

00387



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Geología

BIOESTRATIGRAFÍA DE LOS
ARTIODÁCTILOS (TYLOPODA Y
RUMINANTIA) DE LAS FAUNAS DEL
TERCIARIO TARDÍO DE LA FAJA
VOLCÁNICA TRANSMEXICANA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

EDUARDO JIMÉNEZ HIDALGO

DIRECTOR DE TESIS: DR. OSCAR CARRANZA CASTAÑEDA

MÉXICO, D.F.

ABRIL DE 2005



m343192



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MEXICO

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recapitulativo.

NOMBRE: Eduardo Jiménez Hidalgo

FECHA: Abril 14 de 2005

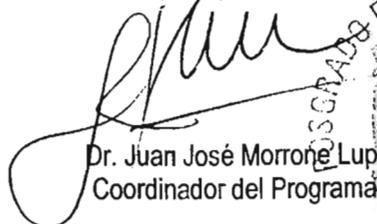
FIRMA: Jiménez Hgo

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de abril del 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTOR EN CIENCIAS del alumno JIMÉNEZ HIDALGO EDUARDO con número de cuenta 87336504 y número de expediente 3971020, con la tesis titulada: "Bioestratigrafía de los Artiodáctilos (Tylopoda y Ruminantia) de las faunas del Terciario tardío de la faja Volcánica transmexicana", bajo la dirección del Dr. Oscar Carranza Castañeda.

| | |
|-------------|-------------------------------------|
| Presidente: | Dr. Fernando Alfredo Cervantes Reza |
| Vocal: | Dra. Marisol Montellano Ballesteros |
| Vocal: | Dr. Pedro García Barrera |
| Vocal: | Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales |
| Secretario: | Dr. Oscar Carranza Castañeda |
| Suplente: | Dr. Joaquín Arroyo Cabrales |
| Suplente: | Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso |

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 5 de marzo del 2005


Dr. Juan José Morroñé Lupi
Coordinador del Programa



COORDINACIÓN

c.c.p. Expediente del interesado

Se agradece al CONACYT y la DGEP por la beca otorgada durante los estudios de doctorado, así como a la University of Florida por haberme otorgado la beca “International Student Travel Grant to Study the Vertebrate Paleontology Collection at the Florida Museum of Natural History”.

Asimismo, agradezco a los miembros del Comité Tutoral, Dra. Marisol Montellano Ballesteros, Dr. Joaquín Arroyo Cabrales y Dr. Oscar Carranza Castañeda.

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer especialmente al director de tesis, Dr. Oscar Carranza Castañeda por haberme permitido estudiar la colección de tilópodos y rumiantes de San Miguel de Allende, Guanajuato, fruto de más de 30 años de trabajo, por sus valiosos consejos, observaciones y apoyo, pero sobre todo por su amistad y confianza.

También a la Dra. Marisol Montellano Ballesteros y al Dr. Joaquín Arroyo Cabrales, miembros del Comité Tutorial, por sus valiosos consejos, su apoyo y su amistad.

A los demás miembros del Jurado de Examen, Dr. Fernando Alfredo Cervantes Reza, Dr. Pedro García Barrera, Dra. Sara Alicia Quiroz Barroso y Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales, por los comentarios realizados al manuscrito de tesis, los cuales permitieron enriquecer este trabajo.

A la Dra. María del Carmen Perrillat Montoya, Coordinadora de la Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, por todas las facilidades otorgadas durante la revisión de la colección de San Miguel de Allende y la Colección de Tipos, así como al M. en C. José Manuel Padilla Gutiérrez, Técnico Académico, también por su ayuda.

Al Sr. Gerardo Álvarez Reyes, Técnico del Departamento de Paleontología del Instituto de Geología, por su ayuda durante la recolecta y preparación de varios ejemplares, y muy especialmente por su amistad. Al Sr. Antonio Altamira, fotógrafo del instituto por haber fotografiado algunos de los ejemplares presentados en esta tesis.

Al M. en C. Víctor Manuel Bravo Cuevas, responsable de la Colección de Macromamíferos del Laboratorio de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, por permitirme revisar diversos ejemplares, por su hospitalidad durante mi estancia en Pachuca y todos estos años de amistad.

Al Dr. Bruce J. MacFadden, Dr. David S. Webb y Dr. Richard Hulbert, por su hospitalidad y valiosos comentarios durante mi visita al Florida Museum of Natural History, así como al Dr. J. Rensberger del Burke Museum University of Washington por proporcionarme varias fotografías de los ejemplares alojados en dicho museo.

A todos los amigos del instituto, René, Carlos, Claudia, Alejandro, Rosa, Jesús, Patricia, Emilio, por los buenos momentos que pasamos juntos.

A las autoridades del Instituto de Geología por el apoyo y facilidades otorgadas durante el desarrollo de esta tesis.

Este trabajo está dedicado a las tres mujeres más importantes de mi vida
–en realidad ahora son cuatro-. Gracias por todo lo que me han dado.

CONTENIDO

| | |
|---|----|
| RESUMEN..... | 1 |
| ABSTRACT..... | 2 |
| INTRODUCCIÓN..... | 3 |
| OBJETIVOS Y METAS..... | 6 |
| HIPÓTESIS..... | 7 |
| MATERIAL Y MÉTODO..... | 7 |
| Fase de gabinete..... | 7 |
| Fase de trabajo de campo..... | 12 |
| Preparación del material fósil..... | 13 |
| Abreviaturas..... | 14 |
| MARCO GEOLÓGICO DEL ÁREA DE SAN MIGUEL DE ALLENDE, GUANAJUATO..... | 15 |
| Localización y acceso..... | 15 |
| Litoestratigrafía y edad..... | 15 |
| Bioestratigrafía..... | 17 |
| PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA..... | 18 |
| Orden Artiodactyla..... | 18 |
| Suborden Tylopoda..... | 18 |
| Familia Protoceratidae..... | 18 |
| <i>Kyptoceras?</i> sp..... | 18 |
| Material referido..... | 18 |
| Alcance biocronológico y distribución geográfica..... | 18 |
| Descripción del material..... | 18 |
| Discusión..... | 19 |
| Asignación taxonómica..... | 19 |
| Familia Camelidae..... | 20 |
| Tribu Lamini..... | 20 |
| <i>Alforjas</i> sp..... | 20 |
| Material referido..... | 20 |
| Alcance biocronológico y distribución geográfica..... | 21 |
| Descripción del material..... | 21 |
| Discusión..... | 24 |
| Asignación taxonómica..... | 26 |
| <i>Hemiauchenia vera</i> | 27 |
| Material referido..... | 27 |
| Alcance biocronológico y distribución geográfica..... | 29 |
| Descripción del material..... | 29 |
| Discusión..... | 33 |
| Asignación taxonómica..... | 35 |
| <i>Hemiauchenia blancoensis</i> | 37 |
| Material referido..... | 37 |
| Alcance biocronológico y distribución geográfica..... | 37 |
| Descripción del material..... | 38 |
| Discusión..... | 41 |
| Asignación taxonómica..... | 43 |

| | |
|---|----|
| <i>Hemiauchenia</i> especie pequeña..... | 44 |
| Material referido..... | 44 |
| Alcance biocronológico y distribución geográfica..... | 44 |
| Descripción del material..... | 45 |
| Discusión..... | 46 |
| Asignación taxonómica..... | 48 |
| <i>Blancocamelus meadei</i> | 49 |
| Material referido..... | 49 |
| Alcance biocronológico y distribución geográfica..... | 49 |
| Descripción del material..... | 49 |
| Discusión..... | 49 |
| Asignación taxonómica..... | 50 |
| <i>Camelops</i> sp..... | 51 |
| Material referido..... | 51 |
| Alcance biocronológico y distribución geográfica..... | 51 |
| Descripción del material..... | 51 |
| Discusión..... | 53 |
| Asignación taxonómica..... | 54 |
| Tribu Camelini..... | 55 |
| <i>Megatylopus matthewi</i> | 55 |
| Material referido..... | 55 |
| Alcance biocronológico y distribución geográfica..... | 55 |
| Descripción del material..... | 55 |
| Discusión..... | 58 |
| Asignación taxonómica..... | 59 |
| <i>Megatylopus(?)</i> sp..... | 59 |
| Material referido..... | 59 |
| Alcance biocronológico y distribución geográfica..... | 60 |
| Descripción del material..... | 60 |
| Discusión..... | 60 |
| Asignación taxonómica..... | 61 |
| Suborden Ruminantia..... | 62 |
| Familia Antilocapridae..... | 62 |
| <i>Texoceros</i> sp..... | 62 |
| Material referido..... | 62 |
| Alcance biocronológico y distribución geográfica..... | 62 |
| Descripción del material..... | 62 |
| Discusión..... | 64 |
| Asignación taxonómica..... | 66 |
| <i>Subantilocapra</i> sp..... | 67 |
| Material referido..... | 67 |
| Alcance biocronológico y distribución geográfica..... | 67 |
| Descripción del material..... | 67 |
| Discusión..... | 68 |
| Asignación taxonómica..... | 69 |
| <i>Hexobelomeryx fricki</i> | 69 |
| Material referido..... | 69 |

| | |
|---|-----|
| Alcance biocronológico y distribución geográfica..... | 71 |
| Descripción del material..... | 71 |
| Discusión..... | 74 |
| Asignación taxonómica..... | 77 |
| <i>Capromeryx tauntonensis</i> | 79 |
| Material referido..... | 79 |
| Alcance biocronológico y distribución geográfica..... | 79 |
| Descripción del material..... | 80 |
| Discusión..... | 82 |
| Asignación taxonómica..... | 85 |
| IMPLICACIONES PALEOBIOLÓGICAS DE LOS TAXONES RECONOCIDOS..... | 86 |
| Consideraciones tafonómicas..... | 86 |
| Elementos óseos representados..... | 86 |
| Rasgos físicos de los ejemplares..... | 86 |
| Abundancia relativa de los ejemplares entre los taxones..... | 87 |
| Historia tafonómica..... | 88 |
| Consideraciones paleoecológicas..... | 91 |
| Riqueza específica..... | 91 |
| Estrategias alimenticias y modos de vida..... | 93 |
| Fauna asociada..... | 98 |
| Consideraciones sobre evolución taxonómica..... | 101 |
| Alcances biocronológicos locales..... | 101 |
| Riqueza y reemplazo de especies a través del tiempo..... | 102 |
| Duración temporal de especies y tasas de extinción promedio local..... | 104 |
| Probables relaciones filogenéticas y modos de evolución de algunos taxones de camélidos..... | 107 |
| Consideraciones sobre la distribución geográfica..... | 108 |
| SUMARIO Y CONCLUSIONES..... | 113 |
| REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 115 |

ILUSTRACIONES

TABLAS

| | |
|--|-----|
| 1. Registro de artiodáctilos en México durante el Eoceno tardío, Mioceno temprano y Mioceno medio..... | 128 |
| 2. Principales localidades del Henfiliano en México portadoras de tilópodos y rumiantes fósiles..... | 129 |
| 3. Principales localidades del Blancano en México portadoras de tilópodos y rumiantes fósiles..... | 130 |
| 4. Ecuaciones de regresión utilizadas para estimar la probable masa corporal de los tilópodos y rumiantes de San Miguel de Allende..... | 130 |
| 5. Fechamientos radiométricos de algunas localidades de San Miguel de Allende..... | 130 |
| 6. Parámetros métricos de los molariformes inferiores de <i>Alforjas</i> sp. y <i>Hemiauchenia vera</i> | 131 |
| 7. Parámetros métricos de los premolares inferiores deciduos de <i>Alforjas</i> sp. y <i>Hemiauchenia vera</i> | 132 |
| 8. Parámetros métricos de los astrágalos de los camélidos lamini del Terciario tardío de San Miguel de Allende..... | 132 |
| 9. Estadística descriptiva de los astrágalos de <i>Alforjas</i> sp., <i>Hemiauchenia vera</i> y <i>Hemiauchenia</i> especie pequeña de San Miguel de Allende..... | 133 |
| 10. Pruebas de t suponiendo varianzas iguales realizadas sobre la longitud medial y la anchura distal de los astrágalos de los camélidos lamini de San Miguel de Allende..... | 134 |
| 11. Parámetros métricos de las falanges de los camélidos lamini del Terciario tardío de San Miguel de Allende..... | 136 |
| 12. Estadística descriptiva de las falanges I de <i>Alforjas</i> sp., <i>Hemiauchenia vera</i> y <i>Hemiauchenia</i> especie pequeña de San Miguel de Allende..... | 137 |
| 13. Pruebas de t suponiendo varianzas iguales realizadas sobre la longitud, anchura proximal, altura proximal y anchura distal de las falanges I de los camélidos lamini de San Miguel de Allende..... | 138 |
| 14. Parámetros métricos de los metapodiales de los camélidos lamini del Terciario tardío de San Miguel de Allende..... | 141 |
| 15. Parámetros métricos de los molariformes superiores de <i>Hemiauchenia vera</i> | 142 |
| 16. Estadística descriptiva de los molariformes inferiores de <i>Hemiauchenia vera</i> | 143 |
| 17. Estadística descriptiva de los molares superiores de <i>Hemiauchenia vera</i> | 143 |
| 18. Parámetros métricos de los molariformes inferiores de <i>Hemiauchenia blancoensis</i> | 144 |
| 19. Parámetros métricos de los premolares inferiores deciduos de <i>Hemiauchenia blancoensis</i> | 144 |
| 20. Parámetros métricos de los molariformes superiores de <i>Hemiauchenia blancoensis</i> | 145 |
| 21. Estadística descriptiva de los M ₁ y M ¹ de <i>Hemiauchenia blancoensis</i> | 145 |
| 22. Parámetros métricos de los molariformes superiores de <i>Hemiauchenia</i> especie pequeña..... | 146 |
| 23. Estadística descriptiva del M ³ de <i>Hemiauchenia</i> especie pequeña..... | 146 |

| | |
|--|-----|
| 24. Parámetros métricos de los molariformes inferiores de <i>Megatylopus matthewi</i> | 147 |
| 25. Estadística descriptiva de los molares inferiores de <i>Megatylopus matthewi</i> | 147 |
| 26. Parámetros métricos molariformes superiores de <i>Megatylopus matthewi</i> y <i>Megatylopus(?)</i> sp..... | 148 |
| 27. Parámetros métricos de los premolares deciduos de <i>Megatylopus matthewi</i> y <i>Megatylopus(?)</i> sp..... | 148 |
| 28. Parámetros métricos de la dentadura inferior de <i>Texoceros</i> sp..... | 149 |
| 29. Parámetros métricos de la dentadura superior de <i>Texoceros</i> sp..... | 149 |
| 30. Estadística descriptiva del M ² de <i>Texoceros</i> sp..... | 149 |
| 31. Parámetros métricos de la dentadura superior de <i>Subantilocapra</i> sp..... | 150 |
| 32. Parámetros métricos de la dentadura inferior de <i>Hexobelomeryx fricki</i> | 151 |
| 33. Estadística descriptiva de los molariformes inferiores de <i>Hexobelomeryx fricki</i> del Henfiliano de San Miguel de Allende..... | 153 |
| 34. Estadística descriptiva de los molariformes inferiores de <i>Hexobelomeryx fricki</i> del Blancano temprano de San Miguel de Allende..... | 154 |
| 35. Parámetros métricos de la dentición engastada en las mandíbulas de <i>Hexobelomeryx fricki</i> | 155 |
| 36. Estadística descriptiva de los parámetros métricos de la dentición engastada en las mandíbulas de <i>Hexobelomeryx fricki</i> | 155 |
| 37. Parámetros de la dentadura superior de <i>Hexobelomeryx fricki</i> | 156 |
| 38. Estadística descriptiva de los molares superiores de <i>Hexobelomeryx fricki</i> del Henfiliano de San Miguel de Allende..... | 157 |
| 39. Estadística descriptiva de los molares superiores de <i>Hexobelomeryx fricki</i> del Blancano temprano de San Miguel de Allende..... | 158 |
| 40. Parámetros métricos de los astrágalos de <i>Hexobelomeryx fricki</i> del Terciario tardío de San Miguel de Allende..... | 158 |
| 41. Parámetros métricos de los metacarpales de <i>Hexobelomeryx fricki</i> del Terciario tardío de San Miguel de Allende..... | 159 |
| 42. Parámetros métricos de la dentadura inferior de <i>Capromeryx tauntonensis</i> | 159 |
| 43. Estadística descriptiva de los molariformes inferiores de <i>Capromeryx tauntonensis</i> | 160 |
| 44. Parámetros de la dentadura superior de <i>Capromeryx tauntonensis</i> | 160 |
| 45. Abundancia relativa de los taxones de tilópodos y rumiantes del Terciario tardío de San Miguel de Allende, Gto..... | 161 |
| 46. Taxones de tilópodos y rumiantes presentes en el Henfiliano tardío y el Henfiliano más tardío de los Estados Unidos y San Miguel de Allende, Guanajuato..... | 162 |
| 47. Taxones de tilópodos y rumiantes presentes en el Blancano temprano de los Estados Unidos y San Miguel de Allende, Guanajuato, y el Blancano tardío de Texas..... | 163 |
| 48. Probable masa corporal estimada para los tilópodos y rumiantes del Terciario tardío de San Miguel de Allende..... | 164 |
| 49. Taxones asociados con los tilópodos y rumiantes del Terciario tardío de San Miguel de Allende..... | 165 |
| 50. Duración temporal de especies de tilópodos y rumiantes presentes en el registro fósil de San Miguel Allende..... | 166 |

FIGURAS

| | |
|---|-----|
| 1. Mapa índice del Área de San Miguel de Allende, Guanajuato, y principales localidades del área con restos fósiles de tilópodos y rumiantes..... | 167 |
| 2. a) Nomenclatura dental utilizada en este estudio. b) Parámetros métricos dentales empleados en este trabajo..... | 168 |
| 3. Parámetros métricos de los elementos poscraneales usados en este estudio..... | 169 |
| 4. Perfil estratigráfico generalizado del Área de San Miguel de Allende..... | 170 |
| 5. Correlación de las localidades fosilíferas del Área de San Miguel de Allende consideradas en este trabajo..... | 171 |
| 6. Diagrama de dispersión de los astrágalos de los camélidos lamini del Terciario tardío del área de estudio..... | 172 |
| 7. Diagrama de dispersión de las falanges I de los camélidos lamini del Terciario tardío del área de estudio..... | 172 |
| 8. Elementos esqueléticos de los tilópodos y rumiantes representados en el Terciario tardío de San Miguel de Allende..... | 173 |
| 9. Elementos esqueléticos de los tilópodos y rumiantes representados en el Henfiliano del área de estudio..... | 173 |
| 10. Elementos esqueléticos de los tilópodos y rumiantes representados en el Blancano temprano del área de estudio..... | 174 |
| 11. Abundancia relativa de los ejemplares estudiados entre los taxones de tilópodos y rumiantes identificados en el Terciario tardío de San Miguel de Allende..... | 174 |
| 12. Abundancia relativa de los ejemplares estudiados entre los taxones de tilópodos y rumiantes identificados en el Henfiliano del área de estudio..... | 175 |
| 13. Abundancia relativa de los ejemplares estudiados entre los taxones de tilópodos y rumiantes identificados en el Blancano temprano de San Miguel de Allende..... | 175 |
| 14. Alcances biocronológicos locales de los tilópodos y rumiantes del Terciario tardío de San Miguel de Allende, Guanajuato..... | 176 |
| 15. Distribución de la media de la probable masa corporal con respecto a los hábitos alimenticios de los taxones identificados en el Henfiliano de San Miguel de Allende..... | 177 |
| 16. Distribución de la media de la probable masa corporal con respecto a los hábitos alimenticios de los taxones identificados en el Blancano de San Miguel de Allende..... | 178 |
| 17. Proporción de especies de macromamíferos del Henfiliano de San Miguel de Allende según sus hábitos alimenticios..... | 179 |
| 18. Proporción de especies de macromamíferos del Blancano de San Miguel de Allende según sus hábitos alimenticios..... | 179 |
| 19. Histograma de la riqueza de especies de tilópodos y rumiantes del área de estudio..... | 180 |
| 20. Curva de supervivencia del total de las especies de tilópodos y rumiantes del Terciario tardío de San Miguel de Allende..... | 181 |
| 21. Curva de supervivencia de los taxones de camélidos del área de estudio..... | 181 |
| 22. Curva de supervivencia de los taxones de antilocápridos del área de estudio..... | 182 |
| 23. Árboles filogenéticos de las especies de <i>Hemiauchenia</i> de América del Norte..... | 183 |
| 24. Cladograma más corto de las especies de <i>Megatylopus</i> | 184 |
| 25. Distribución geográfica de <i>Kyptoceras</i> , <i>Subantilocapra</i> y <i>Hexobelomeryx fricki</i> | |

| | |
|--|-----|
| durante el Henfiliano tardío y el Henfiliano más tardío en América del Norte..... | 185 |
| 26. Distribución geográfica de <i>Alforjas</i> durante el Henfiliano tardío y el Henfiliano más tardío en América del Norte..... | 186 |
| 27. Distribución geográfica de <i>Hemiauchenia vera</i> durante el Henfiliano tardío y el Henfiliano más tardío en América del Norte..... | 187 |
| 28. Distribución geográfica de <i>Hemiauchenia</i> especie pequeña durante el Henfiliano tardío y el Henfiliano más tardío en América del Norte..... | 188 |
| 29. Distribución geográfica de <i>Megatylopus matthewi</i> durante el Henfiliano tardío y el Henfiliano más tardío en América del Norte..... | 189 |
| 30. Distribución geográfica de <i>Texoceros</i> durante el Henfiliano tardío y el Henfiliano más tardío en América del Norte..... | 190 |
| 31. Distribución geográfica de <i>Hemiauchenia blancoensis</i> y <i>Megatylopus</i> (?) durante el Blancano temprano en América del Norte..... | 191 |
| 32. Distribución geográfica de <i>Camelops</i> durante el Blancano temprano en América del Norte..... | 192 |
| 33. Distribución geográfica de <i>Hexobelomeryx fricki</i> y <i>Capromeryx tauntonensis</i> durante el Blancano temprano en América del Norte..... | 193 |

LÁMINAS

| | |
|---|-----|
| I. <i>Kyptoceras?</i> sp. 1-2, IGCU 12200, DP ³ izquierdo. <i>Alforjas</i> sp. 3-4, IGCU 8246, fragmento mandibular izquierdo con P ₄ -M ₂ ; 5-6, IGCU 12201, M ₃ derecho; 7-8, IGCU 6049, rama mandibular izquierda con DP ₃ -M ₁ | 195 |
| II. <i>Alforjas</i> sp. 1-2, IGCU 7835, fragmento maxilar con M ¹ derecho y parte del selene anterior del M ² ; 3-6, IGCU 7383 e IGCU 9418, astrágalos izquierdos; 7-8, IGCU 12202, metacarpal derecho; 9-10, IGCU 7836, metatarsal izquierdo..... | 197 |
| III. <i>Alforjas</i> sp. 1-2, IGCU 5493 e IGCU 6898, falanges I. <i>Hemiauchenia vera</i> . 3-4, IGCU 12207, fragmento mandibular izquierdo con M ₂ -M ₃ ; 5-6, IGCU 12210, P ₄ izquierdo e IGCU 5322, M ₁ izquierdo; 7-8, IGCU 12208, ramas mandibulares izquierda y derecha con P ₄ (en erupción)-M ₂ | 199 |
| IV. <i>Hemiauchenia vera</i> . 1-2, IGCU 12205, fragmentos maxilares con P ³ -M ³ derechos y M ¹ -M ³ izquierdos; 3-6, IGCU 745 e IGCU 8572, astrágalos derechos; 7, IGCU 10733 e IGCU 12219, falanges I manuales..... | 201 |
| V. <i>Hemiauchenia vera</i> . I, IGCU 10733 e IGCU 12219, falanges I manuales; 2-3, IGCU 8896 e IGCU 10723, falanges I podiales; 4-5, IGCU 8271, metacarpal izquierdo; 6-7, IGCU 1226, metatarsal derecho; 8, IGCU 3582, tibia izquierda..... | 203 |
| VI. <i>Hemiauchenia blancoensis</i> . 1-3, IGCU 6135, ramas mandibulares izquierda y derecha con P ₃ -M ₃ y los alvéolos para los I ₁ -I ₃ , C, y P ₁ | 205 |
| VII. <i>Hemiauchenia blancoensis</i> . 1-2, IGCU 11166, fragmento mandibular derecho con DP ₃ -M ₁ ; 3-4, IGCU 12230, fragmento maxilar con DP ² -M ¹ derechos y DP ² -M ² izquierdos; 5-8, IGCU 5660, astrágalo izquierdo..... | 207 |
| VIII. <i>Hemiauchenia blancoensis</i> . 1-2, IGCU 4467, falange I podial; 3, IGCU 7018, falange II; 4, IGCU 12233, radio-ulna izquierda. <i>Hemiauchenia</i> especie pequeña. 5-8, IGCU 3914 astrágalo derecho e IGCU 10252, astrágalo izquierdo; 9-10, IGCU 5402, metacarpal derecho; 11-12, IGCU 6993, metatarsal izquierdo..... | 209 |

| | |
|---|-----|
| IX. <i>Hemiauchenia</i> especie pequeña. 1, IGCU 12234, fragmento distal derecho de tibia; 2-3, IGCU 11220 e IGCU 5129, falanges I. <i>Blancocamelus meadei</i> . 4-5, IGCU 5860, falange I. <i>Camelops</i> sp. 6-9, IGCU 3735, astrágalo izquierdo..... | 211 |
| X. <i>Camelops</i> sp. 1-2, IGCU 4224, fémur izquierdo casi completo; 3, IGCU 4223, tibia izquierda. <i>Megatylopus matthewi</i> . 4-5, IGCU 12237 fragmento mandibular izquierdo con P ₄ -M ₃ ; 6-7, IGCU 2624, fragmento mandibular izquierdo con DP ₃ -DP ₄ ; 8-9, IGCU 5325, M ¹ derecho; 10-11, IGCU 5326, M ³ derecho..... | 213 |
| XI. <i>Megatylopus matthewi</i> . 1-2, IGCU 9316, fragmento maxilar derecho con DP ³ -DP ⁴ . <i>Megatylopus(?)</i> sp. 3-4, IGCU 6389, fragmento maxilar derecho con M ¹ y un fragmento del M ² ; 5-6, IGCU 6586, DP ³ y DP ⁴ izquierdos..... | 215 |
| XII. <i>Texoceros</i> sp. 1-2, IGCU 12238, fragmento mandibular derecho con P ₂ -M ₃ ; 3-4, IGCU 5649, serie dental derecha con P ⁴ -M ³ . <i>Subantilocapra</i> sp. 5-6, IGCU 5943, fragmento maxilar derecho con DP ² -DP ⁴ ; 7-8, IGCU 5644, M ¹ izquierdo; 9-10, IGCU 12245, M ² derecho; 11-12, IGCU 5624, M ³ derecho..... | 217 |
| XIII. <i>Hexobelomeryx fricki</i> . 1-2, IGCU 12249, fragmento mandibular izquierdo con DP ₃ -M ₂ ; 3-4, IGCU 5863, fragmento mandibular izquierdo con parte posterior del P ₄ -M ₃ ; 5-6, IGCU 9617, fragmento mandibular derecho con P ₃ -M ₃ ; 7-8, IGCU 8619, fragmento mandibular derecho con P ₃ -M ₃ | 219 |
| XIV. <i>Hexobelomeryx fricki</i> . 1-2, IGCU 10131, fragmento mandibular derecho con P ₃ -M ₃ ; 3-4, IGCU 10957, fragmento mandibular derecho con P ₃ -M ₃ ; 5-6, IGCU 8130, P ³ izquierdo; 7-8, IGCU 8129, P ⁴ izquierdo; 9-10, IGCU 8121, M ¹ izquierdo; 11-12, IGCU 4207, M ² derecho; 13-14, IGCU 5319, M ³ izquierdo; 15-16, IGCU 5424, P ² -P ⁴ izquierdos; 17-18, IGCU 5423, P ⁴ -M ² derechos; 19-20, IGCU 5421 e IGCU 5422, M ² y M ³ izquierdos..... | 221 |
| XV. <i>Hexobelomeryx fricki</i> . 1-4, IGCU 5370 e IGCU 12258, astrágalos izquierdo y derecho; 5-6, IGCU 3948, metacarpal izquierdo..... | 223 |
| XVI. <i>Capromeryx tauntonensis</i> . 1-2, IGCU 12260, rama mandibular derecha con P ₂ -M ₃ ; 3, IGCU 8134, fragmento mandibular derecho con P ₂ -M ₃ ; 4-5, IGCU 8136, P ³ -P ⁴ derechos e IGCU 8135, M ¹ derecho; 6-7, IGCU 3864, fragmento maxilar con P ⁴ -M ¹ derechos; 8-9, IGCU 3873, M ² derecho; 10-11, IGCU 4036, M ³ derecho; 12-13, IGCU 4990, M ³ derecho..... | 225 |

RESUMEN

El estudio de la colección de tilópodos y rumiantes del Terciario tardío de San Miguel de Allende, Guanajuato, permitió incrementar de manera importante la información sobre la riqueza y la paleobiología de ambos grupos en el área.

La fauna de mamíferos recuperada de las Capas Rancho Viejo, así como los fechamientos radiométricos realizados en algunas de las localidades fosilíferas, indican la existencia de dos asociaciones superpuestas que representan dos edades de mamíferos, Henfiliano (Mioceno tardío) y Blancano (Plioceno temprano). Los estratos portadores están constituidos por arena de grano fino, arcilla limosa, arcilla arenosa y algunos lentes de ceniza volcánica depositadas en un ambiente fluvial.

En el Henfiliano temprano se identificó al camélido *Hemiauchenia vera* y al antilocáprido *Hexobelomeryx fricki*. En el Henfiliano tardío están asociados el protocerátido *Kyptoceras?* sp., los camélidos *Alforjas* sp., *Hemiauchenia vera*, una especie pequeña de *Hemiauchenia* y *Megatylopus matthewi*, y los antilocápridos *Texoceros* sp., *Subantilocapra* sp. y *Hexobelomeryx fricki*. En el Blancano temprano se reconocieron a los camélidos *Hemiauchenia blancoensis*, una especie pequeña de *Hemiauchenia*, *Blancocamelus meadei*, *Camelops* sp. y *Megatylopus(?)* sp., así como a los antilocápridos *Capromeryx tauntonensis* y *Hexobelomeryx fricki*.

La fauna de tilópodos y rumiantes del área de estudio es hasta ahora la más diversa que se conoce para el Terciario tardío de México, y su número de especies es semejante o ligeramente mayor que lo reportado para las faunas del Henfiliano tardío y el Blancano temprano de los Estados Unidos.

La variación en la riqueza de especies a través del tiempo y las tasas de extinción estimadas, reflejan que ambos grupos fueron afectados por la gran extinción ocurrida al final del Henfiliano tardío.

Los registros de *Blancocamelus meadei*, *Subantilocapra* sp., *Capromeryx tauntonensis* y *Hexobelomeryx fricki* en San Miguel de Allende, constituyen al presente los más antiguos para América del Norte; mientras que los de *Alforjas* sp., *Hemiauchenia* especie pequeña, *Megatylopus matthewi* y *Texoceros* sp., representan hasta ahora los registros más recientes.

Los análisis filogenéticos exploratorios de ciertos taxones de camélidos así como la integración de sus alcances biocronológicos locales con los conocidos para los Estados Unidos, permitió postular algunos modos de evolución.

La fauna de tilópodos y rumiantes que se halla en San Miguel de Allende, comparte una mayor cantidad de taxones con sus contrapartes de las Grandes Planicies y el Sur de la Gran Cuenca en los Estados Unidos.

La mayor parte de los taxones identificados representan -hasta ahora- los registros más australes para América del Norte.

ABSTRACT

The study of tylopod and ruminant fossil material from the late Tertiary of San Miguel de Allende, Guanajuato, allowed to augment their diversity and paleobiological information in the area.

The mammalian fauna recovered from the Rancho Viejo Beds as well as the radiometric dates available for some fossiliferous localities, indicate the existence of two superimposed associations that represent two mammal ages, Hemphillian (late Miocene) and Blancan (early Pliocene). The bearing strata consist of fine grained sand, sandy clay, silty clay, and some lenses of volcanic ash deposited in a fluvial environment.

In the early Hemphillian the camelid *Hemiauchenia vera* and the antilocaprid *Hexobelomeryx fricki* were identified. In the late Hemphillian the protoceratid *Kryptoceras?* sp., the camelids *Alforjas* sp., *Hemiauchenia vera*, a small species of *Hemiauchenia* and *Megatylopus matthewi*, as well as the antilocaprids *Texoceros* sp., *Subantilocapra* sp. and *Hexobelomeryx fricki* are associated. In the early Blancan the camelids *Hemiauchenia blancoensis*, a small species of *Hemiauchenia*, *Blancocamelus meadei*, *Camelops* sp. and *Megatylopus(?)* sp., as well as the antilocaprids *Capromeryx tauntonensis* and *Hexobelomeryx fricki* are present.

The tylopod and ruminant fauna of the study area is nowadays, the most diverse from the late Tertiary of Mexico, having a similar or slightly larger number of species than the late Hemphillian and early Blancan faunas of the United States. It shares more taxa with the Great Plains and the Great Basin faunas of the United States. The species richness variation across time and the estimated extinction rates, show that the end Hemphillian extinction affected both groups.

The records of *Blancocamelus meadei*, *Subantilocapra* sp., *Capromeryx tauntonensis* and *Hexobelomeryx fricki* in San Miguel de Allende, nowadays represent the oldest for North America; whereas those of *Alforjas* sp., *Hemiauchenia* small species, *Megatylopus matthewi* and *Texoceros* sp. are the youngest records.

The preliminary phylogenetic analysis of some camelid taxa and the combination of the known biochronologic ranges in the United States with their local biochronologic ranges, allowed to postulate some modes of evolution.

The majority of the recognized taxa are at present the southernmost North American records.

BIOESTRATIGRAFIA DE LOS ARTIODÁCTILOS (TYLOPODA Y RUMINANTIA) DE LAS FAUNAS DEL TERCIARIO TARDIO DE LA FAJA VOLCÁNICA TRANSMEXICANA

INTRODUCCIÓN

En la actualidad los artiodáctilos son el grupo de ungulados más diverso, con más de 190 especies distribuidas en la mayor parte del mundo (Prothero, 1994; Janis *et al.*, 1998a; Hulbert y Webb, 2001). En América del Norte, su registro fósil se remonta al Eoceno temprano, y a través de todo el Terciario constituyen una mezcla de taxones endémicos e inmigrantes del Viejo Mundo. De éstos, los tilópodos y los rumiantes han sido los más diversos durante gran parte de su historia evolutiva, especialmente en el Terciario tardío (Janis *et al.*, 1998a).

En México, el registro más antiguo de artiodáctilos proviene de la Fauna Lomas Las Tetas de Cabra, del Eoceno temprano de Baja California Norte, donde se ha identificado a *Diacodexis* (Novacek *et al.*, 1991).

En el Eoceno tardío el grupo está representado por dos especies de oreodontes agriocéridos, tres de oreodontes mericoidodóntidos, una especie de hipertragúlido y una de leptomerícido, procedentes de la Fauna Rancho Gaitán, Chihuahua (Tabla 1) (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 1997).

Recientemente, Ferrusquía-Villafranca (2003) reportó un registro aislado que representa un nuevo género y especie de artiodáctilo bunodonte procedente del Oligoceno tardío de Simojovel, Chiapas (Tabla 1).

Durante el Mioceno temprano y el Mioceno medio se tienen identificadas -en conjunto- dos especies de tayasúidos, dos especies de oreodontes, cinco especies de camélidos, tres de protocerátidos, una de leptomerícido, dos taxones de Pecora y una especie de antilocáprido. Las localidades donde se han recuperado están ubicadas en Sonora, Aguascalientes, Oaxaca y Chiapas (Tabla 1) (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2002; Webb, *et al.*, 2003).

En el país, el registro de tilópodos y rumiantes (así como el de mamíferos en general) es considerablemente más abundante a partir del Mioceno tardío (Carranza-Castañeda y Miller, 2000; Miller y Carranza-Castañeda, 2002); sin embargo, se conoce poco sobre ellos, ya que el énfasis de los estudios realizados se ha dado principalmente en

la descripción de las faunas en conjunto, o en la descripción de otros grupos taxonómicos (Freudentberg, 1910, 1922; Lance, 1950; Carranza-Castañeda y Ferrusquía-Villafranca, 1978, 1979; Dalquest y Mooser, 1980; Miller, 1980; Montellano-Ballesteros y Carranza-Castañeda, 1981; Lindsay, 1984; Miller y Carranza-Castañeda, 1982, 1984, 1996, 1998; Carranza-Castañeda y Miller, 1988, 1996; Carranza-Castañeda, 1989, 1992; Montellano-Ballesteros, 1997; entre otros).

Por ello, al presente no es posible tener un cabal entendimiento de la historia evolutiva de los tilópodos y los rumiantes en el país, de su diversidad, sus alcances temporales y en algunos casos, incluso de su identidad taxonómica.

Biocronológicamente, las principales localidades portadoras de restos fósiles de tilópodos y rumiantes en la República Mexicana se ubican en el Henfiliano (Tabla 2) y en el Blancano (Tabla 3), y se encuentran en los estados de Chihuahua, Baja California Sur, Jalisco, Michoacán, Guanajuato e Hidalgo (Lindsay, 1984; Miller y Carranza-Castañeda, 1984; Montellano-Ballesteros, 1997; Carranza-Castañeda y Miller, 2000). De ellas, las que se ubican en la Faja Volcánica Transmexicana representan las localidades más al sur de México (Carranza-Castañeda y Miller, 2000).

De las localidades de la Faja Volcánica, la mayor parte del trabajo paleontológico realizado durante los últimos 30 años se ha concentrado en el Área de San Miguel de Allende, Guanajuato (Figura 1). En ésta, se ha descrito la secuencia continental más completa en América del Norte que comprende las edades Henfiliano-Blancano, además de numerosos restos fósiles de vertebrados que han sido recolectados con un riguroso control estratigráfico (Carranza-Castañeda y Miller, 2000).

Los primeros trabajos realizados en el área incluyen el de Arellano (1951), quien recolectó algunos fósiles en la localidad Rancho El Ocote, y los de Mooser (1958, 1959, 1963, 1964, 1973), en los que describe los équidos y otros taxones de la fauna antes mencionada.

Debido a la gran importancia geológica y paleontológica del Terciario tardío del centro de México, el Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México inició un proyecto de investigación a partir de 1974 (que actualmente continúa). La investigación de campo comenzó en el Área de San Miguel de Allende, Guanajuato. Con

base en los resultados, la información es referencia fundamental de los trabajos realizados en otros estados (Carranza-Castañeda y Miller, 2000).

Los primeros trabajos se llevaron a cabo en la localidad de Rancho El Ocote. Entre ellos se encuentra el de Carranza-Castañeda y Ferrusquía-Villafranca (1978), donde dieron a conocer una lista preliminar de la Fauna de Rancho El Ocote. En este trabajo incluyen a los camélidos *Hemiauchenia* y *Megatylopus*, y al antilocáprido *Hexobelomeryx*, y con base en la asociación faunística, asignan una edad henfiliana a la localidad. Posteriormente, Dalquest y Mooser (1980) describieron la fauna de Rancho El Ocote, incluyendo a los camélidos *Hemiauchenia*, *Megatylopus*, *Paleolama* y *Pliauchenia*, y un antilocáprido indeterminado que posiblemente es *Hexobelomeryx*. Cuatro años después, Miller y Carranza-Castañeda (1984) analizaron el estado del conocimiento de las faunas del Cenozoico tardío del centro de México, incluyendo a los tilópodos y los rumiantes. Montellano-Ballesteros (1989) describió el material de los camélidos henfilianos de Rancho El Ocote recolectado hasta ese entonces, reconociendo a los taxones cf. *Alforjas* sp., *Hemiauchenia vera*, *Hemiauchenia* sp. y *Megatylopus* cf. *M. matthewi*. Posteriormente, Carranza-Castañeda (1992) dio a conocer una nueva localidad henfiliana tardía (Rinconada, Gto 43) portadora de restos fósiles de mamíferos en el Área de San Miguel de Allende, la cual incluye los camélidos *Hemiauchenia* y *Megatylopus*.

Con relación a otros taxones, Carranza-Castañeda y Miller (1980) reportaron a los roedores del género *Nechoerus* más antiguos en América del Norte, procedentes de la localidad de Rancho Viejo; Montellano-Ballesteros y Carranza-Castañeda (1981), dieron a conocer los xenartros presentes en Rancho El Ocote, y Miller y Carranza-Castañeda (1982) describieron a los lagomorfos del Blancano del Área de San Miguel.

Posteriormente, Montellano-Ballesteros y Carranza-Castañeda (1986) describieron un milodóntido blanco del Área de San Miguel de Allende, el cual constituye el primer reporte y el más antiguo para el país. Dos años después, Carranza-Castañeda y Miller (1988) describieron los roedores caviomorfos del Blancano de la localidad de Rancho Viejo, y el siguiente año, Carranza-Castañeda (1989) determinó que Rancho El Ocote contiene sedimentos de edad henfiliana, blanca y pleistocénica, y describió los rinocerótidos de esta localidad.

En 1992, Carranza-Castañeda y Walton (1992) describieron los roedores cricétidos del Henfiliano de Rancho El Ocote. Subsecuentemente, Carranza-Castañeda y Miller (1996) describieron a los félidos del Henfiliano y el Blancano del Área de San Miguel de Allende; en ese mismo año, Miller y Carranza-Castañeda (1996) describieron al úrsido *Agriotherium schneideri* del Henfiliano de Guanajuato. Dos años después, Carranza-Castañeda y Miller (1998) realizaron una sinopsis de las faunas de vertebrados del Terciario Tardío del centro de México, y describieron a los cánidos henfilianos y blancanos de Rancho El Ocote y Rancho Viejo, entre los que se encuentra una nueva especie de *Canis* (Miller y Carranza-Castañeda, 1998).

Por otra parte, los reportes de tilópodos y rumiantes provenientes de otros estados del centro de México incluyen el de Carranza-Castañeda (1994), donde dio a conocer la mastofauna del Mioceno tardío de Zacualtipán, Hidalgo, y reportó la presencia de *Hexobelomeryx*; el de Castillo-Cerón *et al.*, (1996), quienes describieron la estratigrafía de Tehuichila y Zietla y reportaron la presencia de *Hexobelomeryx* en la segunda localidad; y el de Montellano-Ballesteros (1997), donde dio a conocer una nueva localidad henfiliana tardía en el Estado de Jalisco, que incluye entre otros taxa al antilocáprido cf. *Hexobelomeryx fricki*.

Algunos de los trabajos más recientes incluyen el de Miller y Carranza-Castañeda (2001), donde realizaron una síntesis del registro de los mamíferos del Cenozoico tardío del centro de México; el de Carranza-Castañeda y Miller (2002), en el que dieron a conocer la totalidad del registro de inmigrantes sudamericanos del Terciario tardío del centro de México; y el de Miller y Carranza-Castañeda (2002) donde discuten la importancia de las faunas del Terciario tardío del país.

OBJETIVOS Y METAS

Lo anteriormente expuesto muestra la poca información que existe sobre los tilópodos y los rumiantes del centro de México. Por ello, el presente proyecto tiene como objetivos: (1) Contribuir al conocimiento de la diversidad taxonómica de ambos grupos durante el Henfiliano y el Blancano en el Área de San Miguel de Allende, Guanajuato; (2) Detectar los probables eventos de extinción local y los modos de evolución; y

(3) Reconocer la distribución paleogeográfica de ambos grupos durante el Henfiliano y el Blancano en América del Norte.

Para cumplir estos objetivos, es necesario llevar a cabo las metas siguientes: a) Identificar y describir taxonómicamente el material fósil de los subórdenes Tylopoda y Ruminantia del Terciario tardío del Área de San Miguel de Allende; b) Determinar los alcances biocronológicos locales de los taxones reconocidos; c) Llevar a cabo una comparación con las faunas de los Estados Unidos; y d) Mencionar otros registros relevantes presentes en otras cuencas sedimentarias de la Faja Volcánica Transmexicana y del norte de México.

HIPÓTESIS

Si diferentes taxones de mamíferos del Terciario tardío del Área de San Miguel de Allende presentan una afinidad cercana con aquellos presentes en las faunas de las Grandes Planicies de América del Norte, entonces los tilópodos y los rumiantes del Terciario tardío de San Miguel presentarán una mayor afinidad taxonómica con sus contrapartes de aquella región.

De comprobarse esta hipótesis, se plantea la posibilidad de que los eventos de extinción y aparición de especies en ambos grupos durante el Henfiliano y el Blancano hayan ocurrido aproximadamente en un mismo tiempo geológico en ambas regiones. Asimismo, su distribución geográfica se extenderá hasta el área de estudio.

MATERIAL Y MÉTODO

Este proyecto incluyó tres fases, el trabajo de gabinete, el trabajo de campo y la preparación del material fósil. A continuación se describen las tareas que se llevaron a cabo en cada una de ellas.

Fase de gabinete

Se revisó la colección de vertebrados del Terciario tardío del Área de San Miguel de Allende, Guanajuato, con el fin de identificar el material fósil perteneciente a tilópodos y a rumiantes. En ella, se reconocieron numerosos elementos craneales (mandíbulas, fragmentos mandibulares, fragmentos maxilares, molariformes etc.) y poscraneales (tibias.

astrágalos, metapodiales, falanges, etc.) de Protoceratidae, Camelidae y Antilocapridae, los cuales presentan un estado de preservación de bueno a regular. La colección se encuentra alojada en el Museo de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, y ha sido integrada mediante la recolecta de fósiles en numerosas temporadas de campo llevadas a cabo por el Dr. Oscar Carranza Castañeda y colaboradores desde 1974.

También, se llevó a cabo una búsqueda bibliográfica de los géneros pertenecientes a las familias reconocidas en San Miguel que se hallaran presentes en las localidades del Henfiliano y el Blancano de los Estados Unidos (*vgr.* California, Florida, Kansas, Nebraska y Texas, donde existen localidades de edades semejantes a las del centro de México) y de los taxones de camélidos y antilocápridos del centro de México, en las bases de datos Georefs, Biological Sciences y Bibliography of Fossil Vertebrates de la Society of Vertebrate Paleontology.

La asignación taxonómica se llevó a cabo con base en la literatura recopilada y por comparación con material alojado en el Museo de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, en el Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, en la colección del Laboratorio de Arqueozoología del Instituto Nacional de Antropología e Historia, y material alojado en el Museo de Historia Natural de la Universidad de Florida.

En el Museo del Instituto de Geología se revisó la colección de camélidos de Rancho El Ocote del Henfiliano tardío y el Henfiliano más tardío de San Miguel de Allende (Montellano-Ballesteros, 1989) y elementos poscraneales del cérvido *Odocoileus virginianus* de la colección de material reciente; en el Museo de la Universidad de Hidalgo se revisaron los ejemplares de *Capromeryx* del Pleistoceno del Área Pachuca-Tulancingo (Cabral-Perdomo, 2000); en la colección del Laboratorio de Arqueozoología del INAH se revisaron elementos poscraneales del cérvido *Odocoileus virginianus*; y en el Museo de Florida se revisó la colección de tilópodos y rumiantes de la Fauna Palmetto (que está incluida en la Fauna Upper Bone Valley *sensu* Janis *et al.* (1998a) del Henfiliano más tardío y de las localidades Inglis IA y Macasphalt Shell Pit del Blancano tardío.

La nomenclatura dental empleada (Figura 2a) se basa en la propuesta por Gentry y Hooker (1988). Los parámetros métricos dentales utilizados son (Figura 2b):

- ◆ Longitud.- Distancia entre la porción más anterior del esmalte a la porción más posterior del mismo. en plano longitudinal, obtenido al nivel de la superficie oclusal.
- ◆ Anchura.- Distancia entre la parte más anterior del mesostilo o metastílido y la más lingual del protocono o protocónido, obtenida al nivel de la superficie oclusal.
- ◆ Altura de la Corona.- Longitud entre el cervix de la raíz a la parte más alta del mesostilo o metastílido.

Debido a que la altura de la corona y el grado de expresión de los rasgos dentales varían en función de la edad del individuo, fue necesario determinar los diferentes estados de desgaste del material dental, para con ello facilitar la evaluación de los caracteres dentales.

Los estados de desgaste reconocidos en los camélidos se basan en los establecidos por Breyer (1977):

- I. Premolares permanentes presentes, molar dos poco desgastado, molar tres en erupción.
- II. Selenes del molar dos unidos y molares tres poco desgastados.
- III. Estílido anterolingual del molar tres prominente, molar uno desgastado.
- IV. Foseta anterior del molar uno fuertemente desgastada o ausente, molar dos moderadamente desgastado.
- V. Molariformes fuertemente desgastados.

Dado que en los antilocápridos no existe una clasificación de los estados de desgaste dental, se establecieron los siguientes:

- I. Premolar deciduo cuatro presente, molar dos en erupción.
- II. Premolares permanentes presentes, molar uno moderadamente desgastado.
- III. Premolares desgastados, molares uno fuertemente desgastados, entostílido o metastilo del molar tres sin desgastar.
- IV. Premolares moderadamente desgastados, molares dos moderadamente desgastados, entostílido o metastilo del molar tres desgastado.
- V. Molares fuertemente desgastados, entostílido o metastilo del molar tres moderadamente desgastado.
- VI. Molares muy fuertemente desgastados, los selenes tienden a coalescer, entostílido o metastilo del molar tres coalescente con el tercer selene.

Por otra parte, la descripción osteológica del material poscraneal se realizó con la ayuda de monografías publicadas sobre los grupos bajo estudio: Protoceratidae (Patton y Taylor, 1971); Camelidae (Webb, 1965); Antilocapridae (Skinner, 1942); la terminología empleada es la usada por Webb (1965).

Los parámetros métricos de los elementos poscraneales incluyen: longitud, anchura y altura de las facetas articulares (distancia entre los márgenes anterior y posterior) (Figura 3). Todas son dimensiones máximas. Las medidas están expresadas en milímetros y fueron tomadas con un vernier o calibrador que cuenta con una precisión de 0.1 milímetros.

Para observar el grado de variación en cada una de las muestras, se realizó la estadística descriptiva de los conjuntos con un mayor número de ejemplares incluidos en cada una de las especies identificadas. En algunos casos, ciertos pares de medias se contrastaron –mediante pruebas de t-student- para identificar si las diferencias entre los parámetros métricos eran estadísticamente significativas, estableciendo primero si las varianzas eran homogéneas o heterogéneas. Para todos los análisis mencionados se utilizó la herramienta de análisis de datos del programa Microsoft Excel 2000.

La sistemática que se sigue en este trabajo es la de Janis *et al.*, (1998a), y The Paleobiology Database (J. Alroy coordinador). Asimismo, la escala biocronológica que se emplea es la propuesta por Janis *et al.*, (1998a), sólo que a diferencia de ella, se considera que el límite entre el Henfiliano y el Blancano se halla cerca de los 4.8 millones de años, dado que los estudios realizados en San Miguel de Allende y otras regiones de los Estados Unidos sugieren que esta es la edad más probable para dicho límite (Reppening, 1987; Kowallis *et al.*, 1998).

En las Consideraciones Paleoecológicas se mencionan tres categorías de herbivoría: pacedor, ramoneador y de hábitos mixtos. El primer término se refiere a los organismos consumidores de material vegetal fibrosa o abrasiva en la que los pastos representan más del 75 % de su dieta; en el segundo están incluidos los organismos que se alimentan de material vegetal jugosa, preferentemente hojas, ramas de arbustos, árboles y de sus retoños, y que representan más del 75 % de su dieta; y el tercer término se refiere a los organismos que consumen entre un 25 % y un 75 % de pastos a lo largo del año dependiendo de su disponibilidad (Webb, 1983; Dompierre y Churcher, 1996; Mendoza *et al.*, 2002).

Por su parte, la abundancia relativa de ejemplares por taxón que se describe en el apartado de Consideraciones Tafonómicas, se basó en el número total de ejemplares identificados descritos en este trabajo, así como en el número mínimo de individuos, el cual se estimó a partir de la sumatoria de los restos óseos más numerosos de un solo lado (todos los ejemplares izquierdos o derechos) (Badgley, 1986; Palmqvist y Arribas, 2001; Spencer *et al.*, 2003).

La probable masa corporal de los taxones identificados se determinó con base en las ecuaciones de regresión propuestas por Janis (1990) para los rumiantes (donde se incluyen a los camélidos) y las propuestas por Damuth (1990) para todos los selenodontes y los selenodontes ramoneadores. Las variables consideradas fueron la longitud de la serie molar inferior (M_1 - M_3), obtenida a partir de la sumatoria de las medias de cada molar, y la longitud del segundo molar inferior (Tabla 4).

En las Consideraciones Evolutivas, la determinación de los alcances biocronológicos locales de las especies identificadas en San Miguel de Allende se llevó a cabo a partir de su reconocimiento en cada uno de los horizontes de las diferentes localidades; posteriormente, la información obtenida se integró en una tabla biocronológica junto con los diferentes fechamientos radiométricos disponibles para el área (Woodburne, 1987; MacFadden, 1992a). Los alcances estimados para los taxones procedentes de localidades con fechamientos radiométricos incluyen el margen de una desviación estándar.

En lo referente a las tasas de extinción promedio, éstas se expresaron como el inverso de la longevidad media de las especies (Stanley, 1979), y en las unidades de extinción denominadas macarthurs (ma), las cuales se obtienen a partir de curvas de supervivencia de las especies mediante la fórmula $ma = 721.3 (\log S_1 - \log S_2 / \Delta t \log e)$, tomando la porción de la curva donde se observa una pendiente o inclinación (Raup, 1975; MacFadden, 1985; 1992a). Las variables S_1 y S_2 corresponden al número de especies supervivientes al inicio y al final del periodo de tiempo Δt . Cuando los valores son pequeños, se utilizan los micromacarthurs (μma), que corresponden a un $ma \times 10^{-6}$.

Finalmente, los análisis filogenéticos que se describen en el apartado de Probables Relaciones Filogenéticas y Modos de Evolución de algunos taxones de camélidos, se realizaron mediante el análisis de máxima parsimonia incluido en el programa PAST –

Palaeontological Statistics, ver. 1.33 (Hammer *et al.*, 2001) utilizando una búsqueda exhaustiva y considerando que todos los caracteres tienen el mismo peso y son reversibles.

Fase de trabajo de campo

Durante la temporada de campo (Julio, 2001), se visitaron algunas de las principales localidades de donde procede el material fósil estudiado, tales como Rancho El Ocote, Coecillos y Arrastracaballos.

En cada una de las localidades, se prospectó el terreno para identificar material adicional. Cada vez que se reconocía un fósil, si éste era un elemento pequeño (por ejemplo un diente aislado) y se encontraba sobre el sedimento o parcialmente enterrado, se recolectaba con ayuda de un picahielo, se endurecía con acetato de celulosa, se dejaba secar y una vez seco, se envolvía en papel higiénico y se colocaba en una bolsa plástica que contenía los datos de campo; asimismo, se anotaban en la libreta los datos estratigráficos pertinentes.

Para los elementos grandes o articulados, se procedió a su recolecta con la ayuda de “jackets”, los cuales se elaboran de la siguiente manera: en primer lugar, las partes expuestas del ejemplar se van endureciendo con acetato de celulosa y se va haciendo un pedestal que lo contenga, cavando un surco alrededor del fósil, después, las porciones expuestas del elemento se cubren con papel higiénico que sirve como aislante, el papel se moja, y el bloque se envuelve con vendas cubiertas con yeso, y mientras va secando, se le anotan los datos de campo: una vez seco se extrae rompiendo la parte inferior del bloque. En la libreta de campo se anotaron los datos estratigráficos apropiados.

También, durante la temporada de campo se reconocieron los principales rasgos geológicos de las unidades estratigráficas del área, los cuales incluyen las relaciones estratigráficas y espesor de las unidades, la constitución de los sedimentos, la inclinación de los depósitos y la existencia de fallas.

Preparación del material fósil

Los ejemplares recolectados... Limpiaron por medios mecánicos, esto es, con ayuda de cepillos dentales, puntas odontológicas y air scribe, para eliminar el sedimento. Una vez limpios, se endurecieron con ayuda de resinas y aglutinantes; finalmente, se catalogaron para integrarlos a la colección.

ABREVIATURAS

C: Canino

CMR: Colección de Material Reciente, Museo de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM

DP: Premolar deciduo

F:AM: Frick Collection, American Museum of Natural History

Gto: Guanajuato

I: Incisivo

IC: Índice de consistencia de los árboles filogenéticos

IGCU: Colección de mamíferos fósiles de San Miguel de Allende, Museo de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM

IGM: Colección Nacional de Paleontología, Museo de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM

INAH: Colección del Laboratorio de Arqueozoología, Instituto Nacional de Antropología e Historia

KUVP: University of Kansas Museum of Natural History

M^s: Molar superior

M_x: Molar inferior

Ma: Millones de Años

ma: macarthurs

NMI: Número mínimo de individuos

NTE: Número total de ejemplares identificados

P^s: Premolar superior

P_x: Premolar inferior

UF: Florida Museum of Natural History, University of Florida

UAHMP: Colección del Museo de Paleontología, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo

UNAM: Universidad Nacional Autónoma de México

UWBM: Burke Museum, University of Washington

MARCO GEOLÓGICO DEL ÁREA SAN MIGUEL DE ALLENDE, GUANAJUATO

Localización y acceso

El área se encuentra en el graben de San Miguel de Allende, en la porción noreste del Estado de Guanajuato, entre los 20° 55'-21° 10' Lat N y los 100° 40'-100° 50' Long W, cubriendo una extensión aproximada de 403 Km². El graben tiene una orientación N-S, y está localizado en el límite norte de la Faja Volcánica Transmexicana (Figura 1).

La principal vía de acceso al área de estudio es a través de la Carretera Federal 51, en el tramo que une a las ciudades de San Miguel de Allende y Dolores Hidalgo.

Litoestratigrafía y edad

La descripción de las diferentes unidades se basa en el trabajo de Carranza-Castañeda *et al.* (1994), el cual presenta de manera detallada la geología del área.

La unidad más antigua fue denominada informalmente como Capas San Miguel de Allende. Está representada por una secuencia rítmica de turbiditas marinas de color pardo claro a gris oscuro de edad cretácica. Esta secuencia se encuentra plegada y está formada por arcillita laminar interestratificada con limolita moderadamente cementada (Figura 4); aflora en varias zonas cercanas a la ciudad del mismo nombre y en la parte basal del bloque levantado que ocupa la parte este del área. Su contacto inferior no está expuesto y subyace discordantemente a rocas volcánicas oligo-miocénicas.

Las rocas volcánicas están constituidas principalmente por andesita de piroxena, y riolitas y basaltos que son menos comunes. Los basaltos se encuentran siempre por encima de los otros dos tipos de roca (Figura 4). En conjunto, tienen un espesor estimado de 120 m (Carranza-Castañeda y Miller, 1996) y afloran en los bloques levantados que delimitan el área, al sur de la Ciudad de San Miguel (Cerro de Palo Huérfano), así como en algunas zonas de la parte central del graben. Estas rocas fueron fechadas mediante análisis de potasio-argón (K/Ar) en diversas muestras de andesita de piroxena, obteniéndose edades que van de los 30.5 Ma a los 10.7 Ma, que permiten ubicarlas en el lapso Oligoceno-Mioceno.

Las rocas ígneas de flujo subyacen en discordancia a sedimentos fluviales y aluviales de edad Mioceno tardío-Plioceno temprano, denominadas informalmente Capas

Rancho Viejo. De ellos proceden los restos fósiles estudiados. Las Capas Rancho Viejo fueron divididas en dos unidades informales.

La unidad inferior tiene un espesor no mayor a los ocho metros, se halla constituida por arcilla, arcilla limosa y arcilla arenosa con lentes de ceniza volcánica, así como arena y grava en menor proporción (Figura 4). Estos estratos se encuentran poco consolidados o sin consolidar y tienen un color que comúnmente va del verdoso al grisáceo, aunque existen también algunos sedimentos pardo rojizos que son muy poco fosilíferos. Los sedimentos representan depósitos de llanura de inundación y de barras de arena. La asociación faunística recuperada de las Capas Inferiores Rancho Viejo indica una edad que va del Mioceno Tardío al Plioceno más temprano. Esta unidad ha sido reconocida en la parte central y noreste del graben, con afloramientos de pequeña extensión.

La unidad superior tiene un espesor estimado de 100 m, sobreyace discordantemente a la unidad anterior, y se encuentra formada por arcilla limosa y arcilla arenosa con algunos lentes de ceniza volcánica, arena y capas delgadas de grava (Figura 4). Los estratos están pobremente consolidados y tienen un color pardo amarillento, gris pálido y rosa pálido. Los sedimentos representan depósitos de barras de arena, llanuras de inundación y canales abandonados. Con relación a las capas inferiores, Las Capas Superiores Rancho Viejo presentan un mayor contenido de carbonato de calcio y arena, y un menor contenido de ceniza volcánica. La asociación faunística recuperada de estas capas indica una edad de Plioceno temprano. Esta unidad aflora mucho más extensamente que la anterior y se halla expuesta en la porción centro y norte del graben.

Por otra parte, los fechamientos radiométricos obtenidos a partir de las cenizas volcánicas, permiten contar con edades absolutas para algunas de las localidades fosilíferas (Tabla 5).

Finalmente, los depósitos cuaternarios sobreyacen a las capas anteriores; consisten principalmente de clastos volcánicos retrabajados que tienen un tamaño que va de cantos rodados a arcilla. Estos se encuentran cubriendo la mayor parte del área.

Bioestratigrafía

El análisis del material fósil de mamíferos recolectado en las Capas Rancho Viejo, permitió definir la existencia de dos asociaciones faunísticas sobrepuestas que representan dos edades de mamíferos: Henfiliano (Mioceno tardío) y Blancano temprano (Plioceno temprano).

Los fósiles índice que caracterizan estas edades en el área son: para la parte tardía del Henfiliano temprano, los équidos *Dinohippus interpolatus* y *Calippus castilli*; para el Henfiliano tardío, el cánido *Borofagus secundus*, el úrsido *Agriotherium schneideri*, el rinoceronte *Teleoceras hicksi*, y los équidos *Nannippus minor*, *Neohipparion eurystyle*, *Astrohippus stockii* y *Dinohippus mexicanus*. Los índices del Blancano temprano incluyen a los lagomorfos *Hypolagus mexicanus* y *Paranotolagus complicatus*, al roedor *Spermophilus matachicensis* y los équidos *Equus (Dolichohippus) simplicidens* y *Nannippus peninsulatus* (Miller y Carranza-Castañeda, 1984; Carranza-Castañeda, 1989; Carranza-Castañeda y Walton, 1992; Carranza-Castañeda y Miller, 1996, 1998; Miller y Carranza-Castañeda, 1998; entre otros).

Con base en lo anterior, la edad de las localidades consideradas en esta investigación es la siguiente: parte tardía del Henfiliano temprano: Gto 44 (La Presa). Parte temprana del Henfiliano tardío: Gto 30-5 (María Elena). Henfiliano tardío: Gto 2 (Rancho El Ocote), Gto 30 (Coecillos), Gto 42 (San Martín), Gto 48 (Chiva 2), Gto 49 (EW1), Gto 50 (Arroyo Grande), Gto 52 (Arroyo Tepalcates), Gto 54, Gto 55 y Gto 58 (Arroyo La Carreta). Henfiliano más tardío: Gto 2c, Gto 2e y Gto 43 (Rinconada). Blancano temprano: Gto 2d (Los Corrales), Gto 4 (El Tanque), Gto 6 (Arrastracaballos), Gto 11 (Garbani Locality), Gto 12 (La Pantera), Gto 13 (Tierra Blanca), Gto 14 (Cuesta Blanca), Gto 18 (Ferrocarril 2), Gto 24 (Perros Bravos), Gto 31 (Big Bird), Gto 33 (Porkchop), Gto 38 (Tlaloc), Gto 39 (Abandonados), y Gto 45 (Cara Cara) (Figuras 1 y 5).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden Artiodactyla Owen, 1848
Suborden Tylopoda Illiger, 1811
Familia Protoceratidae Marsh, 1891
Subfamilia Synthetoceratinae Frick, 1937
Tribu Kryptoceratini Webb, 1981
Kryptoceras Webb, 1981
Kryptoceras? sp.
(Lámina 1)

Material referido

Molariformes superiores aislados.- IGCU 12200, DP³ izquierdo, (Gto 2e).

Alcance biocronológico y distribución geográfica

Henfiliano más tardío de Florida (Upper Bone Valley Fauna) y posiblemente Henfiliano más tardío de Carolina del Norte (Lee Creek Mine) (Webb, 1981; Prothero, 1998a); Henfiliano más tardío de Guanajuato (Área de San Miguel de Allende).

Descripción del material

El ejemplar se encuentra desgastado, tiene un contorno de triángulo rectángulo con su eje mayor en sentido anteroposterior; en la superficie oclusal se observa una foseta posterior fuertemente desgastada de contorno ovoide. La porción anterior del premolar es redondeada y carece de estilo; en la porción labial se observa una costilla anterior moderadamente desarrollada que está delimitada por dos valles moderadamente angostos y poco profundos que desaparecen hacia la base del diente; en la parte posterolabial existe una costilla prominente orientada hacia la porción posterior; el estilo posterior se halla ligeramente desarrollado. En la parte media lingual se observa una columna de esmalte (semejante al protocono presente en los équidos), la cual se conecta con la porción posterior del premolar por medio de una profunda y estrecha invaginación, y con la parte anterior mediante un valle con forma de "V", el cual es aproximadamente 2/3 menos profundo que la invaginación posterior. El premolar tiene una raíz anterior con una sección transversal ovoide y con el eje mayor en sentido anteroposterior, una raíz posterolabial cilíndrica y una raíz lingual muy elongada que se forma por la unión de la que se encuentra debajo de la columna de esmalte y la posterolingual.

El DP³ tiene una longitud de 22.7 mm, una anchura tomando en cuenta la costilla labial posterior de 18.4 mm, y una anchura de 16.6 mm sin ella, y una altura de la corona de 13.4 mm.

Discusión

Con relación a los DP³ de camélidos el ejemplar está menos molarizado, su porción anterior es más elongada y carece de estilo, no se observa un selene posterior bien desarrollado, no presenta el estilo mediolingual dirigido hacia la parte anterior como en el otro grupo de tilópodos, sino uno posterolingual y con una orientación posterior, y presenta una columna de esmalte que no se observa en los premolares deciduos de los camélidos.

Comparado con los DP³ de antilocápridos y cérvidos, es entre un 40 % a 60 % mayor, se encuentra menos molarizado, en un estado de desgaste semejante el estilo anterolabial está menos desarrollado, y el posterolabial tiene una orientación posterior, mientras que en los ciervos y antilocápridos se dirige anteriormente, y presenta una columna de esmalte, la cual no existe en los rumiantes antes mencionados.

Con respecto al de los protocerátidos protoceratinos, el DP³ de San Miguel es considerablemente más hipsodonte, tiene un mayor tamaño, y no presenta cíngulos linguales.

Asignación taxonómica: En su descripción de la dentición decidua del sintetoceratino *Lambdoceras hessei*, Stirton (1967) menciona una serie de rasgos en el DP³ (que se halla ligeramente menos desgastado que el de Guanajuato) que se observan en el ejemplar, como son: un premolar elongado anteroposteriormente de contorno triangular, una costilla anterior delimitada por dos valles que desaparecen hacia la base del diente, una costilla posterior prominente, una columna de esmalte que se encuentra conectada en la porción anterior, la presencia de una raíz anterior elongada, una raíz posterolingual, y una lingual que se forma por la unión de la que se ubica por debajo de la columna de esmalte y la posterolingual. De igual forma, Patton y Taylor (1971, p. 181, fig. 24) ilustran la dentición decidua de *Lambdoceras trinitiensis*, incluido el DP³, que presenta un estado de desgaste similar al de San Miguel de Allende. Ambos premolares son semejantes en morfología, dado que su configuración y grado de desarrollo de estilos, costillas y valles es comparable, además de que la invaginación posterior que une la columna de esmalte es profunda y

estrecha. Con base en esta semejanza de rasgos es que se asigna al ejemplar a la subfamilia Synthetoceratinae.

Por otro lado, en 1981 Webb describe el género *Kyptoceras*, del Henfiliano más tardío de Florida, el cual representa al miembro más joven de la familia. En su descripción de los molariformes menciona que aun cuando se encuentran moderadamente desgastados son hipsodontes (con una altura de la corona del M² de 15 mm), y que a diferencia del resto de los protocerátidos, no presentan cíngulos linguales. Como se mencionó en el apartado de descripción, el ejemplar tiene una altura de la corona de 13.4 mm a pesar de que se encuentra bien desgastado, por lo que puede considerarse como hipsodonte, y al igual que en *Kyptoceras*, carece de cíngulos linguales.

Aun cuando el DP³ aquí descrito comparte los dos rasgos antes mencionados con el género de Florida, y a que fue recuperado de estratos de edad henfiliana más tardía, se prefirió asignarlo con duda a *Kyptoceras* dado que se cuenta con sólo un ejemplar y que este es un molariforme deciduo, y esperar a contar con mayor cantidad de material con el que se puedan reconocer rasgos adicionales que permitan confirmar su existencia en el área.

El ejemplar de *Kyptoceras?* de Guanajuato representa el primer registro de un protocerátido para el Plioceno temprano de México.

Familia Camelidae Gray, 1821
Subfamilia Camelinae Gray 1821
Tribu Lamini Webb, 1965
Alforjas Harrison, 1979
Alforjas sp.
(Tablas 6-14; Láminas I-III)

Material referido

Elementos mandibulares.- IGCU 8246, fragmento mandibular izquierdo con P₄-M₂, (Gto 2b). IGCU 6049, ramas mandibulares izquierda y derecha con DP₃-M₁, (Gto 49). Molariformes inferiores aislados.- IGCU 12201, M₃ derecho, (Gto 2b). Molariformes superiores aislados.- IGCU 7835, fragmento maxilar con M¹ derecho y parte del selene anterior del M², (Gto 43). Elementos poscraneales.- Astrágalos derechos: IGCU 4352 (Gto 2c) e IGCU 4514 (Gto 43). Astrágalos izquierdos: IGCU 9418 (Gto 43) e IGCU 7383 (Gto 4f). Falanges I: IGCU 6086, fragmento distal (Gto 2), IGCU 4487 (Gto 2b), IGCU 2816 e IGCU 3005, fragmentos distales (Gto 2c), IGCU 5493, IGCU 6898, IGCU 7636, IGCU

8068, IGCU 9129 fragmento distal, e IGCU 10165 (Gto 43). Metacarpales derechos: IGCU 12202 (Gto 43). Metacarpales izquierdos: IGCU 412a (Gto 2c), e IGCU 12203, fragmento proximal (Gto 43). Metatarsales izquierdos: IGCU 4762 (Gto 2c) e IGCU 7836 (Gto 49).

Alcance biocronológico y distribución geográfica

Parte temprana del Henfiliano temprano de Nevada (Mormon Mesa y Clark Co) y de Nuevo México (Gabaldon Badlands Site); parte tardía del Henfiliano temprano de Colorado (Wray Fauna) y de Nebraska (Kimball Fauna, Cambridge Local Fauna, Oshkosh Local Fauna, Potter Quarry, *Amebelodon fricki* Quarry, y Green Wood Canyon); Henfiliano tardío de Arizona (Wikieup Local Fauna, Old Cabin Quarry, Camel Canyon, Redington Local Fauna, San Pedro Valley, y Turtle Pocket), de Kansas (Edson Quarry, Sherman Co, Lost Quarry, Found Quarry, y Rhinoceros Hill Quarry), del Panhandle de Texas y Oklahoma (Optima (Guymon) Local Fauna, Oklahoma: Ogallala Group, Oklahoma; Turkey Track Canyon, Texas; Parcell Ranch, Texas, y Canadian River Sites, Texas), de Texas (Coffee Ranch Local Fauna y Smart Ranch), y de Guanajuato, México (Área de San Miguel de Allende) (Montellano-Ballesteros, 1989; Honey *et al.*, 1998; Carranza-Castañeda y Miller, 2000); Henfiliano más tardío de Guanajuato (Área de San Miguel de Allende).

Descripción del material

Elementos mandibulares: En el ejemplar mejor preservado (IGCU 6049) se observa que la rama horizontal es robusta, con una profundidad al nivel del metastilo del M₁ de 43.2 mm en la rama izquierda y de 42.0 mm en la derecha. El borde ventral de la mandíbula es convexo a partir del nivel del DP₃ y hacia la porción posterior. El borde dorsal del diastema es afilado y el proceso angular está bien desarrollado.

Dentadura inferior: En el ejemplar IGCU 8246, cuyos molariformes se encuentran en un estado de desgaste IV, se observa que el P₄ tiene forma de cuña, en la porción anterolingual presenta un valle moderadamente amplio y profundo que delimita un paracónido bien desarrollado. En la porción posterolingual existe un valle amplio y poco profundo, que al igual que el anterior, se hallan presentes a todo lo largo de la altura de la corona. En la superficie oclusal se observa una foseta elongada anteroposteriormente, que ocupa

aproximadamente 2/3 de la porción posterior del premolar. La parte anterolingual está perdida.

En el M_1 la foseta anterior está fuertemente desgastada y la posterior moderadamente desgastada; el parastilido no está desarrollado, el metastilido y entostilido se hallan ligeramente desarrollados; el estilido anterolabial no está desarrollado; la costilla posterior se encuentra moderadamente desarrollada.

En el M_2 las fosetas se hallan moderadamente desgastadas, el metacónido y entocónido están aguzados; el parastilido no está desarrollado, mientras que el metastilido y entostilido se hallan moderadamente desarrollados; el estilido anterolabial está ligeramente desarrollado. Las costillas se encuentran moderadamente desarrolladas.

En el único M_3 , que está en un estado de desgaste IV, las fosetas se hallan moderadamente desgastadas, el metacónido y entocónido están aguzados, los estilidos están ligeramente desarrollados y el estilido anterolingual está moderadamente desarrollado. Las costillas se encuentran moderadamente desarrolladas y el tercer selene presenta su borde lingual ligeramente aguzado y su superficie oclusal está desgastada.

Con relación a la dentición decidua, el DP_3 se halla comprimido lateralmente, tiene un contorno triangular, su borde lingual es moderadamente convexo, y en su superficie oclusal se observa una foseta elongada anteroposteriormente que ocupa la mitad posterior del premolar.

El DP_4 tiene tres selenes que aumentan ligeramente de tamaño de delante hacia atrás, los cónidos del ectolófido están aguzados y los estilidos no están desarrollados.

Dentadura superior: El M^1 tiene el paracono y metacono aguzados y moderadamente desgastados, las fosetas son amplias y profundas; el parastilo y la costilla anterior se encuentran fuertemente desarrollados, el mesostilo y metastilo están moderadamente desarrollados, así como la costilla posterior. Tiene una longitud de 33.8 mm y una anchura de 21.4 mm.

En el fragmento de M^2 sólo es posible observar que el parastilo y la costilla anterior están bien desarrollados.

Elementos poscraneales: Astrágalos.- el cóndilo lateral es más alto y ligeramente más angosto que el medial, el valle tibial es amplio y se continúa con la parte proximal de la superficie sustentacular; la fosa interarticular es profunda, amplia y ovoide. Las facetas

articulares laterales están arregladas en forma de “S”. La parte distal de la faceta fibular termina en una saliente moderadamente o ligeramente desarrollada, la cual está separada de la faceta paracuboidal por un surco amplio y moderadamente profundo; la faceta parasustentacular se continúa distalmente con la paracuboidal. La fosa subsustentacular es profunda y moderadamente amplia. Distalmente, la faceta navicular es mayor que la cuboidal, y está separada de la superficie sustentacular por una invaginación con forma de “V”.

Falanges I.- éstas son robustas, la faceta articular proximal es más ancha (mediolateralmente) que alta (anteroposteriormente) y ligeramente cóncava en sentido anteroposterior; el canal carinal es poco profundo y moderadamente amplio. La rugosidad para el ligamento suspensor tiene forma de “W” asimétrica y ocupa en promedio el 33.6 % de la longitud de las falanges, sólo en IGCU 8068 ocupa el 20.2 %. La diáfisis es recta y robusta, la tróclea distal es ancha, con los cóndilos asimétricos, y su porción dorsal es corta.

Metacarpales.- son robustos y cortos proximodistalmente. En su parte proximal la faceta para el magnum se halla ligeramente más elevada que la faceta para el cuneiforme, y está separada de ella en la porción anterior por una diferencia de nivel y en la porción posterior por una fosa profunda y estrecha que amplía su anchura en la parte caudal. La faceta para el trapezoide es pequeña, ovoide y en su porción anterior está delimitada de la faceta para el magnum mediante una cresta moderadamente desarrollada. La faceta para el cuneiforme es reniforme y ocupa toda la superficie del metacarpo IV. La porción ventral de los metacarpales presenta un surco amplio y moderadamente profundo que desaparece hacia la porción distal. Aun cuando no están completos, es posible observar que los cóndilos distales son divergentes y robustos.

Metatarsales.- son también cortos y robustos. En su parte proximal la faceta que articula con el ectomesocuneiforme es reniforme y se halla separada de la faceta para el cuboides por un canal estrecho y poco profundo. La faceta para el entocuneiforme es pequeña, aproximadamente ovoide, y está separada de la faceta para el ectomesocuneiforme por un surco moderadamente amplio y algo profundo. La faceta para el cuboides es reniforme y ocupa toda la superficie del metatarso IV. El proceso posterolateral se halla moderadamente desarrollado, el surco ventral es amplio y moderadamente profundo, y los cóndilos distales son divergentes y robustos.

Discusión

Los M_1 engastados en las mandíbulas del ejemplar juvenil, difieren de los que se hallan en el estado de desgaste IV en que las fosetas se encuentran poco desgastadas, los cónidos están aguzados, y los estilidos no están desarrollados, incluyendo el anterolabial.

Al comparar los ejemplares con los de *Hemiauchenia* se observan importantes diferencias, ya que en un estado de desgaste semejante, los molariformes aquí descritos son significativamente más grandes (Tablas 6-7) y más hipsodontes, las mandíbulas son más robustas y profundas, y el proceso angular está más desarrollado.

En el caso de IGCU 6049, las ramas mandibulares y los molariformes son muy parecidas a las del ejemplar KUV 3214 del Henfiliano tardío de Kansas, que ha sido asignado a *Alforjas* (Harrison, 1979), y que tiene un grado de desarrollo ontogenético semejante al del ejemplar de Guanajuato.

Astrágalos.- con relación a los elementos asignados en este trabajo a *Hemiauchenia vera* y *H. blancoensis*, y a los de *Hemiauchenia* sp. asignados por Montellano-Ballesteros (1989), estos ejemplares son en promedio 14.41 %-15.6 % mayores (Tablas 8-9; Figura 6) y más robustos; el valle tibial se continúa con la superficie sustentacular, mientras que en los de *Hemiauchenia* están separados por una diferencia de nivel; la faceta navicular es más amplia y el surco que divide la superficie sustentacular tiene una posición más distal que en el género antes mencionado, y la faceta navicular no se continúa con la superficie sustentacular. La realización de una prueba de t para las medias de la longitud medial y la anchura distal de *Alforjas* y *Hemiauchenia vera* demostraron que si existen diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$) entre los astrágalos de los dos géneros (Tabla 10).

Comparados con los de *Hemiauchenia* especie pequeña son alrededor de 38 % mayores (Tablas 8-9; Figura 6) y más robustos, y la faceta navicular es mayor. La realización de una prueba de t para las medias de la longitud medial y la anchura distal demostró que si existen diferencias estadísticamente significativas entre las dimensiones de ambos conjuntos (Tabla 10).

Con respecto al astrágalo asignado a *Camelops* sp., los ejemplares son 9.3 % menores (Tablas 8-9; Figura 6) y menos robustos, el valle intertroclear es más pequeño y la saliente fibular está menos desarrollada.

Comparados con los astrágalos UF 47240, UF 102674, UF 134741 y UF 134742 de la Fauna Palmetto de Florida, asignados a *Megatylopus*, son aproximadamente 31.2 % menores, menos robustos, el cóndilo medial no sobrepasa la superficie sustentacular y la faceta navicular es mayor que la cuboidal, mientras que en el género de camélido gigante dicho cóndilo sobresale de la superficie y las facetas articulares distales son subiguales.

Respecto a los astrágalos de *Megacamelus* son 30 % menores y menos robustos.

Falanges I.- comparados con las falanges de *Hemiauchenia vera* y *H. blancoensis* estos elementos son más robustos, la faceta articular proximal es significativamente más ancha (Tablas 11-12), y la superficie para el ligamento suspensor se extiende más distalmente. La realización de una prueba de t para la media de la longitud entre estos ejemplares y los asignados a *H. vera* mostró que no existen diferencias estadísticamente significativas en este parámetro. Sin embargo, las llevadas a cabo para la anchura y altura proximal así como para la anchura distal evidenciaron que sí existen diferencias estadísticamente significativas (Tabla 13) –al igual que con *H. blancoensis*- lo que refleja la diferencia de proporciones entre las falanges de ambos géneros, siendo las de *Alforjas* más masivas (Figura 7).

Respecto a las de *Hemiauchenia* especie pequeña, estas falanges son 41.45 % mayores en promedio y más robustas; y 24.38 % más grandes que las de los miembros manuales de *H. vera* (Tablas 11-12; Figura 7), más robustas, y la superficie para el ligamento suspensor se extiende más distalmente.

Comparadas con las falanges I UF 134748, UF 134749 y UF 134750 asignadas a *Megatylopus*, son 11.5 % menores, la cara articular proximal es 28.1 % menos ancha, y la tróclea distal es 32.7 % más estrecha, la diáfisis es menos masiva, y la superficie para el ligamento suspensor se extiende más distalmente.

Con respecto a las del camélido gigante *Megacamelus* son 13 % más pequeñas, menos masivas, proporcionalmente más elongadas proximodistalmente, y la faceta articular proximal y la tróclea distal son mucho más estrechas transversalmente.

Con relación a la falange I de *Blancocamelus* son 21.3 % menores, proporcionalmente más robustas, especialmente la diáfisis, y la cara articular proximal es más baja.

Metacarpales.- estos ejemplares difieren de los de *Hemiauchenia vera* en que son considerablemente más robustos, aproximadamente 20 % menos largos, la faceta para el trapecoide es ligeramente mayor y la cresta que la separa de la faceta para el magnum está más desarrollada, el surco ventral es más ancho y menos profundo, y los cóndilos distales son más divergentes y masivos. Son también mucho más robustos que los de *Hemiauchenia* especie pequeña, 14 % más largos, la cresta que separa la faceta para el trapecoide de la del magnum se halla más desarrollada, y el surco ventral es proporcionalmente más ancho y menos profundo.

Comparados con los de *Megatylopus* son 34.5 % más pequeños y menos robustos; son 31.3 % menores y mucho menos robustos que los de *Megacamelus*, y 42 % menos largos que los de *Blancocamelus* y proporcionalmente más robustos. Asimismo, los ejemplares son 7 % más pequeños que los de *Camelops* y 21.3 % menos anchos en su porción proximal.

Metatarsales.- son mucho más robustos que los de *Hemiauchenia vera*, aproximadamente un 10 % más cortos, su porción proximal es más ancha, los cóndilos distales son más divergentes y masivos y el canal ventral es proporcionalmente más ancho. Son 24.6 % más grandes y mucho más robustos que los de *Hemiauchenia* especie pequeña, y los cóndilos distales son proporcionalmente más anchos y divergentes (Tabla 14).

Comparados con los de *Megatylopus* son 22.2 % más cortos proximodistalmente, la porción proximal es 25 % más estrecha transversalmente que en el fragmento proximal de metatarsal UF 53932 de la Fauna Palmetto asignado al género de camélido gigante, y los cóndilos distales son menos divergentes.

Difieren de los metatarsales de *Megacamelus* en su menor tamaño (29 % aproximadamente) y en que son mucho menos robustos; de *Blancocamelus* en que son 35 % más cortos y proporcionalmente más robustos; y de *Camelops* en que son ligeramente más pequeños, y en que las porciones distal y proximal son alrededor de 15 % más estrechas transversalmente.

Asignación taxonómica: Los ejemplares estudiados presentan los rasgos diagnósticos de *Alforjas*, tales como: molariformes hipsodontes, molares inferiores con un estilido anterolingual pobremente desarrollado o ausente, mandíbula más profunda que la de *Hemiauchenia* y con un proceso angular bien desarrollado, y molares superiores con estilos

y costillas menos desarrollados que los de *Paleolama* (Harrison, 1979; Honey *et al.*, 1998). En su descripción de los elementos poscraneales de *Alforjas*, Harrison (1979), menciona que en los astrágalos el surco que divide la faceta parasustentacular es más distal que en *Hemiauchenia* y que la superficie sustentacular se continúa suavemente con el valle tibial. Respecto a las falanges I, señala que son menos esbeltas que las de *Hemiauchenia*, con una diáfisis más robusta, una faceta articular proximal considerablemente más robusta que la diáfisis, y una superficie para el ligamento suspensor con forma de “W” no simétrica que se extiende más distalmente que en *Hemiauchenia*. Indica que los metacarpales son considerablemente más robustos que los del lamini antes mencionado, con una faceta para el trapecoide más grande, una cresta que la delimita mejor desarrollada, que los cóndilos distales son más divergentes, y que los metatarsales son más cortos y proporcionalmente mucho más robustos que los de *Hemiauchenia*.

El material estudiado presenta los rasgos antes citados, y presenta dimensiones semejantes a las de elementos que han sido asignados al género (Harrison, 1979; Breyer, 1983; Dalquest, 1980); por lo anterior se asignan a *Alforjas*.

El registro de *Alforjas* en el Área de San Miguel de Allende, confirma la presencia del taxón en Guanajuato.

Hemiauchenia Gervais y Ameghino, 1880
Hemiauchenia vera Matthew, 1909
(Tablas 6-17; Láminas III-V)

Material referido

Elementos maxilares.- IGCU 12205, fragmentos maxilares con P³-M³ derechos y M¹-M³ izquierdos, (Gto 30-5).

Elementos mandibulares.- IGCU 12206, fragmento mandibular izquierdo con P₄-M₃; IGCU 12207, fragmento mandibular izquierdo con M₂-M₃; IGCU 12208, ramas mandibulares izquierda y derecha con P₄ (en erupción)-M₂; (Gto 2b). IGCU 675, fragmento mandibular derecho con P₄-M₃; IGCU 688, fragmento mandibular derecho con M₂-M₃; (Gto 2c). Molariformes inferiores aislados.- IGCU 12204, M₁ derecho, (Gto 44). IGCU 575, M₂ derecho, (Gto 2). IGCU 1044, M₁ izquierdo; IGCU 226, M₁ derecho; IGCU 254, M₁ izquierdo; IGCU 10448 e IGCU 12209, M₂ izquierdos; IGCU 255, M₃ izquierdo; (Gto 2b). IGCU 3922 M₁ izquierdo, (Gto 2c); IGCU 697 e IGCU 4846, M₂ derechos; IGCU

3428, M₃ izquierdo; (Gto 2c). IGCU 5317. DP₄ derecho; IGCU 5316 e IGCU 5322, M₁ izquierdo y derecho; IGCU 5312 e IGCU 5314, M₃ derechos; IGCU 8364, M₃ izquierdo; (Gto 30). IGCU 8457, DP₃ derecho; IGCU 12210 e IGCU 6437, P₄ izquierdos; IGCU 8487, P₄ derecho; IGCU 6335 e IGCU 12211 M₁ derechos; IGCU 7273 e IGCU 12212, M₁ izquierdos; IGCU 12213, M₂ izquierdo; IGCU 12214, IGCU 12215 e IGCU 12216, M₃ derechos; IGCU 10003, M₃ izquierdo; (Gto 43). Molariformes superiores aislados.- IGCU 4129, M¹ derecho, (Gto 2a). IGCU 12217, M¹ izquierdo; IGCU 1023, M² izquierdo, (Gto 2b). IGCU 3427, M¹ izquierdo; IGCU 3425 e IGCU 3521, M² izquierdos; IGCU 3453 M³ izquierdo; IGCU 3424 e IGCU 2626, M³ derechos, (Gto 2c). IGCU 7343, M¹ derecho, (Gto 2c). IGCU 6451, P⁴ izquierdo; IGCU 10058 e IGCU 10944, M¹ derechos; IGCU 9459, M¹ izquierdo; IGCU 6380 e IGCU 7112, M² derechos; IGCU 9793, IGCU 9772 e IGCU 10057, M³ derechos, (Gto 43). IGCU 11243 M¹ derecho, (Gto 52). Elementos poscraneales.- Astrágalos derechos: IGCU 703 (Gto 2), IGCU 10700, (Gto 2a), IGCU 8572 (Gto 2b), IGCU 745, IGCU 3266 e IGCU 753 (Gto 2c). Astrágalos izquierdos: IGCU 12218, IGCU 8780, IGCU 8908, e IGCU 7512 (Gto 43). Falanges I manuales: IGCU 10614 (Gto 2b), IGCU 12219 (Gto 30-5), IGCU 10179 (Gto 43) e IGCU 10733 (Gto 52). Falanges I podiales: IGCU 10723 (Gto 2a). IGCU 12220 (Gto 2b), IGCU 3515, IGCU 3517 fragmento distal, e IGCU 3602 (Gto 2c), IGCU 7546, IGCU 8896, IGCU 9398, IGCU 9568 fragmento distal, e IGCU 12221 (Gto 43), e IGCU 11290 (Gto 54). Metacarpales derechos: IGCU 2822 e IGCU 3583 (Gto 2c), IGCU 6994 e IGCU 12222 (Gto 43). Metacarpales izquierdos: IGCU 8271 (Gto 2b), IGCU 412b, fragmento proximal (Gto 2c), IGCU 2622 (Gto 2c), e IGCU 9224 (Gto 50). Fragmentos distales de metacarpales: IGCU 3585 e IGCU 3586 (Gto 2c), IGCU 12223, IGCU 12224, e IGCU 12225 (Gto 43). Metatarsales derechos: IGCU 919 (Gto 2c) e IGCU 12226 (Gto 43). Metatarsales izquierdos: IGCU 472 (Gto 2b). Fragmentos distales de metatarsales: IGCU 7557 (Gto 43). Tibias: IGCU 918, ejemplar derecho, e IGCU 3582, ejemplar izquierdo (Gto 2c).

Alcance biocronológico y distribución geográfica

Porción temprana del Henfiliano temprano de Kansas (Jack Swayze Quarry, John Dakin Quarry, Long Island Quarry, Arens Quarry, y Sebastian Place); parte tardía del Henfiliano temprano de Nebraska (Kimball Fauna, Cambridge Local Fauna, Oshkosh Local Fauna, Potter Quarry, *Amebelodon fricki* Quarry, y Green Wood Canyon), de Kansas (Minium Quarry), y de Nuevo México (San Juan y Rak Camel Quarries, *Osbornoceros* Quarry, y Leyden Quarry); parte temprana del Henfiliano tardío de Nebraska (Bear Tooth Local Fauna, Mail Box Local Fauna, Honey Creek, Dalton Local Fauna, y Uptegrove Local Fauna); Henfiliano tardío de Nevada (Silver Springs Local Fauna), de California (Warren Local Fauna), de Arizona (Wikieup Local Fauna), de Kansas (Long Island Quarry, Edson Quarry, Sherman Co. Lost Quarry, Found Quarry, y Rhinoceros Hill Quarry), de Oklahoma (Optima (Guymon) Local Fauna), de Texas (Coffee Ranch Local Fauna, Smart Ranch); Henfiliano tardío y más tardío de Guanajuato (Área de San Miguel de Allende); Henfiliano más tardío de Chihuahua (Yepómera), de Nebraska (Santee y Devil's Nest Air-Strip Local faunas), y de Florida (Upper Bone Valley Fauna) (Montellano- Ballesteros, 1989; Honey *et al.*, 1998). Parte tardía del Henfiliano temprano de Guanajuato (Área de San Miguel de Allende).

Descripción del material

Elementos mandibulares: Los fragmentos mandibulares con un mejor estado de preservación (IGCU 12207, IGCU 12208 e IGCU 688), presentan el borde ventral recto y con una profundidad de la mandíbula que aumenta ligeramente hacia la porción posterior. Dicha profundidad a nivel del metastílido del M₃ es de 38.4 mm en IGCU 12207 y de 41.1 mm en IGCU 688. En IGCU 12207 es posible observar que el borde dorsal del diastema es afilado.

Dentadura inferior: La descripción de los molariformes está basada principalmente en los ejemplares antes mencionados, los cuales presentan un estado de desgaste IV, así como en el resto de los molariformes que presentan este mismo estado de desgaste.

Los P₄ se encuentran comprimidos transversalmente, tienen forma de cuña, en su porción anterolingual presentan un valle moderadamente amplio y profundo que corre a todo lo largo de la altura de la corona, y que delimita a un paracónido bien desarrollado. En

su porción anterolabial existe una inflexión de esmalte ligeramente desarrollada. En la porción posterior de la superficie oclusal, se observa una foseta elongada anteroposteriormente que ocupa el último tercio posterior del premolar.

Los M_1 tienen las fosetas desgastadas, el metacono y entocónido están muy ligeramente aguzados, el parastilido y metastilido no están desarrollados, el entostilido se halla ligeramente desarrollado y el estilido anterolabial no se encuentra desarrollado. La porción delantera del selene anterior es cóncava, debido a que la porción posterior del P_4 se apoya en ella. La porción labial de los selenes tiene forma de "U".

Los M_2 presentan las fosetas moderadamente desgastadas, el metacono y entocónido están ligeramente aguzados; el parastilido, entostilido y el estilido anterolabial están de ligera a moderadamente desarrollados, el metastilido y las costillas se hallan ligeramente desarrollados.

Los M_3 tienen las fosetas ligera a moderadamente desgastadas, el parastilido se halla bien desarrollado, sólo en IGCU 5312 e IGCU 8364 está ligeramente desarrollado; el metastilido se encuentra de moderada a ligeramente desarrollado; el entostilido va de ligeramente a bien desarrollado. El estilido anterolabial está moderadamente desarrollado. El tercer selene del molar se halla de moderadamente o bien desgastado. Las costillas se encuentran ligeramente desarrolladas.

Con respecto a la dentición decidua, el DP_3 está comprimido lateralmente, tiene 2 raíces, presenta un contorno triangular; en su porción posterolabial y posterolingual se observan dos valles amplios y moderadamente profundos, y en la porción posterolingual de la superficie oclusal se observa una pequeña foseta redondeada.

El DP_4 tiene tres selenes que aumentan su tamaño hacia la porción posterior; los conos del ectolofido se hallan aguzados y las fosetas están moderadamente desgastadas.

Dentadura superior: La descripción de los molariformes se basa en aquellos que se encuentran en un estado de desgaste III y III-IV. El P^3 está fuertemente desgastado, carece de foseta, tiene un contorno ovoide, y se encuentra orientado posterolabialmente- anterolingualmente. El P^4 tiene tres raíces cilíndricas, una en la porción labial y dos en la lingual, presenta forma de media luna, su foseta está moderadamente desgastada, el cono lingual está plano y el parastilo está ligeramente desarrollado.

El M¹ tiene las fasetas moderadamente desgastadas. sólo en el ejemplar IGCU 12205 la faseta anterior ha desaparecido y la posterior está muy fuertemente desgastada; el paracono y metacono se encuentran moderadamente aguzados, el parastilo y mesostilo están moderadamente desarrollados y el metastilo no está desarrollado.

En el M² las fasetas están moderadamente desgastadas, el paracono está moderadamente aguzado y el metacono ligeramente aguzado; el parastilo se encuentra moderadamente desarrollado o ausente, el mesostilo está bien desarrollado, el metastilo se halla ligeramente desarrollado o ausente, y las costillas ligeramente desarrolladas.

El M³ tiene las fasetas ligeramente desgastadas, el paracono y metacono se encuentran aguzados o moderadamente aguzados, los estilos están moderadamente desarrollados y las costillas ligeramente desarrolladas.

Elementos poscraneales: Astrágalos.- el cóndilo lateral está más elevado y es más estrecho que el medial; este último se eleva por encima de la superficie sustentacular. El valle tibial es estrecho y está delimitado de la superficie sustentacular por una diferencia de nivel o “escalón”, la fosa interarticular es profunda y de redondeada a ovoide. En la porción lateral la saliente fibular está ligeramente desarrollada y el surco que la separa de la faceta paracuboidal es moderadamente amplio y moderadamente profundo; la faceta parasustentacular se continúa distalmente con la paracuboidal. La fosa subsustentacular es moderadamente profunda o profunda y moderadamente amplia. En la porción medial la superficie para el ligamento tibial es paralela a la faceta articular media; la superficie sustentacular en su parte media distal se continúa formando una curva suave con la faceta navicular. Las facetas cuboidal y navicular son subiguales en tamaño.

Falanges I.- son esbeltas. la faceta articular proximal es estrecha transversalmente, alta anteroposteriormente y ligeramente cóncava, el canal carinal es poco profundo y estrecho, la superficie para el ligamento suspensor tiene forma de una “W” no simétrica y ocupa en promedio el 27 % de la longitud de las falanges podiales y el 25.6 % en promedio en las falanges manuales, la diáfisis es recta y delgada, la tróclea distal es estrecha con los cóndilos asimétricos y corta dorsalmente.

Metacarpales.- son esbeltos y largos; en su porción proximal la faceta que articula con el magnum se encuentra separada de la faceta para el cueteiforme en la porción anterior por una diferencia de nivel y en la porción posterior por una fosa profunda que aumenta su

anchura caudalmente. La faceta para el trapezoide es pequeña, de contorno cuadrangular a trapezoidal, y está separada de la faceta para el magnum por una cresta ligeramente desarrollada. La faceta para el cuneiforme tiene un contorno ovoide a reniforme y ocupa toda la superficie del metacarpo IV. El surco ventral es profundo y moderadamente amplio y los cóndilos distales son poco divergentes.

Metatarsales.- también son largos y delgados: la faceta para el ectomesocuneiforme es reniforme y está separada de la faceta para el cuboides por un surco estrecho y profundo. La faceta para el entocuneiforme es ovoide, pequeña y se halla separada de la faceta para el ectomesocuneiforme por un canal estrecho y poco profundo. La faceta para la articulación con el cuboides es reniforme y ocupa toda la superficie del metatarso IV. El proceso posterolateral se encuentra moderadamente desarrollado y el surco o canal ventral es moderadamente ancho y algo profundo, y los cóndilos distales son poco divergentes.

Tibias.- son largas y esbeltas; en la porción proximal el cóndilo lateral es ligeramente más ancho que el medial, la muesca intercondilar es moderadamente amplia y moderadamente profunda, el *sulcus muscularis* es estrecho y profundo; la cresta cnemial está comprimida transversalmente, ocupa aproximadamente un tercio de la longitud del elemento, y la concavidad que forma es profunda; las diáfisis es plana en sus porciones anterior y posterior y estas caras se unen en la parte lateral por una cresta roma que desaparece distalmente, y en la parte medial se hallan separadas por una superficie estrecha y plana que también desaparece distalmente. En la porción distal el maleolo medial está moderadamente desarrollado, el surco articular lateral para el astrágalo es más ancho que el medial y la cresta que los separa es moderadamente ancha y tiene un borde roma; y el proceso distal anteromedial está bien desarrollado. IGCU 918 tiene una longitud de 570 mm, una anchura proximal de 91.5 mm, una anchura distal de 61.0 mm y una longitud anteroposterior distal de 46.0 mm. Por su parte, IGCU 3582 presenta una longitud de 480 mm, una anchura proximal de 80.0 mm, una anchura distal de 58.0 mm, y una longitud anteroposterior distal de 42.4 mm.

Discusión

En el estado de desgaste II, el P₄ está ligeramente desgastado, tiene el valle anterolingual más amplio que en el estado de desgaste IV y la foseta ocupa la mitad posterior de la superficie oclusal. Los M₁ tienen los estílicos poco desarrollados y las fosetas ligeramente desgastadas. Los M₂ presentan las fosetas ligeramente desgastadas y el estílico anterolabial bien desarrollado, y la porción labial de los selenes tiene forma de “V” abierta. En los M₃ el estílico anterolabial está bien desarrollado, el segundo selene está ligeramente desgastado y el tercer selene se encuentra sin desgastar o ligeramente desgastado.

En el M₃ incluido en el estado de desgaste III el metastílico y entostílico están moderadamente desarrollados y el estílico anterolabial está bien desarrollado.

Los premolares deciduos son significativamente más pequeños y braquidontes que los asignados a *Alforjas* (Tabla 7).

Los M¹ que se encuentran muy ligeramente desgastados presentan las fosetas poco desgastadas y profundas, el paracono y metacono están aguzados, y las costillas se encuentran bien o moderadamente desarrolladas. En el estado de desgaste II las costillas son menos prominentes y el metastilo está ligeramente desarrollado.

El M² que se halla en el estado de desgaste I tiene las fosetas ligeramente desgastadas y profundas, y el paracono y metacono están aguzados. En el estado de desgaste II las costillas se hallan más desarrolladas que en estados de desgaste posteriores.

En el estado de desgaste I los M³ tienen las fosetas poco desgastadas y profundas, y el metacono se encuentra ligeramente desgastado. En el estado de desgaste II el metacono se encuentra más desgastado.

Astrágalos.- con respecto a los elementos de *Alforjas*, son aproximadamente 15 % menores y más esbeltos (Tablas 8-9; Figura 6). y presentan las diferencias mencionadas en el taxón anterior.

Comparados con los de *Hemiauchenia* especie pequeña son 16 % a 31.8 % mayores (Tablas 8-9; Figura 6), aun cuando son semejantes en morfología. La realización de una prueba de t para las medias de la longitud medial y la anchura distal mostró que existen diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$) entre los dos conjuntos (Tabla 10)

Con relación al astrágalo de *Camelops*, los elementos son 18.3 %-22.4 % menores (Tablas 8-9) y considerablemente más esbeltos, el valle tibial es mucho más estrecho, la porción posterior del cóndilo medial se extiende más caudalmente y está más elevado, la tróclea navicular se continúa con la superficie sustentacular, mientras que en *Camelops* están delimitadas, y las facetas distales son de tamaño semejante, y en el género antes mencionado la navicular es mayor que la cuboidal.

Falanges I.- los elementos podiales son 40.1 % mayores y las manuales 22.5 % más grandes que las de *Hemiauchenia* especie pequeña (Tablas 11-12; Figura 7), aun cuando son similares en morfología. Las pruebas de t llevadas a cabo entre la longitud y anchura proximal de las falanges manuales y las de la especie pequeña indican que las diferencias observadas son estadísticamente significativas ($p < 0.05$) (Tabla 13).

Comparadas con las de *Blancocamelus* son 22.9 % menores (Tabla 11) y la superficie para el ligamento suspensor está menos desarrollada. Son 13.3 % más pequeñas que las falanges I del *Megatylopus* de Florida, considerablemente más esbeltas, y la cara articular proximal y los cóndilos distales son mucho más estrechas transversalmente.

Los elementos son muy semejantes en morfología y proporciones a los de *H. blancoensis* (Tabla 11). Difieren de *Camelops* en que las falanges I manuales son 24.8 % menores y las podiales 13.7 % más pequeñas, la cara articular proximal y la tróclea distal son mucho más estrechas transversalmente, la superficie para el ligamento suspensor tiene forma de "W", no es recta, y es más corta proximodistalmente.

Metapodiales.- tanto los metacarpales como los metatarsales son mucho más esbeltos y más largos que los de *Alforjas*, y con los cóndilos distales menos divergentes. Son entre el 25 % y el 30 % mayores que los metapodiales de la especie pequeña de *Hemiauchenia* (Tabla 14) y semejantes en morfología y proporciones.

Comparados con los de *Megatylopus*, los metacarpales son alrededor de 13 % más pequeños y mucho más delgados, y los metatarsales son en promedio 19 % menores; además, la porción proximal y distal son entre un 35 % y un 40 % más estrechas.

Con respecto a los de *Megacamelus*, los metacarpales son aproximadamente 10 % más pequeños, mucho menos robustos y las porciones proximal y distal son del 30 % al 40 % menos anchas, y los metatarsales son un 19 % menores y cerca de un 50 % más estrechos transversalmente en sus porciones proximal y distal. Los metacarpales son 24.5 %

menores que los de *Blancocamelus* y los metatarsales alrededor de 25 % más pequeños, pero las proporciones son similares. Comparados con los de *Camelops*, los metacarpales son aproximadamente 18 % más largos, mucho más esbeltos y de un 30 % a 37 % menos anchos en la porción proximal y distal, y los metatarsales son alrededor de 7 % mayores, mucho más delgados y de un 35 % a un 40 % más estrechos en su porción proximal y distal.

Tibias.- son mucho más esbeltas y alargadas (un 18.5 % aproximadamente) que las de *Alforjas* (Harrison, 1985), y un 23 % mayores que la asignada a la especie pequeña de *Hemiauchenia*, aun cuando son delgadas. Con relación a los camélidos gigantes del Henfiliano *Megatylopus* y *Megacamelus* son considerablemente menor robustas y de un 12 % a un 15 % menores.

Comparadas con las de *Blancocamelus* son aproximadamente 20 % menores a pesar de que son esbeltas, y son mucho más delgadas y más largas (8 % aproximadamente) que las de *Camelops*, además de que los cóndilos proximales tienen anchuras distintas y la cresta cnemial es menos robusta.

Ambas tibias son similares en morfología y proporciones a UF 100321, una tibia derecha asignada a *Hemiauchenia* proveniente de la localidad Macaspahlt Shell Pit de Florida. Los ejemplares son delgados y alargados, el cóndilo lateral proximal es más ancho que el medial, el *sulcus muscularis* es estrecho y profundo, las porciones anterior y posterior de la diáfisis se unen mediante una cresta en la parte lateral, el surco articular lateral para el astrágalo es más ancho que el medial y la cresta que los delimita es roma y moderadamente ancha, el maleolo medial está moderadamente desarrollado y el proceso distal anteromedial está bien desarrollado.

Asignación taxonómica: Los ejemplares estudiados presentan los rasgos diagnósticos de *Hemiauchenia vera*, como son: molariformes braquidontes, estilos moderadamente desarrollados y estilidos moderadamente o ligeramente desarrollados (Hibbard, 1963; Webb, 1974; Breyer, 1977; Bennett, 1979; Dalquest, 1980; Kelly, 1998).

Asimismo, comparten otros rasgos con ejemplares que han sido incluidos en la especie, como un borde ventral de la mandíbula casi recto, una profundidad de la mandíbula similar, los molariformes tienen un tamaño semejante (que no rebasa el 6.2 % de

variación), y el grado de desarrollo de los estilidos y estilos en un estado de desgaste parecido es similar.

Por su parte, los ejemplares poscraneales poseen los rasgos diagnósticos de *Hemiauchenia*, tales como: astrágalos con un valle tibial estrecho, el cóndilo medial se eleva por encima de la superficie sustentacular, ésta superficie se halla delimitada del valle tibial por una diferencia de nivel, la faceta navicular se continúa en una curva suave con la porción media distal de la superficie sustentacular, y la superficie para el ligamento tibial es paralela a la faceta articular medial; falanges I esbeltas con la cara articular proximal estrecha transversalmente y profunda anteroposteriormente, una tróclea distal estrecha y una superficie para el ligamento suspensor con forma de “W” asimétrica corta proximodistalmente; metacarpales y metatarsales largos y delgados con cóndilos distales poco divergentes; y tibias delgadas y alargadas con cóndilos proximales desiguales y con el surco lateral articular distal más ancho que el medial (Breyer, 1974, 1983; Webb, 1974; Bennett, 1979; Dalquest, 1980; Montellano-Ballesteros, 1989; Kelly, 1998; Janis *et al.*, 2002a).

La asignación taxonómica específica de los ejemplares poscraneales se basa en el hecho de que los ejemplares presentan dimensiones y una morfología semejantes a las de elementos que han sido asignados a la especie (Bennett, 1979; Breyer, 1983; Dalquest, 1980; Kelly, 1988), y a que todos fueron recuperados de sedimentos de edad henfiliana, edad de mamíferos en que la única especie de *Hemiauchenia* de talla mediana que se encuentra en Norteamérica es *H. vera* (Webb, 1974; Honey *et al.*, 1998).

El registro de esta especie en San Miguel, confirma su presencia en el área durante el Henfiliano.

Hemiauchenia blancoensis Meade, 1945

(Tablas 8,10-11, 13,18-21:

Láminas VI-VIII)

Material referido

Elementos mandibulares.- IGCU 6135, ramas mandibulares izquierda y derecha con P₃-M₃ y los alvéolos para los I₁-I₃, C, y P₁, (Gto 39). IGCU 11165, fragmento mandibular izquierdo con DP₄-M₁; IGCU 11166, fragmento mandibular derecho con DP₃-M₁ e IGCU 12227, fragmento mandibular izquierdo con DP₃-M₁, ambos probablemente pertenecientes a un mismo individuo; IGCU 11164a, fragmento de sínfisis derecha con I₃ y C; (Gto 33). Molariformes inferiores aislados.- IGCU 12228, M₂ izquierdo, (Gto 2d). IGCU 665, M₁ izquierdo, (Gto 4). IGCU 12229, M₃ izquierdo, (Gto 11). IGCU 11164b, M₁ izquierdo (Gto 33). Elementos maxilares.- IGCU 12230, fragmento maxilar con DP²-M¹ derechos y DP²-M² izquierdos, (Gto 4). Molariformes superiores aislados.- IGCU 4587 P⁴ derecho; IGCU 4034, M¹ izquierdo; (Gto 6). IGCU 12231, M¹ derecho; IGCU 5941 e IGCU 5942, M² y M³ derechos de un mismo individuo; (Gto 33). Elementos poscraneales.- Astrágalos izquierdos: IGCU 921 (Gto 12) e IGCU 5660 (Gto 31). Falanges I podiales: IGCU 4467 (Gto 6-2), IGCU 12232, (Gto 14). Falanges II: IGCU 4018 (Gto 6-2). Tibias: IGCU 360, fragmento izquierdo proximal (Gto 4). Radio-ulnas: IGCU 12233, elemento izquierdo (Gto 11).

Alcance biocronológico y distribución geográfica

Blancano temprano de Kansas (Rexroad local Fauna, Keefe Canyon y Wendell Fox Pasture), y de Washington (Taunton Local Fauna, y Haymarker's Orchard Local Fauna); Blancano tardío de Arizona (Curtis Ranch, Glyptotherium y Gidley localities), de Colorado (Donnelly Ranch), de Nuevo México (Magnus Trenchard Duncan Basin), de Nebraska (Broadwater Local Fauna), de Kansas (White Rock Local Fauna, y Dixon Local Fauna), de Texas (Red Light Local Fauna, Cita Canyon Local Fauna, y Blanco Local Fauna), de Florida (Santa Fe River IA y IB, Macasphalt Shell Pit, y Sommers Pit); (Honey *et al.*, 1998); y Blancano temprano de Guanajuato (Área de San Miguel de Allende).

Descripción del material

Elementos mandibulares: La descripción está basada en el ejemplar IVCU 6135, que es el más completo y mejor preservado. El borde dorsal del diastema es afilado y tiene una longitud de 44.5 mm entre el P₁ y el P₃ en la rama izquierda, que es la mejor preservada. El borde ventral de la rama horizontal es casi recto, y la profundidad de la mandíbula aumenta hacia la porción posterior. Dicha profundidad al nivel del tercer selene del M₃ es de 66.1 mm en la rama izquierda y de 67.5 mm en la rama derecha. Al nivel de la porción posterior del P₄ se observa un pequeño foramen localizado en la mitad de la altura de la mandíbula.

El proceso angular está moderadamente desarrollado, el cóndilo mandibular es convexo en su parte dorsal y cóncavo en su porción posteromedial. El proceso coronoideo es estrecho, de aproximadamente la mitad de la anchura de la rama ascendente, su borde dorsal es redondeado y su parte posterior se proyecta ligeramente hacia atrás, a manera de gancho.

Dentadura inferior: La descripción se basa principalmente en los molariformes del ejemplar IVCU 6135, los cuales presentan un estado de desgaste IV-V.

Los alvéolos para los I₁ tienen un contorno ovoide, con su eje mayor dirigido dorsoventralmente; los de los I₂ tienen un contorno aproximadamente triangular con los ápices redondeados, y los de los I₃ y el C son ovoides con su eje mayor dirigido anteroposteriormente. El alveolo para el P₁ tiene un contorno ovoide y se halla separado del C por un diastema que en la rama izquierda tiene una longitud de 11.5 mm y en la derecha de 10.0 mm.

El I₃ derecho de IVCU 11164a, tiene un contorno aproximadamente triangular, su parte medial es plana, al igual que la dorsal, la porción ventral es convexa y la lateral afilada. El incisivo es procumbente y se encuentra más desgastado en su parte lateral que en la medial. Por su parte el canino es pequeño y comprimido lateralmente.

Aun cuando los P₃ de IVCU 6135 se encuentran rotos, es posible observar que se hallan comprimidos lateralmente, tienen dos raíces y presentan una pequeña foseta en la porción posterior de su superficie oclusal.

Los P₄ tienen forma de cuña, en su porción anterolingual presentan un valle moderadamente amplio y profundo que delimita al paracónido. En la porción posterior de su superficie oclusal se observa una foseta ovoide.

En los M_1 la foseta anterior está ausente y la posterior muy fuertemente desgastada; el metacónido y entocónido no están aguzados; el parastílido y entostílido no se hallan desarrollados, el metastílido está ligeramente desarrollado y el estílido anterolabial está ausente. La parte delantera del selene anterior es cóncava, debido a que el P_4 se apoya en ella.

En los M_2 la foseta anterior se halla muy fuertemente desgastada y la posterior fuertemente desgastada; el metacónido está ligeramente aguzado y el entocónido está aguzado; el parastílido y el estílido anterolabial se encuentran muy ligeramente desarrollados, el metastílido ligeramente desarrollado y el entostílido no está desarrollado. La parte delantera del selene anterior es cóncava, debido a que el M_1 se apoya en ella.

En los M_3 el metacónido y entocónido se hallan aguzados, las fosetas están moderadamente desgastadas; el parastílido, metastílido y las costillas están ligeramente desarrollados; el tercer selene se halla desgastado, formando un talón bien desarrollado. El estílido anterolabial se encuentra muy ligeramente desarrollado.

Con relación a la dentición decidua, el DP_3 es semejante en morfología al P_4 , sólo que la inflexión anterolingual se halla más desarrollada y la anterolabial está ausente.

El DP_4 tiene tres selenes que aumentan su tamaño de adelante hacia atrás, los estílicos medio y posterior se hallan moderadamente desarrollados y el anterior bien desarrollado. Los cónidos del ectolófidio se encuentran de ligera a moderadamente aguzados.

Elementos maxilares: En el ejemplar IGCU 12230 el foramen infraorbital se encuentra al nivel de la porción anterior del DP^4 . Ventralmente, los forámenes palatinos anteriores se hallan al nivel de la porción posterior del DP^3 , y la porción más anterior de la sutura entre el maxilar y el palatino se encuentra al nivel del primer selene del M^1 .

Dentadura superior: La descripción se basa en los molariformes con un estado de desgaste III y IV. El P^4 tiene tres raíces, presenta un surco moderadamente amplio y profundo en su porción anterolabial que delimita a un parastilo fuertemente desarrollado; en su superficie oclusal se observa una foseta profunda con forma de "V" abierta que ocupa gran parte del área oclusal. Tiene una longitud de 17.5 mm y una anchura de 15.7 mm.

El M¹ presenta fosetas profundas en ambos selenes, el paracono y metacono están aguzados; el parastilo, mesostilo y la costilla anterior están bien desarrollados, el metastilo se halla ligeramente desarrollado, al igual que la costilla posterior.

El M² tiene las fosetas profundas, el paracono y metacono son planos, el mesostilo está moderadamente desarrollado; el parastilo, metastilo y la costilla anterior están ligeramente desarrollados.

En el M³ las fosetas son profundas, el paracono y metacono se hallan ligeramente aguzados; los estilos y la costilla anterior están moderadamente desarrollados.

Con respecto a la dentición decidua, los DP² y DP³ están fuertemente desgastados. Los DP² son pequeños y elongados anteroposteriormente, en su porción anterior se observa un estilo bien desarrollado delimitado en su parte posterior por un valle moderadamente amplio y profundo que a su vez limita una costilla medial lingual ancha. En la parte anterior de la superficie oclusal del premolar existe una foseta anterior de contorno circular, una invaginación lingual y una foseta posterior elongada de contorno aproximadamente rectangular. El DP³ tiene un contorno aproximadamente triangular, en su porción anterior existe un estilo bien desarrollado y ancho; el estilo medio está bien desarrollado, al igual que las costillas. Las fosetas están elongadas y son estrechas. El estilo posterior se ha perdido debido a que el DP⁴ se apoya en la porción posterior del premolar. El DP⁴ está moderadamente desgastado, los conos labiales están aguzados, el estilo anterior y posterior se hallan moderadamente desarrollados y el estilo medio está fuertemente desarrollado. Las fosetas son profundas y algo estrechas.

Elementos poscraneales: Astrágalos y falanges I.- ambos son semejantes en morfología a los de *H. vera*, por lo que no es necesario repetir los rasgos que se observan. Cabe señalar que la superficie para el ligamento suspensor ocupa en promedio el 26 % de la longitud de las falanges.

Falange II.- es corta proximodistalmente, su cara articular proximal tiene un contorno ovoide, es más ancha que alta y cóncava anteroposteriormente; dorsalmente la tróclea distal se extiende ligeramente hacia la parte proximal y los cóndilos son casi simétricos.

Tibia.- en este fragmento se observa que el cóndilo lateral proximal es más ancho que el medial, la muesca intercondilar es moderadamente amplia y profunda, y el *sulcus*

muscularis es moderadamente ancho y profundo. El ejemplar tiene una anchura proximal de 85.7 mm.

Radio-ulna.- es larga, delgada, y sólo está conservada la parte basal del proceso del olécranon. En la porción proximal la tuberosidad lateral está moderadamente desarrollada y se halla ubicada anteromedialmente, la rugosidad basipital tiene un contorno circular y está bien marcada, y el foramen interóseo proximal es elongado y estrecho. La superficie articular para el cóndilo lateral del húmero es más ancha que la superficie medial, ambas son cóncavas y se encuentran separadas por una cresta baja y redondeada. En la porción distal la epífisis está perdida y la porción distal de la ulna no está completamente fusionada, lo cual indica que el individuo al que perteneció era un subadulto. El elemento tiene una longitud de 470 mm, una anchura articular proximal de 68.4 mm y una anchura distal de 73.0 mm.

Discusión

Los M_1 engastados en las mandíbulas de los ejemplares juveniles presentan los estilidos bien desarrollados, incluyendo el anterolabial, y la superficie oclusal aun no está desgastada, por lo que los cónidos se encuentran fuertemente aguzados.

En el estado de desgaste I el M_1 presenta las fosetas ligeramente desgastadas, el metacónido y entocónido aguzados; el parastílido bien desarrollado, y el metastílido y entostílido ligeramente desarrollados; y el estílido anterolabial moderadamente desarrollado.

El M_2 que presenta un estado de desgaste III-IV tiene las fosetas moderadamente desgastadas, el metacónido y entocónido aguzados, y el parastílido, metastílido y el estílido anterolabial moderadamente desarrollados.

El M_3 que presenta un estado de desgaste III tiene las fosetas ligeramente desgastadas y profundas, el parastílido y las costillas más desarrolladas que en los molares del estado de desgaste IV, y el estílido anterolabial fuertemente desarrollado.

En los M^1 que se hallan engastados en el fragmento maxilar, así como en IGCU 12231, el paracono y metacono están aguzados, los estilos y las costillas están fuertemente desarrollados, las fosetas son amplias y muy profundas y la porción posterolingual del primer selene aun no se une con la parte anterior del segundo selene.

El M² del ejemplar juvenil no presenta desgaste, los estilos y costillas están fuertemente desarrollados, las fosetas son muy profundas y los selenes aun no se fusionan.

Astrágalos.- con relación a los elementos de *Alforjas*. los ejemplares son más gráciles y 22.1 %-22.9 % más pequeños (Tabla 8; Figura 6). La realización de una prueba de t para la media de la longitud medial y para la anchura distal evidenció que si existen diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$) entre las dimensiones de ambos conjuntos (Tabla 10). Las diferencias morfológicas entre estos ejemplares y *Alforjas* son semejantes a las observadas entre *H. vera* y el género antes mencionado. Comparados con los de *H. vera* la saliente fibular se halla ligeramente más desarrollada y son alrededor de 9 % más pequeños (Tabla 8). La prueba de t para las medias de la longitud medial mostró que existen diferencias significativas entre los dos conjuntos (Tabla 10).

Con respecto a los astrágalos de *Hemiauchenia* especie pequeña son 23 %-25 % mayores (Tabla 8; Figura 6) y la prueba de t realizada para las medias de la longitud medial evidenció que si existen diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$) entre los conjuntos (Tabla 10). Comparados con el astrágalo de *Camelops* los ejemplares son aproximadamente 26 % menores y más gráciles.

Falanges.- dado que la morfología y proporciones de las falanges I son muy similares a las de *H. vera*, se considera que las comparaciones antes realizadas son válidas también para estos elementos. Cabe resaltar que son 16 % menores que las de *Megatylopus(?) cochrani*, considerablemente más esbeltas, y la superficie para el ligamento suspensor es más corta proximodistalmente. De igual forma, son mucho más pequeñas y delgadas que las *Gigantocamelus* y *Titanotylopus*.

Aun cuando en la literatura disponible no se encontró alguna descripción de las falanges II de *Alforjas*, las proporciones y el tamaño del ejemplar aquí descrito no corresponden con las esperadas para este género, ya que es esbelto y la anchura de la cara articular proximal es 29.2 % menor que la anchura de la tróclea distal de las falanges I asignadas a *Alforjas*. Con relación a las falanges II de *Camelops*. es considerablemente más pequeña (un 30 % aproximadamente), más esbelta y con las porciones proximal y distal estrechas. Comparada con las de *Blancocamelus* es 35 % más pequeña, y difiere de las de *Gigantocamelus* y *Titanotylopus* en su mucho menor tamaño y grado de robustez.

Tibia.- es muy semejante en morfología y dimensiones a las de *H. vera*, por lo que las comparaciones que se realizaron para esta especie se consideran válidas también para este elemento. Cabe señalar que es mucho más delgada y más corta que las de *Gigantocamelus* y *Titanotylopus*.

Radio-ulna.- es un 10 % más larga y más esbelta que las de *Alforjas*, y la tuberosidad lateral se encuentra menos desarrollada. Comparada con la de *Camelops* es significativamente más esbelta, cerca del 16 % más larga, y la tuberosidad lateral y la rugosidad basipital se encuentran menos desarrolladas; es 35.4 % menor que las asignadas a *Blancocamelus*, y entre 35 % y 40 % menor que las de *Gigantocamelus* y *Titanotylopus* y mucho menos robustas. Este elemento fue comparado con IGM 5860, una radio-ulna asignada a *Hemiauchenia* del Henfiliano tardío de Rancho El Ocote (Montellano, 1989). Ambos elementos tienen una morfología, proporciones y un tamaño semejante, ya que son esbeltos, largos, la superficie articular proximal es asimétrica, la tuberosidad lateral es anteromedial y tiene el mismo grado de desarrollo, al igual que la rugosidad basipital.

Asignación taxonómica: Los ejemplares estudiados presentan los rasgos diagnósticos de *Hemiauchenia blancoensis*, tales como: canino presente, comprimido lateralmente y situado inmediatamente por detrás del I₃; P₁ separado del canino por un pequeño diastema; P₂ ausente, P₃ con dos raíces y comprimido lateralmente; P₄ con un valle anterolingual profundo; molariformes con un mayor grado de hipsodoncia que *H. vera*; mandíbula más profunda que en *H. vera*; y molariformes superiores con estilos fuertemente desarrollados (Meade, 1945; Hibbard y Riggs, 1949; Webb, 1974; Breyer, 1977).

De igual forma, comparten caracteres con ejemplares que han sido incluidos en la especie, como: los molariformes tienen un tamaño (que no rebasa el 4.5 % de variación) y un grado de desarrollo de los estilos semejante en un estado de desgaste equivalente, y una profundidad y tamaño de la mandíbula similar (Breyer, 1977).

Los ejemplares poscraneales poseen los rasgos diagnósticos de los elementos de *Hemiauchenia*, los cuales fueron mencionados en el taxón anterior. La asignación específica de estos elementos se basa en que los ejemplares presentan una morfología y dimensiones que se encuentran dentro del intervalo observado para *H. blancoensis* (Hibbard y Riggs, 1949; Breyer, 1974) y a que fueron recuperados de estratos de edad

blancana, edad en la que la única especie de *Hemiauchenia* de talla mediana presente en América del Norte es *H. blancoensis* (Webb, 1974; Honey *et al.*, 1998).

El registro de *H. blancoensis* constituye el primero para México, y junto con los registros de Kansas y Washington es uno de los más antiguos en América del Norte.

Hemiauchenia especie pequeña
(Tablas 8-14, 22-23; Láminas VIII-IX)

Material referido

Molariformes superiores aislados.- IGCU 3427, M¹ izquierdo, IGCU 2626, IGCU 3424, e IGCU 3453, M³ derechos e izquierdo (Gto 2c); IGCU 9772 e IGCU 9793, M³ derechos (Gto 43); IGCU 942a e IGCU 942b, M¹ y M³ derechos (Gto 4). Elementos poscraneales.- Astrágalos derechos: IGCU 12235 (Gto 2b), IGCU 3262 e IGCU 3914 (Gto 2c), IGCU 10251, IGCU 10252 e IGCU 10255 (Gto 43). Astrágalos izquierdos: IGCU 11038 (Gto 2), IGCU 1026 (Gto 2b), e IGCU 5124 (Gto 33). Falanges I: IGCU 5350 (Gto 30), IGCU 12236 e IGCU 10174 (Gto 43), IGCU 11220 (Gto 52), e IGCU 5129 (Gto 33). Metacarpales derechos: IGCU 430, fragmento proximal (Gto 2), e IGCU 5402 (Gto 30). Metacarpales izquierdos: IGCU 11284 (Gto 54). Fragmentos distales de metacarpales: IGCU 7591 e IGCU 9439 (Gto 43). Metatarsales derechos: IGCU 4838, fragmento proximal (Gto 2c). Metatarsales izquierdos: IGCU 6993 e IGCU 9562 (Gto 43). Fragmentos distales de metatarsales: IGCU 11256 (Gto 52). Tibias: IGCU 12234, fragmento distal derecho (Gto 30-5).

Alcance biocronológico y distribución geográfica

Henfiliano tardío de Nevada (Golgotha Watermill Pothole Quarry), y de Arizona (Wikieup Local Fauna); Henfiliano tardío y más tardío de Guanajuato (Área de San Miguel de Allende); Henfiliano más tardío de Chihuahua (Fauna Local Yepómera), y de Florida (Upper Bone Valley Fauna) (Breyer, 1983; Montellano-Ballesteros, 1989; Webb, com. pers. 2001); y Blancano temprano de Guanajuato (Área de San Miguel de Allende).

Descripción del material

Dentadura superior: los ejemplares presentan esencialmente los mismos rasgos que los molariformes de *H. vera* en un estado de desgaste similar, sólo que son menores en tamaño.

Elementos poscraneales: Astrágalos.- al igual que en el taxón anterior, estos astrágalos presentan una morfología similar a los de *H. vera*, sólo que son mucho más pequeños. El cóndilo lateral está más elevado que el medial y es más estrecho, el cóndilo medial sobresale de la superficie sustentacular, el valle tibial y la superficie sustentacular se encuentran limitados por una diferencia de nivel; las facetas navicular y cuboidal tienen un tamaño semejante, la porción media-distal de la superficie sustentacular se continúa en una curva suave con la faceta navicular, y la superficie para el ligamento tibial es paralela a la faceta articular media.

Falanges I.- son pequeñas, delgadas, la faceta articular proximal es estrecha transversalmente y profunda anteroposteriormente, el canal carinal es estrecho y poco profundo, la diáfisis es recta y esbelta, la superficie para el ligamento suspensor tiene forma de “W” asimétrica y ocupa en promedio el 22.6 % de la longitud de los ejemplares, la tróclea distal es estrecha con los cóndilos casi simétricos y su porción dorsal es corta.

Metacarpales.- tienen un tamaño pequeño, son largos y delgados. En la porción proximal la faceta para el magnum es reniforme, en la parte anterior se halla separada de la faceta para el cuneiforme por una diferencia de nivel y en la parte posterior por un canal profundo y estrecho que aumenta su anchura caudalmente. La faceta para el trapezoide es pequeña, tiene un contorno de trapezoidal a triangular y la cresta que la separa de la faceta para el magnum se encuentra ligeramente desarrollada. La faceta para el cuneiforme es reniforme y ocupa toda la superficie del metacarpo IV. El surco ventral es moderadamente amplio y profundo y los cóndilos distales son poco divergentes.

Metatarsales.- también son pequeños, esbeltos y largos. La faceta para el ectomesocuneiforme es reniforme y el surco que la separa de la faceta que articula con el cuboides es estrecho y moderadamente profundo. La faceta para el entocuneiforme es pequeña, de contorno circular a aproximadamente triangular y se halla separada de la faceta para el ectomesocuneiforme por un canal amplio y moderadamente profundo. La faceta para el cuboides es ovoide y ocupa toda la superficie del metatarso IV. El proceso

posterolateral está moderadamente desarrollado, el surco ventral es moderadamente ancho y moderadamente profundo, y los cóndilos distales son poco divergentes.

Tibia.- el fragmento distal es pequeño, y en el se observa parte de la diáfisis y la porción distal que está completa. La diáfisis es delgada, con las porciones anterior y posterior planas; el maleolo medial se encuentra moderadamente desarrollado, el surco medial para la articulación con el astrágalo es más estrecho que el lateral y la cresta que los separa tiene un borde romo y es moderadamente amplia. El proceso distal anteromedial está bien desarrollado, las facetas maleolares anterolateral y posterolateral son pequeñas, siendo la posterolateral la menor de ellas, y el surco fibular es profundo y moderadamente amplio. El ejemplar tiene una anchura distal de 46.7 mm y una longitud anteroposterior distal de 33.0 mm.

Discusión

Los molares superiores son similares morfológicamente a los de *H. vera* en un estado de desgaste semejante, pero son en promedio un 15 % más pequeños (Tablas 22-23), y presentan dimensiones semejantes a los ejemplares asignados por Montellano-Ballesteros (1989) a una especie pequeña de *Hemiauchenia*.

Astrágalos.- son morfológicamente semejantes a los de *H. vera* y *H. blancoensis*, aun cuando son alrededor de 20 % menores (Tablas 8-9; Figura 6). Las pruebas de t llevadas a cabo muestran que si existen diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$) entre los elementos de este taxón y las dos especies antes mencionadas (Tabla 10).

Comparados con el astrágalo de *Camelops* son considerablemente más pequeños (aproximadamente 40 %), mucho más esbeltos, el valle tibial es considerablemente más estrecho, la porción caudal del cóndilo proximal medial se halla más elevada; la parte distal-media de la superficie sustentacular no está delimitada por una invaginación y las facetas distales son subiguales.

Falanges I.- son muy cercanas en morfología y proporciones a las de *H. vera* y *H. blancoensis*, aun cuando son significativamente más pequeñas (Tabla 12; Figura 7). Las pruebas de t realizadas muestran que si existen diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$) entre los elementos de esta especie y las dos de talla mediana (Tabla 13).

Con respecto a las falanges I de los camélidos gigantes son entre un 45 % y un 50 % más pequeñas y mucho más delgadas.

Metapodiales.- son más pequeños que los de *Alforjas*, mucho más esbeltos y los cóndilos distales son proporcionalmente menos divergentes y masivos; son muy semejantes en morfología y proporciones a los de *H. vera*, aun cuando son menores (Tabla 14).

Comparados con los de *Megatylopus*, los metacarpales son 43.4 % menores y los metatarsales 39.3 % más pequeños, y ambos son mucho menos robustos; son 41.1 % menores que los metacarpales de *Megacamelus* y 39.2 % más pequeños que los metatarsales de este camélido gigante. además de que son mucho más esbeltos; y son 50.8 % más pequeños que los metacarpales de *Blancocamelus* y 44.4 % menores que los metatarsales de este género, aun cuando los metapodiales son esbeltos en ambos casos.

Respecto a los de *Camelops*, los metacarpales son 20.2 % menores y los metatarsales 20.1 % más pequeños, y mucho menos robustos.

Los elementos fueron comparados con los metacarpales UF 65686, UF65722 fragmentos proximales y UF 101979, elemento casi completo al que le falta la parte distal de la diáfisis y cóndilos, así como con los metatarsales UF 45684, UF 62019, ambos fragmentos proximales y UF 68018, elemento que carece de cóndilos distales, de la Fauna Palmetto de Florida, los cuales están asignados a una especie pequeña de *Hemiauchenia* no nombrada formalmente (Webb,com. pers. 2001). La morfología, dimensiones así como las proporciones entre ambos conjuntos son muy cercanas. En los metacarpales la faceta para el trapecoide es pequeña y la cresta que la separa de la faceta para el magnum es pequeña, la faceta para el magnum es reniforme y el surco ventral es moderadamente amplio y profundo. Por su parte, en los metatarsales la faceta para el entocuneiforme es pequeña, la faceta para el ectomesocuneiforme es reniforme, el proceso posterolateral se encuentra moderadamente desarrollado y el surco ventral es moderadamente amplio y moderadamente profundo. De igual forma, son similares en tamaño y proporciones a los metapodiales descritos por Breyer (1983) y a dos metapodiales recuperados de la Fauna Local Yepómera alojados en el Museo de la Universidad de Florida; todos ellos también asignados a una especie pequeña de *Hemiauchenia*.

Tibia.- es mucho más delgada que las de *Alforjas* y un 37.5 % menor, y entre un 42 % y un 58 % más pequeña que las de *Megatylopus* y *Megacamelus* y es significativamente menos robusta.

Con respecto a las de *Blancocamelus* es alrededor de 34.2 % más pequeña, pero con las mismas proporciones, y con relación a la tibia de *Camelops* aquí descrita es un 49.2 % menos ancha y las caras maleolares presentan tamaños distintos, mientras que en camélido antes mencionado son subiguales, y además es mucho más delgada. El elemento es muy semejante en morfología y proporciones a la porción distal de UF 100321, sólo que es un 25 % menor.

Asignación taxonómica: Estos ejemplares presentan los rasgos diagnósticos de *Hemiauchenia*, como son: molariformes con estilos moderadamente desarrollados, astrágalos con un valle tibial estrecho, el cóndilo medial se eleva por encima de la superficie sustentacular, la cual se halla delimitada del valle tibial por una diferencia de nivel, la faceta navicular se continúa en una curva suave con la superficie sustentacular, y la superficie para el ligamento tibial es paralela a la faceta articular media; falanges I delgadas con la cara articular proximal estrecha transversalmente y profunda anteroposteriormente, una tróclea distal estrecha también y una superficie para el ligamento suspensor con forma de “W” asimétrica corta proximodistalmente; metacarpales y metatarsales largos y delgados con cóndilos distales poco divergentes; y tibias delgadas y alargadas con el surco lateral articular distal más ancho que el medial (Breyer, 1974, 1983; Webb, 1974; Bennett, 1979; Dalquest, 1980; Montellano-Ballesteros, 1989; Kelly, 1998).

Se considera que los elementos pertenecen a una especie pequeña de *Hemiauchenia* aun no descrita formalmente diferente de *H. vera* y *H. blancoensis*, dada la significativa diferencia de tamaño, la cual no se halla relacionada con el estado ontogenético de los organismos a los cuales pertenecieron, ya que sin excepción los ejemplares presentan epífisis completamente fusionadas indicativas organismos adultos y molariformes permanentes y desgastados.

En la literatura disponible no se cuenta con alguna descripción formal de esta pequeña especie, sólo existen menciones sobre ella (Breyer, 1983; Montellano-Ballesteros, 1989; Hulbert y Webb, 2001). Por lo anterior, en principio en este trabajo podría haber sido descrita; sin embargo, es necesario contar con mayor cantidad de material para identificar el

grado de variación así como la posible existencia de rasgos diferentes del tamaño que fuesen propios de esta especie, y con ello llevar a cabo una diagnosis lo más objetiva posible.

El registro de esta especie en el área confirma de manera definitiva su presencia en San Miguel de Allende durante el Terciario tardío.

Blancocamelus Dalquest, 1975
Blancocamelus meadei Dalquest, 1975
(Tabla 11; Lámina IX)

Material referido

Elementos poscraneales.- IGCU 5860, falange I (Gto 6).

Alcance biocronológico y distribución geográfica

Blancano tardío del Panhandle de Texas (Blanco Local Fauna), y posiblemente Blancano tardío del suroeste de Texas (Red Light Local Fauna) (Harrison, 1985; Honey *et al.*, 1998); y Blancano temprano de Guanajuato (Área de San Miguel de Allende).

Descripción del material

El ejemplar es grande y esbelto, su cara articular proximal es cóncava, estrecha transversalmente y profunda anteroposteriormente, el canal carinal es poco profundo y estrecho, la superficie para el ligamento suspensor tiene forma de “W” con uno de sus extremos más largo que el otro, y ocupa el 32.8 % de la longitud de la falange. La diáfisis es recta y delgada, más alta que ancha; la tróclea distal es estrecha con los cóndilos asimétricos y su porción dorsal es relativamente corta. En la porción proximal, a cada lado de la diáfisis se observan dos procesos moderadamente desarrollados.

Discusión

El ejemplar es muy semejante en morfología a las falanges I de *Hemiauchenia* pero considerablemente más grande (entre un 25 % y un 54 % dependiendo de la especie) (Tabla 11; Figura 7).

Con relación a las de *Camelops* es 10.9 % mayor, más esbelta, la superficie para el ligamento suspensor no se extiende hasta la parte media del elemento ni su borde distal es recto, y la diáfisis es recta, no arqueada.

Difiere de las falanges I de *Megatylopus(?) cochrani* en que es más esbelta, aproximadamente 11 % más larga, la cara articular proximal es 15 % más estrecha mediolateralmente, y la superficie para el ligamento suspensor es más corta proximodistalmente.

Comparada con las de *Titanotylopus* es 13.1 % más grande y mucho menos robusta, la faceta articular proximal es un 30 % menos ancha, la tróclea distal es 36.2 % más estrecha y la superficie para el ligamento suspensor es asimétrica.

Respecto a las de *Gigantocamelus* es 6.2 % mayor, mucho más esbelta, la cara articular proximal es 37.5 % menos ancha y la tróclea distal es 33.6 % más estrecha, la superficie para el ligamento suspensor no es simétrica.

Con relación a las de *Megacamelus* es 9.5 % más larga, más esbelta, la cara articular proximal es 26.7 % más estrecha y la tróclea distal es 25.3 % menos ancha.

Asignación taxonómica: *Blancocamelus meadei* fue descrito con base en material de las extremidades anteriores y posteriores procedente de la Fauna Blanco, Blancano tardío de Texas (Harrison, 1985). Dalquest (1975) en la diagnosis del género y la especie, menciona que es un camélido gigante con extremidades considerablemente largas y esbeltas, con miembros más largos y relativamente más esbeltos que cualquiera de las extremidades de los camélidos gigantes extintos o recientes. Refiere que los elementos óseos de la especie tienen proporciones semejantes a las de *Hemiauchenia*, aun cuando son más grandes. De igual forma, Harrison (1985) y Honey *et al.* (1998) mencionan que los miembros de *Blancocamelus meadei* recuerdan a una *Hemiauchenia* gigante, y que de hecho, la superficie para el ligamento suspensor de las falanges I presenta una forma de “W” asimétrica, muy similar a la del género antes mencionado.

La falange I de Arrastracaballos presenta los rasgos diagnósticos de la especie, ya que es muy semejante en morfología y proporciones a las de *Hemiauchenia*, y es sólo 3.5 % más pequeña que la falange más grande asignada a *Blancocamelus meadei* (Meade, 1945, p. 538), por lo que puede ser confiablemente asignada a esta especie de camélido gigante.

El registro de *Blancocamelus meadei* en el Blancano temprano de San Miguel de Allende representa el primero del género y la especie para México.

Camelops Leidy, 1854
Camelops sp.
(Tabla 8; Láminas IX-X)

Material referido

Elementos poscraneales.- Astrágalos: IGCU 3735, elemento izquierdo (Gto 6-2). Fémures: IGCU 4224, ejemplar izquierdo casi completo (Gto 12). Tibias: IGCU 4223, ejemplar izquierdo perteneciente al mismo individuo que el fémur (Gto 12).

Alcance biocronológico y distribución geográfica

Blancano temprano de Washington (Taunton Local Fauna), de Idaho (Hagerman Local Fauna), de California (Arroyo Seco Local Fauna), de Arizona (Bear Springs and Matthew Wash, Benson Local Fauna, Mendeville Ranch Local Fauna, McGrae Wash, Honey's Hummock and Horsey Green Bed, Wolf Ranch and Cal Tech, Cosomi Wash, 111 Ranch), de Nuevo México (Buckhorn), y de Nebraska (Sand Draw Local Fauna); Blancano tardío de California (Anza-Borrego Desert/Vallecito Creek Fauna), de Nevada (Wichman Faunule), de Arizona (California Wash and Johnson Pocket, Curtis Ranch, *Glyptotherium* and Glidey Localities, Flat Tire Local Fauna, Tusker Local Fauna, Henry Ranch and South Red Knoll Quarry), de Nuevo México (Magnus Trench and Duncan Basin, Chamberino/Canutillo Sites), de Texas (Red Light y Blanco Local Faunas), de Dakota del Sur (Burke Gravel Pit Locality and Irene Pit Locality) y de Baja California (Fauna Local Las Tunas), Pleistoceno de América del Norte (Honey *et al.*, 1998); y Blancano temprano de Guanajuato (Área de San Miguel de Allende).

Descripción del material

Astrágalo.- El cóndilo lateral proximal se encuentra más elevado y es más estrecho que el medial, el valle tibial es considerablemente amplio, la fosa interarticular es profunda, ancha y de contorno ovoide; el cóndilo medial es bajo, ancho, no sobrepasa la superficie sustentacular y en su porción posterior presenta una tuberosidad bien desarrollada. El valle tibial se halla separado de la superficie sustentacular por una diferencia de nivel que está

más acentuada en la parte lateral del astrágalo. Las facetas articulares laterales se encuentran arregladas en forma de "S". La porción distal de la faceta fibular termina en una saliente bien desarrollada, la cual está delimitada por un surco amplio y moderadamente profundo que la separa de la faceta cuboidal. Esta faceta se continúa dorsalmente con la faceta parasustentacular; la porción distal-media de la superficie sustentacular está delimitada de la faceta navicular por una invaginación con forma de "V" abierta; la fosa subsustentacular es amplia y ovoide; la superficie para el ligamento tibial es oblicua con respecto a la faceta articular medial, y la faceta navicular es mayor que la cuboidal.

Fémur.- la epífisis proximal y una porción de la diáfisis se hallan perdidas. La diáfisis tiene una sección transversal ovoide, en su porción posteromedial se observa una *linea alba* bien marcada sobre la cual existe un proceso elongado bien desarrollado que se ubica en la parte final del segundo tercio del elemento. El cóndilo medial-distal es más bajo y menos bulboso que el lateral; la fosa intercondilar tiene un contorno cuadrangular; el cóndilo medial de la tróclea patelar se encuentra ligeramente menos desarrollado que el cóndilo lateral y ambos tienen un borde afilado. En la porción proximal de la tróclea que articula con la patela existe una fosa profunda. El ejemplar tiene una anchura intercondilar de 120 mm y una anchura de la superficie patelar de 56.7 mm.

Tibia.- es moderadamente robusta, los cóndilos articulares proximales son subiguales en anchura, la muesca intercondilar es moderadamente amplia y moderadamente profunda, el *sulcus muscularis* es amplio y profundo, la cresta cnemial es moderadamente robusta y ocupa aproximadamente el 27 % de la longitud del elemento, y la concavidad que forma es moderadamente profunda. La diáfisis es plana en su parte anterior y en la parte posterior, ambas caras se unen en la porción lateral en una cresta aguzada que desaparece distalmente, y en la parte medial se encuentran separadas por una superficie plana y estrecha que también desaparece hacia la porción distal. El maleolo medial y el proceso distal anteromedial se hallan bien desarrollados; el surco lateral para la articulación con el astrágalo es más ancho que el medial y están separados por una cresta bien desarrollada, roma y ancha. Las facetas maleolares anterolateral y posterolateral son subiguales y el surco fibular es moderadamente ancho y moderadamente profundo. El elemento tiene una

longitud de 447 mm, una anchura proximal de 120 mm, una anchura distal de 92 mm y una longitud anteroposterior distal de 55.4 mm.

Discusión

Astrágalo.- con respecto a los ejemplares de *Alforjas*, es 9.3 % mayor y más robusto, el cóndilo medial en su porción posterior es menos elevado y presenta una tuberosidad, y la faceta navicular es más ancha (Tabla 8; Figura 6).

Comparado con los astrágalos de *H. vera* y *H. blancoensis* es 18 %-26 % mayor, y 40 % mayor que los de *Hemiauchenia* especie pequeña (Tabla 8; Figura 6), es considerablemente más robusto, el valle tibial es mucho más ancho, el cóndilo medial es más bajo que la superficie sustentacular y presenta una tuberosidad que no se encuentra en *Hemiauchenia*, la superficie para el ligamento tibial es oblicua y la faceta navicular es mayor que la cuboidal, mientras que en el género antes mencionado la superficie es paralela y las facetas distales subiguales.

Con relación al de los camélidos gigantes *Titanotylopus* y *Gigantocamelus* es 20 %-22 % más pequeño, y menos robusto. Comparado con los astrágalos de *Megatylopus(?) cochrani* es aproximadamente 8 % mayor, proporcionalmente es menos robusto, el cóndilo medial no sobrepasa la superficie sustentacular, y la faceta navicular es mayor que la cuboidal, mientras que en la especie antes citada si la sobrepasa y las facetas distales son subiguales.

Fémur y tibia.- ambos son mucho más robustos que los de *H. vera* y *H. blancoensis* y entre un 8 % y un 15 % más cortos proximodistalmente; son alrededor de un 15 % más anchos en su porción distal que los de *Alforjas*, y la tibia es considerablemente mayor y más robusta que la de *Hemiauchenia* especie pequeña.

Comparada con las tibias de *Megatylopus(?) cochrani*, IGNU 4223 es un 10 % mayor y los surcos para la articulación con el astrágalo presentan anchuras distintas, mientras que en la especie antes mencionada son subiguales; también es un 15.6 % más corta y mucho más robusta que las de *Blancocamelus*; y entre un 25 % y un 29 % más pequeña y menos robusta que las de *Gigantocamelus* y *Titanotylopus*, mientras que el fémur es un 42 % menos ancho en su porción distal que los de *Gigantocamelus*.

Asignación taxonómica: los ejemplares comparten los rasgos que han sido descritos para los elementos de *Camelops* (Webb, 1965), tales como: en los astrágalos el cóndilo medial no sobrepasa la superficie sustentacular y presenta una tuberosidad posterior, la parte media-distal de la superficie sustentacular se encuentra separada de la faceta navicular por una inflexión, la superficie para el ligamento tibial es oblicua con respecto a la cara articular medial, y la faceta navicular es mayor que la cuboidal; fémures con una *linea alba* bien marcada y con un proceso prominente, un cóndilo medial distal que se halla menos desarrollado y que es más bajo que el lateral, una fosa intercondilar cuadrangular, y la presencia de una fosa profunda por encima de la tróclea patelar; y tibias con los cóndilos proximales subiguales, una diáfisis con las caras anterior y posterior planas que se unen en la parte lateral mediante una cresta longitudinal afilada, un surco lateral para el astrágalo más ancho que el medial, y una cresta que separa los surcos para la articulación con el astrágalo roma y ancha.

De igual forma, el astrágalo se halla dentro del intervalo de dimensiones reportado para el género (Webb, 1965; Breyer, 1974). Por su parte, aun cuando el fémur y la tibia son menores (de un 8 % a un 10 %) que las dimensiones reportadas por Webb (1965), la diferencia en tamaño puede explicarse como variación intragenérica si se toma en cuenta que los datos de este autor se basan principalmente en *C. hesternus*, una de las tres especies consideradas como camélidos gigantes, siendo las restantes tres más pequeñas (Harrison, 1985).

Con base en lo anterior estos ejemplares se asignan a *Camelops*. Al presente no es posible asignar el material al nivel de especie, ya que los caracteres diagnósticos se encuentran en el cráneo y los molariformes. También, cabe señalar que hasta ahora, los registros del Blancano temprano de *Camelops* en los Estados Unidos no tienen asignación específica (Honey *et al.*, 1998).

El registro del género en San Miguel de Allende confirma la presencia del taxón en el área.

Tribu Camelini Webb, 1965
Megatylopus Matthew y Cook, 1909
Megatylopus matthewi Webb, 1965
(Tablas 24-27; Láminas X-XI)

Material referido

Elementos mandibulares.- IGCU 4224, fragmento mandibular derecho con M₁-M₃; IGCU 12237 fragmento mandibular izquierdo con P₄-M₃; (Gto 2b). IGCU 2624, fragmento mandibular izquierdo con DP₃-DP₄; (Gto 2c). IGCU 7873, fragmento mandibular izquierdo con M₃; (Gto 30). Molariformes inferiores aislados.- IGCU 10680, P₄ derecho; (Gto 2a). IGCU 7561, M₃ izquierdo; (Gto 2b). IGCU 3537, M₁ izquierdo, IGCU 676, M₃ izquierdo; (Gto 2c). IGCU 5320, P₄ izquierdo; IGCU 5321, M₁ izquierdo, IGCU 5327, M₂ izquierdo; (Gto 30). Elementos maxilares.- IGCU 4452, fragmento maxilar derecho con M¹-M³; (Gto 2b). IGCU 3607, fragmento maxilar izquierdo con M²-M³; (Gto 2c). IGCU 9275, fragmento maxilar izquierdo con DP³, IGCU 9316, fragmento maxilar derecho con DP³-DP⁴; (Gto 52). Molariformes superiores aislados.- IGCU 5325, M¹ derecho, IGCU 5326, M³ derecho, ambos molares pertenecientes a un mismo individuo; (Gto 30). IGCU 8734, M¹ izquierdo, IGCU 9798, M³ derecho; (Gto 43).

Alcance biocronológico y distribución geográfica

Parte tardía del Henfiliano temprano de Nuevo México (San Juan y Rak Camel Quarries, *Osbornoceros* Quarry, y Leyden Quarry); Henfiliano tardío de California (Warren Local Fauna), de Arizona (Wikieup Local Fauna), de Kansas (Found Quarry, Lost Quarry, Edson Quarry, y Rhinoceros Hill Quarry), del Panhandle de Texas y Oklahoma (Optima [Guymon] Local Fauna, Oklahoma; Ogallala Group, Oklahoma; Turkey Track Canyon, Texas; Parcell Ranch, Texas, y Canadian River Sites, Texas), de Texas (Coffee Ranch Local Fauna y Smart Ranch); Henfiliano más tardío de Guanajuato (Área de San Miguel de Allende) (Montellano-Ballesteros, 1989; Honey *et al.*, 1998); Henfiliano tardío de Guanajuato (Área de San Miguel de Allende).

Descripción del material

Elementos mandibulares: Los fragmentos mandibulares son robustos. El borde dorsal del diástema en IGCU 2674 es redondeado, la profundidad de la mandíbula al nivel del DP₄ es de 50.5 mm y aumenta progresivamente hacia la porción posterior; el borde ventral del

ejemplar es ligeramente convexo. En IGCU 4224 e IGCU 12237 el borde ventral es ligeramente convexo y la profundidad de la mandíbula aumenta hacia la porción posterior. En el ejemplar mejor preservado (IGCU 12237) tiene una profundidad de 96.0 mm al nivel del metastílido del M_2 , y de 113.4 al nivel del tercer selene del M_3 . En IGCU 4224 el proceso angular y el proceso articular están bien desarrollados; el proceso coronoideo es alto y su anchura en la parte media representa aproximadamente la mitad de la anchura de la rama ascendente y su porción dorsal está ligeramente curvada hacia la porción posterior.

Dentadura inferior: La descripción de los molariformes se basa principalmente en IGCU 10680, que se encuentra en un estado de desgaste II, y en IGCU 5321, IGCU 5327 e IGCU 7837, que se encuentran en un estado de desgaste III-IV.

El P_4 tiene forma de cuña, presenta en su porción anterolingual una inflexión de esmalte bien desarrollada, que está delimitada por un valle amplio y moderadamente profundo que va disminuyendo su anchura hacia la porción basal; una foseta amplia de contorno triangular ocupa toda la porción posterior del premolar.

En el M_1 las fosetas están fuertemente desgastadas y tienen forma de “V” muy abierta; el parastílido y metastílido no están desarrollados, y el entostílido se encuentra moderadamente desarrollado, disminuyendo su grado de desarrollo hacia la parte basal del diente. El metacónido y entocónido no están aguzados. Los bordes labiales de los selenes se hallan ligeramente aguzados, y los bordes linguales del diente entre los estílicos están prácticamente planos.

En el M_2 la foseta anterior se encuentra fuertemente desgastada y la posterior moderadamente desgastada, y ambas tienen forma de “V” muy abierta; el parastílido y metastílido están ligeramente desarrollados, el entostílido se encuentra moderadamente desarrollado; los estílicos disminuyen su grado de desarrollo hacia la parte basal. El metacónido y entocónido están aguzados. Al igual que en el M_1 , las porciones linguales del diente entre los estílicos son planas y el borde labial del selene anterior se encuentra moderadamente aguzado, y el posterior ligeramente aguzado.

En el M_3 las fosetas están ligeramente desgastadas, son profundas y tienen forma de “V” abierta; el parastílido está ligeramente desarrollado y el metastílido muy ligeramente desarrollado; ambos disminuyen su grado de desarrollo hacia la parte basal del diente. El entostílido no está desarrollado y el tercer selene está ligeramente desgastado y es

moderadamente estrecho. El metacónido y entocónido se encuentran aguzados y la porción lingual del diente entre los estílicos es ligeramente convexa. Los bordes labiales de los selenes se encuentran moderadamente aguzados.

Con relación a los premolares deciduos, el DP₃ es parecido al P₄, sólo que tiene un menor tamaño. La inflexión anterior está poco desarrollada y ligeramente dirigida anterolingualmente. En la porción posterolabial se encuentra una cúspide bien desarrollada, en cuya parte oclusal existe una foseta muy elongada de contorno ovoide. Tiene una longitud de 20.0 mm y una anchura de 11.0 mm.

El DP₄ presenta tres selenes que aumentan de tamaño hacia la porción posterior. En la porción lingual-media del premolar existe un estílico ligeramente desarrollado. El premolar está ligeramente dirigido hacia la porción labial, por lo que el borde lingual a lo largo de la altura de la corona es ligeramente convexo. Tiene una longitud de 54.8 mm y una anchura de 16.4 mm.

Dentadura superior: La descripción de los molariformes se basa principalmente en los ejemplares IGCU 8734 que se encuentra en un estado de desgaste III, IGCU 3607 e IGCU 4452, que se encuentran en el estado de desgaste IV.

El M¹ presenta las fosetas moderadamente desgastadas, y éstas tienen forma de "V". El parastilo y mesostilo están fuertemente desarrollados y entre ellos, se observa una costilla muy ligeramente desarrollada y estrecha. El metastilo no está desarrollado. El paracono y metacono están aguzados, y el borde labial del selene anterior se halla ligeramente aguzado.

En el M² las fosetas se hallan moderadamente desgastadas y tienen forma de "V", el parastilo y mesostilo se encuentran fuertemente desarrollados y el metastilo no está desarrollado. El paracono y metacono están moderadamente aguzados. Los bordes linguales de ambos selenes tienen forma de "U".

El M³ tiene las fosetas moderadamente desgastadas y con forma de "V". El parastilo está muy fuertemente desarrollado, el mesostilo fuertemente desarrollado y el metastilo no se halla desarrollado. Entre el parastilo y mesostilo se observa una costilla muy ligeramente desarrollada. El paracono y metacono están moderadamente aguzados y el borde lingual de los selenes tiene forma de "U".

Con respecto a la dentición decidua, el DP³ está poco desgastado, tiene un contorno aproximadamente triangular, la foseta anterior es elongada y tiene forma de cuña, y la posterior tiene forma de "V"; ambas fosetas son profundas. Aun cuando en los ejemplares en los que se encuentra presente este premolar el estilo anterior está roto, es posible observar que se encuentra bien desarrollado, al igual que el estilo medial-labial. Entre estos dos estilos, se observa una costilla ancha y poco desarrollada. En el borde lingual del premolar se observa un cingulo.

El DP⁴ se encuentra poco desgastado, tiene las fosetas amplias y profundas y con forma de "V"; el estilo anterior y medio se hallan fuertemente desarrollados y entre ellos existe una costilla poco desarrollada y ancha; el estilo posterior está pobremente desarrollado.

Ambos premolares deciduos se hallan moderadamente curvados hacia la porción lingual.

Discusión

El P₄ que se encuentra en el estado de desgaste III, difiere del descrito anteriormente en que presenta la foseta mucho más reducida y con un contorno con forma de gota, cuyo ápice está dirigido hacia la porción anterior. El que presenta un estado de desgaste IV carece de foseta y el paracónido está ligeramente desarrollado.

En el estado de desgaste IV los M₁ presentan el parastílido y metastílido ligeramente desarrollados. Los M₂ tienen el entostílido moderadamente desarrollado y los otros dos estílicos se han perdido. En los M₃ las fosetas están moderada o fuertemente desgastadas y el tercer selene está fuertemente desgastado y es ancho.

Los molares superiores que se encuentran en el estado de desgaste II-III y III-IV, presentan esencialmente los mismos rasgos que los que se hallan en el estado de desgaste IV, sólo que las fosetas están menos desgastadas y son más profundas, y en el caso del M³ son más amplias.

Con relación a la dentición decidua, los DP³ de Guanajuato, fueron comparados con UF 19197, de la Fauna Palmetto de Florida, que ha sido asignado al taxón. La configuración de los premolares y el desarrollo de los estilos y costillas en los ejemplares estudiados, son muy similares al que presentan el ejemplar de Florida, sólo que debido a

que se encuentra fuertemente desgastado, es más pequeño (10 % aproximadamente). Si los premolares de Guanajuato se hallaran en un estado de desgaste semejante, alcanzarían aproximadamente un tamaño similar.

Los ejemplares de Guanajuato difieren de la otra especie henfiliana *M. gigas* (la especie genotípica), en su menor grado de hipsodoncia y en que en esta especie todos los estilos se hallan bien desarrollados y las costillas son prominentes (Matthew y Cook, 1909; Voorhies y Corner, 1986). También difieren de *Megacamelus* ya que los molariformes en este género son más hipsodontes y más anchos (Harrison, 1985).

Asignación taxonómica: Webb (1965) en su descripción de los molariformes de *M. matthewi* menciona una serie de rasgos que se encuentran presentes en el material de San Miguel de Allende, tales como: el P₄ tiene forma triangular y una inflexión anterolingual; los molares inferiores carecen de estilido anterolabial; los estilidos linguales están ligera a moderadamente desarrollados; el borde lingual de los molares inferiores entre los estilidos es casi plano; en los molares superiores el parastilo y mesostilo están bien desarrollados y generalmente se encuentra presente una costilla anterior; y las fosetas tienen forma de “V”.

Asimismo, tienen un grado de hipsodoncia y un tamaño semejante al de ejemplares que han sido asignados a la especie, que no rebasa un 6.5 % de variación.

En conjunto, los rasgos antes mencionados permiten asignar de manera confiable los molariformes estudiados a esta especie.

El registro de *M. matthewi* en San Miguel confirma la presencia de la especie en el área.

Megatylopus Matthew y Cook, 1909
Megatylopus(?) sp.
(Tablas 26-27: Lámina XI)

Material referido

Molariformes superiores aislados.- IGCU 6389. fragmento maxilar derecho con M¹ y un fragmento del M²: (Gto 38). IGCU 6586. DP³ y DP⁴ izquierdos. pertenecientes a un mismo individuo: (Gto 11a).

Alcance biocronológico y distribución geográfica

Blancano temprano de Kansas (Keefe Canyon Local fauna), de Nebraska (Lisco Local Fauna) y de Washington (White Bluffs Local Fauna) (Voorhies y Corner, 1986; Honey *et al.*, 1998); y Blancano temprano de Guanajuato (Área de San Miguel de Allende).

Descripción del material

Dentadura superior: El M¹ tiene las fosetas moderadamente desgastadas, con forma de “V” y moderadamente profundas. A pesar de que la parte superior del parastilo está rota, se observa que es prominente; el mesostilo está fuertemente desarrollado. El metastilo y las costillas no están desarrollados. El paracono y metacono están aguzados, y el borde labial de los selenes tiene forma de “U”.

El DP³ está poco desgastado, tiene un contorno aproximadamente triangular, la foseta anterior es elongada y estrecha, y la posterior tiene forma de “V”; ambas fosetas son profundas. El estilo anterior y el medial-labial se encuentran bien desarrollados. Entre estos estilos, se observa una costilla ancha y moderadamente desarrollada. El borde lingual del premolar presenta un cíngulo.

El DP⁴ se encuentra poco desgastado, tiene las fosetas profundas y con forma de “V”; los estilos se hallan fuertemente desarrollados y entre el estilo anterior y medio, existe una costilla moderadamente desarrollada y estrecha; en la parte lingual del premolar se halla un cíngulo así como un pilar basal medio.

Discusión

El M¹ es semejante en morfología y grado de desarrollo de los estilos a los M¹ de *M. matthewi* de San Miguel de Allende, en especial, a IGCU 8734, que se encuentra en un estado de desgaste semejante; sólo difiere de ellos en que la costilla anterior no se encuentra desarrollada y en que el ejemplar del Blancano es un poco más pequeño (Tabla 26).

Al igual que los DP³ de la especie antes mencionada, el premolar deciduo del ejemplar IGCU 6586 fue comparado con UF 9197, siendo también ambos muy similares; sólo difieren en que en el ejemplar de Florida la costilla anterior está menos desarrollada y a que es un poco más pequeño.

Por su parte, el DP¹ presenta una morfología semejante al del IGCU 9316, sólo que el ejemplar del Blancano es más pequeño (9 % aproximadamente), la costilla anterior y el estilo posterior están más desarrollados y el cíngulo y pilar basal medio están ausentes en el ejemplar del Henfiliano.

Los molariformes estudiados difieren de *Camelops* en su menor grado de hipsodoncia y mayor grado de desarrollo de los estilos (Webb, 1965), de *Gigantocamelus* en su menor grado de hipsodoncia y menor tamaño, y de *Titanotylopus* en que en este género los molariformes son considerablemente mayores (Harrison, 1985; Honey *et al.*, 1998).

Asignación taxonómica: Los ejemplares estudiados en lo general son semejantes en morfología a *M. matthewi*, aun cuando difieren de este en el grado de desarrollo de la costilla anterior y en su menor tamaño.

Voorhies y Corner (1986) consideran que *M. matthewi* no está estrechamente relacionado con la especie genotípica (*M. gigas*), ya que sus molariformes son relativamente braquidontes, sino que está más relacionado con *Titanotylopus* (género del Blancano) y con los camélidos del viejo mundo, y que cuando se conozca mejor, podría ser removido de *Megatylopus* e incluido en un género distinto.

El M¹ de San Miguel de Allende es semejante en morfología, grado de hipsodoncia y tamaño a los que han sido incluidos en *Megatylopus(?) cochrani*, del Blancano temprano de las Grandes Planicies de Estados Unidos, especie que según los autores antes mencionados, se encuentra estrechamente relacionada con *M. matthewi* y que asignan con duda al género por las razones expuestas anteriormente.

Dado que se cuenta con pocos ejemplares, se prefirió no asignarlos a especie alguna y seguir a Voorhies y Corner (1986) al nombrar al género, esto es, seguido de un signo de interrogación entre paréntesis.

El registro de *Megatylopus(?)* sp. en el Blancano de Guanajuato constituye el primer registro del género para la edad en el país.

Suborden Ruminantia Scopoli, 1777
Familia Antilocapridae Gray, 1886
Subfamilia Antilocaprinae Brooke, 1876
Texoceros Frick, 1937
Texoceros sp.
(Tablas 28-30; Lámina XII)

Material referido

Elementos mandibulares.- IGCU 12238, fragmento mandibular derecho con P₂-M₃, (Gto 43). Molariformes inferiores aislados.- IGCU 5633, M₁ izquierdo, (Gto 30-5); IGCU 12239, M₃ izquierdo, (Gto 30); IGCU 12240, M₁ izquierdo, (Gto 43). Molariformes superiores aislados.- IGCU 5631, M² izquierdo; IGCU 5649, serie dental derecha con P⁴-M³; (Gto 30-5); IGCU 12241, M² derecho, (Gto 43); IGCU 12242, M² derecho, (Gto2b); IGCU 11048, M² izquierdo, (Gto 48).

Alcance biocronológico y distribución geográfica

Parte temprana del Henfiliano tardío de Texas (Higgins Local Fauna, Canadian River Sites y Burson Pits) y de Colorado (Wray Fauna); Henfiliano tardío de California (Mount Eden Local Fauna), de Nevada (Panaca Local Fauna), de Arizona (Wikieup Local Fauna, Quiburis Formation y Bidaholchi Formation), de Nebraska (Snake Creek Formation), de Kansas (Edson Quarry, Sherman Co, Lost Quarry, Found Quarry y Rhinoceros Hill Quarry), de Oklahoma (Optima (Guymon) Local Fauna, Ogallala Group), y de Texas (Turkey Track Canyon, Parcell Ranch y Canadian River Sites) (Janis y Manning, 1998); y parte temprana del Henfiliano tardío, Henfiliano tardío y más tardío de Guanajuato (Área de San Miguel de Allende).

Descripción del material

Elementos mandibulares: En el ejemplar IGCU 12238 la porción ventral de la mandíbula al nivel del P₄ y M₁ está perdida, al igual que el borde dorsal del diastema. La rama horizontal es robusta, y aumenta progresivamente su profundidad desde el nivel de los premolares hacia la parte caudal (al nivel del P₃ tiene una profundidad de 16.3 mm, al nivel del M₂ de 27.8 mm y al nivel del M₃ de 29.0 mm). La longitud desde la parte posterior del foramen mandibular al nivel de la porción anterior del P₂ es de 17.2 mm.

Dentadura inferior: Los ejemplares presentan un estado de desgaste III-IV. El P₂ tiene la superficie oclusal rota, por lo que a simple vista parecería estar bien desgastado; presenta dos raíces, el paracónido está perdido, en la porción media-labial se observa un valle amplio y moderadamente profundo y en la porción posterolingual existe un valle amplio y poco profundo; ambos valles se encuentran a todo lo largo de la altura de la corona.

El P₃ tiene forma triangular, está ligeramente desgastado, en la porción lingual se observan dos valles, uno anterior y otro posterior, los cuales son amplios, poco profundos y tienden a desaparecer hacia la base del premolar; estos valles delimitan un paracónido moderadamente desarrollado dirigido lingualmente, una inflexión de esmalte poco desarrollada y un metacónido moderadamente desarrollado. En la parte posterolingual existe un valle ligeramente profundo y amplio que delimita una inflexión posterolabial poco desarrollada. La porción anterior y media de la parte lingual del premolar es casi plana.

El P₄ tiene forma de cuña, está moderadamente desgastado, en la parte anterolingual se halla un valle profundo y amplio que se estrecha hacia la base del diente, éste delimita a un paracónido bien desarrollado dirigido lingualmente. La porción posterolingual del premolar es plana. En la parte posterolabial se observa un valle moderadamente profundo y moderadamente amplio que corre a todo lo largo de la altura de la corona, y que delimita una inflexión de esmalte posterior moderadamente desarrollada dirigida labialmente.

Los M₁ están bien desgastados, las fosetas han desaparecido, el metacónido y entocónido están subaguzados, el parastilido y el entostilido se encuentran muy ligeramente desarrollados y desaparecen hacia la base del diente; el metastilido no está desarrollado.

Los M₂ se hallan moderadamente desgastados, las fosetas han desaparecido, el metacónido está subaguzado y el entocónido aguzado, el parastilido y entostilido se encuentran ligeramente desarrollados y en IVCU 12240 están presentes a todo lo largo de la altura de la corona: el metacónido no está desarrollado.

Los M₃ tienen las fosetas poco desgastadas. los cónidos están aguzados, el parastilido está moderadamente desarrollado, los demás estilidos no están desarrollados, y el talónido no se desarrolla, aun cuando en IVCU 12238 existe un ensanchamiento del tercer selene en su base.

Dentadura superior: En el ejemplar IVCU 5649, que presenta un estado de desgaste IV, el P⁴ tiene un contorno en forma de media luna, presenta una foseta fuertemente

desgastada; el parastilo no está desarrollado y el metastilo está bien desarrollado. Entre ambos estilos se observa una costilla moderadamente desarrollada presente a todo lo largo de la altura de la corona.

El M¹ del ejemplar no presenta fosetas, el paracono y metacono son planos; el parastilo está moderadamente desarrollado, el mesostilo está fuertemente desarrollado y el metastilo se encuentra ligeramente desarrollado.

En el M² la foseta anterior está muy fuertemente desgastada y la posterior fuertemente desgastada; el paracono y metacono están moderadamente aguzados; el parastilo y mesostilo se hallan fuertemente desarrollados y el metastilo moderadamente desarrollado; y el selene anterior tiene forma de "V".

En el M³ las fosetas están moderadamente desgastadas; el parastilo y mesostilo están bien desarrollados. el metastilo está ligeramente desarrollado y no forma ningún talón; el paracono está moderadamente aguzado y el metacono ligeramente aguzado.

Discusión

La profundidad de la mandíbula en IGCU 12238 es menor que en la mayoría de los ejemplares asignados a *Hexobelomeryx fricki*. Comparado con IGCU 9617, cuyos molariformes presentan un estado de desgaste III, la longitud del P₃-M₃ es 13.4 % menor, el P₃ y el P₄ tienen una longitud semejante y su valle posterolabial está menos desarrollado, los molares son menos largos y más estrechos, y parecerían ser menos hipsodontes.

Al comparar el ejemplar con IGCU 8619, que presenta un estado de desgaste IV, se observa que la longitud del P₃-M₃ es un 10.5 % menor, los premolares tienen una longitud similar, el P₃ tiene el valle anterolingual menos profundo y el posterolingual más profundo, el P₄ presenta el paracónido menos desarrollado, el valle posterolabial es menos profundo y la porción anterolabial más plana. Los molares son menos largos y menos anchos y el M₃ es también menos hipsodonte.

Comparado con IGCU 10131, que tiene un estado de desgaste V, la longitud del P₃-M₃ es 11.0 % menor, el P₃ tiene una mayor longitud y presenta el valle anterolingual más profundo. El P₄ también es mayor, el paracónido está mucho más desarrollado y su valle anterolingual es considerablemente más profundo. Asimismo, los molares son más pequeños y estrechos.

Comparando los molares inferiores aislados con los de *Hexobelomeryx fricki* en un estado de desgaste semejante, se observa que IGCU 5633, IGCU 12239 e IGCU 12240 son más pequeños (Tabla 28), estrechos y ligeramente menos hipsodontes. Además, en IGCU 12239 el talónido está menos desarrollado que en los M₃ de *Hexobelomeryx*.

Al comparar los ejemplares con elementos asignados a *Subantilocapra garciae*, del Henfiliano más tardío de Florida, se observan importantes diferencias. Con relación a UF 130121, un fragmento mandibular izquierdo con M₁-M₂, IGCU 12238 tiene una mayor profundidad de la mandíbula (en UF 130121 la profundidad inmediatamente por delante del P₃ es de 18.1 mm y al nivel del M₂ es de 18.1 mm) y ésta es más robusta, el M₁ es 13.4 % más ancho y el M₂ es 15 % mayor. Comparado con UF 47474, un fragmento mandibular con M₂(roto)-M₃, la mandíbula del ejemplar de Guanajuato es más robusta, tiene una mayor profundidad (en UF 47474 la profundidad al nivel del M₃ es de 15.4 mm), y su M₃ es 28.8 % mayor.

Con respecto a los molares inferiores aislados, IGCU 12239 es aproximadamente 18.4 % mayor que los M₃ UF 93237 y UF 57575. Con relación a UF 93237, que está poco desgastado (altura de la corona 18.3 mm), el ejemplar de Guanajuato tiene un mayor grado de hipsodoncia (altura de la corona 37.0 mm).

Con relación a la dentición superior, IGCU 11048 (incluido en el estado de desgaste III), difiere del M² del ejemplar IGCU 5949 en que sus fosetas se hallan moderadamente desgastadas, el paracono y metacono están aguzados, los estilos están bien desarrollados y el selene anterior tiene forma de "V".

Comparados con los molariformes superiores de *Hexobelomeryx fricki*, en un estado de desgaste semejante el M¹ presenta un mayor desarrollo del parastilo, un menor tamaño (12.0 % aproximadamente) y un menor grado de hipsodoncia; los M² son también más pequeños (15.5 % aproximadamente) y menos hipsodontes, y el M³ es considerablemente más pequeño (40 % aproximadamente) y el talón está menos desarrollado (Tabla 29).

Con respecto a los molares superiores de *Subantilocapra*, El M¹ de IGCU 5649 presenta un menor desarrollo del parastilo y es más hipsodonte; los estilos de los M² están mejor desarrollados y son considerablemente más hipsodontes, y en el M³ el parastilo y mesostilo están más desarrollados y presenta un mucho mayor grado de hipsodoncia.

Asignación taxonómica: Hesse (1935, 1936) en su diagnóstico de los elementos mandibulares y de la dentadura superior de la especie genotípica *Texoceros altidens* (reconocida como *Capromeryx altidens* por él), menciona una serie de rasgos que se observan en los ejemplares de San Miguel de Allende, tales como: mandíbula profunda, molariformes hipsodontes, P₃ con un valle posterolabial poco profundo, P₄ angosto y con un valle anterolingual profundo, molares inferiores con estilidos pobremente desarrollados, P⁴ con un metastilo bien desarrollado y una costilla moderadamente desarrollada; M¹ con un mesostilo bien desarrollado; M² con un parastilo y mesostilo bien desarrollados, y un M³ con un parastilo y mesostilo bien desarrollados y un metastilo que no forma ningún talón.

Asimismo, la longitud del P₃-P₄ con relación a la longitud del M₁-M₃ (37.8 %) se halla dentro del intervalo observado en el género (37 %-40 %), y los molariformes tienen un grado de hipsodoncia y un tamaño semejante en un estado de desgaste similar al de los ejemplares que han sido asignados a *Texoceros*.

Con base en lo anterior el material estudiado se asigna al género.

El análisis de los datos de los molariformes reportados para las diferentes especies de *Texoceros* (Hesse, 1935, 1936; Frick, 1937; Dalquest, 1983) evidenció que no existen diferencias estadísticamente significativas entre las medias de los diferentes conjuntos de datos y que los intervalos de longitud y anchura dental se sobreponen, por lo que no es posible asignar los elementos estudiados a alguna especie.

Por otro lado, Hesse (1935), Frick (1937), y Janis y Manning (1998), mencionan que uno de los rasgos distintivos del género es la presencia de un talónido bien desarrollado en el M₃; sin embargo, las diversas ilustraciones de este molar muestran que el desarrollo de este carácter es variable, ya que en algunos ejemplares sí se desarrolla y en otros no, por lo que se considera que no es un rasgo útil para caracterizar al género.

El registro de *Texoceros* en el Henfiliano de San Miguel de Allende constituye el primero para el país.

Subantilocapra Webb, 1973
Subantilocapra sp.
(Tabla 31; Lámina XII)

Material referido

Dientes superiores aislados.- IGCU 5943, fragmento maxilar derecho con DP²-DP⁴; IGCU 12243, DP³ izquierdo; IGCU 5634 e IGCU 5635, DP³ derecho e izquierdo; IGCU 5625, fragmento maxilar con DP⁴ derecho; IGCU 5644, M¹ izquierdo; IGCU 12244, M¹ derecho; IGCU 5642, M² derecho; IGCU 5624, M³ derecho; (Gto 30-5). IGCU 12245, M² derecho; IGCU 12246, M² izquierdo; IGCU 12247, M³ derecho; (Gto 30).

Alcance biocronológico y distribución geográfica

Henfiliario más tardío de Florida (Upper Bone Valley Fauna) (Hulbert y Webb, 2001); parte temprana del Henfiliario tardío y Henfiliario tardío de Guanajuato, México (Área de San Miguel de Allende).

Descripción del material

El DP² tiene un contorno aproximadamente reniforme, en la parte anterolabial se observa una costilla bien desarrollada presente a todo largo de la corona. limitada por un valle poco profundo. En la porción posterolabial existe una costilla bien desarrollada y ancha.

El DP³ tiene forma aproximadamente ovoide, presenta dos fosetas, una en la mitad anterior y una en la mitad posterior; la primera de ellas se halla muy fuertemente desgastada o ausente, y la posterior fuertemente o muy fuertemente desgastada. El parastilo está fuertemente desarrollado y el metastilo ligeramente desarrollado o ausente. En la porción anterolabial del premolar, al nivel de la foseta anterior, se observa una costilla ancha, bien desarrollada y que está presente a todo lo largo de la altura de la corona. En la porción posterolabial, al nivel de la porción anterior de la foseta posterior, existe una costilla estrecha y bien desarrollada presente a lo largo de la altura de la corona. En la porción anterolingual del premolar, ligeramente por delante de la foseta anterior, existe un valle amplio y ligeramente profundo presente a todo lo largo de la corona.

En el DP⁴ la foseta anterior está muy fuertemente desgastada y la posterior fuertemente desgastada. los cono están ligeramente aguzados y los estilos se hallan bien desarrollados.

En el M¹ las fosetas se hallan moderadamente desgastadas, el paracono y metacono están aguzados y los estilos se encuentran bien desarrollados. En la porción labial del primer selene se observa una costilla ligeramente desarrollada.

El M² tiene las fosetas moderadamente desgastadas; el paracono y metacono están aguzados o moderadamente aguzados, el parastilo se halla moderadamente desarrollado, el mesostilo está moderadamente o bien desarrollado y el metastilo ligera- o moderadamente desarrollado. El selene anterior tiene forma de "V". En la parte labial del primer selene se observa una costilla ligeramente desarrollada

El M³ tiene las fosetas moderadamente desgastadas; el para- y metacono están aguzados, en un estado de desgaste posterior el paracono está moderadamente aguzado y el metacono está ligeramente aguzado; el parastilo está bien desarrollado, el mesostilo se halla bien o moderadamente desarrollado y el metastilo está fuertemente desarrollado y es ancho, pero no forma ningún talón. Los selenes tienen forma de "V". En la porción labial del selene anterior se observa una costilla ligeramente desarrollada.

Discusión

Con relación a los molariformes superiores de *Hexobelomeryx fricki* de Guanajuato, en un estado de desgaste semejante los ejemplares estudiados son considerablemente menos hipsodontes. los molares son más pequeños (20.4 % en promedio), y el M¹ tiene los estilos más desarrollados.

Comparados con la dentición superior de *Texoceros* sp. de San Miguel Allende, los molares son menos hipsodontes, el M¹ es menos ancho y el parastilo y metastilo están más desarrollados, el M² tiene la costilla anterior más desarrollada, y el M³ tiene el metastilo más desarrollado y ancho.

Los molariformes fueron comparados con ejemplares de la Fauna Palmetto, Henfiliano más tardío de Florida, asignados a *Subantilocapra*. Los M¹ de Guanajuato tienen el mismo grado de desarrollo de los estilos y costillas y un tamaño muy semejante al

de UF 18094. Por su parte, los M³ son semejantes a UF 18095 en el grado de desarrollo de los estilos y costillas, en que no se desarrolla talón y también en el tamaño.

Asignación taxonómica: Los ejemplares estudiados presentan las características diagnósticas de *Subantilocapra*, tales como: molariformes menos hipsodontes que los de *Antilocapra*, molares superiores con estilos bien desarrollados y costillas poco desarrolladas y fosetas persistentes (Webb, 1973; Janis y Manning, 1998).

Webb (1973) en su trabajo sobre los antilocápridos pliocénicos de Florida describe *Subantilocapra* como subgénero de *Antilocapra*; posteriormente, Richards y McCrossin (1991) y Janis y Manning (1998) consideran que el subgénero no es válido y lo colocan en sinonimia con *Sphenophalos*. En la revisión de los vertebrados fósiles de Florida, Hulbert y Webb (2001) elevan a rango genérico al taxón.

La revisión del material de Guanajuato y de Florida de *Subantilocapra*, así como el de la literatura referente a *Sphenophalos*, reveló que los rasgos de ambos géneros son muy distintos, por lo que en este trabajo se considera que son géneros diferentes.

Debido a que la muestra es pequeña, se prefirió asignar el material sólo a nivel genérico, y esperar a contar con más ejemplares y número de rasgos para llevar a cabo una identificación específica.

La presencia del género en el Área de San Miguel de Allende constituye el segundo registro para América del Norte y el primero para México.

Hexobelomeryx fricki Furlong, 1941
(Tablas 32-41; Láminas XIII-XV)

Material referido

Elementos mandibulares.- IGCU 5860, fragmento mandibular derecho con P₃, DP₄ y M₁; IGCU 5862, fragmento mandibular izquierdo con P₃, DP₄, M₁ y M₂ (en erupción), ambas ramas mandibulares pertenecientes a un individuo; IGCU 5863, fragmento mandibular izquierdo con la porción posterior del P₄-M₃(en erupción); IGCU 6345, fragmento mandibular izquierdo con M₁-M₃; IGCU 5420, mandíbula derecha con I₃, C-M₃; IGCU 5419, fragmento mandibular izquierdo con M₂-M₃; IGCU 12248, mandíbula derecha con P₄-M₃ y los alvéolos para el P₂ y P₃, (Gto 30-5); IGCU 12249, fragmento mandibular izquierdo con DP₃-M₂(en erupción) (Gto 30); IGCU 6694, fragmento mandibular derecho

con P₃-M₂, (Gto 42). IGCU 9617, fragmento mandibular derecho con P₃-M₃ y el alveolo para el P₂, (Gto 49); IGCU 10131, mandíbula derecha con P₃-M₂ y el alveolo para el P₂, (Gto 52); IGCU 11285, fragmento mandibular izquierdo con M₁-M₃, (Gto 54); IGCU 8619, fragmento mandibular derecho con P₃-M₃ y el alveolo para el P₂, (Gto 6); IGCU 10957, rama mandibular derecha con P₃-M₃, (Gto 33). Molariformes inferiores aislados.- IGCU 6830, M₃ izquierdo, (Gto 44). IGCU 5537, IGCU 5623, IGCU 5632, IGCU 5645, M₁ izquierdos; IGCU 5629, M₂ derecho; IGCU 5630, IGCU 6145, M₂ izquierdos; IGCU 5626, IGCU 5627, IGCU 5864, M₃ izquierdos; IGCU 5628, IGCU 7518, M₃ derechos; (Gto 30-5). IGCU 12250, P₄ derecho; IGCU 4733, M₂ derecho; IGCU 10561, M₃ izquierdo; (Gto 2b). IGCU 12251, M₂ derecho, IGCU 2951, M₂ izquierdo; (Gto-2c). IGCU 8511, M₃ derecho; (Gto 30). IGCU 7202, M₃ derecho; (Gto 42). IGCU 6473, M₂ derecho; (Gto 43). IGCU 1295, M₂ izquierdo; (Gto 52); IGCU 4895, M₃ derecho, (Gto 6). IGCU 4208, M₂ izquierdo; IGCU 4553, M₃ izquierdo; (Gto 18). IGCU 9019, P₄ derecho, (Gto 24). IGCU 5128, M₂ derecho; IGCU 5126, IGCU 11175, M₃ derechos; (Gto 33). IGCU 8118, M₂ izquierdo, (Gto 45). Molariformes superiores aislados.- IGCU 5424, serie dental izquierda con P²-P⁴ (mismo individuo que IGCU 5419, 5420, 5421, 5422, 5423 y 5425); IGCU 5504, IGCU 5646, M¹ derechos; IGCU 5647, M¹ izquierdo; IGCU 5422, M² izquierdo e IGCU 5421, M³ izquierdo (mismo individuo que IGCU 5419, 5420, 5423, 5424 y 5425); IGCU 5423, serie dental derecha con P⁴-M² (mismo individuo que IGCU 5419, 5420, 5421, 5422, 5424 y 5425); IGCU 5425, M³ derecho (mismo individuo que IGCU 5419, 5420, 5421, 5422, 5423 y 5424); IGCU 5622, M³ izquierdo; (Gto 30-5); IGCU 12252, M² derecho; (Gto 2a). IGCU 2617, M¹ derecho; IGCU 12253 M² derecho; IGCU 4615, IGCU 7328, M² izquierdos; (Gto 2b). IGCU 3514, M¹ izquierdo; IGCU 3529, M² izquierdo; (Gto 2c). IGCU 5318, M¹ izquierdo; IGCU 5315, IGCU 10974, M² izquierdos; IGCU 5313, IGCU 5319, IGCU 9058, M³ izquierdos; (Gto 30). IGCU 12254, M¹ izquierdo; IGCU 12255, M¹ derecho; IGCU 12256, M² derecho; IGCU 12257 e IGCU 9770, M² izquierdos; (Gto 43). IGCU 4037, IGCU 8493 M³ izquierdos; (Gto 6). IGCU 4563, M¹ izquierdo; IGCU 4207, M² derecho; IGCU 4557 M² izquierdo; (Gto 18). IGCU 9014, P³ izquierdo e IGCU 9017 P⁴ izquierdo (ambos probablemente pertenecientes al mismo individuo); (Gto 24). IGCU 5125, M³ izquierdo; (Gto 33). IGCU 8130, P³ izquierdo e IGCU 8129, P⁴ izquierdo (ambos probablemente pertenecientes al mismo individuo); IGCU 8121, M¹ izquierdo; IGCU 8124,

M¹ derecho; IGCU 8107, M² izquierdo; (Gto 45-2). Elementos poscraneales.- Astrágalos derechos: IGCU 751 (Gto 2c), IGCU 5371 e IGCU 8509 (Gto 30), IGCU 12253 e IGCU 12259 (Gto 43). Astrágalos izquierdos: IGCU 2779 (Gto 2c), e IGCU 5370 (Gto 30). Metacarpales derechos: IGCU 6684 e IGCU 6685, porciones proximal y distal de un mismo elemento (Gto 42). Metacarpales izquierdos: IGCU 3948 (Gto 6-2). Fragmentos distales de metacarpales: IGCU 8506 (Gto 30); IGCU 4996 (Gto 6).

Alcance biocronológico y distribución geográfica

Henfiliano más tardío y Blancano temprano de Chihuahua (faunas Yepómera, Matachic y Miñaca) (Furlong, 1941; Lindsay, 1984); parte tardía del Henfiliano temprano-Blancano temprano de Guanajuato (Área de San Miguel de Allende).

Descripción del material

Elementos mandibulares: La descripción de estos elementos se basa principalmente en los ejemplares IGCU 10131 e IGCU 10957, que son los mejor preservados. El borde dorsal del diastema es afilado y su borde ventral es casi recto y horizontal; el borde ventral de la rama horizontal es casi recto y con una pendiente moderada desde la porción posterior del diastema hasta el nivel del M₁; a partir del M₂ y hacia la parte posterior, dicho borde es convexo. La profundidad de la mandíbula aumenta progresivamente desde su porción anterior, alcanzando su máximo al nivel del M₃. El borde para la inserción del masetero está bien desarrollado, la apófisis del coronoides presenta un plano casi horizontal, su borde dorsal es ligeramente cóncavo y el proceso angular es convexo.

Dentadura inferior: La descripción se basa en los molariformes que se hallan engastados en los ejemplares IGCU 9617 (estado de desgaste III) y en IGCU 8619 (estado de desgaste IV). El P₃ en su porción lingual presenta tres inflexiones de esmalte separadas por dos valles relativamente profundos. En su porción posterolabial presenta una inflexión de esmalte delimitada por un amplio valle que corre desde la superficie oclusal hasta la base del premolar, el cual desaparece conforme aumenta el desgaste.

El P₄ está comprimido transversalmente; en la porción anterolingual el paracónido está delimitado por un valle amplio y profundo presente en toda la altura de la corona; en la parte posterolingual existe una pequeña inflexión delimitada por un valle estrecho que

ocupa aproximadamente la mitad de la altura de la corona, que desaparece en un mayor grado de desgaste. La porción posterolabial presenta una inflexión de esmalte delimitada por un valle moderadamente amplio y profundo que se encuentra a todo lo largo de la altura de la corona.

El M_1 presenta ambas fosetas muy fuertemente desgastadas; el metacónido y entocónido están moderadamente o poco aguzados; el parastílido y entostílido están débilmente desarrollados, de ellos el parastílido es el único que persiste conforme aumenta el desgaste. En este molar el selene anterior es ligeramente más pequeño que el posterior.

En el M_2 las fosetas están moderada o fuertemente desgastadas, el metacónido y entocónido están aguzados o subaguzados; el parastílido y entostílido se encuentran ligeramente desarrollados o ausentes.

En el M_3 , las fosetas se hallan ligera a moderadamente desgastadas, siendo la del tercer selene la más desgastada, el metacónido y entocónido están aguzados; el parastílido se encuentra bien desarrollado y el entostílido no presenta desgaste o se encuentra ligeramente desgastado.

La serie dental completa de la mejilla es P_2 - M_3 y la longitud anteroposterior de los premolares inferiores engastados (P_3 - P_4) representa entre el 26 % y el 30 % de la longitud de los molares engastados en las mandíbulas, de acuerdo al estado de desgaste (Tablas 35-36).

Dentadura superior: La descripción de los premolares y molares se basa en aquellos que presentan un estado de desgaste IV. El P^3 tiene forma de media luna, su foseta interna está ausente; el parastilo se halla débilmente desarrollado, el metastilo fuertemente desarrollado y entre ellos existe una costilla moderadamente desarrollada presente a todo lo largo de la altura de la corona.

El P^4 también tiene forma de media luna, la foseta interna está ausente; el parastilo no está desarrollado, el metastilo se halla débilmente desarrollado, el paracono se encuentra aguzado y en su parte labial se encuentra una costilla pobremente desarrollada, presente sólo en la mitad superior de la altura de la corona.

Las fosetas en el M^1 se hallan ausentes; el parastilo y metastilo no están desarrollados, el mesostilo está bien desarrollado; el paracono es plano y se encuentra inclinado hacia la porción anterior, el metacono también es plano y se halla inclinado hacia

la parte posterior, de tal forma que el mesostilo es la estructura más elevada en la superficie oclusal. El selene anterior es más pequeño que el posterior y tiene forma de "U".

En el M² la foseta anterior está muy fuertemente desgastada o ausente y la posterior fuertemente desgastada; el parastilo se encuentra moderadamente desarrollado o poco desarrollado, el mesostilo está bien desarrollado y el metastilo pobremente desarrollado o ausente; el paracono y metacono son planos.

En el M³ las fosetas se encuentran moderadamente desgastadas; el paracono y metacono están moderadamente aguzados; el parastilo está fuertemente desarrollado, el mesostilo y metastilo moderadamente desarrollados, y en éste último, su anchura labial-lingual comienza a aumentar con respecto a estados de desgaste previos. La costilla presente en la parte labial del paracono se encuentra ligeramente desarrollada.

Elementos Poscraneales: Astrágalos.- el cóndilo lateral es ligeramente más alto y un poco más ancho o subigual que el medial, el cual se extiende más hacia la parte caudal que el cóndilo lateral y su parte proximal está inclinada hacia la porción medial. La superficie sustentacular está delimitada de la tróclea proximal por una marcada diferencia de nivel. El valle tibial es ancho y profundo, la fosa interarticular es profunda y de redondeada a ovoide. En la parte lateral, la faceta fibular es estrecha y está separada de la faceta paracuboidal por una depresión poco profunda y moderadamente ancha, la faceta parasustentacular es estrecha y se continúa distalmente con la paracuboidal; en la porción media, la faceta articular medial se halla bien marcada y está delimitada distalmente por una saliente prominente; la fosa subsustentacular se encuentra ligeramente desarrollada o ausente; y la faceta navicular es más estrecha que la cuboidal.

Metacarpales.- son largos y delgados, en su porción proximal la faceta para el magnum-trapezoide ocupa toda la superficie del metacarpo III, en su parte media presenta una fosa redondeada moderadamente profunda, está ligeramente más elevada que la faceta para el unciforme, y está separada de ella en su porción anterior por una diferencia de nivel y en la parte posterior por una fosa profunda y ovoide con su eje mayor en sentido anteroposterior. La faceta para el unciforme tiene forma aproximadamente triangular. La diáfisis es convexa en su parte dorsal y cóncava en la ventral en la mayor parte de su longitud, sólo aproximadamente en el último tercio es plana. En las porciones anterior-distal y posterior-distal se observan dos forámenes pequeños. Los cóndilos distales son

paralelos y la quilla articular para las falanges I está bien desarrollada y se extiende alrededor de todo el cóndilo. La parte media de cada uno de los cóndilos es más ancha que la lateral, y en la porción lateral de cada cóndilo existe una fosa redondeada y profunda.

Discusión

En el estado de desgaste I, los P₃ están ligeramente desgastados, fuertemente comprimidos transversalmente y los valles son más profundos. En este estado de desgaste, el P₄ aun no eruputa, y es el DP₄ el que se encuentra presente; éste se encuentra moderadamente desgastado y parece estar bien engastado en la rama horizontal, dado que no se observa la porción superior de las raíces. Presenta tres selenes que aumentan progresivamente de tamaño desde la porción anterior; el selene posterior es el mayor y está separado del selene medio por un istmo estrecho, que no se presenta entre el primer y segundo selenes. El estíldo posterior en este premolar deciduo está moderadamente desarrollado.

En el M₁ las fosetas se hallan ligeramente desgastadas, el metacónido y entocónido están aguzados, el parastíldo y entostíldo se encuentran bien desarrollados y el metastíldo no está desarrollado. El M₂ se encuentra eruputando y no presenta desgaste, las fosetas son profundas y el parastíldo y entostíldo se encuentran bien desarrollados mientras que el metastíldo no está desarrollado.

En el ejemplar IGCU 12249 el DP₃ se encuentra presente, éste es aproximadamente un tercio mayor que su contraparte permanente. En su porción lingual se observan dos valles, el anterior es estrecho y profundo y delimita una inflexión de esmalte ancha que está dividida por un surco moderadamente profundo; el valle posterior delimita una inflexión de esmalte medial moderadamente desarrollada y una inflexión de esmalte posterior bien desarrollada.

En el estado de desgaste II el M₁ el entostíldo está bien desarrollado. El M₂ se encuentra ligeramente desgastado, y el parastíldo y entostíldo se encuentran bien desarrollados. El M₃ se encuentra eruputando, sus fosetas son profundas; el metacónido y entocónido están fuertemente aguzados, y sólo el metacónido está muy ligeramente desgastado; el parastíldo se halla débilmente desarrollado.

En el estado de desgaste V, el valle posterolabial del P₃ ha desaparecido y el valle posterolingual está ausente. En el P₄ el valle anterolingual es amplio, relativamente profundo y ocupa aproximadamente la mitad de la altura de la corona, el valle posterolingual se halla ausente y el valle posterolabial es poco profundo y amplio.

Las fosetas en el M₁ están ausentes; el metacónido y entocónido se encuentran muy ligeramente aguzados o planos y los estilidos no están desarrollados. En el M₂ las fosetas están ausentes, y el metacónido y entocónido se encuentran ligeramente aguzados o planos. En la mayoría de los M₃ no se presentan fosetas, sólo en tres ejemplares (IGCU 6830, IGCU 8511, IGCU 11285) se observan restos del esmalte que delimitaba la foseta del selene posterior. El metacónido y entocónido están moderada- o ligeramente aguzados; el entostilido se halla ligera- a moderadamente desgastado y forma un pequeño talónido.

Finalmente, en el estado de desgaste VI, los premolares han perdido por completo los valles linguales y labial, y su superficie oclusal presenta un contorno ovoide. En el M₁ y M₂ el metacónido y entocónido ya no se hallan aguzados sino planos; los estilidos no están desarrollados, y el selene anterior y posterior en su porción labial tienden a coalescer. En el M₃ las fosetas se han perdido por completo, el metacónido y entocónido son planos; el entostilido se halla fuertemente desgastado y forma un cuarto selene o talónido bien desarrollado que tiende a fusionarse con el tercer selene.

Con relación a la dentición superior, los M¹ pertenecientes al estado de desgaste II presentan las fosetas anteriores fuertemente desgastadas y las posteriores moderadamente desgastadas, el paracono y metacono están ligeramente aguzados; el parastilo se encuentra pobremente desarrollado y el mesostilo fuertemente desarrollado, y el selene anterior es ligeramente más pequeño que el posterior.

En el estado de desgaste III los M¹ presentan la porción lingual del selene anterior significativamente más pequeña que el posterior y con forma de "U" cerrada. La superficie oclusal del molar está ligeramente inclinada hacia la parte anterior. En el M² las fosetas se hallan moderadamente desgastadas, el paracono y metacono están aguzados, el parastilo y mesostilo se encuentran fuertemente desarrollados y el metastilo poco desarrollado. En el M³ las fosetas están ligeramente desgastadas y son profundas; el paracono y metacono están aguzados; el parastilo y mesostilo se encuentran moderadamente desarrollados y el

metastilo ligera- o moderadamente desarrollado. En la porción labial que corresponde al paracono se halla una costilla moderadamente desarrollada.

En el estado de desgaste V el P³ tiene el parastilo sin desarrollo, y el mesostilo y la costilla media moderadamente desarrollados. En el P⁴ los estilos no están desarrollados y la costilla media se ha perdido. La superficie oclusal se halla ligeramente inclinada hacia la porción anterior. En el M¹ el paracono y metacono son planos y se encuentran casi horizontales, no inclinados. La porción lingual del selene anterior continúa siendo más pequeña que en el selene posterior y con forma de “U” cerrada. En el M² las fosetas están ausentes, sólo en el ejemplar IGCU 12252 la foseta posterior está muy fuertemente desgastada; el parastilo y metastilo se encuentran poco desarrollados, y el metastilo poco desarrollado o ausente. En el M³ las fosetas se han perdido, el paracono y metacono están poco aguzados, y el metastilo ha aumentado su longitud y anchura formando un talón bien desarrollado. La costilla presente en la porción labial del paracono se ha perdido.

En el estado de desgaste VI, el P² y P³ tienen un contorno ovoide, y en su porción labial media presentan un valle amplio y poco profundo; el borde posterior del P² es casi recto, el del P³ es redondeado y su superficie oclusal está moderadamente inclinada hacia la porción anterior. El P⁴ tiene un contorno triangular con los vértices redondeados y su superficie oclusal está fuertemente inclinada hacia la porción anterior. Ninguno de los premolares tiene estilos o costillas desarrollados. Por su parte, en los M¹ y M² el mesostilo está moderadamente desarrollado; el parastilo y metastilo no están desarrollados; el paracono y metacono son planos; los selenes tienden a fusionarse y la superficie oclusal se encuentra ligeramente inclinada hacia la porción anterior. En el M³ el paracono y metacono son planos o están ligeramente aguzados y el metastilo forma un talón elongado anteroposteriormente que se fusiona con el tercer selene.

Astrágalos.- estos elementos son 47.9 % más pequeños que los del dromomericido *Pedimeryx (P.) hemphillensis* y mucho menos robustos. Con respecto a los astrágalos izquierdos INAH-663 e INAH 5486 del cérvido *Odocoileus virginianus*, son en promedio 24.2 % menores, más esbeltos, la faceta paracuboidal se continúa con la parasustentacular (no está delimitada por una fosa), y la faceta articular medial se encuentra más marcada. Son también 23.1 % mayores y más robustos que los astrágalos derechos UF 18743 y UF 124953 asignados a *Subantilocapra* de la Fauna Palmetto de Florida.

Estos elementos fueron comparados con IGM 66838 e IGM 6639, astrágalos derechos provenientes de Zietla, parte temprana del Henfiliano tardío de Hidalgo asignado como cf. *H. fricki*, y con LACM 74725, astrágalo derecho de Yepómera, Henfiliano tardío de Chihuahua, asignado a *H. fricki*. La morfología, dimensiones y proporciones de los ejemplares de San Miguel de Allende y los antes mencionados son muy similares, ya que el cóndilo proximal lateral está ligeramente más elevado que el medial, el valle tibial es ancho, la faceta paracuboidal se continúa con la faceta parasustentacular, la faceta para el cuboide es más ancha que la navicular, la diferencia de nivel entre la tróclea proximal y la superficie sustentacular está muy bien marcada, y la faceta articular medial está muy bien definida y se halla limitada por una saliente bien desarrollada.

Metacarpales.- son aproximadamente 37.5 % menos anchos en su porción proximal que los de *Pediomeryx (P.) hemphillensis* y la diáfisis es mucho más delgada, aun cuando tienen una longitud similar; son 16.2 % más largos y menos robustos que los del ejemplar CMR-977, y el foramen anterior está posicionado más distalmente. También son 10.3 % más anchos en su porción proximal y la diáfisis es proporcionalmente más robusta que en UF 115668, fragmento proximal de metacarpal asignado a *Subantilocapra* de la Fauna Palmetto. Con respecto a los metacarpales de *Texoceros*, son entre un 17.4 % y un 28.8 % más largos, a pesar de que tienen una anchura proximal similar, lo cual sugiere que los elementos de *Texoceros* son proporcionalmente más robustos; y son cerca del 15 % más largos y aproximadamente 16.2 % más anchos en su porción proximal y distal que los de *Capromeryx tauntonensis*.

Asignación taxonómica: En su descripción de la especie, Furlong (1941) menciona una serie de rasgos que se observan en los ejemplares de Guanajuato, tales incluyen: la rama horizontal mandibular es profunda al nivel del M_3 ; el borde para la inserción del masetero está bien desarrollado; el diastema mandibular es corto; los dientes superiores e inferiores son hipsodontes; las series dentales son cortas; el P_3 presenta un valle anterolingual amplio que sólo se pierde en un estado de desgaste muy avanzado; el metastílido de los molares inferiores no está desarrollado; en el M_3 el entostílido forma un talónido bien desarrollado en los molares desgastados; los premolares superiores son pequeños en comparación con los molares; en los molares superiores el mesostilo es persistente; en el M^1 la porción

lingual del selene anterior es más pequeña que el posterior; y en un estado de desgaste avanzado, el metaástilo del M³ forma un talón bien desarrollado.

Asimismo, las ramas mandibulares presentan una profundidad que se halla dentro del intervalo descrito para la especie (30-37 mm), la longitud del diastema mandibular está dentro del intervalo observado en la especie (42-51 mm), los molariformes presentan una altura de la corona semejante en un grado de desgaste similar, los premolares y molares tienen un tamaño semejante en un grado de desgaste parecido, que no rebasa aproximadamente el 8 % de variación, y la proporción entre la longitud del P₃ y P₄ con respecto a la longitud del M₁-M₃ es muy similar, y no varía más del 4 %.

Lo anterior permite asignar de manera confiable el material dental y mandibular a *H. fricki*.

Con respecto a los elementos poscraneales, la estrecha semejanza morfológica y de tamaño existente entre los astrágalos de Guanajuato y los elementos que han sido asignados a *Hexobelomeryx* (Carranza-Castañeda, 1994), permite su asignación de manera confiable al género.

A pesar de que no existen en la literatura reportes sobre metacarpales asignados al género, el tamaño y las proporciones de los ejemplares aquí descritos se corresponden adecuadamente con el de los astrágalos. Asimismo, los metacarpales son mayores que los de *Texoceros*, *Subantilocapra* y *Capromeryx*, los otros tres antilocápridos reconocidos en el Terciario tardío de San Miguel de Allende, lo cual, también se observa en los fragmentos mandibulares y maxilares con molariformes, donde los más grandes corresponden a *Hexobelomeryx*. Por lo anterior, se considera que los metacarpales pueden ser confiablemente asignados a este género.

La asignación específica del material poscraneal se basa en el hecho de que *H. fricki* es la única especie de *Hexobelomeryx* que se conoce en el país (Furlong, 1941; Janis y Manning, 1998) y a que los elementos fueron recuperados de las mismas localidades donde se ha encontrado material dental y mandibular de esta especie.

Por otro lado, la existencia de *Hexobelomeryx* en el centro de México, específicamente en los estados de Hidalgo (Zietla-Tehuichila, Henfiliano tardío) y Jalisco (Tecolotlán y Teocaltiche, Henfiliano tardío), es bien conocida; sin embargo, la presencia de la especie *H. fricki* no está plenamente confirmada, ya que en los reportes donde se

menciona la presencia del género, la asignación específica es sólo tentativa (cf. *H. fricki*) (Carranza-Castañeda, 1994; Montellano-Ballesteros, 1997; Carranza-Castañeda y Miller, 2000, 2002; Miller y Carranza-Castañeda, 2001).

El registro de *H. fricki* en San Miguel de Allende confirma la presencia de la especie en al menos una región del Terciario tardío del centro de México

Fuera de México, existe un reporte sobre la presencia de *Hexobelomeryx?* sp. en el Henfiliano tardío de Golgotha Watermill Pothole Quarry en Nevada, y otro en el Henfiliano más tardío de Texas (Axel, Currie Ranch, Smart Ranch y Christian Ranch) (Janis y Manning, 1998).

Capromeryx Matthew, 1902
Capromeryx tauntonensis Morgan y Morgan, 1995
(Tablas 42-44; Lámina XVI)

Material referido

Elementos mandibulares.- IGCU 12260, fragmentos mandibulares derecho e izquierdo con P₂-M₃ pertenecientes a un individuo, (Gto 4). IGCU 4991, fragmento mandibular derecho con P₄-M₂, (Gto 6). IGCU 8134, fragmentos mandibulares derecho e izquierdo con P₃-M₃, pertenecientes a un individuo, (Gto 45). Dientes inferiores aislados.- IGCU 12261, P₄ izquierdo; IGCU 1262, M₃ izquierdo; IGCU 8488, M₃ derecho; (Gto 6). IGCU 4567a e IGCU 4567b, P₄ izquierdos; (Gto 18). Dientes superiores aislados.- IGCU 3864, fragmento maxilar con P⁴ y M¹ derechos; IGCU 4418, fragmento casi completo de M¹; IGCU 3873 e IGCU 12263, M² derechos; IGCU 4036 e IGCU 4990, M³ derechos; (Gto 6). IGCU 8136, P³ y P⁴ derechos e IGCU 8135, M¹ derecho (pertenecientes al mismo individuo que IGCU 8134), (Gto 45).

Alcance biocronológico y distribución geográfica

Blancano temprano de Washington, (Taunton Local Fauna) (Morgan y Morgan, 1995); y Blancano temprano de Guanajuato (Área de San Miguel de Allende).

Descripción del material

Elementos mandibulares: El borde dorsal del diastema es afilado; el borde ventral de la rama horizontal es casi recto al nivel de la región premolar y convexo al nivel del M_1 y hacia atrás. La profundidad de la mandíbula aumenta progresivamente hacia el M_3 . En IGCU 4991 la profundidad al nivel del borde posterior del P_4 es de 17.2 mm y al nivel del primer selene del M_2 es de 20.3 mm; en la rama derecha de IGCU 12260 la profundidad es de 17.0 mm y 21.0 mm respectivamente, y al nivel del segundo selene del M_3 es de 29.0 mm.

Dentadura inferior: La descripción se basa en los molariformes engastados en las ramas mandibulares de IGCU 12260, los cuales presentan un estado de desgaste IV-V. El P_2 está comprimido transversalmente. tiene un valle anterolingual amplio y moderadamente profundo que delimita al paracónido, el cual está dirigido lingualmente.

En el P_3 se observa un valle anterolingual profundo y amplio presente a todo lo largo de la altura de la corona que delimita una inflexión de esmalte lingual moderadamente amplia.

El P_4 tiene forma de cuña, presenta un valle anterolingual profundo y moderadamente estrecho que desaparece en el último cuarto hacia la base del diente; este valle delimita al paracónido, el cual es amplio y se halla dirigido lingualmente. En la región posterolingual existe un valle profundo que delimita una inflexión de esmalte media (metacónido) moderadamente amplia y una amplia inflexión de esmalte posterior (entocónido), ambas dirigidas posterolingualmente. En la porción posterolabial del premolar se observa un valle moderadamente profundo a todo lo largo de la altura de la corona.

El M_1 no presenta fosetas, el metacónido y entocónido están moderadamente aguzados, y el entostilido se encuentra poco desarrollado.

En el M_2 la foseta anterior se ha perdido y la posterior está fuertemente desgastada, el metacónido y entocónido se encuentran aguzados, el parastilido y entostilido se hallan ligeramente desarrollados y el metastilido sin desarrollar.

En el M_3 las fosetas anterior y media están moderadamente desgastadas y la del tercer selene ausente, el metacónido y entocónido están aguzados, el parastilido se halla

ligeramente desarrollado. En la parte posterior del tercer selene existe un estilido pobremente desarrollado que no forma ningún talónido.

Dentadura superior: La descripción de los molariformes superiores se basa en aquellos incluidos en el estado de desgaste III y IV. El P³ tiene un contorno de media luna y presenta una foseta fuertemente desgastada; el parastilo está moderadamente desarrollado, el metastilo fuertemente desarrollado y amplio; entre estos dos estilos se observa una costilla bien desarrollada que corre a todo lo largo de la altura de la corona.

El P⁴ también tiene forma de media luna, su foseta se halla moderadamente desgastada y es moderadamente profunda; el parastilo se encuentra moderadamente desarrollado y el metastilo bien desarrollado; entre ambos estilos se observa una costilla bien desarrollada presente a todo lo largo de la altura de la corona.

El M¹ tiene tres raíces, dos cónicas en su porción labial y una ovoide en la lingual. El molar presenta las fosetas moderada o fuertemente desgastadas. los cónidos se encuentran aguzados o moderadamente aguzados; en un estado de desgaste III el parastilo y metastilo se hallan ligeramente desarrollados y el mesostilo moderadamente desarrollado, y en el estado de desgaste IV los dos primeros desaparecen y el mesostilo se halla ligeramente desarrollado.

En el M² las fosetas están moderadamente desgastadas, el paracono y metacono están aguzados, el parastilo y mesostilo se hallan bien desarrollados y el metastilo moderadamente desarrollado. En la porción labial del paracono se observa una costilla bien desarrollada.

En el M³ las fosetas están ligeramente desgastadas y son profundas, especialmente la posterior; el paracono y metacono se encuentran aguzados, los estilos están bien desarrollados y en la porción labial del paracono se halla una costilla moderadamente desarrollada.

Discusión

En un estado de desgaste II el P₄ presenta la inflexión de esmalte anterior redondeada y bien desarrollada. En la porción lingual de esta inflexión se observa un estilido que corre desde la superficie oclusal hacia la base de 3.4 mm de longitud. En el ejemplar con este estado de desgaste las inflexiones linguales de esmalte media y posterior se han unido, formando una foseta redondeada y profunda.

En el estado de desgaste III el valle anterolingual del P₄ es más amplio que en estados de desgaste posteriores y el estilido lingual disminuye su longitud a aproximadamente 2.5 mm. En la parte posterior del premolar se observa una foseta poco profunda que desaparece conforme aumenta el desgaste. En el M₁ las fosetas se hallan fuertemente desgastadas, el metaconído y entocónido están aguzados, y el entostilido está pobremente desarrollado. En el M₂ las fosetas se encuentran moderadamente desgastadas y el parastilido está moderadamente desarrollado.

Los ejemplares con un estado de desgaste III-IV presentan en la porción posterolingual del P₃ la parte final de un valle estrecho y profundo que limita dos inflexiones de esmalte, una medial lingual y una posterolingual, cuyos bordes están muy próximos entre sí; dicho valle desaparece con un mayor desgaste. En el P₄ el estilido se ha perdido, y al igual que en el ejemplar incluido en el estado de desgaste II las inflexiones linguales han formado una foseta redondeada y profunda.

En el estado de desgaste VI el M₃ no presenta fosetas, el metaconído y entostilido están ligeramente aguzados y no se forma talónido alguno.

Con relación a los molariformes superiores, en el estado de desgaste V el M³ tiene las fosetas moderadamente desgastadas, el paracono y metacono están moderadamente aguzados, el parastilo está ligeramente desarrollado y el metastilo aumenta su anchura labiolingual, pero no forma un talón.

Por su parte, en el estado de desgaste VI el P⁴ tiene la foseta interna fuertemente desgastada, el parastilo prácticamente se ha perdido, y el metastilo aumenta su grado de desarrollo y es amplio. En el M¹ la foseta anterior se halla ausente, y la posterior muy fuertemente desgastada, el paracono y metacono son planos, los estilos se han perdido y la superficie oclusal del molar está moderadamente inclinada hacia la porción anterior.

Comparados con los elementos asignados a *Hexobelomeryx* del Blanco temprano de Guanajuato, los premolares inferiores son en promedio 16.5 % mayores y los superiores 18.0 % mayores, los molares tienen un menor tamaño (14.0 % en los inferiores y 19.0 % en los superiores) (Tablas 42-44), en un estado de desgaste semejante los molariformes son menos hipsodontes, la serie de los premolares no está reducida, el P₄ tiene una profunda inflexión posterolingual, y el M₃ no presenta talónido desarrollado.

Al comparar los elementos mandibulares y los molariformes aislados en un estado de desgaste similar con ejemplares asignados a *Capromeryx arizonensis* de la localidad Inglis IA de Florida, se observan importantes diferencias. IGCU 12260 e IGCU 4990 tienen la rama horizontal más robusta y profunda que en los fragmentos mandibulares UF 67812, UF 67813, y UF 18267; sus premolares son mayores (13.5 % en promedio) y la serie de los premolares no está reducida -al igual que en IGCU 8134-. Los P₄ de San Miguel de Allende son más grandes (un 15.0 % en promedio) y presentan un profundo valle posterolingual que no se observa en los ejemplares UF 67819 y UF 67821, así como en los elementos de Florida antes mencionados. Respecto a la dentadura superior, los premolares de Guanajuato son mayores (17 % en promedio) y el metastilo se halla más desarrollado que en los ejemplares UF 67839, UF 67840, UF 179300, y UF 45266. Al igual que en los premolares inferiores, la serie no está reducida. Los M² tienen el metastilo y la costilla anterior más desarrolladas que sus contrapartes de los ejemplares UF 179289, UF 45265, y UF 45266. Los M³ no presentan desarrollo del talón, lo cual contrasta con lo observado en UF 54656, UF 179298 y UF 52747.

Comparados con UAHMP 312, fragmento mandibular asignado a *C. mexicanus*, los elementos mandibulares descritos son más robustos, el P₄ es más triangular en su contorno, es significativamente más grande (44.9 %) y presenta una profunda inflexión posterolingual no observable en el ejemplar de Hidalgo; asimismo, los molares son también mayores (13 %). Con relación a la dentadura superior, los premolares descritos son mucho mayores (40 %) que los ilustrados por Furlong (1925), los estilos y costillas están mejor desarrollados y la serie no está reducida. Por su parte, los molares son en promedio 30 % mayores, y el M³ carece de talón, el cual está bien desarrollado en el ejemplar descrito por Furlong.

Con respecto a la especie genotípica *C. furcifer*, los premolares de San Miguel son mayores (12 % aproximadamente) que los engastados en el fragmento mandibular ilustrado por Matthew (1904), la longitud del P₃-P₄ con relación al M₁-M₃ representa el 40.42 % en promedio, mientras que en *C. furcifer* representa el 36.7 %, y los P₄ presentan una profunda inflexión posterolingual que no se observa en la especie antes mencionada.

Los ejemplares también fueron comparados con fotografías de elementos asignados a *C. tauntonensis*. Los P₄ tienen un profundo valle posterolingual, el cual se observa también en UWBM 78993 y en UWBM 78979. El M₁ tiene un entostílido poco desarrollado, semejante al de UWBM 78993. El M₂ presenta un parastílido y un entostílido moderadamente desarrollados, como en UWBM 78986. El M₃ no desarrolla talónido, al igual que en UWBM 78982, y en ambos ejemplares el parastílido se halla poco desarrollado.

Por su parte, el P³ tiene un parastilo moderadamente desarrollado y una costilla y metastilo fuertemente desarrollados, al igual que UWBM 78977. Los M¹ de Guanajuato tienen un parastilo poco desarrollado y un mesostilo moderadamente desarrollado, como en UWBM 78975; en los M² el parastilo, mesostilo y la costilla anterior se hallan bien desarrollados, y el metastilo está moderadamente desarrollado, como se observa en UWBM 78968. En los M³ no se desarrolla talón, al igual que en el ejemplar UWBM 78966.

La revisión de IVCU 5267, un fragmento mandibular izquierdo asignado a *Capromeryx* cf. *C. mexicanus* (Mooser, 1958) procedente del Pleistoceno tardío de la fauna del Cedazo, Aguascalientes, evidenció que la configuración de los premolares y molares, así como su tamaño no corresponden con los rasgos descritos para el género. El ejemplar es semejante en morfología y dimensiones a F:AM 42592 y F:AM 42599, ambos asignados a *Stockoceros* (Skinner, 1942). Los rasgos que comparten incluyen una mandíbula poco profunda, el P₃ presenta un valle anterolingual profundo y una foseta media en su superficie oclusal, el P₄ tiene un contorno rectangular, no existen valles linguales y presenta tres fosetas en su superficie oclusal, una anterior que es profunda, una media y una posterior que es pequeña, y los molares tienen los estilidos bien desarrollados. Los caracteres antes mencionados permiten asignar al ejemplar IVCU 5267 a *Stockoceros*.

Asignación taxonómica: los ejemplares estudiados presentan los rasgos diagnósticos de *C. tauntonensis*, tales incluyen: un profundo valle posterolingual en el P_2 y M^3 sin desarrollo de talón y un tamaño mayor al de las otras especies del género (Morgan y Morgan, 1995). De igual forma, comparten una serie de caracteres con elementos que han sido incluidos en la especie, como: la longitud del P_3 - P_4 con relación a la longitud del M_1 - M_3 es similar (41.2 % en los de Taunton vs. 40.42 % en los de Guanajuato), el M_1 presenta un entostilido poco desarrollado, el M_3 tiene un parastilido poco desarrollado, en el M^1 el mesostilo se halla moderadamente desarrollado, y el grado de desarrollo de los estilos y la costilla anterior en el M^2 es semejante.

El registro de *C. tauntonensis* en el Blancano temprano de San Miguel de Allende constituye primer registro del género para el Plioceno de México.

IMPLICACIONES PALEOBIOLÓGICAS DE LOS TAXONES RECONOCIDOS

Consideraciones tafonómicas

Para determinar el grado de sesgo que existe en una asociación fósil, es necesario identificar los procesos físicos y biológicos que afectan a los organismos o a sus restos desde la muerte hasta su recolecta como fósiles, esto es. realizar un análisis tafonómico. Este análisis permite establecer cuánta información se ha perdido y qué tan objetivos serán los análisis e inferencias paleobiológicas que se lleven a cabo (Behrensmeyer y Hook, 1992; Badgley *et al.*, 1995).

Elementos óseos representados

Con el fin de conocer qué tan sesgado se encuentra el registro de tilópodos y ruminantes del Terciario tardío de San Miguel de Allende, los ejemplares de la colección estudiados -y los que por su naturaleza no fueron incluidos en la Paleontología Sistemática- fueron examinados para identificar su grado de erosión, intemperismo, fracturamiento, si presentaban marcas de depredación y en el caso de los ejemplares incompletos, qué porción del elemento óseo está preservado.

La muestra está constituida por fragmentos mandibulares y maxilares con la dentición completa o incompleta, molariformes superiores e inferiores aislados, metapodiales completos e incompletos, un fragmento de fémur, tibias completas y fragmentos de ellas, astrágalos completos, un calcáneo articulado con un astrágalo y falanges. Más del 80 % del conjunto se halla representado por dientes aislados, fragmentos mandibulares, astrágalos y falanges (Figura 8-10).

Rasgos físicos de los ejemplares

En lo general los dientes aislados no presentan las raíces o éstas se encuentran rotas y los ejemplares incompletos están rotos longitudinalmente o en la unión entre los selenes.

Alrededor de un 68.7 % de los fragmentos mandibulares se hallan rotos al nivel del diastema y de las ramas ascendentes, un 13.15 % están rotos sólo en la región del diastema, y unos pocos adicionalmente en la porción ventral al nivel de los molares. Las roturas son angulosas y de bordes afilados, y pocos tienen bordes ligeramente erosionados.

Los fragmentos maxilares generalmente están mal preservados y sus bordes están poco o moderadamente erosionados.

Los astrágalos presentan los bordes de los cóndilos trocleares poco erosionados y algunos sin erosionar, sólo cuatro de ellos están moderadamente erosionados. Pocos elementos presentan fracturas, y en los ejemplares incompletos las porciones rotas (generalmente algún cóndilo) tienen bordes angulosos.

En el caso de las falanges, aproximadamente el 90 % presentan la porción proximal y distal ligeramente erosionadas, menos del 5 % presentan marcas de depredación, y en los elementos incompletos (17.64 %) las roturas son angulosas y las porciones distales y proximales se presentan en aproximadamente la misma proporción.

El resto de los elementos se encuentran incompletos en su mayor parte, rotos en el área de la diáfisis, cuyos bordes rotos tienen bordes afilados y angulares. Las epífisis proximales y distales están representadas aproximadamente en la misma proporción y se hallan ligeramente desgastadas en la mayoría. En el caso de los metapodiales, el 41.66 % están representados por ejemplares incompletos, de ellos, el 46.66 % presentan sólo la epífisis proximal y el resto sólo los cóndilos distales. Por su parte, el 40 % de las tibiae se hallan incompletas.

Cabe resaltar que la mayor parte de los ejemplares procedentes de la localidad Rancho El Ocote están fracturados.

Por otro lado, el conjunto de ejemplares presenta diversos estados de intemperismo, que van desde un agrietamiento poco profundo paralelo a la estructura fibrosa del hueso, hasta la presencia de grietas profundas, una estructura fibrosa en capas y una textura rugosa y áspera del hueso (Behrensmeier, 1978). A excepción de un elemento, todos están desarticulados.

Abundancia relativa de los ejemplares entre los taxones

Con el fin de conocer la proporción de material perteneciente a cada uno de los taxones identificados, se estimó su abundancia relativa con base en el número total de ejemplares identificados (NTE) y el número mínimo de individuos (NMI) para cada taxón (Badgley, 1986; Palmqvist y Arribas, 2001; Spencer *et al.*, 2003).

Considerando en conjunto el material de las dos edades de mamíferos, se observa que *Hemiauchenia vera*, *Hemiauchenia* especie pequeña y *Hexobelomeryx fricki* presentan los valores de mayor abundancia relativa, los cuales representan en total más del 60 % del NTE y más del 45% del NMI de la muestra (Tabla 45, Figura 11).

Con relación al Henfiliano, nuevamente *H. vera*, *Hemiauchenia* especie pequeña y *H. fricki* son los más abundantes (75.9 % del NTE y 60.6 % del NMI), seguidos de *Alforjas* respecto al número total de ejemplares identificados o de *Megatylopus matthewi* de acuerdo al número mínimo de individuos estimado (Tabla 45, Figura 12).

Por su parte, en el Blancano los taxones con una mayor abundancia relativa son *Hemiauchenia blancoensis*, *H. fricki* y *Capromeryx tauntonensis*, que en total constituyen el 84.7 % del NTE. Con respecto al número mínimo de individuos estimado, *H. blancoensis* y *Capromeryx tauntonensis* también son los más abundantes y *Camelops*, *Megatylopus(?)* sp. y *H. fricki* presentan el mismo porcentaje (Tabla 45, Figura 13).

Historia tafonómica

Los rasgos observados en la muestra de San Miguel sugieren que los elementos fueron poco transportados por las corrientes de agua desde su lugar de origen antes de ser enterrados. La mayor parte de los dientes sólo tienen las raíces perdidas, la gran mayoría de los ejemplares están poco erosionados o prácticamente sin erosionar y casi la totalidad fueron recolectados de sedimentos finos (arcillas, limos y arenas de grano fino), lo cual indica una baja velocidad de corriente o cuerpos de agua prácticamente sin movimiento. Asimismo, no existe una equivalencia hidráulica entre los sedimentos y los elementos esqueléticos, esto es, los ejemplares son siempre considerablemente mayores que los sedimentos de donde fueron recuperados, lo que sugiere que la velocidad de corriente no era suficiente como para transportarlos grandes distancias (Badgley, 1986; Cassiliano, 1997).

La presencia de elementos óseos con diferentes grados de intemperismo sugiere que se encontraron expuestos en la superficie del suelo antes de ser enterrados por completo. Se ha establecido que la combinación de distintos estados de intemperismo en una asociación fósil es indicativa de que ésta se formó por una acumulación lenta (Behrensmeyer, 1978).

De igual forma, la baja proporción de ejemplares pertenecientes a organismos juveniles (5.98 %) con respecto al total de la muestra, sugiere también una acumulación lenta, ya que se ha observado que en éstas los juveniles están pobremente representados (Klein, 1982).

Por otra parte, diversos elementos esqueléticos, tales como vértebras, costillas, escápulas, húmeros, cráneos completos, huesos sesamoideos, carpales y tarsales, y los huesos que forman la pelvis, no están presentes en la muestra.

La mayor parte de dichos elementos presentan superficies delgadas, una baja densidad, proyecciones planas que son frágiles, y una alta relación del área respecto al volumen, lo cual los hace más susceptibles a ser destruidos por procesos físicos, químicos y biológicos en su lugar de origen (donde habitaban los organismos) antes de ser enterrados, durante el transporte y durante el proceso de fosilización (Behrensmeyer, 1975; Badgley, 1986; Cassiliano, 1997).

Lo anterior refleja un sesgo en cuanto al tipo de material óseo representado. Sin embargo, los elementos disponibles permiten reconocer confiablemente la identidad taxonómica de los organismos a los que pertenecieron, ya que son de los más diagnósticos, por lo que puede decirse que la muestra de tilópodos y rumiantes de San Miguel presenta una resolución taxonómica alta (Badgley *et al.*, 1995).

Los taxones con una mayor abundancia relativa de ejemplares tenían diferentes masas corporales y tamaños (ver apartado de Estrategias Alimenticias y Modos de Vida). Por ejemplo, la masa corporal estimada para *H. fricki* representa el 14.9 % de la de *H. vera* y el 38.6 % de la determinada para la especie pequeña de *Hemiauchenia*, mientras que la masa de *C. tauntonensis* representa sólo el 5.5 % de la estimada para *H. blancoensis* y el 59 % de la de *H. fricki*. Así, un mismo elemento esquelético tendrá distintos tamaños dependiendo de la identidad taxonómica del organismo al que perteneció.

El hecho de que un mismo elemento óseo esté presente en varios taxones de la muestra de San Miguel, sugiere que probablemente uno de los factores importantes de selección respecto a los elementos esqueléticos representados fue su propia naturaleza (vértebras, escápulas) más que su tamaño: aunque no puede descartarse por completo la existencia de cierto sesgo ligado a éste.

La poca representación de elementos pertenecientes a organismos juveniles con respecto al de los adultos, posiblemente se debe a que algunos hayan sido consumidos por carnívoros antes de ser enterrados, y a que se intemperizan más rápidamente que los de los adultos, por lo que la probabilidad de fosilización es menor (Behrensmeyer, 1978).

Por otro lado, diversos estudios realizados han estimado que la cantidad de tiempo representado en una asociación fósil depositada en un ambiente fluvial varía de 1 a 100,000 años y que los elementos que la conforman son los restos de organismos que habitaron el área donde se encuentran, ya que si hay transporte *postmortem*, éste generalmente ocurre dentro del hábitat original de vida de las poblaciones fuente (Behrensmeyer y Hook, 1992; Kidwell y Flessa, 1996).

Cabe señalar que el intervalo temporal se puede ampliar si el curso del río erosiona rocas con un registro fósil más antiguo, sin embargo, en las localidades estudiadas no hay evidencia de ello.

Asimismo, se considera que para obtener una estimación más precisa de la composición faunística original, es necesario muestrear diversas localidades de un intervalo estratigráfico particular, ya que con ello se reduce el sesgo producido por las posibles preferencias de hábitat de los organismos (Badgley, 1986; Badgley *et al.*, 1995; Cassiliano, 1997).

Con base en lo expuesto anteriormente, se considera que aun cuando existe un sesgo respecto a los elementos óseos representados, las asociaciones fósiles del Henfiliario y el Blancano temprano de San Miguel de Allende reflejan de manera aproximada la composición taxonómica de las faunas de tilópodos y rumiantes que habitaron el área en estas dos edades de mamíferos.

Consideraciones paleoecológicas

Entre los objetivos de los estudios paleoecológicos se encuentran el conocer la riqueza de especies presentes en un área determinada, inferir los hábitos de vida de los organismos extintos y la reconstrucción de los ambientes donde vivieron (Damuth, 1992).

Riqueza específica

El estudio de los restos fósiles de tilópodos y rumiantes de San Miguel de Allende, permitió identificar en el Henfiliano temprano al camélido *Hemiauchenia vera* y al antilocáprido *Hexobelomeryx fricki*. En el Henfiliano tardío se reconocieron el protocerátido *Kyptoceras?* sp., los camélidos *Alforjas* sp., *Hemiauchenia vera*, *Hemiauchenia* especie pequeña, y *Megatylopus matthewi*, y los antilocápridos *Subantilocapra* sp., *Texoceros* sp. y *Hexobelomeryx fricki*. En el Blancano temprano se identificaron a los camélidos *Hemiauchenia blancoensis*, *Hemiauchenia* especie pequeña, *Blancocamelus meadei*, *Camelops* sp., *Megatylopus(?)* sp. y a los antilocápridos *Hexobelomeryx fricki* y *Capromeryx tauntonensis* (Figura 14).

Al comparar la riqueza de especies del Henfiliano tardío y el Henfiliano más tardío con la de otras faunas de la misma edad descritas para México, se observa que hasta ahora, la fauna de San Miguel de Allende contiene el mayor número de especies de tilópodos y rumiantes en el país. En las localidades de Yepómera, Basuchil y Matachic, Chihuahua, se tienen registros de *H. vera*, *Hemiauchenia* especie pequeña, *Megatylopus?* sp. y *H. fricki* (Lindsay, 1984; Carranza-Castañeda y Miller, 2000). En Tecolotlán y Teocaltiche, Jalisco, se han identificado *Alforjas* sp., *Hemiauchenia* sp., y cf. *H. fricki*, y en La Plegaria y Zietla-Tehuichila, Hidalgo, a *H. vera?* y cf. *H. fricki* (Miller y Carranza-Castañeda, 1984; Carranza-Castañeda, 1992; Montellano-Ballesteros, 1997; Carranza-Castañeda y Miller, 2000).

Respecto a las faunas del Henfiliano tardío y más tardío de los Estados Unidos, la riqueza observada en San Miguel es un poco mayor y la composición taxonómica difiere en algunos casos (Tabla 46). Las faunas del Henfiliano tardío de California con un mayor número de especies de tilópodos y rumiantes incluyen a Warren, Mount Eden, Lake y Modesto Reservoir y Kinsey Ranch, las de Nevada a Panaca y Golgotha Watermill Pothole Quarry, las faunas de Arizona a Wikieup, Camel Canyon y Redington, las faunas de Kansas

a Edson Quarry, Lost Quarry, Found Quarry y Rhinoceros Hill Quarry, Oklahoma incluye sólo a la Fauna Optima (Guymon), las faunas de Texas a Turkey Track Canyon, Parcell Ranch, Canadian River Sites y Coffee Ranch. Por su parte, las faunas del Henfiliano más tardío de Nebraska están representadas por Santee y Devil's Nest Air-Strip, las de Texas por Axtel, Christian Ranch, Currie Ranch y Smart Ranch, y las de Florida por la Fauna Upper Bone Valley (Janis *et al.*, 1998a; The Paleobiology Database, 2000; Schultz, 2002).

Como puede observarse, la fauna de tilópodos y rumiantes de San Miguel comparte cinco taxones con las de Arizona y Nevada que se hallan en la Gran Cuenca, y con las de Kansas, Oklahoma y Texas del centro y sur de las Grandes Planicies; de igual forma, comparte cuatro taxones con la fauna de Florida de la Planicie Costera del Golfo (Tabla 46).

Por su parte, la fauna del Blancano temprano del área de estudio también presenta la mayor riqueza de tilópodos y rumiantes que se conoce para México. En las Tunas, Baja California Sur, existen registros de *Hemiauchenia* sp. y *Camelops* sp., en Miñaca, Chihuahua, se ha identificado material de *Hexobelomeryx fricki*, y en La Goleta, Michoacán, existen restos de Camelidae y Antilocapridae indeterminados (Miller y Carranza-Castañeda, 1984; Lindsay, 1984).

Con relación a las faunas de la misma edad de los Estados Unidos, la riqueza observada en San Miguel es similar o ligeramente mayor, aún cuando la composición taxonómica es diferente en algunos casos (Tabla 47). Las faunas del Blancano temprano de California incluyen a Arroyo Seco y Black Ranch, las de Arizona a Bear Springs and Matthew Wash, Mendeville Ranch, McGrae Wash, Cosomi Wash, y 111 Ranch, las de Washington a Taunton y White Bluffs, las de Idaho a Hagerman, Wild Horse Butte y Jackass Butte, las faunas de Nebraska a Lisco y Sand Draw, y las de Kansas a Rexroad, Wendell Fox Pasture, Keefe Canyon y la Formación Ballard. Como comparación también se incluyen a las faunas Blanco, Cita Canyon y Red Light, del Blancano tardío de Texas (Janis *et al.*, 1998a; The Paleobiology Database, 2000).

Como se observa, la fauna del Blancano temprano de San Miguel, comparte más taxones de tilópodos y rumiantes con las del Noroeste del Pacífico de Washington, y con las del centro de las Grandes Planicies de Nebraska y Kansas. La composición taxonómica

también es similar a la registrada en las faunas del Blancano tardío del Sur de las Grandes Planicies de Texas (Tabla 47).

La elevada riqueza de especies de ambos grupos que se observa en el área de estudio -especialmente en el Henfiliano tardío- puede ser explicada si se toma en cuenta que la biodiversidad aumenta conforme se reduce la latitud (Brown, 1988; WCMC, 1992; Zunino y Zullini, 2003); las localidades más australes de los Estado Unidos se ubican alrededor de los 30° Lat N, mientras que San Miguel se encuentra dentro de los 21° Lat N. También, la compleja fisiografía de la región, con zonas bajas con ríos y lagos, lomeríos y algunas elevaciones mayores (Henry y Aranda-Gómez, 1992; Carranza-Castañeda *et al.*, 1994), probablemente permitió la existencia de un hábitat heterogéneo en la zona (como se detallará más adelante), lo cual, se ha observado que permite la coexistencia de un mayor número de especie que en uno homogéneo, ya que existen más recursos disponibles (Brown, 1988; WCMC, 1992; Zunino y Zullini, 2003). De igual forma, no puede descartarse la posibilidad de que la realización de más investigaciones sobre los tilópodos y los rumiantes de las localidades estadounidenses –y del país- revelen la presencia de especies no registradas anteriormente.

Estrategias alimenticias y modos de vida

Con base en análisis de morfología funcional, se ha inferido que los protocerátidos eran organismos herbívoros ramoneadores de vegetación semiacuática con un bajo contenido de celulosa, con un modo de vida semejante al de los alces actuales (Janis, 1982; Webb, 1983). La morfología de su aparato locomotor, con miembros cortos, metapodiales no fusionados y extremidades delanteras con cuatro dígitos, sugiere que se encontraban adaptados a áreas con matorrales y maleza (Prothero, 1998a).

Por su parte, se considera que los camélidos *Alforjas*, *Hemiauchenia vera*, *Hemiauchenia blancoensis* y *Hemiauchenia* especie pequeña eran herbívoros de hábitos mixtos predominantemente ramoneadores (browser-like mixer feeders) o incluso ramoneadores estrictos, que *Camelops* tenía hábitos herbívoros mixtos, y que *Megatylopus*, *Megatylopus(?)* y *Blancocamelus* eran ramoneadores estrictos (Dompierre y Churcher, 1996; Voorhies y Corner, 1986; MacFadden y Cerling, 1996; Feranec, 2003). Estos camélidos fósiles presentan metapodiales fusionados y relativamente largos o largos y con

la porción distal divergente, carecen de digitos laterales, las falanges I son largas y las II cortas, y sus unguales son cortos y planos. Esto sugiere que al igual que los camélidos recientes tenían una postura digitigrada y un modo de andar similar -denominado "pacing gait" -semejante al paso de carrera- en el que la pata delantera y trasera de un mismo lado (pares laterales: izquierdo-izquierdo, derecho-derecho) se mueven juntos, con un periodo de suspensión entre el movimiento de cada par en el que los cuatro pies se alejan del suelo (Janis *et al.*, 2002a).

Con respecto a los antilocápridos, se cree que eran herbívoros de hábitos mixtos (Janis y Manning, 1998). Los antilocápridos antilocaprines extintos tenían metapodiales fusionados, largos y con una quilla distal completa, y unguales largos, puntiagudos y distalmente altos, lo que indica que tenían una postura unguigrada (Janis y Manning, 1998; Janis *et al.*, 2002a).

La morfología podial que presentan estos camélidos y antilocápridos se ha asociado con un aumento en la cursorialidad, tipo de locomoción que es más efectiva en terrenos abiertos (Janis y Scott, 1988; Potts y Behrensmeyer, 1992; Scott y Janis, 1993).

Los taxones identificados en San Miguel de Allende tenían categorías herbívoras semejantes, ya que en el Henfiliano están asociadas una especie de protocerátido ramoneador de vegetación subacuática (*Kyptoceras?*), tres especies de camélidos predominantemente ramoneadoras (*Alforjas*, *H. vera* y la especie pequeña de *Hemiauchenia*), una especie de camélido estrictamente ramoneador (*M. mathewi*) y tres especies de antilocápridos de hábitos mixtos (*Texoceros*, *Subantilocapra* y *H. fricki*). En el Blancano se hallan dos especies de camélidos predominantemente ramoneadoras (*H. blancoensis* y la especie pequeña), una especie de camélido de hábitos mixtos (*Camelops*), dos especies de camélidos ramoneadores estrictos (*Megatylopus?*) y *Blancocamelus*) y dos especies de antilocápridos de hábitos mixtos (*C. tauntonensis* y *H. fricki*). Lo anterior sugiere que debió existir una partición efectiva de los recursos del hábitat que permitió coexistir a estas especies en cada una de las edades de mamíferos.

Uno de los rasgos que está íntimamente ligado con el modo de vida y adaptaciones de los organismos a su entorno es la masa corporal (Damuth y MacFadden, 1990; Eisenberg, 1990), ya que varios estudios han demostrado que tiene una marcada influencia

en las especies de plantas que un herbívoro puede consumir eficientemente (Maiorana, 1990).

La probable masa corporal estimada para los tilópodos y los rumiantes de San Miguel se presenta en la Tabla 48. La probable masa corporal de *Hemiauchenia* especie pequeña se estimó con base en la longitud del M₁-M₃ del ejemplar IGM 5859, asignado por Montellano-Ballesteros (1989) a esta especie; en el caso de *Blancocamelus* se consideró que la probable masa corporal era 1.5 veces mayor que la de *H. vera* y *H. blancoensis* debido a las proporciones existentes entre ambos géneros (Honey *et al.*, 1998); para *Camelops* se estimó con base en la media de la longitud del m₁-m₃ de *C. hesternus* (Webb, 1965), tomando en cuenta que los elementos de Guanajuato son un 10 % menores; en el caso de *Subantilocapra* se estimó con base en la ecuación de Janis (1990) para el área del M² (Tabla 4), ya que no se cuenta con ejemplares de molares inferiores en la muestra estudiada; y para *Kyptoceras?* se consideró que su probable masa corporal fue alrededor de 350 kg, que es el límite superior del intervalo considerado por Janis (1982) para la masa corporal de los protocerátidos, ya que las especies del Terciario tardío son las más grandes de la familia (Prothero, 1998a). Finalmente, se considera que la probable masa corporal de *Megatylopus(?)* sp. fue semejante a la de *M. mathewi* debido a que los molariformes de la especie del Blancano se hallan incluidos en el intervalo de tamaño observado en la especie henfiliana.

Es de resaltar que los valores obtenidos para los camélidos *Megatylopus(?)* sp., *M. mathewi* y *Camelops* sp. son elevados. Esto se debe posiblemente a que el tamaño de estos taxones se encuentra muy por encima del intervalo original utilizado para calcular las ecuaciones de regresión, ya que actualmente son pocos los artiodáctilos que tienen un tamaño tan grande, lo cual, introduce cierto margen de error en las estimaciones resultantes (MacFadden y Hulbert, 1990). De igual forma, se ha observado que el intervalo de las probables masas corporales en los ungulados que tienen pocos parientes cercanos recientes es amplio (Janis, 1990).

Por lo anterior, y considerando que las jirafas actuales parecen constituir el análogo ecológico de la mayor parte de los camélidos gigantes (Dompierre y Churcher, 1996), se piensa que la probable masa corporal de estas especies de camélidos podría ser cercana a la del artiodáctilo africano, cuyo intervalo de masa en los machos va de los 800 a los 1900 kg

(MacFadden y Hulbert, 1990), por lo que los valores más bajos obtenidos para los tres camélidos (Tabla 48) son los que se consideran como representativos de su posible masa corporal.

Con relación a la diferencia existente entre los valores estimados para los ejemplares de *H. fricki* del Henfiliano y del Blancano, ésta posiblemente se encuentra relacionada con el grado de desgaste de las series dentales, y con el número de ejemplares con que se cuenta para cada edad, ya que en el Blancano la muestra es menor y la mayor parte de los ejemplares corresponde a individuos jóvenes y jóvenes-adultos, con molariformes poco desgastados. La realización de una prueba de t de student reveló que no existen diferencias estadísticamente significativas entre las medias de ambas muestras ($t_{cal} = 1.08$, g.l. = 2).

De manera general, en cada una de las edades de mamíferos se observan tres grupos o categorías en el intervalo de masas de los artiodáctilos estudiados (Figuras 15-16).

En el Henfiliano el primer grupo está representado por los antilocápridos, que tienen menor masa que el resto de los taxones. El segundo grupo está formado por las dos especies de *Hemiauchenia* y *Kyptoceras?* sp., que pueden ser considerados como poseedores de una masa intermedia y en el tercer grupo están *Alforjas* sp. y *Megatylopus matthewi*, que son los de mayor masa corporal. Asimismo, se observa una diferencia de masa entre los integrantes de cada uno de los grupos. Esta diferencia es de un 33 % entre las medias de *H. fricki* y *Texoceros*, de un 51.5 % entre *H. fricki* y *Subantilocapra* y de un 27.5 % entre *Texoceros* y *Subantilocapra*. Con relación a los otros taxones, la diferencia es de un 61 % entre las dos especies de *Hemiauchenia*, de un 38 % entre *H. vera* y *Kyptoceras?* sp., y de un 66.9 % entre *Alforjas* sp. y *M. matthewi* (Figura 15). Esta gran diversidad de masas corporales sugiere una separación ecológica en la que cada una de las especies podría haber consumido distintos tipos y partes de plantas a diferentes alturas.

La realización de una prueba de t entre las especies de antilocápridos que presentan una menor diferencia de masa corporal, mostró que no existen diferencias estadísticamente significativas entre la media de *H. fricki* y *Texoceros* ($t_{cal} = 2.82$, g.l. = 2) y que la diferencia de masa entre *Texoceros* y *Subantilocapra* sí es estadísticamente significativa ($t_{cal} = 11.24$, g.l. = 2).

El grado de hipsodoncia y adaptaciones cursoriales de *Texoceros* sp. y *Hexobelomeryx fricki* indica que posiblemente se alimentaban al nivel del suelo en terrenos abiertos, ya que se ha observado que los ungulados que forrajean a este nivel tienen una elevada hipsodoncia debido a la gran cantidad de partículas abrasivas que consumen con el alimento (Janis y Manning, 1998). Dado que la diferencia de masa entre ambas especies no es estadísticamente significativa, debió existir algún factor o factores que permitiesen su coexistencia en el área, tales como que probablemente se alimentaran de diferentes especies de plantas o partes de plantas a lo largo del año, o que se encontraran en distintas épocas del año en la zona, evitando así su interacción.

De los dos taxones, *Texoceros* es menos hipsodonte y la longitud de su P₃-P₄ respecto al M₁-M₃ representa el 37 %, mientras que en *H. fricki* esta varía del 26 % al 30 % dependiendo del estado de desgaste de los molariformes. Además, en la mayoría de las ramas mandibulares de *H. fricki* estudiadas ni el P₂ -que siempre está presente en *Texoceros*- ni el alveolo para su inserción se halla presente (esto también fue observado por Furlong (1941) en los ejemplares procedentes de la fauna de Yepómera), lo que sugiere una tendencia hacia la reducción de su serie premolar y posiblemente alguna relación con sus hábitos alimenticios.

Por su parte, el menor grado de hipsodoncia de *Subantilocapra* sp. indica que probablemente se alimentó a una mayor altura donde no existían tantas partículas abrasivas, como algunos arbustos y plantas herbáceas. La diferencia de masa corporal de los camélidos sugiere que *Hemiauchenia* especie pequeña posiblemente consumía vegetación de baja altura, que *H. vera* y *Alforjas* se alimentaban de vegetación de media altura y que *M. matthewi* era un ramoneador del alto dosel (Dompierre y Churcher, 1996). Las adaptaciones cursoriales de los camélidos indican que posiblemente se encontraban en la zona marginal de áreas arboladas, arbustivas y de matorral. Por su parte, *Kyptoceras?* sp. al consumir materia vegetal semiacuática evitaría la competencia por el alimento con los otros taxones.

Con respecto al Blancano, nuevamente el grupo de especies con menor masa es el de los antilocápridos, el de las especies de masa intermedia está representado por las dos especies de *Hemiauchenia*, y el de los taxones de mayor masa corporal se halla constituido por *Blancocamelus meadei*, *Camelops* sp. y *Megatylopus(?)* sp. La diferencia de la media

de masa entre las dos especies de antilocápridos es de 42.6 %, entre las dos especies de *Hemiauchenia* de un 75 %, entre *H. blancoensis* y *Blancocamelus meadei* de un 50 %, entre *Blancocamelus* y *Camelops* sp. es de 46.9 %, y de un 29.2 % entre *Camelops* y *Megatylopus(?)* sp. (Figura 16). Al igual que en Henfiliano, las especies del Blancano tienen una gran diversidad de masas corporales.

La menor masa y grado de hipsodoncia de *Capromeryx tauntonensis* con respecto a *Hexobelomeryx fricki* sugiere que posiblemente se alimentó de otro tipo de vegetación, y probablemente de mayor altura que la que consumía *Hexobelomeryx*. La realización de una prueba de t entre las medias de sus masas corporales reveló que sí existen diferencias estadísticamente significativas ($t_{cal} = 6.67$, g.l = 4).

Por su parte, *Hemiauchenia* especie pequeña probablemente se alimentaba de la parte baja de árboles y arbustos, *H. blancoensis* forrajeaba en la parte media de los árboles y la alta de los arbustos, *Blancocamelus* y *Megatylopus(?)* pudieron ser forrajeadores de la parte alta del dosel, y *Camelops* consumidor de pastos y plantas arbustivas (Dompierre y Churcher, 1996).

Fauna asociada

La fauna de mamíferos recolectada de los mismos estratos de donde proviene el material estudiado se halla representada por diversas especies de xenartros, lagomorfos, roedores, cánidos, félidos, úrsidos, mustélidos, proboscídeos, équidos, rinocerótidos y tayasúidos (Tabla 49), los cuales tienen un amplio intervalo de tamaños.

Cabe señalar que debido a que en el Henfiliano temprano sólo se hallan representadas cuatro especies (dos pacedoras representadas por los équidos, una de hábitos predominantemente ramoneadores, representada por *H. vera* y una de hábitos mixtos, que corresponde a *H. fricki*), esta asociación no será tratada más extensamente, ya que las inferencias que se lleven a cabo podrían no ser muy objetivas dado el reducido número de especies, y posiblemente se modificarán cuando se incremente su número. Sin embargo, vale la pena señalar que la asociación actual sugiere que el probable paleoambiente donde habitaron fue una sabana en mosaico.

De los taxones de macromamíferos presentes en el Henfiliano tardío, los équidos (cuatro especies), el rinoceronte semiacuático *Teleoceras* y el proboscídeo *Stegomastodon*

han sido considerados como herbívoros de hábitos pacedores, los xenartros (dos especies) y *Rhynchotherium* como ramoneadores, y el tayasúido *Prostennops* como omnívoro (Webb, 1977; McNab, 1985; Lambert y Shoshani, 1998; MacFadden, 1998). Los carnívoros están representados por cinco especies de diversas tallas, y los micromamíferos han sido considerados como habitantes de áreas abiertas (Webb, 1977; Janis, 1982).

Incluyendo a los taxones identificados en este trabajo, se tiene que la asociación faunística de macromamíferos del Henfiliario tardío de San Miguel está constituida por seis especies de herbívoros pacedores, tres especies de hábitos mixtos, ocho especies de herbívoros predominantemente ramoneadores y ramoneadores estrictos, una especie omnívora y cinco carnívoras (Figura 17). Esta asociación sugiere que el probable paleoambiente donde habitaron estos mamíferos fue el de una sabana en mosaico, constituida por zonas abiertas con pastos, plantas herbáceas y arbustivas, y un bosque de galería o ripario asociado a las corrientes fluviales del área (Webb, 1977; Janis, 1982; Potts y Behrensmeyer, 1992; Carranza-Castañeda *et al.*, 1994). En este escenario paleoecológico los équidos, antilocápridos, lagomorfos, sciúridos, cánidos, félidos y el úrsido, posiblemente se hallaban preferentemente en las zonas abiertas; *Teleoceras* y *Kyptoceras*? estarían cercanos a los cuerpos de agua (márgenes del río y lagos de media luna asociados por ejemplo); los camélidos y *Rhynchotherium* se encontrarían en la zona marginal entre las áreas abiertas y arboladas; y *Prostennops* y los xenartros en la zona arbolada.

Con respecto a los macromamíferos presentes durante el Blancano temprano, se ha considerado que los équidos (dos especies) y los capibaras (dos especies) fueron herbívoros pacedores, siendo los roedores caviomorfos además de hábitos semiacuáticos; los xenartros (dos especies) y *Rhynchotherium* ramoneadores, y el tayasúido *Platygonus* omnívoro. Los carnívoros incluyen tres especies de distintos tamaños y los micromamíferos son representantes de zonas abiertas (Webb, 1977; Janis, 1982; McNab, 1985; Lambert y Shoshani, 1998; MacFadden, 1998).

En conjunto, la asociación de macromamíferos del Blancano temprano está representada por cuatro especies de herbívoros pacedores, tres especies de hábitos mixtos, siete especies de herbívoros preferentemente ramoneadores y ramoneadores estrictos, una especie omnívora y tres carnívoras (Figura 18). Al igual que en el Henfiliario, esta asociación sugiere que el probable paleoambiente donde vivieron estas especies

posiblemente fue el de una sabana en mosaico, en donde los équidos, los antilocápridos, *Camelops*, los lagomorfos, los sciúridos y *Borophagus* se encontrarían preferentemente en las zonas abiertas de pastizales y plantas de baja altura, el milodóntido y el tayasúido en la zona boscosa asociada a las corrientes fluviales, los gliptodontes y los capibaras forrajearían en las zonas adyacentes a los cuerpos de agua, los camélidos y *Rhynchotherium* posiblemente estarían en el límite de la zona abierta y la arbolada, y el felino y el mustélido se moverían en ambas.

Cabe resaltar que los mayores valores de abundancia relativa de los tilópodos y los rumiantes del Henfiliano y el Blancano de San Miguel de Allende corresponden a los taxones de probables hábitos predominantemente ramoneadores o mixtos (Figuras 11-13). Esto también sugiere la presencia de áreas arboladas, con arbustos y zonas abiertas con pastos, tomando en cuenta que distintos estudios realizados han mostrado que en lo general, las asociaciones fósiles reflejan de manera adecuada las proporciones de abundancia específica de sus asociaciones de vida (Kidwell y Flessa, 1996; Vermeij y Herbert, 2004).

Los probables paleoambientes inferidos representan una generalización del hábitat que pudo existir en el área en estas edades, y cabe la posibilidad de hubiesen cambios en las proporciones de la vegetación de tipo abierto y cerrado a lo largo del tiempo, así como en los tipos de plantas, debido a que en el intervalo temporal representado en San Miguel, ocurrieron importantes cambios climáticos, los cuales tuvieron un fuerte impacto en la flora de América del Norte (Janis, 1989; Prothero, 1998b; Graham, 1999). Sin embargo, al presente no es posible conocer de manera más precisa como es que estos probables paleoambientes fueron cambiando, porque no existen estudios paleobotánicos ni palinológicos disponibles para la zona.

Por otro lado, se ha propuesto que el cambio de vegetación del tipo de la sabana, que caracterizó a la mayor parte del Mioceno de América del Norte, por una vegetación más homogénea con predominio de pastizales y estepas ocurrió durante el Mioceno más tardío y el Plioceno temprano (Janis, 1982, 1989; Potts y Behrensmeyer, 1992; Prothero, 1998b; Janis *et al.*, 2002b). Sin embargo, Webb (1977) menciona que este cambio fue más lento por debajo de los 30° Lat. N, y que durante el Plioceno la sabana persistió en un amplio cinturón que se extendía hacia el sur hasta Centroamérica. El probable marco

paleoambiental inferido para el Henfiliano tardío y el Blancano temprano del área de estudio es congruente con lo expresado por Webb.

Consideraciones sobre evolución taxonómica

Uno de los métodos utilizados para cuantificar la evolución consiste en evaluar los cambios taxonómicos a través del tiempo en grupos particulares; esto es, en términos de la longevidad, riqueza y tasas de extinción de los taxones (Simpson, 1953; MacFadden, 1992a; Carroll, 1997). Para determinar lo anterior, es necesario en primera instancia conocer los alcances temporales de los taxones bajo estudio (MacFadden, 1992b).

Alcances biocronológicos locales

Para establecer los alcances se tomaron en cuenta los valores de la desviación estándar de los fechamientos radiométricos disponibles para las localidades portadoras; en aquellas que no cuentan con estos, se considera que el límite temporal de los taxones coincide con el de la edad de mamíferos que sugiere la asociación faunística.

Los alcances de los tilópodos y los rumiantes identificados en San Miguel se presentan en la Figura 14.

El registro de *Kyptoceras?* sp. en el Henfiliano más tardío de Guanajuato, extiende considerablemente el alcance biocronológico de la Familia Protoceratidae para México, ya que sólo se habían reportado ejemplares de este grupo en el Mioceno temprano (aproximadamente 20 Ma) y posiblemente el Mioceno medio (aproximadamente 15 Ma) del sureste del país (Ferrusquía-Villafranca, 1990; Jiménez-Hidalgo, 2000; Webb *et al.*, 2003).

La presencia de *Alforjas* sp. y *Megatylopus matthewi* en estratos con una edad de 4.8 y 4.7 Ma, así como la de *Texoceros* sp. en sedimentos de 4.7 Ma, permite ampliar su alcance biocronológico hasta el Henfiliano más tardío, representando los registros más jóvenes para América del Norte, debido a que previamente sólo se conocían hasta el Henfiliano tardío (ca. 5.2 Ma) (Figura 14) (Honey *et al.*, 1998; Janis y Manning, 1998). El registro de *Hemiauchenia* especie pequeña en depósitos del Blancano temprano, también extiende su alcance con respecto a lo conocido anteriormente, dado que sólo se había identificado hasta el Henfiliano más tardío de Florida y de Chihuahua (Montellano-

Ballesteros, 1989; Hulbert y Webb, 2001), y constituye el registro más joven en América del Norte. Por su parte, *Hexobelomeryx fricki* sólo se conocía en el Henfiliano más tardío y el Blancano temprano de Chihuahua (Furlong, 1941; Lindsay, 1984), por lo que su registro en la porción tardía del Henfiliano temprano de Guanajuato es el más antiguo del país, y amplía el límite inferior del alcance biocronológico de la especie (Figura 14). Es de señalar que Janis y Manning (1998) reportan que la edad de la localidad Matachic en Chihuahua, donde se ha recuperado material del antilocáprido antes mencionado, es Blancano temprano; sin embargo, esto es erróneo, ya que la asociación de mamíferos indica una edad del Henfiliano tardío (Lindsay, 1984).

Por su parte, *Blancocamelus meadei* sólo era conocido en depósitos del Blancano tardío de Texas (2.8-1.8 Ma) (Honey *et al.*, 1998), por lo que su presencia en sedimentos de 3.3-3.6 Ma constituye el registro más antiguo de la especie en América del Norte y amplía el límite inferior de su alcance biocronológico (Figura 14). Algo similar ocurre con *Subantilocapra* sp., que sólo era conocida en el Henfiliano más tardío de Florida (Webb, 1973; Hulbert y Webb, 2001). El registro de *Capromeryx tauntonensis* representa el más antiguo del género y la especie en América del Norte, ya que el taxón sólo se había recuperado de estratos con una edad de 2.8-2.9 Ma (Morgan y Morgan, 1995), mientras que en San Miguel fue recuperado de sedimentos del Blancano temprano, algunos de los cuales tienen una edad de 3.3-3.6 Ma; lo anterior permite extender su alcance biocronológico (Figura 14).

Riqueza y reemplazo de especies a través del tiempo

A partir de la tabla de alcances biocronológicos se construyó un histograma de la riqueza de especies local (Figura 19), con el objeto de observar cómo varía el número de especies presentes en el registro fósil de San Miguel y su reemplazo en el tiempo.

En el intervalo de la parte tardía del Henfiliano temprano, desde aproximadamente los 7.0 Ma hasta los 6.0 Ma, están representadas una especie de camélido y una de antilocáprido; entre los 6.0 Ma y los 5.2 Ma, correspondiente al Henfiliano tardío, existe un importante aumento en la riqueza, estando presentes cuatro especies de camélidos y tres de antilocápridos, y durante el Henfiliano más tardío (de los 5.2 a los 4.8 Ma aproximadamente) se suma una especie de protocerátido (Figura 19). Entre los 4.8 Ma y los

4.2 Ma, la parte inicial del Blancano temprano, la riqueza disminuye de manera importante -en un 50 %- ya que sólo existen tres especies de camélidos, dos de las cuales son distintas a las del Henfiliano, y una de antilocáprido; entre los 4.2 Ma y los 3.6 Ma se añade una especie de camélido diferente a las de la edad de mamíferos anterior, y entre los 3.6 Ma y los 3.3 Ma la riqueza aumenta nuevamente, con cinco especies de camélidos y dos de antilocápridos, una de ellas distinta a la del Henfiliano. Finalmente, entre los 3.3 Ma y los 2.8 Ma el número de especies vuelve a disminuir, en un 43 %, dado que sólo permanecen dos especies de camélidos y dos de antilocápridos (Figura 19).

Los intervalos temporales de 4.8 Ma y 3.3 Ma, donde se observa una drástica reducción en la riqueza de especies, coinciden con los eventos de extinción de mamíferos que han sido documentados en el Henfiliano tardío y el Blancano temprano de otras regiones de América del Norte, específicamente en los Estados Unidos (Webb, 1983, 1984; Alroy, 1992, 1996; Hulbert, 1993; Webb *et al.*, 1995).

De ellos, se ha postulado que el evento de extinción ocurrido al final del Henfiliano tardío -hace aproximadamente 4.8 Ma- fue el más severo del Cenozoico tardío, ya que 62 géneros de mamíferos desaparecieron, 35 de los cuales eran macromamíferos (Webb, 1984).

Este evento de extinción es también evidente en otros grupos de macromamíferos que están representados en el registro fósil de San Miguel de Allende, ya que de las 10 familias presentes en el Henfiliano tardío (Tabla 49), cuatro presentan una disminución del 50 % en su número de especies (Canidae, Felidae, Equidae y Gomphotheriidae), y dos desaparecen completamente del registro (Ursidae y Rhinocerotidae) al final de esta edad de mamíferos.

Se propone que el evento de extinción del Henfiliano tardío se halla relacionado con una rápida inestabilidad climática, producto principalmente de la Crisis Salina del Messiniano, en la que ocurrió una regresión marina de unos 40-50 m que aisló la cuenca mediterránea entre los 4.9-4.8 Ma, así como por la expansión de los glaciares en la Antártica, lo cual provocó una drástica disminución en la temperatura y climas más secos y áridos (Alroy, 1992, 1996; Webb *et al.*, 1995; Graham, 1999). Dicha inestabilidad continuó durante el Blancano, con una tendencia general hacia la disminución de la temperatura

(Graham, 1999), pero sus efectos no fueron tan severos como en la edad anterior (Webb *et al.*, 1995; Alroy, 1992).

Duración temporal de especies y tasas de extinción promedio local

Respecto a la duración de las especies, la media de la duración temporal del conjunto de especies de tilópodos y rumiantes presentes en el registro fósil de San Miguel de Allende es de 1.68 Ma, la media de la duración temporal de los camélidos es de 1.66 Ma, y la del conjunto de especies de antilocápridos de 2.05 Ma. El 38.4 % de las especies identificadas presentan una duración en el área de 1.2 Ma; el taxón más longevo es *Hexobelomeryx fricki* y el que tiene una menor duración es *Blancocamelus meadei* (Tabla 50).

Tomando como base el alcance biocronológico de las especies identificadas en este trabajo para toda América del Norte (Janis *et al.*, 1998a,b), se tiene que en el registro fósil de San Miguel se halla representado el 55 % de la duración temporal total de *Hemiauchenia vera*, el 80 % de *H. blancoensis*, el 22.5 % de la longevidad total de *Camelops* sp. durante el Terciario, y el 100 % de la duración temporal de *Megatylopus(?)* sp. La duración temporal del protocerátido Kryptoceratini es semejante a la del último protocerátido presente en América del Norte (Webb, 1981; Prothero, 1998a).

Los registros de *Alforjas* sp., *Megatylopus matthewi* y *Texoceros* sp. en Guanajuato, extienden la duración temporal de estos taxones en aproximadamente 0.4 Ma con respecto a lo conocido previamente; *Hemiauchenia* especie pequeña amplía su duración en alrededor de 1.5 Ma, *Blancocamelus meadei* en un mínimo de 0.9 Ma y un máximo de 1.2 Ma, *Subantilocapra* sp. en aproximadamente 0.8 Ma, y *Capromeryx tauntonensis* en un mínimo de 0.9 Ma y un máximo de 1.2 Ma. *Hexobelomeryx fricki* extiende su duración en unos 1.8 Ma durante la parte tardía del Henfiliano temprano (Figura 14).

La tasa de extinción promedio local para el total de las especies es de 0.59 Ma^{-1} y $616 \mu\text{ma}$ ($S_1 = 13$, $S_2 = 1$, $\Delta t = 3 \text{ Ma}$); para las especies de camélidos es de 0.60 Ma^{-1} y $292 \mu\text{ma}$ ($S_1 = 6$, $S_2 = 4$, $\Delta t = 1 \text{ Ma}$) o $250 \mu\text{ma}$ ($S_1 = 8$, $S_2 = 4$; $\Delta t = 2 \text{ Ma}$); y para las especies de antilocápridos es de 0.49 Ma^{-1} y $1000 \mu\text{ma}$ ($S_1 = 4$, $S_2 = 1$; $\Delta t = 1 \text{ Ma}$). Esto significa que el 23.1 % del total de las especies identificadas desaparece después de un millón de años, y el 92.3 % se extingue después de tres millones de años (Figura 20); en el caso de los

camélidos el 25 % de las especies se extingue después de un millón de años y el 50 % después de dos millones de años (Figura 21), y para los antilocápridos el 75 % de las especies desaparecen después de un millón de años (Figura 22).

Al parecer, al presente no existen estudios detallados sobre la evolución taxonómica de los tilópodos o los rumiantes de América del Norte -ni de camélidos o antilocápridos- ya que las búsquedas bibliográficas realizadas en diversas bases de datos, no dieron algún resultado sobre el tema. Los trabajos existentes tratan otros grupos taxonómicos, tales como invertebrados y microfósiles, o toman a los mamíferos en conjunto (Stanley, 1978, 1979; Simpson, 1953, 1984; Foote y Raup, 1996). Sólo los équidos han sido estudiados en detalle (MacFadden, 1985, 1992a; Hulbert, 1993).

A pesar de lo anterior, es útil contrastar los datos que se presentan en este trabajo con lo que se ha reportado para otros grupos taxonómicos y los mamíferos en general.

La duración promedio del total de las especies, así como la de los camélidos y antilocápridos de San Miguel de Allende, son considerablemente menores que la reportada para los equinodermos (seis millones de años) y para las especies de bivalvos europeos del Jurásico (ocho millones de años), y se hallan mucho más cercanas al intervalo reportado para los amonoideos mesozoicos (1.2-2.0 Ma) (datos en MacFadden, 1992a). Comparadas con la duración media para los mamíferos del Cenozoico (2.14 Ma) y con la de los mamíferos post-paleocénicos (2.62 Ma) (Alroy, 2000), son ligeramente menores; y son significativamente mayores que la longevidad promedio de los mamíferos pleistocénicos (0.2 Ma) (Stanley, 1978). Con relación a la duración promedio del total de las especies de los équidos de la Subfamilia Equinae (3.23 Ma), son también menores (Hulbert, 1993).

Se ha planteado que un taxón que tenga una menor duración temporal respecto a otros, presenta una mayor tasa de evolución taxonómica con respecto a ellos (MacFadden, 1992b). Esto sugiere que las especies estudiadas tienen una mayor tasa de evolución taxonómica que los equinodermos o bivalvos del Jurásico, que ésta es más cercana a la de los amonoideos del Mesozoico y los mamíferos en su conjunto, un poco menor que la del conjunto de los equinos, y mucho menor que la de los mamíferos pleistocénicos.

Por otro lado, se ha determinado que la tasa de extinción promedio de las diatomeas es de 90 μ ma, para los dinoflagelados de 55 μ ma, para los foraminíferos de 100 μ ma (datos en MacFadden, 1992a), para los primates fósiles de 334 μ ma (Novacek y Norell, 1982), y

para la mayoría de los grupos está entre 5 μma y 200 μma (Raup, 1975). Para los mamíferos cenozoicos la tasa de extinción promedio es de 0.267 por millón de años y para los post-paleocénicos de 0.232 por millón de años (Alroy, 2000). En el caso de los miembros de la Subfamilia Equinae, excluyendo a *Equus* del Pleistoceno es de 0.31 Ma^{-1} , y para un intervalo de siete millones de años, basado en la supervivencia de las especies, es de 0.435 Ma^{-1} o 313 μma (Hulbert, 1993). También basándose en la supervivencia de las especies de las tribus que conforman a la subfamilia, el autor reporta que en un intervalo de 5 Ma los taxones de la Tribu Hipparionini presentan una tasa de extinción promedio de 0.69 Ma^{-1} o 500 μma , y en un lapso de 6.0 Ma las especies de la Tribu Equini tienen una tasa de 0.34 Ma^{-1} o 242 μma .

Como se observa, las tasas de extinción reportadas en este trabajo son mayores que las antes mencionadas, lo cual puede explicarse si se considera que durante el periodo de tiempo representado en San Miguel ocurrió una severa disminución en muchas especies de mamíferos (Webb, 1984), y a que estas tasas fueron determinadas para intervalos temporales pequeños, que no rebasan los tres millones de años. En tanto, las tasas de los grupos taxonómicos antes nombrados fueron determinadas con base en intervalos temporales más extensos (por ejemplo 16.2 Ma para los equines y cerca de 54.7 Ma para los mamíferos del post-paleocénicos), y que incluyen periodos donde la riqueza específica es más o menos constante o incluso aumenta.

Finalmente, con respecto al intervalo de 5.0 Ma a 4.0 Ma, Hulbert (1993) menciona que las tasas de extinción para los equines son muy elevadas, de 0.98 Ma^{-1} para los Hipparionini y de 0.69 Ma^{-1} para los Equini, lo que implica que el 65 % de las especies de la primer tribu que vivía hacia los cinco millones de años, y el 50 % de las especies de la segunda, se extinguieron en los siguientes 0.5 Ma. Estas tasas son más semejantes a las de los tílopos y los rumiantes descritos en este trabajo y evidencian lo severo de la extinción ocurrida al final del Henfiliano tardío. También, Webb *et al.* (1995) y Janis *et al.* (2002b) mencionan que al término del Henfiliano ocurrió una gran extinción en las especies de antilocápridos, tal como se observa en la elevada tasa estimada para este grupo en el área.

Probables relaciones filogenéticas y modos de evolución de algunos taxones de camélidos

Para proponer los posibles modos de evolución de los taxones integrantes de algún linaje, es necesario en primera instancia determinar sus relaciones filogenéticas y conocer sus alcances biocronológicos totales.

Debido a que en la literatura consultada (ni en las búsquedas llevadas a cabo en las bases de datos) no se encontró algún trabajo sobre las relaciones filogenéticas de las cuatro especies de *Hemiauchenia* presentes en América del Norte, ni tampoco de las tres especies de *Megatylopus*, se realizó un análisis cladístico con base en los rasgos que se han utilizado para caracterizar cada una de las especies de ambos géneros. Los caracteres fueron tomados de Honey *et al.* (1998), de las referencias allí enlistadas, de Hibbard y Riggs (1949) y de Breyer (1977). Cabe señalar que dichos análisis son sólo de carácter exploratorio o preliminar, ya que para determinar de manera más formal las relaciones se hace necesario revisar material de diversas colecciones y buscar rasgos adicionales, lo cual, queda fuera de los objetivos del presente trabajo.

El análisis de las especies de *Hemiauchenia* dio como resultado tres árboles más cortos, con una longitud de ocho (Figura 23). Como puede observarse, la especie pequeña de *Hemiauchenia* y *H. vera* ocupan distintas posiciones en los cladogramas: en el primero (IC = 0.87) y el tercero (IC = 0.77) representan el taxón hermano de las otras especies (*H. vera* (*H. blancoensis* + *H. macrocephala*)) o (*H. especie pequeña* (*H. blancoensis* + *H. macrocephala*)), y en el segundo (IC = 0.87) son especies hermanas. Esta movilidad indica que los caracteres utilizados no son suficientes para poder determinar de manera precisa las relaciones filogenéticas y que es necesario buscar más rasgos. El árbol de consenso estricto también apoya lo anterior. Por su parte, todos los cladogramas muestran que *H. blancoensis* y *H. macrocephala* son especies hermanas (Figura 23), por ello se puede considerar de manera preliminar que son las más estrechamente relacionadas. Sin embargo, hay que tomar en cuenta que la adición de una mayor cantidad de rasgos podría modificar esta relación.

El análisis de las relaciones de las tres especies de *Megatylopus* arrojó un solo árbol de una longitud de 10 y un IC = 0.9, donde *M. matthewi* y *M(?) cochrani* aparecen como especies hermanas y soportado por dos sinapomorfias (caracteres 4 y 5) (Figura 24). El

árbol también muestra una autapomorfia en *M(?) cochrani* respecto a su especie hermana (carácter ocho); sin embargo, ésta puede cambiar su condición cuando se determine su estado en *M. gigas*. Este análisis exploratorio apoya la propuesta de Voorhies y Corner (1996) sobre que *M. matthewi* y *M(?) cochrani* están más relacionados entre sí que con *M. gigas*.

La integración de los alcances biocronológicos locales de las especies estudiadas con aquellos que se conocen para el Terciario tardío de América del Norte, permitió inferir sus alcances totales.

Con base en lo expuesto en los párrafos anteriores, es posible proponer un modo de evolución para dos especies de camélidos. Se ha planteado que la evolución de los taxones puede ocurrir mediante dos procesos, la anagénesis y la cladogénesis, y que éstos se pueden reconocer en el registro fósil. En el primero de ellos, los intervalos temporales de dos o más especies estrechamente relacionadas son cronológicamente sucesivos, no se sobrelapan en el tiempo, y el taxón más antiguo carece de caracteres derivados con respecto al más reciente. Por el contrario, si los alcances cronológicos de dos taxones hermanos se sobreponen en algún momento, el evento puede ser considerado como cladogénético (MacFadden, 1985; 1992a,b; Hulbert, 1993; Foote, 1996).

De acuerdo con lo anterior, se puede hipotetizar que *M(?) cochrani* probablemente se originó a partir de *Megatylopus matthewi* mediante un proceso anagenético, debido a que la ampliación del alcance de la segunda especie hasta el Henfiliano más tardío, cubre un hiatus temporal de aproximadamente 0.4 Ma respecto a la aparición más temprana de la primera en la porción inicial del Blancano temprano, haciendo sucesivos ambos alcances en el tiempo; asimismo, la especie del Henfiliano no presenta rasgos derivados con relación a la especie del Blancano (Figura 24) (Breyer, 1977; Voorhies y Corner, 1986; Honey *et al.*, 1998).

Por su parte, las relaciones no resueltas de las especies de *Hemiauchenia* no permiten llevar a cabo inferencia alguna.

Finalmente, los géneros de antilocápridos identificados en este trabajo no fueron tratados dado que constituyen taxones pertenecientes a distintos linajes.

Consideraciones sobre la distribución geográfica

Previo a este estudio, el último representante de los protocerátidos (*Kyptoceras*) y *Subantilocapra*, sólo se habían identificado en el Henfiliano más tardío de Florida, por lo que la presencia de estos taxones en Guanajuato, extiende considerablemente su distribución hacia el sur, en cerca de 8° de latitud, desde el sureste de los Estados Unidos hasta el centro de México (Figura 25). La amplia discontinuidad geográfica que se observa entre ambos registros, puede deberse a la ausencia de localidades de mamíferos de la misma edad en la parte oriental y nororiental del país, y a que en la porción sureste de los Estados Unidos tales localidades prácticamente no existen (Woodburne, 1987; Janis *et al.*, 1998b).

El camélido *Alforjas* se encuentra ampliamente distribuido en América del Norte durante el Henfiliano tardío, desde el centro de las Grandes Planicies en Kansas, Oklahoma y Texas, y en el sur de la Gran Cuenca en Arizona, hasta la Faja Volcánica Transmexicana en Guanajuato y Jalisco (Figura 26). Los registros de México son al presente, el límite austral de la distribución del género. También, cabe señalar que no existe hasta ahora ningún registro del taxón en los Estados Unidos ni en la República Mexicana que rebase los 116° de Long W, ni los 101° Long W en la parte este (Figura 26), por lo que posiblemente su distribución estuvo restringida a la parte central de América del Norte

El lamini *Hemiauchenia vera* es el que presenta la distribución geográfica más amplia de los taxones identificados, cubriendo un intervalo latitudinal de aproximadamente 20° y uno longitudinal de un poco menos de 40°. Además de estar presente en la Faja Volcánica Transmexicana en Guanajuato y con duda en Hidalgo, se halla en el norte de México en Chihuahua, en la Región Costera de California, en la Gran Cuenca en Nevada y Arizona, en el centro y sur de las Grandes Planicies en Nebraska, Kansas, Oklahoma y Texas, y en la Planicie Costera del Golfo en Florida (Figura 27). Su amplia distribución sugiere que fue uno de los camélidos más exitosos durante el Henfiliano tardío. El registro de Guanajuato es al presente el más austral para la especie en América del Norte.

La especie pequeña de *Hemiauchenia* se encuentra durante el Henfiliano tardío en la Faja Volcánica Transmexicana en Guanajuato, en el norte del país en Chihuahua, en la Gran Cuenca en Nevada y Arizona, y en la Planicie Costera del Golfo en Florida (Figura 28). La distribución de esta especie sugiere que posiblemente los registros de Nevada y

Arizona representen el límite norte de su distribución, y que en realidad ésta fuese mucho más austral, estando presente principalmente en la porción sur de América del Norte. Su ausencia en la Región Costera de California y las Grandes Planicies podría estar relacionada con su preferencia de hábitat o algún recurso que no se hallase presente en dichas regiones. Su registro en San Miguel de Allende representa el más austral hasta el momento en América del Norte.

El camelini *Megatylopus matthewi* se halla en el centro de México en Guanajuato, en la Región Costera de California, en la Gran Cuenca en Arizona y en el centro y sur de las Grandes Planicies en Kansas Oklahoma y Texas (Figura 29). Esta especie tiene una distribución geográfica similar a la *Alforjas*, ya que no existen registros más allá de los 101° Long W en la parte este de América del Norte y su distribución boreal no excede los 40° Lat. N, pero a diferencia del lamini, su distribución se extiende más hacia oeste. Hasta ahora, su registro en el área de estudio representa el más austral en América del Norte (Figura 29).

El antilocáprido *Texoceros* tiene una distribución geográfica semejante durante el Henfiliano tardío a la de *M. matthewi*, ya que se encuentra en la Faja Volcánica Transmexicana en Guanajuato, en la Región Costera de California, en la Gran Cuenca en Nevada y Arizona, y en el centro y sur de las Grandes Planicies en Nebraska, Kansas Oklahoma y Texas (Figura 30). Al igual que el camélido, su distribución se limita al centro y oeste de América del Norte, pero su distribución latitudinal es un poco más septentrional (Figura 30). Su registro en Guanajuato es al presente el más austral en América del Norte.

Por su parte, *Hexobelomeryx fricki* se conoce en el Henfiliano tardío de Guanajuato y Chihuahua, con una diferencia latitudinal de unos 7° entre las faunas que la contienen (Figura 25); aun cuando hasta ahora no existen registros intermedios, es probable que la realización de más trabajo paleontológico permita su reconocimiento. La especie también se ha identificado tentativamente en los estados de Hidalgo y Jalisco en México, y con duda en Nevada y Texas (Figura 25). De confirmarse su presencia en los estados antes mencionados, su distribución geográfica se ampliaría considerablemente, desde aproximadamente los 20° Lat. N en la Faja Volcánica Transmexicana hasta alrededor de los 37° Lat. N en la Gran Cuenca de los Estados Unidos, dejando de ser una especie endémica del país.

Con relación a los taxones del Blancano temprano, *Hemiauchenia blancoensis* se halla distribuida en un amplio intervalo latitudinal de más de 24°, con registros en el centro de México en Guanajuato, en el Noroeste del Pacífico en Washington, y en el centro de las Grandes Planicies en Kansas (Figura 31). Al presente no es posible conocer su distribución longitudinal, pero en caso de que algunos de los registros de *Hemiauchenia* sp. de California y Arizona (Tabla 47), se identificaran como *H. blancoensis* posteriormente, su distribución se ampliaría considerablemente al oeste y suroeste de los Estados Unidos.

El lamini *Camelops* es el que presenta la distribución geográfica más amplia de los camélidos identificados en el Blancano temprano de San Miguel, ya que además de su registro en el área de estudio, se ha identificado en Baja California Sur, en el Noroeste del Pacífico en Washington y Idaho, en la Región Costera de California, en la Gran Cuenca en Arizona y Nuevo México, y en el centro de las Grandes Planicies en Nebraska (Figura 32). Al igual que el taxón anterior presenta un intervalo latitudinal de distribución de más de 24°, ocupando la porción central y oeste de América del Norte. Es de destacar que al igual que *Alforjas*, no hay registros que rebasen los 101° Long. W hacia la porción oriental.

El camelini *Megatylopus*(?) sp. se halla en la Faja Volcánica Transmexicana en Guanajuato, en el Noroeste del Pacífico en Washington, y en el centro de las Grandes Planicies en Nebraska y Kansas, y al igual que los otros dos camélidos, tiene una distribución latitudinal muy amplia (Figura 31). Al parecer, su distribución se restringe a la porción noroeste y central de los Estados Unidos, llegando hasta a la parte central de México, debido a que en otras regiones del país no existen ni siquiera registros tentativos del género (Tabla 3).

Por su parte, *Capromeryx tauntonensis* presenta también una distribución geográfica muy amplia, similar a la del taxón anterior, con registros en el centro de México en Guanajuato, en el Noroeste del Pacífico en Washington, y posiblemente en el centro de las Grandes Planicies en Nebraska (Figura 33). En principio podría afirmarse que su distribución se halla restringida al noroeste y posiblemente al centro de los Estados Unidos, sin embargo, en caso de que alguno de los registros de *Capromeryx* sp. de California se identificara como esta especie, su distribución se ampliaría hasta el suroeste de aquel país.

Los registros de *H. blancoensis*, *Camelops*, *Megatylopus*(?) y *C. tauntonensis* en el centro del país, constituyen hasta ahora los más australes en América del Norte.

La distribución de *H. fricki* durante el Blancano temprano, sugiere que en caso de que se confirmen los registros de los Estados Unidos, su distribución geográfica posiblemente se restringió hacia el sur, ya que sólo se ha identificado en la Faja Volcánica Transmexicana en Guanajuato y en el norte del país en Chihuahua (Figura 33), y no existen reportes tentativos o con duda de la especie en ese país.

En San Miguel de Allende existen dos registros únicos de camélidos para el Blancano temprano: *Hemiauchenia* especie pequeña y *Blancocamelus meadei*.

Como puede observarse, la mayor parte de los taxones de tilópodos y rumiantes del Terciario tardío del área presentan una distribución geográfica que se extiende hasta las Grandes Planicies y la Gran Cuenca de los Estados Unidos.

SUMARIO Y CONCLUSIONES

La realización de esta investigación permitió conocer que:

1. En los sedimentos del Henfiliano temprano del Área de San Miguel de Allende están asociados el camélido *Hemiauchenia vera* y el antilocáprido *Hexobelomeryx fricki*.
2. En los sedimentos del Henfiliano tardío y el Henfiliano más tardío están presentes el protocerátido *Kyptoceras?* sp., los camélidos *Alforjas* sp., *Hemiauchenia vera*, una especie pequeña de *Hemiauchenia* y *Megatylopus matthewi*, así como los antilocápridos *Subantilocapra* sp., *Texoceros* sp. y *Hexobelomeryx fricki*.
3. En los sedimentos del Blancano temprano del área se encuentran asociados los camélidos *Hemiauchenia blancoensis*, una especie pequeña de *Hemiauchenia*, *Blancocamelus meadei*, *Camelops* sp. y *Megatylopus(?)* sp., así como los antilocápridos *Capromeryx tauntonensis* y *Hexobelomeryx fricki*.
4. De acuerdo con las consideraciones tafonómicas realizadas, se considera que las asociaciones fósiles del Henfiliano y el Blancano temprano de San Miguel de Allende reflejan de manera aproximada la composición taxonómica de las faunas de tilópodos y rumiantes que habitaron el área en ambas edades de mamíferos, a pesar de la existencia de un sesgo respecto a los elementos óseos representados.
5. El área de estudio contiene -hasta ahora- la mayor riqueza de tilópodos y rumiantes que se conoce para México durante el Henfiliano tardío, el Henfiliano más tardío, y el Blancano temprano. Con respecto a las faunas de los Estados Unidos de estas edades, la riqueza es semejante o ligeramente mayor.
6. Los taxones identificados presentan una gran diversidad de masas corporales y modos de vida, lo cual sugiere que existió una partición efectiva de los recursos en el hábitat.
7. El probable marco paleoambiental del área -en cada una de las edades de mamíferos- correspondió a una sabana en mosaico, lo cual se determinó a partir de los probables hábitos alimenticios y modos de vida de las especies identificadas y la fauna asociada.
8. Los alcances biocronológicos de ciertas especies se amplían, dado que en el área sus registros se hallan en edades más tempranas o más tardías con respecto a lo conocido en los Estados Unidos.

9. La realización de un análisis filogenético de las especies del lamini *Hemiauchenia*, reveló que es necesario buscar una mayor cantidad de caracteres para poder esclarecer inequívocamente sus relaciones.
10. Los análisis filogenéticos llevados a cabo con las especies de *Megatylopus* y la determinación de sus alcances biocronológicos locales, permitió establecer un probable modo de evolución de tipo anagenético para *M. matthewi* y *M.(?) cochrani*.
11. Los cambios observados en la riqueza de especies a través del tiempo y las tasas de extinción estimadas, mostraron que las especies de tilópodos y rumiantes de San Miguel de Allende fueron afectadas por la gran extinción del final del Henfiliano y en menor medida por la del Blancano temprano, tal como se estableció en la hipótesis planteada.
12. La fauna de tilópodos y rumiantes del Terciario tardío del área, comparte una mayor cantidad de taxones con sus contrapartes de las Grandes Planicies y el Sur de la Gran Cuenca en los Estados Unidos, lo cual concuerda con la hipótesis de trabajo planteada.
13. La mayor parte de los taxones que se hallan en San Miguel de Allende constituyen -hasta ahora- los registros más australes para América del Norte.

El presente estudio representa el primer trabajo detallado sobre los tilópodos y los rumiantes del Terciario tardío de México, por lo cual aporta importantes datos sobre la paleobiología de ambos grupos en el país durante parte de este periodo. Sin embargo, es necesario llevar a cabo un mayor número de investigaciones sobre estos taxones para tener un mejor entendimiento de su historia evolutiva a través el Cenozoico en el país y en toda América del Norte.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alroy, J. 1992. Conjunction among taxonomic distributions and the Miocene mammalian biochronology of the Great Plains. *Paleobiol.* 18: 326-343.
- _____. 1996. Constant extinction, constrained diversification, and uncoordinated stasis in North American mammals. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* 127: 285-311.
- _____. 2000. New methods for quantifying macroevolutionary patterns and processes. *Paleobiol.* 26: 707-733.
- Arellano, A. R. V. 1951. Research in the continental Neogene of Mexico. *Am. Journ. Sci.* 239: 604-610.
- Badgley, C. 1986. Taphonomy of mammalian fossil remains from Siwalik rocks of Pakistan. *Paleobiol.* 12: 119-142.
- _____, Bartels, W. S., Morgan, M. E., Behrensmeyer, A. K., y Raza, S. M. 1995. Taphonomy of vertebrate assemblages from the Paleogene of northwestern Wyoming and the Neogene of northern Pakistan. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* 115: 157-180.
- Bennett, D. K. 1979. The fossil fauna from Lost and Found Quarries (Hemphillian: Latest Miocene), Wallace County, Kansas, *Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Ocass. Papers*, 79: 1-24.
- Behrensmeyer, A. K. 1975. The taphonomy and paleoecology of the Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. *Mus. Comp. Zool. Bull.* 146: 473-578.
- _____. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiol.* 4: 150-162.
- _____. y Hook, R. W. 1992. Paleoenvironmental contexts and taphonomic modes. *In:* Behrensmeyer, A. K., Damuth, J. D., DiMichele, W. A., Potts, R., Sues, H-D., y Wing, S. L. Eds. *Terrestrial ecosystems through time*. Chicago Press. Chicago. p. 15-136.
- Breyer, J. A. 1974. Examination of selected postcranial elements in Pleistocene camelids. *Contrib. Geol.* 13: 1-24.
- _____. 1977. Intra- and interespecific variation in the lower jaw of *Hemiauchenia*. *Journ. Paleont.* 51: 527-535.

- _____. 1983. The biostratigraphic utility of camel metapodiales. *Journ. Paleont.* 57: 302-307.
- Brooke, V. 1876. Family Bovidae. *In: The geographical distribution of animals.* Russel, A. E. Ed. Mcmillan, London. 2: 222-225.
- Brown, J. H. 1988. Species diversity. *In: Myers, A. A. y Giller, P. S. Eds. Analytical Biogeography.* Chapman and Hall, New York. p. 57-89.
- Cabral-Perdomo, M. A. 2000. Late Pleistocene mammals from the Pachuca-Tulancingo Area in the Basin of México, and its paleontological significance. *Journ. Vert. Paleont.* 20(3), supp. 32A.
- Carranza-Castañeda, O. 1989. Rinocerontes de la fauna del Rancho El Ocote, Mioceno tardío (Henfiliano tardío) de Guanajuato, México. *Univ. Nat. Autón. México. Inst. Geol. Rev.* 8: 88-99.
- _____. 1992. Una nueva localidad del Henfiliano tardío de la Mesa Central de México. *Univ. Nat. Autón. México. Inst. Geol.* 10: 71-93.
- _____. 1994. Mastofauna del Mioceno Tardío de la Cuenca Carbonífera de Zacualtipán, Hidalgo, México. *Univ. Autón. Edo. de Hidalgo. Rev. Inv. Pancromo* 23: 40-49.
- _____. y Ferrusquía-Villafranca, I. 1978. Nuevas investigaciones sobre la Fauna Rancho El Ocote, Plioceno Medio de Guanajuato, México. *Informe Preliminar. Univ. Nat. Autón. México. Inst. Geol. Rev.* 2: 163-166.
- _____. y _____. 1979. El Género *Neohipparion* (Mammalia-Perissodactyla) de la Fauna Local Rancho El Ocote (Plioceno Medio) de Guanajuato, México. *Univ. Nat. Autón. México. Rev. Inst. Geol.* 3: 29-38.
- Carranza-Castañeda, O. y Miller, W. E. 1980. The earliest capybara record in North America. *Geol. Soc. America. Abstracts of Papers.* 12: 399.
- _____. y _____. 1988. Roedores caviomorfos de la Mesa Central de México, Blancano temprano (Plioceno tardío) de la Fauna Local Rancho Viejo, Guanajuato, México. *Univ. Nat. Autón. México. Rev. Inst. Geol.* 7: 182-199.
- _____. y Miller, W. E. 1996. Hemphillian and Blancan age felids from Central Mexico. *Journ. Paleont.* 70: 509-518.
- _____. y _____. 1998. Paleofaunas de vertebrados de las cuencas sedimentarias del Terciario Tardío de la Faja Volcánica Transmexicana. *In: Carranza-Castañeda, O. y*

- Córdoba-Méndez, D. Eds. Avances en Investigación, Paleontología de Vertebrados. Univ. Autón. Edo. Hidalgo. Publ. Esp. N°1. p. 85-95.
- _____. y _____. 2000. Selected late Cenozoic vertebrate localities in the states of Hidalgo and Guanajuato, Mexico. *In*: Carranza-Castañeda, O. Ed. Guide Book of the Field Trips, Society of Vertebrate Paleontology, 60th Annual Meeting, Mexico City. Avances en Investigación. Univ. Autón. Edo. Hidalgo. Publ. Esp. p. 1-48.
 - _____. y _____. 2002. Inmigrantes sudamericanos en las faunas del Terciario tardío del centro de México. *In*: Montellano-Ballesteros, M. y Arroyo-Cabrales, J. Coords. Avances en los estudios paleomastozoológicos. Inst. Nal. Antropol. Hist. Colec. Cient. México D. F. p. 69-81.
 - Carranza-Castañeda, O., Petersen, M. S. y Miller, W. E. 1994. Preliminary investigation of the geology of the northern San Miguel de Allende Area, Northeastern Guanajuato, México. *B. Y. U. Geology Studies*. 40: 1-10.
 - _____. y Walton, H. A. 1992. Cricetid rodents from the Rancho El Ocote Fauna, Late Hemphillian (Miocene) Guanajuato, México. *Univ. Nal. Autón. México. Inst. Geol. Rev.* 10: 71-93.
 - Carroll, R. L. 1997. Patterns and processes of vertebrate evolution. Cambridge University Press, New York, 464 pp.
 - Cassiliano, M. 1997. Taphonomy of mammalian fossils across the Blancan-Irvingtonian boundary, Palm Spring Formation, Anza-Borrego desert of southern California. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* 129: 81-108.
 - Castillo-Cerón, J. M., Cabral-Perdomo, M. A. y Carranza-Castañeda, O. 1996. Vertebrados fósiles del Estado de Hidalgo. Univ. Autón. Estado de Hidalgo, Pachuca Hidalgo, México. 127 pp.
 - Dalquest, W. W. 1975. Vertebrate fossils from the Blanco Local Fauna of Texas. *The Museum, Texas Tech Univ. Occas. Papers*. 30: 1-52.
 - _____. 1980. Camelidae from the Coffee Ranch Local Fauna (Hemphillian age) of Texas. *Journ. Paleont.* 54: 109-117.
 - _____. 1983. Mammals of the Coffee Ranch Local Fauna, Hemphillian of Texas. *Texas Mem. Mus. Pearce-Sellards Ser.* 38: 1-41.

- _____. y Mooser, O. 1980. Late Hemphillian mammals of the El Ocote Local Fauna, Guanajuato. Mexico. Texas Mem. Mus. Pearce-Sellards Ser. 32: 1-25.
- Damuth, J. 1990. Problems in estimating body masses of archaic ungulates using dental measurements. *In*: Damuth, J. y MacFadden, B. J. Eds. Body size in mammalian paleobiology. Cambridge Univ. Press, New York, p. 229-253.
- _____. 1992. Taxon-free characterization of animal communities. *In*: Behrensmeier, A. K., Damuth, J. D., DiMichele, W. A., Potts, R., Sues, H-D., y Wing, S. L. Eds. Terrestrial ecosystems through time. Chicago Press. Chicago. p. 183-203.
- _____. y MacFadden, B. J. 1990. Introduction: Body size and its estimation. *In*: Damuth, J. y MacFadden, B. J. Eds. Body size in mammalian paleobiology. Cambridge Univ. Press, New York, p. 1-10.
- Dompierre, H. y Churcher, C. S. 1996. Premaxillary shape as an indicator of the diets of seven extinct late Cenozoic New World camels. *Journ. Vert. Paleont.* 16: 141-148.
- Eisenberg, F. J. 1990. The behavioral/ecological significance of body size in the Mammalia. *In*: Damuth, J. y MacFadden, B. J. Eds. Body size in mammalian paleobiology. Cambridge Univ. Press, New York, p. 25-37.
- Feranec, R. S. 2003. Stable isotopes, hypsodonty, and the paleodiet of *Hemiauchenia* (Mammalia: Camelidae) a morphological specialization creating ecological generalization. *Paleobiology*, 29(2): 230-242.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1990. Biostratigraphy of the Mexican continental Miocene: Part I. Introduction and the Northwestern and Central faunas; Part II, The Southeastern (Oaxacan) faunas; Part III. The Southernmost (Chiapas) fauna and concluding remarks on the discussed vertebrate record. *Paleontología Mexicana* N° 56, 149 pp.
- _____. 2003. The first Paleogene mammal record of Middle America: Helohyidae new gen. and sp. *Journ. Vert. Paleont.* 23(3), Supp 49A-50A
- _____. Galindo-Hernández, C. y Barrios-Rivera, H. 1997. Los mamíferos oligocénicos de México; revisión y adición a la Fauna Local Rancho Gaitán, Formación Prietos, Chadroniano de Chihuahua nororiental. *In*: Arroyo-Cabrales, J. y Polaco O. J. Coords. Homenaje al Profesor Ticúl Álvarez. Inst. Nal. Antropol. Hist. Colec. Cient. México D. F. p. 97-134.

- Foote, M. 1996. On the probability of ancestors in the fossil record. *Paleobiol.* 22: 141-151.
- _____. y Raup, D. M. 1996. Fossil preservation and the stratigraphic ranges of taxa. *Paleobiol.* 22: 121-140.
- Freudentberg, W. 1910. Die Säugetier Fauna des Pliocäns und Postpliocäns von Mexiko. I. Carnivoren. *Geol. Paläont. Abhandlungen.* 9: 195-231.
- _____. 1922. Die Säugetier Fauna des Pliocäns und Postpliocäns von Mexiko. 2. Mastodonten und Elefantes. *Geol. Paläont. Abhandlungen.* 14: 103-176.
- Frick, C. 1937. Horned ruminants of North America. *Am. Mus. Nat. Hist. Bull.* 69: 1-669.
- Furlong, E. L. 1925. Notes on the occurrence of mammalian remains in the Pleistocene of México, with a description of a new species *Capromeryx mexicana*. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* 15: 137-152.
- _____. 1941. A new Pliocene antelope from México with remarks on some known antilocaprids. *Carnegie Inst. Wash.* 530: 25-33.
- Gervais, H. y Ameghino, F. 1880. Les mammiferes fossils de l'Amerique du Sur. *Libr. F. Sary Paris.*
- Gentry, A. W. y Hooker, J. 1988. The phylogeny of the Artiodactyla. *In: Benton, M. J. Ed. The phylogeny and classification of tetrapods, Vol. 2, Mammals. Syst. Assoc. Spec. Vol. 35 B. Clarendon, Oxford.* p. 235-272.
- Graham, A. 1999. Late Cretaceous and Cenozoic history of North American vegetation. *Oxford Univ. Press, New York.* 350 pp.
- Gray, J. E. 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Med. Reposit.* v. 15, pt. 1. p. 296-310.
- _____. 1886. Notes on the pronghorn buck (*Antilocapra*) and its position in the system. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 3: 323-326.
- Hammer, O., Harper, D.A.T., y Ryan, P. D.. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Harrison, J. A. 1979. Revision of the Camelinae (Artiodactyla, Tylopoda) and a description of the new genus *Alforjas*. *Paleontol. Contrib. Univ. Kansas.* 95: 1-20.

- _____. 1985. Giant camels from the Cenozoic of North America. *Smithsonian Contrib. Paleobiol.* 57: 1-29.
- Henry, C. D. y Aranda-Gómez, J. J. 1992. The real southern Basin and Range: Mid to late Cenozoic extension in Mexico. *Geology.* 20: 701-704.
- Hesse, C. J. 1935. New evidence on the ancestry of *Antilocapra americana*. *Journ. Mammal.* 16: 307-315.
- _____. 1936. A Pliocene vertebrate fauna from Optima Oklahoma. *Univ. Calif. Publ. Dept. Geol. Sci. Bull.* 24: 57-70.
- Hibbard C. W. 1963. *Tanupolama vera* from the late Hemphillian Beaver County, Oklahoma. *Trans. Kansas Acad. Sci.* 66: 267-269.
- _____. y Riggs, E. S. 1949. Upper Pliocene vertebrates from Keefe Canyon, Meade County, Kansas. *Geol. Soc. Am. Bull.* 60: 829-860.
- Honey, J. G., Harrison, A. J. Prothero, D. R. y Stevens, M. S. 1998. Camelidae. *In*: Janis, C. M., Scott, K. M. y Jacobs, L. L. Eds. *Evolution of Tertiary Mammals of North America. V. 1, Carnivores, ungulates and ungulate-like mammals.* Cambridge Univ. Press, New York. p. 439-462.
- Hulbert, R. C. 1993. Taxonomic evolution in North American Neogene horses (Subfamily Equinae): the rise and fall of an adaptative radiation. *Paleobiol.* 19: 216-234.
- _____. y Webb, S. D. 2001. Mammalia 5: Artiodactyls. *In*: Hulbert, R. C. Ed. *The fossil vertebrates of Florida.* Univ. Press of Florida, Gainesville, p. 242-279.
- Illiger, C. 1811. *Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis.* Berlin, C. Salfeld, 301 pp.
- Janis, Ch. M. 1982. Evolution of horns in ungulates: Ecology and paleoecology. *Biol. Rev.* 57: 261-318.
- _____. 1989. A climatic explanation for patterns of evolutionary diversity in ungulate mammals. *Paleontology.* 32: 463-481.
- _____. 1990. Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodids. *In*: Damuth, J. y MacFadden, B. J. Eds. *Body size in mammalian paleobiology.* Cambridge Univ. Press, New York. p. 255-299.

- ____., Damuth, J. y Theodor, J. M. 2002b. The origins and evolution of the North American grassland biome: the story from the hoofed mammals. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* 177: 183-198.
- ____., Effinger, J. A., Harrison, J. A., Honey, J. G., Kron, D. G., Lander, B., Manning, E., Prothero, D. R., Stevens, M. S., Stucky, R. K., Webb, S. D. y Wright, D. B. 1998a. Artiodactyla. *In: Janis, C. M., Scott, K. M. y Jacobs, L. L. Eds. Evolution of Tertiary Mammals of North America. V. 1, Carnivores, ungulates and ungulate-like mammals.* Cambridge Univ. Press, New York. p. 337-357.
- _____. y Manning E. 1998. Antilocapridae. *Idem.* p. 491-507.
- _____. y Scott, K. 1988. The phylogeny of the Ruminantia (Artiodactyla, Mammalia). *In: Benton, M. J. Ed. The phylogeny and classification of tetrapods, Vol. 2, Mammals. Syst. Assoc. Spec. Vol. 35 B.* Clarendon, Oxford. p. 273-282
- ____., Scott, K. M. y Jacobs, L. L. Eds. 1998b. Evolution of Tertiary Mammals of North America. V. 1, Carnivores, ungulates and ungulate-like mammals. Cambridge Univ. Press, New York. 691 pp.
- ____., Theodor, J. M. y Boisvert, B. 2002a. Locomotor evolution in camels revisited: a quantitative analysis of pedal anatomy and the acquisition of the pacing gait. *Journ. Vert. Paleont.* 22: 110-121.
- Jiménez-Hidalgo, E. 2000. Las mastofaunas mesomiocénicas del sureste de México y su significación paleobiológica. Univ. Nal. Autón. México, Facultad Ciencias, Tesis de Maestría (Biología Animal). 188 pp. (Inédita).
- ____., Ferrusquia-Villafranca, I. y Bravo-Cuevas, V. M. 2002. El registro mastofaunístico miocénico de México y sus implicaciones geológico-paleontológicas. *In: Montellano-Ballesteros, M. y Arroyo-Cabrales, J. Coords. Avances en los estudios paleomastozoológicos.* Inst. Nal. Antropol. Hist. Colec. Cient. México D. F. p. 47-68.
- Kelly, T. S. 1998. New Miocene mammalian faunas from west central Nevada. *Journ. Paleont.* 72: 137-149.
- Kidwell, S. M. y Flessa, K. W. 1996. The quality of the fossil record: populations, species and communities. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 24: 433-464.

- Klein, R. G. 1982. Age (mortality) profiles as means of distinguishing hunted species from scavenged ones in Stone Age archeological sites. *Paleobiol.* 8: 151-158.
- Kowallis, B. J., Swisher, C. C., Carranza-Castañeda, O., Miller, W. E., y Tinger, D. G. 1998. Fission-Track and Single-Crystal $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ Laser-Fusion ages from volcanic ash layers in fossil-bearing Pliocene sediments in central México. *Rev. Mex. Ciencias Geológicas, Inst., Geol., Univ. Nal. Autón. México.* 15: 157-160.
- Lambert, D. W. y Shoshani, J. 1998. Proboscidea. *In: Janis, C. M., Scott, K. M. y Jacobs, L. L. Eds. Evolution of Tertiary Mammals of North America. V. 1, Carnivores, ungulates and ungulate-like mammals.* Cambridge Univ. Press, New York. p. 606-621.
- Lance, J. F. 1950. Paleontología y estratigrafía del Plioceno de Yepómera, Estado de Chihuahua. Equidos excepto *Neohipparion*. Univ. Nal. Autón. México. Inst. Geol. Bol. 54: 1-81.
- Leidy, J. 1854. On *Bison latifrons*, *Arctodus pristinus*, *Hippodon speciosus* and *Merycodus sabulonis*. *Acad. Nat. Sci. Phila. Proc.* 7: 89-90.
- Lindsay, H. E. 1984. Late Cenozoic mammals from Northwestern Mexico. *Journ. Vert. Paleont.* 4: 208-215.
- MacFadden, B. J. 1985. Patterns of phylogeny and rates of evolution in fossil horses: hipparions from the Miocene and Pliocene of North America. *Paleobiol.* 11: 245-257.
- _____. 1992a. Interpreting extinction from the fossil record: methods, assumptions and case examples using horses (Family Equidae). *In: Novacek, M. J. y Wheeler, Q. D. Eds. Extinction and Phylogeny.* Columbia Univ. Press, Columbia. p. 16-45.
- _____. 1992b. Fossil Horses. Systematics, paleobiology and evolution of the Family Equidae. Cambridge Univ. Press, New York. 369 pp.
- _____. 1998. Equidae. *In: Janis, C. M., Scott, K. M. y Jacobs, L. L. Eds. Evolution of Tertiary Mammals of North America. V. 1. Carnivores, ungulates and ungulate-like mammals.* Cambridge Univ. Press, New York. p. 537-559.
- _____. y Cerling, T. 1996. Mammalian herbivore communities, ancient feeding ecology, and carbon isotopes: a 10 million-year sequence from the Neogene of Florida. *Journ. Vert. Paleont.* 16: 103-115.

- _____. y Hulbert, R. C. 1990. Body size estimates and size distribution of ungulate mammals from the late Miocene Love Bone Bed of Florida. *In*: Damuth, J. y MacFadden, B. J. Eds. Body size in mammalian paleobiology. Cambridge Univ. Press, New York. p. 337-363.
- Maiorana, V. C. 1990. Evolutionary strategies and body size in a guild of mammals. *In*: Damuth, J. y MacFadden, B. J. Eds. Body size in mammalian paleobiology. Cambridge Univ. Press, New York. p. 69-102
- Marsh, O. C. 1891. A horned artiodactyl (*Protoceras celer*) from the Miocene. *Am. Journ. Sci.* v. 41, p. 81-82.
- Matthew, W. D. 1902. List of the Pleistocene fauna of Hay Springs, Nebraska. *Am. Mus. Nat. Hist. Bull.*, 16: 317-322.
- _____. 1904. A complete skeleton of *Merycodus*. *Am. Mus. Nat. Hist. Bull.* 20: 101-129.
- _____. 1909. Faunal lists of the Tertiary Mammalia of the West. *In*: Osborn, H. F. Cenozoic mammal horizons of western North America. U. S. Geol. Surv. Bull. 361: 1-138.
- _____. y Cook, H. J. 1909. A Pliocene fauna from western Nevada. *Am. Mus. Nat. Hist. Bull.* 26: 361-414.
- McNab, B. K. 1985. Energetics, population biology and distribution of xenarthrans, living and extinct. *In*: Montgomery, G. G. Ed. From the evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas. Smithsonian Inst. Press, Washington. p. 219-232.
- Meade, G. E. 1945. The Blanco Fauna. *Univ. Texas Publ.* 4401: 509-556.
- Mendoza, M., Janis, C. M. y Palmqvist, P. 2002. Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behavior in ungulates: a multivariate approach. *Journ. Zool.* 258: 223-246.
- Miller, W. E. 1980. The late Pliocene Las Tunas Local Fauna from southernmost Baja California, Mexico. *Journ. Paleont.* 54: 762-805.
- _____. y Carranza-Castañeda, O. 1982. New lagomorphs from the Pliocene of Central Mexico. *Journ. Vert. Paleont.* 2: 95-107.
- _____. y _____. 1984. Late Cenozoic mammals from Central Mexico. *Journ. Vert. Paleont.* 4: 216-236.

- _____. y _____. 1996. *Agriotherium schneideri* from the Hemphillian of Central Mexico. Journ. Mamm. 77: 568-577.
- _____. y _____. 1998. Late Tertiary canids from Central Mexico. Journ. Paleont. 72: 546-556
- _____. y _____. 2001. Late Cenozoic mammals from the basins of central México. *In*: Rook, L. y Torre, D. Eds. Neogene and Quaternary continental stratigraphy and mammal evolution. Boll. Soc. Paleont. Ital. 40: 235-242.
- _____. y _____. 2002. Importance of México's late Tertiary mammalian faunas. *In*: Montellano-Ballesteros, M. y Arroyo-Cabrales, J. Coords. Avances en los estudios paleomastozoológicos. Inst. Nal. Antropol. Hist. Colec. Cient. México D. F. p. 83-102.
- Montellano-Ballesteros, M. 1989. Pliocene Camelidae of Rancho El Ocote, Central Mexico. Journ. Mamm. 70: 359-369.
- _____. 1997. New vertebrate locality of late Hemphillian age in Teocaltiche, Jalisco. Mexico. Univ. Nal. Autón. México. Inst. Geol. Rev. Mex. Ciencias Geol. 14: 84-90.
- _____. y Carranza-Castañeda, O. 1981. Edentados pliocénicos de la región central de México. Anais II Congr. Latino-Americano Paleont. Porto Alegre (Brasil). 2: 683-691.
- _____. y _____. 1986. Descripción de un milodóntido del Blancano temprano de la Mesa Central de México. Univ. Nal. Autón. México. Inst. Geol. Rev. 6: 193-203.
- Mooser, O. 1958. Una cebrá fósil de la Mesa Central de México. Univ. Nal. Autón. México. Inst. Biol. Anales. 28: 359-363.
- _____. 1959. Un équido fósil del género *Neohipparion* de la Mesa Central de México. Univ. Nal. Autón. México. Inst. Biol. Anales. 30: 375-388.
- _____. 1963. *Neohipparion monias* n. sp., équido fósil de la Mesa Central de México. Univ. Nal. Autón. México. Inst. Biol. Anales. 34: 393-395.
- _____. 1964. Una nueva especie de équido del género *Protohippus* del Plioceno medio de la Mesa Central de México. Univ. Nal. Autón. México. Inst. Biol. Anales. 35: 157-158.
- _____. 1973. Pliocene horses of the Ocote Local Fauna, Central Plateau of Mexico. Southwest. Nat. 18: 257-268.

- Morgan, J. y Morgan, N. H. 1995. A new species of *Capromeryx* (Mammalia: Artiodactyla) from the Taunton Local Fauna of Washington, and the correlation with other Blancan faunas of Washington and Idaho. *Journ. Vert. Paleont.* 15: 160-170.
- Novacek, M. J. y Norell, M. 1982. Fossils, phylogeny, and taxonomic rates of evolution. *Syst. Zool.* 31: 366-375.
- _____, Ferrusquía-Villafranca, I., Flynn, J. J., Wyss, A. R. y Norell, M. 1991. Wasatchian (early Eocene) mammals and other vertebrates from Baja California, México: the Lomas Las Tetas de Cabra Fauna. *Am. Mus. Nat. Hist. Bull.* 208: 1-88.
- Owen, R. 1848. Description of teeth and portions of jaws of two extinct anthracotherioid quadrupeds discovered by the Marchioness of Hasting in the Eocene deposits of the Island of Wright. *Geol. Soc. London Quat. Journ.* 4: 103-141.
- Patton, T. H. y Taylor, B. E. 1971. The Synthetoceratinae (Mammalia, Tylopoda, Protoceratidae). *Am. Mus. Nat. Hist. Bull.* 145: 119-218.
- Potts, R. y Behrensmeyer, A. K. 1992. Late Cenozoic terrestrial ecosystems. *In:* Behrensmeyer, A. K., Damuth, J. D., DiMichele, W. A., Potts, R., Sues, H-D., y Wing, S. L. Eds. *Terrestrial ecosystems through time*. Chicago Press, Chicago. p. 419-541.
- Prothero, D. R. 1994. Mammal evolution. *In:* Prothero D. R. y Schoch, R. M. Eds. *Major features of vertebrate evolution. Short Courses in Paleontology n° 7*. The Paleontological Society, Knoxville. p. 238-270.
- _____. 1998a. Protoceratidae. *In:* Janis, C. M., Scott, K. M. y Jacobs, L. L. Eds. *Evolution of Tertiary Mammals of North America. V. 1, Carnivores, ungulates and ungulate-like mammals*. Cambridge Univ. Press, New York. p. 431-438.
- _____. 1998b. The chronological, climatic, and paleogeographic background to North American mammalian evolution. *Idem.* p. 9-36.
- Raup, D. M. 1975. Taxonomic survivorship curves and Van Valen's Law. *Paleobiol.* 1: 82-96.
- Reppening, C. A. 1987. Biochronology of the microtine rodents of the United States. *In:* Woodburne, M. O. Ed. *Cenozoic mammals of North America*. Univ. California Press, Los Angeles. p. 236-268.

- Richards, G. D. y McCrossing, M. L. 1991. A new species of *Antilocapra* from the late Quaternary of California. *Geobios*. 24: 62-65.
- Schultz, E. G. 2002. Clarendonian and Hemphillian vertebrate faunas from the Ogallala Formation (Late Miocene-Early Pliocene) of the Texas Panhandle and adjacent Oklahoma. *In*: Burkhalter, R., Czaplewski, N. y Lupia, R. Eds. Field Trip Guide Book. 62nd Ann. Meeting, Society of Vertebrate Paleontol., Norman Oklahoma. p. 35-71.
- Scopoli, G. A. 1777. *Introductio ad historiam naturalem, sistens genera lapidum, plantarum et animalium hactenus detecta, caracteribus essentialibus donata, in tribus divisa, subinde ad leges naturae*. Prague. 506 pp.
- Scott, K. M. y Janis, C. M. 1993. Relationships of the Ruminantia (Artiodactyla) and an analysis of the characters used in ruminant taxonomy. *In*: Szalay, F. S., Novacek, M. J. y Mckenna, M. C. Eds. *Mammal phylogeny; Placentals*. Springer-Verlag, New York. 282-302.
- Simpson, G. G. 1953. *The major features of evolution*. Columbia Univ. Press, New York. 434 pp.
- _____. 1984. *Tempo and mode in evolution*. Columbia Univ. Press, Columbia. 242 pp.
- Skinner, M. F. 1942. The fauna of Papago Springs Cave, Arizona, and a study of *Stockoceros*, with three new antilocaprine from Nebraska and Arizona. *Am. Mus. Nat. Hist. Bull.* 80:143-220.
- Stanley, S. M. 1978. Chronospecies' longevities, the origin of genera, and the punctuational model of evolution. *Paleobiol.* 4: 26-40.
- _____. 1979. *Macroevolution, Pattern and Process*. W. H. Freeman, San Francisco. 575 pp.
- Stirton, R. A. 1939. Cenozoic mammal remains from the San Francisco Bay Region. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. Bull.* 24: 339-410.
- _____. 1967. Relationships of the protoceratid artiodactyls, and a description of a new genus. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* 72: 1-28.
- The Paleobiology Database: J. Alroy, Coordinador del Proyecto. 2000. Proyecto de la National Science Foundation. www.pbdb.org
- Vermeij, G. J. y Herbert, G. S. 2004. Measuring relative abundance in fossil and living assemblages. *Paleobiol.* 30: 1-4.

- Voorhies, M. R. y Corner, R. G. 1986. *Megatylopus(?) cochrani* (Mammalia: Camelidae): a re-evaluation. *Journ. Vert. Paleont.* 6: 65-75.
- W. C. M. C. (World Conservation Monitoring Center). 1992. Global biodiversity: status of the Earth's living resources. Chapman and Hall, New York. 594 pp.
- Webb, S. D. 1965. The Osteology of *Camelops*. Los Angeles County Mus. Nat. Hist. Sci. Bull. 1: 1-54.
- _____. 1973. Pliocene pronghorns of Florida. *Journ. Mammal.* 54: 203-221.
- _____. 1974. Pleistocene llamas of Florida, with a brief review of the Lamini. *In: Pleistocene Mammals of Florida*. Webb, S. D. Ed. Univ. Florida Press, p. 170-213.
- _____. 1977. A history of savanna vertebrates in the New World. I. North America. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 8: 355-380.
- _____. 1981. *Kyptoceras amatorum*, new genus and species from the Pliocene of Florida, the last protoceratid artiodactyl. *Jour. Vert. Paleont.* 1: 357-365.
- _____. 1983. The rise and fall of the late Miocene ungulate fauna in North America. *In: Coevolution*. Matthew, H. N. Ed. Univ. Chicago Press, p. 267-306.
- _____. 1984. Ten million years of mammal extinctions in North America. *In: Martin, P. S. y Klain, R. G. Eds. Quaternary extinctions*. Univ. Arizona Press. Tucson. p. 189-210.
- _____, Beatty, B. L. y Poinar G. 2003. New evidence of Miocene Protoceratidae including a new species from Chiapas, México. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 13: 348-367.
- _____, Hulbert, R. C. y Lambert, W. D. 1995. Climatic implications of large-herbivore distributions in the Miocene of North America. *In: Vrba, E., Denton, G. H., Partridge, T. C. y Burckle, L. H. Eds. Paleoclimate and evolution, with emphasis on Human origins*. Yale Univ. Press. Michigan. p. 91-108.
- Woodburne, M. O. 1987. Principles, classification and recommendations. *In: Woodburne, M. O. Ed. Cenozoic mammals of North America*. Univ. California Press. Los Angeles, p. 9-17.
- Zunino, M. y Zullini, A. 2003. Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución. Fondo de Cultura Económica, México D. F. 359 pp.

Tabla 1. Registro de artiodáctilos en México durante el Eoceno tardío, Mioceno temprano y Mioceno medio.

| TAXA | Eoceno tardío | Oligoceno tardío | Mioceno temprano | | | | Mioceno medio | |
|---|----------------------|------------------|------------------|---------------|----------------------|------------------|----------------|--------------|
| | Rancho Gaitán, Chih. | Simojovel, Chis. | Tubeutama, Son. | Zoyatal, Ags. | Suchilquitongo, Oax. | Simojovel, Chis. | Matatlán, Oax. | Nejapa, Oax. |
| Familia Helohyidae. Gen. & sp. nov. | | ♦ | | | | | | |
| Familia Tayassuidae <i>Dyseohyus</i> cf. <i>D. stirtoni</i> cf. <i>Prosihennops</i> sp. | | | | ♦ | | | | ♦ |
| Familia Agriocoeridae <i>Protoreodon petersoni</i> <i>Agriocoerus maximus</i> | ♦ ♦ | | | | | | | |
| Familia Merycoïdodontidae <i>Bathygenys reevesi</i> <i>Achylomycter middletoni</i> <i>Merycoïdodon dunagani</i> <i>Merychyus elegans</i> <i>Merychyus</i> aff. <i>minimus</i> | ♦ ♦ ♦ ♦ | | | ♦ | ♦ | | | |
| Familia Protoceratidae <i>Paratoceras tedfordi</i> cf. <i>Paratoceras</i> sp. | | | | | | ♦ ♦ ♦ | | |
| Gen. & sp. nov. Familia Camelidae <i>Aguascalientia wilsoni</i> cf. <i>Pliauchenia</i> sp. cf. <i>Procamelus</i> sp. cf. <i>Proiolabis</i> sp. | | | | ♦ | | | | ♦ ♦ ♦ |
| <i>Stenomylus tubutamaensis</i> | | | ♦ | | | | ♦ | ♦ |
| Familia Hypertragulidae <i>Hypertragulus heikeni</i> | ♦ | | | | | | | |
| Familia Leptomerycidae cf. <i>Leptomeryx</i> sp. <i>Pseudoparablastomeryx?</i> sp. | ♦ | | | | | | ♦ | |
| Pecora indet. Familia Antilocapridae <i>Merycodus sabulonis</i> | | | | | | | ♦ | ♦ ♦ |

Tabla 2. Principales localidades del Henfiliano en México portadoras de tilópodos y rumiantes fósiles.

| TAXA | Chihuahua | | | Guanajuato | | Hidalgo | | Jalisco | |
|--|-----------|----------|----------|--------------------|-----------|----------------|----------------------|------------|-------------|
| | Yepómera | Matachic | Basuchil | Rancho el Ocote | Rinconada | La Plegaria | Zietla- Tehuchila | Tecolotlán | Teocaltiche |
| Familia Camelidae | | | | | | | | | |
| cf. <i>Alforjas</i> sp. | | | | ♦ | | | | | |
| <i>Alforjas</i> sp. | | | | | | | | ♦ | |
| <i>Hemiauchenia vera</i> | ♦ | | | ♦ | ♦ | ? | ? | | |
| <i>Hemiauchenia</i> sp. | | | | ♦ | | | | ♦ | |
| <i>Hemiauchenia</i> especie pequeña | ♦ | | | | | | | | |
| cf. <i>Megatylopus mathewi</i> | | | | ♦ | ♦ | | | | |
| <i>Megatylopus?</i> sp. | ♦ | | ♦ | | | | | | |
| Familia Antilocapridae | | | | | | | | | |
| <i>Hexobelomeryx fricki</i> | ♦ | ♦ | | | | | | | |
| cf. <i>Hexobelomeryx fricki</i> | | | | ♦ | | ♦ | ♦ | ♦ | ♦ |
| Gen. & sp. indet. | | | | ♦ | | | | | |

Tabla 3. Principales localidades del Blanco en México portadoras de tilópodos y rumiantes fósiles.

| TAXONES | Baja California Sur | Chihuahua | Michoacán | Guanajuato | |
|-----------------------------|---------------------|-----------|-----------|-------------------|------------------|
| | Las Tunas | Miñaca | Goleta | Arrastra Caballos | Garbani Locality |
| Familia Camelidae | | | | | |
| <i>Hemiauchenia</i> sp. | ♦ | | | | |
| <i>Camelops</i> sp. | ♦ | | ? | | |
| cf. <i>Camelops</i> sp. | | | | ♦ | ♦ |
| Familia Antilocapridae | | | | | |
| <i>Hexobelomeryx fricki</i> | | ♦ | | | |
| Familia Cervidae | | | | | |
| <i>Odocoileus</i> sp. | | ? | | | |

Tabla 4. Ecuaciones de regresión utilizadas para estimar la probable masa corporal de los tilópodos y rumiantes de San Miguel de Allende.

| Ecuaciones propuestas por Janis (1990) | r ² |
|--|----------------|
| Log W = (3.352 * log longitud M ₁ -M ₂) - 0.604 | 0.945 |
| Log W = (3.337 * log longitud del M ₂) + 1.118 | 0.939 |
| Log W = (1.707 * log área del M ₂) + 1.266 | 0.941 |
| Ecuaciones propuestas por Damuth (1990) | |
| Todos los selenodontes | |
| Log W = (3.270 * log longitud M ₁ -M ₂) - 0.80 | 0.920 |
| Selenodontes ramoneadores | |
| Log W = (3.380 * log longitud M ₁ -M ₂) - 0.96 | 0.95 |

Nota: Los valores para las ecuaciones de Janis deben manejarse en centímetros y los de Damuth en milímetros.

Tabla 5. Fechamientos radiométricos de algunas localidades de San Miguel de Allende.

| Localidad | Edad ± 1σ (Ma) |
|-----------|--------------------|
| Gto 2c | 4.8 ± 0.2 |
| Gto 43 | 4.4 ± 0.3 |
| Gto 6 | 3.36 ± 0.04 3.6 |
| Gto 11 | 4.1 ± 0.5 |
| Gto 12 | 3.9 ± 0.3 |

Datos tomados de Kowallis *et al.* (1986: 1998).

Tabla 6. Parámetros métricos de los molariformes inferiores de *Alforjas* sp. y *Hemiauchenia vera*.

| Ejemplar | P ₄ | | M ₁ | | M ₂ | | M ₃ | | Estado de desgaste |
|---------------------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|--------------------|
| | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | |
| <i>H. vera</i> | | | | | | | | | |
| IGCU 12208izq. | 12.5+ | 5.5 | 17.5 | 9.1 | 23.4 | 9.1 | | | ED I |
| IGCU 12208der | 13.0+ | 4 | 17.8 | 10 | 23.4 | 9.2 | | | ED I |
| IGCU 6335 | | | 19 | 9.2 | | | | | ED I |
| IGCU 1044 | | | 19.4 | 9 | | | | | ED I |
| IGCU 12212 | | | 18.7 | 10.4 | | | | | ED I |
| IGCU 4846 | | | | | 27.0* | 11.7 | | | ED I |
| IGCU 10448 | | | | | 25.0 | 10.1 | | | ED I |
| IGCU 575 | | | | | 23.5 | 8.8 | | | ED I |
| IGCU 12213 | | | | | 24.7 | 11.0 | | | ED I |
| IGCU 675 | 15.8 | 6.1 | 18.8 | -- | 24.5 | 11.5 | 28.8 | 10.6 | ED II |
| IGCU 12204 | | | 18 | 8.5 | | | | | ED II |
| IGCU 12209 | | | | | 23.5 | 9.7 | | | ED II |
| IGCU 697 | | | | | 25.8 | 9.6 | | | ED II |
| IGCU 12216 | | | | | | | 28.2 | 9.3 | ED II |
| IGCU 3428 | | | | | | | 27.6 | 9 | ED II |
| IGCU 5314 | | | | | | | 27.2 | 10.5 | ED II |
| IGCU 10003 | | | | | | | 28.7 | 11 | ED III |
| IGCU 12206 ♦ | 15.5 | 6.5* | 20.8 | 14.5 | 27 | 18.2 | 34.7* | 12.6 | ED IV |
| IGCU 12211 | | | 19.6 | 12.4 | | | | | ED IV |
| IGCU 3922 | | | 17.0 | 10.4 | | | | | ED IV |
| IGCU 5316 | | | 18.5 | 11.5 | | | | | ED IV |
| IGCU 5322 | | | 18.8 | 11.4 | | | | | ED IV |
| IGCU 7273 | | | 18.6 | 11.4 | | | | | ED IV |
| IGCU 254 | | | 21.6 | 10.6 | | | | | ED IV |
| IGCU 226 | | | 22 | 12.3 | | | | | ED IV |
| IGCU 688 | | | | | 26.6 | 16.4 | 32.7 | 14.6 | ED IV |
| IGCU 12207 | | | | | 21 | 11 | 28 | 11 | ED IV |
| IGCU 12214 | | | | | | | 27.8 | 11 | ED IV |
| IGCU 12215 | | | | | | | 30 | 12 | ED IV |
| IGCU 5312 | | | | | | | 27.2 | 10.5 | ED IV |
| IGCU 8364 | | | | | | | 28.7 | 11.8 | ED IV |
| IGCU 255 | | | | | | | 27.9 | 10 | ED IV |
| <i>Alforjas</i> sp. | | | | | | | | | |
| IGCU 6049izq | | | 27.0 | 14.0 | | | | | ED I |
| IGCU 6049der | | | 27.5 | 12.0 | | | | | ED I |
| IGCU 8246 | 19 | 8.2 | 27.6 | 17 | 33.2 | 16.4 | | | ED IV |
| IGCU 12201 | | | | | | | 42.8 | 16 | ED IV |

*estilido roto; + en erupción; ♦ M₂ y M₃ abiertos longitudinalmente por la parte media.

Tabla 7. Parámetros métricos de los premolares inferiores deciduos de *Alforjas* y *Hemiauchenia vera*.

| Ejemplar | DP ₃ | | DP ₄ | |
|---------------------|-----------------|---------|-----------------|---------|
| | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura |
| <i>Alforjas</i> sp. | | | | |
| IGCU 6049 izq. | 12.1* | 7.3 | 31.7 | 11.5 |
| IGCU 6049 der. | 14.2 | 7.0 | 31.5 | 11.0 |
| <i>H. vera</i> | | | | |
| IGCU 5317 | | | 25.4 | 9.4 |
| IGCU 8457 | 14.5 | 7.0 | | |

*estilido roto

Tabla 8. Parámetros métricos de los astrágalos de los camélidos lamini del Terciario tardío de San Miguel de Allende.

| Ejemplar | Longitud lateral | Longitud medial | Anchura distal | Lado |
|-------------------------------------|------------------|-----------------|----------------|------------------|
| <i>Alforjas</i> sp. | | | | |
| IGCU 4352 | 63 | 61.6 | 41.8 | Der. rodado |
| IGCU 4514 | 68.1 | 60.8 | 46.2 | Der. |
| IGCU 9418 | 70 | 64 | 48 | Izq. |
| IGCU 7383 | 68 | 60.5 | 47 | Izq. |
| <i>Hemiauchenia vera</i> | | | | |
| IGCU 703 | 57 | 52.4 | 38.3 | Der. roto medial |
| IGCU 12218 | 55 | 51 | 37.2 | Izq. |
| IGCU 745 | 59 | 52.2 | 38.3 | Der. |
| IGCU 3266 | 55.8 | 50.6 | 40.2 | Der. |
| IGCU 753 | 59 | 53.4 | 43 | Der. |
| IGCU 8572 | 57.2 | 51.9 | 38 | Der. |
| IGCU 8780 | 58 | 54.7 | 37.5 | Izq. |
| IGCU 8908 | 59.6 | 52.6 | 40 | Izq. |
| IGCU 10700 | 50.2 roto | 51.8 | 39.5 | Der. |
| IGCU 7512 | 53.3 roto | 50.1 | 38.1 | Izq. |
| <i>Hemiauchenia blancoensis</i> | | | | |
| IGCU 921 | 54 | 47.8 | 39.6 | Izq. |
| IGCU 5660 | 50.7 | 47.3 | 34.6 | Izq. |
| <i>Hemiauchenia especie pequeña</i> | | | | |
| IGCU 12235 | 43.3 | 38.4 | 27.1 | Der. |
| IGCU 3262 | 43.4 | 38.4 | 29 | Der. |
| IGCU 3914 | 42.6 | 37.6 | 28.2 | Der. |
| IGCU 10251 | 43.6 | 40.1 | 29.3 | Der. |
| IGCU 10252 | 45.1 | 41.4 | 29.2 | Der. |
| IGCU 10255 | 43.4 | 39.1 | 27.6 | Der. |
| IGCU 11038 | 44.6 | 41.5 | 30 | Izq. |
| IGCU 1026 | 36.6 roto | 38.2 | 20 roto | Izq. |
| IGCU 5124 | 41.5 roto | 38.2 | 26.6 roto | Izq. |
| <i>Camelops</i> sp. | | | | |
| IGCU 3735 | 74.2 | 63.7 | 49.5 | Izq. |

Tabla 9. Estadística descriptiva de los astrágalos de *Alforjas* sp., *Hemiauchenia vera* y *Hemiauchenia* especie pequeña de San Miguel de Allende.

| Longitud medial <i>Alforjas</i> sp. | | Longitud lateral <i>Alforjas</i> sp. | | Anchura distal <i>Alforjas</i> sp. | |
|--|------------|---|------------|---|------------|
| Media | 61.725 | Media | 67.275 | Media | 45.75 |
| Error típico | 0.79306893 | Error típico | 1.49742835 | Error típico | 1.3671747 |
| Mediana | 61.2 | Mediana | 68.05 | Mediana | 46.6 |
| Desviación estándar | 1.58613787 | Desviación estándar | 2.9948567 | Desviación estándar | 2.7343494 |
| Varianza de la muestra | 2.51583333 | Varianza de la muestra | 8.96916667 | Varianza de la muestra | 7.47666667 |
| Rango | 3.5 | Rango | 7 | Rango | 6.2 |
| Mínimo | 60.5 | Mínimo | 63 | Mínimo | 41.8 |
| Máximo | 64 | Máximo | 70 | Máximo | 48 |
| Longitud medial <i>H. vera</i> | | Longitud lateral <i>H. vera</i> | | Anchura distal <i>H. vera</i> | |
| Media | 52.07 | Media | 57.575 | Media | 39.01 |
| Error típico | 0.4266276 | Error típico | 0.5762409 | Error típico | 0.54740803 |
| Mediana | 52.05 | Mediana | 57.6 | Mediana | 38.3 |
| Desviación estándar | 1.34911494 | Desviación estándar | 1.62985538 | Desviación estándar | 1.7310562 |
| Varianza de la muestra | 1.82011111 | Varianza de la muestra | 2.65642857 | Varianza de la muestra | 2.99655556 |
| Rango | 4.6 | Rango | 4.6 | Rango | 5.8 |
| Mínimo | 50.1 | Mínimo | 55 | Mínimo | 37.2 |
| Máximo | 54.7 | Máximo | 59.6 | Máximo | 43 |
| Longitud medial <i>H. especie pequeña</i> | | Longitud lateral <i>H. especie pequeña</i> | | Anchura distal <i>H. especie pequeña</i> | |
| Media | 39.2111111 | Media | 39.2111111 | Media | 28.6285714 |
| Error típico | 0.48288613 | Error típico | 0.48288613 | Error típico | 0.38957503 |
| Mediana | 38.4 | Mediana | 38.4 | Mediana | 29 |
| Desviación estándar | 1.44865838 | Desviación estándar | 1.44865838 | Desviación estándar | 1.03071866 |
| Varianza de la muestra | 2.09861111 | Varianza de la muestra | 2.09861111 | Varianza de la muestra | 1.06238095 |
| Rango | 3.9 | Rango | 3.9 | Rango | 2.9 |
| Mínimo | 37.6 | Mínimo | 37.6 | Mínimo | 27.1 |
| Máximo | 41.5 | Máximo | 41.5 | Máximo | 30 |

Tabla 10. Pruebas de t suponiendo varianzas iguales realizadas sobre la longitud medial y la anchura distal de los astrágulos de los camélidos lamini de San Miguel de Allende.

| Longitud medial <i>Alforjas</i> sp. vs <i>H. vera</i> | | | Anchura distal <i>Alforjas</i> sp. vs <i>H. vera</i> | | |
|--|-----------------|-----------------------|---|-----------------|-----------------------|
| | <i>Alforjas</i> | <i>H. vera</i> | | <i>Alforjas</i> | <i>H. vera</i> |
| Media | 61.725 | 52.07 | Media | 45.75 | 39.01 |
| Varianza | 2.51583333 | 1.82011111 | Varianza | 7.47666667 | 2.99655556 |
| Observaciones | 4 | 10 | Observaciones | 4 | 10 |
| Varianza agrupada | 1.99404167 | | Varianza agrupada | 4.11658333 | |
| Grados de libertad | 12 | | Grados de libertad | 12 | |
| Estadístico t | 11.5571604 | Si diferencias | Estadístico t | 5.61509901 | Si diferencias |
| P(T<=t) una cola | 3.672E-08 | | P(T<=t) una cola | 5.6692E-05 | |
| Valor crítico de t (una cola) | 1.78228674 | | Valor crítico de t (una cola) | 1.78228674 | |
| P(T<=t) dos colas | 7.3441E-08 | | P(T<=t) dos colas | 0.00011338 | |
| Valor crítico de t (dos colas) | 2.17881279 | | Valor crítico de t (dos colas) | 2.17881279 | |

| Longitud medial <i>Alforjas</i> sp. vs <i>H. blancoensis</i> | | | Anchura distal <i>Alforjas</i> sp. vs <i>H. blancoensis</i> | | |
|---|-----------------|-----------------------|--|-----------------|-----------------------|
| | <i>Alforjas</i> | <i>H. blancoensis</i> | | <i>Alforjas</i> | <i>H. blancoensis</i> |
| Media | 61.725 | 47.55 | Media | 45.75 | 37.1 |
| Varianza | 2.51583333 | 0.125 | Varianza | 7.47666667 | 12.5 |
| Observaciones | 4 | 2 | Observaciones | 4 | 2 |
| Varianza agrupada | 1.918125 | | Varianza agrupada | 8.7325 | |
| Grados de libertad | 4 | | Grados de libertad | 4 | |
| Estadístico t | 11.8182721 | Si diferencias | Estadístico t | 3.37999594 | Si diferencias |
| P(T<=t) una cola | 0.00014671 | | P(T<=t) una cola | 0.01389278 | |
| Valor crítico de t (una cola) | 2.13184649 | | Valor crítico de t (una cola) | 2.13184649 | |
| P(T<=t) dos colas | 0.00029342 | | P(T<=t) dos colas | 0.02778556 | |
| Valor crítico de t (dos colas) | 2.77645086 | | Valor crítico de t (dos colas) | 2.77645086 | |

| Longitud medial <i>Alforjas</i> sp. vs <i>H. especie pequeña</i> | | | Anchura distal <i>Alforjas</i> sp. vs <i>H. especie pequeña</i> | | |
|---|-----------------|-----------------------|--|-----------------|-----------------------|
| | <i>Alforjas</i> | <i>H. pequeña</i> | | <i>Alforjas</i> | <i>H. pequeña</i> |
| Media | 61.725 | 39.2111111 | Media | 45.75 | 28.6285714 |
| Varianza | 2.51583333 | 2.09861111 | Varianza | 7.47666667 | 1.06238095 |
| Observaciones | 4 | 9 | Observaciones | 4 | 7 |
| Varianza agrupada | 2.21239899 | | Varianza agrupada | 3.20047619 | |
| Grados de libertad | 11 | | Grados de libertad | 9 | |
| Estadístico t | 25.1882716 | Si diferencias | Estadístico t | 15.2691679 | Si diferencias |
| P(T<=t) una cola | 2.223E-11 | | P(T<=t) una cola | 4.8327E-08 | |
| Valor crítico de t (una cola) | 1.79588369 | | Valor crítico de t (una cola) | 1.83311386 | |
| P(T<=t) dos colas | 4.4459E-11 | | P(T<=t) dos colas | 9.6655E-08 | |
| Valor crítico de t (dos colas) | 2.20098627 | | Valor crítico de t (dos colas) | 2.26215889 | |

Tabla 10. Pruebas de t suponiendo varianzas iguales realizadas sobre la longitud medial y la anchura distal de los astrágalos de los camélidos lamini de San Miguel de Allende (continuación).

| Longitud medial <i>H. vera</i> vs <i>H. especie pequeña</i> | | | Anchura distal <i>H. vera</i> vs <i>H. especie pequeña</i> | | |
|--|----------------|-----------------------|---|----------------|-----------------------|
| | <i>H. vera</i> | <i>H. pequeña</i> | | <i>H. vera</i> | <i>H. pequeña</i> |
| Media | 52.07 | 39.2111111 | Media | 39.01 | 28.6285714 |
| Varianza | 1.82011111 | 2.09861111 | Varianza | 2.99655556 | 1.06238095 |
| Observaciones | 10 | 9 | Observaciones | 10 | 7 |
| Varianza agrupada | 1.95116993 | | Varianza agrupada | 2.22288571 | |
| Grados de libertad | 17 | | Grados de libertad | 15 | |
| Estadístico t | 20.0355076 | Si diferencias | Estadístico t | 14.1293802 | Si diferencias |
| P(T<=t) una cola | 1.4536E-13 | | P(T<=t) una cola | 2.2507E-10 | |
| Valor crítico de t (una cola) | 1.73960643 | | Valor crítico de t (una cola) | 1.75305104 | |
| P(T<=t) dos colas | 2.9072E-13 | | P(T<=t) dos colas | 4.5015E-10 | |
| Valor crítico de t (dos colas) | 2.10981852 | | Valor crítico de t (dos colas) | 2.13145086 | |

| Longitud medial <i>H. vera</i> vs <i>H. blancoensis</i> | | | Longitud medial <i>H. blancoensis</i> vs <i>H. pequeña</i> | | |
|--|----------------|-----------------------|---|-----------------------|-----------------------|
| | <i>H. vera</i> | <i>H. blancoensis</i> | | <i>H. blancoensis</i> | <i>H. pequeña</i> |
| Media | 52.07 | 47.55 | Media | 47.55 | 39.2111111 |
| Varianza | 1.82011111 | 0.125 | Varianza | 0.125 | 2.09861111 |
| Observaciones | 10 | 2 | Observaciones | 2 | 9 |
| Varianza agrupada | 1.6506 | | Varianza agrupada | 1.87932099 | |
| Grados de libertad | 10 | | Grados de libertad | 9 | |
| Estadístico t | 4.54194519 | Si diferencias | Estadístico t | 7.78121858 | Si diferencias |
| P(T<=t) una cola | 0.00053575 | | P(T<=t) una cola | 1.3802E-05 | |
| Valor crítico de t (una cola) | 1.81246151 | | Valor crítico de t (una cola) | 1.83311386 | |
| P(T<=t) dos colas | 0.00107149 | | P(T<=t) dos colas | 2.7605E-05 | |
| Valor crítico de t (dos colas) | 2.22813924 | | Valor crítico de t (dos colas) | 2.26215889 | |

Tabla 11. Parámetros métricos de las falanges de los camélidos lamini del Terciario tardío de San Miguel de Allende.

| Ejemplar. | Longitud | Anchura proximal | Altura proximal | Anchura distal |
|-------------------------------------|----------|------------------|-----------------|----------------|
| <i>Alforjas sp.</i> | | | | |
| IGCU 5493 | 109.2 | 33.3 | 32.1 | 27.6 |
| IGCU 6898 | 103.8 | 35.5 | 31.7 | 29.3 |
| IGCU 7636 | 108.2 | 36.8 | 33 | 29.3 |
| IGCU 8068 | 108.5 | 36 | 33 | 28.7 |
| IGCU 10165 | 110.5 | 35 | 34.7 | 31 |
| IGCU 6086 | X | X | X | 27.9 |
| IGCU 3005 | X | X | X | 27.2 |
| IGCU 9129 | X | X | X | 29 |
| IGCU 4487 | 106.5 | X | 31.9 | 27.8 |
| IGCU 2816 | X | X | X | 27.3 |
| <i>Hemiauchenia vera</i> | | | | |
| <u>Falanges manuales</u> | | | | |
| IGCU 10614 | 90.3 | 24.9 | 24 | 20.4 |
| IGCU 12219 | 81 | 21.1 | 18.5 | 22.3 |
| IGCU 10733 | 77.7 | 20 | 21.5 | 17.8 |
| IGCU 10179 | 77 | X | 21 | 18.1 |
| <u>Falanges podiales</u> | | | | |
| IGCU 10723 | 107 | 28 | 29.2 | 23.1 |
| IGCU 12220 | 102.7 | 29.1 | 28.6 | 25 |
| IGCU 3602 | 103.5 | 29.7 | 30 | 24 |
| IGCU 3515 | 114.2 | 29.5 | 31 | 25.6 |
| IGCU 12221 | 100.6 | 30 | 29.3 | 24.9 |
| IGCU 7546 | 101.2 | 30.5 | 31.5 | 25.2 |
| IGCU 8896 | 103.6 | 29.7 | 30.5 | 24.7 |
| IGCU 9398 | 110.3 | 30.1 | 33.7 | 25.8 |
| IGCU 11290 | 106.5 | 29 | 27 | 24 |
| IGCU 9568 | X | 27.7 | 28.7 | X |
| IGCU 3517 | X | X | X | 25.2 |
| <i>Hemiauchenia blancoensis</i> | | | | |
| <u>Falanges I</u> | | | | |
| IGCU 4467 | 103 | 27.1 | 28.4 | 24 |
| IGCU 12232 | 101 | 27.6 | 28.7 | 24 |
| <u>Falanges II</u> | | | | |
| IGCU 4018 | 46.4 | 25 | 23 | 18.5 |
| <i>Hemiauchenia especie pequeña</i> | | | | |
| IGCU 5350 | 64.1 | 18.6 | 18 | 15.4 |
| IGCU 10174 | 63.8 | 18.4 | 18.3 | 15.1 |
| IGCU 12236 | 61.6 | 15.9 | 17 | 14 |
| IGCU 11220 | 63 | 16.5 | 18.5 | 15 |
| IGCU 5129 | 63 | 19 | 18.1 | 15.2 |
| <i>Blancocamelus meadei</i> | | | | |
| IGCU 5850 | 137 | 37.2 | 39.3 | 33 |

Tabla 12. Estadística descriptiva de las falanges I de *Alforjas* sp., *Hemiauchenia vera* y *Hemiauchenia* especie pequeña de San Miguel de Allende.

| Longitud <i>Alforjas</i> sp. | | Anchura proximal <i>Alforjas</i> sp. | | Altura proximal <i>Alforjas</i> sp. | | Anchura distal <i>Alforjas</i> sp. | |
|---|------------|---|------------|--|------------|---|------------|
| Media | 107.783333 | Media | 35.32 | Media | 32.7333333 | Media | 28.51 |
| Error típico | 0.95896356 | Error típico | 0.58600341 | Error típico | 0.45362736 | Error típico | 0.37429935 |
| Mediana | 108.35 | Mediana | 35.5 | Mediana | 32.55 | Mediana | 28.3 |
| Desviación estándar | 2.34897141 | Desviación estándar | 1.31034347 | Desviación estándar | 1.11115555 | Desviación estándar | 1.18363846 |
| Varianza de la muestra | 5.51766667 | Varianza de la muestra | 1.717 | Varianza de la muestra | 1.23466667 | Varianza de la muestra | 1.401 |
| Rango | 6.7 | Rango | 3.5 | Rango | 3 | Rango | 3.8 |
| Mínimo | 103.8 | Mínimo | 33.3 | Mínimo | 31.7 | Mínimo | 27.2 |
| Máximo | 110.5 | Máximo | 36.8 | Máximo | 34.7 | Máximo | 31 |
| Longitud podiales <i>H. vera</i> | | Anchura proximal podiales <i>H. vera</i> | | Altura proximal podiales <i>H. vera</i> | | Anchura distal podiales <i>H. vera</i> | |
| Media | 105.511111 | Media | 29.33 | Media | 29.95 | Media | 24.75 |
| Error típico | 1.49038068 | Error típico | 0.28481963 | Error típico | 0.58637303 | Error típico | 0.26172505 |
| Mediana | 103.6 | Mediana | 29.6 | Mediana | 29.65 | Mediana | 24.95 |
| Desviación estándar | 4.47114204 | Desviación estándar | 0.90067876 | Desviación estándar | 1.85427434 | Desviación estándar | 0.82764727 |
| Varianza de la muestra | 19.9911111 | Varianza de la muestra | 0.81122222 | Varianza de la muestra | 3.43833333 | Varianza de la muestra | 0.685 |
| Rango | 13.6 | Rango | 2.8 | Rango | 6.7 | Rango | 2.7 |
| Mínimo | 100.6 | Mínimo | 27.7 | Mínimo | 27 | Mínimo | 23.1 |
| Máximo | 114.2 | Máximo | 30.5 | Máximo | 33.7 | Máximo | 25.8 |
| Longitud manuales <i>H. vera</i> | | Anchura proximal manuales <i>H. vera</i> | | Altura proximal manuales <i>H. vera</i> | | Anchura distal manuales <i>H. vera</i> | |
| Media | 81.5 | Media | 22 | Media | 21.25 | Media | 19.65 |
| Error típico | 3.06022875 | Error típico | 1.48436294 | Error típico | 1.12731244 | Error típico | 1.05711873 |
| Mediana | 79.35 | Mediana | 21.1 | Mediana | 21.25 | Mediana | 19.25 |
| Desviación estándar | 6.1204575 | Desviación estándar | 2.57099203 | Desviación estándar | 2.25462488 | Desviación estándar | 2.11423745 |
| Varianza de la muestra | 37.46 | Varianza de la muestra | 6.61 | Varianza de la muestra | 5.08333333 | Varianza de la muestra | 4.47 |
| Rango | 13.3 | Rango | 4.9 | Rango | 5.5 | Rango | 4.5 |
| Mínimo | 77 | Mínimo | 20 | Mínimo | 18.5 | Mínimo | 17.8 |
| Máximo | 90.3 | Máximo | 24.9 | Máximo | 24 | Máximo | 22.3 |
| Longitud <i>H. especie pequeña</i> | | Anchura proximal <i>H. especie pequeña</i> | | Altura proximal <i>H. especie pequeña</i> | | Anchura distal <i>H. especie pequeña</i> | |
| Media | 63.1 | Media | 17.68 | Media | 17.98 | Media | 14.94 |
| Error típico | 0.43358967 | Error típico | 0.61919302 | Error típico | 0.2596151 | Error típico | 0.24413111 |
| Mediana | 63 | Mediana | 18.4 | Mediana | 18.1 | Mediana | 15.1 |
| Desviación estándar | 0.96953597 | Desviación estándar | 1.38455769 | Desviación estándar | 0.58051701 | Desviación estándar | 0.54589376 |
| Varianza de la muestra | 0.94 | Varianza de la muestra | 1.917 | Varianza de la muestra | 0.337 | Varianza de la muestra | 0.298 |
| Rango | 2.5 | Rango | 3.1 | Rango | 1.5 | Rango | 1.4 |
| Mínimo | 61.6 | Mínimo | 15.9 | Mínimo | 17 | Mínimo | 14 |
| Máximo | 64.1 | Máximo | 19 | Máximo | 18.5 | Máximo | 15.4 |

Tabla 13. Pruebas de t suponiendo varianzas iguales realizadas sobre la longitud, anchura proximal, altura proximal y anchura distal de las falanges I de los camélidos lamini de San Miguel de Allende.

| Longitud <i>Alforjas</i> sp. vs <i>H. vera</i> | | | Altura proximal <i>Alforjas</i> sp. vs <i>H. vera</i> | | | Anchura proximal <i>Alforjas</i> sp. vs <i>H. vera</i> | | |
|---|-----------------|-----------------------|--|-----------------|-----------------------|---|-----------------|-----------------------|
| | <i>Alforjas</i> | <i>H. vera</i> | | <i>Alforjas</i> | <i>H. vera</i> | | <i>Alforjas</i> | <i>H. vera</i> |
| Media | 107.783333 | 105.511111 | Media | 32.7333333 | 29.95 | Media | 35.32 | 29.33 |
| Varianza | 5.51766667 | 19.9911111 | Varianza | 1.23466667 | 3.43833333 | Varianza | 1.717 | 0.81122222 |
| Observaciones | 6 | 9 | Observaciones | 6 | 10 | Observaciones | 5 | 10 |
| Varianza agrupada | 14.4244017 | | Varianza agrupada | 2.65130952 | | Varianza agrupada | 1.0899230 | |
| Grados de libertad | 13 | | Grados de libertad | 14 | | Grados de libertad | 8 | |
| Estadístico t | 1.13514973 | No diferencias | Estadístico t | 3.31017259 | Si diferencias | Estadístico t | 10.475343 | Si diferencias |
| P(T<=t) una cola | 0.1384045 | | P(T<=t) una cola | 0.00257842 | | P(T<=t) una cola | 5.235E-08 | |
| Valor crítico de t (una cola) | 1.7709317 | | Valor crítico de t (una cola) | 1.76130925 | | Valor crítico de t (una cola) | 1.7709317 | |
| P(T<=t) dos colas | 0.276809 | | P(T<=t) dos colas | 0.00515684 | | P(T<=t) dos colas | 1.047E-07 | |
| Valor crítico de t (dos colas) | 2.16036824 | | Valor crítico de t (dos colas) | 2.1447886 | | Valor crítico de t (dos colas) | 2.1603682 | 4 |

| Anchura distal <i>Alforjas</i> sp. vs <i>H. vera</i> | | | Longitud <i>Alforjas</i> sp. vs <i>H. blancoensis</i> | | | Altura proximal <i>Alforjas</i> sp. vs <i>H. blancoensis</i> | | |
|---|-----------------|-----------------------|--|-----------------|-----------------------|---|-----------------|-----------------------|
| | <i>Alforjas</i> | <i>H. vera</i> | | <i>Alforjas</i> | <i>H. blancoensis</i> | | <i>Alforjas</i> | <i>H. blancoensis</i> |
| Media | 28.51 | 24.75 | Media | 107.78333 | 102 | Media | 32.733333 | 28.55 |
| Varianza | 1.401 | 0.685 | Varianza | 5.51766666 | 2 | Varianza | 1.23466666 | 0.045 |
| Observaciones | 10 | 10 | Observaciones | 6 | 2 | Observaciones | 6 | 2 |
| Varianza agrupada | 1.043 | | Varianza agrupada | 4.9313888 | | Varianza agrupada | 1.0363888 | |
| Grados de libertad | 18 | | Grados de libertad | 6 | | Grados de libertad | 6 | |
| Estadístico t | 8.23248016 | Si diferencias | Estadístico t | 3.1896220 | Si diferencias | Estadístico t | 5.0327658 | Si diferencias |
| P(T<=t) una cola | 8.1292E-08 | | P(T<=t) una cola | 0.0094226 | | P(T<=t) una cola | 0.0011869 | |
| Valor crítico de t (una cola) | 1.73406306 | | Valor crítico de t (una cola) | 1.9431809 | | Valor crítico de t (una cola) | 1.9431809 | |
| P(T<=t) dos colas | 1.6258E-07 | | P(T<=t) dos colas | 0.0188453 | | P(T<=t) dos colas | 0.0023738 | |
| Valor crítico de t (dos colas) | 2.10092367 | | Valor crítico de t (dos colas) | 2.4469136 | | Valor crítico de t (dos colas) | 2.4469136 | |

Tabla 13. Pruebas de t suponiendo varianzas iguales realizadas sobre la longitud, anchura proximal, altura proximal y anchura distal de las falanges I de los camélidos lamini de San Miguel de Allende (continuación).

| Anchura proximal <i>Alforjas</i> sp. vs <i>H. blancoensis</i> | | | Anchura Distal <i>Alforjas</i> sp. vs <i>H. blancoensis</i> | | | Longitud manuales <i>H. vera</i> vs <i>H. pequeña</i> | | |
|--|-----------------|-----------------------|--|-----------------|-----------------------|--|----------------|-----------------------|
| | <i>Alforjas</i> | <i>H. blancoensis</i> | | <i>Alforjas</i> | <i>H. blancoensis</i> | | <i>H. vera</i> | <i>H. pequeña</i> |
| Media | 35.32 | 27.35 | Media | 28.51 | 24 | Media | 81.5 | 63.125 |
| Varianza | 1.717 | 0.125 | Varianza | 1.401 | 0 | Varianza | 37.46 | 1.24916667 |
| Observaciones | 5 | 2 | Observaciones | 10 | 2 | Observaciones | 4 | 4 |
| Varianza agrupada | 1.3986 | | Varianza agrupada | 1.2609 | | Varianza agrupada | 19.35458 | |
| Grados de libertad | 5 | | Grados de libertad | 10 | | Grados de libertad | 6 | |
| Estadístico t | 8.054944 | Si diferencias | Estadístico t | 5.185141 | Si diferencias | Estadístico t | 5.906775 | Si diferencias |
| P(T<=t) una cola | 0.000238 | | P(T<=t) una cola | 0.000205 | | P(T<=t) una cola | 0.000523 | |
| Valor crítico de t (una cola) | 2.015049 | | Valor crítico de t (una cola) | 1.812461 | | Valor crítico de t (una cola) | 1.943180 | |
| P(T<=t) dos colas | 0.000477 | | P(T<=t) dos colas | 0.000410 | | P(T<=t) dos colas | 0.001046 | |
| Valor crítico de t (dos colas) | 2.570577 | | Valor crítico de t (dos colas) | 2.228139 | | Valor crítico de t (dos colas) | 2.446913 | |

| Anchura proximal manuales <i>H. vera</i> vs <i>H. pequeña</i> | | | Longitud <i>H. pequeña</i> vs podiales <i>H. vera</i> | | | Anchura proximal <i>H. pequeña</i> vs <i>H. vera</i> | | |
|--|----------------|-----------------------|--|-------------------|-----------------------|---|-------------------|-----------------------|
| | <i>H. vera</i> | <i>H. pequeña</i> | | <i>H. pequeña</i> | <i>H. vera</i> | | <i>H. pequeña</i> | <i>H. vera</i> |
| Media | 22 | 17.68 | Media | 63.1 | 105.511111 | Media | 17.68 | 29.33 |
| Varianza | 6.61 | 1.917 | Varianza | 0.94 | 19.991111 | Varianza | 1.917 | 0.81122222 |
| Observaciones | 3 | 5 | Observaciones | 5 | 9 | Observaciones | 5 | 10 |
| Varianza agrupada | 3.481333 | | Varianza agrupada | 13.640740 | | Varianza agrupada | 1.1514615 | |
| Grados de libertad | 6 | | Grados de libertad | 12 | | Grados de libertad | 13 | |
| Estadístico t | 3.170381 | Si diferencias | Estadístico t | 20.587466 | Si diferencias | Estadístico t | -19.82168 | Si diferencias |
| P(T<=t) una cola | 0.009654 | | P(T<=t) una cola | 4.9725E-1 | | P(T<=t) una cola | 2.1263E-1 | |
| Valor crítico de t (una cola) | 1.943180 | | Valor crítico de t (una cola) | 1.7822867 | | Valor crítico de t (una cola) | 1.7709317 | |
| P(T<=t) dos colas | 0.019309 | | P(T<=t) dos colas | 9.9449E-1 | | P(T<=t) dos colas | 4.2526E-1 | |
| Valor crítico de t (dos colas) | 2.446913 | | Valor crítico de t (dos colas) | 2.1788127 | | Valor crítico de t (dos colas) | 2.1603682 | |

Tabla 13. Pruebas de t suponiendo varianzas iguales realizadas sobre la longitud, y anchura proximal de las falanges I de los camélidos lamini de San Miguel de Allende (continuación).

| Longitud <i>H. pequeña</i> vs <i>H. blancoensis</i> | | | Anchura proximal <i>H. pequeña</i> vs <i>H. blancoensis</i> | | |
|--|-------------------|-----------------------|--|-------------------|-----------------------|
| | <i>H. pequeña</i> | <i>H. blancoensis</i> | | <i>H. pequeña</i> | <i>H. blancoensis</i> |
| Media | 63.1 | 102 | Media | 17.68 | 27.35 |
| Varianza | 0.94 | 2 | Varianza | 1.917 | 0.125 |
| Observaciones | 5 | 2 | Observaciones | 5 | 2 |
| Varianza agrupada | 1.152 | | Varianza agrupada | 1.5586 | |
| Diferencia hipotética de las medias | 0 | | Diferencia hipotética de las medias | 0 | |
| Grados de libertad | 5 | | Grados de libertad | 5 | |
| Estadístico t | -43.318593 | Si diferencias | Estadístico t | -9.25784954 | Si diferencias |
| P(T<=t) una cola | 6.1862E-08 | | P(T<=t) una cola | 0.00012357 | |
| Valor crítico de t (una cola) | 2.01504918 | | Valor crítico de t (una cola) | 2.01504918 | |
| P(T<=t) dos colas | 1.2372E-07 | | P(T<=t) dos colas | 0.00024714 | |
| Valor crítico de t (dos colas) | 2.57057764 | | Valor crítico de t (dos colas) | 2.57057764 | |

Tabla 14. Parámetros métricos de los metapodiales de los camélidos lamini del Terciario tardío de San Miguel de Allende.

| Ejemplar | Longitud | Anchura proximal | Altura proximal | Anchura distal | Lado |
|--|------------|------------------|-----------------|-----------------|-------|
| <i>Alforjas</i> sp. | | | | | |
| <u>Metacarpales</u> | | | | | |
| IGCU 412 A | 300 roto | 69 | 40 roto | X | Izq. |
| IGCU 12202 | 350 roto | 67.7 | 41 | X | Der. |
| IGCU 12203 | X | 65.8 | 38.7 | X | Izq. |
| Media | | 67.2 | | | |
| <u>Metatarsales</u> | | | | | |
| IGCU 4762 | 320 roto | 65 | 49.4 | X | Izq. |
| IGCU 7836 | 400 | 67.1 | 51 | 82.1 estimado | Izq. |
| <i>Hemiauchenia</i> especie pequeña | | | | | |
| <u>Metacarpales</u> | | | | | |
| IGCU 5402 | 300 | 35 | 26 | 41.4 | Der. |
| IGCU 11284 | 290.3 | 44 | 28.4 | X | Izq. |
| IGCU 430 | X | 33.1 | 24.4 | X | Der. |
| IGCU 7591 | X | X | X | 47.2 | X |
| IGCU 9439 | X | X | X | 44.5 | X |
| Media | | 37.3 | | | |
| <u>Metatarsales</u> | | | | | |
| IGCU 6993 | 280.5 | 35.2 | 30.4 | 42.8 | Izq. |
| IGCU 9562 | 300 | 33.6 | 31.3 | 38.5 roto | Izq. |
| IGCU 4838 | X | 34.6 | 31.3 | X | Der. |
| IGCU 11256 | X | X | X | 44 | X |
| Media | | 34.4 | | | |
| <i>H. vera</i> | | | | | |
| <u>Metacarpales</u> | | | | | |
| IGCU 3583 | 490 | 52.9 | 37.7 | 58.2 roto | Der. |
| IGCU 8271 | 430 | 62.3 | 40.5 | 76.9 | Izq. |
| IGCU 2622 | 430.1 roto | 53.3 | 44.3 | X | Izq. |
| IGCU 2822 | 370 roto | 60.5 | 38.3 | X | Der. |
| IGCU 6994 | 330.9 roto | 62.5 | 43.5 | X | Der. |
| IGCU 12222 | 260.3 roto | 56.4 | 42.7 | X | Der. |
| IGCU 9224 | 290.9 roto | 56 | 39 | X | Izq. |
| IGCU 412 B | X | 55.6 | 38 | X | Izq. |
| IGCU 12225 | X | X | X | 77 | X |
| IGCU 3586 | X | X | X | 78.6 | X |
| IGCU 3585 | X | X | X | 65.5 | X |
| IGCU 12223 | X | X | X | 67.6 | X |
| IGCU 12224 | X | X | X | 65.5 | X |
| Media | | 57.3 | | | |
| <u>Metatarsales</u> | | | | | |
| IGCU 919 | 500.4 | X | 50 | 53.4 erosionado | Der. |
| IGCU 472 | 400.9 | 50.4 roto | roto ventral | 59.3 | Izq.? |
| IGCU 12226 | 400.7 | 48.8 | X | 59 | Der. |
| IGCU 7557 | X | X | X | 59.6 | X |

Tabla 15. Parámetros métricos de los molariformes superiores de *Hemiauchenia vera*.

| Ejemplar | P ³ | | P ⁴ | | M ¹ | | M ² | | M ³ | | Estado de desgaste |
|-------------------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|--------------------|
| | Longitud | Anchura | |
| IGCU 10766 | | | | | | | 27.7 | 15.5 | | | ED 0 |
| IGCU 7343 | | | | | 23.3 | 12.4 | | | | | ED 0 |
| IGCU 9459 | | | | | 22 | 13 | | | | | ED 0 |
| IGCU 10058 | | | | | | | 25.3 | 12.3 | | | ED 0 |
| IGCU 1023 | | | | | | | 24.7 | 13.9 | | | ED I |
| IGCU 4129 | | | | | 20.5 | 15 | | | | | ED II |
| IGCU 11243 | | | | | 20.3 | 15.3 | | | | | ED II |
| IGCU 3425 | | | | | | | 26 | 17.8 | | | ED II |
| IGCU 6380 | | | | | | | 26.9 | 15.8 | | | ED II |
| IGCU 3521 | | | | | | | 26.8 | 16.6 | | | ED II |
| IGCU 10057 | | | | | | | | | 23 | 16 | ED II |
| IGCU 12217 | | | | | 21.4 | 14.6 | | | | | ED III |
| IGCU 10944 | | | | | 20.2 | 18.3 | | | | | ED III |
| IGCU 7112 | | | | | | | 26 | 19.4 | | | ED III |
| IGCU 6451 | | | 16.2 | 13.5 | | | | | | | ED IV |
| IGCU 12205 izq | 11.7 | 6.7 | 12.2 | 12.3 | 15 | 19.3 | 21.6 | 18.6 | 29.1 | 17.8 | ED III- IV |
| IGCU 12205 der | | | | | 15 | 18.7 | 22.6 | 19.2 | 28est | 16.7 | ED III-IV |

Tabla 16. Estadística descriptiva de los molariformes inferiores de *Hemiauchenia vera*.

| Longitud P ₄ | | Anchura P ₄ | | Longitud M ₁ | | Anchura M ₁ | |
|-------------------------|------------|------------------------|---------------|-------------------------|------------|------------------------|------------|
| Media | 14.2 | Media | 5.525 | Media | 19.0733333 | Media | 10.7642857 |
| Error típico | 0.84557673 | Error típico | 0.5482928 | Error típico | 0.36974466 | Error típico | 0.43647025 |
| Mediana | 14.25 | Mediana | 5.8 | Mediana | 18.8 | Mediana | 10.5 |
| Desviación estándar | 1.69115345 | Desviación estándar | 1.09658560997 | Desviación estándar | 1.4320149 | Desviación estándar | 1.63312214 |
| Varianza de la muestra | 2.86 | Varianza de la muestra | 1.2025 | Varianza de la muestra | 2.05066667 | Varianza de la muestra | 2.66708791 |
| Rango | 3.3 | Rango | 2.5 | Rango | 5 | Rango | 6 |
| Mínimo | 12.5 | Mínimo | 4 | Mínimo | 17 | Mínimo | 8.5 |
| Máximo | 15.8 | Máximo | 6.5 | Máximo | 22 | Máximo | 14.5 |
| Longitud M ₂ | | Anchura M ₂ | | Longitud M ₃ | | Anchura M ₃ | |
| Media | 24.6166667 | Media | 11.3583333 | Media | 29.0384615 | Media | 11.0692308 |
| Error típico | 0.51783836 | Error típico | 0.85435234 | Error típico | 0.62074588 | Error típico | 0.40547291 |
| Mediana | 24.6 | Mediana | 10.55 | Mediana | 28.2 | Mediana | 11 |
| Desviación estándar | 1.79384469 | Desviación estándar | 2.95956334 | Desviación estándar | 2.23813109 | Desviación estándar | 1.46195338 |
| Varianza de la muestra | 3.21787879 | Varianza de la muestra | 8.75901515 | Varianza de la muestra | 5.00923077 | Varianza de la muestra | 2.13730769 |
| Rango | 6 | Rango | 9.4 | Rango | 7.5 | Rango | 5.6 |
| Mínimo | 21 | Mínimo | 8.8 | Mínimo | 27.2 | Mínimo | 9 |
| Máximo | 27 | Máximo | 18.2 | Máximo | 34.7 | Máximo | 14.6 |

Tabla 17. Estadística descriptiva de los molares superiores de *Hemiauchenia vera*.

| Longitud del M ¹ | | Anchura del M ¹ | | Longitud M ² | | Anchura M ² | |
|-----------------------------|------------|----------------------------|------------|-------------------------|------------|------------------------|------------|
| Media | 19.7125 | Media | 15.825 | Media | 25.2888889 | Media | 16.5666667 |
| Error típico | 1.09028789 | Error típico | 0.93192389 | Error típico | 0.6758625 | Error típico | 0.81359968 |
| Mediana | 20.4 | Mediana | 15.15 | Mediana | 26 | Mediana | 16.6 |
| Desviación estándar | 3.08379984 | Desviación estándar | 2.63587882 | Desviación estándar | 2.02758751 | Desviación estándar | 2.44079905 |
| Varianza de la muestra | 9.50982143 | Varianza de la muestra | 6.94785714 | Varianza de la muestra | 4.11111111 | Varianza de la muestra | 5.9575 |
| Rango | 8.3 | Rango | 6.9 | Rango | 6.1 | Rango | 7.1 |
| Mínimo | 15 | Mínimo | 12.4 | Mínimo | 21.6 | Mínimo | 12.3 |
| Máximo | 23.3 | Máximo | 19.3 | Máximo | 27.7 | Máximo | 19.4 |

Tabla 18. Parámetros métricos de los molariformes inferiores de *Hemiauchenia blancoensis*.

| Ejemplar | P ₄ | | M ₁ | | M ₂ | | M ₃ | | Estado de desgaste |
|--------------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|--------------------|
| | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | |
| IGCU 11166 | | | 29.4 | 10.7 | | | | | ED-I |
| IGCU 12227 | | | 30 | 10.4 | | | | | ED-I |
| IGCU 11165 | | | 25.5 | 7.4 | | | | | ED-I |
| IGCU 11164 | | | 28 | 12.6 | | | | | ED I |
| IGCU 12229 | | | | | | | 38.4 | 16 | ED III |
| IGCU 12228 | | | | | 30 | 15.8 | | | ED III-IV |
| IGCU 665 | | | 22 | 14.7 | | | | | ED IV-V |
| IGCU6135izq. | 18.7 | 10.3 | 20.9 | 17.7 | 24.2 | 17.9 | 35 | 17.3 | ED IV-V |
| IGCU6135der. | 18.6 | 10.5 | 21.3 | 17.5 | 23 | 18.4 | 36 | 17.9 | ED IV-V |

Tabla 19. Parámetros métricos de los premolares inferiores deciduos de *Hemiauchenia blancoensis*.

| Ejemplar | DP ₃ | | DP ₄ | |
|------------|-----------------|---------|-----------------|---------|
| | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura |
| IGCU 11166 | 15.0 | 7.3 | 31.0 | 10.4 |
| IGCU 12227 | 14.0 | 6.0 | 31.4 | 11.0 |
| IGCU 11165 | | | 27.6 | 8.1 |

Tabla 20. Parámetros métricos de los molariformes superiores de *Hemiauchenia blancoensis*.

| Ejemplar | DP ² | | DP ³ | | DP ⁴ /P ⁴ | | M ¹ | | M ² | | M ³ | | Estado de desgaste |
|-----------------|-----------------|---------|-----------------|---------|---------------------------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|--------------------|
| | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | |
| IGCU 12230 der. | 11.0 | 7.3 | 21.5 | 15.9 | 23.7 | 18.2 | 30.6 | 19.0 | | | | | ED 0 |
| IGCU 12230 izq. | 9.4 | 7.0 | 20.8 | 16.3 | 23.5 | 18.0 | 30.1 | 18.0 | 29.2 | 15.2 | | | ED 0 |
| IGCU 12231 | | | | | | | 26.6 | 14.2 | | | | | ED 0 |
| IGCU 4587 | | | | | 17.5 | 15.7 | | | | | | | ED III |
| IGCU 4034 | | | | | | | 24.3 | 14.6 | | | | | ED III |
| IGCU 5941 | | | | | | | | | 21.5 | 18.7 | | | ED IV |
| IGCU 5942 | | | | | | | | | | | 25.6 | 17.5 | ED IV |

Tabla 21. Estadística descriptiva de los M¹ y M¹ de *Hemiauchenia blancoensis*.

| | Longitud M ₁ | | Anchura M ₁ | | Longitud M ¹ | | Anchura M ¹ | |
|------------------------|-------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|------------------------|-------|
| Media | 25.3 | | Media | 13 | Media | 27.9 | Media | 16.45 |
| Error típico | 1.48388165 | Error típico | 1.45405836 | Error típico | 1.49387639 | Error típico | 1.20381339 | |
| Mediana | 25.5 | Mediana | 12.6 | Mediana | 28.35 | Mediana | 16.3 | |
| Desviación estándar | 3.92598183 | Desviación estándar | 3.84707681 | Desviación estándar | 2.98775278 | Desviación estándar | 2.40762677 | |
| Varianza de la muestra | 15.4133333 | Varianza de la muestra | 14.8 | Varianza de la muestra | 8.92666667 | Varianza de la muestra | 5.79666667 | |
| Rango | 9.1 | Rango | 10.3 | Rango | 6.3 | Rango | 4.8 | |
| Mínimo | 20.9 | Mínimo | 7.4 | Mínimo | 24.3 | Mínimo | 14.2 | |
| Máximo | 30 | Máximo | 17.7 | Máximo | 30.6 | Máximo | 19 | |

Tabla 22. Parámetros métricos de los molariformes superiores de *Hemiauchenia* especie pequeña.

| Ejemplar | M ¹ | | M ³ | | Estado de desgaste |
|-----------|----------------|---------|----------------|---------|--------------------|
| | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | |
| IGCU 3427 | 18 | 12.5 | | | ED III |
| IGCU 942a | 18.2 | 14.8 | | | ED III |
| IGCU 2626 | | | 20 | 12 | ED I |
| IGCU 3424 | | | 20.5 | 12.2 | ED I |
| IGCU 9772 | | | 21 | 13.3 | ED I |
| IGCU 3453 | | | 19.6 | 12.6 | ED II |
| IGCU 9793 | | | 21.3 | 14.6 | ED III |
| IGCU 942b | | | 22 | 15 | ED III |

Tabla 23. Estadística descriptiva del M³ de *Hemiauchenia* especie pequeña.

| Longitud del M ³ | | Anchura del M ³ | |
|-----------------------------|------------|----------------------------|------------|
| Media | 20.7333333 | Media | 13.2833333 |
| Error típico | 0.35932035 | Error típico | 0.51537473 |
| Mediana | 20.75 | Mediana | 12.95 |
| Desviación estándar | 0.8801515 | Desviación estándar | 1.26240511 |
| Varianza de la muestra | 0.77466667 | Varianza de la muestra | 1.59366667 |
| Rango | 2.4 | Rango | 3 |
| Mínimo | 19.6 | Mínimo | 12 |
| Máximo | 22 | Máximo | 15 |

Tabla 24. Parámetros métricos de los molariformes inferiores de *Megatylopus matthewi*.

| Ejemplar | P ₄ | | M ₁ | | M ₂ | | M ₃ | | Estado de desgaste |
|------------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|--------------------|
| | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | |
| IGCU 10680 | 25.8 | 14.8 | | | | | | | ED II |
| IGCU 5320 | 28.4* | 15.0 | | | | | | | ED III |
| IGCU 5321 | | | 44.0 | 22.3 | | | | | ED III-IV |
| IGCU 5327 | | | | | 54.7 | 28.0 | | | ED III-IV |
| IGCU 7837 | | | | | | | 59.5 | 19.8 | ED III-IV |
| IGCU 4224 | | | 21.0** | 35.0+ | 44.5 | 29.6 | 54.4 | 23.8 | ED IV |
| IGCU 3537 | | | 46.3 | 23.6 | | | | | ED IV |
| IGCU 676 | | | | | | | 53.5 | 21.9 | ED IV |
| IGCU 7561 | | | | | | | 59.0 | 27.0+ | ED IV |
| IGCU 12237 | 24.0 | 16.3 | 33.1 | 27.9 | 44.2 | 28.5 | 55.6 | 28 | ED IV |

*estilido roto; ** selene anterior perdido; + selene abierto por la parte media.

Tabla 25. Estadística descriptiva de los molares inferiores de *M. matthewi*.

| | Longitud M ₁ | | Anchura M ₁ | | Longitud M ₂ | | Anchura M ₂ | | Longitud M ₃ | | Anchura M ₃ | |
|------------------------|-------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|------------------------|--|
| Media | 41.1333333 | Media | 24.6 | Media | 47.8 | Media | 28.7 | Media | 56.4 | Media | 23.375 | |
| Error típico | 4.07117237 | Error típico | 1.69213869 | Error típico | 3.45108679 | Error típico | 0.47258156 | Error típico | 1.21284789 | Error típico | 1.74469434 | |
| Mediana | 44 | Mediana | 23.6 | Mediana | 44.5 | Mediana | 28.5 | Mediana | 55.6 | Mediana | 22.85 | |
| Desviación estándar | 7.05147739 | Desviación estándar | 2.93087018 | Desviación estándar | 5.97745765 | Desviación estándar | 0.81853528 | Desviación estándar | 2.71201032 | Desviación estándar | 3.48938868 | |
| Varianza de la muestra | 49.7233333 | Varianza de la muestra | 8.59 | Varianza de la muestra | 35.73 | Varianza de la muestra | 0.67 | Varianza de la muestra | 7.355 | Varianza de la muestra | 12.1758333 | |
| Rango | 13.2 | Rango | 5.6 | Rango | 10.5 | Rango | 1.6 | Rango | 6 | Rango | 8.2 | |
| Mínimo | 33.1 | Mínimo | 22.3 | Mínimo | 44.2 | Mínimo | 28 | Mínimo | 53.5 | Mínimo | 19.8 | |
| Máximo | 46.3 | Máximo | 27.9 | Máximo | 54.7 | Máximo | 29.6 | Máximo | 59.5 | Máximo | 28 | |

Tabla 26. Parámetros métricos molariformes superiores de *Megatylopus matthewi* y *Megatylopus(?)* sp.

| Ejemplar | P ⁴ | | M ¹ | | M ² | | M ³ | | Estado de desgaste |
|----------------------------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|--------------------|
| | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | |
| <i>M. matthewi</i> | | | | | | | | | |
| IGCU 9797 | | | 47.3 | 27.5 | | | | | ED II-III |
| IGCU 8734 | | | 47.2 | 33.0 | | | | | ED III |
| IGCU 5325 | | | 46.3 | 32.5 | | | | | ED III-IV |
| IGCU 5326 | | | | | | | 52.0 | 32.0 | ED III-IV |
| IGCU 9799 | 27.6 | 20.0 | | | | | | | ED IV |
| IGCU 3607 | | | | | 51.2** | 33.5* | | | ED IV |
| IGCU 4452 | | | 42.3 | 43.0+ | 49.0 | 37.4+ | 48.6 | 33.0+ | ED IV |
| IGCU 9798 | | | | | | | 42.7 | 24.0 | ED IV |
| <i>Megatylopus (?)</i> sp. | | | | | | | | | |
| IGCU 6389 | | | 42.5 | 33.0 | | | | | ED IV |

* estilo roto; ** selene anterior parcialmente roto; + selene abierto por la parte media.

Tabla 27. Parámetros métricos de los premolares deciduos de *Megatylopus matthewi* y *Megatylopus (?)* sp.

| Ejemplar | DP ³ | | DP ⁴ | |
|----------------------------|-----------------|---------|-----------------|---------|
| | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura |
| <i>M. matthewi</i> | | | | |
| IGCU 9275 | 38.0* | 22.4 | | |
| IGCU 9316 | 41.0 | 22.4 | 44.5 | 23.0 |
| <i>Megatylopus (?)</i> sp. | | | | |
| IGCU 6586 | 37.0 | 24.0 | 40.5 | 26.4 |

Tabla 28. Parámetros métricos de la dentadura inferior de *Texoceros* sp.

| Ejemplar | P ₂ | | P ₃ | | P ₄ | | M ₁ | | M ₂ | | M ₃ | | Estado de desgaste |
|------------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|--------------------|
| | Longitud | Anchura | |
| IGCU 12238 | 4.31 | 3 | 6.1 | 3.2 | 7.5 | 3.8 | 10 | 5.2 | 11.1 | 5.4 | 15.6 | 5 | ED III-IV |
| IGCU 12239 | | | | | | | | | | | 16.3 | 5.8 | ED III-IV |
| IGCU 12240 | | | | | | | | | 11.3 | 5.6 | | | ED IV |
| IGCU 5633 | | | | | | | 9 | 5.6 | | | | | ED V |

Tabla 29. Parámetros métricos de la dentadura superior de *Texoceros* sp.

| Ejemplar | P ⁴ | | M ¹ | | M ² | | M ³ | | Estado de desgaste |
|------------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|--------------------|
| | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | |
| IGCU 11048 | | | | | 12.3 | 9.0 | | | ED III |
| IGCU 12242 | | | | | 12.3 | 9.3 | | | ED III |
| IGCU 5631 | | | | | 12.3 | 8.7 | | | ED IV |
| IGCU 12241 | | | | | 12 | 9.2 | | | ED IV |
| IGCU 5649 | 5.9 | 5.8 | 9.6 | 7.5 | 11.8 | 9.0 | 12.0 | 7.7 | ED IV |

Tabla 30. Estadística descriptiva del M² de *Texoceros* sp.

| Longitud M ² | | Anchura M ² | |
|-------------------------|------------|------------------------|------------|
| Media | 12.14 | Media | 9.04 |
| Error típico | 0.1029563 | Error típico | 0.1029563 |
| Mediana | 12.3 | Mediana | 9 |
| Desviación estándar | 0.23021729 | Desviación estándar | 0.23021729 |
| Varianza de la muestra | 0.053 | Varianza de la muestra | 0.053 |
| Rango | 0.5 | Rango | 0.6 |
| Mínimo | 11.8 | Mínimo | 8.7 |
| Máximo | 12.3 | Máximo | 9.3 |

Tabla 31. Parámetros métricos de la dentadura superior de *Subantilocapra* sp.

| Ejemplar | DP ² | | DP ³ | | DP ⁴ | | M ¹ | | M ² | | M ³ | | Estado de desgaste |
|------------|-----------------|---------|-----------------|---------|-----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|--------------------|
| | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | |
| IGCU 5943 | 5.2 | 3.5 | 9.2 | 6.3 | 11.2 | 7.4 | | | | | | | ED I |
| IGCU 12243 | | | 7.3* | 6.3 | | | | | | | | | ED I |
| IGCU 5634 | | | 9.5 | 6.4 | | | | | | | | | ED I |
| IGCU 5635 | | | 9.0 | 6.0 | | | | | | | | | ED I |
| IGCU 5625 | | | | | 10.5 | 7.9 | | | | | | | ED I |
| IGCU 5644 | | | | | | | 10.0 | 6.8 | | | | | ED II |
| IGCU 12244 | | | | | | | 10.5 | 7.0 | | | | | ED II |
| IGCU 12245 | | | | | | | | | 10.0 | 8.0 | | | ED II-III |
| IGCU 12246 | | | | | | | | | 11.0 | 7.8 | | | ED III |
| IGCU 5642 | | | | | | | | | 11.0 | 8.3 | | | ED III-IV |
| IGCU 12247 | | | | | | | | | | | 11.7 | 7.8 | ED III-IV |
| IGCU 5624 | | | | | | | | | | | 11.7 | 7.1 | ED IV |

* esmalte roto en la porción posterior.

Tabla 32. Parámetros métricos de la dentadura inferior de *Hexobelomeryx fricki*.

| Ejemplar | P ₃ | | P ₄ | | M ₁ | | M ₂ | | M ₃ | | Estado de desgaste |
|------------|---------------------|---------|----------------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|--------------------|
| | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | Longitud | Anchura | |
| IGCU 12249 | Dp ₃ 8.0 | 3.2 | Dp ₄ 13.7 | 5.5 | 11.7 | 6.0 | 14.5♦ | 6.0 | | | ED I |
| IGCU 5860 | Dp ₃ 6 | 3.2 | Dp ₄ 12.2 | 4.8 | 11.3 | 4.9 | | | | | ED I |
| IGCU 5862 | Dp ₃ 5.9 | 3 | Dp ₄ 12.2 | 4.7 | 10.9 | 4.8 | 14♦ | 3.7 | | | ED I |
| IGCU 5623 | | | | | 11.5 | 5.3 | | | | | ED I |
| IGCU 5645 | | | | | 11.7 | 5 | | | | | ED I |
| IGCU 5863 | | | 5.6* | 4.3 | 10.3 | 5.5 | 12 | 5.7 | 13.7♦ | 4.3 | ED II |
| IGCU 9617 | 6.3 | 2.9 | 8.3 | 3.5 | 11 | 6.5 | 13.3 | 7.4 | 19.1 | 7 | ED III |
| IGCU 12251 | | | | | | | 12.7** | 6.3 | | | ED III |
| IGCU 4208 | | | | | | | 13.1 | 7.2 | | | ED III |
| IGCU 4553 | | | | | | | | | 19.2 | 7 | ED III |
| IGCU 8619 | 5.7 | 2.9 | 7.7 | 4 | 11 | 6.6 | 13.4 | 7.2 | 19.7 | 6.6 | ED IV |
| IGCU 5126 | | | | | | | | | 20.4 | 6.6 | ED IV |
| IGCU 5128 | | | | | | | 12.6 | 6.6 | | | ED IV |
| IGCU 11175 | | | | | | | | | 23.8 | 7.3 | ED IV |
| IGCU 8118 | | | | | | | 13.8 | 6.9 | | | ED IV |
| IGCU 12248 | | | 7.3 | 3.8 | 8.1 | 5.7 | 11.5 | 6.3 | 21 | 7.3 | ED V |
| IGCU 10131 | 5.6 | 2.8 | 6.8 | 4.1 | 8.8 | 6.5 | 12.8 | 7.3 | 21.6 | 7.2 | ED V |
| IGCU 6345 | | | | | 10 | 5.9 | 12.9 | 6.4 | 20.6 | 6.6 | ED V |
| IGCU 11285 | | | | | 8.5 | 6 | 12.4 | 6.6 | 20.4 | 7.2 | ED V |
| IGCU 6694 | 6 | 3.9 | 6.8 | 3.7 | 9.1 | 5.6 | 11.5 | 6.1 | | | ED V |
| IGCU 12250 | | | 7.5 | 3.8 | | | | | | | ED V |
| IGCU 9019 | | | 7 | 3.9 | | | | | | | ED V |
| IGCU 1295 | | | | | | | 11.4*** | 6.8 | | | ED V |
| IGCU 2951 | | | | | | | 12.7 | 6.6 | | | ED V |
| IGCU 5632 | | | | | | | 11.3 | 6 | | | ED V |
| IGCU 10970 | | | | | | | 11.4 | 6.0 | | | ED V |

* roto en la porción anterior. **entostilido roto. ***parastilido y entostilido roto. ♦ en erupción.

Tabla 32. Parámetros métricos de la dentadura inferior de *Hexobelomeryx fricki* (continuación).

| Ejemplar | P ₃ | | P ₄ | | M ₁ | | M ₂ | | M ₃ | | Estado de desgaste |
|------------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|--------------------|
| | Longitud | Anchura | |
| IGCU 6145 | | | | | | | 12.9 | 7 | | | ED V |
| IGCU 6473 | | | | | | | 11.6 | 6.1 | | | ED V |
| IGCU 4895 | | | | | | | | | 21.2 | 6.8 | ED V |
| IGCU 5626 | | | | | | | | | 18.9 | 6.7 | ED V |
| IGCU 5627 | | | | | | | | | 21.9 | 6.2 | ED V |
| IGCU 7202 | | | | | | | | | 22.4 | 6.5 | ED V |
| IGCU 7518 | | | | | | | | | 20.8 | 6.5 | ED V |
| IGCU 8511 | | | | | | | | | 19 | 6.3 | ED V |
| IGCU 10561 | | | | | | | | | 23.3 | 6.8 | ED V |
| IGCU 4733 | | | | | | | 12.7 | 6.4 | | | ED VI |
| IGCU 5419 | | | | | | | 10.6 | 6.8 | 20 | 6.4 | ED VI |
| IGCU 5420 | 3.9* | 2.8 | 5.7 | 5.6 | 9.8 | 6.4 | 10 | 7.7 | 19.4 | 6.8 | ED VI |
| IGCU 10957 | 5 | 3.3 | 6.5 | 3 | 8.2 | 4.9 | 11.2 | 6.6 | 22.7 | 6.8 | ED VI |
| IGCU 5537 | | | | | 9 | 5.7 | | | | | ED VI |
| IGCU 5630 | | | | | | | 11.2 | 6.9 | | | ED VI |
| IGCU 5864 | | | | | | | | | 19.4 | 5.3 | ED VI |
| IGCU 5628 | | | | | | | | | 21 | 6 | ED VI |
| IGCU 6830 | | | | | | | | | 20 | 6.3 | ED VI |

* roto en la porción anterior.

Tabla 33. Estadística descriptiva de los molariformes inferiores de *H. fricki* del Henfiliano de San Miguel de Allende.

| Longitud P ₃ | | Anchura P ₃ | | Longitud P ₄ | | Anchura P ₄ | | Longitud M ₁ | |
|-------------------------|------------|-------------------------|-------------|-------------------------|------------|-------------------------|------------|-------------------------|------------|
| Media | 5.78333333 | Media | 3.16666667 | Media | 7.06666667 | Media | 4.08333333 | Media | 10.2066667 |
| Error típico | 0.18870906 | Error típico | 0.16666667 | Error típico | 0.35465163 | Error típico | 0.31349287 | Error típico | 0.32432592 |
| Mediana | 5.85 | Mediana | 3.05 | Mediana | 7.05 | Mediana | 3.8 | Mediana | 10.3 |
| Desviación estándar | 0.46224092 | Desviación estándar | 0.40824829 | Desviación estándar | 0.86871553 | Desviación estándar | 0.76789756 | Desviación estándar | 1.25610888 |
| Varianza de la muestra | 0.21366667 | Varianza de la muestra | 0.16666667 | Varianza de la muestra | 0.75466667 | Varianza de la muestra | 0.58966667 | Varianza de la muestra | 1.57780952 |
| Rango | 1.3 | Rango | 1.1 | Rango | 2.6 | Rango | 2.1 | Rango | 3.6 |
| Mínimo | 5 | Mínimo | 2.8 | Mínimo | 5.7 | Mínimo | 3.5 | Mínimo | 8.1 |
| Máximo | 6.3 | Máximo | 3.9 | Máximo | 8.3 | Máximo | 5.6 | Máximo | 11.7 |
| Anchura M ₁ | | Longitud M ₂ | | Anchura M ₂ | | Longitud M ₃ | | Anchura M ₃ | |
| Media | 5.72 | Media | 11.78333333 | Media | 6.65833333 | Media | 20.55 | Media | 6.56875 |
| Error típico | 0.14182484 | Error típico | 0.30867099 | Error típico | 0.16853124 | Error típico | 0.32197308 | Error típico | 0.12738353 |
| Mediana | 5.7 | Mediana | 11.75 | Mediana | 6.5 | Mediana | 20.5 | Mediana | 6.55 |
| Desviación estándar | 0.54928525 | Desviación estándar | 1.06926766 | Desviación estándar | 0.58380933 | Desviación estándar | 1.28789234 | Desviación estándar | 0.5095341 |
| Varianza de la muestra | 0.30171429 | Varianza de la muestra | 1.14333333 | Varianza de la muestra | 0.34083333 | Varianza de la muestra | 1.65866667 | Varianza de la muestra | 0.259625 |
| Rango | 1.7 | Rango | 3.3 | Rango | 2 | Rango | 4.4 | Rango | 2 |
| Mínimo | 4.8 | Mínimo | 10 | Mínimo | 5.7 | Mínimo | 18.9 | Mínimo | 5.3 |
| Máximo | 6.5 | Máximo | 13.3 | Máximo | 7.7 | Máximo | 23.3 | Máximo | 7.3 |

Tabla 34. Estadística descriptiva de los molariformes inferiores de *H. fricki* del Blanco temprano de San Miguel de Allende.

| Longitud P ₃ | | Anchura P ₃ | | Longitud P ₄ | | Anchura P ₄ | | Longitud M ₁ | |
|-------------------------|------------|-------------------------|------------|-------------------------|------------|-------------------------|-------------|-------------------------|------------|
| Media | 5.35 | Media | 3.1 | Media | 7.06666667 | Media | 3.63333333 | Media | 9.6 |
| Error típico | 0.35 | Error típico | 0.2 | Error típico | 0.34801022 | Error típico | 0.31797973 | Error típico | 1.4 |
| Mediana | 5.35 | Mediana | 3.1 | Mediana | 7 | Mediana | 3.9 | Mediana | 9.6 |
| Desviación estándar | 0.49497475 | Desviación estándar | 0.28284271 | Desviación estándar | 0.60277138 | Desviación estándar | 0.55075705 | Desviación estándar | 1.97989899 |
| Varianza de la muestra | 0.245 | Varianza de la muestra | 0.08 | Varianza de la muestra | 0.36333333 | Varianza de la muestra | 0.30333333 | Varianza de la muestra | 3.92 |
| Rango | 0.7 | Rango | 0.4 | Rango | 1.2 | Rango | 1 | Rango | 2.8 |
| Mínimo | 5 | Mínimo | 2.9 | Mínimo | 6.5 | Mínimo | 3 | Mínimo | 8.2 |
| Máximo | 5.7 | Máximo | 3.3 | Máximo | 7.7 | Máximo | 4 | Máximo | 11 |
| Anchura M ₁ | | Longitud M ₂ | | Anchura M ₂ | | Longitud M ₃ | | Anchura M ₃ | |
| Media | 5.75 | Media | 12.82 | Media | 6.9 | Media | 21.16666667 | Media | 6.85 |
| Error típico | 0.85 | Error típico | 0.44988888 | Error típico | 0.13416408 | Error típico | 0.72785835 | Error típico | 0.10878113 |
| Mediana | 5.75 | Mediana | 13.1 | Mediana | 6.9 | Mediana | 20.8 | Mediana | 6.8 |
| Desviación estándar | 1.20208153 | Desviación estándar | 1.00598211 | Desviación estándar | 0.3 | Desviación estándar | 1.78288156 | Desviación estándar | 0.26645825 |
| Varianza de la muestra | 1.445 | Varianza de la muestra | 1.012 | Varianza de la muestra | 0.09 | Varianza de la muestra | 3.17866667 | Varianza de la muestra | 0.071 |
| Rango | 1.7 | Rango | 2.6 | Rango | 0.6 | Rango | 4.6 | Rango | 0.7 |
| Mínimo | 4.9 | Mínimo | 11.2 | Mínimo | 6.6 | Mínimo | 19.2 | Mínimo | 6.6 |
| Máximo | 6.6 | Máximo | 13.8 | Máximo | 7.2 | Máximo | 23.8 | Máximo | 7.3 |

Tabla 35. Parámetros métricos de la dentición engastada en las mandíbulas de *Hexobelomeryx fricki*.

| Ejemplar | P ₂ alveolo-M ₃ | P ₃ -M ₃ | P ₄ -M ₃ | M ₁ -M ₃ | Profundidad de la mandíbula al nivel del M ₃ | Estado de desgaste |
|------------|---------------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|---|--------------------|
| | Longitud | Longitud | Longitud | Longitud | | |
| IGCU 5863 | 52.8 | | 41.4 | 35.7 | 32* | ED II |
| IGCU 9617 | 63.8 | 56 | 51.2 | 43.7 | 36.5 | ED III |
| IGCU 8619 | 61.4 | 55.6 | 49.4 | 43 | 37* | ED IV |
| IGCU 12248 | 55 | | 48.3 | 44.2 | 36 | ED V |
| IGCU 10131 | | 55.3 | 50.3 | 44 | 38 | ED V |
| IGCU 6345 | | | | 31.6 | 35 | ED V |
| IGCU 11285 | | | | 40.6 | | ED V |
| IGCU 5420 | | 51.3 | 43.7 | 38 | 30.3 | ED VI |
| IGCU 10957 | | 55.3 | 49 | 43.6 | 34.5 | ED VI |

*estimado.

Tabla 36. Estadística descriptiva de los parámetros métricos de la dentición engastada en las mandíbulas de *Hexobelomeryx fricki*.

| | Longitud P ₂ alv.-M ₃ | | Longitud P ₃ -M ₃ | | Longitud P ₄ -M ₃ | | Longitud M ₁ -M ₃ | |
|------------------------|---|------------------------|---|------------------------|---|------------------------|---|--|
| Media | 58.25 | Media | 54.7 | Media | 47.6142857 | Media | 40.4888889 | |
| Error típico | 2.59791583 | Error típico | 0.85965109 | Error típico | 1.37657764 | Error típico | 1.49326678 | |
| Mediana | 58.2 | Mediana | 55.3 | Mediana | 49 | Mediana | 43 | |
| Desviación estándar | 5.19583166 | Desviación estándar | 1.92223828 | Desviación estándar | 3.64208208 | Desviación estándar | 4.47980034 | |
| Varianza de la muestra | 26.9966667 | Varianza de la muestra | 3.695 | Varianza de la muestra | 13.2647619 | Varianza de la muestra | 20.0686111 | |
| Rango | 11 | Rango | 4.7 | Rango | 9.8 | Rango | 12.6 | |
| Mínimo | 52.8 | Mínimo | 51.3 | Mínimo | 41.4 | Mínimo | 31.6 | |
| Máximo | 63.8 | Máximo | 56 | Máximo | 51.2 | Máximo | 44.2 | |

Tabla 37. Parámetros de la dentadura superior de *Hexobelomeryx fricki*.

| Ejemplar | P ³ | | P ⁴ | | M ¹ | | M ² | | M ³ | | Estado de desgaste |
|------------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|--------------------|
| | Longitud | Anchura | |
| IGCU 4563 | | | | | 13 | 9.4 | | | | | ED II |
| IGCU 5318 | | | | | 12 | 9.3 | | | | | ED II |
| IGCU 12254 | | | | | 10.9 | 8.8 | | | | | ED III |
| IGCU 12255 | | | | | 11 | 8.7 | | | | | ED III |
| IGCU 5504 | | | | | 10.7 | 8.5 | | | | | ED III |
| IGCU 12253 | | | | | | | 15.2 | 10.8 | | | ED III |
| IGCU 4557 | | | | | | | 15 | 11 | | | ED III |
| IGCU 5315 | | | | | | | 15.6 | 10.8 | | | ED III |
| IGCU 8107 | | | | | | | 14.7 | 10.5 | | | ED III |
| IGCU 5125 | | | | | | | | | 16.2 | 9.9 | ED III |
| IGCU 5313 | | | | | | | | | 16.9 | 9.7 | ED III |
| IGCU 8493 | | | | | | | | | 15 | 9.5 | ED III |
| IGCU 8130 | 5.4 | 5 | | | | | | | | | ED IV |
| IGCU 8129 | | | 6.5 | 6.2 | | | | | | | ED IV |
| IGCU 8121 | | | | | 10.9 | 9.1 | | | | | ED IV |
| IGCU 8124 | | | | | 11 | 8.8 | | | | | ED IV |
| IGCU 12257 | | | | | | | 12.8 | 10 | | | ED IV |
| IGCU 12256 | | | | | | | 16 | 11 | | | ED IV |
| IGCU 4207 | | | | | | | 12.9 | 9.7 | | | ED IV |
| IGCU 4615 | | | | | | | 15.8 | 11 | | | ED IV |
| IGCU 10974 | | | | | | | 13 | 9.2 | | | ED IV |
| IGCU 5319 | | | | | | | | | 15.3 | 9.6 | ED IV |
| IGCU 9014 | 5.2 | 4.5 | | | | | | | | | ED V |
| IGCU 9017 | | | 6.4 | 6 | | | | | | | ED V |
| IGCU 2617 | | | | | 9.8 | 9.3 | | | | | ED V |
| IGCU 3529 | | | | | | | 14.3 | 11 | | | ED V |
| IGCU 7328 | | | | | | | 14.3 | 10.7 | | | ED V |

Tabla 37. Parámetros de la dentadura superior de *Hexobelomeryx fricki* (continuación).

| Ejemplar | P ² | | P ³ | | P ⁴ | | M ¹ | | M ² | | M ³ | | Estado de desgaste |
|------------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|--------------------|
| | Longitud | Anchura | |
| IGCU 9770 | | | | | | | | | 14 | 9.8 | | | ED V |
| IGCU 12252 | | | | | | | | | 13.7 | 10 | | | ED V |
| IGCU 5622 | | | | | | | | | | | 18.4 | 9.5 | ED V |
| IGCU5424 | 4.7 | 4 | 5 | 4.7 | 7.9 | 6.9 | | | | | | | ED VI |
| IGCU 5423 | | | | | 7.1 | 6.3 | 8 | 8.6 | 10.9 | 9.8 | | | ED VI |
| IGCU 3514 | | | | | | | 11.5 | 9 | | | | | ED VI |
| IGCU 5646 | | | | | | | 8 | 8.5 | | | | | ED VI |
| IGCU 5647 | | | | | | | 7.1 | 7.6 | | | | | ED VI |
| IGCU 5422 | | | | | | | | | 11.2 | 9.7 | | | ED VI |
| IGCU 5421 | | | | | | | | | | | 17 | 9 | ED VI |
| IGCU 4037 | | | | | | | | | | | 18 | 8.8 | ED VI |
| IGCU 5425 | | | | | | | | | | | 18.4 | 8.6 | ED VI |
| IGCU 9058 | | | | | | | | | | | 16.6 | 8.3 | ED VI |

Tabla 38. Estadística descriptiva de los molares superiores de *H. fricki* del Henfiliano de San Miguel de Allende.

| Longitud M ¹ | | Anchura M ¹ | | Longitud M ² | | Anchura M ² | | Longitud M ³ | | Anchura M ³ | |
|-------------------------|------------|------------------------|------------|-------------------------|------------|------------------------|------------|-------------------------|------------|------------------------|------------|
| Media | 9.8888889 | Media | 8.7 | Media | 13.9 | Media | 10.3166667 | Media | 17.1 | Media | 9.11666667 |
| Error típico | 0.58794474 | Error típico | 0.17159384 | Error típico | 0.48679533 | Error típico | 0.18208944 | Error típico | 0.4802777 | Error típico | 0.23582008 |
| Mediana | 10.7 | Mediana | 8.7 | Mediana | 14.15 | Mediana | 10.35 | Mediana | 16.95 | Mediana | 9.25 |
| Desviación estándar | 1.76383421 | Desviación estándar | 0.51478151 | Desviación estándar | 1.6863085 | Desviación estándar | 0.63077634 | Desviación estándar | 1.17643529 | Desviación estándar | 0.57763887 |
| Varianza de la muestra | 3.11111111 | Varianza de la muestra | 0.265 | Varianza de la muestra | 2.84363636 | Varianza de la muestra | 0.39787879 | Varianza de la muestra | 1.384 | Varianza de la muestra | 0.33366667 |
| Rango | 4.9 | Rango | 1.7 | Rango | 5.1 | Rango | 1.8 | Rango | 3.1 | Rango | 1.4 |
| Mínimo | 7.1 | Mínimo | 7.6 | Mínimo | 10.9 | Mínimo | 9.2 | Mínimo | 15.3 | Mínimo | 8.3 |
| Máximo | 12 | Máximo | 9.3 | Máximo | 16 | Máximo | 11 | Máximo | 18.4 | Máximo | 9.7 |

Tabla 39. Estadística descriptiva de los molares superiores de *H. fricki* del Blancano temprano de San Miguel de Allende.

| Longitud M ¹ | | Anchura M ¹ | | Longitud M ² | | Anchura M ² | | Longitud M ³ | | Anchura M ³ | |
|-------------------------|------------|------------------------|----------|-------------------------|------------|------------------------|------------|-------------------------|------------|------------------------|------------|
| Media | 11.6333333 | Media | 9.1 | Media | 14.2 | Media | 10.4 | Media | 16.4 | Media | 9.4 |
| Error típico | 0.68394282 | Error típico | 0.173205 | Error típico | 0.65574385 | Error típico | 0.37859389 | Error típico | 0.87177979 | Error típico | 0.32145503 |
| Mediana | 11 | Mediana | 9.1 | Mediana | 14.7 | Mediana | 10.5 | Mediana | 16.2 | Mediana | 9.5 |
| Desviación estándar | 1.18462371 | Desviación estándar | 0.3 | Desviación estándar | 1.13578167 | Desviación estándar | 0.65574385 | Desviación estándar | 1.50996689 | Desviación estándar | 0.55677644 |
| Varianza de la muestra | 1.40333333 | Varianza de la muestra | 0.09 | Varianza de la muestra | 1.29 | Varianza de la muestra | 0.43 | Varianza de la muestra | 2.28 | Varianza de la muestra | 0.31 |
| Rango | 2.1 | Rango | 0.6 | Rango | 2.1 | Rango | 1.3 | Rango | 3 | Rango | 1.1 |
| Mínimo | 10.9 | Mínimo | 8.8 | Mínimo | 12.9 | Mínimo | 9.7 | Mínimo | 15 | Mínimo | 8.8 |
| Máximo | 13 | Máximo | 9.4 | Máximo | 15 | Máximo | 11 | Máximo | 18 | Máximo | 9.9 |

Tabla 40. Parámetros métricos de los astrágalos de *Hexobelomeryx fricki* del Terciario tardío de San Miguel de Allende.

| Ejemplar | Longitud lateral | Longitud medial | Anchura distal | Lado |
|------------|------------------|-----------------|----------------|------|
| IGCU 2779 | 27 | 25.9 | 16.5 | Izq. |
| IGCU 751 | 26 | 24 | 15.6 | Der. |
| IGCU 5370 | 25 | 23 | 15.9 | Izq. |
| IGCU 5371 | 26 | 24 | 15.5 | Der. |
| IGCU 8509 | 21 roto | 23.3 | 15.7 | Der. |
| IGCU 12258 | 25.5 | 23.1 | 16.2 | Der. |
| IGCU 12259 | 26.1 | 23.7 | 15.4 | Der. |

Tabla 41. Parámetros métricos de los metacarpales de *Hexobelomeryx fricki* del Terciario tardío de San Miguel de Allende.

| Ejemplar | Longitud | Anchura proximal | Altura proximal | Anchura distal | Lado |
|--------------------------|----------|------------------|-----------------|----------------|------|
| IGCU 8506 | X | X | X | 19.5 | X |
| IGCU 6684 e IGCU 6685 | X | 20.0 | 13.7 roto | 21.3 | Der. |
| IGCU 3948 | 178 | X | X | 20.3 | Izq. |
| IGCU 4996 | X | 20.3 | 14.4 | 20 estimado | X |

Tabla 42. Parámetros métricos de la dentadura inferior de *Capromeryx tauntonensis*.

| Ejemplar | P ₂ | | P ₃ | | P ₄ | | M ₁ | | M ₂ | | M ₃ | | Estado de desgaste |
|----------------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|--------------------|
| | Longitud | Anchura | |
| IGCU 4567a | | | | | 9.6 | 4.3 | | | | | | | ED II |
| IGCU 4567b | | | | | 9 | 4.6 | | | | | | | ED III |
| IGCU 12261 | | | | | 9.2 | 4.4 | | | | | | | ED III |
| IGCU 4991 | | | | | 8.7 | 4 | 9.5 | 5.4 | 10.7 | 5.7 | | | ED III |
| IGCU 8134 izq. | | | 7 | 3.6 | 8.2 | 4.8 | 9 | 5.5 | 11.4 | 6 | 16.8 | 6.2 | ED III-IV |
| IGCU 8134 der. | | | 7.1 | 3.4 | 8.3 | 4.9 | 8.8 | 5.5 | 11.6 | 6.3 | 16.7 | 6.3 | ED III-IV |
| IGCU 8488 | | | | | | | | | | | 17.8 | 6.3 | ED IV |
| IGCU 12260 izq | 4.2 | 2.4 | 5.6 | 3.4 | 7.6 | 4.3 | 8.7 | 5.2 | 10.4 | 5.7 | 16.7 | 5.8 | ED IV-V |
| IGCU 12260 der | 4.1 | 2.2 | 5.7 | 3.5 | 7.7 | 4.4 | 8.5 | 5.2 | 10.3 | 5.8 | 16.7 | 6 | ED IV-V |
| IGCU 12262 | | | | | | | | | | | 17.5 | 6.1 | ED VI |

Tabla 43. Estadística descriptiva de los molariformes inferiores de *Capromeryx tauntonensis*.

| | Longitud P ³ | | Anchura P ³ | | Longitud P ⁴ | | Anchura P ⁴ | | Longitud M ¹ | |
|------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|------------------------|-------------------------|--|
| Media | 6.35 | Media | 3.475 | Media | 8.5375 | Media | 4.4625 | Media | 8.9 | |
| Error típico | 0.40517486 | Error típico | 0.04787136 | Error típico | 0.25208948 | Error típico | 0.10340195 | Error típico | 0.17029386 | |
| Mediana | 6.35 | Mediana | 3.45 | Mediana | 8.5 | Mediana | 4.4 | Mediana | 8.8 | |
| Desviación estándar | 0.81034972 | Desviación estándar | 0.09574271 | Desviación estándar | 0.71301673 | Desviación estándar | 0.29246489 | Desviación estándar | 0.38078866 | |
| Varianza de la muestra | 0.65666667 | Varianza de la muestra | 0.00916667 | Varianza de la muestra | 0.50839286 | Varianza de la muestra | 0.08553571 | Varianza de la muestra | 0.145 | |
| Rango | 1.5 | Rango | 0.2 | Rango | 2 | Rango | 0.9 | Rango | 1 | |
| Mínimo | 5.6 | Mínimo | 3.4 | Mínimo | 7.6 | Mínimo | 4 | Mínimo | 8.5 | |
| Máximo | 7.1 | Máximo | 3.6 | Máximo | 9.6 | Máximo | 4.9 | Máximo | 9.5 | |
| | Anchura M ¹ | | Longitud M ² | | Anchura M ² | | Longitud M ³ | | Anchura M ³ | |
| Media | 5.36 | Media | 10.88 | Media | 5.9 | Media | 17.03333333 | Media | 6.11666667 | |
| Error típico | 0.0678233 | Error típico | 0.2634388 | Error típico | 0.11401754 | Error típico | 0.19944367 | Error típico | 0.07923243 | |
| Mediana | 5.4 | Mediana | 10.7 | Mediana | 5.8 | Mediana | 16.75 | Mediana | 6.15 | |
| Desviación estándar | 0.15165751 | Desviación estándar | 0.58906706 | Desviación estándar | 0.25495098 | Desviación estándar | 0.48853523 | Desviación estándar | 0.19407902 | |
| Varianza de la muestra | 0.023 | Varianza de la muestra | 0.347 | Varianza de la muestra | 0.065 | Varianza de la muestra | 0.23866667 | Varianza de la muestra | 0.03766667 | |
| Rango | 0.3 | Rango | 1.3 | Rango | 0.6 | Rango | 1.1 | Rango | 0.5 | |
| Mínimo | 5.2 | Mínimo | 10.3 | Mínimo | 5.7 | Mínimo | 16.7 | Mínimo | 5.8 | |
| Máximo | 5.5 | Máximo | 11.6 | Máximo | 6.3 | Máximo | 17.8 | Máximo | 6.3 | |

Tabla 44. Parámetros de la dentadura superior de *Capromeryx tauntonensis*.

| Ejemplar | P ³ | | P ⁴ | | M ¹ | | M ² | | M ³ | | Estado de desgaste |
|------------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|----------------|---------|--------------------|
| | Longitud | Anchura | |
| IGCU 4418 | | | | | 8.3 | -- | | | | | ED III |
| IGCU 3873 | | | | | | | 12.2 | 8.1 | | | ED III |
| IGCU 4990 | | | | | | | | | 12.5 | 7.0 | ED III |
| IGCU 8136 | 7.0 | 5.4 | 6.9 | 5.6 | | | | | | | ED IV |
| IGCU 8135 | | | | | 8.3 | 7.7 | | | | | ED IV |
| IGCU 4036 | | | | | | | | | 13.3 | 7.5 | ED V |
| IGCU 12263 | | | | | | | 12.4 | 8.5 | | | ED V |
| IGCU 3864 | | | 7.8 | 6.2 | 8.3 | 8.0 | | | | | ED VI |

Tabla 45. Abundancia relativa de los taxones de tilópodos y ruminantes del Terciario tardío de San Miguel de Allende, Gto.

| | NEI | Abundancia relativa NEI (%) | NMI | Abundancia relativa NMI (%) |
|---|-----|--------------------------------|-----|--------------------------------|
| Henfiliano | | | | |
| <i>Kyptoceras</i> sp. | 1 | 0.382 | 1 | 3.03 |
| <i>Alforjas</i> sp. | 23 | 8.779 | 3 | 9.091 |
| <i>Hemiauchenia vera</i> | 102 | 38.931 | 7 | 21.212 |
| <i>Hemiauchenia</i> especie pequeña | 29 | 11.069 | 6 | 18.182 |
| <i>Megatylopus</i> <i>matthewi</i> | 18 | 6.87 | 4 | 12.121 |
| <i>Texoceros</i> sp. | 9 | 3.435 | 2 | 6.061 |
| <i>Subantilocapra</i> sp. | 12 | 4.58 | 3 | 9.091 |
| <i>Hexobelomeryx fricki</i> | 68 | 25.954 | 7 | 21.212 |
| Total | 262 | 100 | 33 | 100 |
| Blancano | | | | |
| <i>Hemiauchenia</i> <i>blancoensis</i> | 21 | 29.167 | 5 | 31.25 |
| <i>Hemiauchenia</i> especie pequeña | 4 | 5.556 | 1 | 6.25 |
| <i>Blancocamelus</i> <i>meadei</i> | 1 | 1.389 | 1 | 6.25 |
| <i>Camelops</i> sp. | 3 | 4.167 | 2 | 12.5 |
| <i>Megatylopus(?)</i> sp. | 3 | 4.167 | 2 | 12.5 |
| <i>Hexobelomeryx fricki</i> | 23 | 31.944 | 2 | 12.5 |
| <i>Capromeryx</i> <i>tauntonensis</i> | 17 | 23.61 | 3 | 18.75 |
| Total | 72 | 100 | 16 | 100 |

Tabla 46. Taxones de tilópodos y rumiantes presentes en el Henfiliano tardío y más tardío de los Estados Unidos y San Miguel de Allende, Guanajuato.

| Taxón | California | Nevada | Arizona | Nebraska | Kansas | Oklahoma | Texas | Florida | San Miguel de Allende |
|--------------------------------------|------------|--------|---------|----------|--------|----------|-------|---------|-----------------------|
| Protoceratidae | | | | | | | | | |
| <i>Kyptoceras amatorum</i> | | | | | | | | ♦ | |
| <i>Kyptoceras?</i> sp. | | | | | | | | | ♦ |
| Camelidae | | | | | | | | | |
| <i>Alforjas</i> sp. | | | ♦ | | ♦ | ♦ | ♦ | | ♦ |
| <i>Hemiauchenia vera</i> | ♦ | | ♦ | ♦ | ♦ | ♦ | ♦ | ♦ | ♦ |
| <i>H. especie pequeña</i> | | ♦ | ♦ | | | | | ♦ | ♦ |
| <i>Megatylopus matthewi</i> | ♦ | | ♦ | | ♦ | ♦ | ♦ | | ♦ |
| <i>M. gigas</i> | | | | | ♦ | | | | |
| <i>Megatylopus</i> sp. | | ♦ | | | | | | ♦ | |
| <i>Megacamelus merriami</i> | ♦ | | | | | | | | |
| <i>Megacamelus</i> sp. | | | | ♦ | | | | | |
| Antilocapridae | | | | | | | | | |
| <i>Otoceros peacevallensis</i> | ♦ | | | | | | | | |
| <i>Sphenophalos nevadanus</i> | | | ♦ | | | | | | |
| <i>Sphenophalos</i> sp. | ♦ | | | | | | | | |
| <i>Texoceros altidens</i> | | | | | | | ♦ | | |
| <i>T. edensis</i> | ♦ | | | | | | | | |
| <i>T. guymonensis</i> | | | | | | ♦ | ♦ | | |
| <i>T. minorei</i> | | | ♦ | | | ♦ | | | |
| <i>Texoceros</i> sp. | | ♦ | | | ♦ | | | | ♦ |
| <i>Subantilocapra garciae</i> | | | | | | | | ♦ | |
| <i>Subantilocapra</i> sp. | | | | | | | | | ♦ |
| <i>Hexameryx simpsoni</i> | | | | | | | | ♦ | |
| <i>Hexobelomeryx fricki</i> | | | | | | | | | ♦ |
| <i>Hexobelomeryx?</i> sp. | | ♦ | | | | | ♦ | | |
| Antilocapridae Indet. | | | | ♦ | | | | | |
| Dromomerycidae | | | | | | | | | |
| <i>Pediomeryx (P.) hemphillensis</i> | ♦ | | | | ♦ | ♦ | ♦ | | |
| <i>Pediomeryx</i> sp. | | | | ♦ | | | | | |
| Cervidae | | | | | | | | | |
| <i>Eocoileus gentryorum</i> | | | | | | | | ♦ | |
| <i>Bretzia</i> sp. | | | | ♦ | | | | | |
| <i>Apalone spinifera</i> | | | | ♦ | | | | | |
| Cervidae indet. | | | | | | | | | |
| Total de especies | 7 | 4 | 6 | 6 | 6 | 6 | 7 | 7 | 8 |

Tabla 47. Taxones de tilópodos y rumiantes presentes en el Blanco temprano de los Estados Unidos y San Miguel de Allende, Guanajuato, y el Blanco tardío de Texas.

| Taxón | California | Arizona | Washington | Idaho | Nebraska | Kansas | Texas | San Miguel de Allende |
|---|------------|---------|------------|-------|----------|--------|-------|-----------------------|
| Camelidae | | | | | | | | |
| <i>Hemiauchenia</i> sp. | ♦ | ♦ | | ♦ | ♦ | | | |
| <i>H. especie pequeña</i> | | | | | | | | ♦ |
| <i>H. blancoensis</i> | | | ♦ | | | ♦ | ♦ | ♦ |
| <i>Blancocamelus meadei</i> | | | | | | | ♦ | ♦ |
| <i>Camelops</i> sp. | ♦ | ♦ | ♦ | ♦ | ♦ | ♦ | ♦ | ♦ |
| <i>Megatylopus(?) cochrani</i> | | | ♦ | | ♦ | ♦ | | |
| <i>Megatylopus(?)</i> sp. | | | | | | | ♦ | ♦ |
| <i>Titanotylopus</i> sp. | ♦ | | | | | | | |
| <i>Gigantocamelus spatulus</i> | | | | | ♦ | ♦ | ♦ | |
| <i>Gigantocamelus</i> sp. | | | | ♦ | | | | |
| Antilocapridae | | | | | | | | |
| <i>Ceratomeryx prenticei</i> | | | | ♦ | | | | |
| <i>Capromeryx tauntonensis</i> cf. <i>C. tauntonensis</i> | | | ♦ | | ♦ | | | ♦ |
| <i>Capromeryx</i> sp. | ♦ | | | | | | ♦ | |
| <i>Tetrameryx</i> sp. | ♦ | | | | | | ♦ | |
| <i>Hexobelomeryx fricki</i> | | | | | | | | ♦ |
| Antilocapridae indet. | | ♦ | | | | ♦ | | |
| Cervidae | | | | | | | | |
| <i>Odocoileus</i> sp. | ♦ | ♦ | | | | | ♦ | |
| <i>Odocoileus?</i> | | | ♦ | | | | | |
| <i>Bretzia pseudoalces</i> | | | ♦ | | | | | |
| <i>Bretzia</i> sp. | ♦ | | | | | | | |
| <i>Rangifer?</i> | | | ♦ | | | | | |
| <i>Cervus</i> sp. | | | | ♦ | | | | |
| Cervidae indet. | | | | | ♦ | | | |
| Total de especies | 7 | 4 | 7 | 5 | 6 | 5 | 8 | 7 |

Tabla 48. Probable masa corporal estimada para los tilópodos y ruminantes del Terciario tardío de San Miguel de Allende.

| Taxón | Estimaciones basadas en las ecuaciones de Janis (1990) | | Estimaciones basadas en las ecuaciones de Damuth (1990) | | Media |
|--|--|--|---|--|--|
| | Longitud del M ₁ -M ₃ sólo para ruminantes | Longitud del M ₂ sólo para ruminantes | Longitud del M ₁ -M ₃ para todos los selenodontes | Longitud del M ₁ -M ₃ para los selenodontes ramoneadores | |
| <i>Alforjas</i> sp. | 594.2 | 616.6 | 582.5 | 670.1 | 615.8 |
| <i>Hemiauchenia vera</i> | 192.3 | 264.5 | 193.9 | 215.0 | 216.4 |
| <i>Hemiauchenia blancoensis</i> | 352.3 | 295.5 | 351.0 | 396.9 | 348.9 |
| <i>Hemiauchenia</i> especie pequeña | 83.0 | 77.0 | 85.4 | 90.1 | 83.8 |
| <i>Camelops</i> sp. | 1377.5 | 1644.9 | 1319.5 | -- | 1447.3 |
| <i>Blancocamelus meadei</i> | 480.7 ^A | 661.2 ^A | 880.7 ^B | 738.7 ^B | 570.9 ^A 809.7 ^B |
| <i>Megatylopus matthewi</i> y <i>Megatylopus</i> (?) sp. | 1958.4 | 2420.0 | 1864.6 | 2230.7 | 2118.4 |
| <i>Subantilocapra</i> sp. | 14.2 | -- | -- | -- | -- |
| <i>Texoceros</i> sp. | 19.2 | 19.1 | 20.6 | -- | 19.6 |
| <i>Hexobelomeryx fricki</i> del Henfiliano | 31.8 | 22.6 | 33.5 | -- | 29.3 |
| <i>H. fricki</i> del Blancano | 34.3 | 29.9 | 36.3 | -- | 33.5 |
| <i>Capromeryx tauntonensis</i> | 19.5 | 17.38 | 20.8 | -- | 19.2 |

Nota: los valores están expresados en kilogramos. A. Valores considerando 1.5 veces la masa corporal estimada para *H. vera*; B. Valores considerando 1.5 veces la masa corporal estimada para *H. blancoensis*.

Tabla 49. Taxones asociados con los tilópodos y rumiantes del Terciario tardío de San Miguel de Allende.

| HENFILIANO | BLANCANO |
|---|---|
| TEMPRANO | TEMPRANO |
| Perissodactyla | Xenarthra |
| Equidae | Glyptodontidae |
| <i>Dinohippus interpolatus</i> | <i>Glyptotherium</i> sp. |
| <i>Calippus castilli</i> | Mylodontidae |
| | <i>Glossotherium chapadmalensis</i> |
| TARDÍO | Lagomorpha |
| Xenarthra | Leporidae |
| Mylodontidae | <i>Hypolagus mexicanus</i> |
| cf. <i>Glossotherium</i> sp. | <i>Paranotulagus complicatus</i> |
| Megalonychidae | <i>Notolagus velox</i> |
| <i>Megalonyx</i> sp. | <i>Pratilepus kansanensis</i> |
| Lagomorpha | Rodentia |
| Leporidae | Sciuridae |
| <i>Notolagus velox</i> | <i>Spermophilus matachicensis</i> |
| Rodentia | <i>Paenemarmota</i> sp. |
| Sciuridae | Hydrochoeridae |
| <i>Paenemarmota</i> ? <i>barbouri</i> | <i>Nechoerus cordobai</i> |
| Cricetidae | <i>Nechoerus</i> sp. |
| <i>Calomys elachys</i> | Carnivora |
| <i>C. baskini</i> | Canidae |
| <i>C. winklerorum</i> | <i>Borophagus diversidens</i> |
| <i>Baiomys kolbi</i> | Mustelidae |
| <i>Prosigmodon chihuahuensis</i> | <i>Trigonictis</i> (?) sp. |
| <i>P. oroscoi</i> | Felidae |
| <i>P. ferrusquiai</i> | <i>Felis</i> cf. <i>F. studeri</i> |
| <i>Neotoma</i> (<i>Paraneotoma</i>) | Artiodactyla |
| cf. <i>N. Sawrockensis</i> | Tayassuidae |
| <i>Neotoma</i> (<i>P.</i>) sp. | <i>Platygonus</i> cf. <i>P. alemani</i> |
| Carnivora | Perissodactyla |
| Canidae | Equidae |
| <i>Canis ferox</i> | <i>Equus</i> (<i>Dolichohippus</i>) <i>simplicidens</i> |
| <i>Borofagus secundus</i> | <i>Nannippus peninsulatus</i> |
| Ursidae | Proboscidea |
| <i>Agriotherium schneideri</i> | Gomphotheriidae |
| Felidae | <i>Rhynchotherium</i> sp. |
| <i>Pseudalurus</i> ? <i>intrepidus</i> | |
| <i>Machairodus</i> cf. <i>M. coloradensis</i> | |
| Artiodactyla | |
| Tayassuidae | |
| <i>Prostennops</i> sp. | |
| Perissodactyla | |
| Equidae | |
| <i>Neohipparion eurystyle</i> | |
| <i>Nannippus minor</i> | |
| <i>Astrohippus stockii</i> | |
| <i>Dinohippus mexicanus</i> | |
| Rhinocerotidae | |
| <i>Teleoceras hicksi</i> | |
| Proboscidea | |
| Gomphotheriidae | |
| <i>Rhynchotherium</i> sp. | |
| <i>Stegomastodon</i> sp. | |

Tabla 50. Duración temporal de especies de tilópodos y rumiantes presentes en el registro fósil de San Miguel de Allende.

| Taxón | Duración (en Ma) | Taxón | Duración (en Ma) |
|-------------------------------------|------------------|--------------------------------|------------------|
| <i>Kyptoceras?</i> sp. | 0.4 | <i>Megatylopus matthewi</i> | 1.2 |
| <i>Alforjas</i> sp. | 1.2 | <i>Megatylopus(?)</i> sp. | 2.4 |
| <i>Hemiauchenia vera</i> | 2.2 | <i>Subantilocapra</i> sp. | 1.2 |
| <i>Hemiauchenia especie pequeña</i> | 2.7 | <i>Texoceros</i> sp. | 1.2 |
| <i>Hemiauchenia blancoensis</i> | 2.4 | <i>Capromeryx tauntonensis</i> | 1.2 |
| <i>Blancocamelus meadei</i> | 0.3 | <i>Hexobelomeryx fricki</i> | 4.6 |
| <i>Camelops</i> sp. | 0.9 | | |

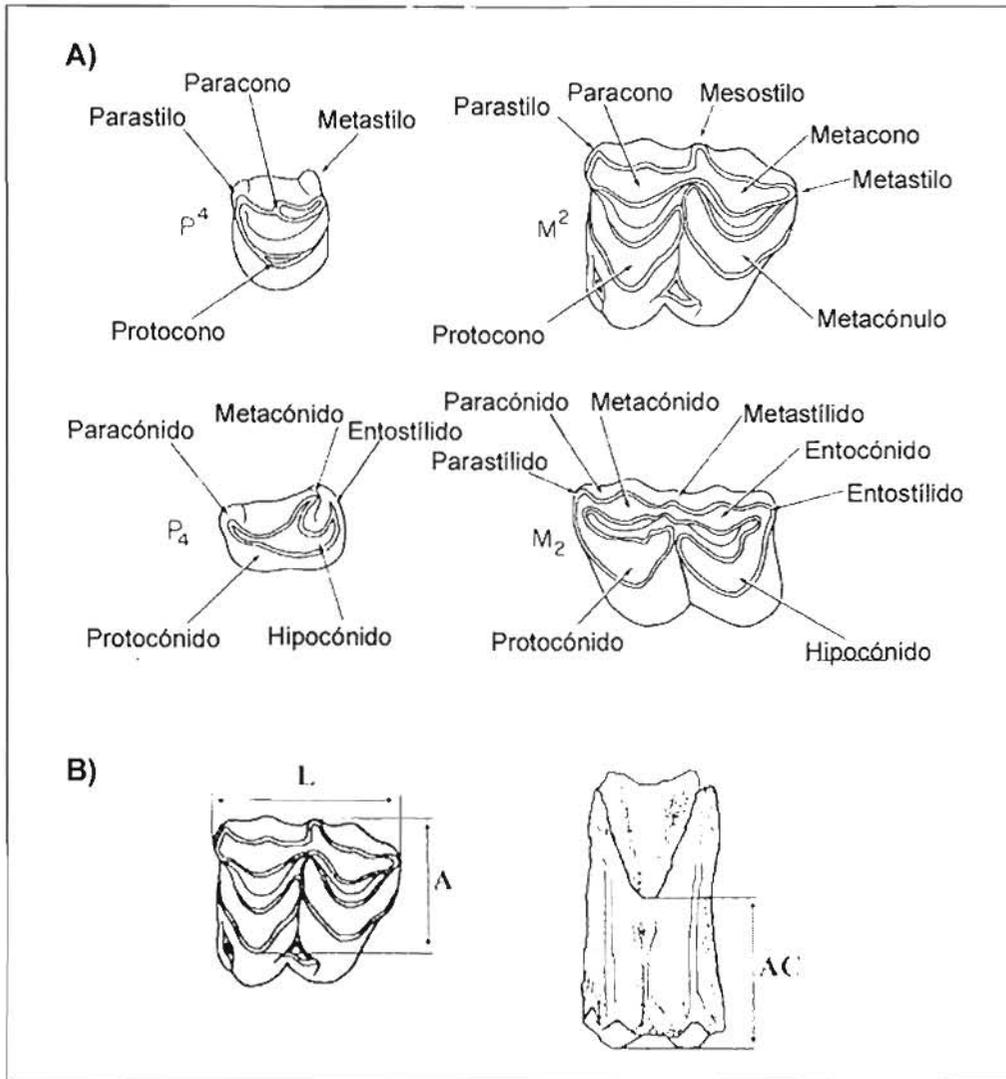


Figura 2. A) Nomenclatura dental utilizada en este estudio. B) Parámetros métricos dentales empleados en este trabajo. En los molariformes superiores la porción labial se encuentra dirigida hacia el borde superior de la página; en los molariformes inferiores está dirigida hacia el borde inferior.

Abreviaturas.- A: anchura; AC: altura de la corona; L: longitud.

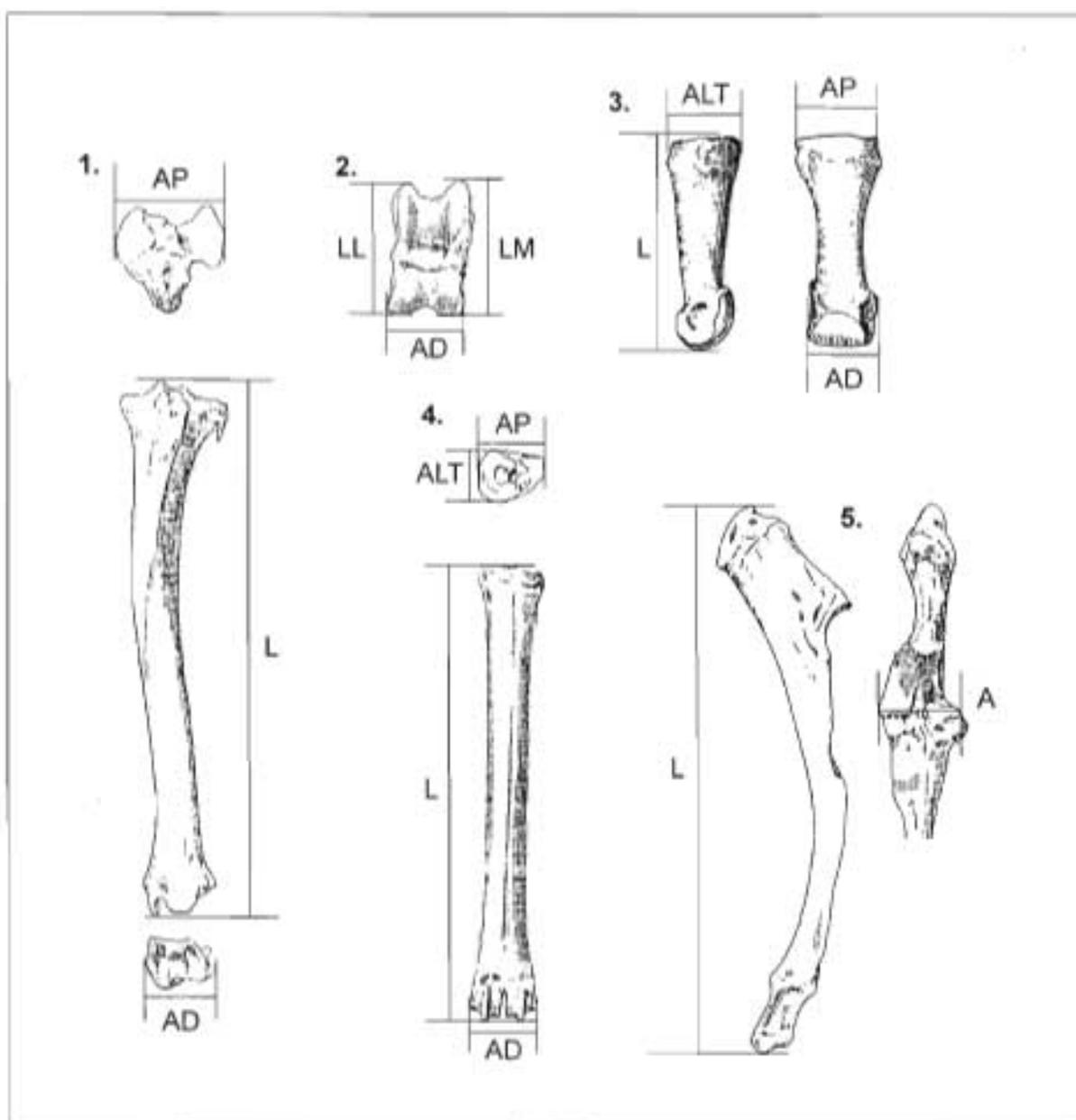


Figura 3. Parámetros métricos de los elementos poscraneales usados en este estudio. 1.- Tibia; 2.- Astrágalo; 3.- Falange; 4.-Metapodial; 5.- Radio-ulna.
 Abreviaturas.- A: Anchura; AD: Anchura distal; ALT: Altura; AP: Anchura proximal; L: Longitud.

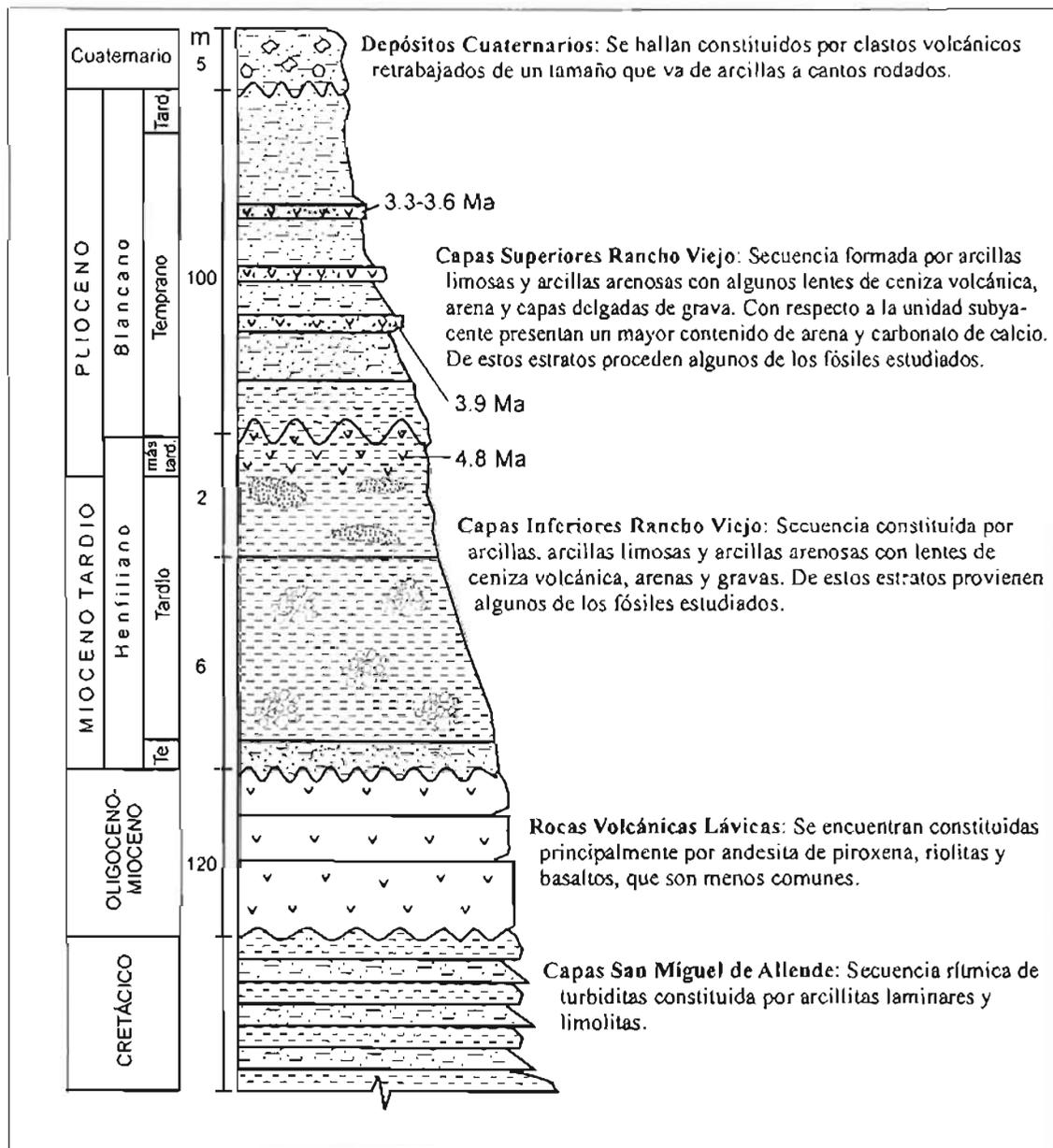


Figura 4. Perfil estratigráfico generalizado del Área de San Miguel de Allende. (adaptado de Carranza-Castañeda et al., 1994 y Carranza-Castañeda & Miller, 2000). Se incluyen algunos de los fechamientos radiométricos disponibles.

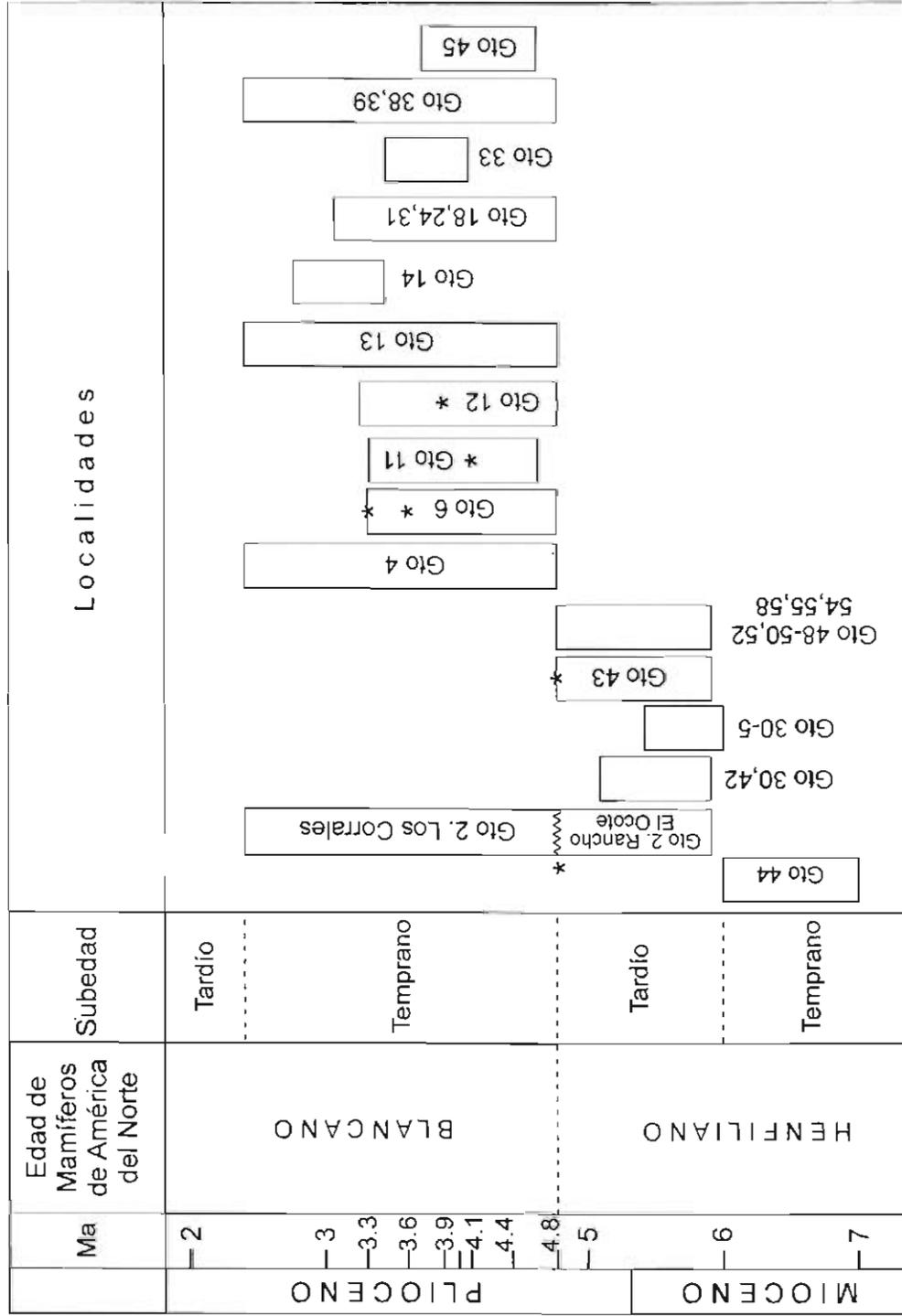


Figura 5. Correlación de las localidades fosilíferas del Área de San Miguel de Allende consideradas en este trabajo. Se incluyen los fechamientos radiométricos disponibles (*).

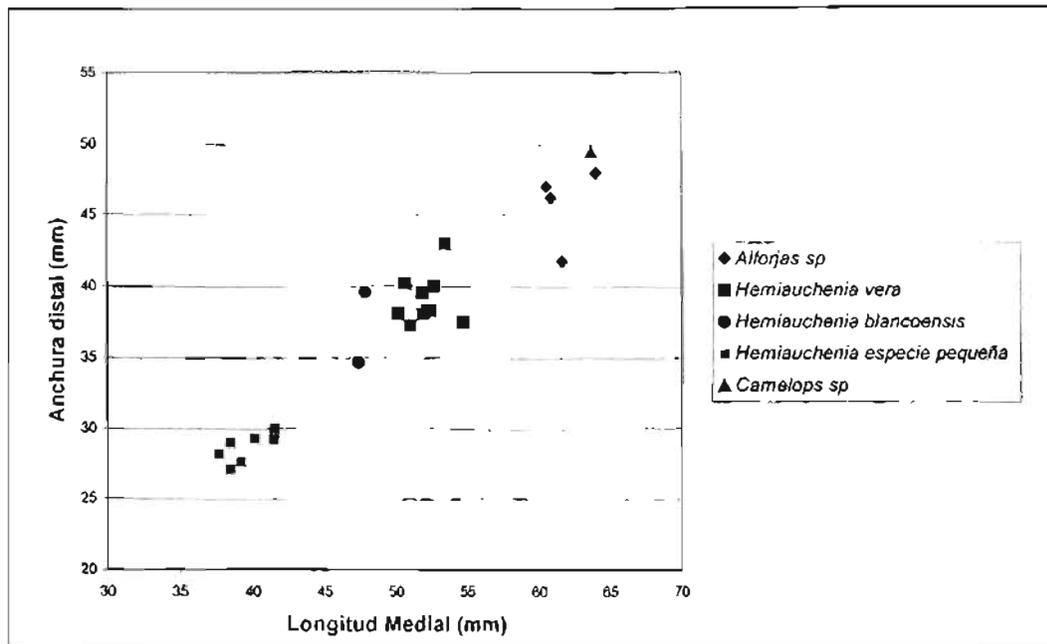


Figura 6. Diagrama de dispersión de los astrágalos de los camélidos lamini del Terciario tardío del área de estudio.

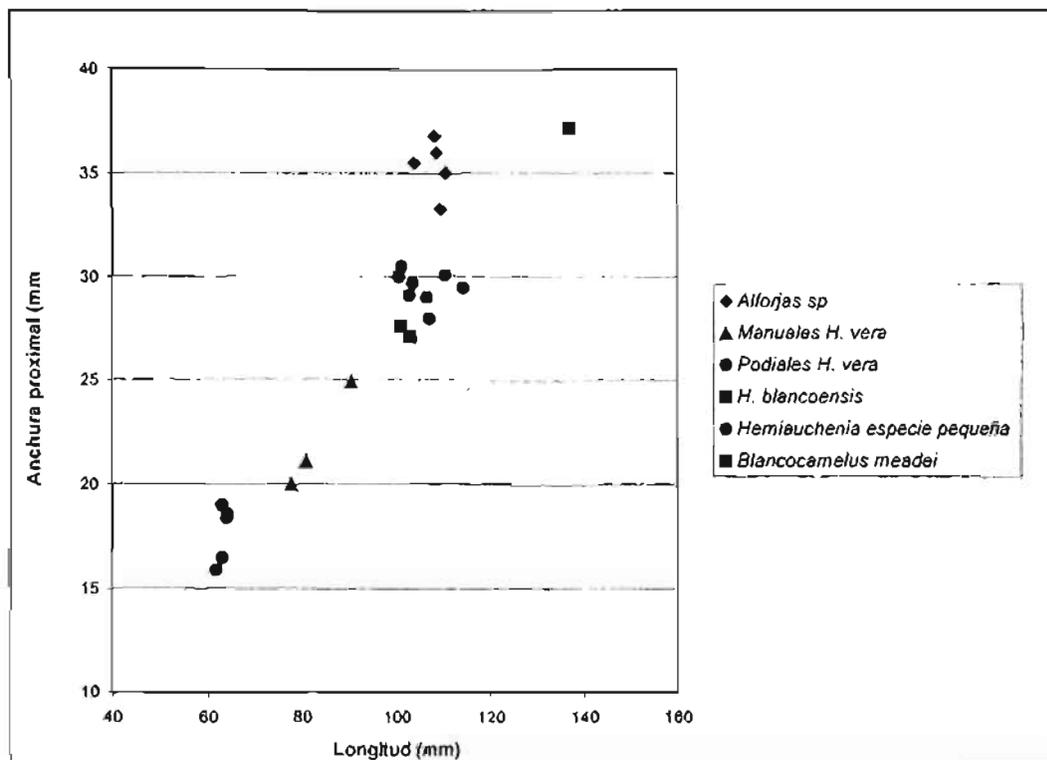


Figura 7. Diagrama de dispersión de las falanges I de los camélidos lamini del Terciario tardío del área de estudio.

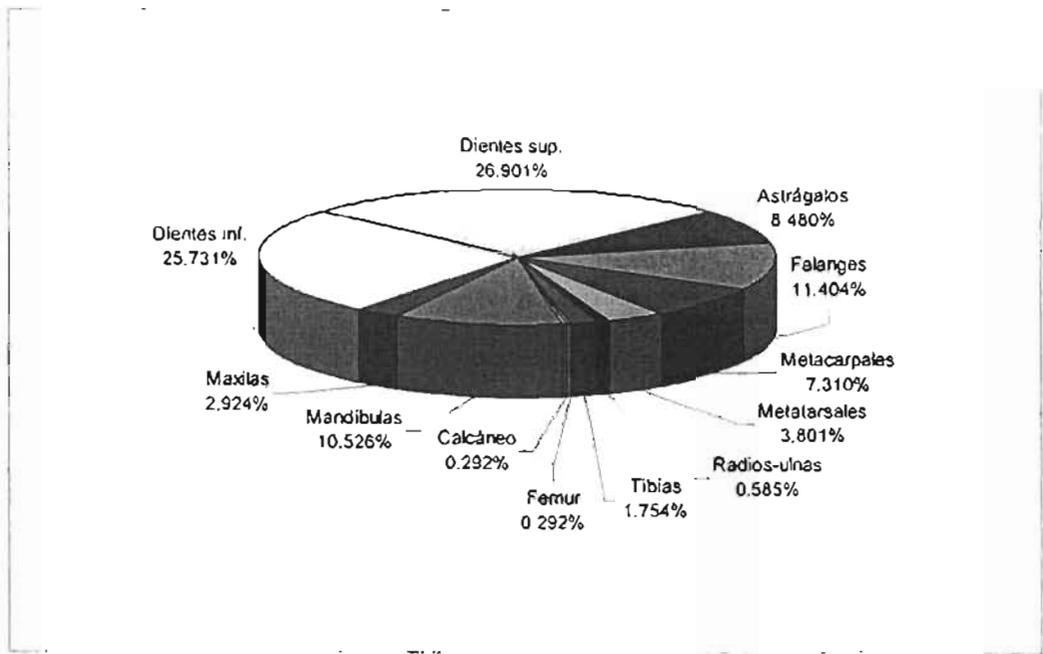


Figura 8. Elementos esqueléticos de los tilópodos y los rumiantes representados en el Terciario tardío de San Miguel de Allende.

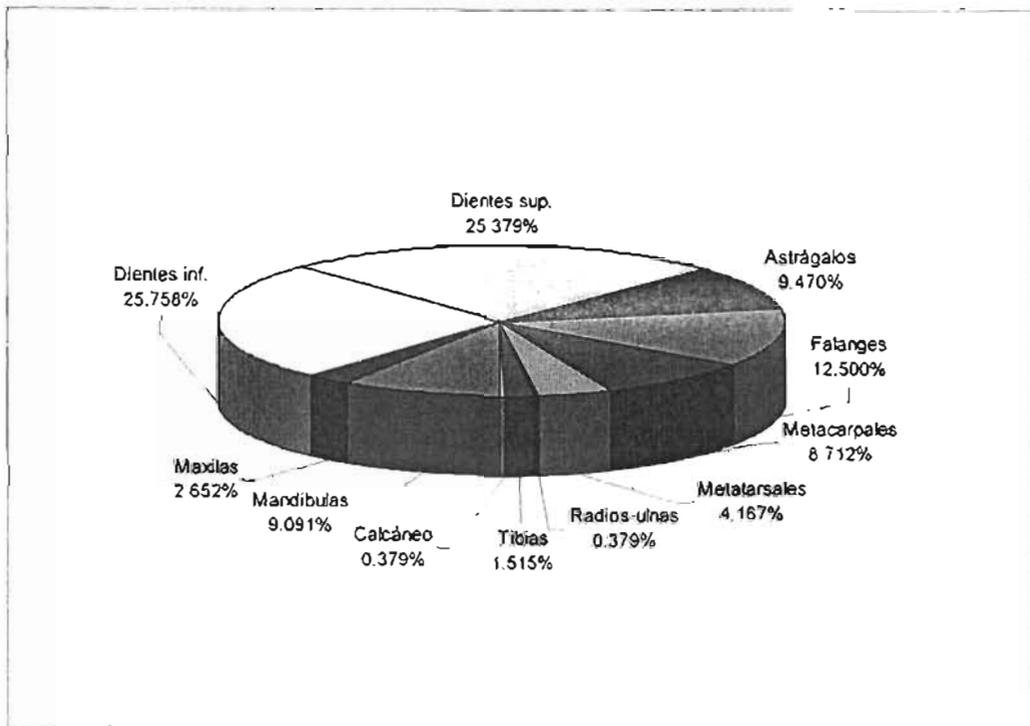


Figura 9. Elementos esqueléticos de los tilópodos y los rumiantes representados en el Henfiliano del área de estudio.

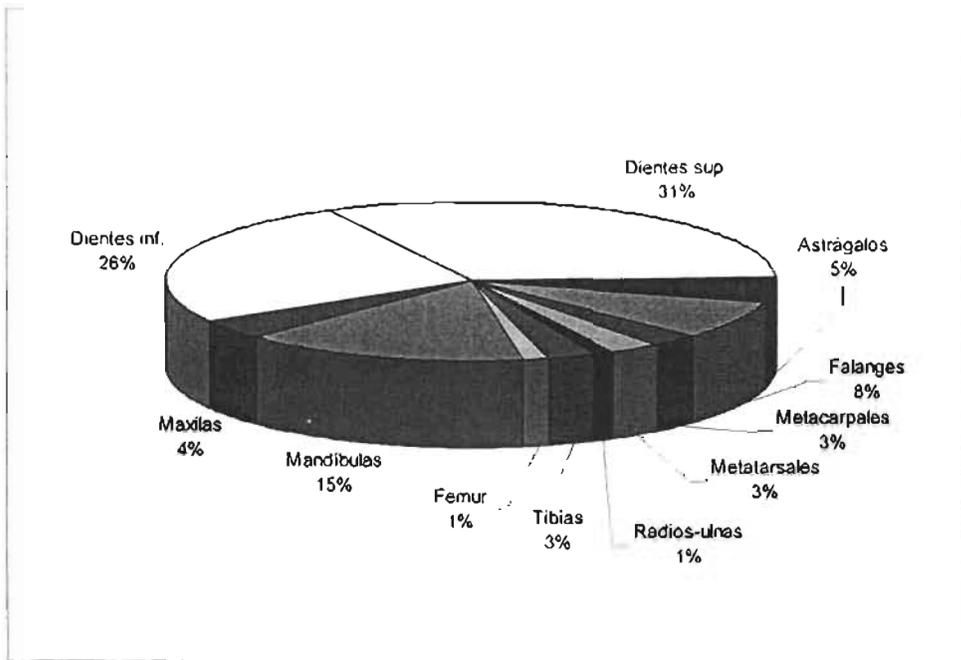


Figura 10. Elementos esqueléticos de los tilópodos y los rumiantes representados en el Blancano temprano del área de estudio.

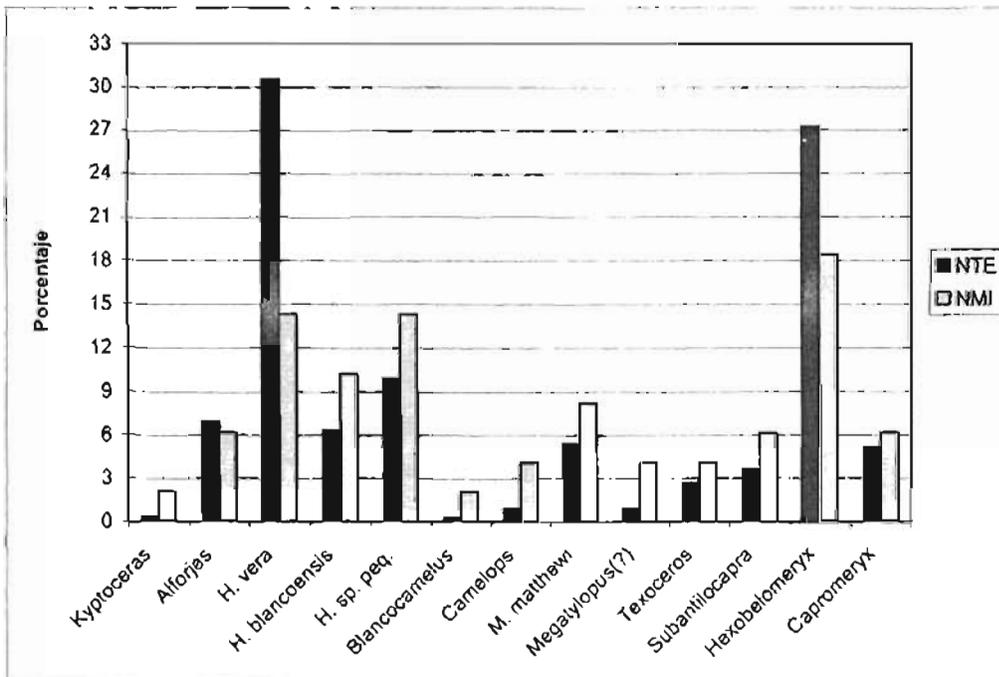


Figura 11. Abundancia relativa de los ejemplares estudiados entre los taxones de tilópodos y rumiantes identificados en el Terciario tardío de San Miguel de Allende.

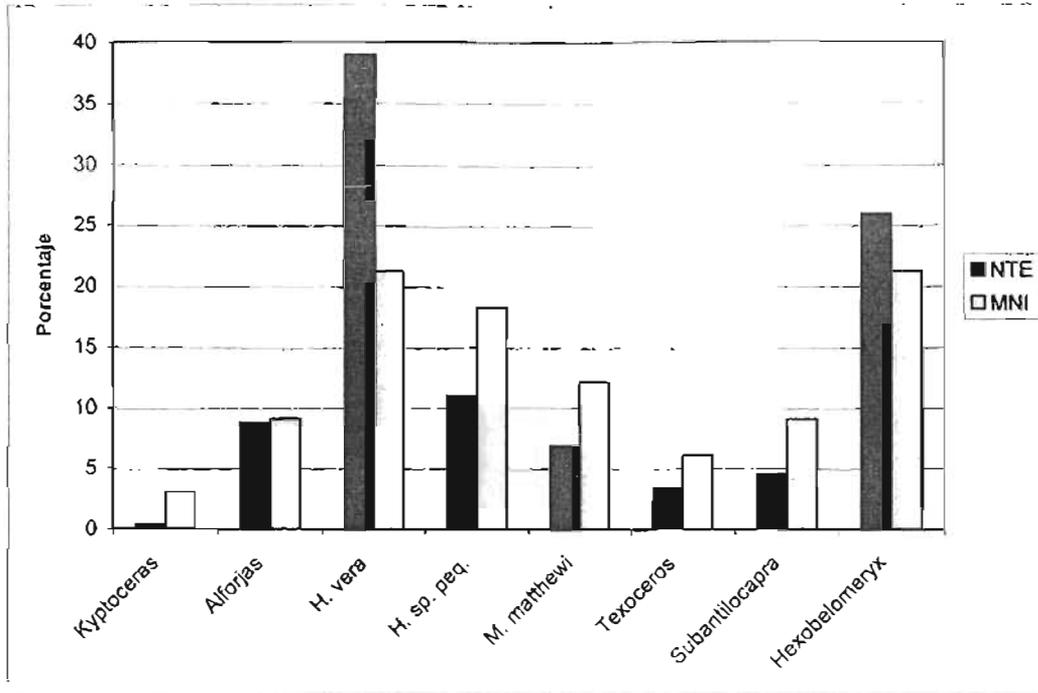


Figura 12. Abundancia relativa de los ejemplares estudiados entre los taxones de tilópodos y ruminantes identificados en el Henfiliano del área de estudio.

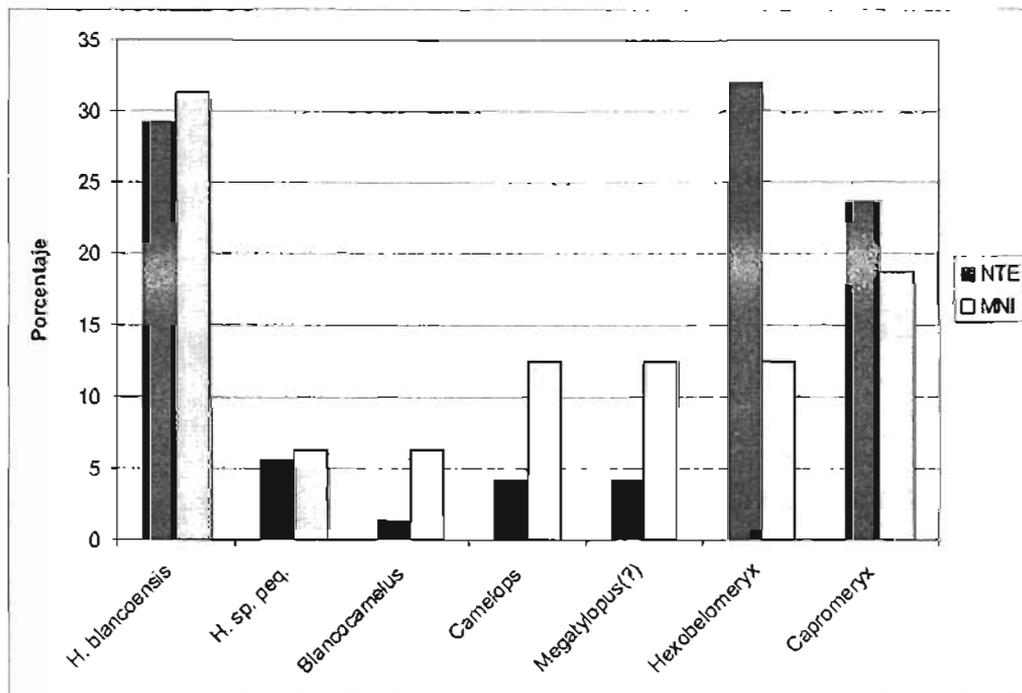


Figura 13. Abundancia relativa de los ejemplares estudiados entre los taxones de tilópodos y ruminantes identificados en el Blancano temprano de San Miguel de Allende.

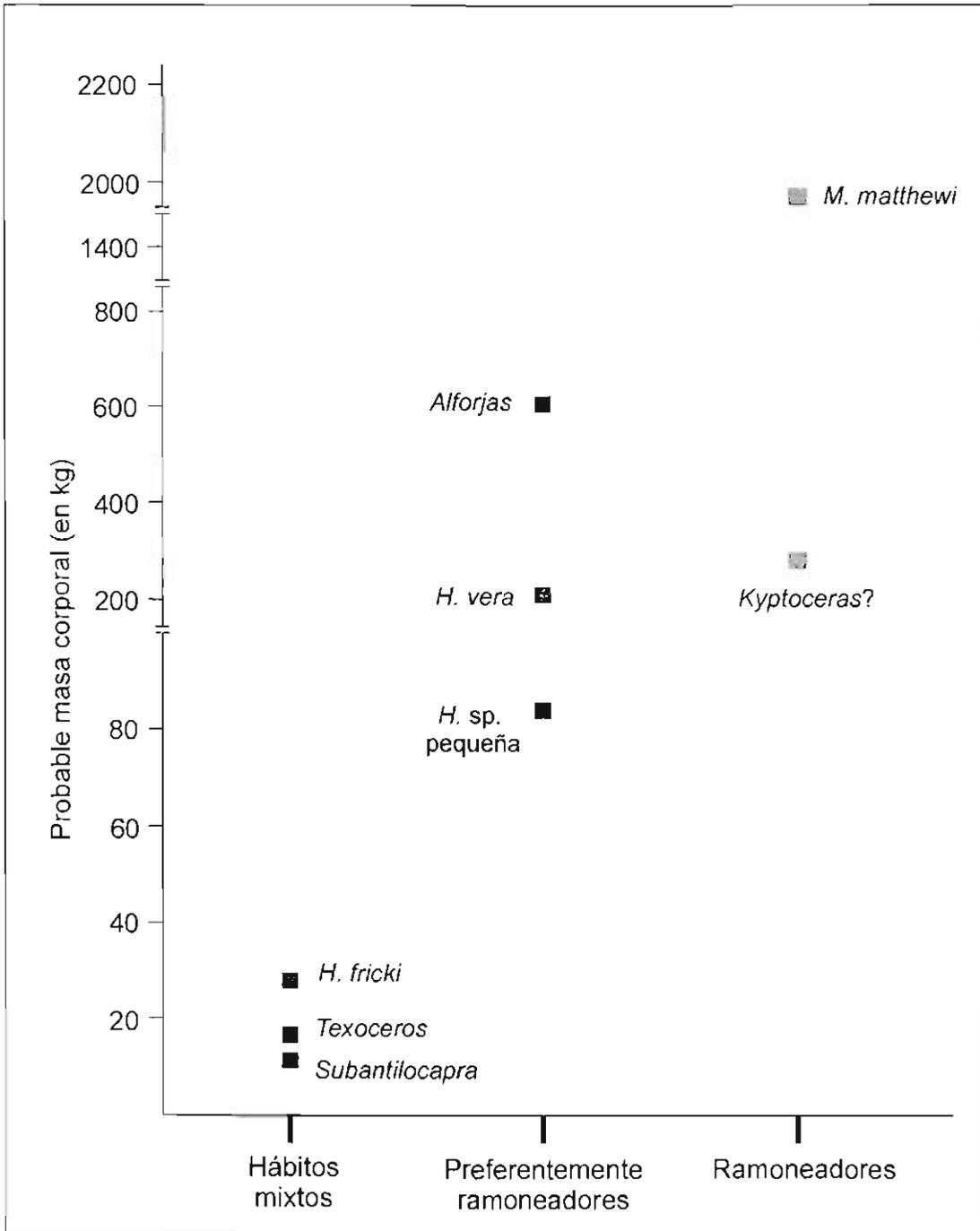


Figura 15. Distribución de la media de la probable masa corporal con respecto a los hábitos alimenticios de los taxones identificados en el Henfiliano de San Miguel de Allende.

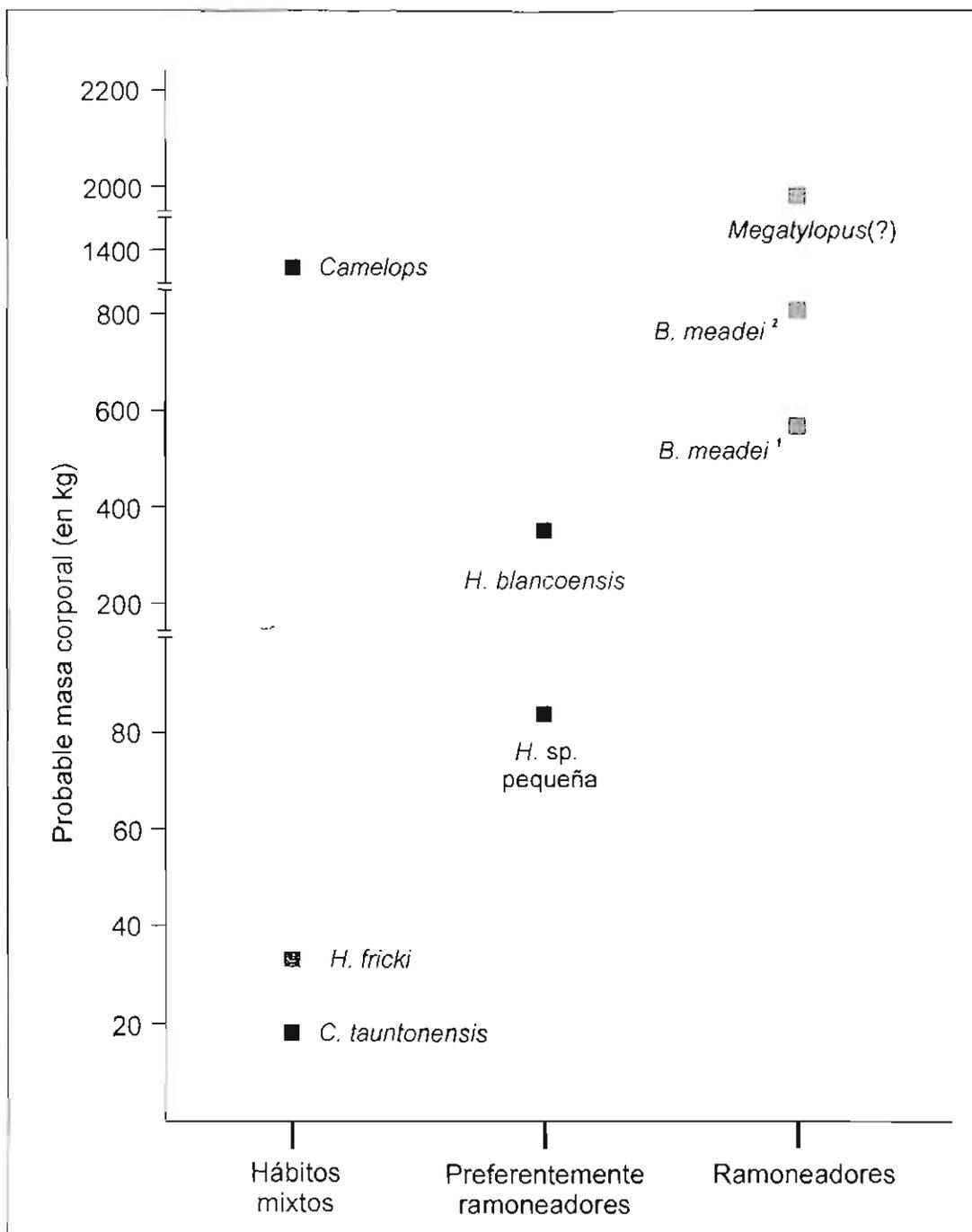


Figura 16. Distribución de la media de la probable masa corporal con respecto a los hábitos alimenticios de los taxones identificados en el Blancano de San Miguel de Allende. 1. Valor considerando 1.5 veces la masa corporal estimada para *H. vera*. 2. Valor considerando 1.5 veces la masa corporal estimada para *H. blancoensis*.

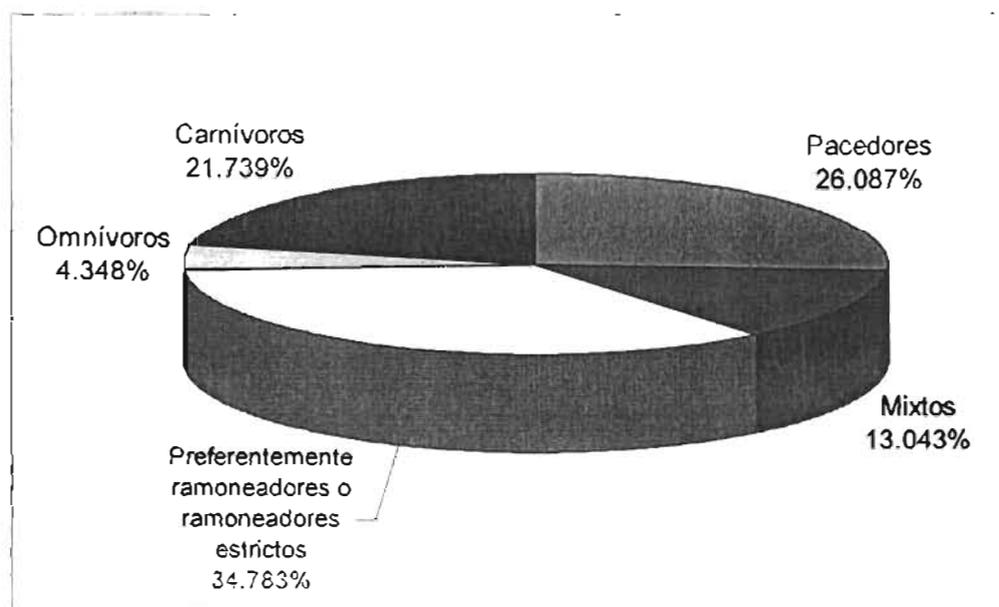


Figura 17. Proporción de especies de macromamíferos del Henfiliano de San Miguel de Allende según sus hábitos alimenticios.

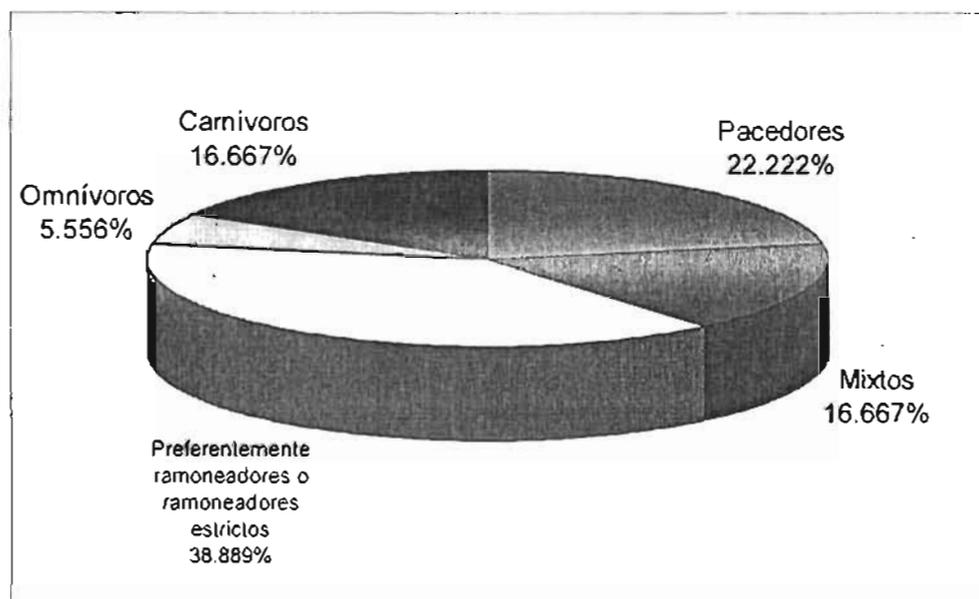


Figura 18. Proporción de especies de macromamíferos del Blancano de San Miguel de Allende según sus hábitos alimenticios.

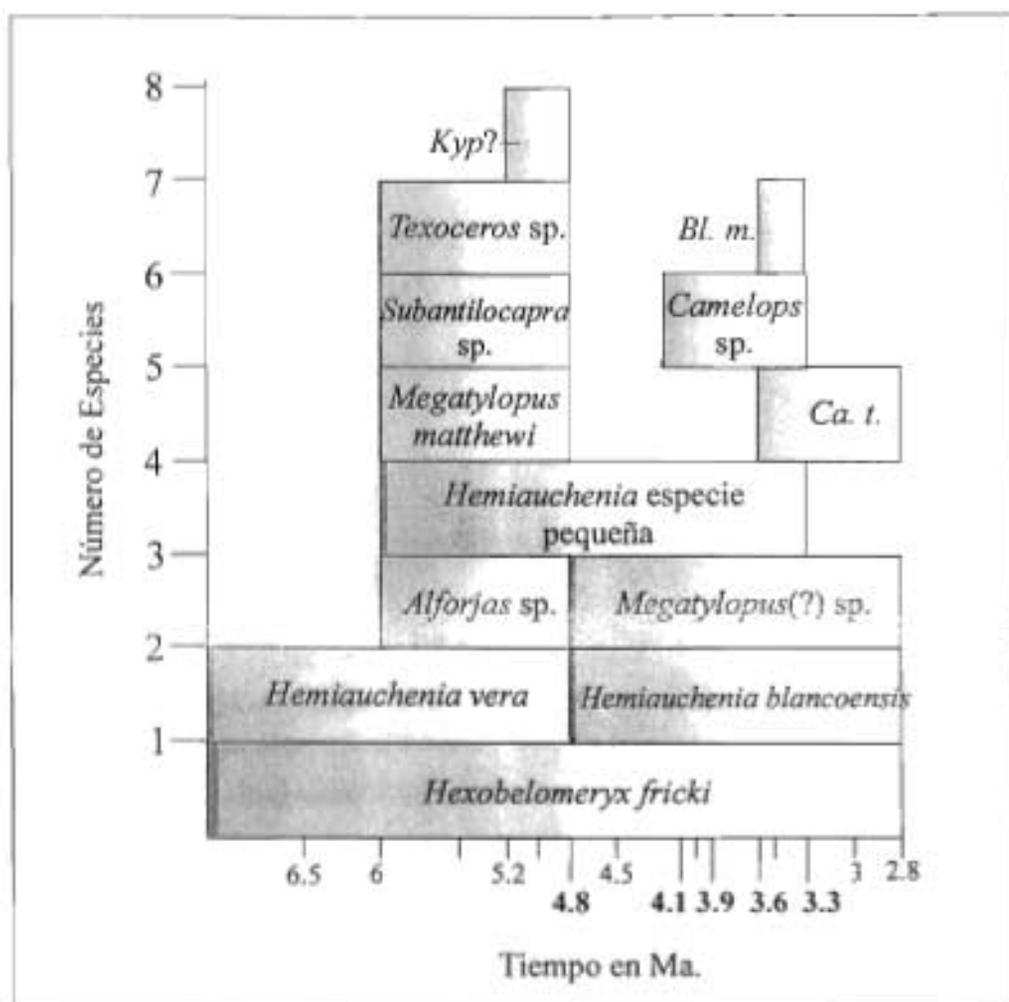


Figura 19. Histograma de la riqueza de especies de tilópodos y rumiantes del área de estudio. Abreviaturas: *Bl. m.*: *Blancocamelus meadei*; *Ca. t.*: *Capromeryx tauntonensis*; *Kyp?*: *Kyptoceras?* sp. Los números en negrita corresponden a los fechamientos radiométricos disponibles.

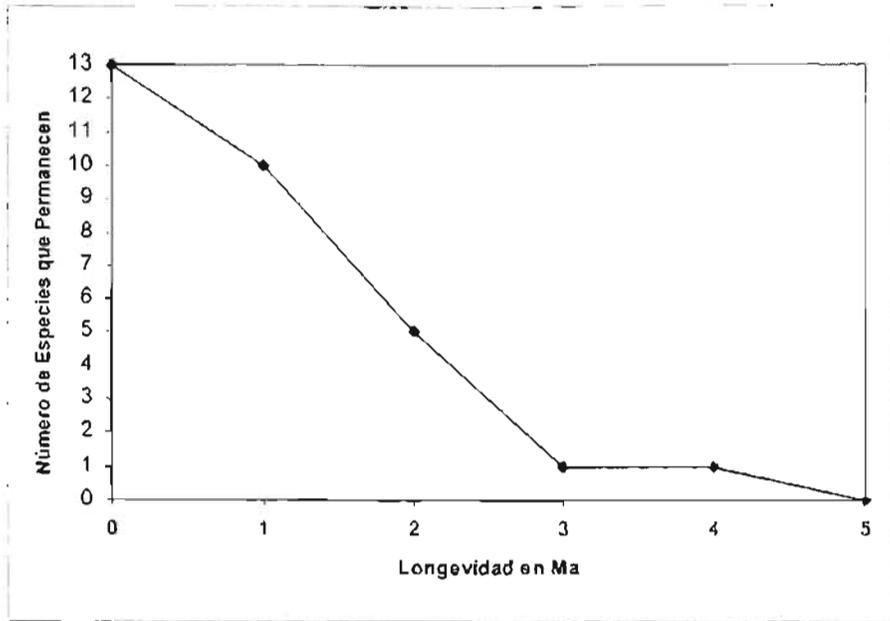


Figura 20. Curva de supervivencia del total de las especies de trilópodos y ruminantes del Terciario tardío de San Miguel de Allende.

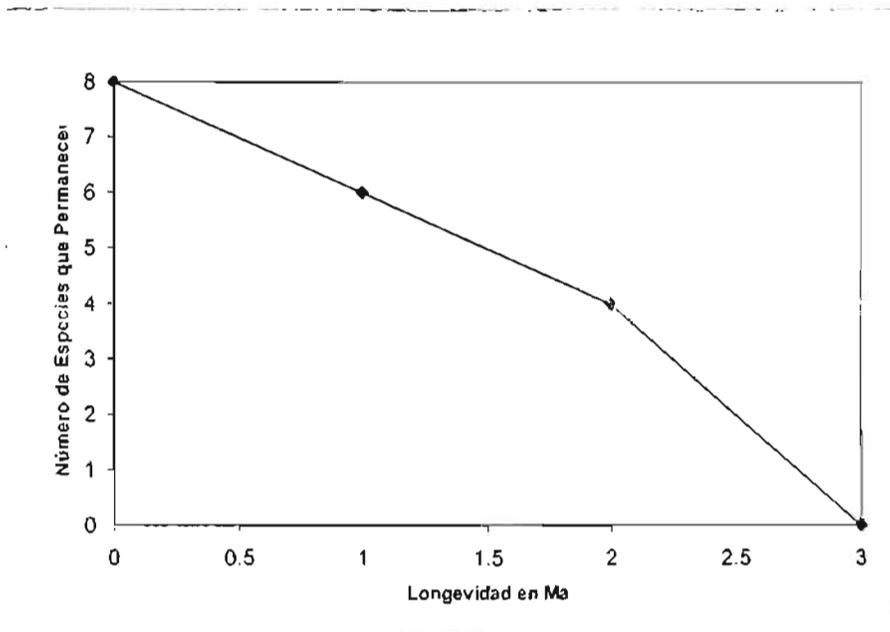


Figura 21. Curva de supervivencia de los taxones de camélidos del área de estudio.

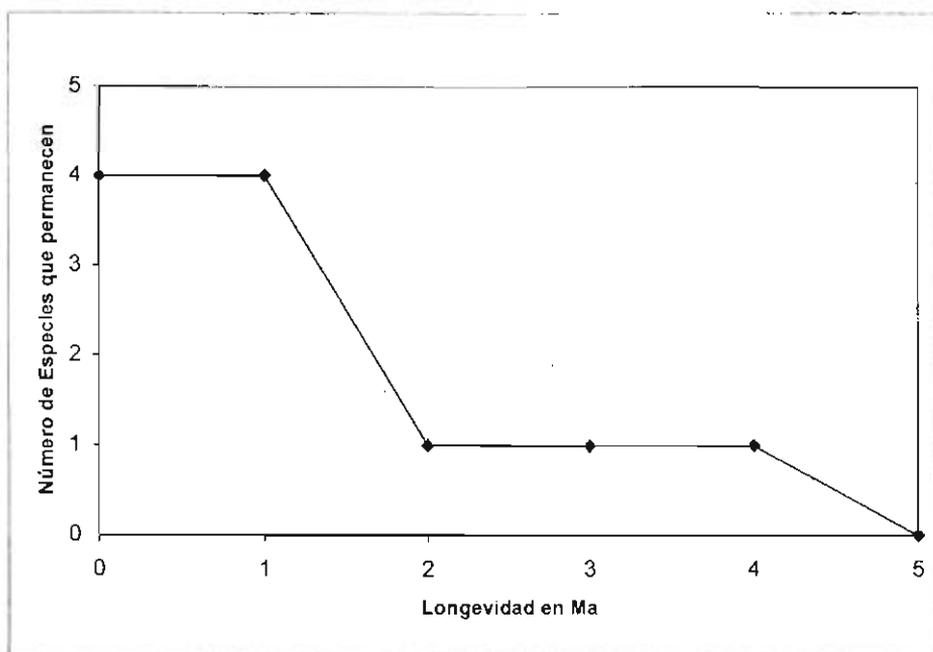


Figura 22. Curva de supervivencia de los taxones de antilocápridos del área de estudio.

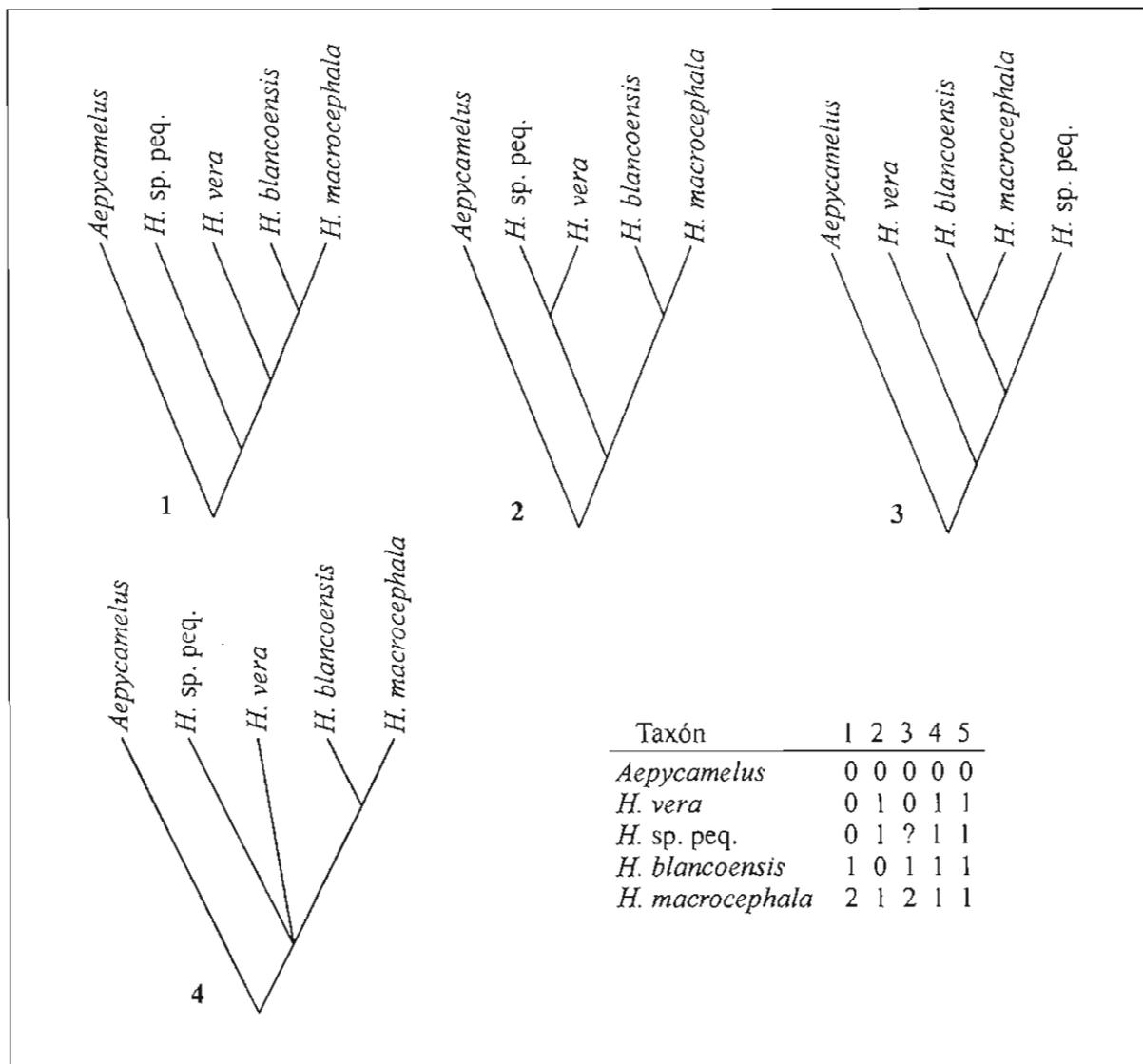


Figura 23. Árboles filogenéticos de las especies de *Hemiauchenia* de América del Norte. El cladograma 4 es el árbol de consenso estricto. Los caracteres utilizados fueron los siguientes: 1. Hipsodoncia ((0) braquidonte, (1) mesodonte (2) hipsodonte), 2. Desarrollo de los estilos de los molares ((0) fuerte (1) moderado), 3. Longitud del diastema ((0) corto (1) medio (2) largo), 4. Desarrollo del P1/p1 ((0) sin reducción (1) reducido), 5. Acortamiento facial ((0) sin acortamiento (1) con acortamiento). *Aepycamelus* representa al grupo externo.

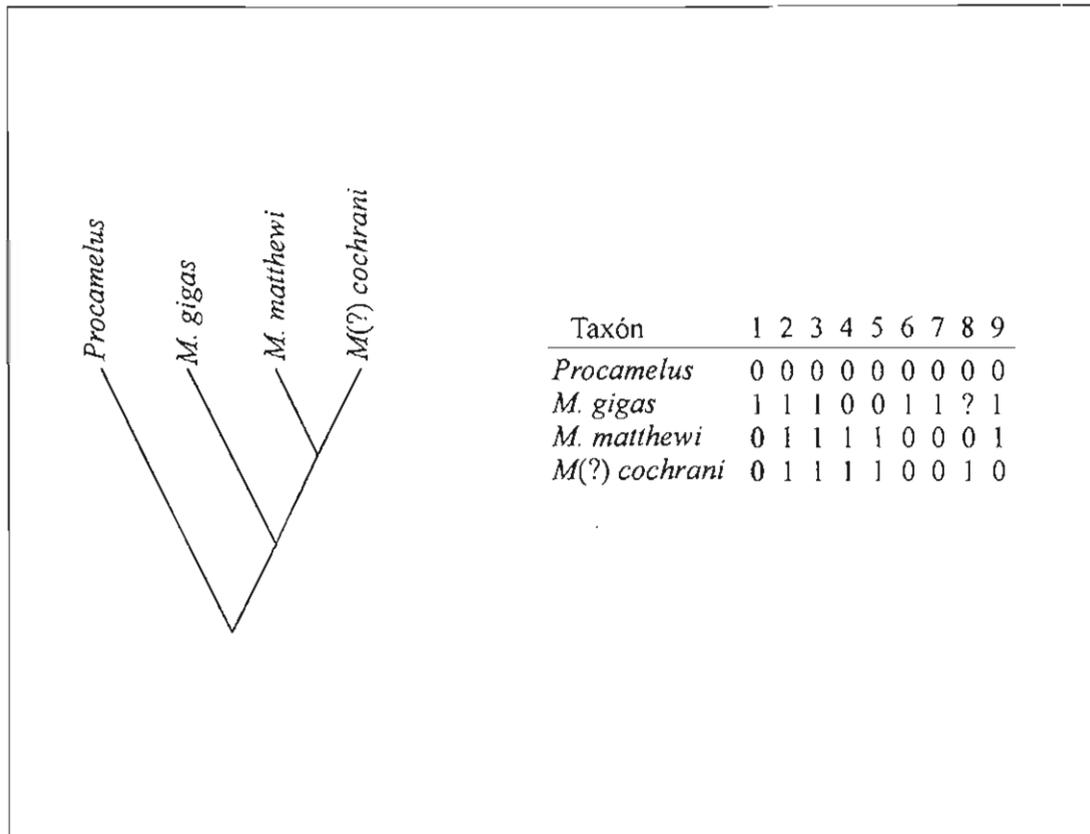


Figura 24. Cladograma más corto de las especies de *Megatylopus*. Los caracteres utilizados fueron los siguientes: 1. Hipsodoncia ((0) mesodonte (1) hipsodonte), 2. p1 ((0) no reducido (1) reducido), 4. proceso angular de la mandíbula ((0)corto (1) largo), 5. p3 ((0) grande (1) pequeño), 6. P3 ((0) sin fosa interna completa (1) con fosa interna completa), 6. Desarrollo de estilos y costillas((0) moderadamente desarrollados (1) fuertemente desarrollados), 7. Fosa maxilar ((0) profunda (1) poco profunda), 8. Raíces del p3 ((0) fusionadas (1) dos), 9. Metapodiales ((0) cortos (1) largos). *Procamelus* es el grupo externo.

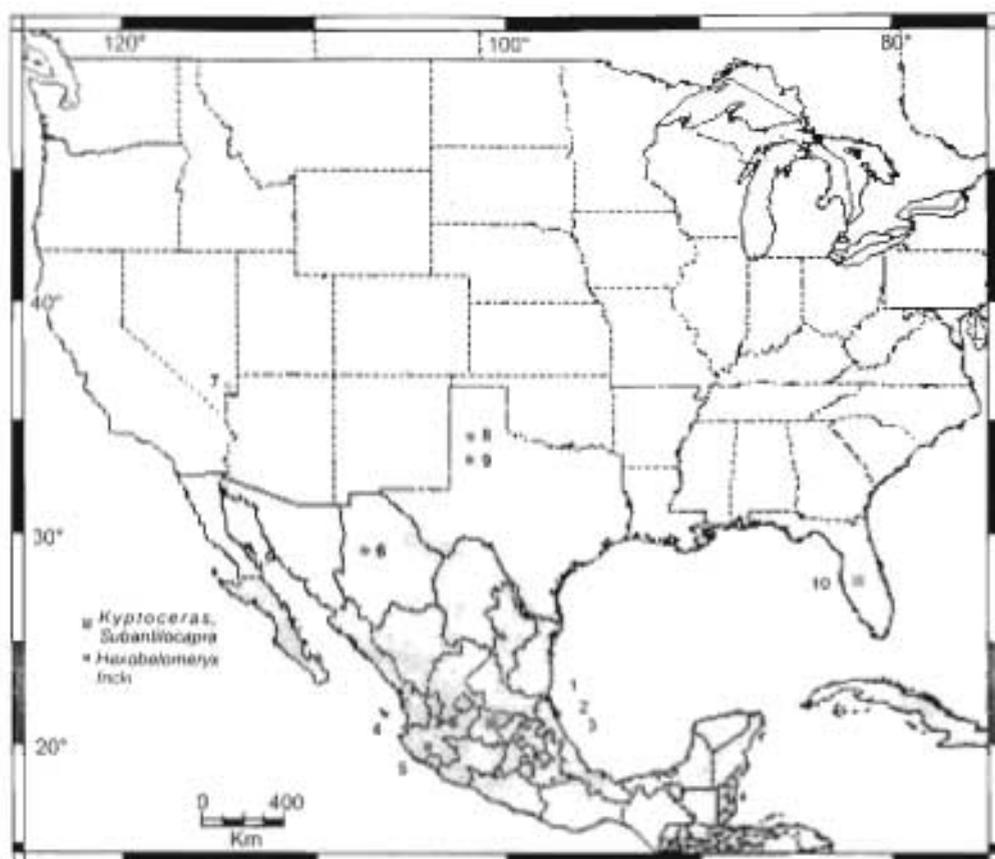


Figura 25. Distribución geográfica de *Kryptoceras*, *Subantilocapra* y *Hexobelomeryx fricki* durante el Hemfiliano tardío y el Hemfiliano más tardío en América del Norte. **Faunas:** 1. San Miguel de Allende, Guanajuato, 2. Zietla-Tehuichila, Hidalgo, 3. La Plegaria, Hidalgo, 4. Teocaltiche, Jalisco, 5. Tecolotlán, Jalisco, (los registros de Hidalgo y Jalisco están asignados a cf. *H. fricki*), 6. Yepómera y Matachic, Chihuahua, 7. Golgotha Pothole Quarry, Nevada, 8. Axtel, Christian Ranch, y Currie Ranch, Texas, 9. Smart Ranch (el registro de Arizona y los texanos están asignados como *Hexobelomeryx?*), 10. Upper Bone Valley, Florida.

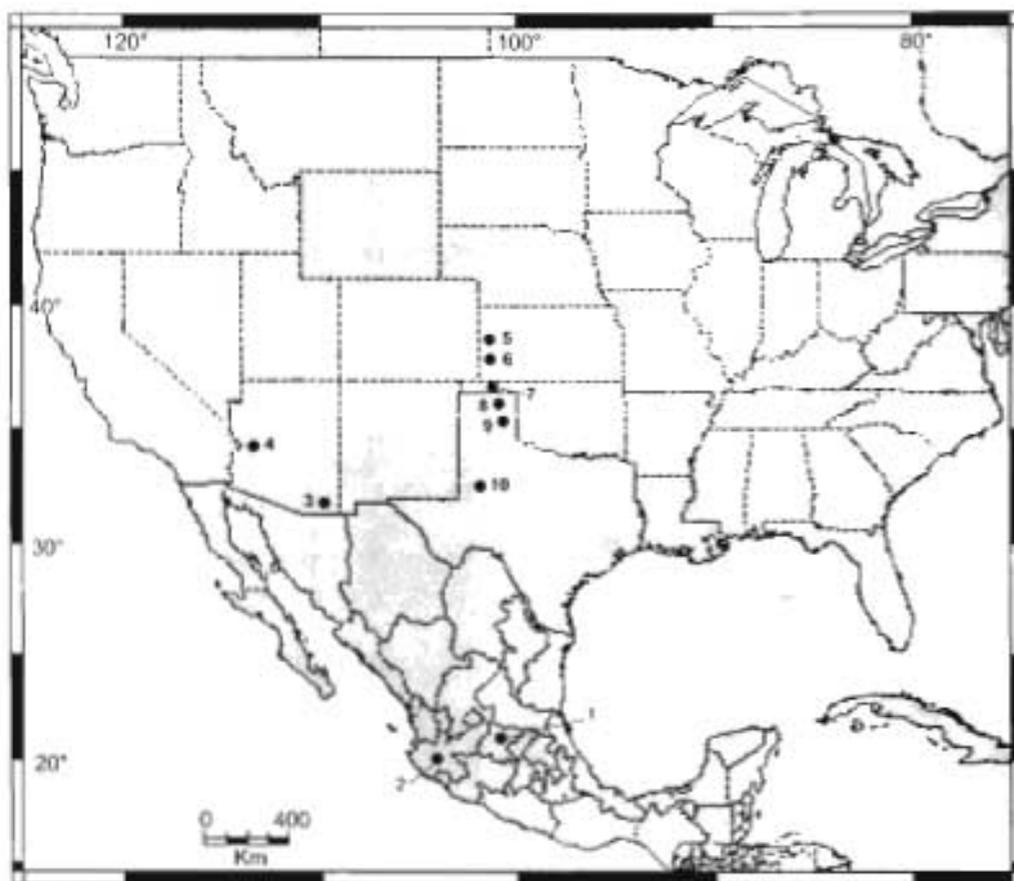


Figura 26. Distribución geográfica de *Alforjas* durante el Hemioceno tardío y el Hemioceno más tardío en América del Norte. **Faunas:** 1. San Miguel de Allende, Guanajuato, 2. Tecolotlán, Jalisco, 3. Camel Canyon, Redington, Old Cabin Quarry, San Pedro Valley y Turtle Pocket, Arizona, 4. Wikieup, Arizona, 5. Edson Quarry, Kansas, 6. Found Quarry, Lost Quarry y Rhinoceros Hill Quarry, Kansas, 7. Optima (Guymon), Oklahoma, 8. Turkey Track Canyon, Parcell Ranch y Canadian River Sites, Texas, 9. Coffee Ranch, Texas, 10. Smart Ranch, Texas.

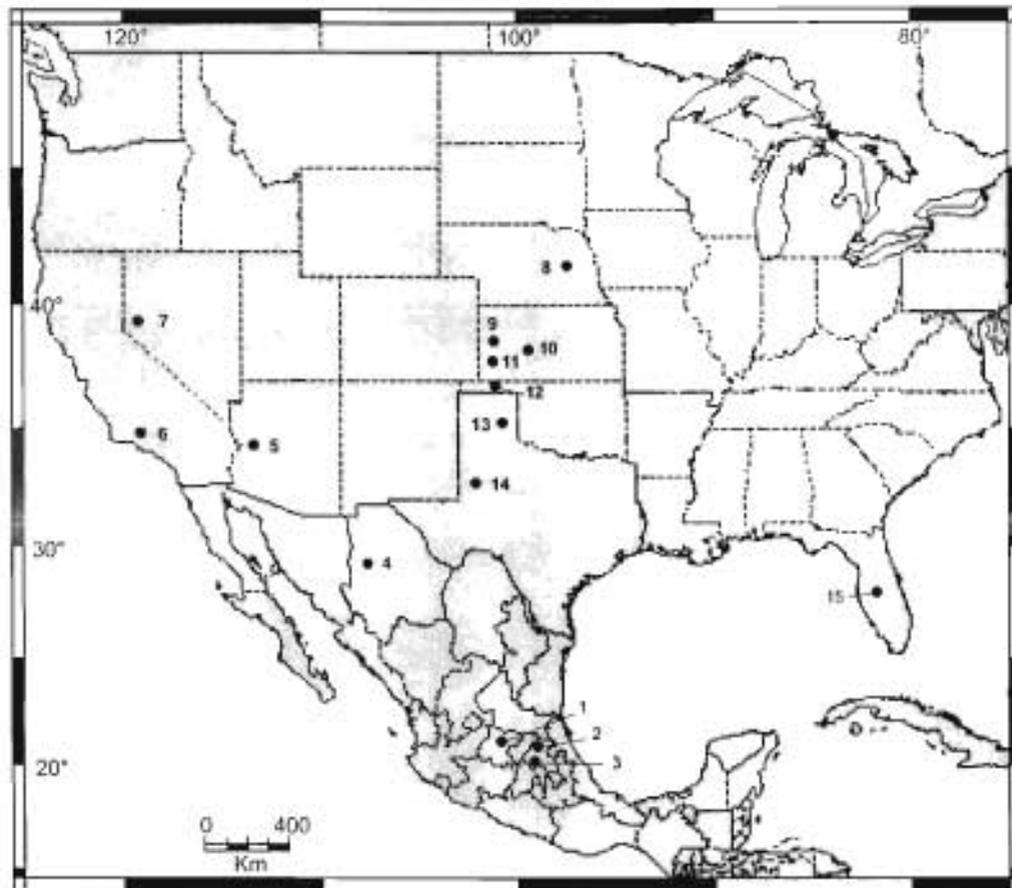


Figura 27. Distribución geográfica de *Hemiauchenia vera* durante el Hemiliano tardío y el Hemiliano más tardío en América del Norte. **Faunas:** 1. San Miguel de Allende, Guanajuato, 2. Zietla-Tehuichila, Hidalgo, 3. La Plegaria, Hidalgo (los registros de Hidalgo están asignados como *H. vera*?), 4. Yepómera, Chihuahua, 5. Wikieup, Arizona, 6. Warren, California, 7. Silver Springs, Nevada, 8. Santee y Devil's Nest Air-Strip, Nebraska, 9. Edson Quarry, Kansas, 10. Long Island Quarry, Kansas, 11. Found Quarry, Lost Quarry y Rhinoceros Hill Quarry, Kansas, 12. Optima (Guymon) Oklahoma, 13. Coffee Ranch, Texas, 14. Smart Ranch, Texas, 15. Upper Bone Valley, Florida.



Figura 28. Distribución geográfica de *Hemiauchenia* especie pequeña durante el Hemfiliano tardío y el Hemfiliano más tardío en América del Norte. **Faunas:** 1. San Miguel de Allende, Guanajuato, 2. Yepómera, Chihuahua, 3. Wikicup, Arizona, 4. Golgotha Wartermill Pothole Quarry, Nevada, 5. Upper Bone Valley, Florida.

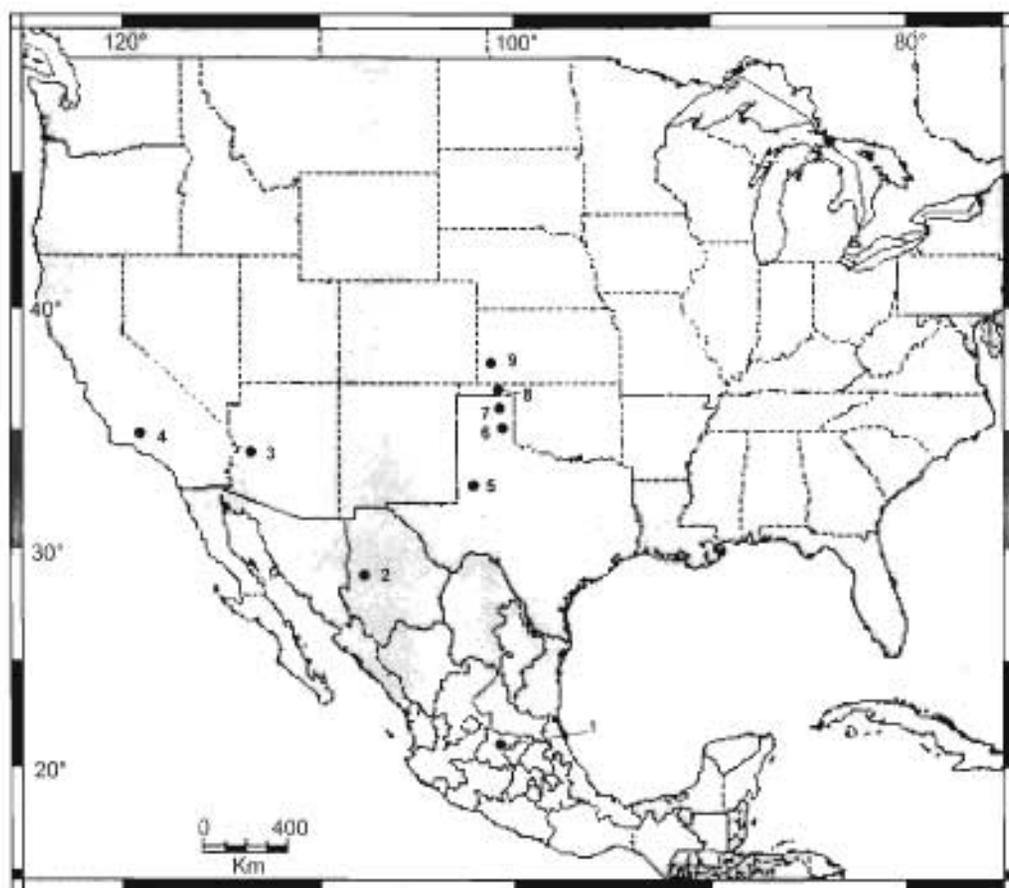


Figura 29. Distribución geográfica de *Megatylopus matthewi* durante el Hemfiliano tardío y el Hemfiliano más tardío en América del Norte. **Faunas:** 1. San Miguel de Allende, Guanajuato, 2. Yepómera, Chihuahua (registro asignado como *Megatylopus?* sp), 3. Wikieup, Arizona, 4. Warren, California, 5. Smart Ranch, Texas, 6. Coffee Ranch, Texas, 7. Turkey Track Canyon, Parcell Ranch y Canadian River Sites, Texas, 8. Optima (Guymon) Oklahoma, 9. Found Quarry, Lost Quarry y Rhinoceros Hill Quarry, Kansas.



Figura 30. Distribución geográfica de *Texoceros* durante el Hefiliano tardío y el Hefiliano más tardío en América del Norte. **Faunas:** 1. San Miguel de Allende, Guanajuato, 2. Camel Canyon y Redington, Arizona, 3. Wikieup, Arizona, 4. Mount Eden, California, 5. Golgotha Watermill Pothole Quarry y Panaca, Nevada, 6. Formación Snake Creek, Nebraska, 7. Edson Quarry, Kansas, 8. Found Quarry, Lost Quarry y Rhinoceros Hill Quarry, Kansas, 9. Optima (Guymon), Oklahoma, 10. Turkey Track Canyon, Parcell Ranch y Canadian River Sites, Texas, 11. Coffee Ranch, Texas.

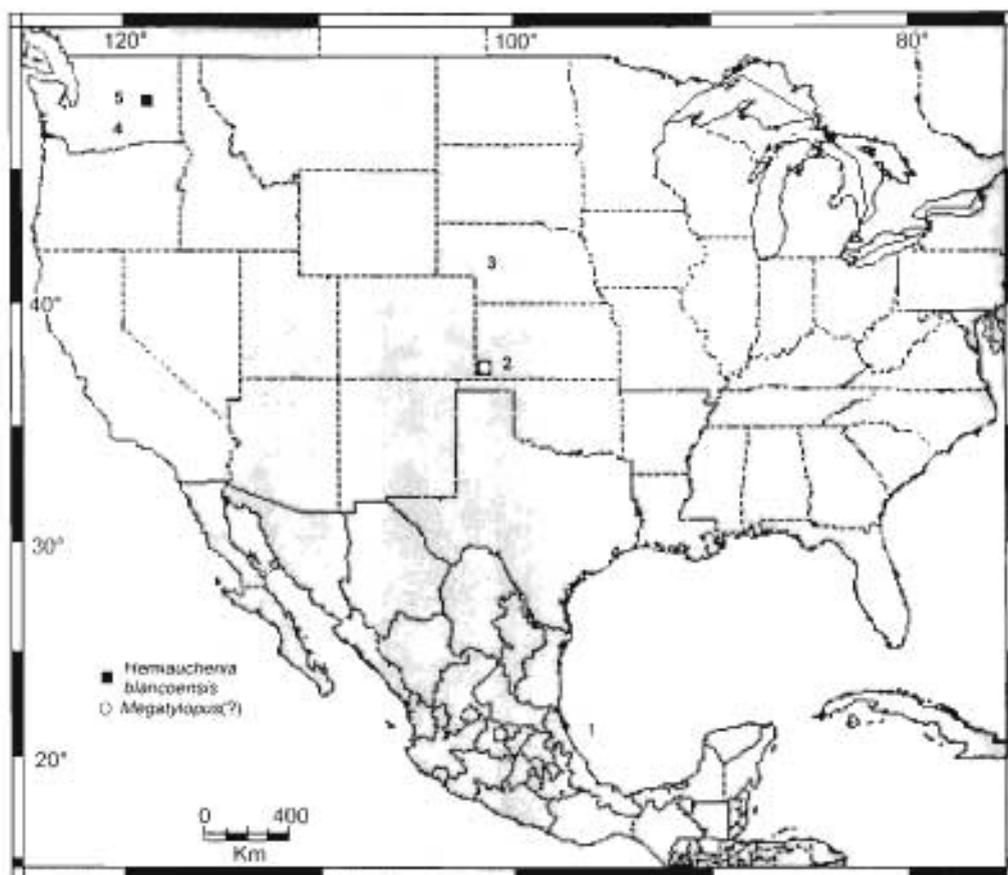


Figura 31. Distribución geográfica de *Hemiauchenia blancoensis* y *Megatylopus*(?) durante el Blancano temprano en América del Norte. **Faunas:** 1. San Miguel de Allende, Guanajuato, 2. Keefe Canyon, Kansas, 3. Lisco, Nebraska, 4. White Bluffs, Washington, 5. Taunton, Washington.

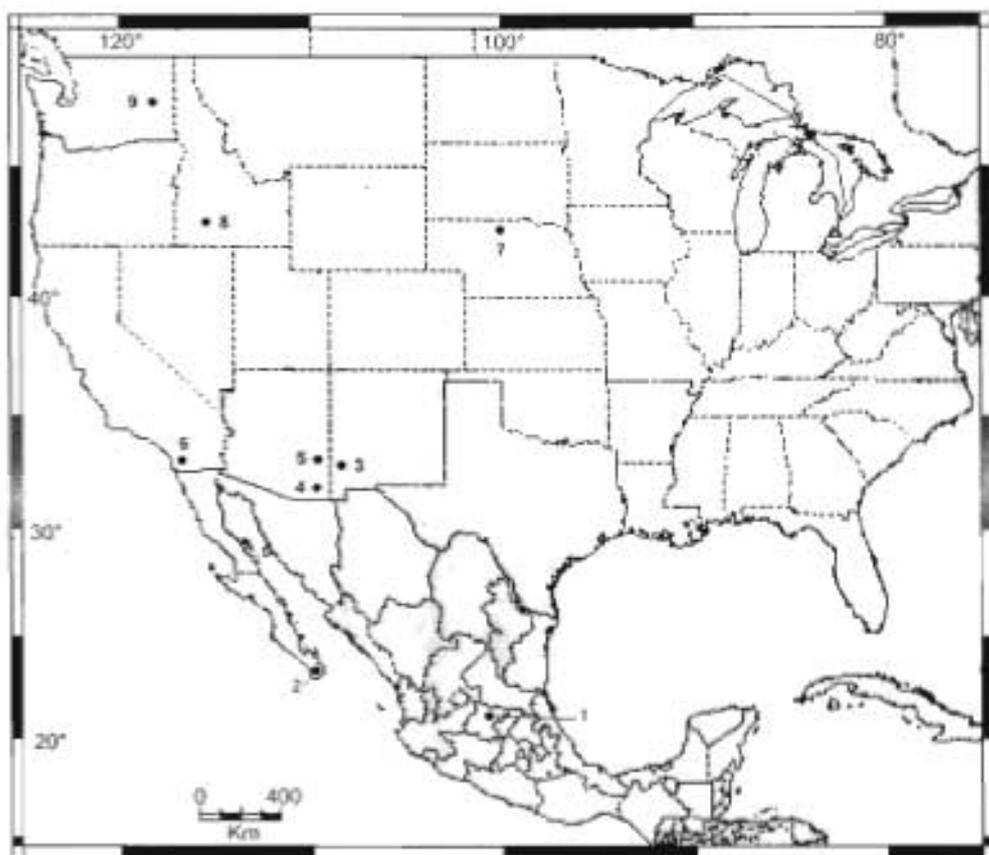


Figura 32. Distribución geográfica de *Camelops* durante el Blancano temprano de América del Norte. **Faunas:** 1. San Miguel de Allende, Guanajuato, 2. Las Tunas, Baja California Sur, 3. Buckhorn, Nuevo México, 4. Wolf Ranch, McGrae Wash & Cal Tech, Mendeville Ranch, Benson, Bear Spring y Matthew Wash, Arizona, 5. III Ranch, Arizona, 6. Arroyo Seco, California, 7. Sand Draw, Nebraska, 8. Hagerman, Idaho, 9. Taunton, Washington.

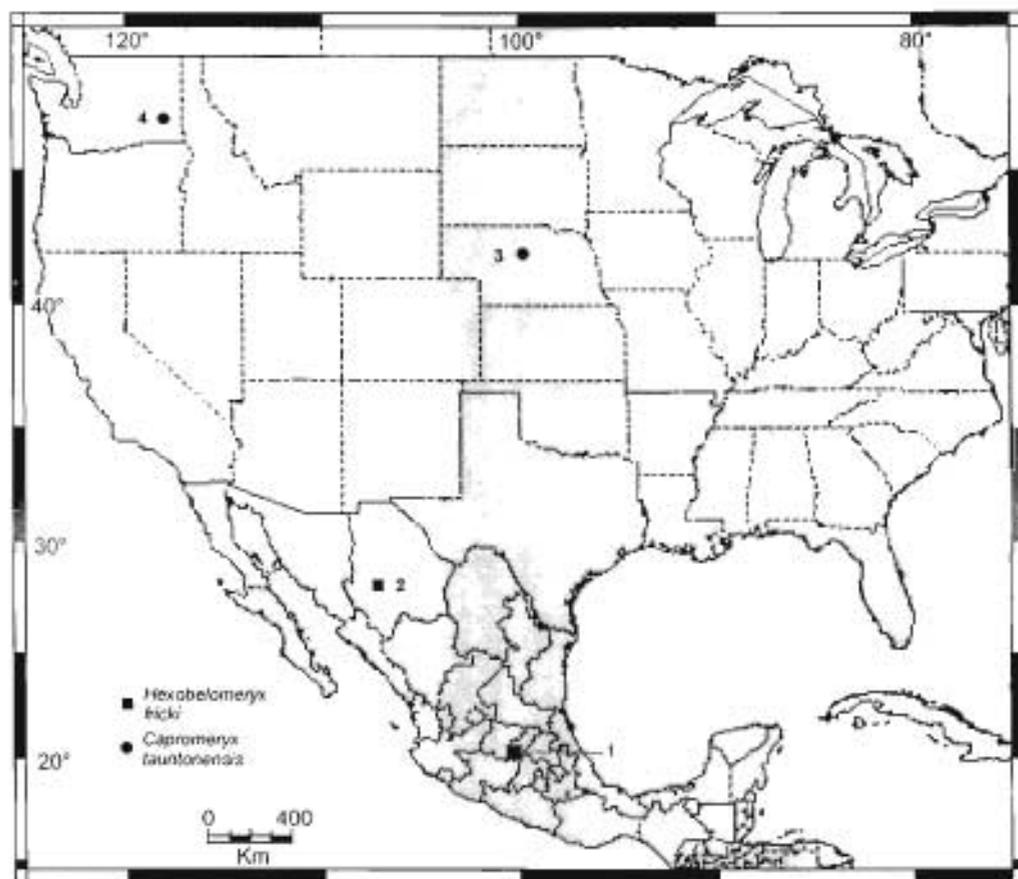


Figura 33. Distribución geográfica de *Hexobelomeryx fricki* y *Capromeryx tauntonensis* durante El Blancano temprano en América del Norte. **Faunas:** 1. San Miguel de Allende, Guanajuato, 2. Miñaca, Chihuahua, 3. Sand Draw, Nebraska (registro asignado como cf. *C. tauntonensis*), 4. Taunton, Washington.

Lámina I

Kyptoceras? sp. IGCU 12200, DP³ izquierdo: 1. Vista oclusal, 2. Vista labial. La línea representa 20 mm.

Alforjas sp. IGCU 8246, fragmento mandibular izquierdo con P₄-M₂: 3. Vista oclusal, 4. Vista lingual; IGCU 12201, M₃ derecho: 5. Vista oclusal, 6. Vista lingual; IGCU 6049, rama mandibular izquierda con DP₃-M₁: 7. Vista lingual, 8. Vista oclusal. La línea representa 30 mm.

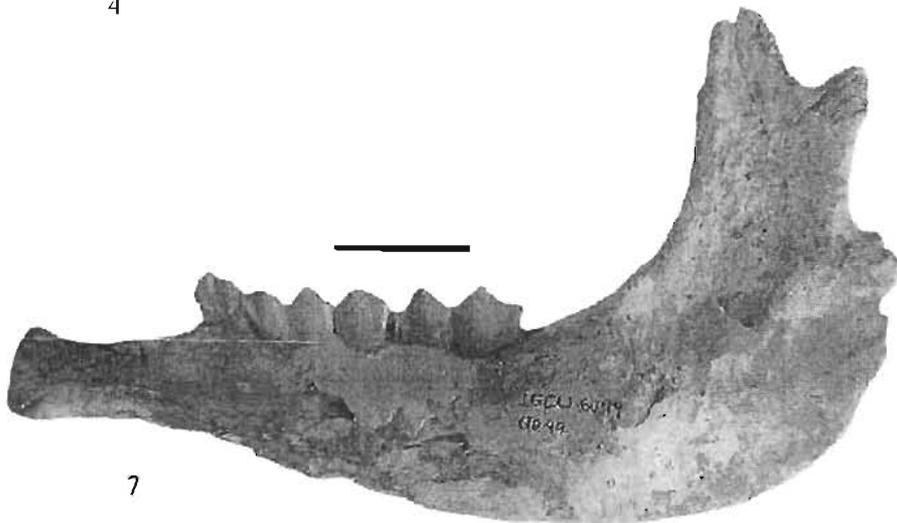
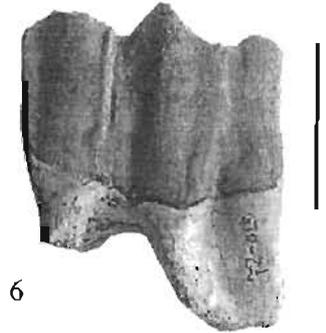
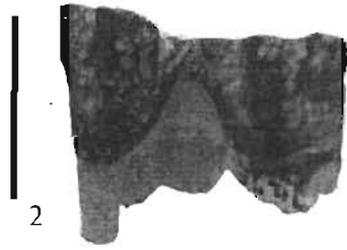
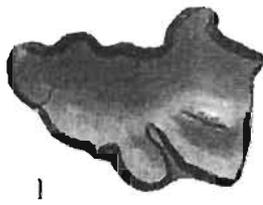


Lámina II

Alforjas sp. IGCU 7835. fragmento maxilar con M¹ derecho y parte del selene anterior del M²: 1. Vista labial, 2. Vista oclusal; IGCU 7383 e IGCU 9418, astrágalos izquierdos: 3. Vista anterior, 4. Vista posterior, 5. Vista lateral, 6. Vista medial. La línea representa 30 mm. IGCU 12202. metacarpal derecho: 7. Vista anterior, 8. Vista proximal; IGCU 7836, metatarsal izquierdo: 9. Vista anterior, 10. Vista proximal. En vista anterior la línea representa 100 mm y en vista proximal representa 30 mm.

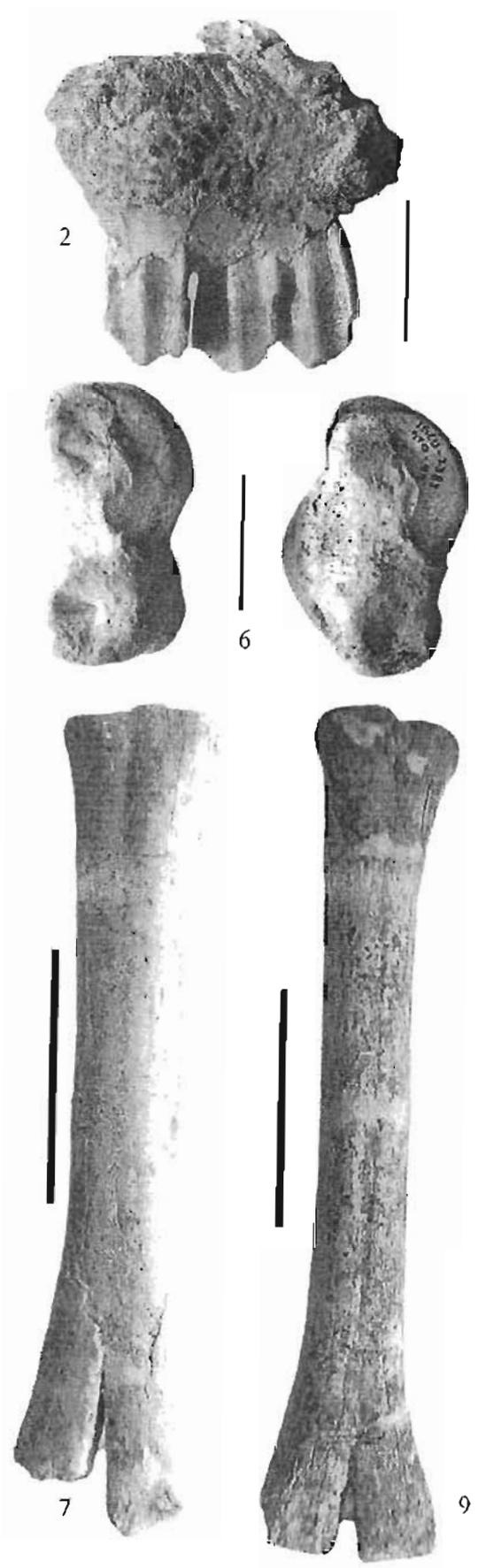
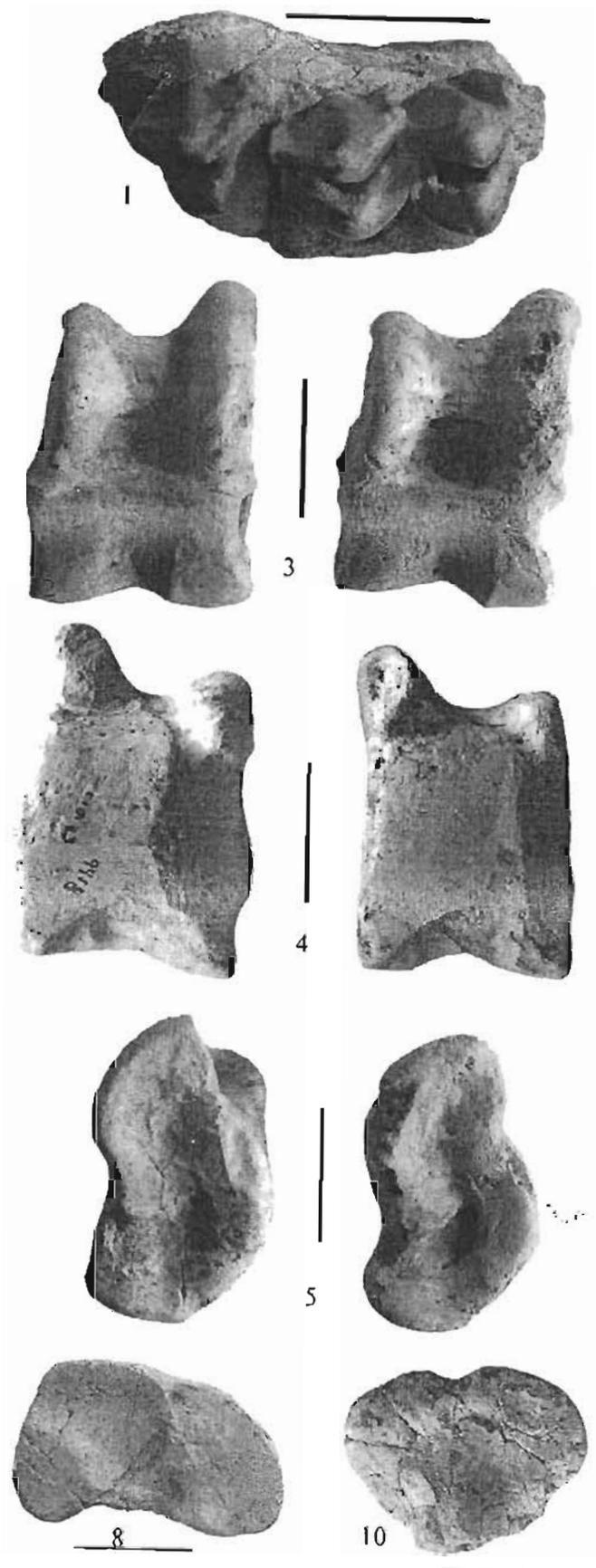


Lámina III

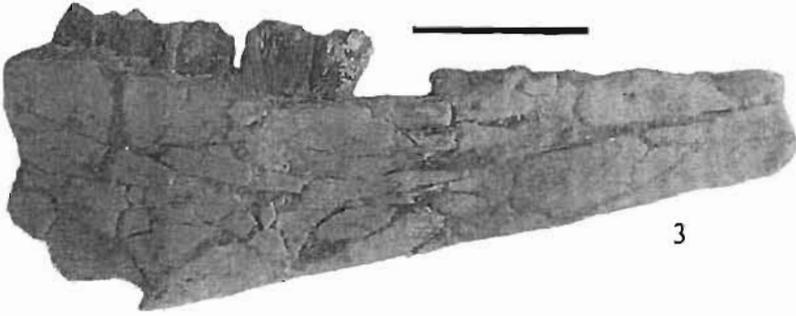
Alforjas sp. IGCU 5493 e IGCU 6898, falanges I: 1. Vista anterior, 2. Vista posterior.
Hemiauchenia vera. IGCU 12207, fragmento mandibular izquierdo con M₂-M₃: 3. Vista lingual, 4. Vista oclusal; IGCU 12210, P₄ izquierdo e IGCU 5322, M₁ izquierdo: 5. Vista oclusal, 6. Vista lingual; IGCU 12208, ramas mandibulares izquierda y derecha con P₄ (en erupción)-M₂: 7. Vista oclusal, 8. Vista labial de la rama derecha. La línea representa 30 mm.



1



2



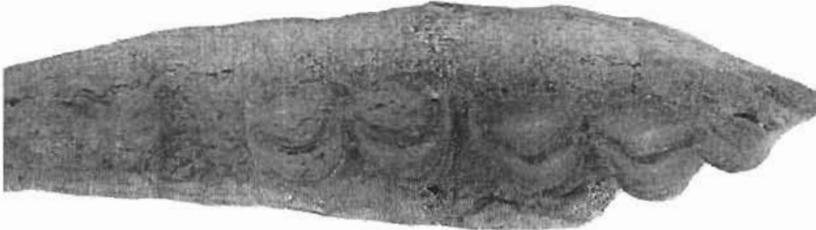
3



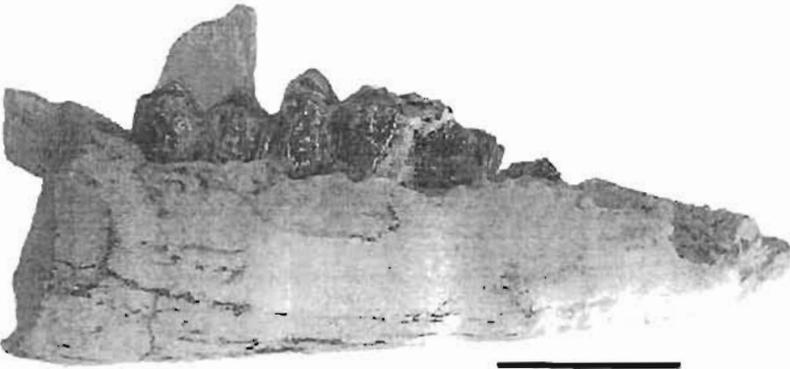
5



6



4



8



7

Lámina IV

Hemiauchenia vera. IGCU 12205, fragmentos maxilares con P³-M³ derechos y M¹-M³ izquierdos: 1. Vista oclusal, 2. Vista labial de la maxila derecha; IGCU 745 e IGCU 8572, astrágalos derechos: 3. Vista anterior, 4. Vista posterior, 5. Vista lateral, 6. Vista medial; IGCU 10733 e IGCU 12219, falanges I manuales: 7. Vista anterior. La línea representa 30 mm.

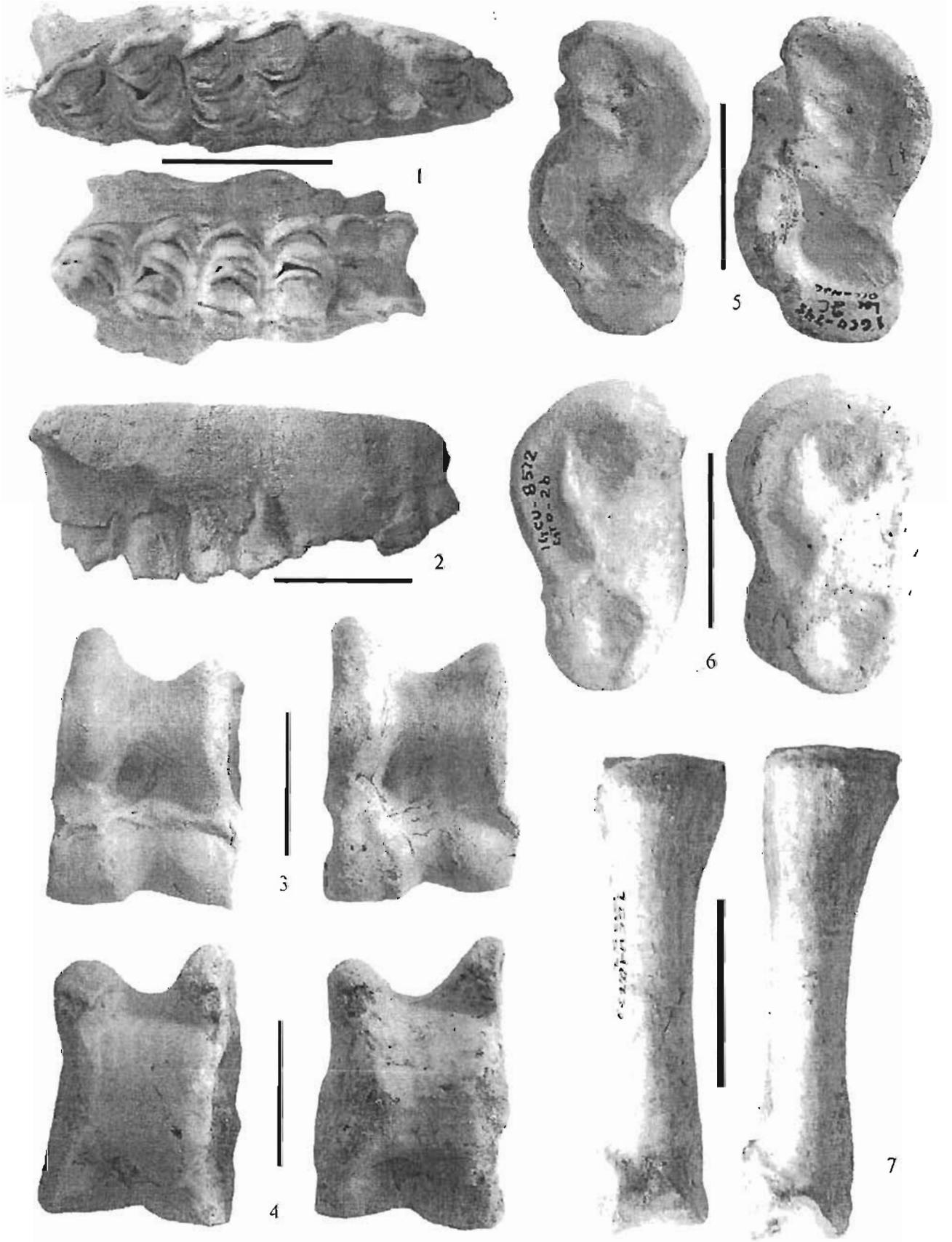


Lámina V

Hemiauchenia vera. IGCU 10733 e IGCU 12219, falanges I manuales: 1. Vista posterior; IGCU 8896 e IGCU 10723, falanges I podiales: 2. Vista anterior, 3. Vista posterior. La línea representa 30 mm. IGCU 8271, metacarpal izquierdo: 4. Vista proximal, 5. Vista anterior; IGCU 1226, metatarsal derecho: 6. Vista proximal, 7. Vista anterior; IGCU 3582, tibia izquierda: 8. Vista anterior. En vista proximal la línea representa 30 mm y en vista anterior representa 100 mm.

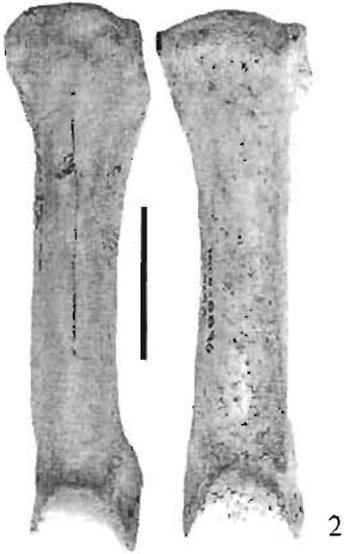
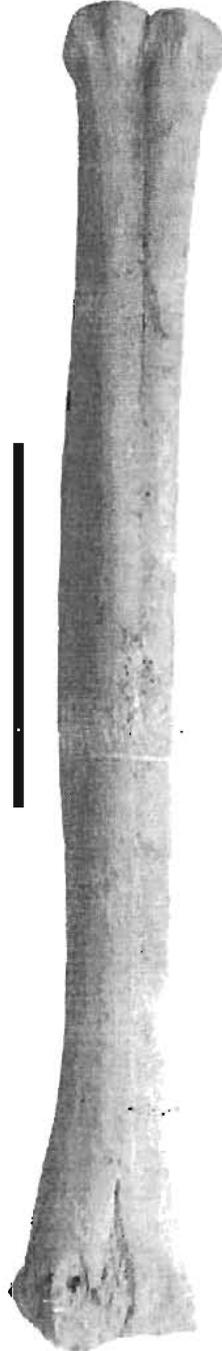
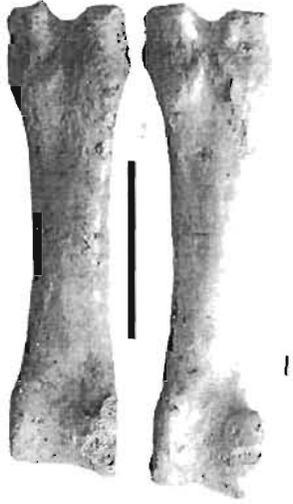


Lámina VI

Hemiauchenia blancoensis. IGCU 6135, ramas mandibulares izquierda y derecha con P₃-M₃ y los alvéolos para los I₁-I₃, C, y P₁: 1. Vista dorsal, 2. Vista oclusal de los molariformes, 3. Vista labial de la rama izquierda. La línea representa 30 mm.

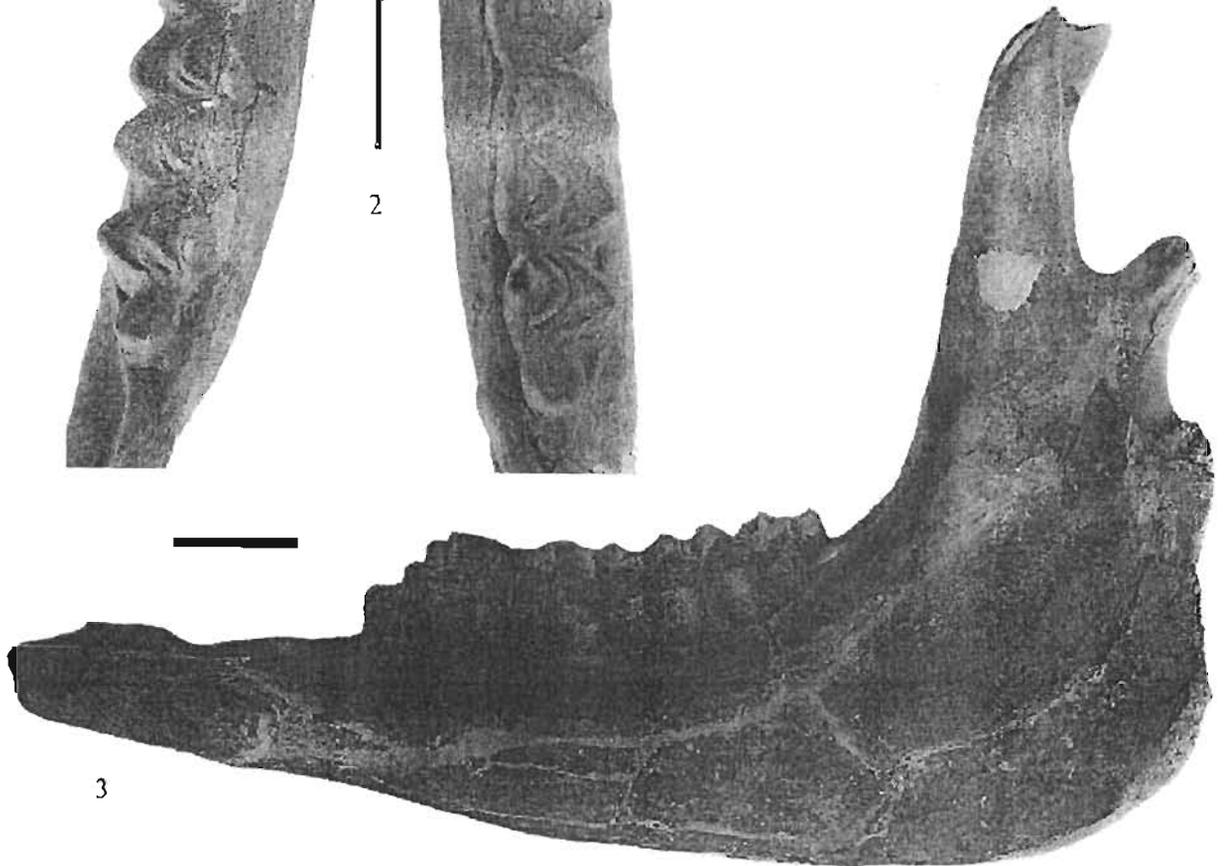
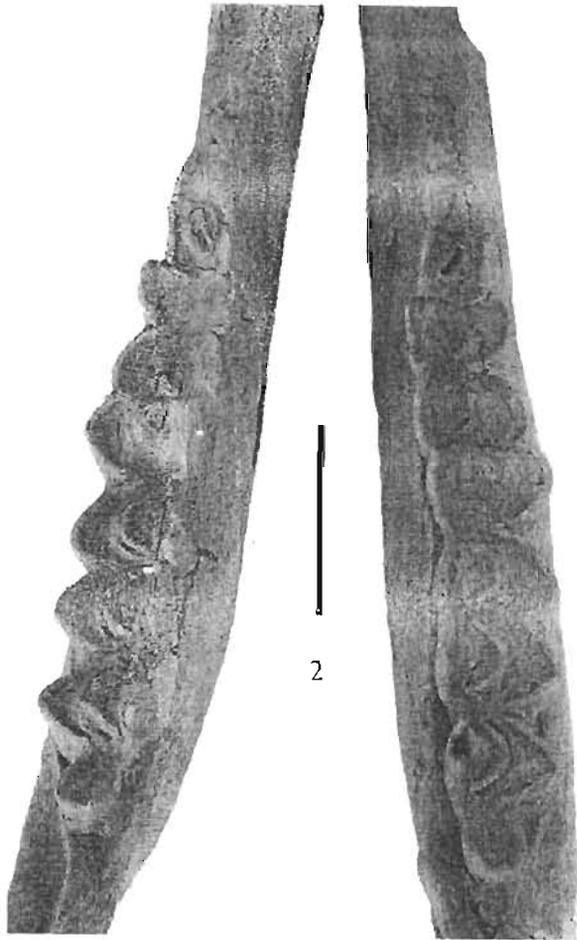


Lámina VII

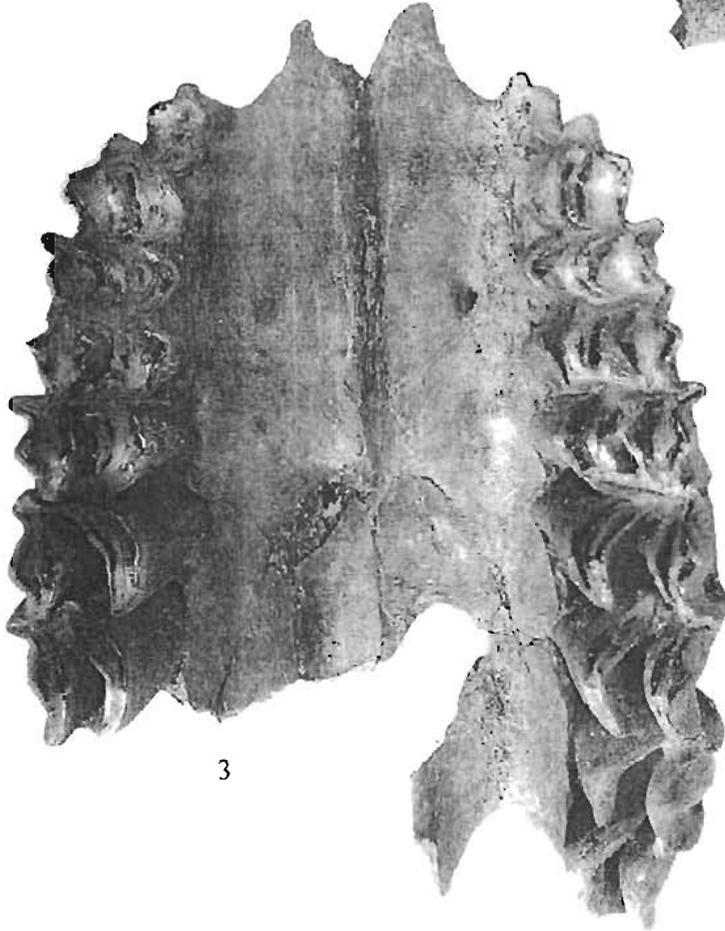
Hemiauchenia blancoensis. IGCU 11166, fragmento mandibular derecho con DP₃-M₁: 1. Vista oclusal, 2. Vista lingual; IGCU 12230, fragmento maxilar con DP²-M¹ derechos y DP²-M² izquierdos: 3. Vista oclusal, 4. Vista labial de la maxila izquierda (invertida); IGCU 5660, astrágalo izquierdo: 5. Vista anterior, 6. Vista posterior, 7. Vista lateral, 8. Vista medial. La línea representa 30 mm.



1



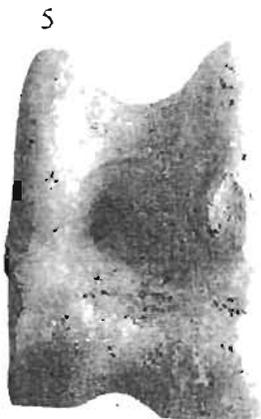
2



3



4



5



6



7



8

Lámina VIII

Hemiauchenia blancoensis. IGCU 4467. falange I podial: 1. Vista anterior, 2. Vista posterior; IGCU 7018. falange II: 3. Vista anterior; IGCU 12233. radio-ulna izquierda: 4. Vista posterior. La línea representa 30 mm y 100 mm sólo en la radio-ulna.

Hemiauchenia especie pequeña. IGCU 3914 astrágalo derecho e IGCU 10252, astrágalo izquierdo: 5. Vista anterior, 6. Vista posterior, 7. Vista lateral, 8. Vista medial; IGCU 5402, metacarpal derecho: 9. Vista proximal, 10. Vista anterior; IGCU 6993, metatarsal izquierdo: 11. Vista proximal, 12. Vista anterior. La línea representa 30 mm.

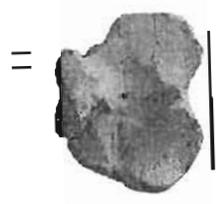
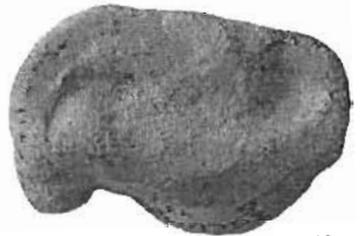
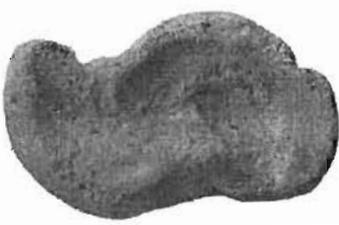
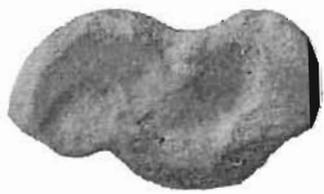
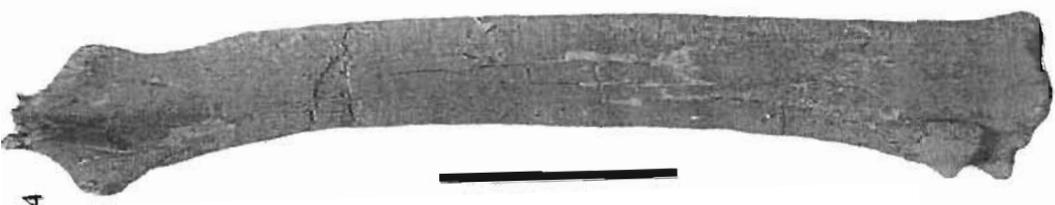
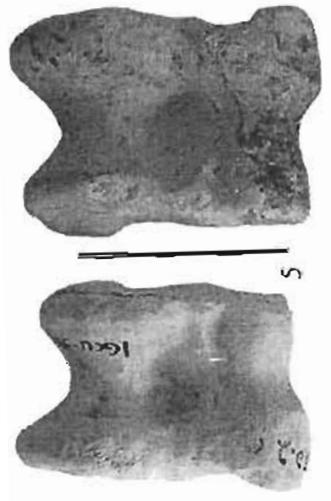
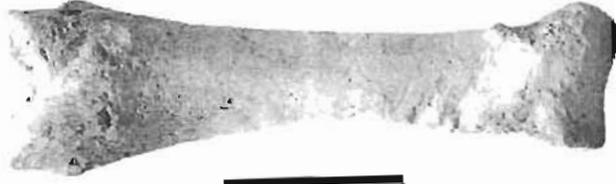


Lámina IX

Hemiauchenia especie pequeña. IGCU 12234, fragmento distal derecho de tibia: 1. Vista distal; IGCU 11220 e IGCU 5129, falanges I: 2. Vista anterior, 3. Vista posterior.
Blancocamelus meadei. IGCU 5860, falange I: 4. Vista anterior, 5. Vista posterior.
Camelops sp. IGCU 3735, astrágalo izquierdo: 6. Vista anterior, 7. Vista posterior, 8. Vista lateral, 9. Vista medial. La línea representa 30 mm.

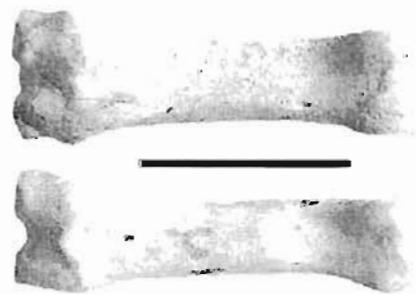
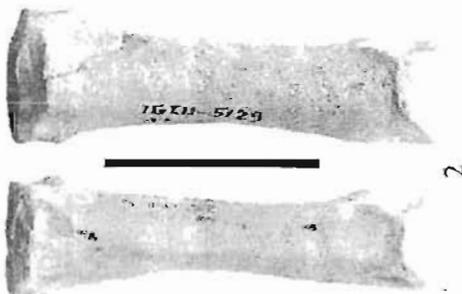
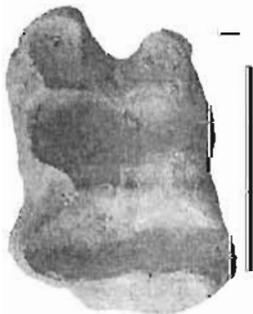
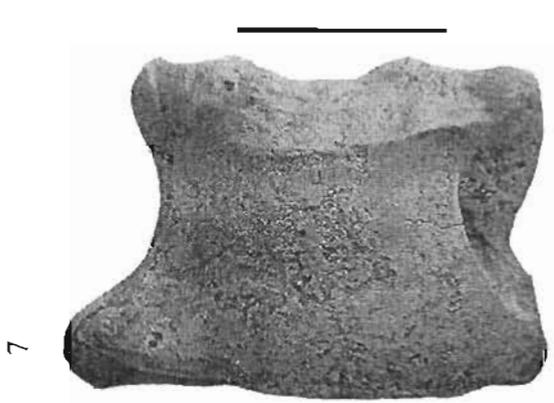


Lámina X

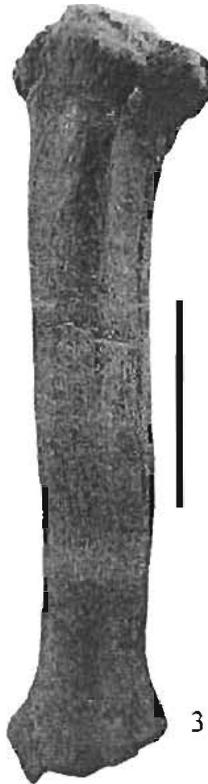
Camelops sp. IGCU 4224, fémur izquierdo casi completo: 1. Vista anterior, 2. Vista posterior; IGCU 4223, tibia izquierda: 3. Vista anterior. La línea representa 100 mm.
Megatylopus matthewi. IGCU 12237 fragmento mandibular izquierdo con P₄-M₃: 4. Vista lingual, 5. Vista oclusal; IGCU 2624, fragmento mandibular izquierdo con DP₃-DP₄: 6. Vista lingual, 7. Vista oclusal; IGCU 5325, M¹ derecho: 8. Vista labial, 9. Vista oclusal; IGCU 5326, M³ derecho: 10. Vista labial, 11. Vista oclusal. La línea representa 30 mm.



1



2



3



7



8



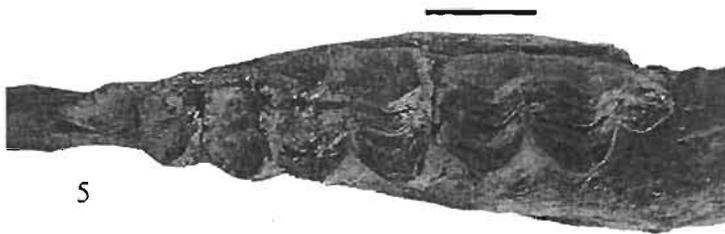
9



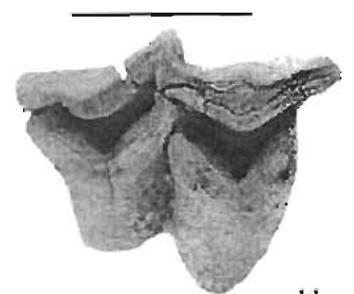
4



10



5



11



6

Lámina XI

Megatylopus matthewi. IGCU 9316. fragmento maxilar derecho con DP³-DP⁴: 1. Vista oclusal, 2. Vista labial. *Megatylopus(?)* sp. IGCU 6389, fragmento maxilar derecho con M¹ y un fragmento del M²: 3. Vista oclusal, 4. Vista labial; IGCU 6586, DP³ y DP⁴ izquierdos: 5. Vista oclusal, 6. Vista labial. La línea representa 30 mm.

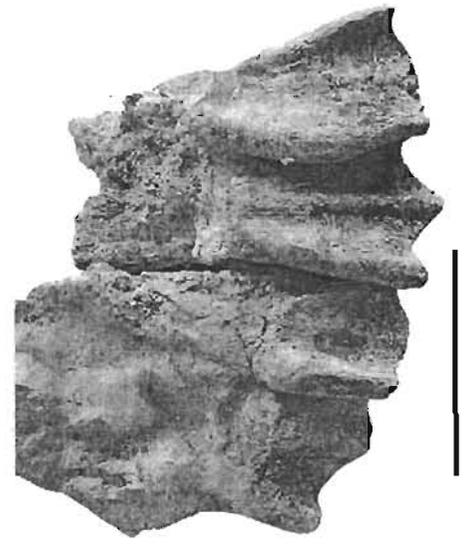
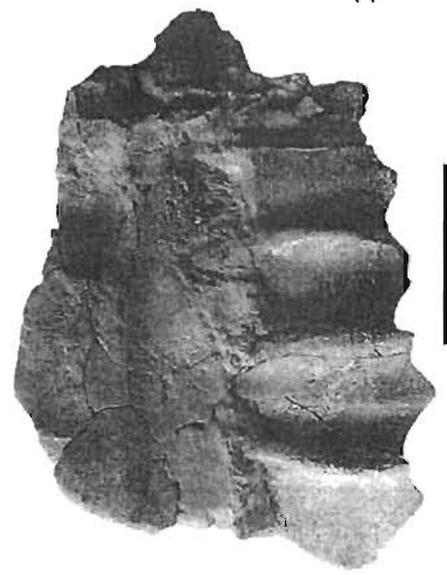


Lámina XII

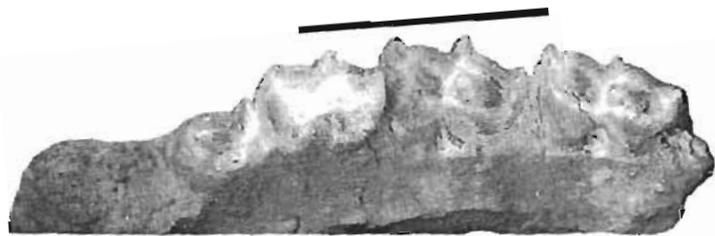
Texoceros sp. IGCU 12238, fragmento mandibular derecho con P₂-M₃: 1. Vista oclusal, 2. Vista lingual. La línea representa 30 mm. IGCU 5649, serie dental derecha con P⁴-M³: 3. Vista oclusal, 4. Vista labial. La línea representa 20 mm. *Subantilocapra* sp. IGCU 5943, fragmento maxilar derecho con DP²-DP⁴: 5. Vista oclusal, 6. Vista labial; IGCU 5644, M¹ izquierdo: 7. Vista oclusal, 8. Vista labial; IGCU 12245, M² derecho: 9. Vista oclusal, 10. Vista labial; IGCU 5624, M³ derecho: 11. Vista oclusal, 12. Vista labial. La línea representa 10 mm.



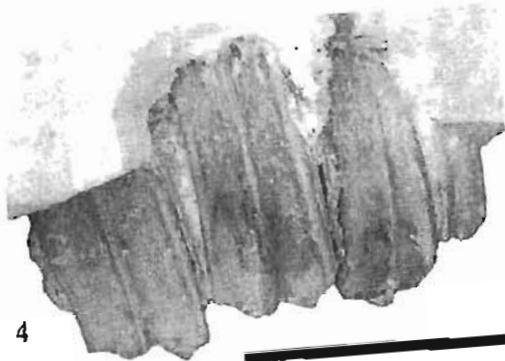
1



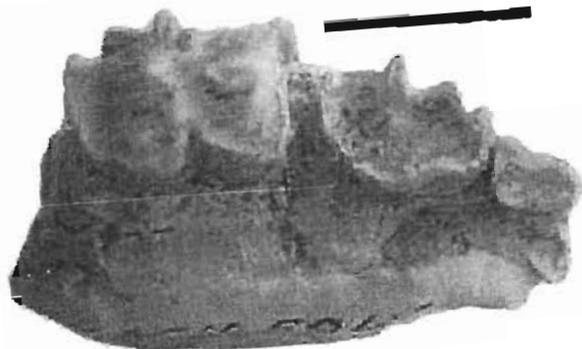
2



3



4



5



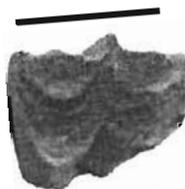
6



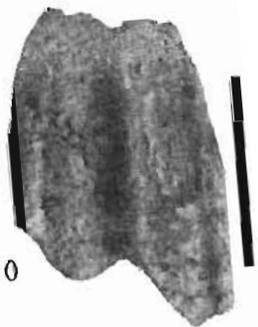
7



8



9



10



11



12

Lámina XIII

Hexobelomeryx fricki. IGCU 12249, fragmento mandibular izquierdo con DP₃-M₂: 1. Vista lingual, 2. Vista oclusal; IGCU 5863, fragmento mandibular izquierdo con parte posterior del P₄-M₃: 3. Vista lingual, 4. Vista oclusal; IGCU 9617, fragmento mandibular derecho con P₃-M₃: 5. Vista lingual, 6. Vista oclusal; IGCU 8619, fragmento mandibular derecho con P₃-M₃: 7. Vista lingual, 8. Vista oclusal. La línea representa 30 mm.

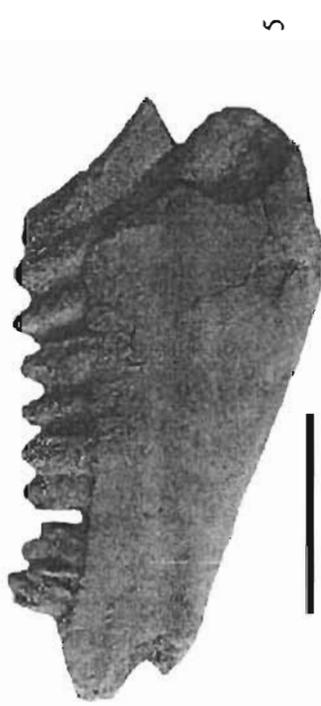
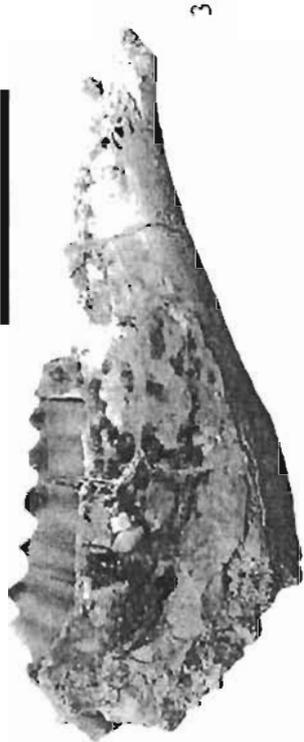


Lámina XIV

Hexobelomeryx fricki. IGCU 10131, fragmento mandibular derecho con P₃-M₃: 1. Vista lingual, 2. Vista oclusal; IGCU 10957, fragmento mandibular derecho con P₃-M₃: 3. Vista lingual, 4. Vista oclusal. La línea representa 30 mm. IGCU 8130, P³ izquierdo: 5. Vista oclusal, 6. Vista labial; IGCU 8129, P⁴ izquierdo: 7. Vista oclusal, 8. Vista labial; IGCU 8121, M¹ izquierdo: 9. Vista oclusal, 10. Vista labial; IGCU 4207, M² derecho: 11. Vista oclusal, 12. Vista labial; IGCU 5319, M³ izquierdo: 13. Vista oclusal, 14. Vista labial; IGCU 5424, P²-P⁴ izquierdos: 15. Vista oclusal, 16. Vista labial; IGCU 5423, P⁴-M² derechos: 17. Vista oclusal, 18. Vista labial; IGCU 5421 e IGCU 5422, M² y M³ izquierdos: 19. Vista oclusal, 20. Vista labial. La línea representa 10 mm.

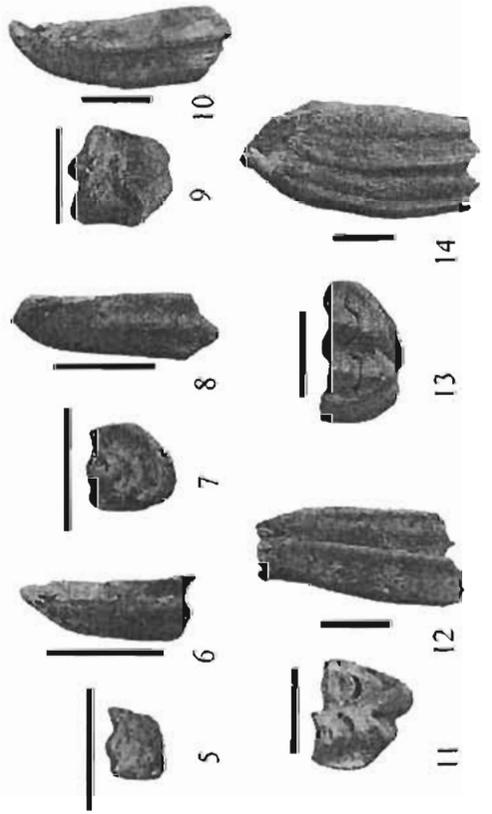
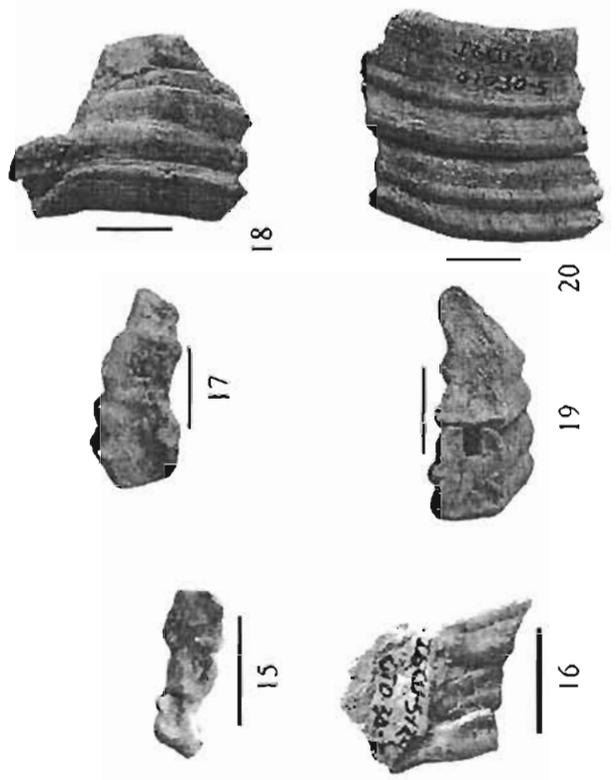
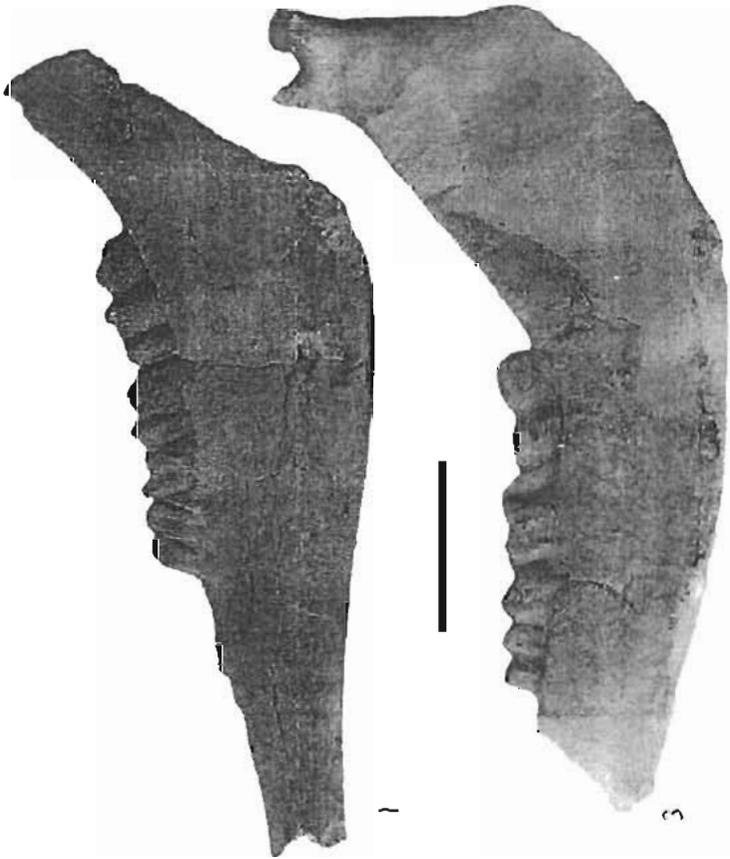
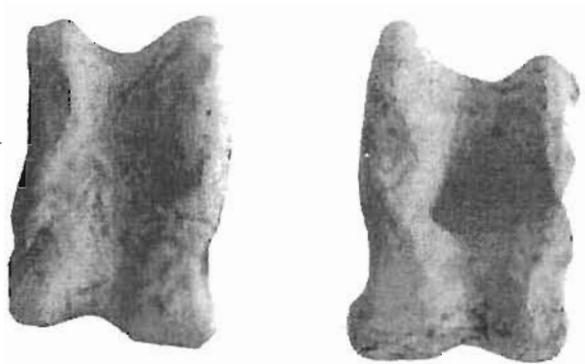


Lámina XV

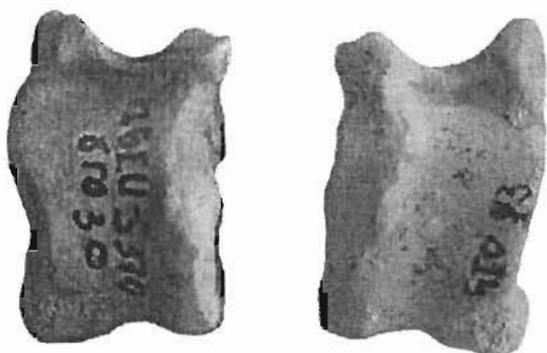
Hexobelomeryx fricki. IGCU 5370 e IGCU 12258, astrágalos izquierdo y derecho: 1. Vista anterior, 2. Vista posterior, 3. Vista lateral, 4. Vista medial; IGCU 3948, metacarpal izquierdo: 5. Vista proximal, 6. Vista anterior. La línea representa 30 mm.



1



5



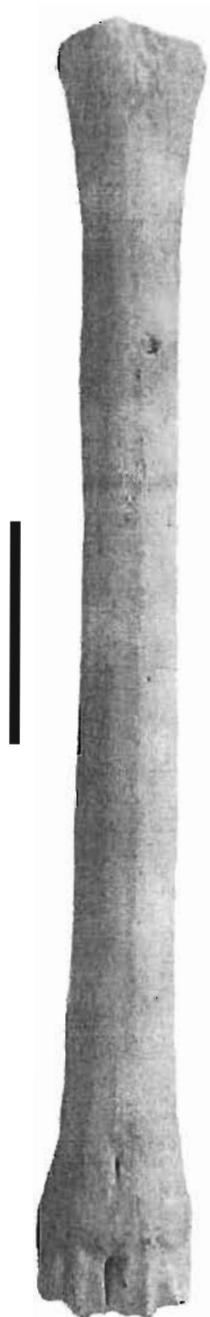
2



3



4



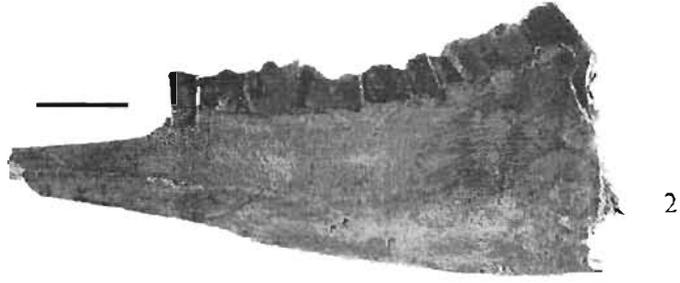
6

Lámina XVI

Capromeryx tauntonensis. IGCU 12260, rama mandibular derecha con P₂-M₃: 1. Vista oclusal, 2. Vista lingual; IGCU 8134, fragmento mandibular derecho con P₂-M₃: 3. Vista oclusal; IGCU 8136, P³-P⁴ derechos e IGCU 8135, M¹ derecho: 4. Vista oclusal, 5. Vista labial; IGCU 3864, fragmento maxilar con P⁴-M¹ derechos: 6. Vista oclusal, 7. Vista labial; IGCU 3873, M² derecho: 8. Vista oclusal, 9. Vista labial; IGCU 4036, M³ derecho: 10. Vista oclusal, 11. Vista labial; IGCU 4990, M³ derecho: 12. Vista oclusal, 13. Vista labial. La línea representa 10 mm.



1



2



3



4



5



6



7



8



10



12



9



11



13