con forma más de una protuberancia ligeramente redondeada y una faceta escapular poco desarrollada, fue asignado como *Phalacrocorax* por presentar una cabeza larga, con un proceso procoracoideo corto y un cuello largo y delgado, además de una faceta esternal profunda. Se distingue de *Anhinga* porque en este el procoracoides está ausente o poco desarrollado (Olsen, 1976; Cohen & Serjeantson, 1996; Gilbert *et al.*, 1996; Boles, 2010).

El carpometacarpo se identificó por presentar un espacio intermetacarpiano estrecho que converge proximalmente, un proceso del metacarpiano I curvado hacia atrás en dirección medial, un proceso piciforme situado en el centro del lado ventral de la tróclea del carpo, una fovea carpal profundamente incisa, característica ausente en *Anhinga*, además de que en este último, el proceso piciforme está más a distal de la tróclea del carpo (Olsen, 1976; Cohen & Serjeantson, 1996; Gilbert *et al.*, 1996; Boles, 2010).

El tibiotarso fue asignado por las crestas cnemiales y fibular, aunque fragmentadas se aprecian bien desarrolladas, definidas y anchas, presenta un surco tendinoso corto y poco profundo, un puente supratendinoso bien definido y oblicuo, una tuberosidad del retináculo fibular ligeramente ancha y bien desarrollada, Se diferencia de *Anhinga* ya que en este la tuberosidad del retináculo fibular es corta y poco desarrollada, el puente supratendinoso tiende a ser horizontal y presenta un surco tendinoso reducido (Olsen, 1976; Cohen & Serjeantson, 1996; Gilbert *et al.*, 1996; Göhlich & Mourer-Chauviré, 2010).

Orden Accipitriformes Viellot, 1816

Familia Accipitridae Viellot, 1816

Accipitridae indeterminado

Material referido: Un coracoides (7861) (Figura 45).

Descripción: El coracoides está fragmentado en las secciones distales y proximales. En vista dorsal, la cabeza es ancha, con una tuberosidad braquial sobresaliente, la impresión del ligamento acrocoracohumeral es ancha y ligeramente profunda; presenta una faceta glenoidea ancha, poco profunda y de apariencia ovoide; la faceta escapular es profunda y semicircular; el proceso procoracoideo está bien desarrollada, ancho en la base y con un procoracoides agudo que se proyecta ligeramente hacia proximal; tiene un cuello recto y estrecho. En la parte distal, tiene una pequeña cresta que surge de la zona media del elemento, dirigida hacia distal y que termina en el ángulo lateral; la impresión esternocoracoidea es superficial y de apariencia triangular; la faceta esternal es profunda, visible solamente en la región media del coracoides, ya que termina antes del ángulo lateral y su labio interno bien desarrollado se extiende hacia distal cerca del ángulo medial, cubriendo esa sección de la

faceta, dándole una apariencia sumamente cóncava. En vista medial el canal trióseo es ancho, ligeramente plano y presenta un foramen neumático.

7861



3 cm

Figura 45. Coracoides derecho en vista medial identificado como miembro de la familia Accipitridae.

Diagnosis: El coracoides fue asignado a la familia Accipitridae por presentar un foramen neumático en el canal trióseo, una tuberosidad braquial sobresaliente y porque el labio interno cubre la región medial de la faceta esternal, dándole una apariencia fuertemente cóncava, esta última característica diferencia el elemento de otras familias de aves rapaces (Cohen & Serjeantson, 1996; Gilbert *et al.*, 1996; Field *et al.*, 2013).

Género *Buteo* Lacepede, 1799

Buteo sp.

Material referido: Falange ungueal derecha del segundo dígito (15440) (Figura 46).

Descripción: El elemento presenta la parte proximal, está fragmentada hacia la porción distal, muestra una grieta en la zona medial que va hacia la parte proximal y la región del puente dorsoventral no cuenta con el tejido cortical, se tomó el alto (16.01 mm) y ancho (9 mm) del elemento en la parte proximal. En vista proximal las facetas articulares son asimétricas, el cotilo lateral se ensancha en dirección plantar-lateral y en dirección dorsal llega hasta la base del tubérculo extensor, mientras que el cotilo medial adelgaza en dirección dorsal y se extiende hasta llegar a la mitad del tubérculo extensor. El tubérculo extensor está direccionado hacia lateral, la prominencia media está ubicada medialmente, el tubérculo

flexor está orientado lateralmente. Los forámenes accesorios se encuentran ubicados a la misma altura. En vista plantar los forámenes ventrales están ubicados al mismo nivel. En vistas lateral y medial, el tubérculo flexor se proyecta en dirección distal-plantar.

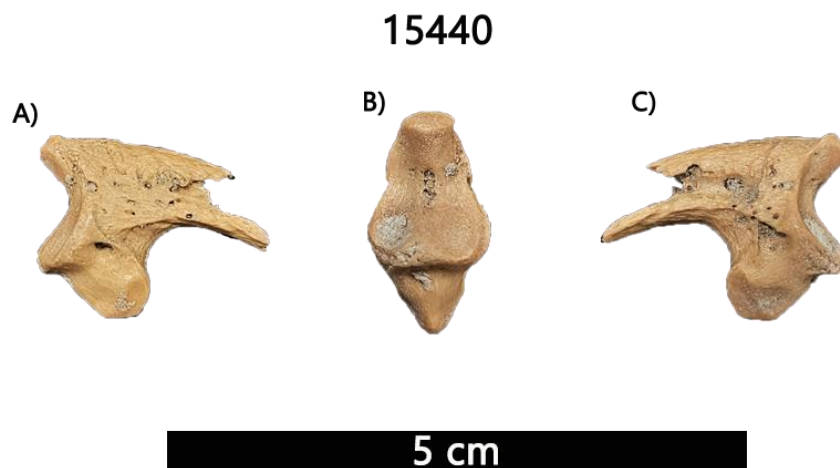


Figura 46. – Falange ungueal derecha del segundo dígito, *Buteo* sp. A) vista lateral, B) vista proximal, C) vista medial.

Diagnosis: Se asigna al género *Buteo* debido a que el cotilo medial es más largo que ancho, contrastando con los géneros de la familia Strigidae donde son más anchos que largos. En *Buteo* el tubérculo flexor es relativamente simétrico a diferencia de los géneros de las familias Falconidae y Tytonidae, el tubérculo flexor es más grande del lado medial que el lateral. En el género *Buteo* en vista lateral el tubérculo flexor se proyecta más allá del borde del tubérculo extensor, en los géneros *Geranoaetus*, *Haliaeetus*, *Aquila* y *Buteogallus* los bordes de ambos tubérculos se encuentran relativamente a la misma altura, en el género *Harpia* el margen del tubérculo extensor es sobrepasa el borde del tubérculo flexor (Mosto & Tambussi, 2013; Steadman & MacFaden, 2016; Steadman *et al.*, 2019).

Familia Cathartidae Lafresnaye, 1839

Género *Cathartes* Illiger, 1811

Cathartes sp.

Material referido: Un húmero (39225), un tarsometatarso (67996) (Figura 47).

Descripción: El húmero solamente presenta la parte distal, en vista craneal la impresión del braquial anterior es profunda, con una inclinación hacia lateral, con un borde lateral grueso y elevado; tiene un tubérculo supracondilar bien marcado, delgado que se conecta con el epicóndilo ventral que es circular, poco profundo y se proyecta hacia caudal; el cóndilo ventral es comprimido próximo distalmente; el cóndilo dorsal es grueso, ligeramente ovalado

y se inclina hacia el eje medio de la pieza, con un borde proximal que sobrepasa al cóndilo dorsal; el epicóndilo dorsal tiene una forma general cuadrada.

El tarsometatarso se encuentra fragmentado en la parte proximal, no tiene la tróclea para el metatarso II. En vista dorsal, la fosa infracotilar dorsal es profunda, presenta dos forámenes ovalados y delgados, el margen lateral es elevado en comparación al medial; el cuerpo del elemento es plano hacia distal; la tróclea para el metatarso III es ligeramente más larga que la tróclea para el metatarso IV, ambas presentan un surco vertical, ligeramente profundo en su borde distal; el foramen distal es alargado, profundo y su borde distal coincide con la altura de los bordes proximales de las trócleas III y IV; la fovea del ligamento colateral está ligeramente hacia dorsal. En vista plantar, la cresta medial plantar es elevada, más cercana al borde medial y termina antes de la mitad del elemento, tiene un foramen del lado medial en la zona proximal; el foramen distal está bien marcado, es profundo y ovalado; la fosa supratrocantérica está sobre el borde proximal de la tróclea del metatarso III; en la tróclea del metatarso IV se presenta un surco profundo, el margen lateral es más elevado que el medial.

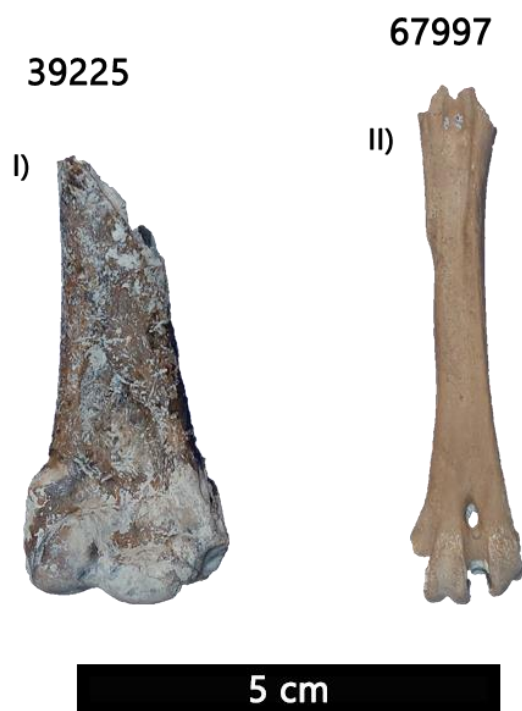


Figura 47. Restos fósiles de *Cathartes* sp. I) fragmento distal de húmero derecho en vista craneal. II) tarsometatarso izquierdo en vista dorsal.

Diagnosis: El húmero se diferencia de otras aves rapaces y de similar tamaño porque presenta un epicóndilo dorsal cuadrado, formando un ángulo recto con el eje del cuerpo, presenta un par de forámenes pequeños en el epicóndilo ventral que se encuentra sobre el margen proximal del cóndilo medial, el cóndilo externo se eleva por encima del hueso como una

proyección tuberosa para la inserción muscular; tanto los cóndilos internos como los externos forman límites sobresalientes y laterales conectando con la fosa del olécranon poco profunda, en la que pasan surcos musculares longitudinales. En la mayoría de las aves rapaces el epicóndilo medial tiende a superar el margen distal de los cóndilos (Shufeldt, 1909; Cohen & Serjeantson, 1996; Gilbert *et al.*, 1996).

El tarsometatarso fue asignado por presentar una diáfisis comprimida anteroposteriormente y recta a todo lo largo, con la presencia de dos forámenes proximales grandes y profundamente retraídos, una tróclea del metatarsiano III proyectada más a distal con la presencia de un surco profundo, y un espacio intertroclear entre el metatarsiano III y IV bien definido. En los Accipitriformes el cuerpo del elemento tiende a constreñir a la mitad o posterior y los forámenes proximales suelen ser superficiales (Cohen & Serjeantson, 1996; Gilbert, 1996; Agnolin *et al.*, 2017; Suárez & Olson 2020; Mather *et al.*, 2023).

Orden Falconiformes Sharpe, 1874

Familia Falconidae Vigors, 1824

Falconidae indeterminado

Material referido: Un fragmento de esternón (38672) (Figura 48).

Descripción: El esternón solamente presenta la parte craneal. En vista dorsal, el elemento es sumamente cóncavo, con una cresta pequeña sobre el foramen neumático, el proceso craneal del manubrio sobresale del labio dorsal; En vista craneal, las facetas del coracoides son largas hacia los costados y comprimidas en dirección dorsoventral, lo que las hace profundas, asimétricas, la izquierda se mete por debajo de la derecha que se une con el proceso del manubrio mediante una cresta pequeña y delgada. En vista ventral, el margen del proceso craneal del manubrio es triangular, grueso en la base y adelgaza hacia el ápice que sobrepasa los márgenes de las facetas coracoides, los procesos paracostales ventrales tienen un borde craneal recto.

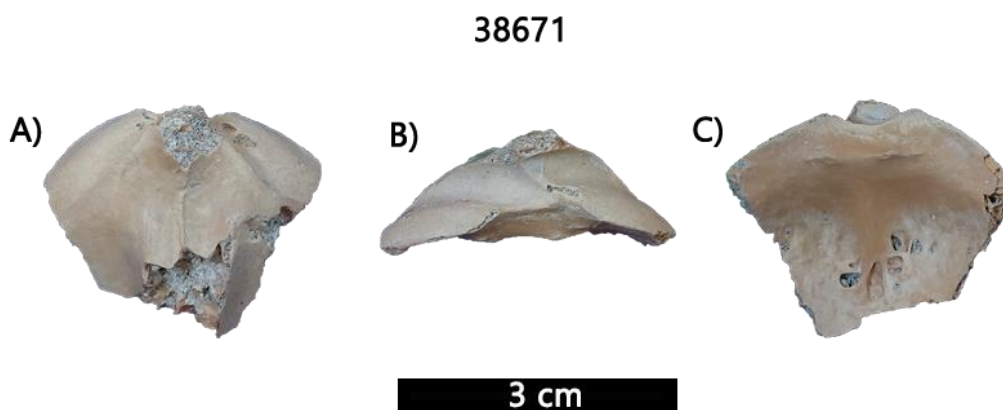


Figura 48. Fragmento de esternón de Falconidae. A) vista ventral. B) vista proximal. C) vista dorsal.

Diagnosis: El esternón fue identificado por las facetas, ya que son asimétricas una sobre otra, característica típica de las aves de presa. Fue asignado a la familia Falconidae porque el margen del proceso craneal del manubrio es triangular, grueso en la base y adelgaza hacia el ápice, sobrepasando los márgenes de las facetas coracoides, se pueden apreciar los procesos paracostales, mientras que en los miembros que en los Accipitriformes este proceso del manubrio se extiende más allá del margen proximal, además de que los procesos paracostales son muy poco visibles, en los Strigiformes el proceso del manubrio es corto y no sobrepasa el margen proximal de las facetas (Cohen & Serjeantson, 1996; John *et al.*, 2014).

Orden Strigiformes Wagler, 1830

Familia Strigidae Vigors, 1825

Strigidae indeterminado

Material referido: Un fragmento de esternón (38672) (Figura 49).

Descripción: El esternón solamente presenta la parte craneal, no presenta las facetas del coracoides. En vista ventral, el margen del proceso craneal del manubrio es bilobulado en forma de Y; presenta un espacio y se eleva un proceso del manubrio delgado y largo.

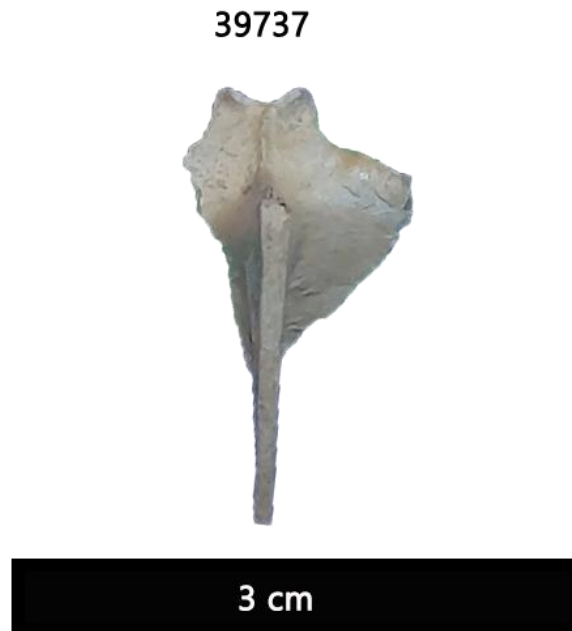


Figura 49. Fragmento proximal del esternón identificado como parte de la familia Strigidae, vista ventral.

Diagnosis: El fragmento de esternón fue identificado por tener un margen craneal bilobulado en forma de Y, presenta un espacio y se eleva un proceso del manubrio delgado y corto que no sobrepasa el margen proximal. La familia Falconidae tiene el margen del proceso craneal del manubrio triangular, grueso en la base y adelgaza hacia el ápice, sobrepasando los márgenes de las facetas coroideas, en los Accipitriformes este proceso del manubrio se extiende más allá del margen proximal, además de que los procesos paracostales son muy poco visibles (Cohen & Serjeantson, 1996).

Orden Passeriformes Linnaeus, 1758

Passeriforme indeterminado

Material referido: 18 húmeros (35985, 38645) (Figura 50).

Descripción: Los húmeros tienen una longitud que va de 14.97 mm a 24.10 mm. En vista caudal la cabeza es ovalada y muy comprimida ventralmente; el canal capital es profundo y ancho, se extiende por debajo de la cabeza hasta llegar a la mitad; la cresta mesial es horizontal, ligeramente direccionada hacia distal; la tuberosidad interna es elevada, delgada y se proyecta fuertemente a caudal; la fosa neumática es profunda y se extiende por debajo de la tuberosidad interna; con un foramen neumático profundo o poco profundo y puede o no estar dividido por una cresta; la tuberosidad dorsal es plana y poco desarrollada, se proyecta hacia lateral. En la zona distal, la fosa del olécranon es profunda y se encuentra más hacia el margen medial; presenta un surco escapulatricipitis poco profundo; tiene un proceso flexor largo, delgado en la base y que engrosa hacia un ápice en forma circular, se eleva ligeramente sobre el margen medial del elemento, y su borde distal se encuentra más a distal que los cóndilos y el ectepicóndilo; tiene un proceso supracondilar dorsal que se proyecta hacia proximal, grueso en la base y adelgaza en el ápice. En vista craneal, el surco del ligamento transversal se reduce a una fosa profunda que se encuentra cerca del margen mesial; la impresión coracobraquial ligeramente marcada, poco profunda y el margen de la superficie braquial es grueso; una cresta deltoidea poco elevada, corta en forma de medialuna; la cresta bicipital tiene un borde recto; el cuerpo del elemento es curvado en la parte proximal y distal. En la zona distal, la fosa braquial va de poco desarrollada a fuertemente excavada, se localiza más hacia el borde mesial; el tubérculo supracondilar ventral es pequeño y parece más una protuberancia; el cóndilo ventral es comprimido en la parte más mesial y redondeado en la sección cercana al cóndilo dorsal alargado, delgado y se curva hacia proximal; el proceso supracondilar dorsal es corto y se proyecta hacia proximal; el epicóndilo presenta una ligera curvatura y se proyecta hacia distal.

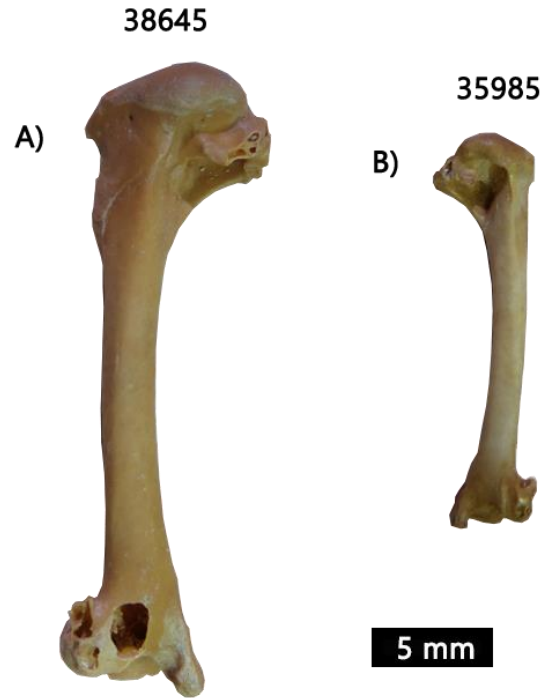


Figura 50. Húmeros fósiles de Passeriformes. A) izquierdo. B) derecho, ambos en vista caudal.

Diagnosis: Los húmeros además de su pequeño tamaño, presentan la morfología típica de los Passeriformes, una fosa capital que va de poco a muy profunda; una fosa neumática que va por debajo de la tuberosidad interna y puede estar o no dividida por una cresta; epicóndilos con proyecciones y una cresta deltoidea baja (Olsen, 1979; Webster, 1997; Oswald & Steadman, 2015; Meijer *et al.*, 2017).

Orden Rodentia Bowdich, 1821

Familia Cricetidae Fischer, 1817

Género *Neotoma* Say & Ord, 1825

***Neotoma* sp.**

Material referido: Fragmento de mandíbula (311) (Figura 51).

Descripción: La pieza está fragmentada hacia la parte distal, la rama mandibular está ausente, presenta piezas dentales, un incisivo y dos molares (m1 y m2). Las piezas dentales son de coronas altas y con tres lófos desplazados, en vista oclusal, presenta una ligera forma de “S” con pliegues muy estrechos, con conos formando valles anchos, en el m1 el anterocono es ancho, con una ligera forma de medialuna, los meta, proto, ento e hipoconos

están escalonados con flexidos bastante estrechos, lo que en vista lateral da apariencia de presentar tractos o canales.

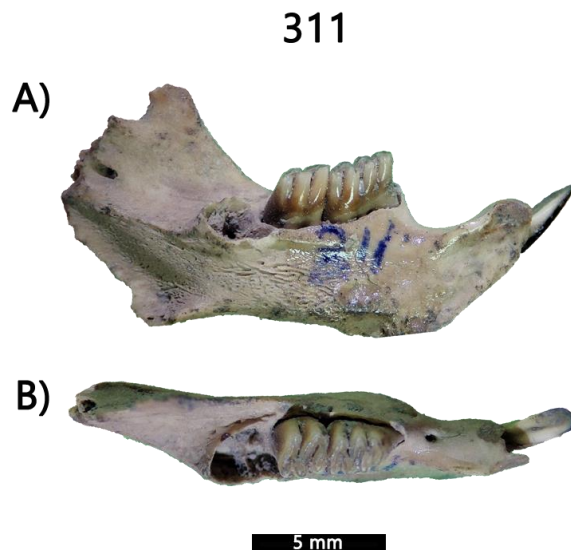


Figura 51. Fragmento de hemimandíbula izquierda de *Neotoma* sp. A) vista lingual. B) vista oclusal.

Diagnosis: La mandíbula fue asignada como *Neotoma* por la presencia del m1, ya que en este las coronas con altas, tiene tres lofos desplazados, el anterocono es ancho, con una ligera forma de medialuna, los meta, proto, ento e hipoconos están escalonados con flexidos bastante estrechos, lo que en vista lateral da apariencia de presentar tractos o canales. Se diferencia de *Sigmodon* porque en este en vista lateral las coronas no son tan altas y los flexidos no son tan profundos, por lo que no presenta una forma de canales o tractos (Olsen, 1964; Harris, 1984_a; Harris, 1984_b; Hillson, 2005; Pacheco Castro *et al.*, 2019; Cervantes-Barriga *et al.*, 2020; Tomé *et al.*, 2020).

Género *Peromyscus* Gloger, 1841

***Peromyscus* sp.**

Material referido: Dos fragmentos de pelvis (38277, 38240), dos fémures (38674, 38294), una tibia (38231) (Figura 52).

Descripción: La pelvis se encuentra fragmentada del ilión, isquion y pubis. En vista lateral, el ilión es delgado y largo, con una muesca ciática recta e inclinada, presenta una cresta delgada sobre la protuberancia redondeada que está por encima del acetábulo, con una ligera inclinación hacia ventral, el margen ventral del ilión es delgado y recto; el acetábulo es redondeado y profundo, con una fosa acetabular que se extiende hasta el isquion.

Los fémures están fragmentados y no presentan la parte distal en la región articular. En vista craneal el elemento es largo, delgado ligeramente recto; la cabeza es fuertemente redondeada; tiene una cuello ligeramente corto y robusto; el trocánter mayor es largo, sobrepasando ligeramente el margen de la cabeza, con un margen proximal agudo y uno lateral inclinado; el trocánter menor es poco desarrollado, corto, ancho en la base, se proyecta ligeramente hacia medial; presenta un tercer trocánter largo y triangular continuo con el trocánter mayor. En vista caudal la cabeza redondeada y el cuello ancho se proyectan hacia proximal; el trocánter mayor tiene los márgenes laterales rectos, es continuo con el tercer trocánter que es largo, triangular y con su margen lateral muy agudo; la fosa trocantérica es profunda, con un borde entre el trocánter mayor y el menor formando un ángulo casi de 90°; el trocánter menor es corto y grueso, se proyecta hacia medial.

La tibia está casi completa, fragmentada de la parte proximal, es larga, delgada y curva. En vista craneal la cresta dorsomedial puede ser ligeramente desarrollada o elevada, larga y delgada, forma una fosa profunda con el cuerpo de la tibia; en la parte distal el maléolo medial es corto y triangular. En vista caudal presenta una fosa rectangular, que puede ser profunda o poco profunda, se extiende hacia distal, es delgada y con los bordes laterales elevados, formando unas crestas delgadas; el proceso de proyección de la fíbula se encuentra ligeramente más allá de la mitad del cuerpo y se posiciona sobre el eje medio de la tibia.



Figura 52. Elementos fósiles pertenecientes a *Peromyscus* sp. I) fragmento de iliún e isquion izquierdos en vista lateral. II) fémur derecho en vista craneal. III) tibia izquierda en vista craneal.

Diagnosis: La pelvis fue asignada por presentar una muesca ciática recta e inclinada, presenta una cresta delgada sobre la protuberancia redondeada que está por encima del acetábulo, con una ligera inclinación hacia ventral, el margen ventral del ilión es delgado y recto; el acetábulo es redondeado y profundo, con una fosa acetabular que se extiende hasta el isquion. Se diferencia de otros miembros de la familia como *Neotoma* y *Sigmodon* porque estos suelen presentar un ilión más grueso, con una protuberancia prominente, de géneros como *Onychomys* porque la protuberancia suele estar alargada hacia proximal y de *Reithrodontomys* porque presenta una protuberancia poco desarrollada (Olsen, 1964).

Los fémures se asignaron porque tiene un cuello ligeramente corto y robusto con una pequeña muesca en la base; el trocánter mayor con un margen proximal agudo, conectando con un tercer trocánter largo y triangular, el trocánter menor es poco desarrollado, corto, ancho en la base, se proyecta ligeramente hacia medial. Se diferencia de *Reithrodontomys* porque este presenta una fosa intertrocantérea amplia, lo que le da un aspecto al cuello de ser más largo, de *Onychomys* en que el tercer trocánter es más corto, termina abruptamente y no se extiende hacia distal, de *Neotoma* y *Sigmodon* por la posición del trocánter menor, pues en estos géneros se encuentra más a distal del cuello, además de que su margen medial parece redondeado (Olsen, 1964).

La tibia se identificó por presentar un cuerpo largo y curvado, de apariencia sigmoide, además de que la cresta dorsomedial está poco definida, es ligeramente elevada, larga y delgada, el proceso de proyección de la fibula se encuentra ligeramente más allá de la mitad del cuerpo y se posiciona sobre el eje medio de la tibia. En la mayoría de los individuos comparados de otros géneros de la familia, la cresta puede ser ancha o delgada, pero siempre está bien definida (Olsen, 1964).

Género *Sigmodon* Say & Ord, 1825

***Sigmodon* sp.**

Material referido: Dos hemimandíbulas (45252, 8091) (Figura 53).

Descripción: Las mandíbulas están fragmentadas en de la zona distal y mesial, la rama y el cóndilo mandibulares están ausentes, presentan solamente el m1 y m2. En vista oclusal, los molares son hipsodontos, con cíngulo y presentan la figura oclusal en forma de “S”; el m1 es ligeramente triangular, presenta cinco cúspides, en la región mesial el anterocono es bilobulado y conecta con el protocono; las cúspides están en diagonal y escalonadas; presenta un posterolofido en forma de medialuna y estrecho. El m2 es ligeramente cuadrado, con el metacono ligeramente más a mesial y conecta en diagonal con el protocono; el entocono se encuentra cerca del metacono, pero por debajo del margen oclusal de este; el hipocono está por debajo de los márgenes oclusales del resto de los conos y en diagonal al entocono; tiene un posterolofido en forma de medialuna más ancho que en el m1; presenta una fosa poco

profunda en la base de la rama mandibular detrás del alveolo del m3, con un foramen circular y poco profundo. Tiene una diastema cóncava y con un foramen circular que separa los molares del incisivo.

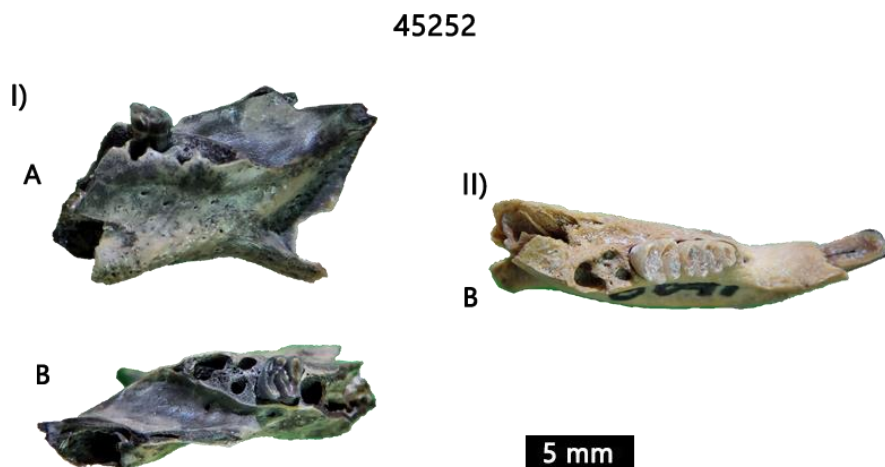


Figura 53. Fragmentos de hemimandíbulas pertenecientes a *Sigmodon* sp. I) lado derecho, II) lado izquierdo. A vista lingual, B vista oclusal.

Diagnosis: La mandíbula se asignó a *Sigmodon* por las piezas dentales, cuya morfología es característica del género al ser en forma de “S”, con las cuatro cúspides en diagonal y escalonadas, además de presentar un posterolofido en forma de medialuna y estrecho, se diferencia de *Neotoma* porque este los valles de los conos son más anchos y de apariencia alargada en vistas laterales, además de presentar coronas más altas (Olsen, 1964; Hall, 1981; Harris, 1984_a; Harris, 1984_b; Czaplewski, 1987; Hillson, 2005; Pacheco Castro *et al.*, 2019; Cervantes-Barriga *et al.*, 2020; Tomé *et al.*, 2020).

Familia Heteromyidae Gray, 1868

Género *Dipodomys* Gray, 1841

Dipodomys sp.

Material referido: Un fragmento de pelvis (38235), 11 fémures (38652, 35988, 38231), dos tibias (35988, 38737) (Figura 54).

Descripción: La pelvis se encuentra fragmentada del ilión, isquion y pubis. En vista lateral, el ilión es delgado y largo, con una muesca ciática aguda, presenta una cresta delgada que recorre desde el margen proximal hasta llegar a una protuberancia redondeada por encima del acetábulo, el margen ventral del ilión es delgado y curvo cerca del acetábulo; el acetábulo es redondeado y profundo, con una fosa acetabular que se extiende hasta el isquion; el isquion es ancho, ligeramente curvo y presenta una cresta delgada que lo recorre en dirección distal.

Los fémures tienen una longitud que va de 24.7 mm a 28.49 mm. En vista craneal el elemento es largo, delgado y con una ligera curvatura hacia lateral; la cabeza es fuertemente redondeada; tiene un cuello ligeramente largo y delgado; el trocánter mayor es largo, sobrepasando el margen de la cabeza, con un margen proximal agudo y uno lateral inclinado; el trocánter menor es corto, ancho en la base que se extiende más a distal y agudo en el ápice, se proyecta ligeramente hacia proximal; presenta un tercer trocánter corto y triangular separado del trocánter mayor. En la parte distal la tróclea patelar es larga, delgada y profunda, con sus bordes laterales elevados. En vista caudal la cabeza redondeada y el cuello delgado se proyectan hacia proximal; el trocánter mayor es grueso en el ápice y delgado en la base, con una curvatura muy marcada en forma de medialuna que lo separa del tercer trocánter, que es corto, triangular y con su margen lateral redondeado; la fosa trocantérica es profunda, con un borde entre el trocánter mayor y el menor formando un ángulo ligeramente mayor a 90°; el trocánter menor es corto y grueso, se proyecta hacia proximal. En la parte distal los cóndilos son ligeramente anchos, el medial es recto y el lateral tiene una inclinación hacia lateral.

Las tibias están fragmentadas, se presenta solo la parte proximal sin la fibula, es largo, delgado y ligeramente curvo. En vista craneal presenta una cresta dorsomedial ligeramente elevada, larga y delgada, forma una fosa profunda con el cuerpo de la tibia. En vista caudal el cotilo lateral es alto, ancho y ligeramente ovalado; la faceta fibular se proyecta hacia lateral por debajo del margen distal del cotilo lateral; el cotilo medial es bajo, ancho y ovalado, más a distal que el cotilo lateral; presenta una fosa rectangular, que se extiende hacia distal, es delgada y profunda, con los bordes laterales elevados, formando unas crestas delgadas, la cresta lateral es recta, mientras que la cresta medial es ligeramente curva en dirección del eje medio del elemento; el proceso de proyección de la fibula se encuentra casi a la mitad del cuerpo.

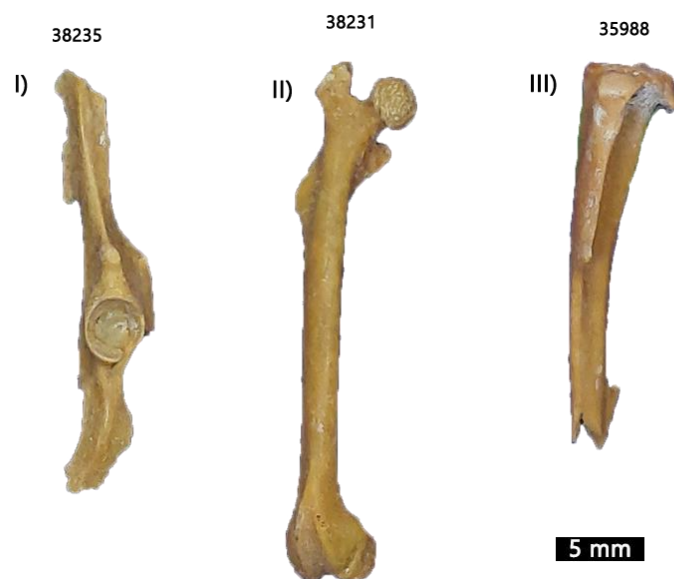


Figura 54. Restos fósiles de *Dipodomys* sp. I) fragmento de pelvis derecha en vista lateral. II) fémur derecho en vista craneal. III) tibia derecha en vista craneal.

Diagnosis: La pelvis fue asignada por la presencia de una muesca ciática aguda, una cresta delgada que recorre desde el margen proximal del ilión hasta llegar a una protuberancia redondeada por encima del acetábulo, su borde ventral es delgado y curvo cerca del acetábulo, un isquion ancho, ligeramente curvo y con una cresta delgada que lo recorre en dirección distal. Se diferencia de la familia Cricetidae porque la muesca suele ser recta y la cresta que recorre al ilión se vuelve difusa en dirección proximal, de la familia Sciuridae porque la muesca suele ser inclinada y el isquion no presenta una cresta que lo recorra, de la familia Geomyidae por el ilión más ancho en su porción proximal y ligeramente recto en su borde cerca del acetábulo y su protuberancia es más triangular (Olsen, 1964).

Los fémures se asignaron a *Dipodomys* por la forma del trocánter mayor en vista lateral, es ancho en el ápice, delgado en la base y forma una inclinación muy marcada en forma de medialuna que lo separa del tercer trocánter que es corto, triangular y con un margen redondeado. En la familia Geomyidae el trocánter mayor y el tercer trocánter son continuos, el tercer trocánter se extiende más hacia distal, en la familia Cricetidae el trocánter mayor tiene un margen lateral recto y continuo hasta conectar con el tercer trocánter que es corto y se extiende hacia distal, tiende a tener un margen agudo. En la familia Sciuridae el trocánter mayor y el tercer trocánter están separados, pero no presentan la curvatura tan marcada en forma de medialuna en el espacio entre estos (Olsen, 1964).

Las tibias se asignaron a *Dipodomys* por la forma de la cresta dorsomedial, ya que es ligeramente elevada, larga y delgada, forma una fosa profunda con el cuerpo de la tibia, además de en vista caudal, presenta una fosa profunda por debajo de los cotilos y por el proceso de proyección de la fibula se encuentra casi a la mitad del elemento. Se diferencia de la familia Geomyidae la cresta dorsomedial es más gruesa y corta, formando una fosa poco profunda, de la familia Sciuridae y Cricetidae por la posición de la proyección de la fibula, ya que en estas se encuentra posterior a la mitad del elemento, más hacia la parte distal (Olsen, 1964).

Familia Geomyidae Bonaparte, 1845

Género *Cratogeomys* Merriam, 1895

***Cratogeomys* sp.**

Material referido: Un fragmento de maxilar (35963); dos incisivos superiores (38997), una mandíbula (38245), un húmero (38224), tres fémures (38784, 46999, 43892) (Figura 55).

Descripción: El maxilar está fragmentado, presenta el hueso palatino, y el P4, M2 y M3 del lado derecho, el P4, M1 y M2 del lado izquierdo. En vista palatina los dientes son simples,

sin raíces, el P4 es en forma de H con la parte mesial más ancha, los molares M1 y M2 son ovalados y el M3 es ligeramente triangular, con su parte ancha en dirección mesial; el paladar es estrecho, recto y presenta dos surcos poco profundos que corren en dirección distal-mesial separados por una cresta baja.

Los incisivos son superiores y están fragmentados, en vista labial son curvos en dirección de la mandíbula, presenta un surco simple poco profundo que los divide.

La mandíbula está casi completa, tiene una longitud de 28.2 mm y no presenta el tercer molar. En vista labial el elemento es robusto; una apófisis angular que se proyecta a labial, con una fosa profunda que la conecta con la rama mandibular; el proceso coronoides es grueso en la base, adelgaza hacia el ápice y se proyecta en dirección distal formando una curvatura; el cóndilo mandibular es bajo, a la altura de la base del proceso coronoides, es ligeramente largo y se dirige hacia distal; se aprecia el p4 con el paracono más a mesial; presenta una diastema larga y cóncava que separa los dientes; el incisivo es curvo, proyectado hacia craneal y con la superficie lingual en diagonal al eje de la pieza. En vista lingual las piezas dentales están alineadas perpendicularmente en sentido del eje de la mandíbula; presenta un foramen mandibular muy profundo posterior al m3; tiene un segundo foramen mandibular profundo y ovalado cerca del cóndilo mandibular. En vista oclusal, las piezas dentales son simples y sin raíces, los molares son ovalados y estrechos, el premolar es en forma de “8”, con la porción mesial más delgada que la distal, se estrecha considerablemente al centro de la pieza.

El húmero está completo, tiene una longitud de 27.9 mm. En vista caudal la cabeza es ovalada y está comprimida lateralmente; el tubérculo mayor sobrepasa ligeramente el margen proximal de la cabeza, tiene una forma redondeada; el tubérculo menor es comprimido lateralmente, ligeramente redondeado y se encuentra por debajo del margen proximal de la cabeza; el cuerpo del húmero constriñe ligeramente en la parte media de la diáfisis y ensancha hacia distal; la cresta deltoidea se proyecta hacia lateral, ligeramente triangular; presenta una cresta supracondilar lateral poco amplia, con margen recto en su parte proximal y curvo en su región distal; tiene una fosa del olécranon profunda, elíptica y comprimida antero ventralmente; los cóndilos son amplios, con un margen distal cóncavo; el epicóndilo medial se extiende más a medial de forma recta, presenta una protuberancia circular en el ápice. En vista craneal, la cabeza tiene un surco estrecho y profundo que la separa del trocánter menor; la cresta deltoidea es curva en dirección lateral, con su parte distal elevada y aguda; la cresta supracondilar lateral es poco amplia; la fosa radial es poco profunda; presenta un foramen supracondilar casi superficial e inclinado hacia la fosa radial.

Los fémures están fragmentados, no presentan las epífisis, el trocánter mayor y la parte distal. En vista craneal, la parte de la cabeza es ligeramente redondeada, dirigida hacia medial, con su borde medial ligeramente extendido y proyectado hacia distal; presenta un cuello corto y robusto; un espacio intertrocanterico corto, cóncavo y agudo; el trocánter mayor se extiende por encima del margen proximal de la cabeza, es grueso y con una cresta baja y delgada que termina en el cuerpo del fémur; el tercer trocánter es poco proyectado, se une con el trocánter

mayor con una cresta delgada; el trocánter menor es corto y robusto, con un margen proximal redondeado que se encuentra a la altura de la base del trocánter mayor, presenta una ligera depresión que lo separa del cuerpo del fémur. En vista caudal, la fosa trocantérica es amplia y poco profunda.

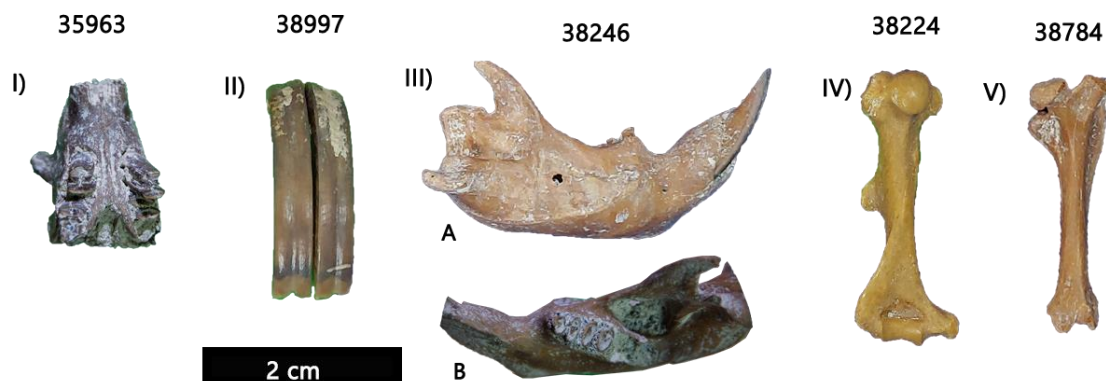


Figura 55. Restos fósiles de *Cratogeomys* sp. I) fragmento de maxilar con piezas dentales en vista palatina. II) fragmentos de incisivos superiores en vista labial. III) mandíbula derecha, A vista lateral, B vista oclusal. IV) húmero izquierdo en vista dorsal. V) fémur izquierdo en vista craneal.

Diagnosis: El fragmento de maxilar fue identificado por las piezas dentales, se asignó a *Cratogeomys* principalmente por la presencia del M3, ya que es triangular, en contraste a los de *Thomomys* que son más redondeados y los de *Geomys* que son mucho más anchos (Olsen, 1964; Hall, 1981; Hillson, 2005).

Los incisivos superiores se identificaron como *Cratogeomys* debido a la presencia de un surco simple poco profundo que divide al elemento, en *Geomys* este surco es doble llegando al borde oclusal y en *Thomomys* los incisivos son lisos (Olsen, 1964; Hall, 1981; Hillson, 2005).

La mandíbula se asignó como *Cratogeomys* por las características de la piezas dentales, en concreto como el p4, ya que en este es en forma de “8” con la parte mesial más delgada y proyectada hacia mesial, se constriñe fuerte hacia la zona media y ensancha en la parte distal, siendo casi elíptico, se distingue de *Thomomys* porque en este el p4 (también en forma de 8), la parte mesial es más en forma de diamante, muy estrecho en la parte media de la pieza y ensancha en la zona distal, pero esta es en forma de gota. El material fósil difiere de *Geomys* en la distribución del esmalte alrededor de los lados de los molares, y en el p4 la parte mesial tiende a ser más redondeada (Olsen, 1964; Hall, 1981; Hillson, 2005).

Los fémures se identificaron como *Cratogeomys* debido a características que se observaron en esta tesis al comparar esqueletos de especies actuales. El trocánter mayor se extiende más allá del margen proximal de la cabeza, tiene una ligera inclinación hacia lateral, con una cresta pequeña en la base, el espacio intertrocantérico es cóncavo pero agudo, y el tercer

trocánter es más proyectado hacia lateral, mientras que en *Thomomys* el trocánter mayor se encuentra ligeramente por encima del margen proximal de la cabeza, el espacio intertrocanterico es corto, cóncavo y curvo.

Género *Thomomys* Wied-Neuwied, 1839

Thomomys sp.

Material referido: Dos fémures (35975; 38997) (Figura 56).

Descripción: Los fémures están fragmentados y solo se presenta la parte proximal sin la epífisis de la cabeza femoral, en vista craneal, la parte de la cabeza es ligeramente redondeada con su borde medial ligeramente extendido y proyectado hacia distal; presenta un cuello corto y robusto; un espacio intertrocanterico corto, cóncavo y curvo; el trocánter mayor se extiende ligeramente por encima del margen proximal de la cabeza, es grueso y con un margen proximal ligeramente triangular, el tercer trocánter es poco proyectado, se une con el trocánter mayor con una cresta delgada; el trocánter menor es corto y robusto, con un margen proximal redondeado que se encuentra a la altura de la base del trocánter mayor, presenta una fosa poco profunda que lo separa del cuerpo del fémur. En vista caudal, la fosa trocanterica es amplia y poco profunda.



Figura 56. Fémur izquierdo fósil de *Thomomys* sp. A) vista craneal, B) vista caudal.

Diagnosis: Los fémures se identificaron como *Thomomys* debido a características que se observaron en esta tesis al comparar esqueletos de especies actuales. El trocánter mayor se encuentra ligeramente por encima del margen proximal de la cabeza, el espacio intertrocanterico es corto, cóncavo y curvo, mientras que en *Cratogeomys* el trocánter mayor se extiende más allá del margen proximal de la cabeza, tiene una ligera inclinación hacia lateral, con una cresta pequeña en la base, el espacio intertrocanterico es cóncavo pero agudo, y el tercer trocánter es más proyectado hacia lateral.

Familia Sciuridae Fischer, 1817

Género *Ictidomys* Allen, 1877

***Ictidomys* sp.**

Material referido: Dos fragmentos de maxilar (35112, 100094), una hemimandíbula (39714) (Figura 57).

Descripción: Los maxilares están fragmentados, presentan el premolar (P4) y los tres molares. En vista palatina los dientes son braquidontes y tienen cuatro crestas transversales que se curvan hacia arriba desde cúspides bajas en el lado lingual hasta cúspides labiales altas. El P4 se asemeja a los molares (M1 y M2), presentan un parastilo elevado, corto, agudo y ligeramente curvado, el para y metacono son altos, agudos y ligeramente inclinados hacia distal, presenta un valle central largo; el protocono es grueso, alto y se encuentra casi en medio de la pieza; en el M3 el metacono es ligeramente deprimido, con un margen entero y circular, extendido hacia distal; la tuberosidad facial es corta, gruesa en la base y se constriñe hacia el ápice redondeado, está proyectada en dirección anterolateral.

La mandíbula está completa, presenta el incisivo, el premolar (p4) y un molar (m1), en vista lateral el incisivo es largo, curvo y con el ápice estrecho, engrosando hacia la base del alveolo; presenta una diastema curva, con un foramen circular profundo; el premolar (p4) presenta las cúspides altas, con los conos escalonadas donde el protocono sobresale, el margen oclusal del metacono es circular; el molar es cuadrado con los conos escalonados, el protocono sobresale y el margen oclusal del metacono es circular; el proceso coronoides es largo, curvado hacia distal y con su borde craneal agudo; el proceso condilar es largo, ancho en la base y estrecho en el ápice redondeado, presenta una fosa poco profunda, el proceso angular es largo, curvo y dirigido hacia ventral. En vista oclusal los dientes tienen forma de cuenca, con un borde alto en mesial y bucal; el premolar (p4) es rectangular, con los proto y paraconos altos con bordes redondeados, presenta un valle corto y profundo, el metacono es bajo grueso en la base y con el ápice redondeado.



Figura 57. Restos fósiles pertenecientes a *Ictidomys* sp. I) maxilar fragmentado en vista oclusal. II) hemimandíbula derecha, A vista labial, B vista oclusal.

Diagnosis: Los elementos fueron identificados como *Ictidomys* por las piezas dentales ya que los superiores son en su braquidontes y presentan cuatro crestas transversales que se curvan hacia arriba desde cúspides bajas en el lado lingual hasta cúspides bucales altas, los dientes tienen forma de cuenca, con un borde alto en mesial y bucal (Hall, 1981; Hillson, 2005).

El maxilar fue asignado por la presencia del tercer molar, ya que en vista oclusal el metacono es poco deprimido y presenta un borde entero y redondeado, mientras que en *Xerospermophilus* es deprimido, con un margen bilobulado y extendido hacia distal, (Olsen, 1964; Hall, 1981; Hillson, 2005; Sinitsa *et al.*, 2019).

La mandíbula fue asignada por la presencia del premolar (p4), ya que en vista labial este borde es alto y redondeado, en vista oclusal se aprecia el metacono grueso en la base con el ápice redondeado, mientras que en *Xerospermophilus* en vista labial el borde del metacono es bajo y recto, además de que en vista oclusal las características del metacono no son perceptibles (Olsen, 1964; Hall, 1981; Hillson, 2005; Sinitsa *et al.*, 2019).

Género *Xerospermophilus* Merriam, 1892

Xerospermophilus sp.

Material referido: Fragmento de maxilar (38672), una hemimandíbula (29575) (Figura 58).

Descripción: El elemento está fragmentado, presenta parte del hueso palatino, un premolar (P4) y tres molares. En vista palatina los dientes son braquidontes y tienen cuatro crestas transversales que se curvan hacia arriba desde cúspides bajas en el lado lingual hasta cúspides

labiales altas. El P4 se asemeja a los molares (M1 y M2), presentan un parastilo elevado, corto, agudo y ligeramente curvado, el para y metacono son altos, agudos y ligeramente inclinados hacia distal, presenta un valle central largo; el protocono es grueso, alto y se encuentra casi en medio de la pieza; en el M3 el metacono es deprimido, con un margen bilobulado y extendido hacia distal; la tuberosidad facial es gruesa en la base y se constriñe hacia el ápice redondeado, está proyectada en dirección anterolateral.

La mandíbula está fragmentada hacia la zona distal, no presenta la rama mandibular, tiene el incisivo, el premolar (p4) y los tres molares. En vista lateral el incisivo es largo, curvo y con el ápice estrecho, engrosando hacia la base del alveolo; presenta una diastema curvada, con un foramen circular profundo; el premolar (p4) presenta las cúspides altas, con los conos escalonados donde el protocono sobresale, el margen oclusal del metacono es recto; los molares son cuadrados con los conos escalonados, el protocono sobresale y el margen oclusal del metacono es recto. En vista oclusal los dientes tienen forma de cuenca, con un borde alto en mesial y bucal; el premolar (p4) es rectangular, con los proto y paraconos altos con bordes redondeados, presenta un valle corto y profundo donde las características del metacono no son apreciables.

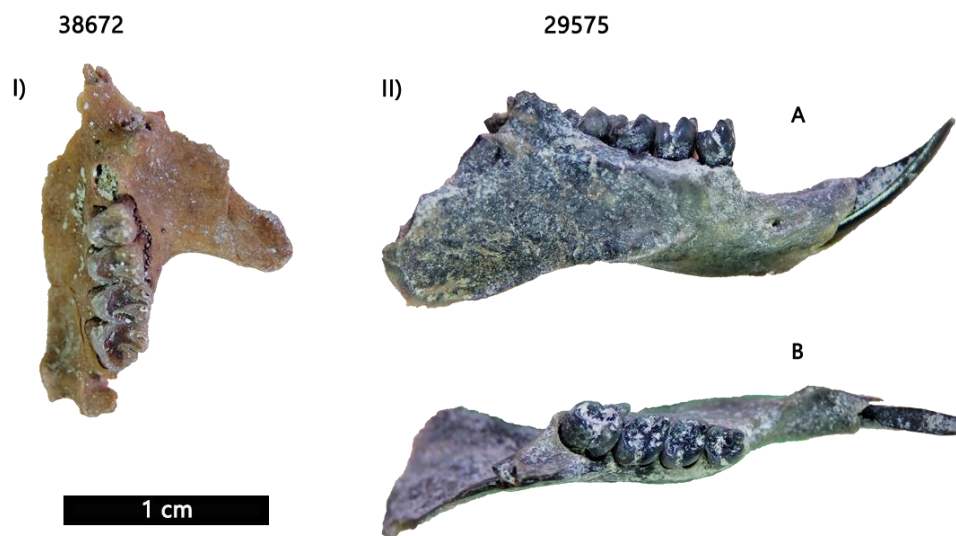


Figura 58. Restos fósiles de *Xerospermophilus* sp. I) fragmento de maxilar izquierdo en vista oclusal. II) fragmento de hemimandíbula derecha, A vista labial, B vista oclusal.

Diagnosis: Los elementos fueron identificados por las piezas dentales ya que los superiores son en su braquidontes y presentan cuatro crestas transversales que se curvan hacia arriba desde cúspides bajas en el lado lingual hasta cúspides bucales altas, los dientes tienen forma de cuenca, con un borde alto en mesial y bucal (Hall, 1981; Hillson, 2005).

El maxilar fue asignado por la presencia del tercer molar, ya que en vista oclusal el metacono es deprimido, con un margen bilobulado y extendido hacia distal, mientras que en el género

Ictidomys el metacono del tercer molar es poco deprimido y presenta un borde entero y redondeado (Olsen, 1964; Hall, 1981; Hillson, 2005; Sinitsa *et al.*, 2019).

La mandíbula fue asignada por la presencia del premolar (p4), ya que en vista labial el borde del metacono es bajo y recto, además de que en vista oclusal las características del metacono no son perceptibles, mientras que en *Ictidomys* en vista labial este borde es alto y redondeado, en vista oclusal se aprecia el metacono con el ápice redondeado (Olsen, 1964; Hall, 1981; Hillson, 2005; Sinitsa *et al.*, 2019).

Orden Lagomorpha Brandt, 1855

Familia Leporidae Fischer, 1817

Género *Sylvilagus* Gray, 1867

***Sylvilagus* sp.**

Material referido: Un fragmento de palatino (38630) (Figura 59).

Descripción: El palatino está completo, presenta las piezas dentales izquierdas, a excepción del M3. En vista palatina, el hueso palatino es corto y ancho, con su margen anterior con una ligera espina corta y delgada que se proyecta hacia el hocico, su borde posterior es ligeramente crenado, con un par de forámenes poco profundo y redondos en su margen lateral; los maxilares son largos, delgados y ligeramente tubulares; las piezas dentales son prismáticos, divididos en dos elementos por un pliegue profundo.



Figura 59. Fragmento de maxilar con piezas dentales de *Sylvilagus* sp. Vista palatina.

Diagnosis: Los dientes en los lagomorfos son muy semejantes entre sí, por lo que se vuelve complejo separarlos (Hillson, 2005), la única diferencia entre *Sylvilagus* y *Lepus* es que en

el primero, se presenta una cresta afilada y crenulación excavada que expone los bulbos de esmalte dentro del pliegue reentrante, mientras que, en el segundo, forma una cresta transversal superficial. El material se asignó a *Sylvilagus* debido al margen posterior del hueso palatino, ya que en este el borde es ligeramente crenado, mientras que en *Lepus* este borde tiende a ser recto (Olsen, 1964; Chapman & Willner, 1978; Chapman *et al.*, 1980; Hall, 1981; Best, 1996; Koenigswald *et al.*, 2010).

Género *Lepus* Linnaeus, 1758

***Lepus* sp.**

Material referido: Dos fragmentos de hemimandíbula (10889), un fémur (6684) (Figura 60).

Descripción: Las mandíbulas están fragmentadas, la rama mandibular está ausente, presentan piezas dentales, un incisivo, dos premolares (p3 y p4) y un molar (m1). En vista oclusal el incisivo es en forma de pala, presenta una diastema que conecta con el premolar y los molares, son prismáticos y divididos en dos elementos por un pliegue profundo, el anterolofido y el posterolofido están unidos por un estrecho puente de dentina en el lado lingual.

El fémur está casi completo con trocánter mayor fragmentado en su parte proximal, tiene una longitud de 109 mm. En vista craneal, el trocánter mayor se extiende más a proximal que la cabeza del fémur, es grueso en la base y presenta una curvatura en dirección medial muy pronunciada; tiene un cuello corto y ancho, con una cabeza redondeada; el trocánter menor es corto y ligeramente espaciado de la cabeza del fémur, presenta una forma triangular; el tercer trocánter es más largo que el menor y situados casi a la misma altura, presenta una forma triangular con su margen lateral redondeado; el cuerpo del elemento es curvado y largo. En la parte distal, presenta un surco patelar largo y estrecho, con los bordes laterales elevados y delgados. En vista caudal, presenta una fosa trocántérica profunda; el trocánter mayor se curva ligeramente hacia la cabeza del fémur; el tercer trocánter es ancho con un margen distal cóncavo y ligeramente proyectado hacia distal; el trocánter menor es corto dando el aspecto de protuberancia redondeada.

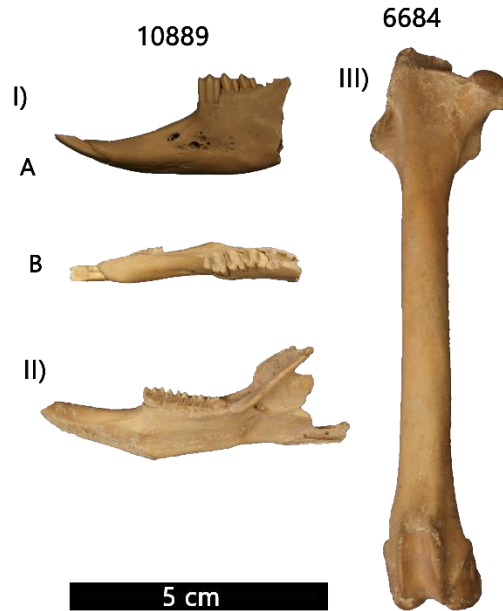


Figura 60. Restos pertenecientes a *Lepus* sp. I) fragmento de hemimandíbula izquierda, A vista labial, B vista oclusal. II) fragmento de hemimandíbula derecha en vista lingual. III) fémur derecho en vista craneal.

Diagnosis: Las mandíbulas fueron identificadas principalmente por las piezas dentales, fueron asignados como *Lepus* porque en las caras linguales estas carecen de esmalte o suele ser extremadamente delgado, en la cara posterior del anterologidio la banda de esmalte conserva todo su grosor formando la lámina primaria de corte, que en la mayoría de los miembros de *Lepus* esta es más redondeada sin formar un ángulo, a diferencia de *Sylvilagus* que está ligeramente angulada hacia la parte posterior; los dientes presenta un pliegue bucal reentrante profundo lleno de cemento con una banda de esmalte que suele ser recta, pero en *Sylvilagus* esta banda de esmalte es visiblemente crenulada (Olsen, 1964; Chapman & Willner, 1978; Chapman *et al.*, 1980; Hall, 1981; Best, 1996; Hillson, 2005; Koenigswald *et al.*, 2010).

El fémur se identificó porque el trocánter mayor presenta una curvatura medial profunda, un trocánter menor corto y totalmente triangular, el tercer trocánter es más ancho y piramidal, en vista caudal este presenta un margen distal cóncavo, mientras que en *Sylvilagus* este margen tiene a ser recto, la curvatura medial es más superficial; el trocánter menor da una apariencia bilobulada (Olsen, 1964; Fostowicz-Frelik, 2007; Martin *et al.*, 2022).

Orden Chiroptera Blumenbach, 1779

Familia Vespertilionidae Fischer, 1817

Género *Lasiurus* Gray, 1831

Lasiurus sp.

Material referido: Un húmero (38608) (Figura 61).

Descripción: El elemento está fragmentado y solamente presenta la parte distal, en vista craneal el cuerpo es delgado y ligeramente curvado hacia medial; la fosa de radial es triangular, profunda, ancha en la base distal y delgada hacia proximal; el cóndilo medial es delgado, ligeramente elevado y se curva hacia medial; el epicóndilo medial es más una fosa, presenta una espina que se proyecta hacia distal; el cóndilo lateral es delgado, bajo y se curva en dirección medial; el epicóndilo lateral es delgado, ligeramente plano y se curva hacia medial, presenta una pequeña espina que se proyecta hacia proximal. En vista caudal, la fosa del olécranon es profunda, corta y con el margen proximal en forma de V; se aprecian los cóndilos en forma de protuberancia redondeada; el epicóndilo medial tiene un margen delgado, que se proyecta hacia distal, extendiéndose más allá del margen distal del elemento, con una curvatura hacia medial; el epicóndilo lateral es delgado, corto y agudo.



Figura 61. Húmero izquierdo de *Lasiurus* sp. A) vista craneal, B) vista caudal.

Diagnosis: El húmero se separa de las otras familias porque los cóndilos no están desplazados dorsalmente sino alineados con la diáfisis, una fosa del olécranon profunda, especialmente medialmente, donde forma un surco lateral a los bordes posterolaterales del epicóndilo medial largo que se proyecta más a distal que los cóndilos, una fosa radial poco profunda. Se asignó como *Lasiurus* debido a que presenta una fosa del olécranon en forma de surco bastante profunda, característica única del género dentro de la familia (Czaplewski *et al.*, 1999; Czaplewski *et al.*, 2018, Punyutina *et al.*, 2015; Sánchez & Carrizo, 2021).

Familia Phyllostomidae Gray, 1825

Phyllostomatida indeterminado

Material referido: Húmero (35988) (Figura 62).

Descripción: El húmero está fragmentado, presenta la parte distal del elemento. En vista craneal el cuerpo es ligeramente grueso y curvado hacia medial; la fosa de radial es triangular, poco profunda, ancha en la base distal y delgada hacia proximal; el cóndilo medial es muy delgado, ligeramente elevado y se curva hacia lateral; el epicóndilo medial es horizontal y se proyecta fuertemente hacia medial, presenta una espina pequeña y poco desarrollada; el cóndilo lateral es gruesa, bajo y se curva en dirección medial; el epicóndilo lateral es ancho, ligeramente plano y se proyecta hacia lateral. En vista caudal, la fosa del olécranon es poco profunda, corta y con el margen medial elevado y delgado; el epicóndilo medial es corto horizontalmente, con borde redondeado, se proyecta hacia medial; el epicóndilo lateral es delgado, largo y se curva ligeramente hacia proximal.



Figura 62. Húmero izquierdo de Phyllostomatidae indeterminado. A) vista craneal, B) vista caudal.

Diagnosis: El humero se identificó como parte de la familia Phyllostomidae porque los cóndilos están desplazados lateralmente con respecto al eje del cuerpo, presenta un epicóndilo medial fuertemente proyectado hacia medial con una pequeña espina, a diferencia de la familia Vespertilionidae, Molossidae y Emballonuridae donde los cóndilos están alineados (Smith, 1972; Panyutina *et al.*, 2015; Sánchez & Carrizo, 2021).

Orden Carnivora Bowdich, 1821

Familia Canidae Fischer, 1817

Género *Vulpes* Frisch, 1775

***Vulpes* sp.**

Material referido: Fragmento de maxilar (24843), fragmento de hemimandíbula (24850) (Figura 63).

Descripción: El fragmento de maxilar corresponde al lado izquierdo, presenta dos premolares (P3, P4) y dos molares. En vista oclusal, el P3 es corto y triangular, presenta los conos alineados, con el protocono bajo y ligeramente redondeado, el paracono elevado, comprimido lateralmente y agudo en el ápice, el metacono bajo más a distal y con borde redondeado. El P4 es largo, con el protocono bajo, localizado más hacia lingual, proyectado en dirección mesial, presenta una preparacresta poco elevada y delgada, el paracono es alto, comprimido y agudo, presenta una premetacresta desgastada, el metacono es elevado, agudo y proyectado hacia mesial. El M1 es ligeramente cuadrado, con el paracono y metacono anchos en la base y agudos en dirección oclusal, el protocono se encuentra en posición lingual, más bajo que el para y metacono, con un talón ligeramente largo, con borde redondeado y con una curvatura hacia mesial. El M2 es ligeramente cuadrado con el paracono y metacono anchos en la base y agudos en dirección oclusal, el protocono se encuentra en posición lingual, más bajo que el para y metacono, con un talón ligeramente largo, con borde redondeado y con una curvatura muy marcada hacia mesial.

La mandíbula está fragmentada y solamente presenta el p2, p3, p4, m1 y m2. En vista labial los premolares tienen una forma general triangular, con el paracono reducido, el protocono elevado, comprimido lateralmente y con el ápice agudo, el metacono está más a distal, presenta un borde agudo; el m1 es alto con el paracono agudo y proyectado hacia mesial, el protocono comprimido lateralmente y con el ápice agudo, presenta un talón largo que se direcciona hacia distal; la mandíbula tiene dos forámenes pequeños en dirección mesial; tiene una fosa profunda y triangular en la base de la rama mandibular. En vista oclusal, el m1 tiene un paracono largo, agudo y en dirección mesial, el protocono es alto, comprimido y agudo, el metacono está reducido y se encuentra en posición lingual, tiene un talón bajo y alargado en dirección distal.

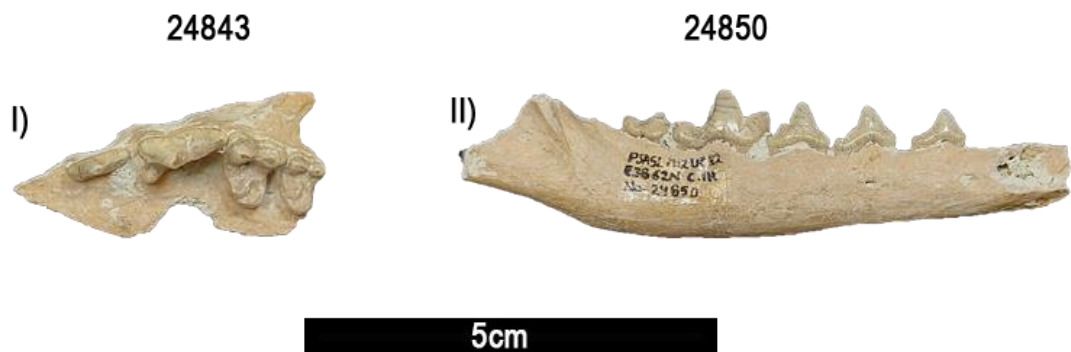


Figura 63. Restos pertenecientes a *Vulpes* sp. I) fragmento de maxilar izquierdo en vista oclusal, presenta el P3, P4, M1 y M2. II) fragmento de hemimandíbula derecha en vista labial, presenta el p2, p3, p4, m1 y m2.

Diagnosis: El maxilar fue identificado por las piezas dentales, ya que presenta un diente carnasial con una hoja larga y protocono de tamaño moderado, se distingue de géneros como *Canis* y *Cuon* por el tamaño, además de que en el diente carnasial tiene el protocono ubicado más a mesial que los otros géneros. Se diferencia de *Urocyon* por la curvatura que presenta el talónido de los molares, ya que en *Vulpes* este tiende a curvarse en dirección distal (Hall, 1981; Gilbert, 1990; Hillson, 2005; Berkivitz & Shellis, 2018).

La mandíbula fue identificada por las piezas dentales, ya que presenta un diente carnasial con una hoja (protocono, paracono) prominente asociada con un metacono reducido y un talónido extenso en el extremo distal, se distingue de géneros como *Canis* y *Cuon* por el tamaño, además de que presenta un mayor espacio interdental entre los premolares. Se diferencia de *Urocyon* porque en este, la mandíbula tiende a ser recta, con un pequeño “escalón” en dirección de la rama mandibular, mientras que en *Vulpes* la base de la mandíbula presenta una curvatura en dirección de la rama mandibular (Hall, 1981; Gilbert, 1990; Hillson, 2005).

Familia Mustelidae Fischer, 1817

Género *Taxidea* Waterhouse, 1839

Taxidea sp.

Material referido: Húmero (11091) (Figura 64).

Descripción: El húmero está fragmentado de la parte proximal, no presenta la epífisis, de la zona distal está fragmentado del epicóndilo medial. El elemento es grueso en la parte proximal, constriñe un poco en el centro y vuelve a ampliarse hacia la zona distal. En vista craneal la cresta deltopectoral es ancha y se extiende hacia lateral; presenta una cresta supracondilar lateral amplia, ancha en el margen proximal adelgazando hacia el borde distal; la fosa radial es ligeramente triangular, profunda con un hueco en el centro; presenta un

foramen supracondilar profundo, estrecho, con su borde proximal ovalado y se inclina hacia el cuerpo del húmero; el cóndilo medial es plano, ancho, se proyecta más a distal y tiene un borde medial elevado y delgado; el cóndilo lateral es redondeado y corto. En vista caudal el margen distal de la cabeza es triangular, la cresta deltopectoral es ancha; presenta una cresta supracondilar amplia, con el margen anterior redondeado y se vuelve recto hacia distal; la fosa del olécranon es profunda y ovalada lateralmente; presenta un foramen supracondilar profundo ubicado más hacia lateral; los cóndilos son ligeramente planos, con un margen distal cóncavo; se proyecta una protuberancia en el epicóndilo medial que se extiende hacia distal.



Figura 64. Húmero derecho de *Taxidea* sp. A) vista craneal, B) vista caudal.

Diagnosis: El húmero fue asignado como *Taxidea* por la presencia de una cresta deltopectoral ancha extendida hacia lateral, lo que le da una apariencia robusta en la porción proximal, una cresta supracondilar amplia y extendida, con un borde proximal redondeado, un foramen supracondilar que en vista craneal es profundo, estrecho, con su borde proximal ovalado y se inclina hacia el cuerpo del húmero y por el epicóndilo medial proyectado fuertemente hacia distal. Se distingue de otros miembros de la familia Mustelidae por su tamaño y robustez, en particular es posible separarlo de la subfamilia Nutrinae porque en estos el húmero tiene una apariencia general más delgada, curva en vistas laterales y porque la cresta supracondilar tiene un margen proximal recto e inclinado y su foramen supracondilar es muy estrecho, mientras que en la subfamilia Ictonychinae la cresta supracondilar es más larga que ancha y su foramen supracondilar es poco o nada profundo. Se diferencia de la familia Procionidae porque en estos la cresta deltopectoral es más larga que ancha, está más dirigida hacia craneal, su cresta supracondilar es más delgada y tiende a tener un margen recto, en vista craneal el

foramen supracondilar es más estrecho y presenta una forma triangular (Shockey et al., 2007; France, 2009; Mecozzi et al., 2019; Salesa et al., 2020; Valencio & Govender, 2020).

7.3 Análisis de diversidad

Al realizar los análisis de disimilitud y determinar los cambios en la composición de las comunidades de microvertebrados, se comparó la diferencia de la capa I (Holoceno) respecto a las demás capas (Pleistoceno), utilizando el número mínimo de individuos como medida de abundancia, al disminuir la sobre estimación que puede dar el número total de restos, ya que diferentes fragmentos pueden pertenecer a uno o distintos huesos de un individuo.

Para la comparación de comunidades de todo el conjunto de microvertebrados (anfibios, reptiles, aves y mamíferos), los valores del índice de disimilitud de Bray-Curtis nos indican que existen diferencias en la composición, donde la capa holocénica I, difiere completamente de las capas pleistocénicas III (0.27), IV (0.25), V (0.20), X (0.23) y XXI (0.35). Estos valores se complementaron con el índice de disimilitud de Jaccard, revelando el mismo patrón, las capas pleistocénicas III (0.16), IV (0.15), V (0.11), X (0.13) y XXI (0.22) muestran cambios respecto a la capa I del holoceno (Figura 65).

El dendrograma realizado mediante el análisis de clúster (UPGMA), nos muestra una clara separación entre la capa holocénica (I) de las pleistocénicas, dentro de las cuales, las capas que tienen presencia de megafauna (III y IV) se encuentran agrupadas, teniendo una mayor similitud en la comunidad de microvertebrados (Figura 66).

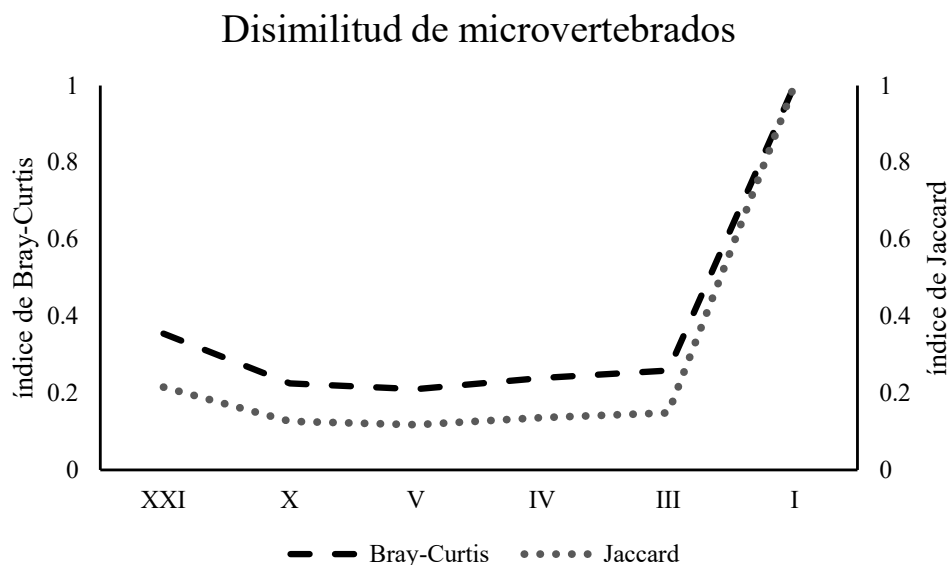


Figura 65. – Comparación de las comunidades de microvertebrados presentes en las capas estratigráficas, utilizando índices de disimilitud de especies con el número mínimo de individuos.

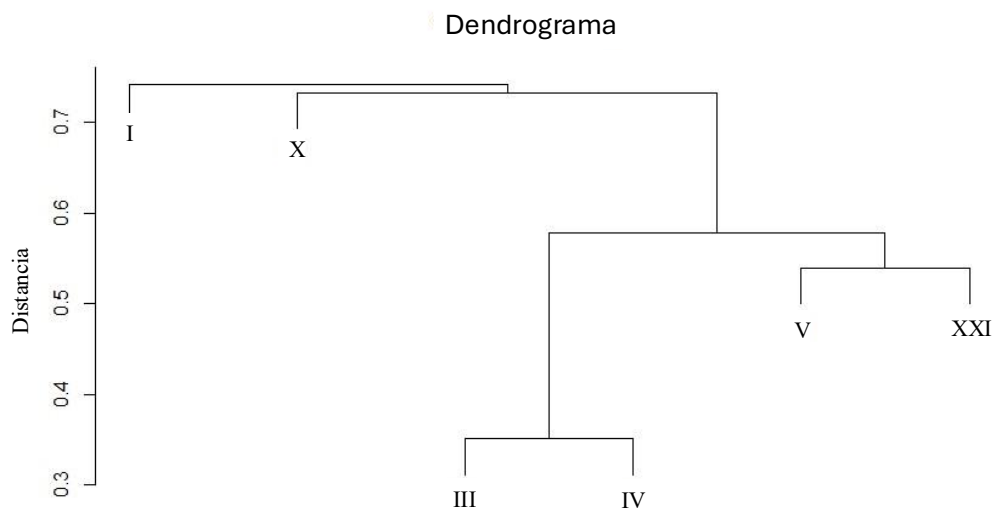


Figura 66. – Dendrograma que muestra el análisis de clúster aplicado a las comunidades de microvertebrados por capa estratigráfica, utilizando el número mínimo de individuos.

Al realizar una superposición del análisis de similitud de las comunidades de microvertebrados con los datos ambientales de los últimos 30 mil años, podemos notar que las diferencias entre la composición a través del tiempo responden a los constantes cambios de temperatura y precipitación de ese periodo (Figura 67), siendo la precipitación la más influyente en este tipo de ambientes lacustres.

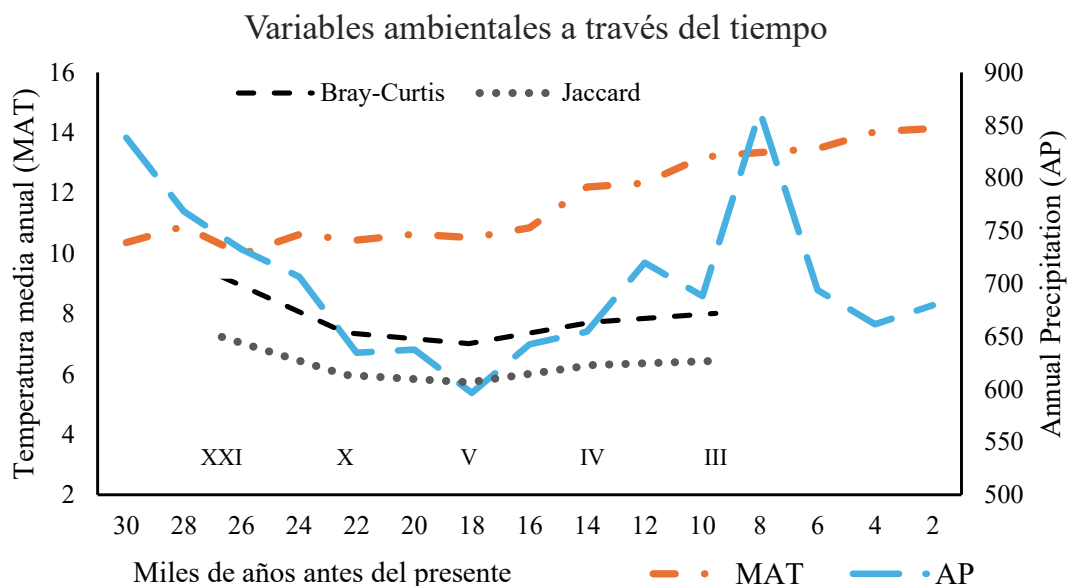


Figura 67. Variación de los parámetros climáticos durante los últimos 30 mil años y la respuesta en la composición de las comunidades de microvertebrados.

Se realizó un análisis de la disimilitud de comunidades por grupo taxonómico, donde los anfibios con el índice de Bray-Curtis, revelan diferencias en la composición comparando la capa I (1), con las capas III (0.44), IV (0.18), V (0.40), X (0.29) y XXI (0.40). El índice de Jaccard muestra resultados similares siendo la capa IV (0.10) la que presenta mayor diferencia (Figura 68). En ambos índices se ve representado que la capa V presenta mayor similitud con la holocénica.

El análisis de clúster realizado muestra que la capa X se separa completamente del resto, las capas III y IV se agrupan presentando una mayor similitud, al igual que las capa I y V, lo que nos podría indicar un cambio ambiental importante (Figura 69).

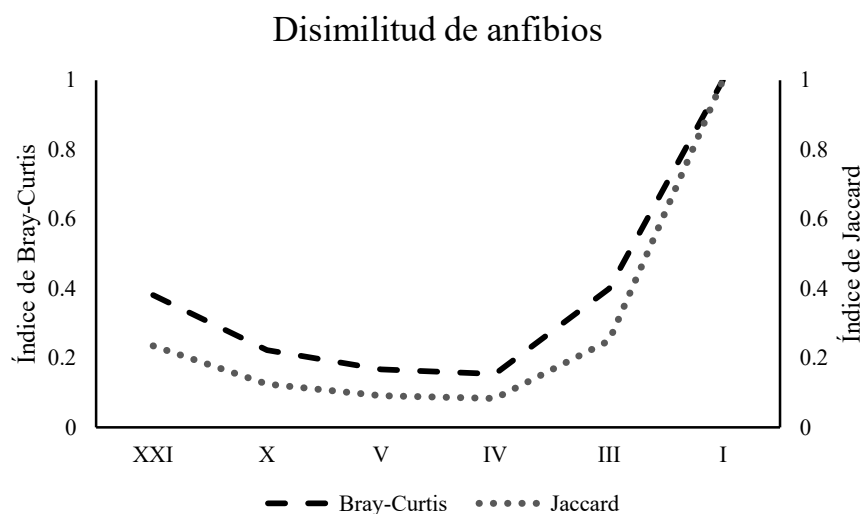


Figura 68. – Comparación de los anfibios presentes en las capas estratigráficas, utilizando índices de disimilitud de especies con el número mínimo de individuos.

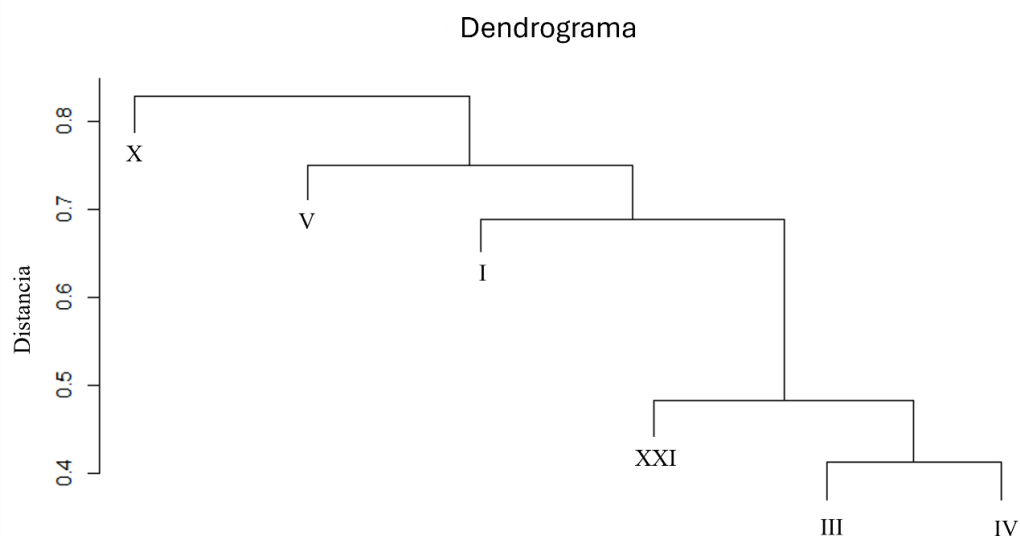


Figura 69. – Dendrograma que muestra el análisis de clúster aplicado a los anfibios por capa estratigráfica, utilizando el número mínimo de individuos.

Para los reptiles, los análisis de disimilitud utilizando los índices de Bray-Curtis y Jaccard, indican cambios en la composición de las comunidades comparando la holocénica con las pleistocénicas, donde si bien, la capa V presenta valores bajos, es la que muestra una mayor similitud a la capa I. De igual manera, revelan que la capa IV es muy diferente al resto, lo cual puede causarse a la poca presencia de reptiles en las capas con megafauna (Figura 70).

El dendrograma realizado mediante el análisis de clúster revela dos clados generales con las capas III y X más cercanas, seguidas de la capa XXI y la V alejándose de estas, mientras que las capas I y IV forman el segundo grupo (Figura 71).

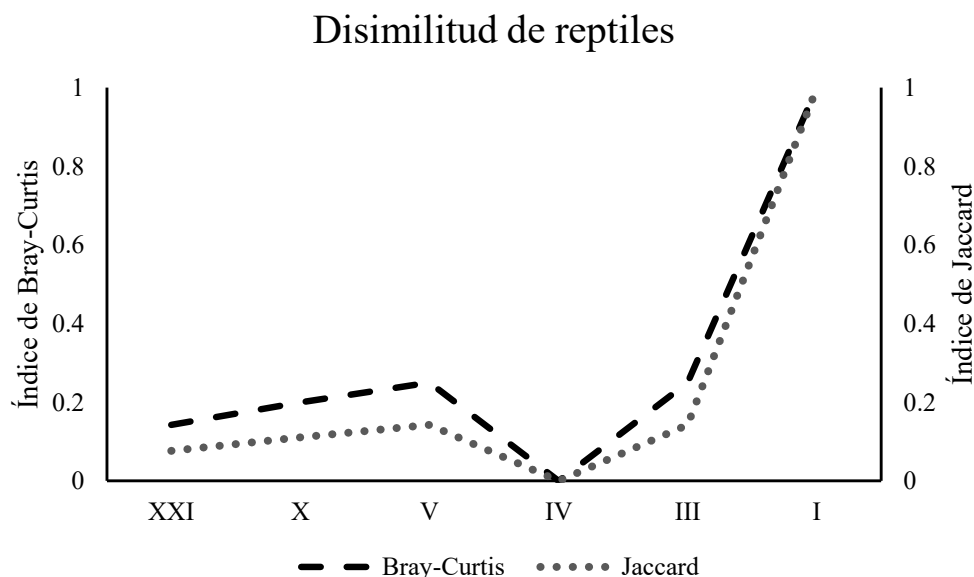


Figura 70. – Comparación de los reptiles presentes en las capas estratigráficas, utilizando índices de disimilitud de especies con el número mínimo de individuos.

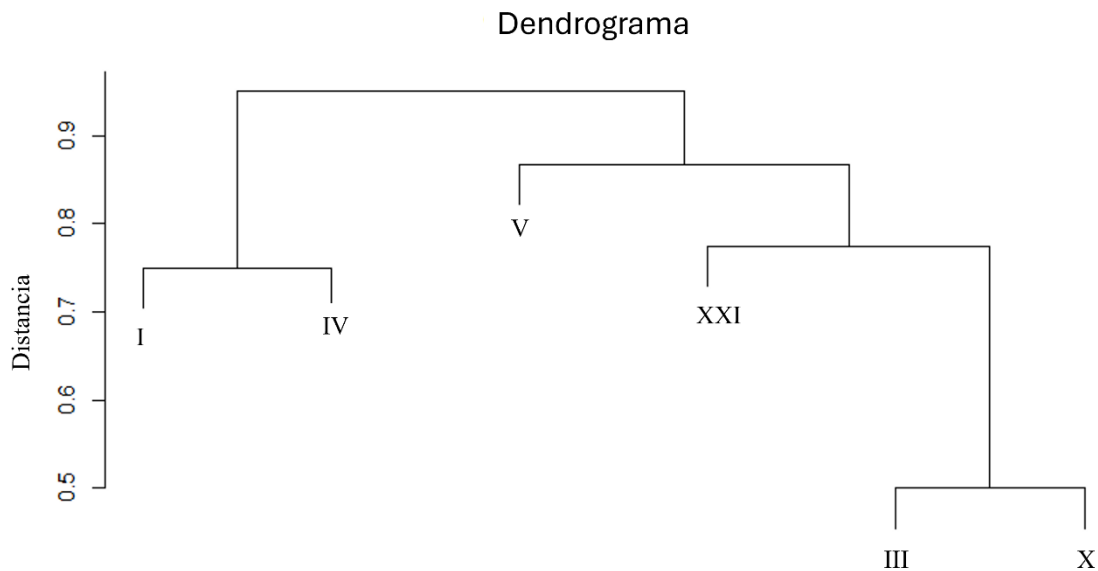


Figura 71. – Dendrograma que muestra el análisis de clúster aplicado a los reptiles por capa estratigráfica, utilizando el número mínimo de individuos.

Los análisis de disimilitud utilizando los índices de Bray-Curtis y Jaccard aplicado para las aves presentes en las capas estratigráficas, indican que las correspondientes al pleistoceno muestran diferencias al momento de compararla con la capa I holocénica, comportándose de manera semejante a los análisis realizados con todos los microvertebrados, lo cual podría deberse a que de los grupos presentes es el que más restos óseos tiene registrados. Destacando la capa V con índice de disimilitud Bray-Curtis de 0.20 y de Jaccard 0.11. (Figura 72).

El análisis de clúster muestra las dos temporalidades en las agrupaciones, la capa I alejada de las pleistocénicas, y dentro de estas, la capa X se separa del resto, mientras que las capas III y IV son las más cercanas, como puede verse en el dendrograma (Figura 73).

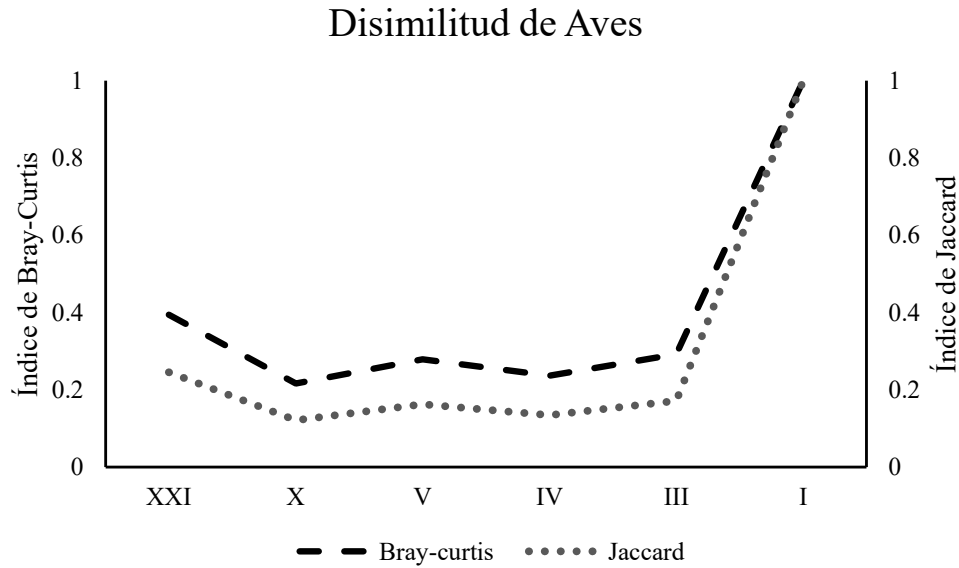


Figura 72. – Comparación de las aves presentes en las capas estratigráficas, utilizando índices de disimilitud de especies con el número mínimo de individuos.

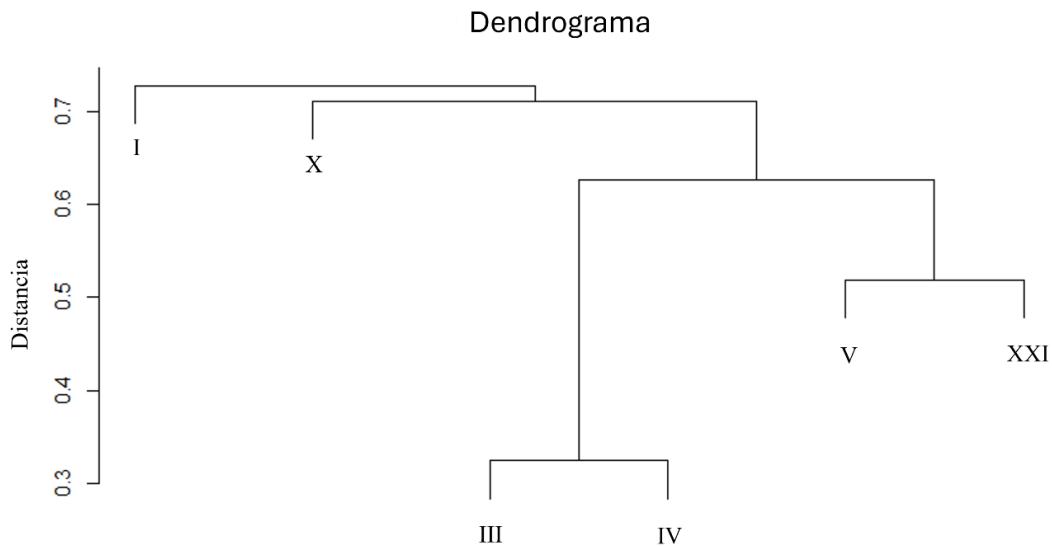


Figura 73. – Dendrograma que muestra el análisis de clúster aplicado a las aves por capa estratigráfica, utilizando el número mínimo de individuos.

Con los mamíferos, los índices de disimilitud nos revelan un patrón similar al análisis realizado con todos los microvertebrados, una capa I holocénica completamente diferente a las capas pleistocénicas, donde podemos destacar la capa III que presenta una mayor disimilitud, con un valor de Bray-Curtis de 0.20 y de Jaccard 0.11, y la capa XXI es la de mayor similitud a la I (Figura 74).

El análisis de clúster muestra dos clados, uno con la capa I (holocénica) con la X separadas del resto de las capas (pleistocénicas), dentro de las cuales, las capas XXI y V forman un grupo y está separada de las capas III y IV más cercanas (Figura 75).

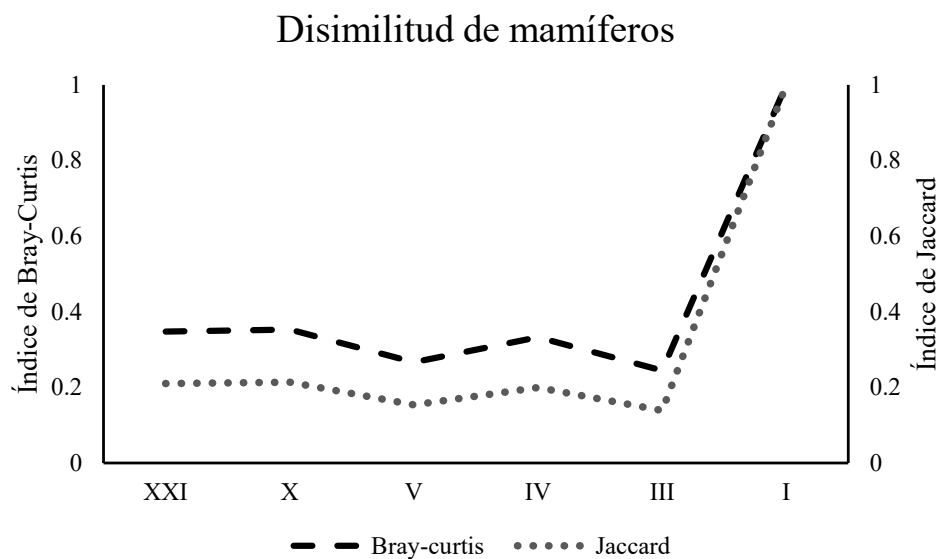


Figura 74. – Comparación de los mamíferos presentes en las capas estratigráficas, utilizando índices de disimilitud de especies con el número mínimo de individuos.

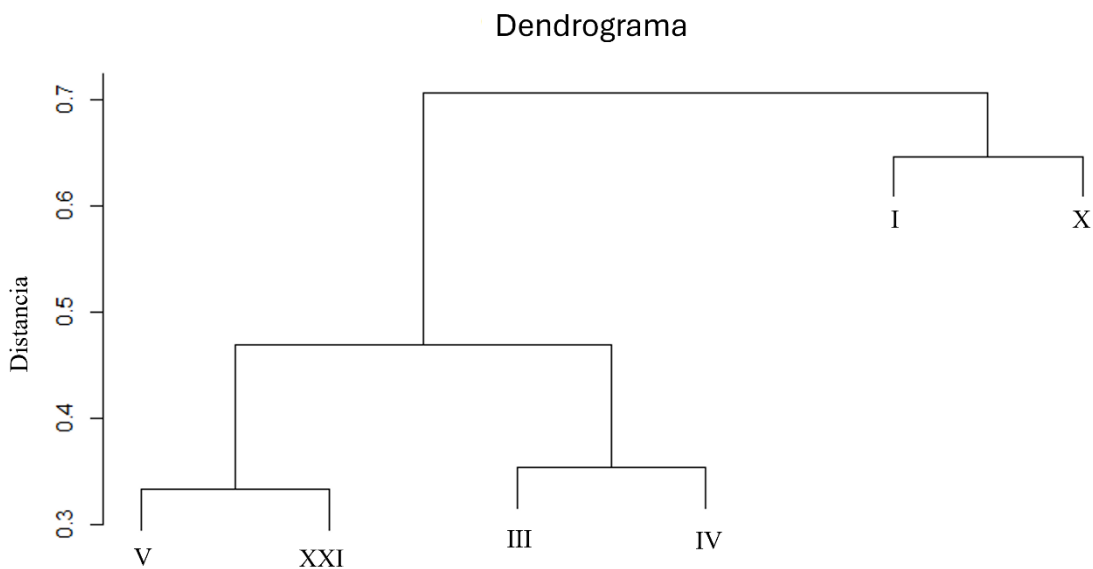


Figura 75. – Dendrograma que muestra el análisis de clúster aplicado a los mamíferos por capa estratigráfica, utilizando el número mínimo de individuos.

Basados en los datos ambientales, los taxones presentes durante este periodo, los análisis de disimilitud y clúster, podemos inferir el tipo de ecosistema presente para cada capa estratigráfica:

Capa XXI: Se tenía una temperatura no mayor a los 10 °C y una precipitación relativamente alta (800 mm), con la presencia de aves acuáticas, ajolotes y ranas, por lo que podemos asumir que el lago mantenía cierta estabilidad (volumen, extensión, profundidad), con una salinidad baja.

Capa X: La temperatura comienza a elevarse (11°C) y la precipitación desciende drásticamente (650 mm), por lo que comienza la desecación del noreste del paleolago, pero conservando un buen nivel para el desarrollo de las aves acuáticas y ajolotes. Esta capa es la que menor número de restos contiene, esto puede atribuirse al constante depósito de ceniza volcánica, ya que esta sección se encuentra entre dos capas de ceniza volcánica, dificultando la fosilización.

Capa V: Continúa el incremento de la temperatura, es el periodo con menor precipitación por lo que la desecación del lago llegaba a su punto crítico; debido a la presencia del ajolote (*Ambystoma mexicanum*) y algunas aves acuáticas suponemos que el lago aún contaba con reservas de agua suficientes y la salinidad aumentaba levemente.

Capa IV: La precipitación aumenta ligeramente, lo que le permitió al lago entrar en un periodo de recuperación y estabilidad, aunque ya presentaba niveles de salinidad considerables y un lago poco profundo, esto debido a la presencia de flamencos. En esta capa los mamíferos comienzan a estar mejor representados, por lo que se infiere, ya existían zonas secas que permitieron su desarrollo y que antes estaban cubiertas de agua.

Capa III: La temperatura continúa aumentando y la precipitación vuelve a decaer, debido a esta combinación los niveles de evaporación superaron la velocidad con la que se recuperaba el lago, lo que ocasionó que en la región predominara un clima seco, con un lago poco profundo y salado, corroborado por la presencia de taxones relacionados con estas condiciones como los flamencos, los sapos excavadores, las ratas canguro, las tortugas y zorros del desierto.

Capa I: Es el Holoceno, la temperatura continuó elevándose y la precipitación aumentó considerablemente, lo que provocó se extirparan los taxones relacionados con climas secos, posteriormente la precipitación cae drásticamente y la desecación del lago comienza hasta llegar a lo que se tiene actualmente. La microfauna encontrada representa a estos cambios, al igual que responden a la presencia humana en la región.

8. DISCUSIÓN

8.1 Diversidad dentro de la cuenca de México

La cuenca de México es el remanente de un antiguo paleolago de gran extensión que abarcaba los lagos de Zumpango y Xaltocan al norte, Texcoco en el centro y Chalco y Xochimilco al sur; con condiciones de temperatura y precipitación cambiantes que ocasionaron fluctuaciones en el volumen, profundidad, pH y extensión del cuerpo de agua presente durante el Pleistoceno y parte del Holoceno, cambiando entre un gran espejo de agua conectado a cuerpos menores y aislados (Caballero-Miranda, 1997), lo cual permitió el desarrollo de una amplia biodiversidad, la cual fue cambiando a través del tiempo dependiendo del momento climático por el que estuviera pasando la región.

Dentro de la cuenca de México la localidad paleontológica de Santa Lucía es la que presenta una mayor diversidad de microvertebrados, se reporta la presencia de 53 taxa, incluyendo seis anfibios, cinco reptiles, 28 aves y 14 mamíferos. Destacando la presencia de especies que actualmente no se encuentran en la zona, como *Ambystoma mexicanum*, *Gopherus*, *Dipodomys*, *Vulpes* y *Phoenicopterus*, lo que nos habla de condiciones ambientales pasadas diferentes a las actuales en el lago. Otro sitio dentro de la región que destaca es Tlapacoya, en el lago de Chalco al sur de la cuenca, donde se han reportado 32 taxa, dos anfibios, tres reptiles (Álvarez & Huerta, 1966), 16 aves (Brodcorp & Phillips, 1986) y 11 mamíferos (Álvarez, 1986). Es interesante el contraste de fauna entre el sur y el norte de este paleolago, ya que en Tlapacoya no se tiene la presencia de especies asociadas con climas secos y aguas salobres, lo que nos indica condiciones totalmente diferentes a lo que se encontró en Santa Lucía en el norte. El punto medio entre estas dos localidades es Texcoco, con el yacimiento paleontológico de Tocuila, si bien es el que menor número de taxa presenta con nueve, dos mamíferos pequeños, dos reptiles y cinco aves (Morett & Arroyo-Cabrales, 2001; Corona-M., 2003; Johnson *et al.*, 2012), la presencia de la especie *Phoenicopterus ruber* nos indica que el lago tendría cierta profundidad y salinidad que permitiera el desarrollo de esta especie. Por lo que, el lago de Texcoco podría haber sido la zona de transición entre las aguas salobres del norte del paleolago y las dulces en el sur de este.

En México existen pocos sitios paleontológicos que contengan una alta diversidad de taxones de microvertebrados; por lo general, estos se encuentran en contextos de cuevas como San Josecito al norte del país con 109 taxa, incluyendo 39 mamíferos, 11 herpetozoos y 59 aves (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2021) y al sur, la gruta de Loltún en la Península de Yucatán, con 122 taxa, 51 mamíferos (Arroyo-Cabrales & Álvarez, 2003), nueve herpetozoos (Cruz *et al.*, 2016) y 62 aves (Silva-Martínez *et al.* 2023; Chan *et al.*, 2024). Por lo que, el sitio fosilífero de Santa Lucía toma relevancia, ya que es de los primeros en reportar numerosos taxones de microvertebrados procedentes a un contexto lacustres de zona abierta y que no es una cueva.

8.2 Paleoecología y microvertebrados en México

Para la paleoecología resulta importante realizar trabajos integrales, como el presente estudio, que combina la taxonomía y ecología de los restos fósiles de microvertebrados, manejando abundancias para una reconstrucción paleoambiental. Si bien en México actualmente se han

incrementado los trabajos que utilizan a los microvertebrados como proxys para realizar reconstrucciones paleoambientales, la mayoría se enfoca en un grupo determinado, ya sean mamíferos pequeños (Cervantes-Barriga *et al.*, 2020; Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2024), herpetofauna (Cruz *et al.*, 2024_a, 2024_b) y en menor medida las aves (Cruz *et al.*, 2023_b). Estos estudios dan un primer vistazo hacia los ambientes del pasado, ya que los taxones individuales pueden no ser indicadores confiables por sí solos, arrojando distintas interpretaciones en una misma región (Cruz & Lindsey, 2024). Se ha demostrado que utilizar un ensamblaje más completo de microvertebrados (dos o más grupos) reduce la variación en la interpretación, por lo que se obtienen resultados más completos y confiables, acercándose a las condiciones necesarias para que las comunidades pudieran desarrollarse y no solamente se presente un grupo determinado (Tovar *et al.*, 2014; Cruz *et al.*, 2023_a; Cruz & Lindsey, 2024), debido a que la comunidad representa a un grupo que se encontró junto en un punto geográfico y período de tiempo específico, estando sujetas a las mismas condiciones ambientales (Cruz & Lindsey, 2024).

Observar las fluctuaciones en la composición de comunidades de microvertebrados a través del tiempo permite entender cómo respondió la biodiversidad a los constantes cambios ocurridos durante la transición Pleistoceno-Holoceno, demostrando la presencia de especies que actualmente no se encuentran representadas en la región, pérdida o ganancia de especies, cambios en la abundancia y la riqueza de las comunidades (Stewart, 2008; Blois *et al.*, 2010; Oswald & Steadman, 2015). Con la finalidad de integrar el conocimiento en modelos de conservación que ayuden a la preservación de las especies, en México este es el primer estudio realizado que se enfoca en el recambio de especies a través de diferentes estratos fosilíferos pertenecientes a distintas etapas del Pleistoceno-Holoceno con microvertebrados, con análisis cuantitativos, mostrando la presencia de taxones extirpados en la región, destacando que las especies responden a las fluctuaciones en parámetros ambientales y utilizando los patrones biogeográficos de los taxa analizados.

8.3 Variables ambientales y la estructura de las comunidades de microvertebrados

La sensibilidad de los lagos al clima muestra que son buenos centinelas del cambio climático global, ya que las propiedades físicas, químicas y biológicas de los lagos responden rápidamente a los cambios relacionados con las variaciones ambientales y pueden integrarlas en el paisaje y la atmósfera circundantes (Adrian *et al.*, 2009), influyendo así en los sistemas cercanos a estos. Si bien, los lagos son dependientes de los sistemas terrestres que lo rodean para que los atributos fisicoquímicos y ecológicos mantengan condiciones ecológicas en buen estado (Arriaga-Cabrera, 2000), los factores abióticos (temperatura y precipitación) son fundamentales al momento de organizar la biota de estos ecosistemas, puesto que son importantes impulsores de la estructura y el funcionamiento, así como de procesos ecológicos y evolutivos (Dodds *et al.*, 2019).

En nuestro estudio encontramos que los factores ambientales afectan la composición de las comunidades dentro del lago, siendo la precipitación el factor que tiene el mayor impacto en la estructura. Si bien, la temperatura proporciona un control indirecto de los procesos ecosistémicos a través de sus efectos sobre las tasas metabólicas y las condiciones anóxicas,

así como el equilibrio entre la evapotranspiración real y potencial (Dodds *et al.* 2019). La precipitación es determinante para los lagos, porque es la principal fuente de agua que alimentan estos sistemas, la cantidad y duración puede afectar en gran medida la disponibilidad del recurso, ya que se ha demostrado que niveles bajos repercute en la profundidad y extensión del mismo (Shuman & Donnelly, 2006), así como al acoplamiento de los nutrientes, influyendo en los patrones y grados de erosión del suelo, lo que afecta las propiedades químicas e hidráulicas, dando como resultado que estos factores pueden influir significativamente en la abundancia, diversidad y composición de las comunidades (Dodds *et al.*, 2019; Yang & Zhao, 2024).

8.4 Reconstrucción paleoambiental de la localidad paleontológica de Santa Lucía

La interpretación del conjunto de datos ambientales de los últimos 30,000 años (temperatura, precipitación) obtenidos de Paleoclim (Brown *et al.*, 2018) y taxones presentes para cada capa estratigráfica de la localidad paleontológica de Santa Lucía, nos permitió inferir el tipo de ambiente presente en la región para finales del Pleistoceno principios del Holoceno. Se infiere, cinco periodos que fueron moldeados por la precipitación en la región a través del tiempo. En las capas más antiguas se cuenta con una temporada de abundantes lluvias (Capa XXI), posteriormente un periodo seco (Capa X), luego un incremento moderado en la precipitación (Capa V), nuevamente una baja en las lluvias (Capas IV y III) y finalmente un incremento y descenso en estas (Capa I); ocasionando que el lago mostrara cambios fisicoquímicos y como consecuencia, que la diversidad de microvertebrados fuera fluctuante durante el Pleistoceno-Holoceno en Santa Lucía.

En la cuenca de México se han realizado reconstrucciones paleoambientales con distintos proxys para los últimos 35 mil años, en la zona centro que corresponde al lago de Texcoco, el polen indica primero un periodo húmedo (34,000 a 23,000 años antes del presente), seguido por una marcada temporada seca y de bajas temperaturas (22,000 a 14,400 años antes del presente) y posteriormente un incremento en la precipitación durante el finales del Pleistoceno al Holoceno temprano (Lozano-García & Ortega-Guerrero, 1998). Para la zona sur de la cuenca, en el lago de Chalco, utilizando diatomeas se muestra que el lago pasó primero por un periodo seco (34,000 a 23,000 años antes del presente), posteriormente uno con más lluvias (23,000 a 18,500 años antes del presente), nuevamente un periodo de poca precipitación (18,500 a 14,500 años antes del presente) y uno con abundantes lluvias hacia finales del Pleistoceno principios del Holoceno, encontrando una relación inversamente proporcional entre los niveles de salinidad del agua y precipitación en la región (Caballero-Mirando, 1997; Caballero *et al.*, 2019).

Si bien los resultados obtenidos en este trabajo concuerdan con las investigaciones previas en la cuenca, arriba mencionados, donde se conjuntan periodos de abundantes lluvias y de momentos más secos, es notable la diferencia en las condiciones fisicoquímicas y la composición de comunidades de cada sección del lago (norte, centro y sur). Estas diferencias pueden deberse a la orografía, ya que al estar rodeada de sistemas montañosos como la Sierra de Pachuca al norte, la Sierra Nevada al este, la Sierra de las Cruces al oeste, la Sierra de Chichinautzin al sur (Rodríguez & Ochoa, 1989; Gutiérrez *et al.*, 2005), y la Sierra de

Guadalupe, el lago se estrechó entre el lago de Xaltocan y Texcoco, provocando que el patrón general en las lluvias sea muy diferente, ya que estos sistemas montañosos influyen directamente en las características de la precipitación en la región (Vaheddoost & Aksoy, 2016).

Este tipo de estudios integrales son importantes ya que, debido a la reciente aceleración del cambio climático y su duro impacto en la diversidad de las especies (Mancini et al., 2024), ha hecho que utilizar información del pasado de la Tierra, para aplicarse en la conservación de las especies actuales vaya en aumento. Permitiendo explorar el comportamiento y respuesta de las especies y ecosistemas al cambio, en escalas de tiempo no disponibles para los investigadores de sistemas modernos, así como en condiciones climáticas que van más allá de las observaciones actuales. También, brinda una oportunidad para examinar el impacto humano en los ecosistemas debido a que el ser humano en Norte América llegó hace 13 000 años (Chatters *et al.*, 2014; Sánchez et al., 2014 Azevedo *et al.*, 2015). Finalmente, conocer cómo eran los ambientes del pasado y como la diversidad respondía a estos, puede permitirnos anticipar cambios futuros, generando estrategias que permitan inferir ciertos escenarios y tomar acciones en materia de conservación, gestión y restauración de las especies y los ecosistemas (Dillon *et al.*, 2022; Dillon & Pimiento, 2024; Wingard *et al.*, 2024).

9. CONCLUSIONES

Las comunidades de microvertebrados presentes durante el Pleistoceno, de la localidad paleontológica de Santa Lucía, muestran cambios evidentes en su estructura y composición a través de los distintos periodos de tiempo.

Se reporta la presencia de 53 taxa, incluyendo seis anfibios, cinco reptiles, 28 aves y 14 mamíferos. Destacando la presencia de especies que actualmente no se encuentran en la zona, como lo son *Ambystoma mexicanum*, *Gopherus*, *Dipodomys*, *Vulpes* y *Phoenicopterus*, lo que nos habla de lo cambiante que fue el lago.

Las aves acuáticas fueron el grupo más abundante y mejor representado durante los diferentes momentos por los que pasó el lago, indicando que había un cuerpo de agua presente.

La temperatura y precipitación presentes en los últimos 30,000 años fueron fluctuantes, teniendo así un impacto importante en la composición de las comunidades de los microvertebrados presentes en la localidad paleontológica de Santa Lucía, siendo la precipitación, la variable que parece moldeó la estructura de las comunidades de microvertebrados a través del tiempo.

Gracias a la asociación faunística de microvertebrados y su respuesta ante las fluctuaciones ambientales, principalmente con la precipitación, podemos inferir la historia del lago el cual era extenso, profundo y de agua dulce, y pasó a ser somero, salobre y con una marcada estacionalidad, con fluctuaciones ambientales que lo llevaron de climas fríos y secos a cálidos y húmedos.

10. REFERENCIAS

- Adrian, R., O'Reilly, C.M., Zagarese, H., Baines, S.B., Hessen, D.O., Keller, W., Livingstone, D.M., Sommaruga, R., Straile, D., Donk, E.V., Weyhenmeter, G.A., & Winder, M. (2009). Lakes as sentinels of climate change. *Limnology and oceanography*, 54(6,2), 2283-2297.
- Agnolin, F.L., Brissón, F.E., Soibelzon, E., Rodriguez, S.G., Soibelzon, L.H., Iacona, F., & Piazza, D., (2017). A new large Cathartidae from the Quaternary of Argentina, with a review of the fossil record of condors in South America. *Contribuciones del MACN*, 7, 1-16.
- Alcover, J.A., Pieper, H., Pereira, F., & Rando, J.C., (2015). Five new extinct species of rails (Aves: Gruiformes: Rallidae) from the Macaronesian Islands (North Atlantic Ocean). *Zootaxa*, 4057 (2), 151-190.
- Álvarez, T., (1969). Restos fósiles de mamíferos de Tlapacoya, Estado de México (Pleistoceno-Reciente). *Universidad de Kansas, Museo de Historia Natural*, 51, 93-112.
- Álvarez, T., & Huerta, P., (1974). Restos óseos de anfibios y reptiles de Tlapacoya IV, México. *Boletín del Instituto Nacional de Antropología e Historia*, 11, 37-42.
- Álvarez, T., (1986). Fauna pleistocénica., En: Lorenzo, J.L., Mirambell, L. (Eds.), 1986, *Tlapacoya: 35000 Años de Historia del lago de Chalco, México DF* (1, 205-206) Instituto de Antropología e Historia.
- Andrews, P., Nesbit Evans, E.M., (1983). Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. *Paleobiology*, 9, 289-307.
- Arriaga-Cabrera, L., Aguilar-Sierra, V., & Alcocer D., J., (2000). *Aguas continentales y diversidad biológica de México* (1). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Arroyo-Cabrales, J., & Álvarez, T. (2003). A preliminary report of the late Quaternary mammal fauna from Loltún Cave, Yucatán, México. *Ice age cave faunas of North America*, 262-272.
- Arroyo-Cabrales, J.; Johnson, E.; & Cruz, J.A., (2021). San Josecito Cave and Its Paleoecological Contributions for Quaternary Studies in Mexico. *Quaternary*, 4, 34.
- Arroyo-Cabrales, J., & Manzanilla-López, R., (2022). Giants & airplanes: mammoths at the airport in Mexico City. *Cranium*, 39, 30-39.
- Assumpção, A.C.A.D., & Ritter, M.N. (2025). Exploring the past to protect the future: an analysis of conservation paleobiology in South America. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 97(2), e20240641.
- Auffenberg, W., (1963). The fossil snakes of Florida. *Tulane Studies in Zoology*, 10, 131-216.
- Auffenberg, W., (1976). *The genus Gopherus (Testudinidae): pt. I. Osteology and relationships of extant species*, University of Florida.

Avendaño, A., Caballero, M., Ortega-Guerrero, B., & Lozano-García, S., (2023). Response of diatom assemblages to orbital-and millennial-scale climatic variability since the penultimate glacial maximum in the northern limit of the Neotropics. *Journal of Quaternary Science*, 1-17.

Azevedo, S., Bortolini, M.C., Bonatto, S.L., Hünemeier, T., Santos, F.R., & González-José, R. (2015). Ancient remains and the first peopling of the Americas: Reassessing the Hoyo Negro skull. *American Journal of Physical Anthropology*, 158(3), 514-521.

Baumel, J.J., King, A.S., Breazile, J.E., Evans, H.E., & Vanden-Berge, J.C., (1996). *Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium* (2, 23). The Natural Ornithological Club.

Berkovitz, B., & Shellis, P. (2018). *The teeth of mammalian vertebrates*. Academic Press.

Best, T.L., (1996). Mammalian species: *Lepus californicus*. *American Society of Mammalogist*, 530, 1-10.

Bever, G.S., (2005). Variation in the ilium of north American *Bufo* (Lissamphibia; Anura) and its implications for species-level identification of fragmentary Anuran fossil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25 (3), 548-560.

Blackburn, D.C., Roberts, L., Vallejo-Pareja, M.C., & Stanley, E.L., (2019). First record of the Anuran family Rhinophrynidae from the Oligocene of Eastern North America. *Journal of Herpetology*, 53 (4), 316-323.

Blain, H-A., (2009). Contribution de la paléoherpétofaune (Amphibia & Squamata) à la connaissance de l'évolution du climat et du paysage du Pliocène supérieur au Pléistocène moyen d'Espagne. *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, 16, 39-170.

Blain, H-A., Cruz, J.A., Jiménez-Arenas, J. M., Margari, V., & Roucox, K., (2018). Towards a Middle Pleistocene terrestrial climate reconstruction based on herpetofaunal assemblages from the Iberian Peninsula: State of the art and perspectives. *Quaternary Science Reviews*, 191, 167-188.

Blanco, F., Gómez-Cano, A.R., Cantalapiedra, J.L., Domingo, M.S., Domingo, L., Méndez, I., Flynn, L.J., & Hernández -Fernández, M., (2018). Differential responses of Miocene rodent metacommunities to global climatic changes were mediated by environmental context. *Scientific Reports*, 8, 2502.

Blois, J.L., McGuire, J.L., & Hadly, E.A., (2010). Small mammal diversity loss in response to late-Pleistocene climatic change. *Nature*, 465, 771-774.

Blois, J.L., & Hadly, E.A., (2009). Mammalian response to Cenozoic climate change. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 37, 181-208.

Blois, J.L., Zarnetske, P.L., Fitzpatrick, M.C., & Finnegan, S., (2013). Climate Change and the Past, Present, and Future of Biotic Interactions. *Science*, 341, 499-505.

- Boardman, G.S., & Schubert, B.W. (2011). First Mio-Pliocene salamander fossil assemblage from the southern Appalachians. *Palaeontologia Electronica*, 14(2), 16A.
- Bochenski, Z.M. (1994). The comparative osteology of grebes (Aves: Podicipediformes) and its systematic implications. *Acta zoologica cracoviensia*, 37(1), 191-346.
- Boev, Z.N., (2020). A Little Dabbling Duck (Anatini Vigors, 1825-Anseriformes Wagler, 1831) from the Late Miocene of Kremikovtsi (Bulgaria). *Bulletin of the Natural History Museum-Plovdiv*, 5, 25-31.
- Boles, W.E., (2010). A revision of C. W. De Vis' fossil cormorants (Aves: Phalacrocoracidae). *Records of the Australian Museum*, 62, 145-155.
- Bourlière, F., (1975). Mammals, small and large: The ecological implications of size. En Golley, F.B., Petrusevich, K., & Ryszkowski, L. (Eds.), *Small Mammals: Their Productivity and Population Dynamics (1-8)*, Cambridge University Press.
- Bradbury, J., (1986). Paleolimnología del lago de Chalco, México., En: Lorenzo, J.L., Mirambell, L. (Eds.), *Tlapacoya: 35000 Años de Historia del lago de Chalco, México DF*, (167-172), Instituto de Antropología e Historia.
- Bravo-Cuevas, V.M., Rivals, F., Priego-Vargas, J., (2017). Paleoecology ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ stable isotopes analysis) of a mammalian assemblage from the late Pleistocene of Hidalgo, central Mexico and implications for a better understanding of environmental conditions in temperate North America (18° – 36°N Lat.). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 485(1), 632–643.
- Brodcorp, P., & Phillips, A.R., (1986). Restos de aves., En: Lorenzo, J.L., Mirambell, L. (Eds.), 1986, *Tlapacoya: 35000 Años de Historia del lago de Chalco, México DF* (1, 205-206) Instituto de Antropología e Historia.
- Brown J.L., Hill., D.J., Dolan. A.M., Carnaval, A.C., & Haywood, A.M., (2018). PaleoClim, high spatial resolution paleoclimate surfaces for global land areas. *Scientific data*, 5, 1-9.
- Caballero-Miranda, M.E., (1997). Reconstrucción paleoclimática del lago de Chalco, México, durante el Último Máximo Glaciar-El registro de diatomeas entre 34,000 y 15,000 A.P. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 4 (1), 91-100.
- Caballero, M., Lozano-García, S., Ortega-Guerrero, B., & Correa-Metrio, A. (2019). Quantitative estimates of orbital and millennial scale climatic variability in central Mexico during the last~ 40,000 years. *Quaternary Science Reviews*, 205, 62-75.
- Camp, C.L., (1988). *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*, Stanford University Press.
- Candell, J.G., & Jackson, R.B., (2021). Ecosystem collapse and climate change., *Ecological Studies*, 241, 2-9.

- Castro-Pacheco, A., Castañeda, O.C., & Hidalgo, E.J. (2019). A new species of Sigmodontinae (Rodentia) from the late Hemphillian of central Mexico, and comments on the possible radiation of this group. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 36(3), 321-333.
- Cervantes-Barriga, R., Marín-Leyva, A.H., García-Zepeda, M.L., Ponce-Saavedra, J., Arroyo-Cabrales, J., Schaaf, P., Solís-Pichardo, G., Monterrubio-Rico, T., & Cano-Camacho, H., (2020). Taxonomy, diet and geographical provenance of fossil species of Sigmodon from west central Mexico during the late Pleistocene. *PalZ*, 95, 145–161.
- Chapman, J.A., & Willner, G.R., (1978). Mammalian spices: *Sylvilagus audubunii*. *American Society of Mammalogist*, 106, 1-4.
- Chapman, J.A., Hockman, J.G., & Ojeda, M.M., (1980). Mammalian spices: *Sylvilagus floridanus*. *American Society of Mammalogist*, 136, 1-8.
- Chan, P. T., Arroyo-Cabrales, J., Prieto-Torres, D.A., & Sánchez-González, L.A. (2024). The role of ecological niche conservatism in the evolution of bird distributional patterns in Mesoamerican seasonally dry forests. *Journal of Biogeography*, 51, 1213-1229.
- Chatters, J.C., Kennett, D.J., Asmerom, Y., Kemp, B.M., Polyak, V., Blank, A.N., Beddows, P.A., Reinhardt, E., Arroyo-Cabrales, J., Bolnick, D.A., Malhi, R.S., Culleton, B.J., Erreguerena, P.L., Rissol, D., Morell-Hart, S., & Stafford Jr, T.W. (2014). Late Pleistocene human skeleton and mtDNA link Paleoamericans and modern Native Americans. *science*, 344(6185), 750-754.
- Cohen, A., & Serjeantson, D., (1996). *A manual for the identification of Bird Bones from Archaeological Sites (2)*. Archetype Publications.
- Corona-M, E., (2003). The Pleistocene bird record of Mexico. *Acta zoologica cracoviensia*, 45, 293-306.
- Cruz, J.A., Arroyo-Cabrales, J., & Viñas-Vallverdú, R., (2009). Tortugas Fósiles del Pleistoceno Tardío de Santiago Chazumba, Oaxaca, *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 61, 225-232.
- Cruz, J.A., Arroyo-Cabrales, J., Reynoso, V.R., (2016). Reconstructing the paleoenvironment of Loltún Cave, Yucatán, Mexico, with Pleistocene amphibians and reptiles and their paleobiogeographic implications. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 33, 342-354.
- Cruz, J.A., Alarcón-D, I., Figueroa-Castro, D.M., & Castañeda-Posadas, C., (2020). Fossil pigmy rattlesnake inside the mandible of an American mastodon and use of fossil reptiles for the paleoclimatic reconstruction of a Pleistocene locality in Puebla, Mexico, *Quaternary International*, 574, 116-126.
- Cruz, J.A., Corona-M, E., Moreno-Flores, O., & Arroyo-Cabrales, J., (2022). El estudio de los microfósiles en Santa Lucía: Su importancia para la reconstrucción ecológica. *Suplemento Cultural El Tlacuache*. Instituto Nacional de Antropología e Historia. 1039, 1-9.

- Cruz, J.A.; Velasco, J.A.; Arroyo-Cabrales, J.; & Johnson, E., (2023_a). Paleoclimatic Reconstruction Based on the Late Pleistocene San Josecito Cave Stratum 720 Fauna Using Fossil Mammals, Reptiles, and Birds. *Diversity*, 15, 881.
- Cruz, J.A., Moreno-Flores, O., Corona-M, E., & Arroyo-Cabrales, J., (2023_b). The first American occurrence of Phoenicopteridae fossil egg and its palaeobiogeographical and palaeoenvironmental implications, *Historical Biology*, 36, 2051-2058.
- Cruz, J.A., Basanta, M., García-Castillo, M.G., Woolrich-Piña, G.A., & Parra-Olea, G., (2024_a). Amphibians Environmental Dependence and Their Use in Paleoecological Reconstructions. En Guerrero-Arenas, R., & Jiménez-Hidalgo, E., *Past Environments of Mexico* (253-271). Springer Geology.
- Cruz, J.A., Woolrich-Piña, G.A., Basanta, M., García-Castillo, M.G., & Parra-Olea, G., (2024_b). Reptiles as Palaeoenvironmental Proxies and Their Association with the Climate. En Guerrero-Arenas, R., & Jiménez-Hidalgo, E., *Past Environments of Mexico* (273-287). Springer Geology.
- Cruz, J.A., & Lindsey, E.L., (2024). Paleoclimatic reconstruction of the Late Pleistocene Talara Tar Seeps, Peru, using fossil reptiles, small mammals, and birds. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 638(11), 20-32.
- Cuenca-Bescós, G., Rofes, J., García-Pimienta, J., (2005). Environmental change across the Early–Middle Pleistocene transition: small mammalian evidence from the Trincheradolina cave, Atapuerca, Spain., En Head, M.J., Gibbard, P.L. (Eds.), *Early–Middle Pleistocene Transitions: The Land–Ocean Evidence.*, (247, 277–286). Geological Society.
- Czaplewski, N.J. (1987). Sigmodont rodents (Mammalia; Muroidea; Sigmodontinae) from the Pliocene (early Blancan) Verde Formation, Arizona. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7(2), 183-199.
- Czaplewski, N.J., Bailey, B.E., & Corner, R.G., (1999). Tertiary bats (Mammalia: Chiroptera) from Northern Nebraska. *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences*, 25, 83-93.
- Czaplewski, N.J., Morgan, G.S., & Martin, R.A., (2018). New Specimens of Pliocene Bats (Mammalia, Chiroptera, Vespertilionidae and Molossidae) from the Meade Basin, Kansas, USA. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38(2), e1430034.
- Delany, M.J., (1974). *The ecology of small mammals*. Edward Arnold, London.
- De Mendoza, R.S., Carril, J., Degrange, F.J., & Tambussi, C.P., (2024). Specialized diving traits in the generalist morphology of *Fulica* (Aves, Rallidae). *Scientific Reports*, 14, 13966.
- De Pietri, V.L., Costeur, L., Güntert, M., & Mayr, G. (2011). A revision of the Lari (Aves, Charadriiformes) from the early Miocene of Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(4), 812-828.

De Pietri, V.L., Güntert, M., & Mayr, G. (2013). A Haematopus-like skull and other remains of Charadrii (Aves, Charadriiformes) from the early Miocene of Saint-Gérard-le-Puy (Allier, France). *Paleornithological Research*, 93-101.

De Pietri, V.L., Mayr, G., & Scofield, R.P., (2020). Becassius Charadriioides, an early Miocene pratincole-like bird from France: with comments on the early evolutionary history of the Glareolidae (Aves, Charadriiformes). *PalZ*, 94(1), 107-124.

Díaz-Sibaja, R., Jiménez-Hidalgo, E., Ponce-Saavedra, J., García-Zepeda, M.L., (2018). A combined mesowear analysis of Mexican Bison antiquus shows a generalist diet with geographical variation. *Journal of Paleontology*, 92(6), 1130–1139.

Dietl, G. P. (2019). Conservation paleobiology and the shape of things to come. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1788), 20190294.

Dietl, G.P., Durham, S. R., Clark, C., & Prado, R. (2023). Better together: Building an engaged conservation paleobiology science for the future. *Ecological Solutions and Evidence*, 4(2), e12246.

Digimorph Staff. (2008). *Ambystoma tigrinum*. Digital Morphology. http://digimorph.org/specimens/Ambystoma_tigrinum/head/.

Dillon, E.M., Pier, J.Q., Smith, J.A., Raja, NB, Dimitrijević, D., Austin, E.L., Cybulski, J.D., De-Entrambasaguas, J., Durham, S.R., Grether, C.M., Haldar, H.S., Kocáková, K., Lin, C.-H., Mazzini, I., Mychajliw, A.M., Ollendorf, A.L., Pimiento, C., Regalado-Fernández, O.R., Smith, I.E., & Dietl, G.P. (2022). What is conservation paleobiology? Tracking 20 years of research and development. *Front. Ecol. Evol.* 10, 1031483.

Dillon, E.M., & Pimiento, C., (2024). Aligning palaeobiological research with conservation priorities using elasmobranchs as model. *Paleobiology*, 10 (10), 1-20.

Dodds, W. K., Bruckerhoff, L., Batzer, D., Schechner, A., Pennock, C., Renner, E., Tromboni, F., Bigham, K., & Grieger, S. (2019). The freshwater biome gradient framework: predicting macroscale properties based on latitude, altitude, and precipitation. *Ecosphere*, 10(7), e02786.

Dowsett, H., Jacobs, P., & de Mutsert, K. (2022). Using paleoecological data to inform decision making: A deep-time perspective. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 972179.

El-Ghazali, H.M., Abdelbaset-Ismail, A., Goda, N.I., & Aref, M., (2023). Morphological, radiographic, three-dimensional computed tomographic, and histological features of the primary upstroke and downstroke muscles and bones in the domestic duck (*Anas platyrhynchos domesticus*) and the cattle egret (*Bubulcus ibis*, Linnaeus, 1758), reflecting the evolutionary transition towards the irreversible flightlessness. *BMC Veterinary Research*, 19(1), 133.

Ferrusquía-Villafranca, I., Pérez-Crespo, V.A., Ruiz-González, J.E., Martínez-Hernández, E., & Morales-Puente, P., (2017). The diet of *leptomeryx* sp. From the Late Eocene Yoloméscstl

Formation, NW Oaxaca, Sierra Madre del Sur Morphotectonic Province, SE México and its palaeoecological significance. *Geological Magazine*, 155, 1-6.

Field, D.J., Lynner, C., Brown, C., & Darroch, S.A. (2013). Skeletal correlates for body mass estimation in modern and fossil flying birds. *PLoS One*, 8(11), e82000.

Flores-Díaz, A., (1986). Fluctuaciones del lago de Chalco, desde hace 35 mil años al presente., En Lorenzo, J.L., Mirambell, L. (Eds.), *Tlapacoya: 35000 Años de Historia del lago de Chalco, México DF* (109-156). Instituto de Antropología e Historia.

Fordham, D.A., Jackson, S.T., Brown, S.C., Huntley, B., Brook, B.W., Dahl-Jensen, D., Thomas, M., Gilbert, P., Otto-Bliesner, B.L., Svensson, A., Theodoridis, S., Wilmschurst, J.M., Buettel, J.C., Canteri, E., McDowell, M., Orlando, L., Pilowsky, J., Rahbek, C., & Nogues-Bravo, D. (2020). Using paleo-archives to safeguard biodiversity under climate change. *Science*, 369, 56-54.

Fostowicz-Frelik, L. (2007). The hind limb skeleton and cursorial adaptations of the Plio-Pleistocene rabbit *Hypolagus beremendensis*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 52(3), 447-476.

France, D.L., (2009). *Human and nonhuman bone identification: A color atlas*. Crc Press.

García-Ibaibarriaga, N.G., Suárez-Bilbao, A., Ordiales Castrillo, A., Murelaga Bereicua, X., (2015). Estudio de los microvertebrados del Pleistoceno superior de la cueva de Bolinkoba (Abadiño, Bizkaia). *Kobie Serie Anejo*, 6, 113-120.

García-Ibaibarriaga, N.G., (2018). Evolución de los estudios de los microvertebrados en la arqueología del Cuaternario en la península Ibérica. *Kobie Serie Anejo*, 18, 161-168.

Gilbert, B.M., Martin, L.D., & Savage, H.G., (1996). *Avian Osteology*. Missouri Archaeological Society.

González-Quintero, L., (1986). Análisis polínicos de los sedimentos. En Lorenzo, J.L., Mirambell, L. (Eds.), *Tlapacoya: 35000 Años de Historia del lago de Chalco, México DF* (157-166). Instituto de Antropología e Historia.

Göhlich, U.B., & Mourer-Chauviré, C., (2010). A new cormorant-like bird (Aves: Phalacrocoracoidea) from the Early Miocene of RauscherOd (Southern Germany). *Records of the Australian Museum*, 62, 61-70.

Guerrero-Arenas, R., & Jiménez-Hidalgo, E., (2024). *Past Environments of Mexico*. Springer Geology.

Gutiérrez, M.T, González, J.S., & Zamorano, J.J., (2005). *La cuenca de México y sus cambios demográfico-espaciales* (1). Instituto de Geología, UNAM.

Guzmán-Santiago, J.C., Santos-Posadas, H., Ángeles-Pérez, G., Vargas-Larreta, B., Gómez-Cárdenas, M., Rodríguez-Ortiz, G., & Corona-Núñez, R.O., (2024). Efecto del cambio

climático en la distribución de las especies de clima templado en Oaxaca, México. *Botanical Sciences*, 102(1), 39-53.

Gruwier, B., (2024). Some morphometric criteria for the identification of small wader remains (Recurvirostridae, Haematopodidae, Charadriidae, Scolopacidae) from archaeological sites in continental Northwestern Europe. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 16(7), 98.

Hall, E.R., (1981). *The mammals of North America* (1, 2). John Wiley & Sons, Inc.

Harris, A. H. (1984_a). Neotoma in the late Pleistocene of New Mexico and Chihuahua. *Special Publications, Carnegie Museum of Natural History*, 8, 164-178.

Harris, A. H. (1984_b). Two new species of late Pleistocene woodrats (Cricetidae: Neotoma) from New Mexico. *Journal of Mammalogy*, 65(4), 560-566.

Heusner, A.A., (1991). Size and power in mammals, *Journal of Experimental Biology*, 160, 25-54.

Hillson, S., (2005). *Teeth* (2). Cambridge University Press.

Holman, J. A., (1995). *Pleistocene Amphibians and Reptiles in North American*. Oxford University Press.

Holman, J. A., (2000). *Fossil Snakes of North America*. Indiana University Press.

Holman, J. A., (2003). *Fossil Frogs and Toads of North America*. Indiana University Press.

Holman, J. A., (2006). *Fossil Salamanders of North America*. Indiana University Press.

Hume, J.P. (2019). Systematics, morphology and ecology of rails (Aves: Rallidae) of the Mascarene Islands, with one new species. *Zootaxa*, 4626(1), 1-107.

International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature, (2017). *Nomina Anatomica Veterinaria* (6). Editorial Committee MO.

Jackson, S.T., Betancourt, J.L., Booth, R.K., & Gray, S.T., (2009). Ecology and the ratchet of events: Climate variability, niche dimensions, and species distributions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 19685-19692.

Jasinski, S.E., (2018). A new slider turtle (Testudines: Emydidae: Deirochelyinae: Trachemys) from the late Hemphillian (late Miocene/early Pliocene) of eastern Tennessee and the evolution of the deirochelyines. *PeerJ*, 6, 2-92.

Jiménez-Hidalgo, E., Díaz-Sibaja, R., & Bravo-Cuevas, V., (2024). Mammals as Paleoenvironmental Proxies. En Guerrero-Arenas, R., & Jiménez-Hidalgo (eds), E., *Past Environments of Mexico* (289-323). Springer Geology.

John, M.A., Mamde, C.S., Baba, O.K., & Rohankar, R.U., (2014). Anatomical studies on sternum of pigeon hawk (Falco columbarius). *Indian Journal of Poultry Science*, 49(2), 231-233.

- Johnson, E., J. Arroyo-Cabrales & L. Morett, (2012). Mammoth bone technology at Tocuila in the Basin of Mexico. En K. Seetah & B. Gravina (eds), *Bones for Tools – Tools for Bones: the Interplay Between Objects and Objectives* (97-113). Cambridge: McDonald Institute for Archaeological Research.
- Keeffe, R., & Blackburn, D.C. (2020). Comparative morphology of the humerus in forward-burrowing frogs. *Biological Journal of the Linnean Society*, 20, 1.13.
- Kelley, P.H., & Dietl, G.P. (2022). Core Competencies for Training Conservation Paleobiology Students in a Wicked World. *Front. Ecol. Evol.* 10(85), 10-14.
- Koenigswald, W.V., Anders, U., Engels, S., Schultz, J.A., & Ruf, I. (2010). Tooth morphology in fossils and extant Lagomorpha (Mammalia) reflects different mastication patterns. *Journal of Mammalian Evolution*, 17, 275-299.
- Kowalewski, M., Nawrot, R., Scarponi, D., Tomašových, A., & Zuschin, M. (2023). Marine conservation paleobiology: What does the late Quaternary fossil record tell us about modern-day extinctions and biodiversity threats? *Cambridge Prisms: Extinction*, 1, e24.
- LaDuke, T.C. (1991). *The Fossil Snakes of PIT 91, Rancho La Brea, California*. Contributions in Science.
- Ledesma, D.T., Ayala, A., & Kemp, M.E. (2022). Morphometric analyses of the vertebrae of *Ambystoma* (Tschudi, 1838) and the implications for identification of fossil salamanders. *Journal of Morphology*, 283(5), 653-676.
- Ledesma, D.T., Scarpetta, S.G., Jacisin III, J.J., Meza, A., & Kemp, M.E., (2024). Identification of Late Pleistocene and Holocene fossil lizards from Hall's Cave (Kerr County, Texas) and a primer on morphological variation in North American lizard skulls. *Plos one*, 19(8), e0308714.
- Legendre, P., & Legendre, L. (1998). Numerical Ecology. Developments in Environmental Modelling, 20, 870.
- Legler, J. M., & Vogt, R. C. (2013). *The turtles of Mexico: Land and freshwater forms*. University of California Press, Los Angeles.
- Lozano-García, Ma. D. S., & Ortega-Guerrero, B. (1998). Late Quaternary environmental changes of the central part of the Basin of Mexico; correlation between Texcoco and Chalco basins. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99, 77-93.
- Lyman, R. L. (1994). Relative Abundances of Skeletal Specimens and Taphonomic Analysis of Vertebrate Remains. *PALAIOS*, 9, 288–298.
- Mancini, G., Santini, L., Cazalis, V., Akcakaya, H.R., Lucas, P.M., Brooks, T.M., Foden, W., & DiMarco, M. (2024). A standard approach for including climate change responses in IUCN Red List assessments. *Conservation Biology*, 38 (3), 14227.

Marín-Leyva, A.H., De Miguel, D., García-Zepeda, M.L., Ponce-Saavedra, J., Arroyo-Cabral, J., Schaaf, P., Alberdi, M.T. (2016). Dietary adaptability of Late Pleistocene Equus from West Central Mexico. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 441, 748–757.

Marín-Leyva, A.H., Mainou, L., Pérez-Crespo, V.A. *et al.*, (2021). The life story of a gomphothere from east-central Mexico: a multidisciplinary approach. *Journal of South American Earth Sciences*, 111, 103442.

Martin, E.M., Young, J.W., Fellmann, C.D., Kraatz, B., & Sherratt, E. (2022). Anatomical correlates of cursoriality are compromised by body size and propensity to burrow in a group of small mammals (Lagomorpha). *Evolutionary Biology*, 49(4), 464-481.

Mather, E.K., Lee, M.S., Camens, A.B., & Worthy, T.H. (2023). A giant raptor (Aves: Accipitridae) from the Pleistocene of southern Australia. *Journal of Ornithology*, 164 (3), 499-526.

Mayr, G. (2011). The phylogeny of charadriiform birds (shorebirds and allies)-reassessing the conflict between morphology and molecules. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161(4), 916-934.

Mayr, G., & Smith, T., (2019). New Paleocene bird fossils from the North Sea Basin in Belgium and France. *Geologica Belgica*, 22 (1-2), 35-46.

Mayr, G., & Kitchener, A. C. (2023). Early Eocene fossils elucidate the evolutionary history of the Charadriiformes (shorebirds and allies). *Journal of Paleontology*, 97(4), 941-955.

Massonne, T., Böhme, M., & Mayr, G. (2022). A tarsometatarsus from the upper Eocene Na Duong Basin—the first Palaeogene fossil bird from Vietnam. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology*, 46(3-4), 291-296.

Mecozzi, B., Coppola, D., Lurino, D.A., Sardella, R., & Marinis, A.M. (2019). The late Pleistocene European badger meles from Grotta Laceduzza (Brindisi, Apulia, Southern Italy): the analysis of the morphological and biometric variability. *The Science of Nature*, 106, 13.

Meijer, H.J., Due, R.A., Sutikna, T., Saptomo, W., Wasisto, S., Tocheri, M.W., & Mayr, G. (2017). Late Pleistocene songbirds of Liang Bua (Flores, Indonesia); the first fossil passerine fauna described from Wallacea. *PeerJ*, 5, e3676.

Meylan, P.A. (2000). *Hesperotestudo* (Testudines: Testudinidae) from the Pleistocene of Bermuda, with comments on the phylogenetic position of the genus., *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128, 51-76.

Molnar, J.L., (2021). Variation in articular cartilage thickness among extant salamanders an implication for limb function in stem tetrapods. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 671006.

- Monsarrat, S., Jarvie, S., & Svenning, J.C. (2019). Anthropocene refugia: integrating history and predictive modelling to assess the space available for biodiversity in a human-dominated world. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 374(1788), 20190219.
- Moreno, C.E., (2001). *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T-Manuales y Tesis SEA.
- Morett, L.A., & Arroyo-Cabrales, J., (2001). *El yacimiento paleontológico de Tocuila*. Instituto Nacional de Antropología e Historia.
- MorphoSource. (2025). *Media 000089243: skull Ambystoma mexicanum*. <https://www.morphosource.org/concern/media/000089243?locale=en>.
- Mosto, M.C., & Tambussi, C.P., (2013). Qualitative and quantitative analysis of talons of diurnal bird of prey. *Anatomia, Histologia, Embryologia*, (43), 6-15.
- Olsen, S.J. (1964). *Mammal remains from archaeological sites* (56, 1). Peabody Museum Cambridge.
- Olsen, S.J. (1968). *Fish, Amphibian and Reptile Remains from Archaeological Sites*. Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University.
- Olsen, S.J. (1979). *Osteology for the Archaeologist*. Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University.
- Olson, S.L., (1994). Early Pliocene Grebes, Button-Quail, and Kingfishers from South-Western Cape Province, South Africa (Aves: Podicipedidae, Turnicidae, Halcyonidae). *Annals of the South African Museum*, 104 (4), 47-61.
- Osiak-Wicha, C., Tomaszewska, E., Muszyński, S., Flis, M., Świetlicki, M., & Arciszewski, M.B., (2024). Comparative Analysis of Morphometric, Densitometric, and Mechanical Properties of Skeletal Locomotor Elements in Three Duck Species (Anatidae: Anatinae). *Animals*, 14(15), 2191.
- Oswald, J.J., & Steadman, D.W., (2015). The changing and distribution of dry forest passerine birds in northwestern Peru since the last ice age. *American Ornithologist's Union*, 132, 836-862.
- Panyutina, A., Korzun, L., Kuznetsov, A., (2015). Forelimb Morphology of Bats. En *Flight of Mammals: From Terrestrial Limbs to Wings*. Springer
- Payne, R.B., & Risley, C.J., (1976). *Systematic end evolution relationships among the Heron (Ardeidae)*. Museum of zoology, University of Michigan.
- Pérez-Crespo, V.A., Arroyo-Cabrales, J., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., & Otero, F.J., (2016). Diet and habitat of mesomammals and megamammals from Cedral, San Luis Potosí, México. *Geological Magazine*, (155), 1-11.
- Pérez-Crespo, V. A., Arroyo-Cabrales, J., Cienfuegos-Alvarado, E., Rodríguez-Franco, S., Ortiz-Reyes, C.Y., & Otero, F.J., (2023). Feeding habits of Columbian mammoths

(*Mammuthus columbi*) from Santa Lucía IV (Late Pleistocene), State of México, México: Stable isotopes analyses. *Journal of South American Earth Sciences*, 123, 104234.

Peterson, A.T., Soberón, J., Pearson, R.G., Anderson, R.P., Martínez-Meyer, E., Nakamura, M., & Bastos-Araújo, M., (2011). *Ecological Niches and Geographic Distributions (49)*, Monographs in Population Biology.

PNUD México-INECC. (2016). *Evaluación de impactos del cambio climático sobre algunas especies relevantes de las islas de México*. Proyecto 86487 “Plataforma de Colaboración sobre Cambio Climático y Crecimiento Verde entre Canadá y México”. 43 pp. Carolina Ureta Sánchez. México.

Pozo-Montuy, G., Camargo-Sanabria, A.A, Cruz-Canuto, I., Leal-Aguilar, K., & Mendoza, E., (2019). Análisis espacial y temporal de la estructura de la comunidad de mamíferos medianos y grandes de la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, en el sureste mexicano. *Revista Mexicana de la Biodiversidad*, 90, 27-31.

Pugener, L.A., & Maglia, A.M., (2009). Developmental evolution of the Anuran sacro-urostylic complex. *South American Journal of Herpetology*, 4(3), 193-209.

Reilly, S.M., & Jorgensen, M.E., (2011). The evolution of jumping in frogs: Morphological evidence for the basal Anuran locomotor condition and the radiation of locomotor system in crow group Anurans. *Journal of Morphology*, 272, 149-168.

Rodríguez, C.R., & Ochoa, A.C., (1989). Estudio geoelectrico del sistema acuífero de la Cuenca de México. *Geofísica Internacional*, 28 (2), 191–205.

Rodríguez-Franco, S., Pérez-Crespo, V.A., Barrón-Ortiz, C.I., Córdoba-Barradas, L., & Arroyo-Cabrales, J., (2023). Dental mesowear analysis of the Columbian mammoth (*Mammuthus columbi*) from Tultepec, Estado de México, México. *Journal of South American Earth Sciences*, 125, 104320.

Royer A, Montuire S, Legendre S, Discamps E, Jeannet M, Lécuyer C (2016). Investigating the Influence of Climate Changes on Rodent Communities at a Regional-Scale (MIS 1-3, Southwestern France). *PLoS ONE*, 11, 0145600.

Royer, A., B.A. García Yelo, R. Laffont, & Hernández-Fernández, M., (2020). New bioclimatic models for the quaternary palaeartic based on insectivore and rodent communities, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 560, 110040.

Rowe, R. J., & Terry, R. C. (2014). Small mammal responses to environmental change: integrating past and present dynamics. *Journal of Mammalogy*, 95, 1157-1174.

Salesa, M.J., Siliceo, G., Antón, M., Fabre A., C. & Pastor, J.F. (2020). Functional inferences on the long bones of *Ischyriactis zibethoides* (Blainville, 1841) (Carnivora, Mustelidae) from the middle Miocene locality of Sansan (Gers, France). En Bonis L. de & Werdelin L. (eds), *Memorial to Stéphane Peigné: Carnivores (Hyaenodonta and Carnivora) of the Cenozoic* (42 (1): 1-16). Geodiversitas.

Sánchez, G., Holliday, V.T., Gaines, E.P., Arroyo-Cabrales, J., Martínez-Tagüena, N., Kowler, A., Lange, T., Hodgins, G.L.W., Mentzer, S.M., & Sanchez-Morales, I. (2014). Human (Clovis)–gomphothere (*Cuvieronius* sp.) association ~ 13,390 calibrated yBP in Sonora, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(30), 10972-10977.

Sánchez-López, L., Fagoaga, A., Ruiz-Sánchez, F.J., (2023). Inferencias paleoclimáticas con micromamíferos fósiles: El plioceno del Barranc del Gormaget y el pleistoceno del Salt (Alcoy). *Revista de divulgación paleontológica y de las ciencias asociadas*, 15, 4-14.

Sánchez, M.S., & Carrizo, L.V., (2021). Forelimb bone morphology and its association with foraging ecology in four families of Neotropical bats. *Journal of Mammalian Evolution*, 28(1), 99-110.

Sese, C., (1991). Interpretación paleoclimáticas de las faunas de micromamíferos del Mioceno, Plioceno y Pleistoceno de la cuenca de Guardix-Baza (Granada, España). *Estudios Geológicos*, 47, 73-83.

Silva-Martínez, A. F., Zúñiga-Vega, J.J., Arroyo-Cabrales, J., & Sánchez-González, L.A. (2023). Changes in body size in some bird species from the Yucatán peninsula since the Late Pleistocene. *International Journal of Osteoarchaeology*, 33(4), 619–630.

Sinitsa, M.V., Virág, A., Pazonyi, P., & Knitlová, M., (2019). Redescription and phylogenetic relationships of *Spermophilus citelloides* (Rodentia: Sciuridae: Xerinae), a ground squirrel from the Middle Pleistocene – Holocene of Central Europe. *Historical Biology*, 33, 19-39.

Shockey, B.J., Croft, D.A., & Anaya, F., (2007). Analysis of function in the absence of extant functional homologues: a case study using mesotheriid notoungulates (Mammalia). *Paleobiology*, 33 (2), 227-247.

Shufeldt, R.W., (1909). *Osteology of Birds*. New York State Museum.

Shuman, B., & Donnelly, J.P., (2006). The influence of seasonal precipitation and temperature regimes on lake levels in the northeastern United States during the Holocene. *Quaternary Research*, 65, 44-56.

Smith, J.D., (1972). *Systematics of the chiropteran family Mormoopidae*. University of Printing Service.

Steadman, D.W., & MacFadden, B.J., (2016). A large eagle (Aves, Accipitridae) from the early Miocene of Panama. *Journal of Paleontology*, 90, 1012-1015.

Steadman, D.W., Almonte-Milan, J.A., & Mychajliw, A.M., (2019). An extinct eagle (Aves: Accipitridae) from the Quaternary of Hispaniola. *Journal of Raptor Research Foundation*, 53, 319-333.

Stegner, M. A. (2016). Stasis and change in Holocene small mammal diversity during a period of aridification in southeastern Utah. *The Holocene*, 26, 1005-1019.

Stegner, M. A., & Holmes, M., (2016). Using palaeontological data to assess mammalian community structure: Potential aid in conservation planning. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 372, 138-146.

Stewart, J.R., (2008). The progressive effect of the individualistic response of species to Quaternary climate change: an analysis of British mammalian faunas. *Quaternary Science Reviews*, 27, 2499-2508.

Suárez, W., & Olson, S.L. (2020). A new fossil vulture (Cathartidae: Cathartes) from Quaternary asphalt and cave deposits in Cuba. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, 140 (3), 335-343.

Tihen, J.A., (1958). Comments on the Osteology and Phylogeny of Ambystomatid Salamanders. *Bulletin of the Florida State Museum*, 3, 51.

Tissier, J., Rage, J.C., Boistel, R., Fernandez, V., Pollet, N., Garcia, G., & Laurin, M. (2016). Synchrotron analysis of a 'mummified' salamander (Vertebrata: Caudata) from the Eocene of Quercy, France. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 177(1), 147-164.

Tomé, C.P., Whiteman-Jennings, W., & Smith, F.A. (2020). The relationship between molar morphology and ecology within Neotoma. *Journal of Mammalogy*, 101(6), 1711-1726.

Tovar, R.E., Sedov, S., Montellano-Ballesteros, M., & Solleiro, E., (2014). The alluvial sequence of Santa Cruz Nuevo, Mexico: Paleoecological interpretation of fossil vertebrates and pedosediments from marine isotope stage 3. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 31(3), 407-419.

Vaheddoost, B., & Aksoy, H., (2016). Structural characteristic of annual precipitation in Lake Urmia basin. *Theor Appl Climatol*, 128, 919–932.

Volkova, N.V., & Zelenkov, N.V., (2020). On the Diversity and Morphology of Anserini (Aves: Anatidae) from the Late Miocene of Western Mongolia. *Paleontological Journal*, 54, 73-80.

Walker, S.E. (2023). Conservation biology and conservation paleobiology meet the Anthropocene together: history matters. *Frontiers in Earth Science*, 11, 1166243.

Webster, J.D. (1997). Skeletal characters and the genera of warblers. *The Era of Allan R. Phillips: A Festschrift. Horizon Communications*, Albuquerque, NM, 187-202.

Wingard, G.L., Schneider, C.L., Dietl, G.P., & Fordham, D.A., (2024). Turning setbacks into stepping-stones for growth in conservation paleobiology. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 12, 1-6.

Woolfenden, G.E., (1961). *Postcranial osteology of the waterfowl* (6, 1). University of Florida.

Worthy, T.H., (2004). The Holocene fossil waterfowl fauna of Lake Poukawa, North Island, New Zealand. *Tuhinga*, 15, 77-120.

Worthy, T.H., (2005). A new species of *Oxyura* (Aves: Anatidae) from the New Zealand Holocene. *Memoirs of the Queensland Museum*, 51(1), 259-275.

Worthy, T.H., Olson, S.L., & Smith, T., (2008). A reassessment of the fossil goose *Anser scaldii* Lambrecht, 1933. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, 128(4), 228-232.

Yang, Y., & Zhao R., (2024). Precipitation input increases biodiversity of planktonic communities in the Qinghai-Tibet Plateau, *Science of The Total Environment*, 947, 174666.

Zelenkov, N.V., (2011). *Ardea sytchevskayae* sp. Nov., a new Heron species (Aves: Ardeidae) from the Middle Miocene of Mongolia. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 5, 94-101.