



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MEXICO

PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS DE LA TIERRA

CLASIFICACIÓN TAXONÓMICA DE ELEMENTOS POSTCRANEALES DE
MAMÍFEROS (ÓRDENES CARNIVORA, ARTIODACTYLA Y PERISSODACTYLA)
DEL OLIGOCENO TEMPRANO DE OAXACA Y SUS IMPLICACIONES
PALEOBIOLÓGICAS

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS DE LA TIERRA

PRESENTA:

ERICK MIGUEL DÍAZ DE LEÓN MUÑOZ

TUTOR

DR. EDUARDO JIMÉNEZ HIDALGO
INSTITUTO DE RECURSOS, UNIVERSIDAD DEL MAR

JURIQUILLA, QUERÉTARO, ENERO 2020



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.

Declaración de ética académica

Declaro conocer el Código de Ética de la Universidad Nacional Autónoma de México, plasmado en la Legislación Universitaria. Con base en las definiciones de integridad y honestidad ahí especificadas, aseguro mediante mi firma al calce que el presente trabajo es original y enteramente de mi autoría.

Todas las citas de, o referencias a la obra de otros autores aparecen debida y adecuadamente señaladas, así como acreditadas mediante los recursos editoriales convencionales.

Agradecimientos

A mi tutor Dr. Eduardo Jiménez Hidalgo,
por su tiempo y paciencia para revisar mi trabajo y asesorarme, incluso en altas
horas y fines de semana.

A los Doctores Oscar Carranza e Isabel Israde,
Por el tiempo que dedicaron en mis evaluaciones semestrales y sus consejos para
mejorar el trabajo.

A los Doctores Jorge Aranda, Victor Adrián Bravo y Marisol Montellano,
Por el tiempo dedicado en la revisión de éste trabajo y los consejos para
enriquecerlo.

Al maestro Margarito Álvarez por sus consejos y el tiempo dedicados a solucionar
mis dudas en estadística.

Este proyecto de tesis forma parte del Proyecto CONACyT Ciencia Básica 2015
N.º 255883 “Asociaciones faunísticas y ambientes de depósito de las localidades
fossilíferas continentales del Eoceno tardío de la Mixteca Alta Oaxaqueña”

Resumen

En la Formación Chilapa, en el estado de Oaxaca, desde hace aproximadamente
10 años se han llevado a cabo trabajos para la recuperación de material
paleontológico en el municipio de Santiago Yolomécatl. Su estudio ha llevado a la
conclusión de que se trata de una localidad del Oligoceno temprano. La asociación
faunística ha recibido el nombre de Fauna Local Iniyoo, y se hallan representados
diversos grupos como équidos, camélidos, hipertragúlidos, tapíridos, anficiónidos,

oreodontes, entre otros. De acuerdo con la fauna presente se ha propuesto una edad arikareana temprana (NALMA).

Los trabajos previos de identificación taxonómica del material se han basado en características dentales y craneales de las especies, dejando de lado los elementos postcraneales al no ser éstos muy diagnósticos.

Trabajos recientes han encontrado diferencias morfológicas en elementos del postcráneo que pueden ayudar en la clasificación de especies o géneros, además de la importante información que aportan en cuanto a la ecología y biología de los organismos.

En la presente tesis se conjugan dos técnicas para la clasificación e identificación de elementos postcraneales, realizando a) clasificaciones clásicas basadas en rasgos morfológicos de los ejemplares fósiles y b) técnicas de estadística multivariada de manera exploratoria como el análisis clúster, análisis de componentes principales y de clasificación como es el análisis de funciones discriminantes. Al combinar ambas técnicas se puede obtener una mayor certeza de la clasificación de los ejemplares.

El material identificado pertenece a la Colección Científica del Laboratorio de Paleobiología de la Universidad del Mar, y como material de referencia se utilizaron ejemplares de la colección de mamíferos fósiles del Museo Americano de Historia Natural en la ciudad de New York.

Los análisis estadísticos fueron exitosos en la clasificación a nivel familia, pero poco informativos en la clasificación a nivel género para determinados grupos como los équidos, lo cual fue atribuido al pequeño tamaño de muestra disponible del material de referencia consultado, así como a las características propias que distinguen a los especímenes de la Fauna Local (F.L.) Iniyoo con respecto a sus contrapartes norteamericanas, por lo que una base de datos más robusta, tanto de ejemplares oaxaqueños, como norteamericanos podría ser necesaria en posteriores trabajos para obtener mejores éxitos en la clasificación. A pesar de estos problemas, se lograron clasificar exitosamente gran parte de los ejemplares gracias a sus características morfológicas y establecer cuáles son aquéllas que permiten su

correcta asignación taxonómica y cuáles son las características en las que difieren las especies oaxaqueñas de las norteamericanas.

El trabajo realizado permitió corroborar la presencia de taxones previamente reportados mediante material dental, como camélidos, équidos tridáctilos, tragulines y tapíridos. Además, reveló la presencia de taxones previamente no reconocidos, como un segundo équido de talla mayor al previamente reportado y un nuevo anficiónido. Como resultado, también se expandieron los rangos geográficos para los nothokematines, previamente reportados sólo en latitudes más elevadas en Estados Unidos.

Estos resultados permitieron hacer una mejor comparación y establecer una correlación faunística con localidades norteamericanas, como la presente en la Formación John Day, Oregon y la F.L Buda, Florida, con las que comparte taxones similares como anficiones, tragulines, équidos y camellos.

Abstract

Several researchers have been working in the Chilapa Formation, state of Oaxaca, for the recovery of paleontological material in the municipality of Santiago Yolomécatl. The research has been carried out for approximately 10 years. It's study has led to the conclusion that it is an early Oligocene locality.

The faunal association has received the name of Local Iniyoo Fauna, where diverse groups are represented, such as equids, camelids, hypertragulids, tapirids, amphicyonids, oreodonts, among others. According to the fauna recovered faunal elements, an early Arikarean age (NALMA) has been proposed.

Previous works of taxonomic identification of the material in this area, have been based on dental and cranial characteristics of the species, leaving aside the postcranial elements due they are not considered very useful to identify species.

Recent works have determined some morphological differences in elements of the postcranium that can help in the classification of species or genera, in addition to the important information they have provided regarding the ecology and biology of organisms.

This thesis combines two techniques for the classification and identification of postcranial elements, performing a) classical classifications based on morphological features of fossil specimens and b) exploratory multivariate statistical techniques such as cluster analysis, principal component analysis, and classification, as is the analysis of discriminant functions. By combining both techniques it is possible to obtain greater certainty of the classification of the specimens.

The identified material belongs to the Scientific Collection of the Paleobiology Laboratory of the Universidad del Mar, and as reference material, specimens of the fossil mammal collection of the American Museum of Natural History in New York City were used.

The statistical analyses were successful in the classification at the family level, but not very informative in the classification at the genus level for certain groups such as equidae, which was attributed to the small available sample size of the consulted reference material, as well as to the characteristics that distinguish the specimens of the Iniyoo Local Fauna (LF) with respect to their North American counterparts. A more robust database, both of Oaxaca and North American specimens, may be necessary for subsequent works to obtain successful results in the classification. In spite of these problems, large part of the specimens were successfully classified as consequence of their morphological characteristics and it was possible to establish which features allow their correct taxonomic assignment and what are the characteristics in which the Oaxacan species differ from the North American ones.

The work carried out allowed to confirm the presence of previously reported taxa by dental material, such as camelids, tridactyl equids, tragulines, and tapirids. In addition, it revealed the presence of previously unrecognized taxa, such as a second equidae larger than previously reported and a new amphicyonid. As a result, geographic ranges for nothokematines, previously reported only at higher latitudes in the United States, were also expanded.

In conclusion, these results allowed us to make a better comparison and establish a faunal correlation with North American localities, such as the one present in the John

Day Formation, Oregon and the Buda LF, Florida, with which Iniyoo Local Fauna shares similar taxa such as amphicyonids, tragulines, equids, and camels.

Contenido

Declaración de ética académica.....	1
Agradecimientos.....	2
Resumen.....	2
Abstract.....	4
Lista de tablas.....	8
Lista de figuras.....	9
Introducción.....	11
Contexto temporal.....	11
Clasificaciones taxonómicas con elementos poscraneales.....	15
Justificación.....	16
Objetivos.....	16
Hipótesis.....	16
Materiales y Métodos.....	17
Aspectos geológicos.....	17
Aspectos paleontológicos.....	17
Métodos cualitativos.....	18
Métodos cuantitativos.....	20

Análisis estadísticos	26
Base de datos	28
Supuestos estadísticos	29
Normalidad.....	29
Ausencia de outliers.....	29
Homocedasticidad.....	30
Linealidad.....	30
Datos ausentes	30
Patrón de datos ausentes	32
Imputación de datos ausentes	33
Análisis de Conglomerados (Clúster).....	33
Análisis de componentes principales (ACP).....	34
Análisis de funciones discriminantes (AFD)	35
Validación cruzada.....	36
Precisión de la clasificación	37
Marco geológico	38
Cuenca de Tlaxiaco	38
Formación Chilapa	41
Historia nomenclatural	41
Descripción geológica	43
Sección de referencia	44
Espesores	45
Distribución	45
Relaciones estratigráficas	45
Edad.....	46
Ambientes de depósito.....	46
Relación de edad con otras localidades.....	47
Secuencia Fosilífera.....	47
Resultados	51
Estratigrafía.....	51
Tafonomía	58
Análisis estadísticos.....	60

Supuestos estadísticos	60
Actualización del conjunto faunístico	119
Discusión.....	121
Aspectos geológicos	121
Aspectos paleontológicos.....	122
Conclusiones.....	126
Referencias	128
Anexo	136

Lista de tablas

Tabla 1. Resumen de elementos usados en los análisis estadísticos.....	20
Tabla 2. Medidas de astrágalos de artiodáctilos.	22
Tabla 3. Medidas de astrágalos de équidos.....	24
Tabla 4. Medidas de falanges.	25
Tabla 5. Estados de intemperismo de acuerdo con Behrensmeyer (1978).....	58
Tabla 6. Pruebas de normalidad para medidas de astrágalo artiodáctilos.	62
Tabla 7. Pruebas de normalidad para medidas de astrágalos de hipertragúlidos y leptomerícidos.....	62
Tabla 8. Pruebas de normalidad para falanges de artiodáctilos.....	62
Tabla 9. Pruebas de normalidad de astrágalos de équidos.	63
Tabla 10. Prueba de Little para datos ausentes.....	74
Tabla 11. Detalles estadísticos para astrágalos de artiodáctilos.....	85
Tabla 12. Detalles estadísticos para astrágalos de équidos.	86
Tabla 13. Detalles estadísticos para falanges de artiodáctilos.....	87
Tabla 14. Especímenes de oreodontes en diferentes arreglos taxonómicos.	104
Tabla 15. Puntuaciones discriminantes para astrágalos de artiodáctilos	136
Tabla 16. Puntuaciones discriminantes para falanges de artiodáctilos	138
Tabla 17. Puntuaciones discriminantes para astrágalos de équidos.....	141

Lista de figuras

Figura 1. Paleogeografía de México durante el Eoceno tardío (a) y Mioceno tardío (b). Modificado de Padilla (2007).....	13
Figura 2. Localidades fosilíferas de interés del Paleógeno para el presente trabajo.	14
Figura 3. Nomenclatura del astrágalo de artiodáctilo.	18
Figura 4. Nomenclatura del calcáneo de artiodáctilo.....	19
Figura 5. Nomenclatura general de una falange.	19
Figura 6. Medidas tomadas de un astrágalo de artiodáctilo.	21
Figura 7. Medidas tomadas de astrágalos de équidos (Tomado de Eisenmann et al., 1988).	23
Figura 8. Medidas generales tomadas de una falange.....	25
Figura 9. Diagrama de análisis estadísticos.....	27
Figura 10. Distribución de la Cuenca de Tlaxiaco.	39
Figura 11. Formación Yolomécatl (Modificado de Ferrusquía-Villafranca et al., 2016).....	42
Figura 12. Geología de la zona (Basado en Santamaría-Díaz et al., 2008).....	43
Figura 13. Topografía típica de las localidades fosilíferas. Santiago Yolomécatl, Oaxaca.	49
Figura 14. Correlación de la Fauna Local Iniyoo con localidades norteamericanas y centroamericanas, basado en Woodburne (2004), Albright (2008) y Rincon et al. (2015).....	50
Figura 15. Columnas estratigráficas.....	56
Figura 16. Localidades fosilíferas.....	57
Figura 17. Distribución de medidas de astrágalos de artiodáctilos.....	64
Figura 18. Distribución de medidas de astrágalos de hipertragúlidos y leptomerícidos.	65
Figura 19. Distribución de los datos de medidas de falanges de artiodáctilos.	66
Figura 20. Distribución de las medidas de astrágalos de équidos.....	67
Figura 21. Prueba de homocedasticidad de medidas de astrágalos de artiodáctilos.	68

Figura 22. Prueba de homocedasticidad de medidas de falanges de artiodáctilos.	69
Figura 23. Prueba de homocedasticidad de medidas de astrágalos de équidos. .	70
Figura 24. Linealidad de medidas de astrágalos de artiodáctilos.....	71
Figura 25. Linealidad de las medidas de astrágalos de équidos.....	72
Figura 26. Linealidad de medidas de falanges de artiodáctilos.....	73
Figura 27. Clúster para astrágalos de artiodáctilos.	75
Figura 28. Clúster para astrágalos de équidos.....	76
Figura 29. Clúster para falanges de artiodáctilos.	77
Figura 30. ACP para astrágalos de artiodáctilos.	78
Figura 31. ACP para astrágalos de équidos.....	79
Figura 32. ACP para falanges de artiodáctilos.	80
Figura 33. Éxito de clasificación de RDA para astrágalos de artiodáctilos.....	82
Figura 34. Éxito en la clasificación de RDA para falanges de artiodáctilos.	82
Figura 35. Éxito en la clasificación de RDA para astrágalos de équidos.....	83
Figura 36. Primeras dos funciones discriminantes para astrágalos de artiodáctilos a nivel familia.....	84
Figura 37. Primeras dos funciones discriminantes para astrágalos de équidos a nivel género.....	86
Figura 38. Primeras dos funciones discriminantes para falanges de artiodáctilos a nivel familia.....	88
Figura 39. Resultados de funciones discriminantes para astrágalos de tragulines.	89
Figura 40. Resultados de funciones discriminantes para astrágalos de équidos. .	90
Figura 41. Tibias de <i>Nanotragulus</i> sp.....	92
Figura 42. Calcáneos de tragulines.....	94
Figura 43. Astrágalos de tragulines oligocénicos.	95
Figura 44. Falanges proximales de tragulines.....	96
Figura 45. Astrágalos de oreodontes.	100
Figura 46. Falanges de oreodontes.....	102
Figura 47. Astrágalos de camélidos.	106

Figura 48. Falanges proximales de camélidos.	107
Figura 49. Astrágalos de équidos.	110
Figura 50. Falanges II o IV de équido.	111
Figura 51. Falange proximal del dígito III de diferentes équidos.	113
Figura 52. Falange medial del dígito III de équidos.	114
Figura 53. Astrágalos de tapíridos.	115
Figura 54. Húmeros de anciónidos.	118

Introducción

Contexto temporal

El comienzo del Oligoceno, a diferencia de otras épocas geológicas no inicia con una extinción masiva, su límite con el Eoceno fue acordado en 1989 por la última aparición del foraminífero *Hantkenina* en una cantera cerca de Massignano, Italia, hace 34 millones de años (Prothero, 2005), actualmente se ha fijado en 33.9 Ma (Cohen et al., 2013).

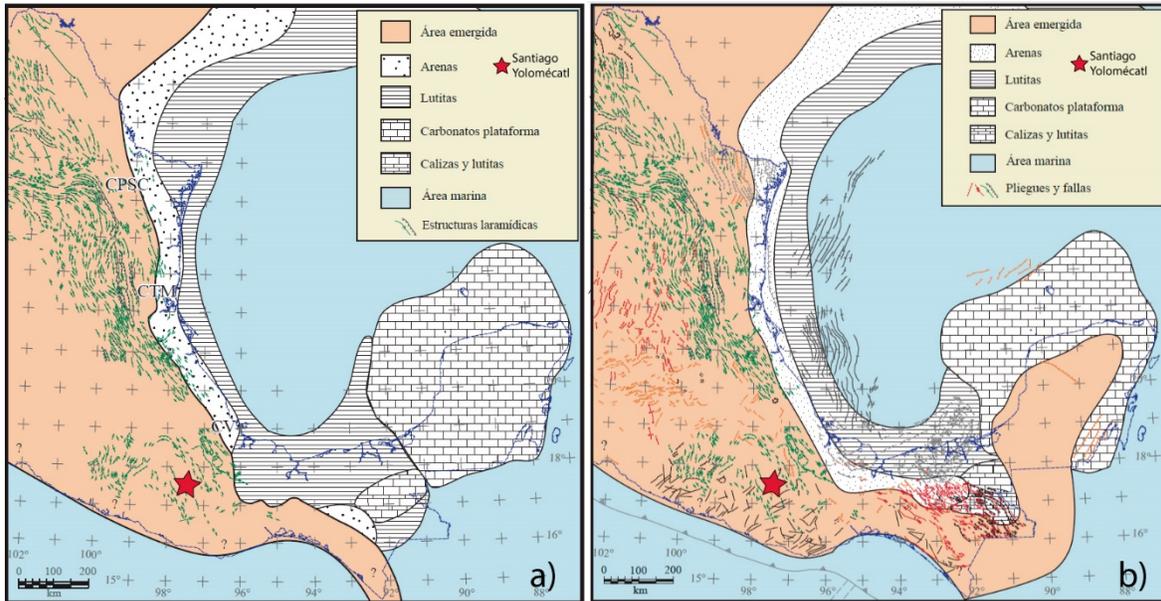
Esta época geológica se caracterizó por varios eventos de descenso en las temperaturas globales, atribuidas al cambio en la circulación de las corrientes oceánicas, modificadas por la deriva continental y la separación de los continentes.

En los continentes las precipitaciones anuales se redujeron drásticamente a menos de la mitad con respecto a las estimadas durante el Eoceno, lo cual conllevó a que se desarrollaran pastizales y ambientes secos, donde se diversificaron muchos de los grupos de herbívoros actuales, como camélidos, cerdos y rinocerontes, mientras que otras especies que habitaban los climas más cálidos cercanas al Polo Norte durante el Eoceno, desaparecieron con el descenso de las temperaturas durante el Oligoceno (Prothero, 2005).

El territorio mexicano cuenta con cuatro localidades fosilíferas con mamíferos terrestres del Paleógeno: Lomas las tetas de Cabra del Eoceno temprano en Baja California; Rancho Gaitán del Eoceno tardío en Chihuahua y El Marfil, del Eoceno medio en Guanajuato, así como la recientemente reportada localidad de Iniyoo, en Santiago Yolomécatl, Oaxaca, del Oligoceno (Arikareano) (Jiménez-Hidalgo et al., 2015, Jiménez-Hidalgo et al., 2018). Ferrusquía-Villafranca (2006) reporta la existencia de otra localidad oligocénica en Simojovel, Chiapas, sin embargo, posteriormente fue reasignada como Mioceno (Calvillo-Canadell et al., 2010).

Considerando solo las tres localidades previamente reportadas y la estudiada en este trabajo, es claro el escaso registro paleontológico del Paleógeno, por lo que poco se sabe de las condiciones particulares de la fauna mexicana durante esta época. Muchos trabajos sobre este periodo se han centrado principalmente en aspectos geológicos relacionados con el vulcanismo (ej. Martiny et al., 2000), geología estructural (ej. Santamaría-Díaz et al., 2008) y la sedimentología (ej. Padilla, 2007), más que con aspectos paleontológicos.

La importancia de esta localidad de Iniyoo radica en que la mayoría de los taxones identificados (17 mamíferos, tres reptiles y dos icnofósiles de himenópteros) representan los primeros registros para el Oligoceno del sur de México (Jiménez-Hidalgo et al., 2015; Jiménez-Hidalgo et al., 2018), al mismo tiempo, la localidad es actualmente la más meridional para este periodo en Norteamérica, pues en aquella época no existía una conexión entre Norteamérica y Sudamérica (Figura 1).



**Figura 1. Paleogeografía de México durante el Eoceno tardío (a) y Mioceno tardío (b).
Modificado de Padilla (2007)**

Los elementos recuperados incluyen además de varios ejemplares mandibulares y dientes aislados, diversos elementos postcraneales pertenecientes a los órdenes Carnivora, Perissodactyla y Artiodactyla, los cuales hasta ahora no se han identificado o se han identificado solamente a nivel de familia, para identificar estos elementos se recurrió a material fósil y descripciones de ejemplares procedentes de localidades norteamericanas del mismo periodo, donde el registro es mucho más extenso (Figura 2).

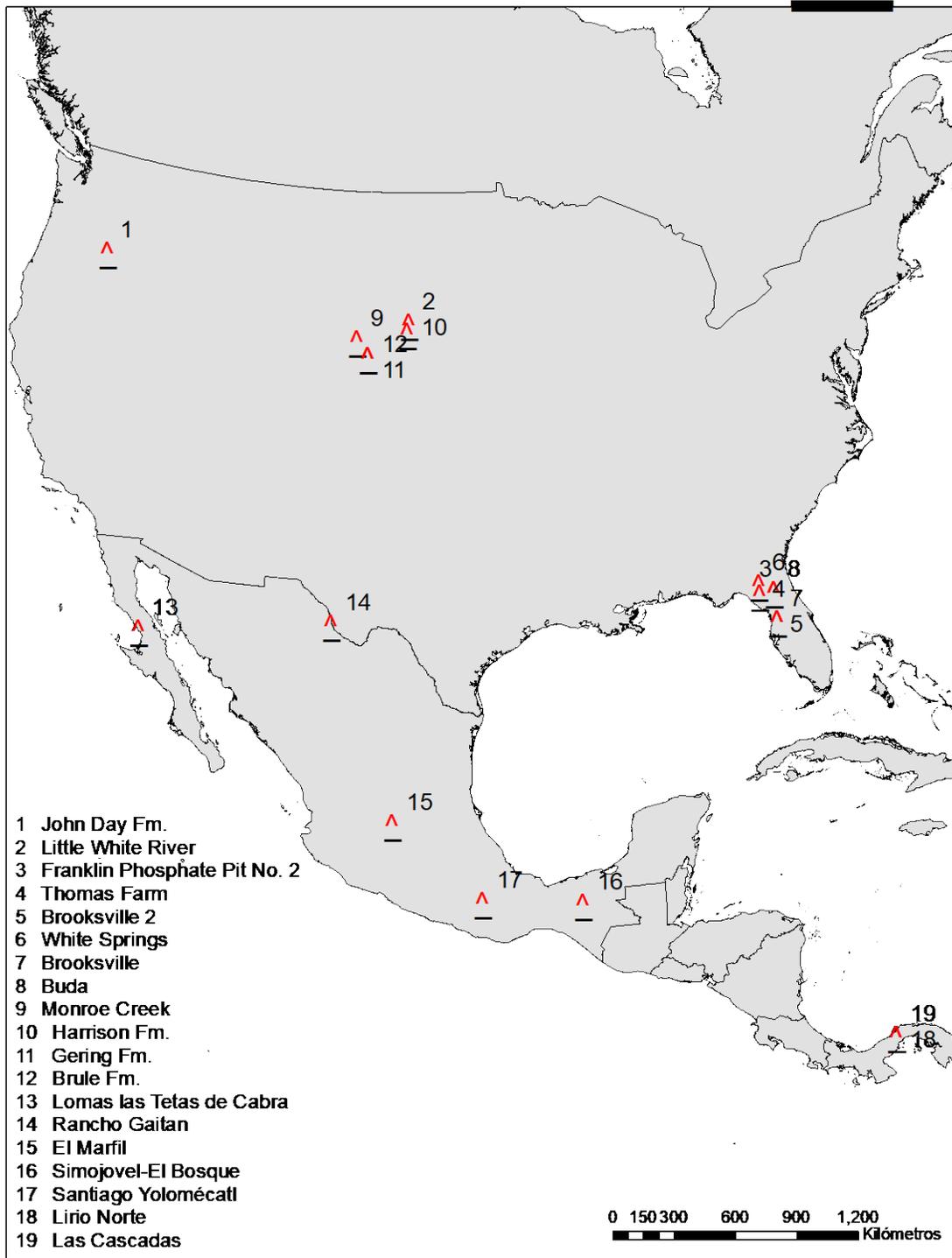


Figura 2. Localidades fosilíferas de interés del Paleógeno para el presente trabajo.

Clasificaciones taxonómicas con elementos poscraneales

Los mamíferos tienen más de 200 huesos en su esqueleto; sin embargo, debido a los procesos tafonómicos, no todos tienen las mismas probabilidades de preservarse. Por ejemplo, los cráneos y los dientes son considerados los elementos más diagnósticos para identificar especies en comparación con los elementos poscraneales (Davis y McHorse, 2013), mientras que los poscraneales son poco estudiados (Spaulding y Flynn, 2012). Esto es debido a que los cráneos y dientes son más propensos a sobrevivir a la depredación inicial o la destrucción por carnívoros, debido a su mayor densidad y su bajo valor nutricional (Andrews y Armour-Chelu, 1998; Behrensmeyer, 1991). Sin embargo, a pesar de que los elementos poscraneales no suelen utilizarse muy a menudo para identificar especies o géneros, su abundancia en yacimientos fósiles es importante y en ocasiones es lo único con que se cuenta, por lo que estudios recientes se han centrado en demostrar su valor taxonómico en la identificación a nivel género o especie, así como para resolver problemas filogenéticos (ej. Davis y Calède, 2012; Davis y McHorse, 2013; Klein, et al., 2010; Spaulding y Flynn, 2012).

De forma tradicional, en la identificación de los poscraneales se buscan rasgos cualitativos como la presencia/ausencia de estructuras óseas (crestas, epífisis, surcos, etc.) formas y el tamaño de los elementos (Spaulding y Flynn, 2012); sin embargo, no es raro que la evaluación de estos rasgos no sea tan objetiva, sobre todo cuando existen estadios intermedios entre especies primitivas y derivadas o diferentes estadios ontogenéticos y dimorfismo sexual.

Mediante análisis multivariados es posible visualizar y asociar la correlación entre las diferentes variables, en este caso las medidas morfométricas. Como han demostrado estudios previos (Davis y Calède, 2012; Davis y McHorse, 2013), herramientas como el Análisis de Componentes Principales (ACP) y el Análisis de Funciones Discriminantes (AFD) son capaces de mostrar o no la relación que guardan las variables entre sí en diferentes huesos poscraneales, lo que posteriormente permite asignarlas a un taxón (familia, género, especie). Por su

parte, el objetivo del ACP es encontrar alguna correlación entre las variables, de manera que se agrupen en un espacio de baja dimensión (Hammer y Harper, 2008), mientras que el AFD permite realizar asignaciones a grupos con un nivel de certeza estadístico.

Justificación

Dado que los elementos postcraneales son los huesos más abundantes y mejor preservados en la mayoría de las localidades fosilíferas, llegando a ser en ocasiones, los únicos elementos presentes, es necesario desarrollar metodologías prácticas que nos ayuden a discriminar y caracterizar estos elementos, para de este modo tener una mejor estimación sobre la riqueza de las especies presentes en un área determinada y sobre la diversidad biológica. Además, con la información generada con los elementos postcraneales, es posible generar hipótesis sobre paleoambientes a través de las ecomorfologías de éstos como previamente se ha demostrado con rumiantes.

Objetivos

General

Identificar los grupos taxonómicos presentes en la F. L. Iniyoo a partir de los elementos postcraneales.

Específicos

1. Describir cualitativamente los elementos postcraneales de los órdenes Carnivora, Perissodactyla y Artiodactyla de la Fauna Local Iniyoo.
2. Diferenciar los huesos postcraneales de los órdenes antes mencionados mediante un análisis de funciones discriminantes.
3. Actualizar el listado faunístico presentado por Jiménez-Hidalgo y Guerrero-Arenas (2015) presente en la F. L. Iniyoo.

Hipótesis

Los elementos postcraneales de los órdenes Carnivora, Perissodactyla y Artiodactyla pueden ser determinados a nivel de familia, género o especie con base en la morfología y análisis cuantitativos.

Materiales y Métodos

Aspectos geológicos

Además de la asignación taxonómica de los ejemplares fósiles, se realizó una investigación y análisis del contexto geológico en el que fueron depositados, que incluyó la revisión bibliográfica de las investigaciones previas y el trabajo de campo para corroborar la información.

La revisión bibliográfica se realizó con tres diferentes enfoques, en primer lugar, desde el punto de vista de la geología regional, que incluye la revisión de trabajos previos de la Cuenca Tlaxiaco, que es la unidad morfoestructural a la que pertenecen las localidades fosilíferas estudiadas. En segundo lugar, desde el punto estratigráfico, con la revisión de los trabajos de la Formación Chilapa y finalmente desde un punto de vista local, con una revisión de los trabajos publicados sobre las localidades fosilíferas que conforman la Fauna Local Iniyoo.

Como parte del trabajo geológico de campo, se realizaron las columnas estratigráficas y la descripción de las unidades litológicas con las que se encuentran asociados los elementos fósiles, para esto se recurrió a la utilización del báculo de Jacob y la brújula. Las localidades fosilíferas estudiadas fueron tres; La Cruda, Jesús Bones y El Conejo de Lucy, que se ubican a un costado de la Carretera Oaxaca-Tlaxiaco a las afueras de la población de Santiago Yolomécatl y son próximas entre sí, con una separación aproximada de menos de 2 km entre la primera y la última.

Aspectos paleontológicos

Métodos cualitativos

Para la descripción cualitativa de los elementos y comparaciones con la literatura, se realizó una compilación de términos y nombres utilizados en diferentes artículos y libros de anatomía para describir cada una de las partes de los elementos óseos. Las figuras 3-5 muestran la nomenclatura utilizada en las descripciones de los elementos óseos del presente trabajo.

Como material de referencia se utilizaron elementos de la colección de mamíferos fósiles del Museo Americano de Historia Natural de New York (AMNH, acrónimos FM y F:AM), los cuales pertenecen a diferentes localidades del Arikareano de los Estados Unidos. Adicionalmente se consultó la base de datos digital del Museo de Florida (UF y UF/FGS) para realizar comparaciones con base en sus fotografías.

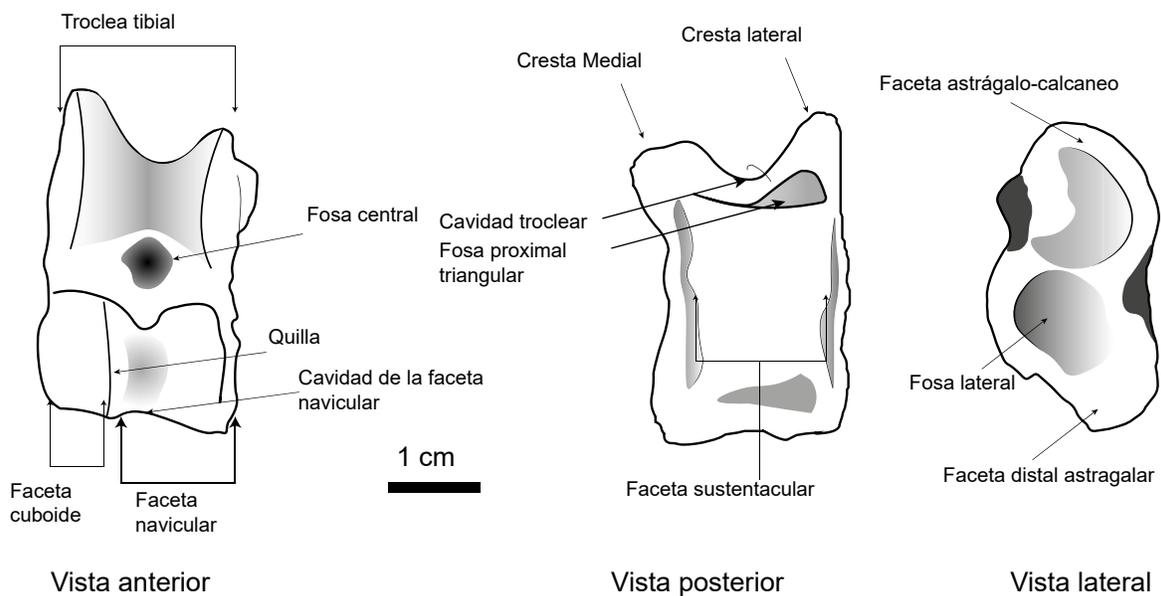


Figura 3. Nomenclatura del astrágalo de artiodáctilo.

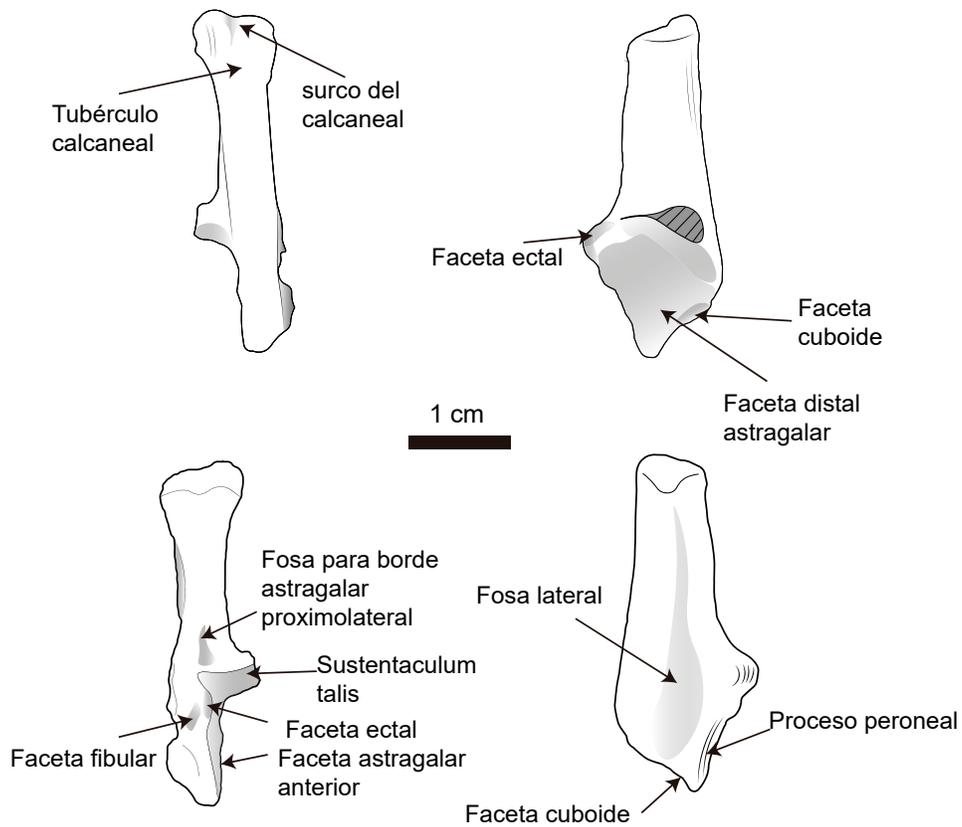


Figura 4. Nomenclatura del calcáneo de artiodáctilo.

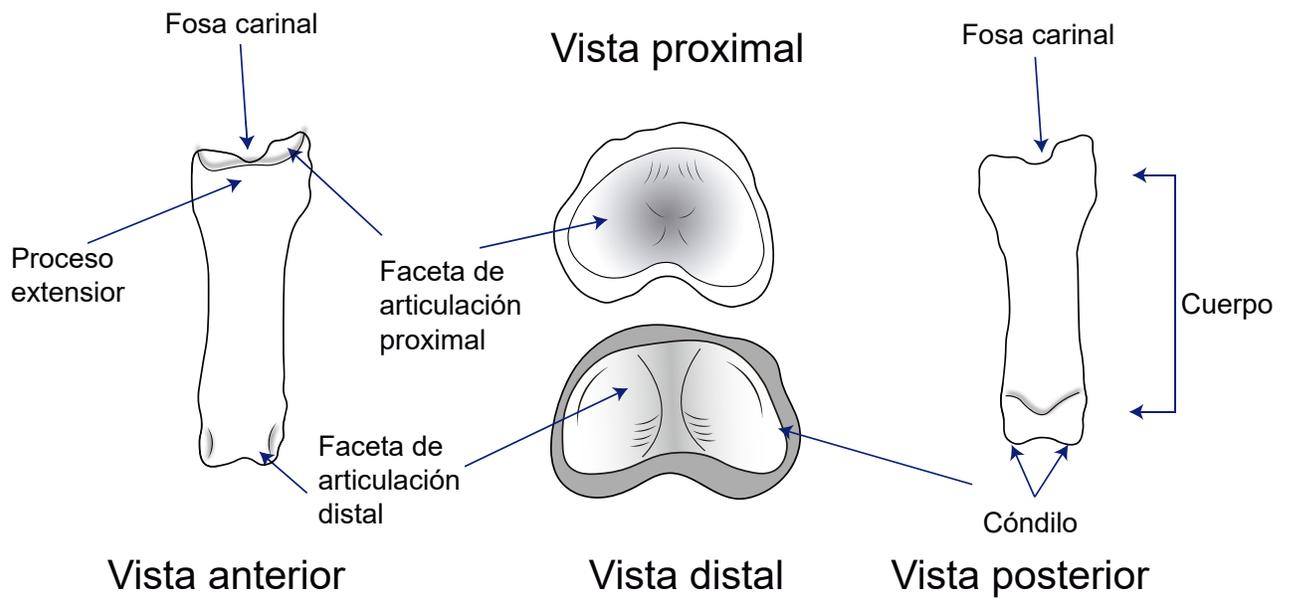


Figura 5. Nomenclatura general de una falange.

Métodos cuantitativos

Los ejemplares bajo estudio se recolectaron en diversas campañas de campo entre 2010 y 2019; los elementos se encuentran resguardados en la Colección Científica del Laboratorio de Paleobiología de la Universidad del Mar, Campus Puerto Escondido, identificadas con el acrónimo UMPE.

Los datos osteométricos se obtuvieron durante dos visitas en 2018 y 2019 al Laboratorio de Paleobiología. La Tabla 1 resume la cantidad de elementos utilizados en los análisis estadísticos y la colección a la que pertenecen.

Tabla 1. Resumen de elementos usados en los análisis estadísticos.

Elemento	UMPE	AMNH	Total
Astrágalos de artiodáctilos	14	58	73
Astrágalos de équidos	1	29	30
Falanges	6	79	85

Mediciones

Las mediciones de cada elemento fueron realizadas con un calibrador digital *Neiko (01408A)* con una precisión de 0.02 mm y una resolución de 0.01 mm.

Las medidas realizadas para cada elemento se describen en las figuras 4-6, así como sus equivalencias a las medidas y nomenclaturas usadas por investigaciones previas de otros autores.

Astrágalos

Los astrágalos son los elementos más ampliamente utilizados para la identificación de ungulados, ya sea en estudios de ecomorfología (ej. Kovarovic y Andrews, 2007) o de identificación de especies (ej. Davis y Calède 2012; Davis y McHorse 2013; DeGusta y Vrba, 2003). En el caso de los astrágalos de perisodáctilos, debido a su

morfología diferente a la de los artiodáctilos, se utilizaron nomenclaturas diferentes y parámetros diferentes.

En la Figura 6 se muestran las medidas tomadas de un astrágalo de artiodáctilo. En la Tabla 2 se especifica el significado de las abreviaturas, así como sus abreviaturas correlativas a la nomenclatura utilizada por otros autores en estudios previos.

Para las medidas AI y AMN, debido a la oblicuidad anteroposterior de los astrágalos, se decidió tomarlas apoyando el calibrador en la superficie lateral de modo que se adapte a la oblicuidad en todos los casos, para así obtener una medida más general en los diversos grados de oblicuidad que presentan (Figuras 6 y 7)

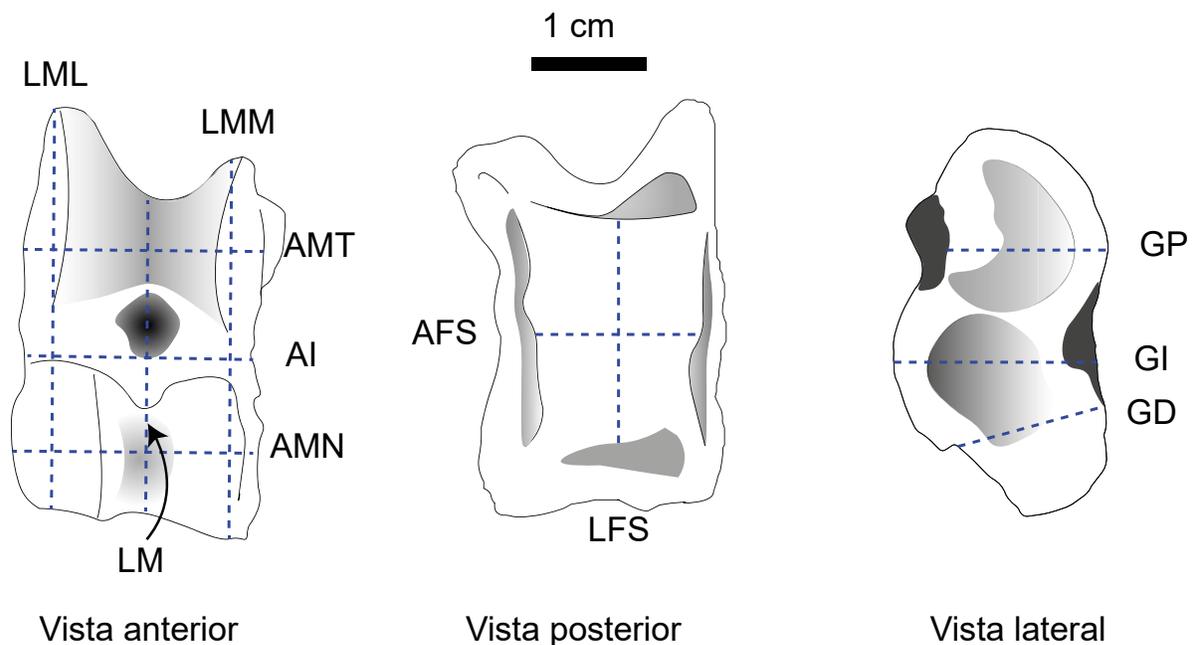


Figura 6. Medidas tomadas de un astrágalo de artiodáctilo.

Tabla 2. Medidas de astrágalos de artiodáctilos.

1= (DeGusta y Vrba, 2003) **2=** (Davis y McHorse, 2013) **3=** (Davis y Calède, 2012) **4=** (Barr, 2014) **5=** (Kovarovic y Andrews, 2007) **6=** (Ogino *et al.*, 2009) **7=** (Hixson, 1998)

Medida	Descripción	Equivalencia	Fuentes
LML	Largo máximo lateral	LML, LL, TA1, GLI, TAL	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7
LMM	Largo máximo medial	MML, LM, GLm	1,2,3,4, 6
AMT	Ancho máximo de la tróclea	WAF, TA4, Bfp	4,5, 6
AI	Ancho intermedio	WI	1,2,3
AMN	Ancho máximo de la superficie navicular	WAT, WD, TA3, Bfd	1,2,3,4,5,6
LM	Largo mínimo	MIN, LI, TA5, Mal	1,2,3,4,5
GD	Grosor de distal	TD	1,2,3
GI	Grosor intermedio	TI	1,2,3
GP	Grosor Proximal	TP	1,2,3
AFS	Ancho de la faceta sustentacular	TA8	5
LFS	Largo de la faceta sustentacular	TA7	5

La Figura 7 muestra las medidas tomadas del astrágalo de équidos de acuerdo a Eisenmann et al. (1988). Por su parte, en la Tabla 3 se especifican las abreviaturas utilizadas para las medidas tomadas y sus respectivas correlaciones con la nomenclatura de Eisenmann.

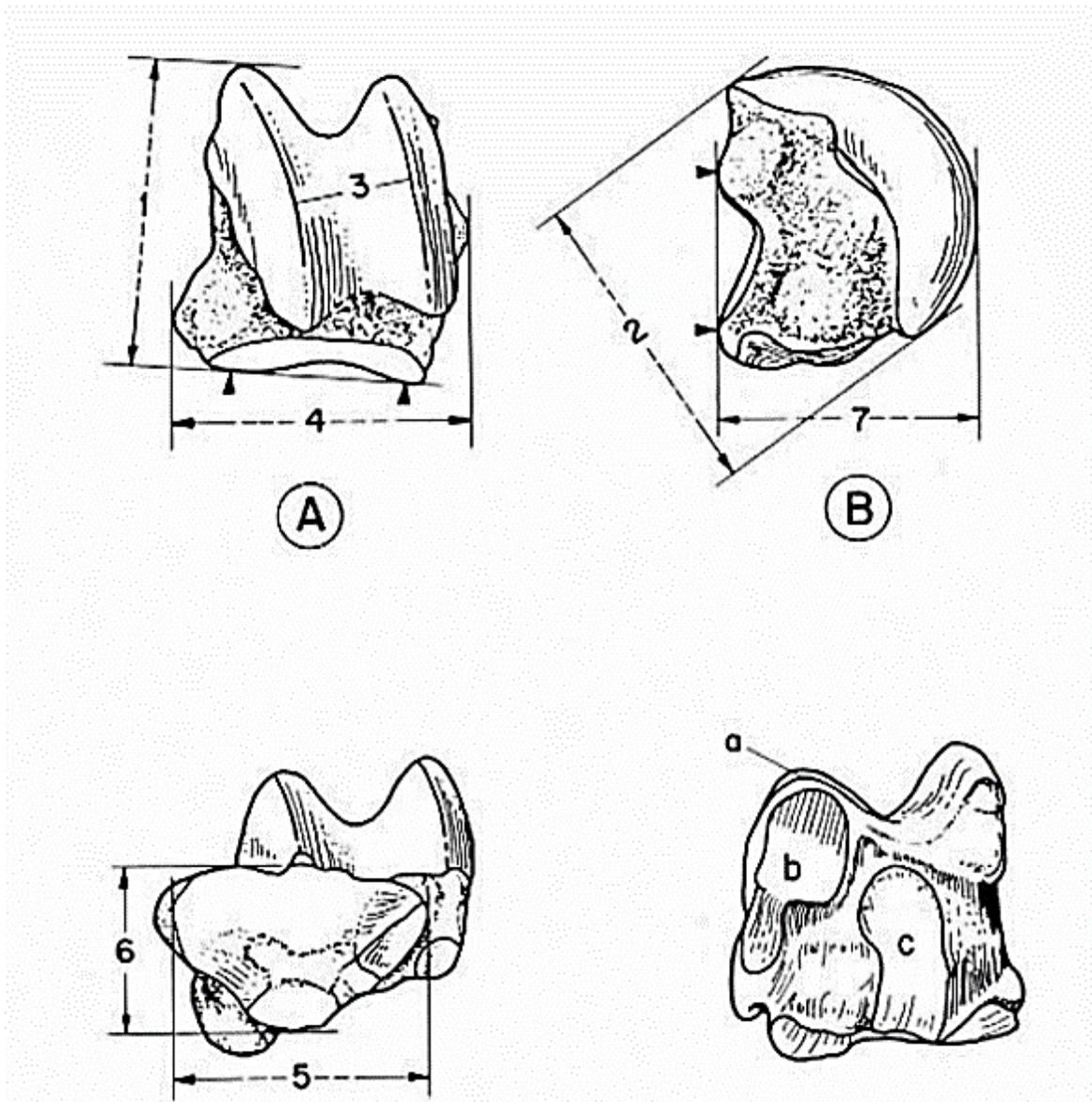


Figura 7. Medidas tomadas de astrágalos de équidos (Tomado de Eisenmann et al., 1988).

Tabla 3. Medidas de astrágalos de équidos.

1= (Eisenmann *et al.*, 1988)

Medida	Descripción	Equivalencia	Fuente
LMP	Largo máximo	1	1
DMC	Diámetro máximo del cóndilo	2	1
AT	Ancho de la tróclea	3	1
AMD	Ancho máximo distal	4	1
AMA	Ancho máximo de la superficie articular	5	1
GDA	Grosor distal de la superficie articular	6	1
LMC	Largo máximo del cóndilo medial al punto más distal	7	1

Falanges

Para la medición de falanges se consideró una sola metodología, independientemente del grupo que se tratara, pero al mismo tiempo una que integrara todas las medidas relevantes que se pueden realizar en una falange, utilizando diferentes metodologías propuestas por diferentes autores y aquellas que mejor se adaptaran a las geometrías de los fósiles presentes en el área. En la Figura 8 se muestran las medidas tomadas, ;la Tabla 4 muestra las respectivas medidas correspondientes a las medidas utilizadas por trabajos previos.

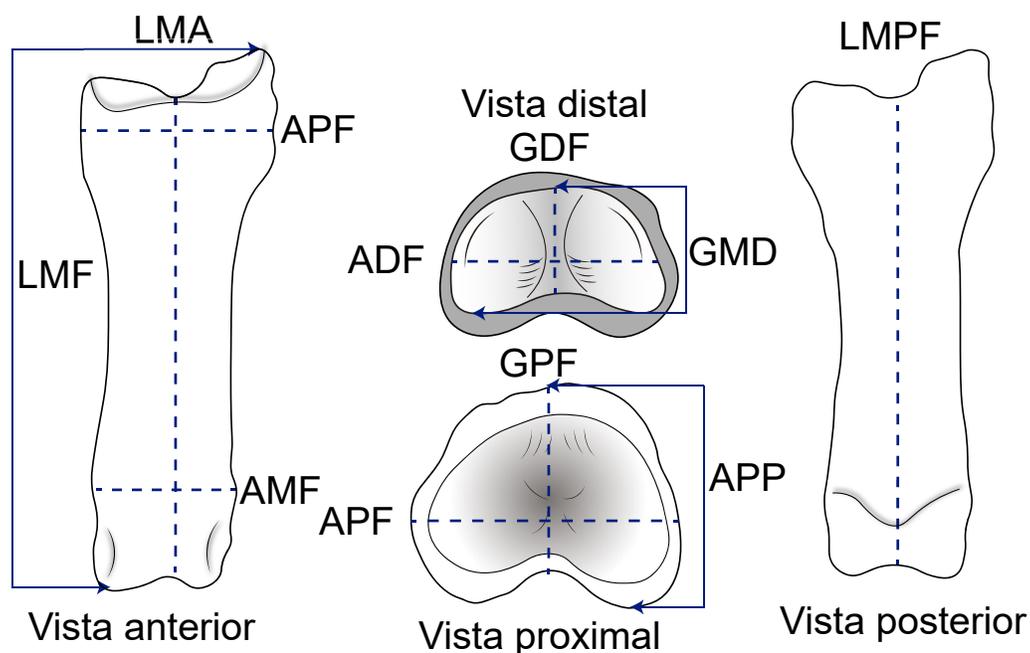


Figura 8. Medidas generales tomadas de una falange.

Tabla 4. Medidas de falanges.

1= (Mchorse *et al.*, 2016) 2= (Louys *et al.*, 2013) 3= (Hixson, 1998)

Medida	Descripción	Equivalencia	Fuentes
LMF	Largo máximo de la falange	1, MAXLEN, PPL	1, 2, 3
AMF	Ancho mínimo de la falange antes de la superficie articular	5, DMINML	1, 2
LMA	Largo mínimo en vista anterior	7	1
ADF	Ancho distal de la falange	3, DMAXML	1, 2
GDF	Grosor distal de la falange	DMINAP	1, 2
GMD	Grosor máximo de la superficie distal	DMAXAP	2
GPF	Grosor proximal de la falange	4	1
APF	Ancho proximal de la falange	2, PMAXBR	1, 2
LMPF	Largo mínimo de la falange en vista posterior	8, MINLEN	1, 2

Análisis estadísticos

El análisis estadístico se llevó a cabo de manera independiente del análisis cualitativo de los elementos, para contrastar los resultados obtenidos por métodos descriptivos de los resultados obtenidos por métodos cuantitativos. Debido a que no todos los elementos de la colección de la Universidad del Mar son igualmente abundantes o se encuentran en las mismas condiciones de preservación que permitieran medir todas las variables, no fue posible realizar todos los métodos estadísticos a todos los elementos. Por ejemplo, mientras que en la localidad los astrágalos de artiodáctilos son relativamente abundantes y se cuenta con 15 elementos, astrágalos de perisodáctilos sólo se cuenta con dos. Por lo tanto, no fue posible realizar análisis exploratorios a todos los elementos, como el análisis de conglomerados ya que no tiene sentido agrupar dos elementos en un grupo. Dichos análisis se aplicaron en forma conjunta los elementos de la Universidad del Mar y los del Museo Americano de Historia Natural.

A continuación, en la Figura 9, se describen cada uno de los análisis a los cuales fueron sometidos los datos, así como los métodos estadísticos utilizados en el análisis, su importancia e interpretación.

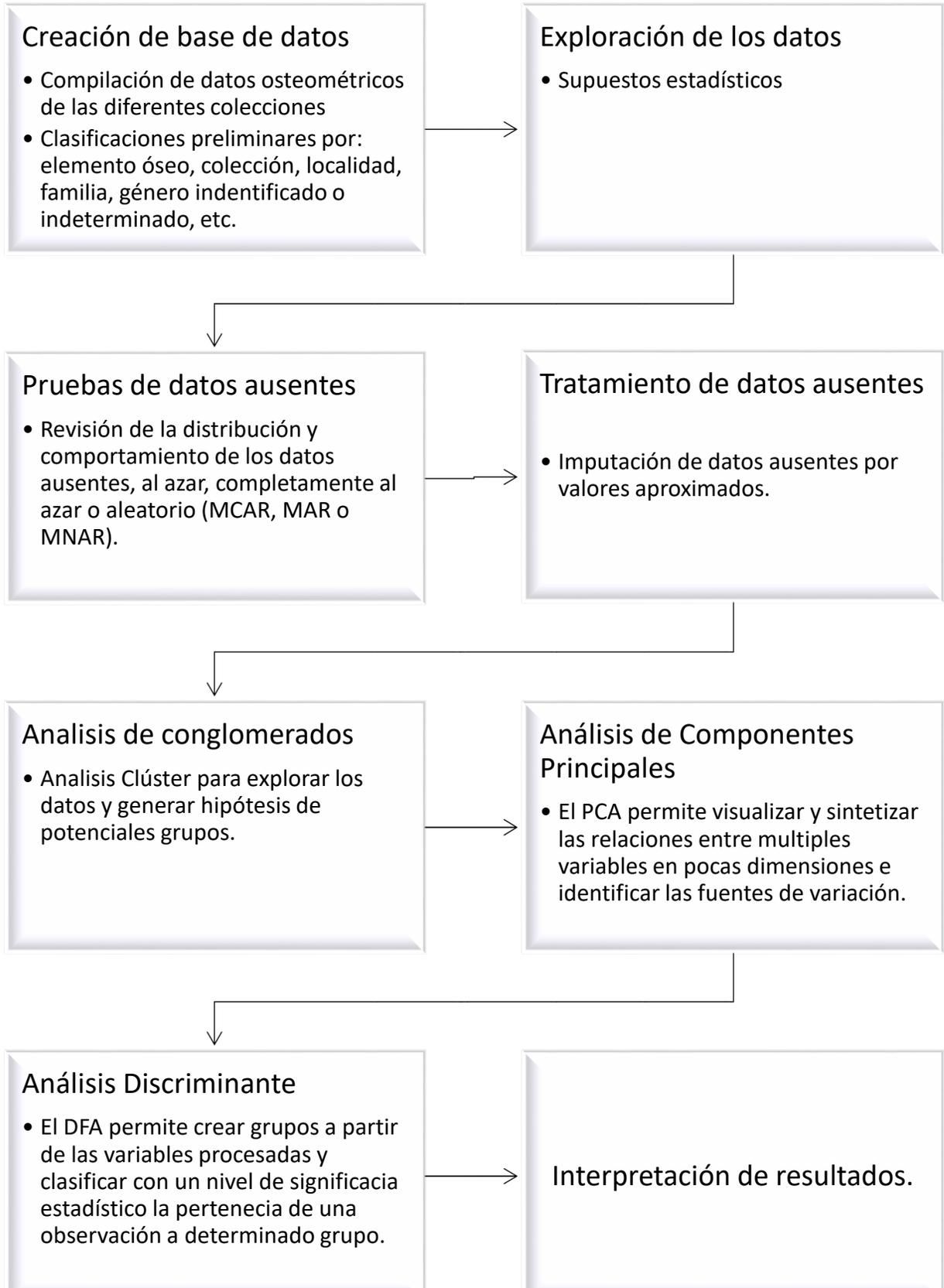


Figura 9. Diagrama de análisis estadísticos.

Base de datos

Los datos que fueron colectados de cada una de las mediciones de cada elemento fueron vaciados en una tabla de MS Excel, donde fueron agrupados por tipo de elemento óseo y grupo taxonómico. Como resultado se obtuvieron varias bases de datos.

Para las bases de datos se consideraron los géneros previamente reportados para la localidad por los diferentes autores de investigaciones previas (*Nanotragulus*, *Leptomeryx*, *Miohippus*, *Merycoidodon* y *Poebrotherium*), así como los taxones más cercanamente emparentados o que de acuerdo a la literatura presentaran similitudes anatómicas y que compartieran rango temporal. Todo esto sujeto a disposición de los ejemplares en el AMNH.

Las bases de datos fueron agrupadas por elemento (falanges y astrágalos) y contienen los siguientes grupos representados:

Tragulines

- *Hypertragulus*
- *Nanotragulus*
- *Leptomeryx*

Camélidos

- *Pseudolabis*
- *Poebrotherium*
- *Miotylopus*

Oreodontes

- *Merycoidodon*
- *Merycochoerus*

Équidos

- *Mesohippus*
- *Miohippus*

Supuestos estadísticos

Los análisis estadísticos multivariados requieren el cumplimiento de una serie de supuestos estadísticos para garantizar la confiabilidad de los resultados. Algunos suelen ser más exigentes que otros de acuerdo con el análisis estadístico que se pretenda realizar, los objetivos de la investigación y las características generales de los datos. Es decisión de cada investigador el entender el cumplimiento o incumplimiento de estos supuestos y sus consecuencias.

A continuación, se describen de manera general los supuestos estadísticos para el análisis multivariado y como fueron tratados en cada caso:

Normalidad

Uno de los supuestos básicos que más puede resultar difícil de cumplir en análisis osteométricos paleontológicos es el de la normalidad de los datos. Esto se debe a que en los análisis que pretenden discriminar entre varias especies, es común encontrar distribuciones multimodales debido a las medias de cada uno de los diferentes grupos a clasificar. Sin embargo, una distribución multimodal significa que los elementos no pueden ser clasificados *a priori* basados solamente en el tamaño, por lo que en el ACP las diferencias se mostrarán en el resto de los componentes (Davis y Calède, 2012). Aunque siempre se prefiere y se busca la normalidad de los datos, tanto el ACP y AFD se consideran robustos ante la falta de normalidad multivariante, pero sensibles al tamaño de la muestra y puntos aberrantes (*outliers*); por su parte el ACP, en su carácter de análisis solamente de clasificación, no se ve muy afectado por falta de normalidad (Tabachnick y Fidell, 2013).

Se realizaron pruebas de Shapiro-Wilks para normalidad a cada conjunto de datos a través del paquete MVN en R.

Ausencia de outliers

El análisis de funciones discriminantes es altamente sensible a los puntos aberrantes (*outliers*) (Tabachnick y Fidell, 2013), por lo que antes de realizar el análisis, se debe realizar una inspección de aquellos puntos que diverjan de manera

significativa del resto de la muestra, ya sea por sus medidas muy pequeñas o muy grandes en algunas o varias de las variables. Dicha inspección se realizó mediante las gráficas interactivas del software JMP (SAS Institute Inc., 2015), lo cual permitió identificar dichos puntos y se tomó la decisión de eliminar aquellos significativamente diferentes de la muestra.

Homocedasticidad

La igualdad de matrices de varianza-covarianza dentro del grupo (homocedasticidad) es un supuesto estadístico frecuentemente violado en los análisis multivariantes en análisis arqueológicos y taxonómicos debido a que en ocasiones uno de los grupos tiene un número de observaciones muy cercano al número de variables. Sin embargo, algunos estadistas como Tabachnick y Fidell (2013) opinan que los análisis son robustos ante la violación de este supuesto (Kovarovic et al., 2011). Se realizó una prueba Box's M para evaluar la homocedasticidad mediante la función BoxM del paquete hep1ots de R.

La hipótesis nula de la prueba de Box's M dice que las matrices de varianza covarianza son iguales entre los grupos, valores por debajo de 0.05 indican heterocedasticidad entre los grupos.

Linealidad

La linealidad consiste en verificar la relación entre las distintas variables, una linealidad positiva, por ejemplo, se encuentra cuando al aumentar una de las variables la otra aumenta, mientras que una linealidad negativa implica que mientras una de las variables aumenta, la otra disminuye. Generalmente ésta se cumple en la mayoría de los casos cuando se trabaja con medidas osteométricas. Sin embargo, se realizó la comprobación de todas maneras. Para probar la linealidad entre las variables, se realizó una exploración visual y de las tablas generadas por el programa JMP (SAS Institute Inc., 2015).

Datos ausentes

Debido a los procesos tafonómicos a los que son sometidos los fósiles, encontrar elementos completos depende de muchas circunstancias, la forma, resistencia del elemento, así como los mecanismos de transporte y el sedimento asociado, por mencionar algunos factores que juegan un papel muy importante; es por esto por lo que encontrar elementos fragmentados es bastante común, lo cual en ocasiones dificulta los análisis osteométricos al no poder tomar todas las medidas de los huesos, sin embargo, los análisis estadísticos multivariantes han desarrollado diversas herramientas y técnicas para tratar bases de datos en las cuales se encuentra ausencia de datos.

No existe una receta para solucionar la ausencia de datos, sino que es responsabilidad del investigador el conocer en primer lugar la manera en que se comportan sus datos y así tomar la mejor opción para tratarlos. Dentro de los tratamientos para la ausencia de datos existen diversas opciones, algunas implican la supresión de los casos (en este caso elementos fósiles) que cuenten con datos ausentes, dicho procedimiento es conocido como *listwise*, se descartan todos aquellos elementos fragmentados para trabajar sólo con aquellos que estén completos o se suprimen aquellas variables que cuenten con ausencia de datos (en este caso medidas osteométricas) y se trabaja sólo con aquellas variables que pudieron ser medidas en todos los elementos (Hair et al., 1999). Otras opciones contemplan la sustitución (imputación) de los datos faltantes con otros obtenidos directamente de su relación con el resto de las variables y observaciones; sin embargo, a pesar de lo tentador que suene esto, puede invalidar las estimaciones de la varianza para conocer la varianza real de los datos, distorsionar la distribución de los datos y modificar la correlación observada debido a que los datos tendrán un valor único constante (Hair et al., 1999). Dentro de la paleontología el uso de técnicas de imputación no es una práctica común; esto puede deberse a que generalmente los investigadores cuentan con acceso a grandes colecciones donde la abundancia de ejemplares completos les permite considerar solamente éstos. Sin embargo, este no es el caso del material colectado en la zona de estudio, donde los elementos incompletos son comunes. Trabajos como los de Arbour y Brown (2014), Brown et al. (2012), y Strauss et al. (2003), han concluido que el uso de datos

imputados en estudios de morfometría geométrica producen incluso menos sesgo que la eliminación de aquellos elementos incompletos. Mientras que trabajos como el de Clavel et al. (2014) han comprobado cómo los diferentes algoritmos usados para la imputación de bases de datos fragmentadas intencionalmente tienen diferentes efectos en la precisión al compararse con la base de datos completa, así como la influencia del tamaño de la muestra, el porcentaje de datos ausentes y el patrón de ausencia de datos (aleatorio o no aleatorio).

Esta serie de problemas de datos ausentes se consideraron relevantes para el presente análisis; por un lado, el eliminar elementos fósiles de la base de datos dejaría el problema de no poder clasificar dichos elementos por métodos multivariantes, sin embargo, una vez obtenidos los resultados con aquellos elementos que sí pudieron medirse en todas sus variables, podría realizarse una estimación mediante métodos descriptivos, si alguno de los elementos no incluidos pertenece a una especie/género de aquellos que sí se pudieron clasificar por métodos estadísticos. Por otra parte, eliminar aquellas variables que presenten ausencia de datos dejaría el problema de quedarse con relativamente pocas variables y no se podría realizar una comparación entre las diferentes metodologías que han propuesto diversos autores para obtener medidas osteométricas y que aquí se compilan.

Patrón de datos ausentes

Los datos ausentes por sí mismos pueden ser una fuente de información, éstos pueden seguir diferentes patrones. Si los valores de la variable Y dependen de la variable X , pero no de Y por sí misma, se define como un proceso **MAR** (*Missing at random*), o un proceso aleatorio. Si los datos valores de Y son una muestra verdaderamente aleatoria se conoce como un proceso **MCAR** (*Missing completely at random*), o proceso completamente al azar. Por su parte, si hay una relación de datos ausentes entre X y Y , se tiene un proceso no aleatorio o **MNAR** (*Missing not at random*) (Hair et al., 1999).

Algunos programas estadísticos ofrecen herramientas para visualizar patrones de manera gráfica entre las variables y determinar ante qué proceso se encuentran los datos, sin embargo, también se han desarrollado técnicas estadísticas que nos permiten realizar un análisis de manera más precisa y verificar ante qué tipo de proceso nos encontramos. Esta prueba es conocida como Prueba de Little (1988), incluida en varios paquetes estadísticos. Donde un valor por debajo del 0.05 de significancia, nos lleva a rechazar $H_0 = \text{La ausencia de datos se distribuyen en un patrón MCAR}$, y, por lo tanto, se acepta que la ausencia de datos sigue un patrón que no es al azar.

Imputación de datos ausentes

Para la imputación de datos se tomaron en cuenta aquellos especímenes que contaran con ausencia de menos del 50% de los datos, Arbour y Brown (2014) recomiendan excluir los elementos más incompletos para maximizar la efectividad de la imputación. La técnica de imputación utilizada en este trabajo es la desarrollada por Strauss (2003), diseñada para el paquete *MatLab* como la función *MissEM*, la cual imputa los datos ausentes mediante la técnica estadística *expectation-maximization*; dicho método estima valores ausentes basado en la matriz de covarianzas. Esta técnica muestra un mejor desempeño entre mayor sea la muestra de datos y con un moderado número de variables (6-12), en el presente trabajo los astrágalos de artiodáctilos son los que cuentan con el mayor número de variables (11).

Con la intención de favorecer una mejor imputación de los datos; las imputaciones fueron generadas por separado para los diferentes grupos encontrados en los grupos fácilmente distinguibles *a priori* por sus diferencias drásticas de tamaño (tragulines, équidos, camélidos y oreodontes).

Análisis de Conglomerados (Clúster)

Para realizar una primera aproximación y análisis de los elementos postcraneales de la Fauna Local Iniyoo, se realizó un análisis de conglomerados (Clúster) para identificar las posibles relaciones que guardan entre sí los elementos de cada tipo.

El objetivo del análisis de conglomerados es clasificar una muestra de entidades y crear subgrupos que sean mutuamente excluyentes basándose en la similitud que exista entre dichas entidades (Hair et al., 1999). Este análisis exploratorio permitió la creación de grupos para analizar a grandes rasgos cuantos grupos (especies/géneros) podrían estar presentes en la localidad. Este análisis resulta especialmente útil cuando se pretenden realizar hipótesis para posteriores análisis estadísticos.

Los resultados se generan a manera de árbol, donde las ramas unen aquellos elementos más similares entre sí y son a su vez agrupados conforme sean más similares respecto a otros grupos.

Análisis de componentes principales (ACP)

El objetivo del análisis de componentes principales es la reducción de datos para posteriormente poder presentar los aspectos más importantes en un reducido número de dimensiones, en un sistema de ejes conocidos como *componentes* (principales) (Hammer y Harper, 2008). Al igual que el análisis Clúster, no se le considera una prueba estadística, si no, una prueba exploratoria, la cual ayuda a analizar la manera en la que se distribuyen los casos de una muestra; si el análisis de componentes principales muestra una clara distribución a lo largo de sus componentes, es un indicativo de que éstos pueden ser clasificados con un análisis posterior (como el análisis de funciones discriminantes).

La manera más común en la que se grafican los datos es mediante un sistema de dos ejes. El eje X conocido como Componente Principal 1 (PC1) y el eje Y conocido como Componente Principal 2 (PC2). Dichos componentes están formados por conjuntos de variables correlacionadas entre sí, pero al mismo tiempo son independientes de otros subconjuntos de variables (componentes). En los análisis

morfométricos, la distribución de casos en el PC1 (eje X) se asocia principalmente a diferencias en el tamaño, mientras que la distribución en el PC2 (eje Y) se asocia a diferencias en la forma (Hammer y Harper, 2008).

A diferencia de otros análisis estadísticos, el ACP al ser un análisis clasificatorio, no requiere el cumplimiento de algunos de los supuestos para otros análisis estadísticos como la normalidad de las variables (Tabachnick y Fidell 2013), por lo que en caso de encontrar una distribución multimodal en las medidas, no será un problema, solamente indicará que las clasificaciones no pueden realizarse solamente basadas en el tamaño (Davis y Calède 2012).

Análisis de funciones discriminantes (AFD)

El análisis de funciones discriminantes (AFD) trabaja creando una serie de ecuaciones utilizando las variables continuas, para poder crear criterios de discriminación entre grupo (Davis y McHorse 2013), de modo que se maximice la varianza entre grupos frente a la varianza intra grupos, por lo cual las variables independientes deben ser de tipo métricas, mientras las variables dependientes de carácter categórico (Hair et al., 1999). Los resultados del análisis son mostrados en espacios bidimensionales similares a los generados por el ACP donde el eje X representa la discriminación de la primera función discriminante y el eje Y la discriminación de la segunda función. Además, se generan tablas de clasificación donde cada observación de grupo real para un caso es comparada con la asignación estadística a un grupo. Además de mostrarse el nivel de confianza en porcentaje con que éste fue asignado a dicho grupo.

Existen diversas variantes dentro de los análisis de funciones discriminantes, el más comúnmente utilizado es el análisis de funciones discriminantes lineal (LDA), el cual asume que las matrices de varianza-covarianza entre los grupos son idénticas. Una alternativa al LDA es el análisis de funciones discriminantes cuadrático (QDA), el cual asume que las matrices de varianza-covarianza entre los grupos son diferentes, desafortunadamente, requiere tamaños de muestra grandes (SAS Institute Inc., 2019). Una tercera alternativa es el análisis de funciones discriminantes

regularizado (RDA), un intermediario entre el LDA y QDA; en éste es necesario asignar valores de lambda entre 1 y 0 de acuerdo con que tan similares son las matrices de varianza-covarianza; y valores de gamma entre 1 y 0, dependiendo de qué tanta correlación existe entre las variables.

En caso de encontrarse con heterocedasticidad en los datos, recomienda utilizar un RDA. Para encontrar los valores óptimos a utilizar, es posible utilizar el paquete `caret` de R (Kuhn, 2019), éste permite probar diferentes valores de lambda y gamma para evaluar cuáles son aquellos con los que se obtiene el mejor éxito en la clasificación. El utilizar valores de lambda de 1 supone utilizar el LDA, mientras que al utilizar un valor de 0 supone utilizar el QDA (SAS Institute Inc., 2019), al no observarse diferencias importantes en la variación de valores de lambda, se puede optar por utilizar el LDA.

Este análisis fue realizado con el software JMP Pro 14.0.1 (SAS Institute Inc., 2015).

Validación cruzada

Un análisis de funciones discriminantes se considera válido para la muestra en la que se realizó, sin embargo, para medir la verdadera generalización de los coeficientes calculados, se realizan métodos de validación cruzada (Tabachnick y Fidell, 2013). Cuando una validación cruzada obtiene un menor número de éxitos en comparación con un AFD sin validar, se considera que las clasificaciones del AFD son demasiado buenas para ser verdad (Kovarovic, 2011).

Siguiendo la metodología de Davis y McHorse (2013), se realizó una validación cruzada con el método *Jackknife*, también llamado *Leave-one-out* en algunos paquetes estadísticos. Consiste en calcular los coeficientes de clasificación para una observación, sin considerar a ésta, o sea, coeficientes de clasificación basados en el resto de las observaciones y “dejar uno fuera” (Tabachnick y Fidell, 2013).

Este análisis fue realizado con la función LDA en el paquete de R `flipMultivariates` (<https://github.com/Displayr/flipMultivariates>), que a su vez se basa en el paquete MASS (Ripley et al., 2015), pero que además genera objetos de salida (tablas) mejor diseñadas.

Precisión de la clasificación

La probabilidad de éxito en la clasificación del análisis discriminante se basa en comparar las probabilidades de clasificación correctas evaluadas por el análisis discriminante, en comparación con las posibilidades que tiene cada elemento de ser clasificado en un grupo al azar. En el caso hipotético de muestras divididas en dos grupos que contengan la misma cantidad de individuos y mismas probabilidades previas ($1/\text{número de grupos posibles}$), es de esperarse que se obtenga un 50% de probabilidades de acertar el grupo de pertenencia por azar, sin embargo, esta probabilidad tiende a variar en grupos que no estén igual de representados en la muestra, por lo que al clasificar un grupo con abundantes individuos versus un grupo con pocos individuos, las probabilidades de clasificar correctamente a los individuos del grupo mayor se sobreestiman. Dicha comparación es necesaria, especialmente en grupos altamente disímiles en cuanto a la abundancia de ejemplares (McGarigal et al., 2000).

Como medida de evaluación se eligió el método TAU, el cuál puede dar una medida estandarizada de mejora sobre las asignaciones aleatorias (McGarigal et al., 2000). La fórmula se define como:

$$TAU = \frac{n_0 - \sum_{i=1}^G p_i n_i}{n - \sum_{i=1}^G p_i n_i}$$

Donde n_0 es el número total de casos correctamente clasificados por el análisis discriminante, G es el número de grupos, p_i es la probabilidad previa ($1/G$), n_i es el número de individuos por grupo y n es el número total de la muestra. El resultado en decimales representa el porcentaje de precisión de la clasificación.

Marco geológico

Cuenca de Tlaxiaco

Esta cuenca tiene una superficie de aproximadamente 30,000 km² y se encuentra presente en las porciones centro y norte del estado de Oaxaca, sur del estado de Puebla y oriente del estado de Guerrero (López-Ticha, 1985) (Figura 10). La historia geológica de la cuenca indica que no se trata de una sola cuenca, si no de dos cuencas superpuestas, una que abarca desde el Jurásico medio hasta el Jurásico superior, pero que al finalizar el Titoniano, existió una interrupción en la sedimentación jurásica y los fondos marinos emergieron, se rompieron, se disgregaron y se erosionaron. Posteriormente, se depositó por encima otra cuenca durante el Cretácico. Ambas cuencas han sido exhumadas y erosionadas a partir del Paleógeno debido a la tectónica, por lo que actualmente se encuentran sobre el nivel del mar. López-Ticha (1985). Se refiere a ellas como dos cuencas porque a partir de la transgresión cretácica ésta pierde su individualidad, debido a que las condiciones sedimentológicas se generalizan, de tal modo que las cubiertas sedimentarias de todo el entorno geológico se vuelven similares, tanto para la Mixteca, Guerrero y Oaxaca como para la Sierra de Juárez

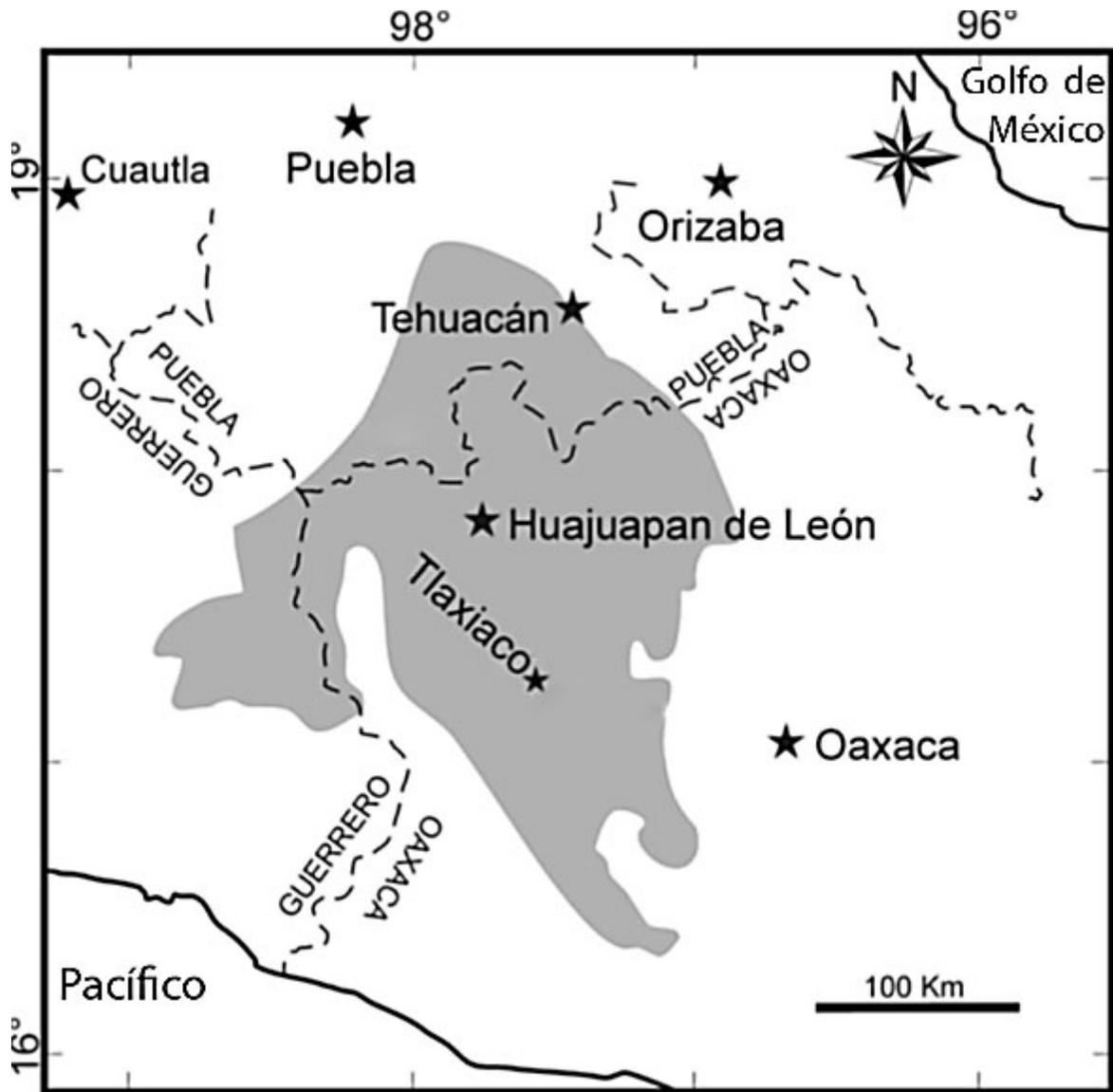


Figura 10. Distribución de la Cuenca de Tlaxiaco.

(Modificado de Alvarado-Ortega et al., 2015)

La cuenca cuenta con dos tipos de basamentos: 1) El más antiguo es el gneis Precámbrico (Complejo Oaxaqueño), se trata de gneis de hornblenda en facies de granulita. 2) El más joven se encuentra formado por esquistos del Paleozoico temprano (Complejo Acatlán) donde se presentan con más frecuencia facies de esquistos verdes, eclogitas y anfibolitas. El origen de la cuenca se asume que es tafrogénico (mecanismo opuesto a la orogénesis) y que los primeros detritos en

llegar proceden de los terrenos elevados de los Complejos Acatlán y Oaxaqueño (López-Ticha, 1985).

En la cuenca se registra la historia de los cambios en el ambiente de depósito, en un principio, durante el Jurásico inferior, se depositaron los primeros estratos del Conglomerado Cualac de origen continental (Durán Aguilar, 2014). Posteriormente durante el Jurásico superior (Oxfordiano) se estableció la presencia del mar y se pasó a un ambiente paludal y marino (López-Ticha, 1985). Durante este periodo la cuenca Tlaxiaco recibió sedimentos tanto continentales como marinos bajo condiciones regresivas y transgresivas (Rueda-Gaxiola et al., 2007). Finalmente, durante el Titoniano superior se produce una severa interrupción de la continuidad estratigráfica y se pierden las características de la primer Cuenca de Tlaxiaco. El mar que prevaleció durante el Cretácico fue somero y de topografía marina irregular, lo cual provocó el desarrollo de unidades arcillo-limo-arenosas. Las condiciones de depósito de tipo litoral abarcaban gran parte de la provincia, alternando con zonas neríticas que desarrollaron parches arrecifales. (López-Ticha, 1985).

Durante el Paleógeno y con el comienzo del desarrollo del Cinturón Mexicano de Pliegues y Cabalgaduras (CMPC), el mar retrocedió de esta región y la cubierta fue plegada, fracturada y erosionada, para posteriormente formar extensas depresiones lacustres someras que se rellenaron de material continental menos grueso, esto sucedió principalmente durante el Eoceno. En la región se desarrollaron ambientes lacustres de agua dulce, lo cual permitió el desarrollo de calizas ricas en sílice, éstas se encuentran intercaladas con la Andesita San Marcos (Ferrusquía-Villafranca et al., 1976). Los depósitos actuales son fluviales y de aluvión debido a la constante erosión que continúa modificando la morfología de la zona (López-Ticha, 1985).

La cuenca cuenta con yacimientos importantes de uranio sedimentario, los cuales se encuentran diseminados hacia la base y la cima de las secuencias litoestratigráficas del Jurásico y Cretácico continental y litoral, según Bazán-Perkins (2005). La cuenca tiene un tamaño potencial de 15 a 20 Km de ancho y una longitud aproximada de entre 350 a 400 km.

Formación Chilapa

Historia nomenclatural

Salas (1949) mapeó la zona de estudio como parte de la Caliza Teposcolula; posteriormente Erben (1956) extiende la Formación Yanhuitlán hasta Yolomécatl, misma que previamente había sido descrita por Salas (1949) como “capas” Yanhuitlán y que posicionaba más al este, hacia el poblado de Yanhuitlán y Nochixtlán. Posteriormente Ferrusquía-Villafranca (1976) propone formalmente el nombre de Formación Chilapa, basado en un reporte inédito de Hisazumi (1932), en la cual se describe una secuencia de rocas que afloran en los alrededores de la población de Chilapa de Díaz, donde además se incluía a las calizas cretácicas y que subyacían a la Caliza Teposcolula, con lo que Hisazumi concluyó que era de edad pre-Albiano-Cenomaniano. En reconocimiento a su trabajo (que jamás fue publicado) Ferrusquía-Villafranca retoma el nombre de Formación Chilapa y la describe como una unidad caracterizada por calizas silicificadas, areniscas y limolita de estratificación delgada a media (0.5 a 60 cm) y ocasionalmente masiva (3 a 4 m) (Bustos Moreno y López Palomino, 2011).

Las cartas geológicas E14-9 de INEGI y el SGM son de carácter más regional y describen las unidades de manera diferente. La carta del INEGI (1994) muestra la zona como areniscas-limos, calizas y areniscas-conglomerados terciarios, que de acuerdo a Ferrusquía-Villafranca et al. (2016), corresponden a las formaciones Huajuapam y Yanhuitlán. La carta del SGM (2000) clasifica la zona como una arenisca y conglomerados terciarios, que se corresponden de igual manera con las formaciones previamente mencionadas.

Por su parte, Santamaría-Díaz et al., (2018) menciona que la Fm. Chilapa se delimita al norte con la falla Las Pilas y al este delimitada por la Falla Tamazulapam. Ferrusquía-Villafranca et al. (2016) subdivide la Formación Chilapa y propone la “Formación” Yolomécatl para designar a la sucesión continental rosada de arenisca de origen volcánico, arenisca lávica (*sic*), limolita arcillosa de composición similar y arcilla limosa en estratos medios a muy gruesos de hasta cinco metros de espesor

que aflora en los alrededores del poblado de Santiago Yolomécatl, en el estado de Oaxaca, México (Figura 11). Trabajos previos como el de Santamaría-Díaz et al. (2008) (Figura 12) y posteriores como el de Rodríguez-Caballero (2019) no hacen esta distinción y consideran estos estratos como parte de la Formación Chilapa. El presente trabajo se retoma la propuesta de Rodríguez-Caballero (2019), quien considera la “Formación” Yolomécatl como la facies marginal del paleolago que representa la Formación Chilapa.

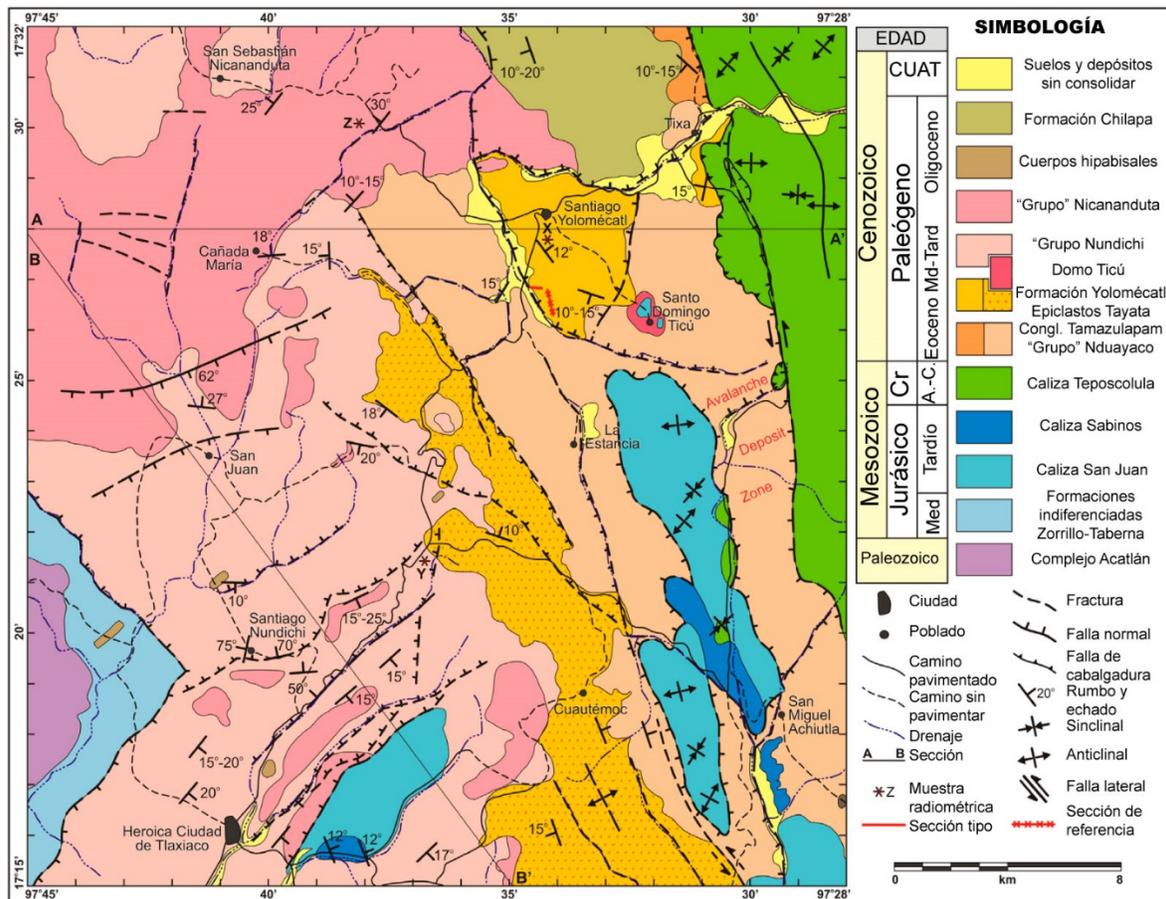


Figura 11. Formación Yolomécatl (Modificado de Ferrusquía-Villafranca et al., 2016).

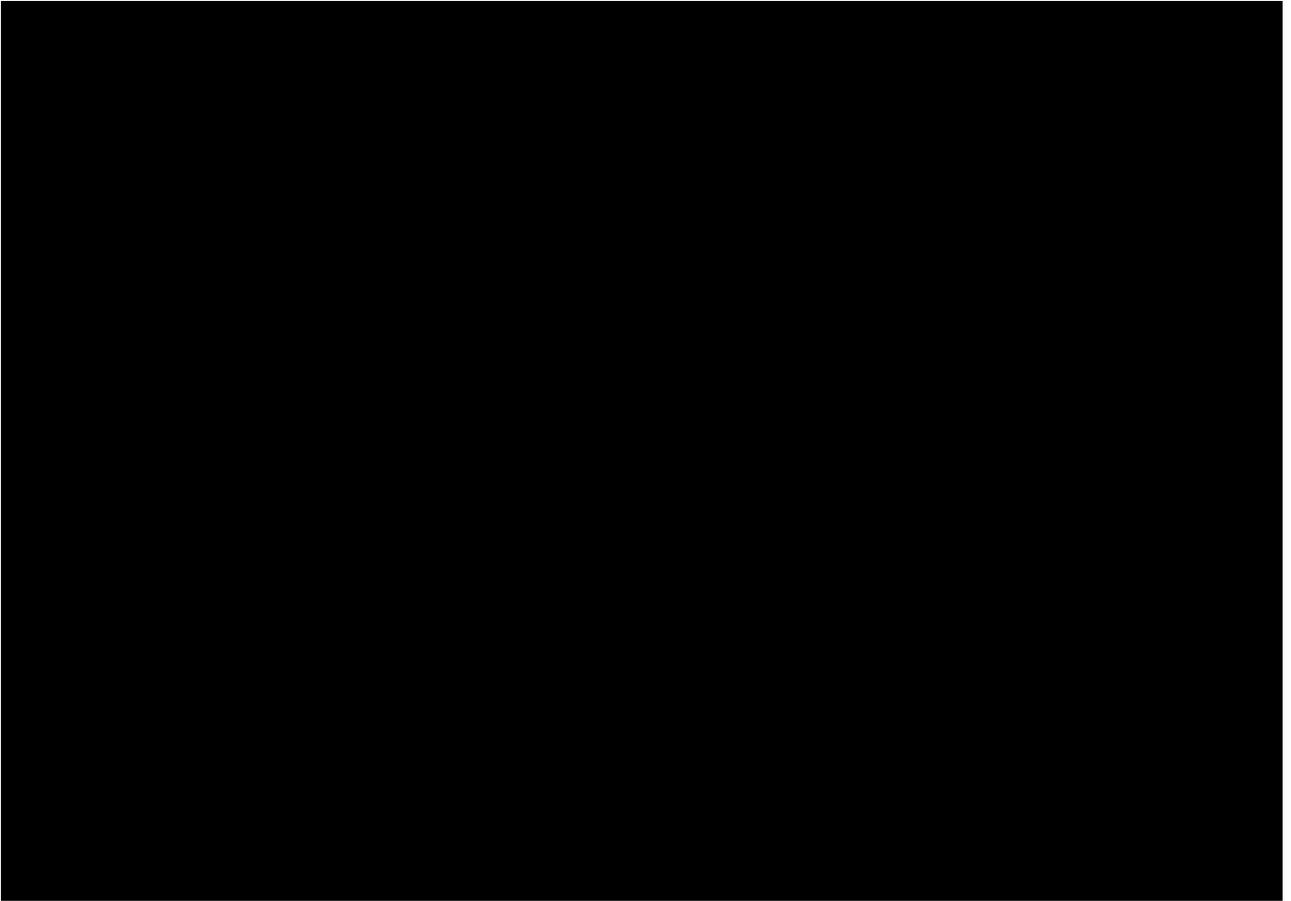


Figura 12. Geología de la zona (Basado en Santamaría-Díaz et al., 2008).

Descripción geológica

En su conjunto, la Formación Chilapa, se ha descrito como una sucesión de calizas silicificadas, areniscas y limolitas. Las calizas lacustres tienen una alta cantidad de sílice, areniscas y limolitas de origen volcánico con vetillas de yeso esporádicas (Bustos-Moreno, 2011). Ferrusquía-Villafranca (1976) la describe como caracterizada por la presencia de carbonato de calcio y magnesio, sílice y de estratificación laminar delgada, siendo la caliza silicificada de textura afanocristalina, con estratificación bien marcada y presencia de dolomita. Las otras litologías las describe como “mucho menos abundantes”, areniscas de color ocre, estratificación delgada a media; variación de conglomerado granular a arenisca gruesa, inmadura, cementada por calcita o sílice, compuestas por detritos de origen volcánico. Granos de hialo-andesita, hornblenda y fenocristales de plagioclasa,

suplementados por arcilla detrítica, clorita y limonita. En cuanto a los limos, lutitas y arcillas cuentan con una composición similar a las areniscas, pero con mayor contenido de arcillas y clorita.

La facies nombrada por Ferrusquía-Villafranca y colaboradores (2016) como “Formación” Yolomécatl es descrita como una unidad compuesta por capas delgadas a medianas de toba color café claro y composición intermedia; conglomerado volcarenítico de tamaño de guijarros a gravas, matriz soportada, estratos de medianos a gruesos, los cuales forman lenguas, lentes y capas continuas; estratos medianos a gruesos de sílice color lechoso a marrón. Paleosuelos de hasta dos metros de espesor presentes en varios niveles, los cuales presentan rizolitos y las tierras de malpaís son típicas de esta facies (Ferrusquía-Villafranca et al., 2016), mismos que fueron reconocidos en campo en diversos niveles, pero que sin embargo predominan en los estratos superiores. Jiménez-Hidalgo y Guerrero-Arenas (2015) la consideraron en un principio como parte de la Formación Yanhuatlán y describen parte de la unidad compuesta de sedimentos finos y muy finos (limos y arcillas), con intercalaciones de conglomerados, además de varios niveles de paleosuelos.

En esta unidad Jiménez-Hidalgo y Guerrero-Arenas (2015) reportan la presencia de un conjunto faunístico, representados por tres taxones de reptiles (dos de tortugas y una lagartija del género *Rhineura*), 17 taxones de mamíferos (sciúrido, artiodáctilos, protocerátido, perisodáctilos) así como dos icnofósiles de insectos, además de los fósiles reportados en otras áreas de la Formación Chilapa por Ferrusquía-Villafranca (1976) que incluyen gasterópodos muy pequeños no identificados, pelecípodos, ostrácodos y filamentos de algas.

Sección de referencia

Para la Formación Chilapa Ferrusquía-Villafranca (1976) menciona como sección de referencia un afloramiento aproximadamente 1.5 km al sureste de Chilapa de Díaz, en la brecha Chilapa de Díaz-Yolomécatl, extendiéndose desde el fondo del valle del Río Chilapa hasta aproximadamente 180 metros por arriba del nivel del valle, donde se encuentra en contacto con las capas de la Andesita Yucudaac.

La sección de referencia propuesta para la “Formación” Yolomécatl se ubica en el camino Yolomécatl-La Presita entre los 17° 26' 15.3 N Lat. y 97° 34' 35.2 W Long. (Ferrusquía-Villafranca et al., 2016).

Espesores

A la “Formación” Yolomécatl, se le estima un grosor aproximado de 250 metros (Ferrusquía-Villafranca et al., 2016) y a toda la Formación Chilapa se le estimaba un espesor de 350 a 400 m (Ferrusquía-Villafranca, 1976), mientras que en el trabajo inédito de Ortega-González y Lambarria-Silva (1991) citado por Bustos-Moreno y López-Palomino (2011) mencionan un espesor aproximado de 200 m. Por su parte Santamaría-Díaz et al., (2008) asigna un espesor de 400 metros.

Distribución

Santamaría-Díaz et al. (2008) ubican la Formación Chilapa al norte limitada por la Falla Las Pilas y cerca del poblado Santiago del Río, limitada al este por la Falla Tamazulapam y al oeste cerca del poblado de Chilapa de Díaz, al sur la extiende un poco más al sur del poblado de Santiago Yolomécatl (Figura 12). Por su parte Ferrusquía-Villafranca et al., (2016) extiende la parte sur de la Formación Chilapa a unos kilómetros al norte de Santiago Yolomécatl. A la facies designada como “Formación” Yolomécatl se le estima una superficie pequeña de aproximadamente 40 km² y una distribución de entre los 2050 y 2120 msnm, alrededor de la localidad de Santiago Yolomécatl (Ferrusquía-Villafranca et al., 2016).

Relaciones estratigráficas

En su conjunto como Formación Chilapa, Ferrusquía-Villafranca (1976) menciona que en la zona Norte de la Depresión Chilapa y al Oeste del camino Tamazulapan-Chilapa de Díaz, ésta se interdigita con los derrames de la Andesita Yucudaac, mientras que en otras áreas la lava subyace a la Formación Chilapa. Sobreyace de manera discordante la Formación Yanhuiltán y a la Formación Tamazulapam y se interdigita con la andesita Cañada María (Santamaría-Díaz et al., 2008). Al oeste sobreyace discordantemente otras formaciones, por lo que asume que se depositó de manera contemporánea con los derrames lávicos.

Ferrusquía-Villafranca et al. (2016), refieren que el contacto inferior de la “Formación” Yolomécatl no se encuentra expuesto, pero debido a la abundancia de clastos de origen volcánico en los conglomerados, suponen que la fuente volcánica es cercana, por lo que se le asocia que provienen del “Grupo” Nduyaco. Sin embargo, dichos autores no encontraron el contacto entre dichas unidades. Al Noroeste del pueblo de Yolomécatl, el “Grupo” Nduyaco subyace a la unidad oligocénica del “Grupo” Nicananduta, pero no se han descrito afloramientos de dicho contacto.

Edad

Ferrusquía-Villafranca (1976) le asignó a la Formación Chilapa una edad paleógena, más antigua a los 28.2-29.6 Ma; según Bustos-Moreno y López-Palomino (2011) esta edad es corroborada por los estudios de Ortega-González y Lambarria-Silva (1991), quienes le asignan una edad de entre el Oligoceno Tardío-Mioceno temprano, basada en su posición estratigráfica. Las dataciones isotópicas ^{40}K - ^{40}Ar posteriores realizadas por Santamaría-Díaz et al. (2008) arrojaron una edad de entre 35.6 y 29 Ma, lo cual le confiere una edad de Eoceno tardío-Oligoceno temprano.

La composición y la posición estratigráfica de los conglomerados de la “Formación” Yolomécatl indican que fue depositada después de la Formación Nduyaco; una datación con el método ^{40}Ar - ^{39}Ar en tobas arrojó una edad de 40.3 ± 1.0 Ma, por lo que Ferrusquía-Villafranca et al. (2016) la asigna a principios de Eoceno Tardío.

Sin embargo, una datación U-Pb más reciente con zircones detríticos para la zona de estudio arrojó una edad máxima de depósito sedimentario de 30.6 Ma para la capa de areniscas que sobreyace las capas fosilíferas, mientras que la presencia del anficiónido *Mammacyon* y la presencia del tayasúido *Perchoerus*, indican una edad de entre 28 y 29 Ma (Jiménez-Hidalgo et al., 2018). Estas edades se hallan dentro del rango de edad reportado por Santamaría-Díaz et al., (2008).

Ambientes de depósito

Las características litológicas de los estratos indican un ambiente sedimentario asociado a depósitos lacustres y fluviales, con planicies de inundación periódicas

que fueron periódicamente expuestas a condiciones subaéreas, lo que permitió el desarrollo de suelos y de vegetación, y que fue el hábitat para diversas especies de vertebrados (Ferrusquía-Villafranca et al., 2016; Ferrusquía-Villafranca et al., 2018).

De manera independiente, y con base en los icnofósiles y fósiles de vertebrados Jimenez-Hidalgo y Guerrero-Arenas (2015) infirieron una zona con pocos árboles y arbustos y otra con una vegetación más densa, además de la presencia de suelo desnudo expuesto a inundaciones periódicas en un clima húmedo subárido.

Ferrusquía-Villafranca et al. (2018), reportan la presencia de diferentes litofacies asociadas a depósitos de canal y aluviales, depósitos de planicies de inundación y depósitos finos asociados a desbordamientos de canal. Por su parte, Rodríguez-Caballero (2019), integra la información litológica y sedimentaria de la Formación Chilapa y la “Formación” Yolomécatl y propone que se trata de un sistema lacustre que presentaba periodos de desecación e inundación, correspondiendo el área de estudio a la zona marginal del lago.

Relación de edad con otras localidades

La Fauna Local Iniyoo guarda una relación con diversas localidades arikareanas de Estados Unidos. Por ejemplo, con las localidades Brooksville, SB-1A, Buda y White Springs (Florida) comparte la presencia de camélidos, hipertragúlidos, équidos, anficiónidos y un tapírido (Albright, 1998b). En el caso de la Formación John Day en Oregon comparte la presencia de oreodontes, anficiónidos, camélidos, équidos, hipertragúlidos y tapíridos (Albright et al., 2008) por mencionar algunos. Del mismo modo, el estudio de esta localidad permite vincular las localidades norteamericanas con localidades más sureñas recientemente estudiadas en Panamá, como la Fauna Local Lirio Norte y Fauna Centenario, con las que comparte la presencia de anficiónidos, pecaríes, camélidos y équidos (MacFadden et al., 2014) (Figura 14).

Secuencia Fosilífera

Los sedimentos son descritos por Rodríguez-Caballero (2019) como una secuencia intercalada de sedimentos detríticos y carbonáticos, con calizas silicificadas hacia la base tipo mudstone. Estos sedimentos van desde areniscas de grano medio hasta

limoarcillas. Por su parte, Ferrusquía-Villafranca et al. (2016) definen una secuencia continental roja rosácea de sedimentos finos, ricos en cuarzo y de origen volcánico, areniscas y limolitas lávicas, dispuestas en estratos de tamaño medio hasta por encima de cinco metros. Los sedimentos finos presentan coloraciones variadas de colores cafés, rosáceos, rojizos y moteados blancos por la presencia variable de rizolitos. Por otro lado, los paleosuelos presentan coloraciones blancas grisáceas por el intemperismo, y moteados verdosos y rojizos en muestras frescas.

En campo son fácilmente identificables los estratos de paleosuelos desarrollados, que, por su consolidación han resistido mejor el intemperismo que los sedimentos finos, los cuales son poco consolidados y se disgregan fácilmente. Además, son notorias las galerías de roedores sobresaliendo en diversas partes de la secuencia, especialmente en los paleosuelos, en varias de las cuales se han encontrado dichos organismos.

La geomorfología del terreno puede ser catalogada como *badlands* o tierras de malpaís, donde la erosión de los sedimentos da al terreno la apariencia de dunas o pequeños montículos de arena (Figura 13).



Figura 13. Topografía típica de las localidades fosilíferas. Santiago Yolomécatl, Oaxaca.

Ferrusquía-Villafranca et al. (2016) propusieron designar esta sucesión o secuencia como una nueva formación, sin embargo, el reciente trabajo de Rodríguez-Caballero (2019), mediante análisis geoquímicos y mineralógicos determina que la unidad que Ferrusquía y colaboradores designaron como formación, en realidad es parte de la Formación Chilapa, pero representa la parte marginal que estaba expuesta a sequías periódicas que permitían el desarrollo de suelos, mientras que lo que se ha considerado como Formación Chilapa, representa las facies profundas de un paleolago.

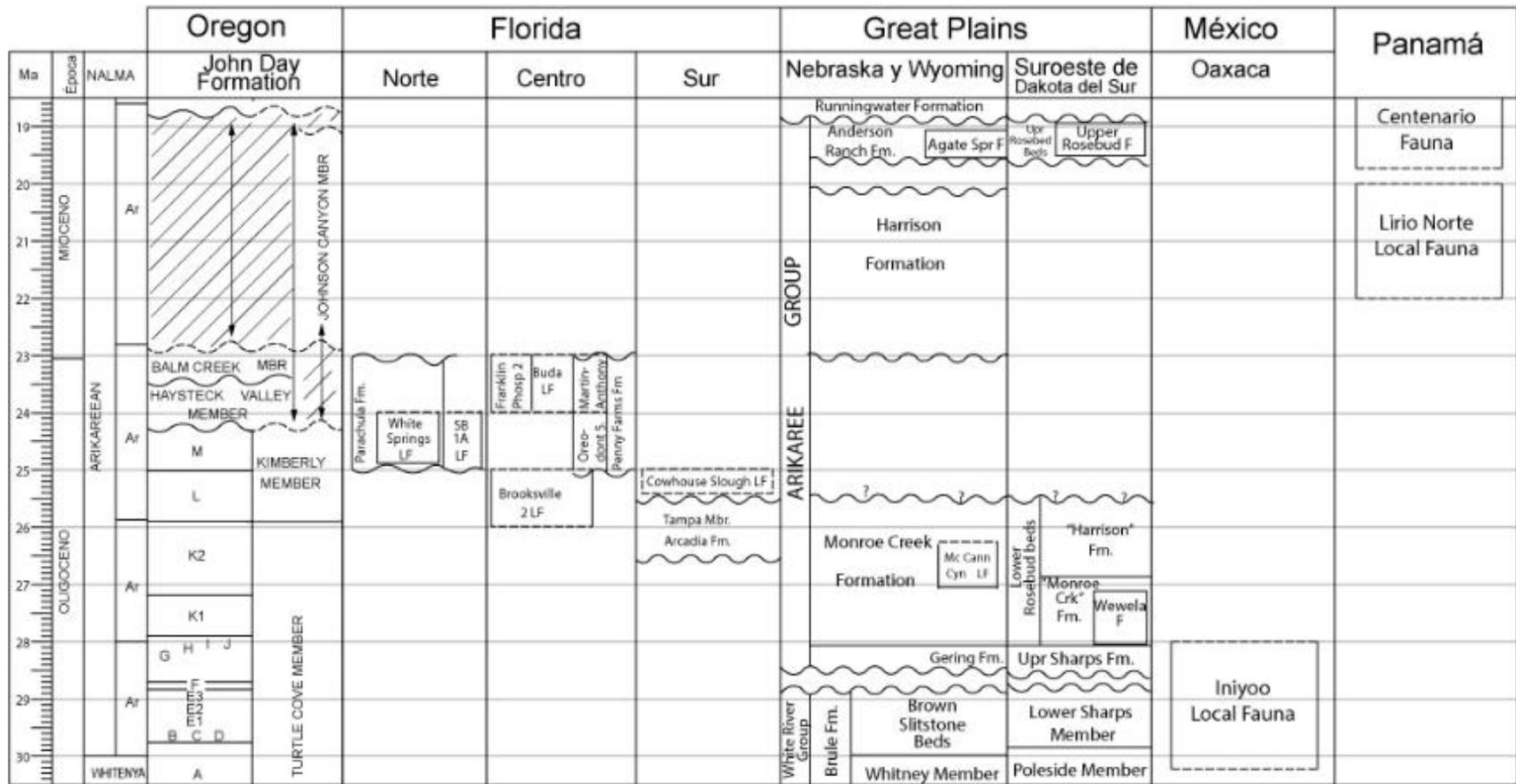


Figura 14. Correlación de la Fauna Local Iniyoo con localidades norteamericanas y centroamericanas, basado en Woodburne (2004), Albright (2008) y Rincon et al. (2015).

Resultados

Estratigrafía

Se levantaron tres columnas estratigráficas de las localidades donde se han colectado los elementos fósiles del presente estudio, las tres se encuentran sobre la carretera Oaxaca-Tlaxiaco a las afueras del poblado de Santiago Yolomécatl. Las tres localidades son próximas entre sí con una separación aproximada de 1.7 kilómetros entre la primera y la última (Figuras 15 y 16). Son muy similares entre sí, presentan una intercalación de estratos limo-arcillosos y limo-arenosos con presencia de paleosuelos, rizolitos y bioturbación con galerías de roedores (Rodríguez-Caballero, 2019). En diversas partes de la zona se localizaron algunas fallas y zonas cubiertas, lo que, sumado a la monotonía de las sucesiones, no permitió hacer una correlación entre las tres localidades.

A continuación, se presenta la descripción de cada una de ellas comenzando de la base a la cima. La variación de colores de los estratos corresponde al color original obtenido en campo de las tablas de Munsell.

La Cruda:

Esta columna se comenzó a los $17^{\circ} 26.845' N$ y $97^{\circ} 34.555' W$, en el camino de Rancho Ara, mismo donde Ferrusquía-Villafranca et al. (2018) presentan el estratotipo de la "Formación" Yolomécatl, con una inclinación de los estratos de 12° , mientras que Rodríguez-Caballero (2019) midió un echado de 7° . Al realizar la medición se obtuvo un valor de 8° y el rumbo fue medido con dirección sureste.

Las características de los estratos son:

1. Limolitas cafés/rojizas poco consolidadas, sin presencia de líticos y con abundantes rizolitos blancos. Dos metros de espesor.
2. Areniscas de grano fino a medio, coloración grisácea clara, bien consolidadas y en las cuales se asume se desarrolló un paleosuelo, contienen abundantes rizolitos de grosores mayores a los del estrato anterior,

se aprecia una ligera estratificación plano-paralela. Espesor de 50 centímetros.

3. Limolitas cafés/rojizas, con una menor presencia de rizolitos con respecto al primer estrato, escasa presencia de líticos de tamaño de arenas gruesas a gravas. Espesor de 50 centímetros.
4. Areniscas de grano fino a medio de color gris ligeramente naranja, medianamente consolidado y con presencia de rizolitos. Espesor de 30 a 50 centímetros. Espesor de 30 a 40 centímetros.
5. Limolitas cafés/rojizas con presencia moderada de rizolitos y ausencia de líticos. Espesor de 40 centímetros. Espesor de 1.5 metros.
6. Areniscas bien consolidadas en color gris claro, similares a las del estrato número dos, pero en estas no se aprecia una laminación. Espesor de 40 centímetros.
7. Limolitas cafés/rojizas, sin presencia de líticos o rizolitos, moderadamente consolidadas. Espesor de 1.4 metros,
8. Limolitas calcáreas finas, bien consolidadas, masivas, de coloración gris claro a ligeramente verdoso, silicificadas (silcreta), presenta bioturbación por galerías de roedores y rizolitos. Espesor de 30 centímetros.
9. Limolitas cafés/rojizas, medianamente consolidadas, con ausencia de líticos y escasos rizolitos. Espesor de 40 centímetros.
10. Limolitas calcáreas finas, bien consolidadas, masivas, de coloración gris claro a ligeramente verdoso, silicificadas (silcreta), presenta galerías de roedores y rizolitos. Espesor de 50 centímetros.
11. Areniscas de grano fino a medio, color rojizo con abundantes líticos de tamaño de gránulos, poco consolidadas. Espesor de 50 centímetros.
12. Limolitas calcáreas finas, bien consolidadas, masivas, de coloración gris claro a ligeramente verdoso, silicificadas (silcreta), presenta galerías de roedores y rizolitos. Espesor variable de 20 a 40 centímetros.
13. Arenisca de grano medio, color rojizo, presencia moderada de líticos de tamaño de gránulos. Estrato de textura rugosa. Espesor de 50 centímetros.

14. Limolitas calcáreas finas, bien consolidadas, masivas, de coloración blanco, silicificadas (silcreta), presenta galerías de roedores y rizolitos. Espesor de 20 a 30 centímetros.
15. Limolitas cafés/rojizas, abundancia escasa de líticos y rizolitos, medianamente consolidada. Espesor de 4.5 metros.
16. Arenisca calcárea de grano fino a medio, bien consolidada de color blanco grisáceo formando otro paleosuelo con presencia de rizolitos y galerías de roedores. Espesor de 40 centímetros.
17. Limolitas cafés/rojizas moderadamente consolidadas con abundante presencia de rizolitos y escasos líticos. Espesor de 75 centímetros.
18. Limolitas calcáreas finas, bien consolidadas, masivas, de coloración gris claro a blanco, silicificadas (silcreta), presenta galerías de roedores y rizolitos. Espesor de 15 a 20 centímetros.
19. Limolitas cafés/rojizas moderadamente consolidadas, escasa presencia de rizolitos y abundantes líticos, en éste se encuentra un lente de areniscas de grano medio medianamente consolidadas y de color grisáceo. Espesor de tres metros.
20. Conglomerado clasto-soportado con clastos de tamaño de gravas a cantos, bien redondeados, matriz arenosa de grano medio y poco consolidada, este estrato se encuentra en contacto erosivo con la unidad anterior, no se aprecia gran continuidad lateral, por lo que podría tratarse de un canal. Espesor de 50 a 70 centímetros.
21. Limolitas cafés/rojizas con abundante presencia de líticos de tamaño de gránulos y ausencia de rizolitos. Espesor de 3.3 metros.

La columna estratigráfica expuesta en esta localidad cuenta con más estratos hacia la cima y la base, sin embargo, sólo se consideraron estos niveles para el presente trabajo, ya que es de estos de donde procede el material del presente estudio. Sus características son:

Jesús Bones

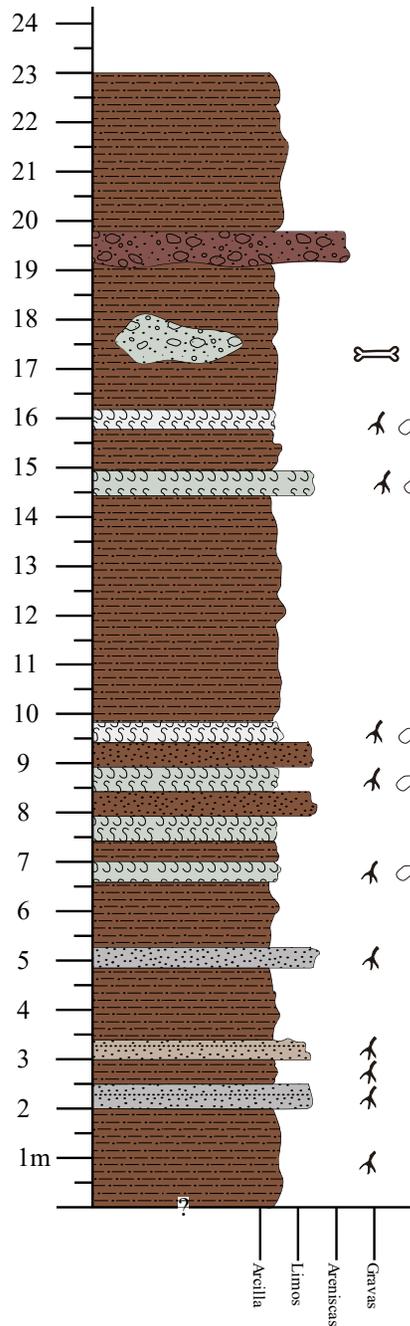
Esta columna se comenzó a los 17° 27.385' N y 97° 34.616', se obtuvo un rumbo con dirección suroeste y un echado de 8°. Corresponde a la localidad CBTa-Jesus Bones muestreada por Rodríguez-Caballero (2019) y a la localidad CECYTE de Ferrusquía-Villafranca et al. (2018).

1. Limolitas color café olivo, bien consolidadas, líticos de tamaño de gránulo a guijarros. Afloran dos metros de espesor, no se localizó su contacto inferior.
2. Limolitas color gris claro con presencia de rizolitos abundantes color blanco. 30 centímetros de espesor.
3. Areniscas de grano fino a medio, masivas, color gris ligeramente amarillo con moteados rojizos, líticos escasos de tamaño de gránulos y ocasionalmente gravas. Presencia de galerías de roedores. 4.5 metros de espesor.
4. Conglomerado matriz soportado, clastos de tamaño de cantos y gravas, bien redondeados, mal seleccionados. Matriz de arenisca rojiza de grano medio poco consolidada. 70 centímetros a un metro de espesor.
5. Areniscas de grano fino a medio color gris claro, bien consolidada con presencia de galerías de roedor. 50 centímetros de espesor.
6. Limolitas café/rojizo con presencia escasa de líticos de tamaño de gránulos y escasos rizolitos. 2.5 metros de espesor.
7. Conglomerado clasto-soportado, clastos bien redondeados de tamaño de gravas a cantos, mal seleccionados. Matriz de arenisca rojiza de grano medio poco consolidada. 30 centímetros de espesor.
8. Limolitas café/rojizas medianamente consolidadas con presencia escasa de rizolitos y líticos, líticos de tamaño de gránulos a gravas. Cuatro metros de espesor.
9. Limolitas rojizas sin presencia de líticos, poco consolidadas. Cuatro metros de espesor.

Conejo de Lucy

Esta columna comienza a los 17° 27.794' N y 97° 34.443 W, con una inclinación de los estratos de 8° y un rumbo SE corresponde a la localidad El Llano de Ferrusquía-Villafranca et al. (2018). Sus características son:

1. Areniscas de grano medio color gris claro, líticos escasos de tamaño de guijarros, bien consolidada. Espesor de 30 centímetros.
2. Limolitas color gris oscuro, masivas y sin presencia de líticos ni rizolitos. Espesor de 15 centímetros.
3. Areniscas de grano medio color gris claro, líticos escasos de tamaño de guijarros, bien consolidada, presencia de galerías de roedores. Espesor de 40 centímetros.
4. Limolitas de color café/rojizo, poco consolidadas, líticos escasos de tamaño de guijarros, ausencia de rizolitos. Espesor de tres metros.
5. Areniscas de grano medio color gris claro, líticos escasos de tamaño de guijarros, bien consolidada y con presencia de galerías de roedores. Espesor de 40 a 50 centímetros.
6. Limolitas de color café/rojizo, poco consolidadas, líticos escasos de tamaño de guijarros, ausencia de rizolitos. Espesor de 30 centímetros.
7. Areniscas de grano medio color gris claro, líticos escasos de tamaño de guijarros, bien consolidada. Espesor de 30 centímetros.
8. Limolitas color gris oscuro, masivas y sin presencia de líticos ni rizolitos. Espesor de dos metros.
9. Suelo reciente. Espesor de 40 centímetros.



La Cruda

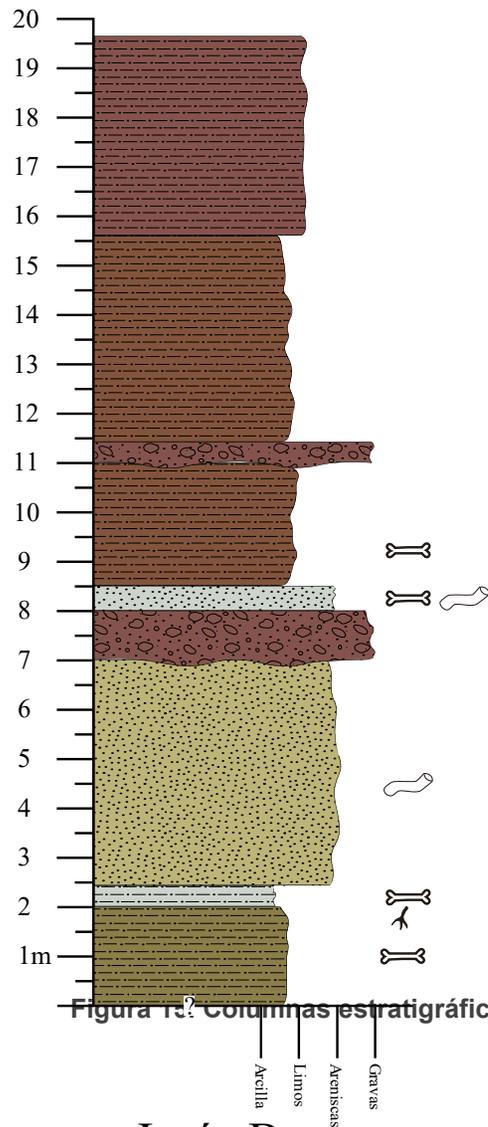
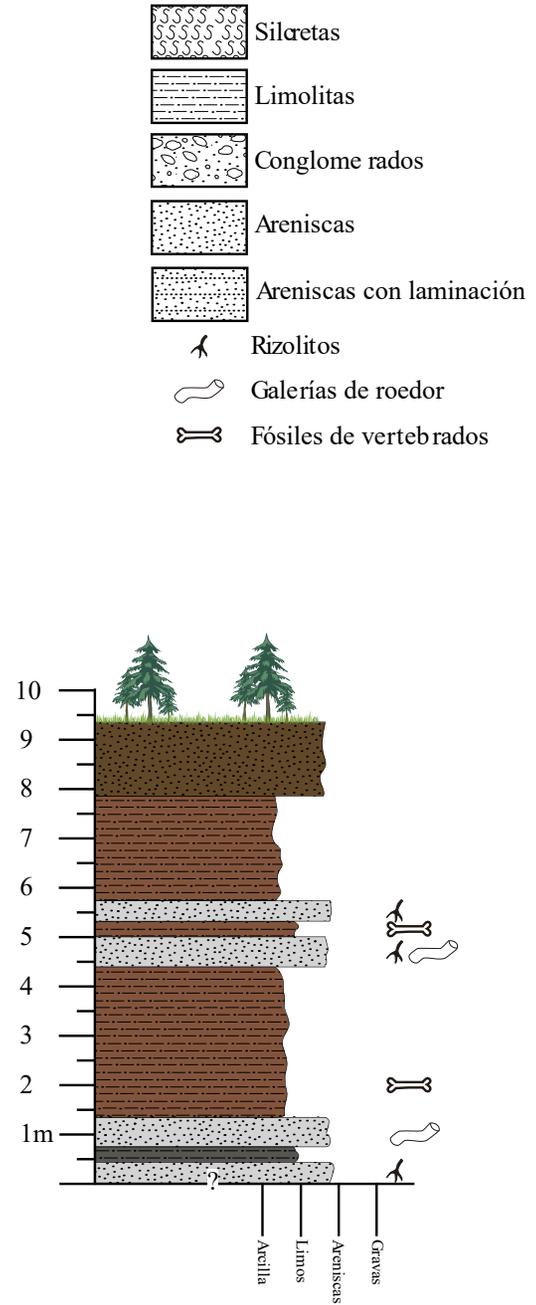


Figura 13. Columnas estratigráficas.

Jesús Bones



Conejo de Jucv

Figura 16. Localidades fosilíferas.

Tafonomía

La gran mayoría de los elementos colectados en el área se encuentran en buenas condiciones en cuanto a textura; de acuerdo con los estadios de intemperismo propuestos por Behrensmeyer (1978) corresponden a un estado 0, como los huesos frescos, debido a la ausencia de fracturas, formación de hojuelas y otras características que indiquen un periodo prolongado de exposición subaérea (Tabla 5). Las características ambientales pudieron haber jugado un papel importante también en la preservación de los elementos; un clima seco favorece la desecación, lo cual provee a los huesos con una capa de piel momificada, mientras que un ambiente que sufre cambios drásticos de temperaturas y humedad favorece una degradación más rápida del hueso (Behrensmeyer, 1978), lo cual se constata derivado de los trabajos geológicos de la zona, que sugieren un clima seco con poca vegetación (Cita).

Tabla 5. Estados de intemperismo de acuerdo con Behrensmeyer (1978).

<i>Estado de intemperismo</i>	<i>Características</i>
0	- Ausencia de marcas de fractura y hojuelas - Ocasionalmente presencia de piel y tejido
1	- Fracturas paralelas a la estructura fibrosa (longitudinales en huesos largos, por ejemplo) - Fracturas de mosaico en superficies articulares
2	- Formación de hojuelas superficiales - Fractura de los bordes, generalmente en sección angular
3	- Formación de hojuelas más profundas y extensivas - Fracturas en sección transversal
4	- Texturas rugosas - Grietas profundas y largas
5	- Tejido esponjoso expuesto - Muy frágil, se puede romper al moverlo

Un rápido enterramiento podría haber sido la causa de la preservación de las texturas originales, sin embargo, las evidencias de marcas de mordidas de roedores indican que si permanecieron al menos un breve periodo de exposición subaérea. Algunos de los elementos fueron colectados cerca de galerías de los roedores *Gregorymys* descritos por Jiménez-Hidalgo et al. (2017), mientras que otros cuantos fueron encontrados dentro de los sedimentos que rellenaron las galerías; esto podría explicarse debido a que se trataba de una planicie de inundación y durante los periodos de lluvias éstos eran arrastrados por pequeñas corrientes hacia el interior de las galerías, o en algunos casos introducidos dentro de las galerías por los mismos roedores.

En muchos de los casos los elementos fueron colectados en depósitos de limos y arcillas, probablemente arrastrados y sepultados en los periodos de inundación del lago. Cabe destacar casos excepcionales donde se encontraron acumulados de fósiles en áreas pequeñas, en esos casos los elementos pertenecían a individuos y especies diferentes, en ningún caso se colectaron elementos articulados. Derivado de esta evidencia se asume que los elementos fueron en primer lugar dispersados por agentes biológicos o físicos y posteriormente transportados por corrientes de agua de poca energía, lo cual se respalda con la presencia de materiales finos y los contactos concordantes entre los estratos, lo cual descarta un mecanismo de erosión fluvial, para después ser rápidamente sepultados por los sedimentos finos. Durante el transporte y la sedimentación algunos sufrieron fracturas, sin embargo, las partes fueron localizadas muy próximas entre sí.

En el caso de pocos elementos como el astrágalo de artiodáctilo UMPE-725, se observa una textura rugosa; ésta podría atribuirse a un estado de intemperismo 2 y erosión por un transporte prolongado, o debido a digestión por parte de algún depredador, de acuerdo a las descripciones de estos casos presentadas por Fernández-Jalvo y Andrews (2016); desafortunadamente no fue posible determinar con exactitud la causa de la textura.

Aquellos elementos que han sido recuperados después de un periodo prolongado de exposición subaérea presentan cambios de coloración a tonalidades más

blancas, además de fracturas y poca consolidación, por lo que previamente a su colecta son endurecidas con polímeros diluidos, lo cual facilita su consolidación y resulta especialmente útil cuando los elementos se encuentran demasiado frágiles por el intemperismo o el crecimiento de raíces sobre ellos.

Los elementos postcraneales más abundantes de la zona de estudio son los astrágalos de artiodáctilos; debido a su forma y durabilidad estos son elementos comunes en el registro paleontológico. El estado de conservación de los elementos es variado, algunos se encuentran en excelentes condiciones, otros presentan marcas de mordidas de roedores, otros se encuentran fracturados en la tróclea proximal y algunos presentan los bordes fracturados, esto se asocia a que son las partes más delgadas y frágiles, por lo que se encuentran más expuestos a sufrir deterioro. En contraste, los pertenecientes a perisodáctilos son menos abundantes en la zona.

Finalmente, las falanges se encuentran escasamente representadas, gran parte se encuentran fragmentadas en su porción distal o proximal. Aquellas falanges de individuos juveniles con ausencia del cóndilo o la faceta articular proximal se descartaron en el presente trabajo. Al igual que con el resto de los elementos, las falanges de artiodáctilos son las más abundantes, mientras que las de perisodáctilo son menos abundantes.

Análisis estadísticos

Supuestos estadísticos

Una vez compilados los datos osteométricos, se procedió a comprobar si los supuestos estadísticos se cumplían.

Gran parte del material poscraneal de la colección del AMNH no se encuentra catalogado correctamente, en parte debido al poco estudio que se ha realizado de dicho material, por lo que muchos de los elementos están clasificados solamente hasta nivel familia y algunos cuantos, a género; los menos abundantes son aquellos

que tienen clasificación a nivel de especie y son generalmente aquéllos que fueron encontrados asociados a material craneal o dental.

Los resultados aquí presentados podrán ser mejorados en trabajos posteriores al aumentar el tamaño de la muestra y agregando elementos de otras localidades. A pesar de esto, los análisis estadísticos aportaron información valiosa que permitió confirmar la presencia de algunos taxones, así como establecer las diferencias que caracterizan a los taxones de la Fauna Local Iniyoo con respecto a los de otras localidades.

En el caso de los artiodáctilos, se realizaron los análisis para asignar los elementos (falanges y astrágalos) en una de las cuatro familias estudiadas Leptomerycidae, Hypertragulidae, Merycoidodontidae y Camelidae, posteriormente se realizaron los análisis para comparar los elementos de hipertragúlidos y leptomerícidos para corroborar si están representadas ambas familias dentro de la localidad.

Para el caso de los perisodáctilos, sólo se analizaron astrágalos de dos géneros de équidos: *Meshippus* y *Miohippus*, por haberse registrado previamente en la zona y su estrecha similitud morfológica, por lo que los análisis sólo se realizaron a nivel género.

Normalidad

Las pruebas de normalidad en la distribución de las medidas de astrágalos de artiodáctilos arrojaron una *No normalidad*, sin embargo, se aprecia una distribución multimodal (Figuras 17 a 20 y Tablas 6 a 9) como es de esperarse, ya que cada uno de los grupos a diferenciar contiene su propia distribución que se aproxima a la normalidad; esto puede verse al momento de realizar los análisis de normalidad de manera independiente para cada una de las familias, donde comienzan a aparecer algunas distribuciones normales en algunas variables; sin embargo, debido al limitado tamaño de la muestra por la disponibilidad de elementos postcraneales catalogados correctamente, no todas las distribuciones pudieron alcanzar la normalidad; de cualquier manera, Tabachnick y Fidell (2013) consideran los análisis discriminantes robustos ante la falta de normalidad.

Tabla 6. Pruebas de normalidad para medidas de astrágalo artiodáctilos.

	Prueba	Variable	Estadístico	valor de p	Normalidad
1	Shapiro-Wilk	LML2	0.9398	0.0017	NO
2	Shapiro-Wilk	LMM2	0.9412	0.002	NO
3	Shapiro-Wilk	AMT2	0.9301	0.0006	NO
4	Shapiro-Wilk	AI2	0.9236	0.0003	NO
5	Shapiro-Wilk	AMN2	0.9328	0.0008	NO
6	Shapiro-Wilk	LM2	0.9415	0.0021	NO
7	Shapiro-Wilk	GD2	0.9514	0.0069	NO
8	Shapiro-Wilk	GI2	0.9523	0.0077	NO
9	Shapiro-Wilk	GP2	0.9286	0.0005	NO
10	Shapiro-Wilk	AFS2	0.938	0.0014	NO
11	Shapiro-Wilk	LFS2	0.9479	0.0045	NO

Tabla 7. Pruebas de normalidad para medidas de astrágalos de hipertragúidos y leptomerícidos.

	Prueba	Variable	Estadístico	valor de p	Normalidad
1	Shapiro-Wilk	LML2	0.9532	0.221	SÍ
2	Shapiro-Wilk	LMM2	0.9447	0.1334	SÍ
3	Shapiro-Wilk	AMT2	0.9483	0.1654	SÍ
4	Shapiro-Wilk	AI2	0.9485	0.1675	SÍ
5	Shapiro-Wilk	AMN2	0.953	0.2182	SÍ
6	Shapiro-Wilk	LM2	0.9351	0.0747	SÍ
7	Shapiro-Wilk	GD2	0.9161	0.0243	NO
8	Shapiro-Wilk	GI2	0.9483	0.165	SÍ
9	Shapiro-Wilk	GP2	0.964	0.41	SÍ
10	Shapiro-Wilk	AFS2	0.9545	0.2392	SÍ
11	Shapiro-Wilk	LFS2	0.9477	0.1598	SÍ

Tabla 8. Pruebas de normalidad para falanges de artiodáctilos.

	Prueba	Variable	Estadístico	valor de p	Normalidad
1	Shapiro-Wilk	LMF2	0.9445	0.0011	NO
2	Shapiro-Wilk	LMA2	0.8997	<0.001	NO
3	Shapiro-Wilk	AMF2	0.9553	0.0051	NO
4	Shapiro-Wilk	APF2	0.9669	0.0276	NO
5	Shapiro-Wilk	APP2	0.966	0.0243	NO
6	Shapiro-Wilk	GPF2	0.965	0.0208	NO
7	Shapiro-Wilk	GMD2	0.96	0.0099	NO
8	Shapiro-Wilk	GDF2	0.968	0.0327	NO
9	Shapiro-Wilk	ADF2	0.9696	0.0423	NO
10	Shapiro-Wilk	LMPF2	0.9243	1.00E-04	NO

Tabla 9. Pruebas de normalidad de astrágalos de équidos.

	Pruebas	Variable	Estadístico	valor de p	Normalidad
1	Shapiro-Wilk	LMP2	0.7408	<0.001	NO
2	Shapiro-Wilk	DMC2	0.6849	<0.001	NO
3	Shapiro-Wilk	AT2	0.7794	<0.001	NO
4	Shapiro-Wilk	AMD2	0.7638	<0.001	NO
5	Shapiro-Wilk	AMA2	0.8206	2.00E-04	NO
6	Shapiro-Wilk	GDA2	0.8824	0.0032	NO
7	Shapiro-Wilk	LMC2	0.7398	<0.001	NO

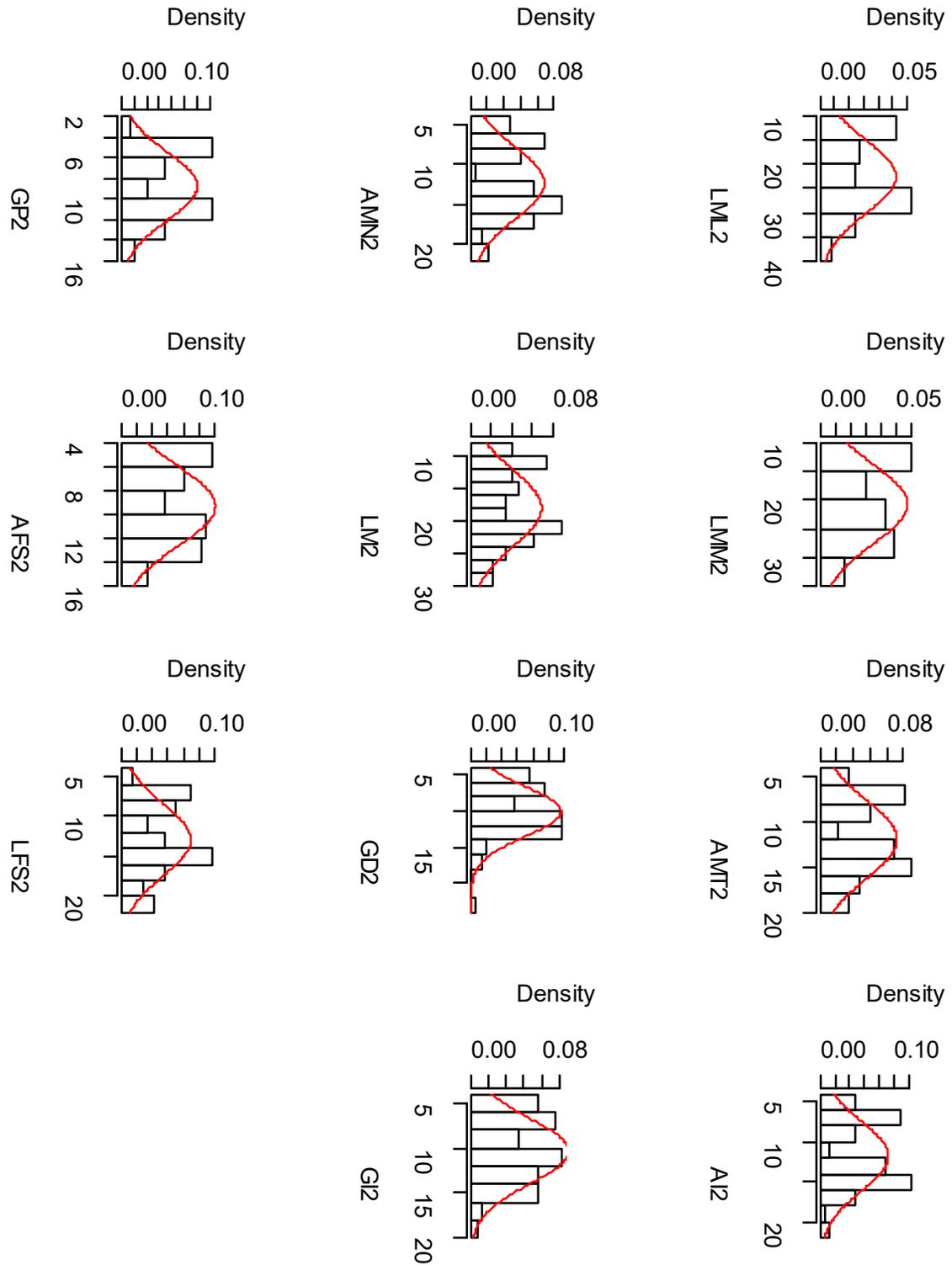


Figura 17. Distribución de medidas de astrágalos de artiodáctilos.

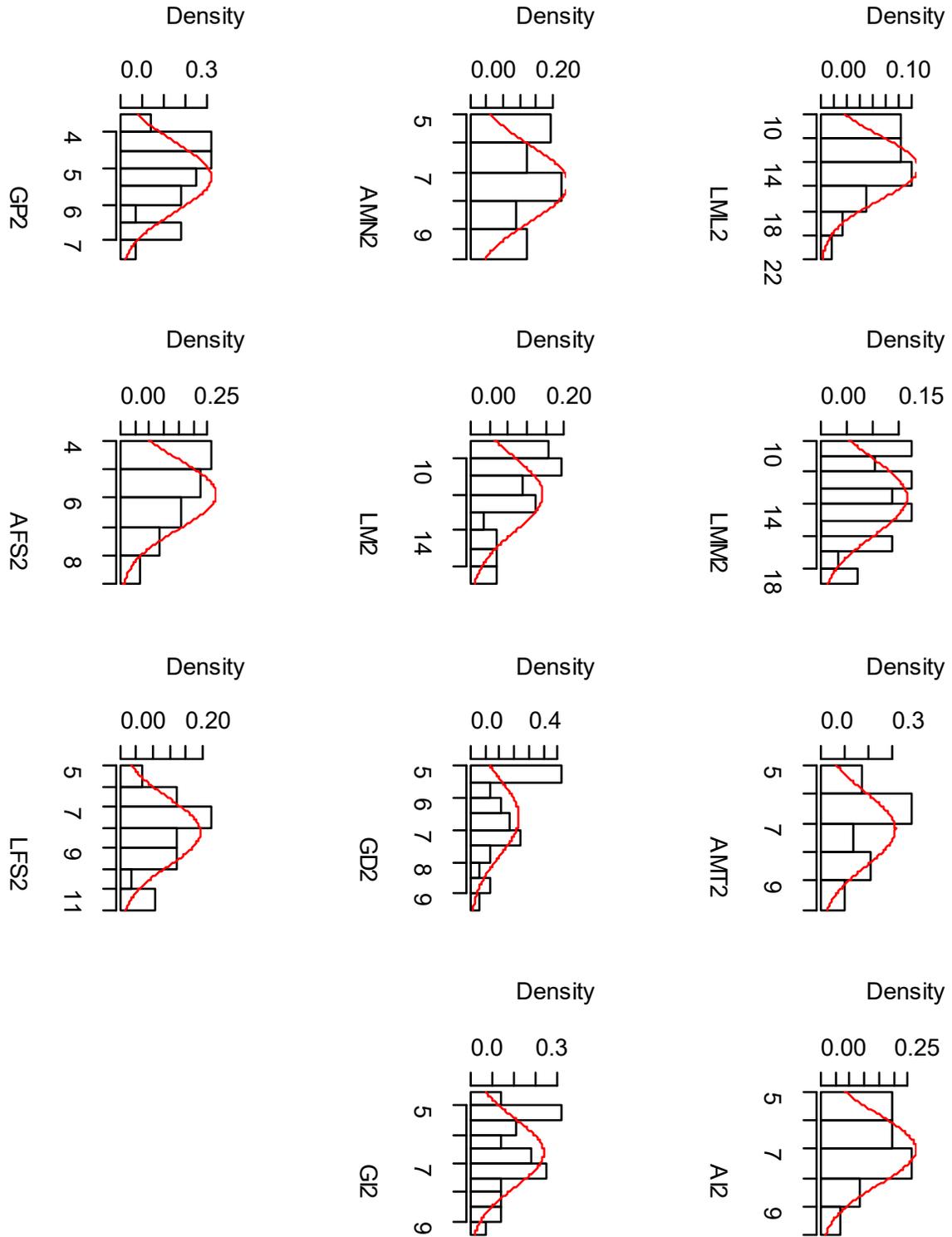


Figura 18. Distribución de medidas de astrágalos de hipertragúlidos y leptomerícidos.

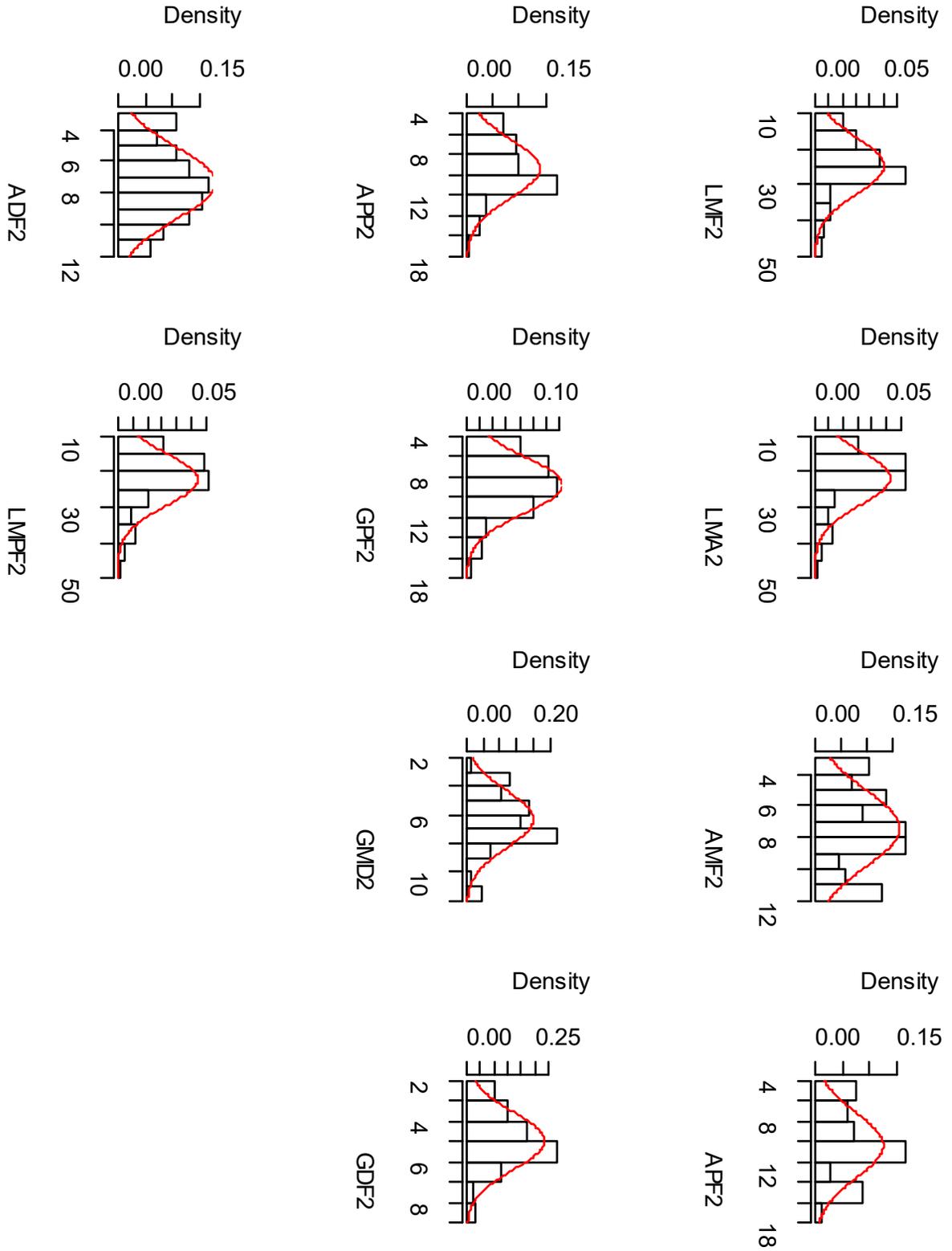


Figura 19. Distribución de los datos de medidas de falanges de artiodáctilos.

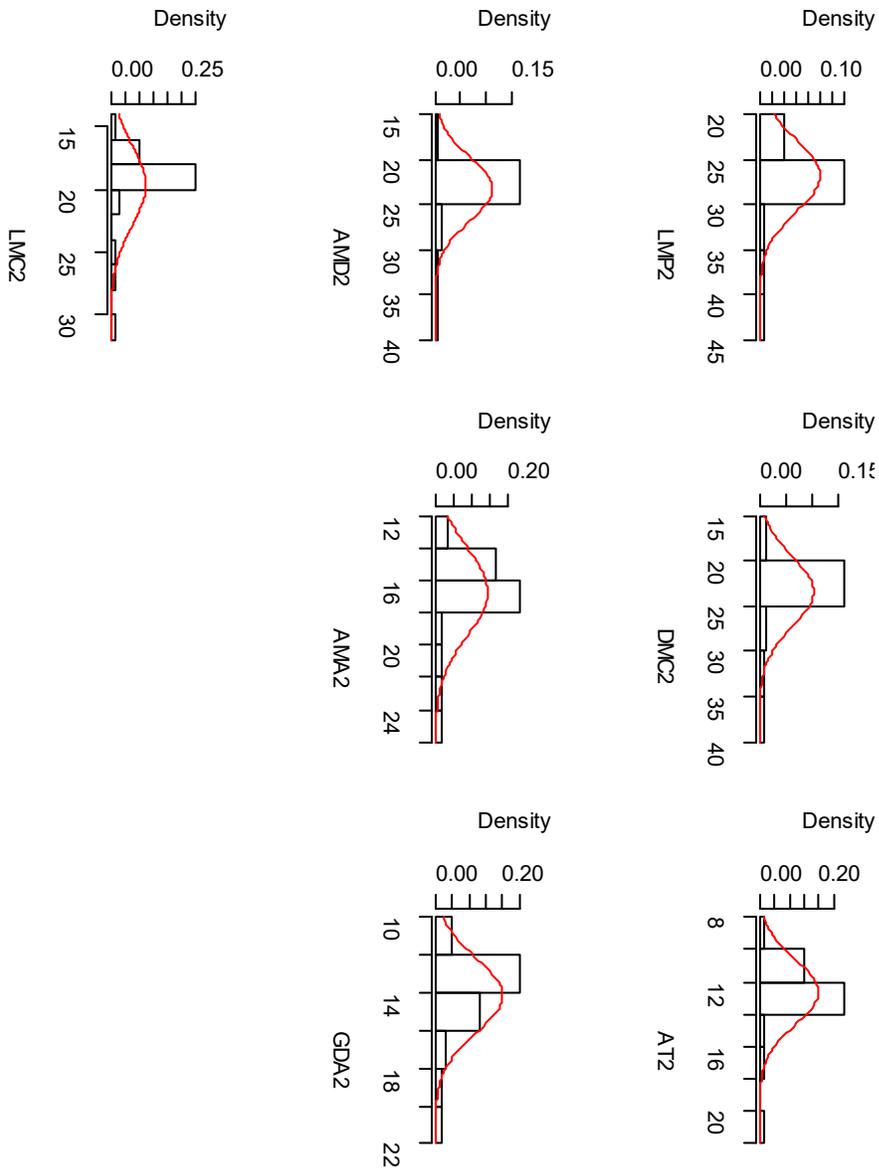
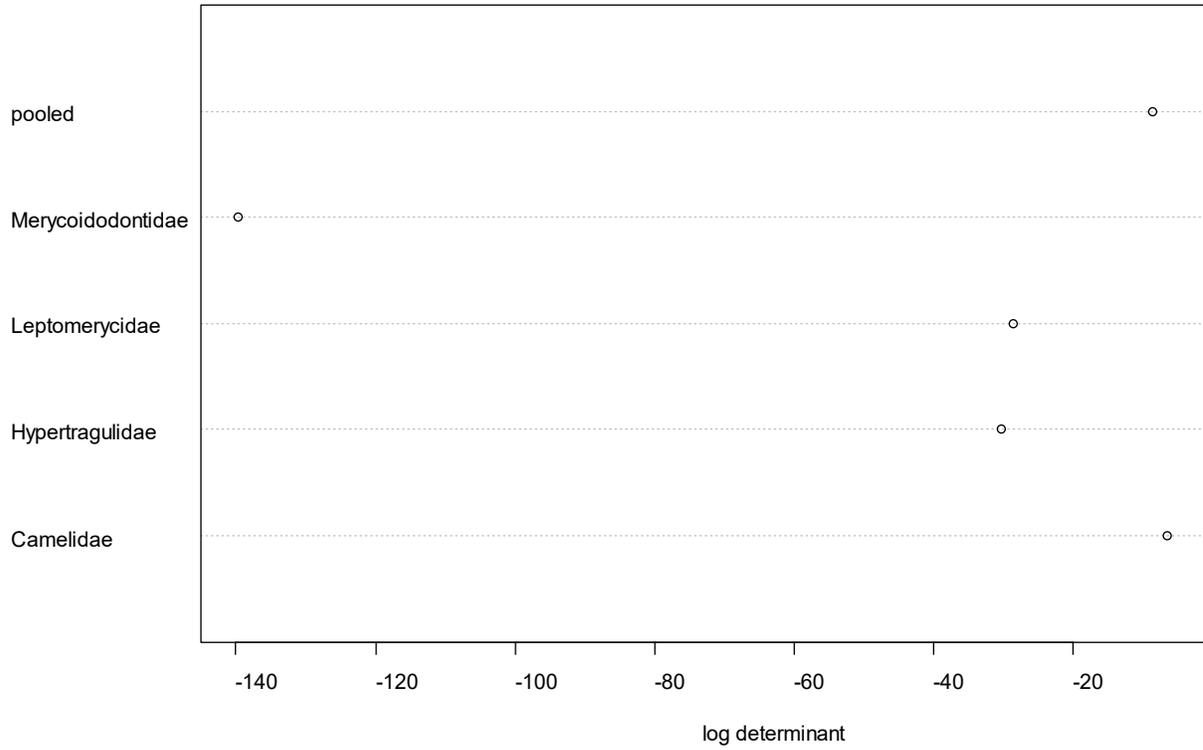


Figura 20. Distribución de las medidas de astrágalos de équidos.

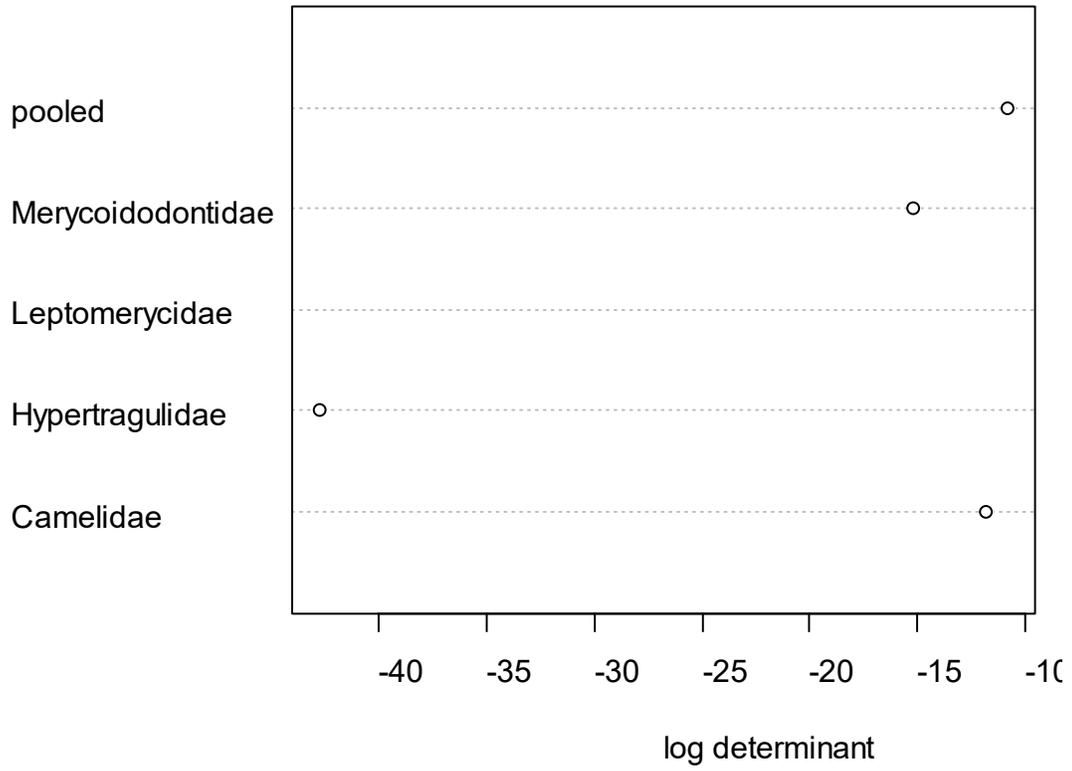
Homocedasticidad

Las pruebas de homocedasticidad se aplicaron a nivel familia, dando como resultado homocedasticidad solamente en el caso de los astrágalos de équidos, mientras que en el resto se obtuvo heterocedasticidad. Kovarovic et al., (2011) mencionan la dificultad de obtener una homocedasticidad en análisis arqueológicos por la diferencia del tamaño de muestras, lo cual suele ser bastante común, e incluso tener una muestra donde el tamaño de uno de los grupos se aproxime al número de variables predictoras (Figuras 21 a 23).



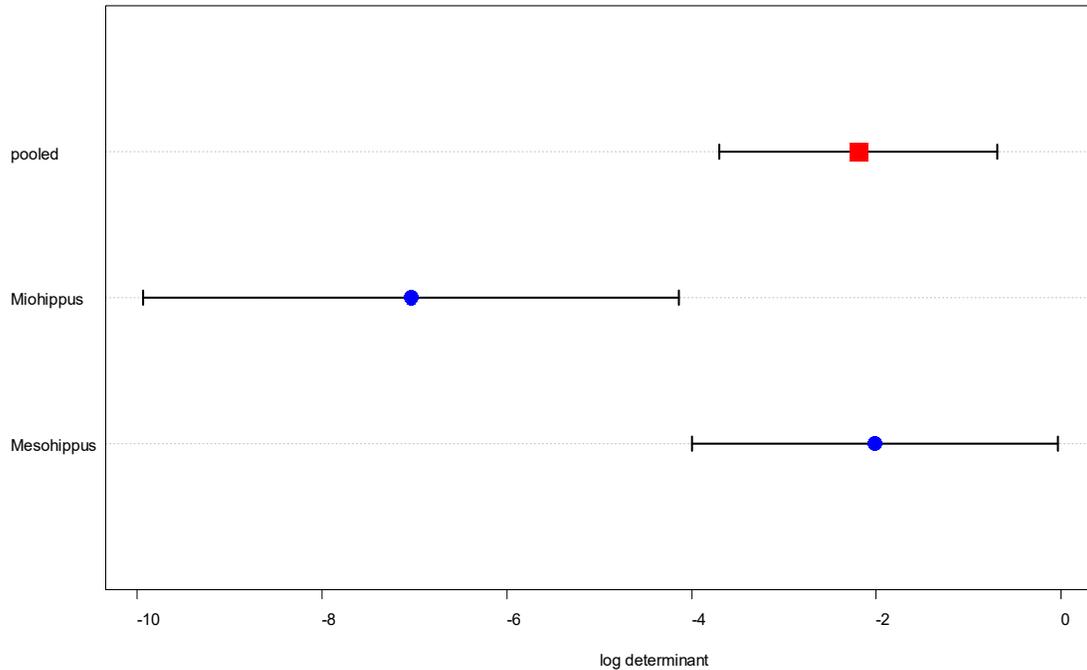
Chi-Sq (approx.) = 859.32, df = 198, p-value < 2.2e-16

Figura 21. Prueba de homocedasticidad de medidas de astrágalos de artiodáctilos.



Chi-Sq (approx.) = Imposible de calcular, df = 165, p-value = NA

Figura 22. Prueba de homocedasticidad de medidas de falanges de artiodáctilos.



Chi-Sq (approx.) = 27.327, df = 28, p-value = 0.5005

Figura 23. Prueba de homocedasticidad de medidas de astrágalos de équidos.

Linealidad

Al observar las correlaciones entre las variables, se observa una clara correlación lineal positiva, donde a medida que aumenta una de las variables, la otra aumenta también. En análisis osteométricos esta es una premisa generalmente fácil de cumplir (Figuras 24 a 26).

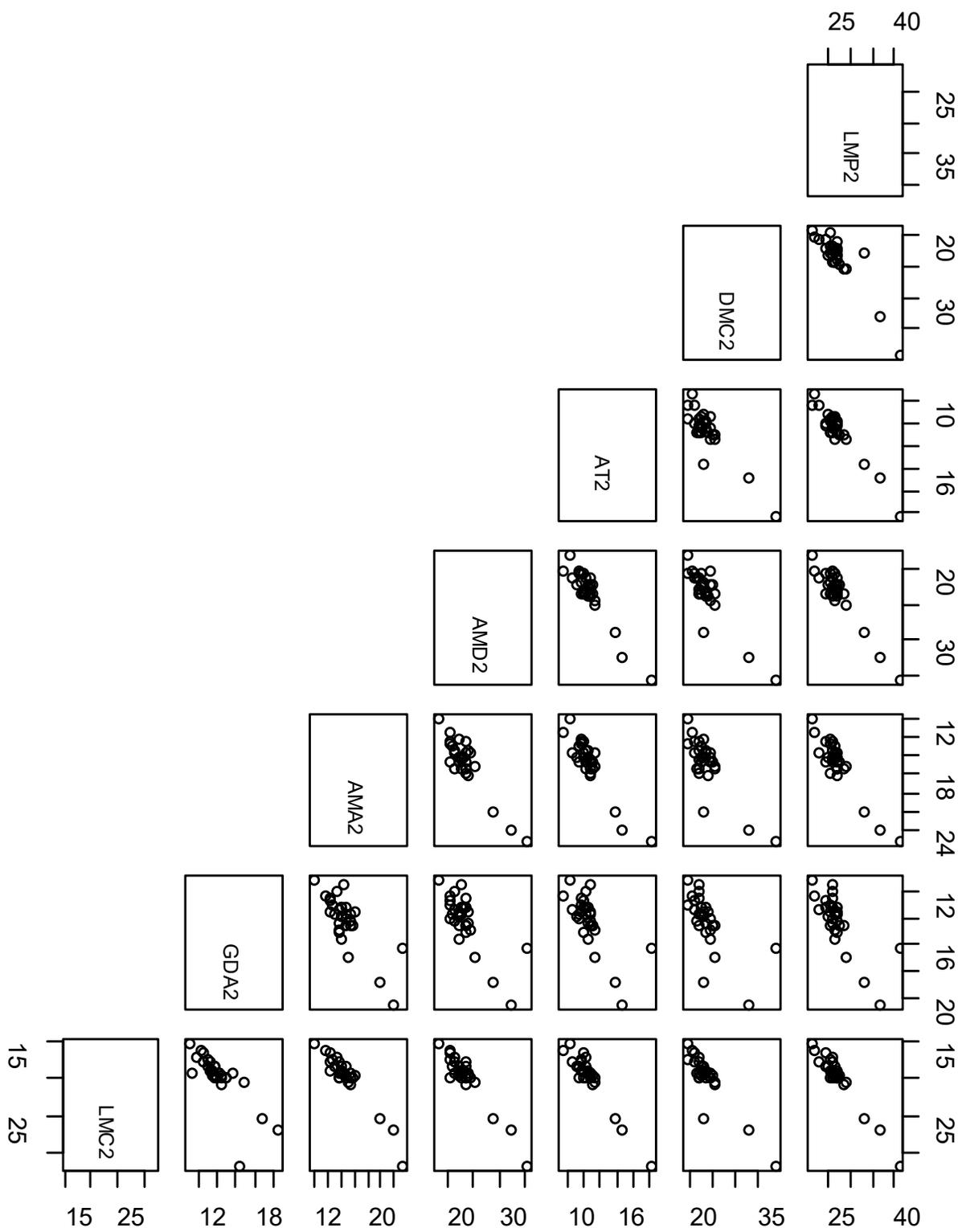


Figura 25. Linealidad de las medidas de astrágalos de équidos.

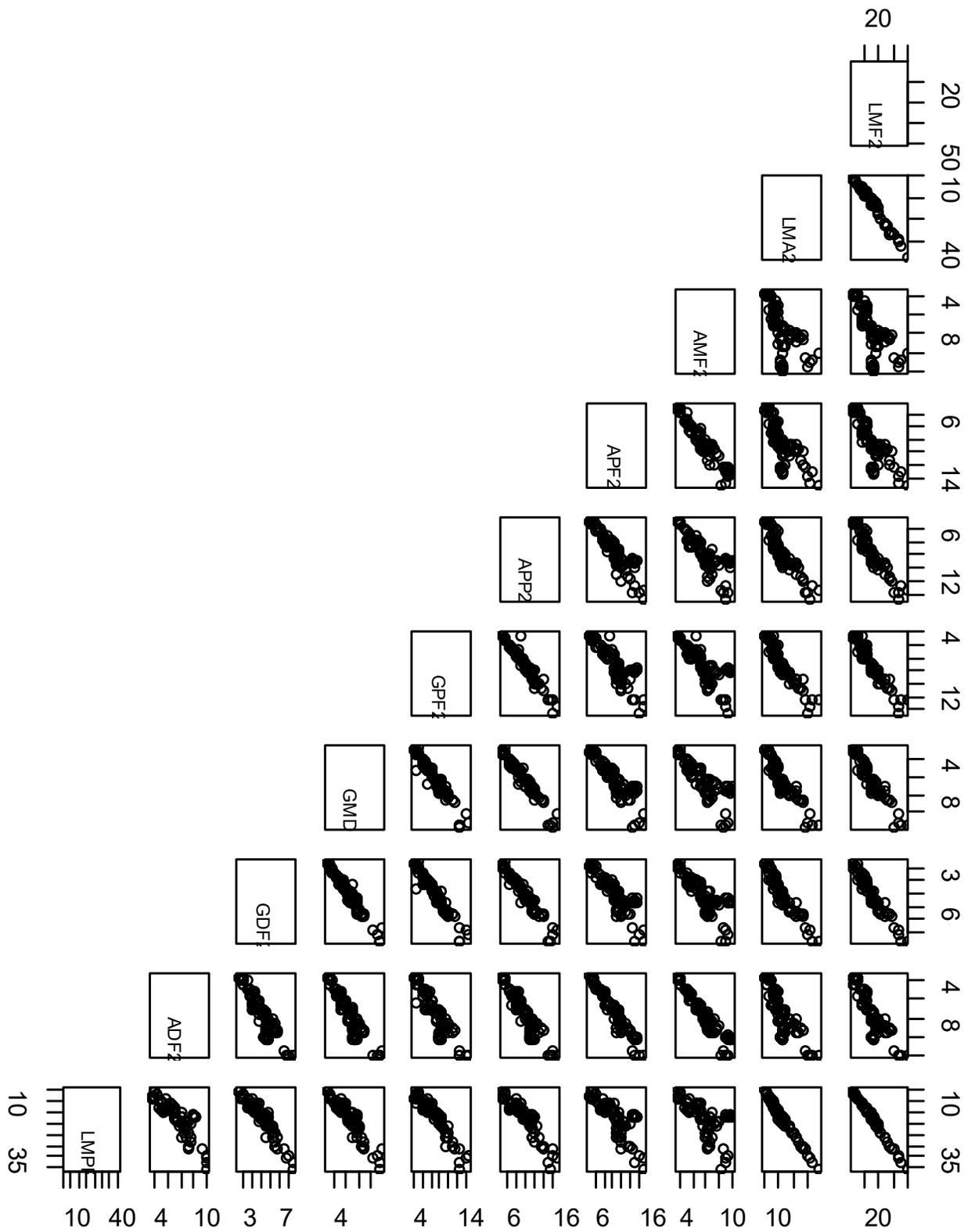


Figura 26. Linealidad de medidas de falanges de artiodáctilos.

Outliers

En el caso de los astrágalos de équidos, se detectaron y descartaron tres ejemplares de tamaño más grandes y bastante alejados del promedio (FM: 145876, F:AM:109853 y F:AM-2762); éstos se encuentran clasificados únicamente a nivel de género como *Miohippus*, pero el ejemplar FM: 145876 se encuentra catalogado como *Miohippus gemmarosae*, del cual se ha descrito muy poco material desde la descripción original de Osborn (1918). Este ejemplar es de un tamaño considerablemente más grande (ver discusión de équidos).

Datos ausentes

Los resultados de la prueba de datos ausentes se muestran a continuación en la Tabla 10

Tabla 10. Prueba de Little para datos ausentes.

<i>Conjunto de datos</i>	<i>Chi-cuadrado</i>	<i>Significancia</i>	<i>Patrón de ausencia de datos</i>
<i>Astrágalos de artiodáctilos</i>	67.017	0.830	MCAR
<i>Astrágalos de équidos</i>	21.623	0.421	MCAR
<i>Falanges de artiodáctilos</i>	5.045	0.654	MCAR

La ausencia de datos mostró un patrón aleatorio (MCAR) en todas las bases de datos, por lo que eliminar las observaciones incompletas no representaría un sesgo en el análisis; sin embargo, debido a que gran parte del material estudiado de la colección de la Universidad del Mar presenta datos ausentes, el eliminar algún elemento significaría descartar el material que se pretende clasificar con este trabajo, por lo cual se procedió a realizar la imputación de los datos ausentes mediante la función `MissEM` en *Matlab*, con el fin de reducir el error de imputación. Se dividieron las bases de datos de artiodáctilos a nivel familia, por lo tanto, se hizo una imputación para camélidos y oreodontes, y otra para tragulines, debido al reducido tamaño de muestra de leptomerícidos e hipertragúlidos.

Análisis de conglomerados (Clúster)

Los análisis de conglomerados se realizaron para los elementos de la colección de la Universidad del Mar, con el fin de crear hipótesis de cuantos posibles grupos se encontraban representados en la colección. Solamente para el caso de los astrágalos de équidos se realizó en conjunto con los datos del AMNH, debido a que en la colección de la Universidad del Mar sólo se contaba con un elemento.

Los resultados se muestran a continuación en la Figura 27.

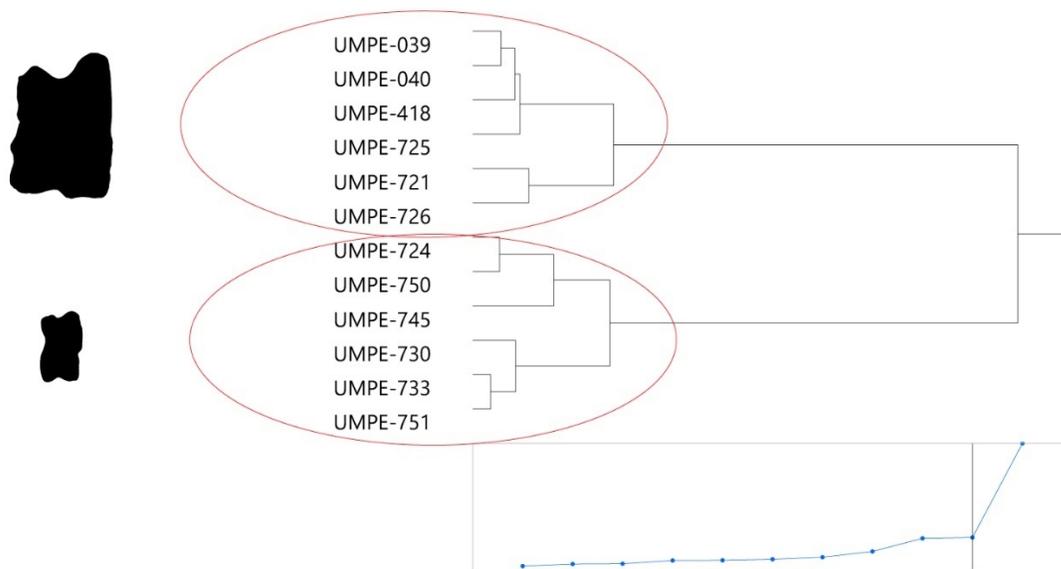


Figura 27. Clúster para astrágalos de artiodáctilos.

Los astrágalos de la zona de estudio se agrupan claramente en al menos dos grupos diferentes; un grupo representado por astrágalos grandes y anchos, con diferencias marcadas en la altura de las crestas lateral y medial de la tróclea proximal. El segundo grupo representa los astrágalos de tallas menores, delgados y con crestas de tamaños más similares.

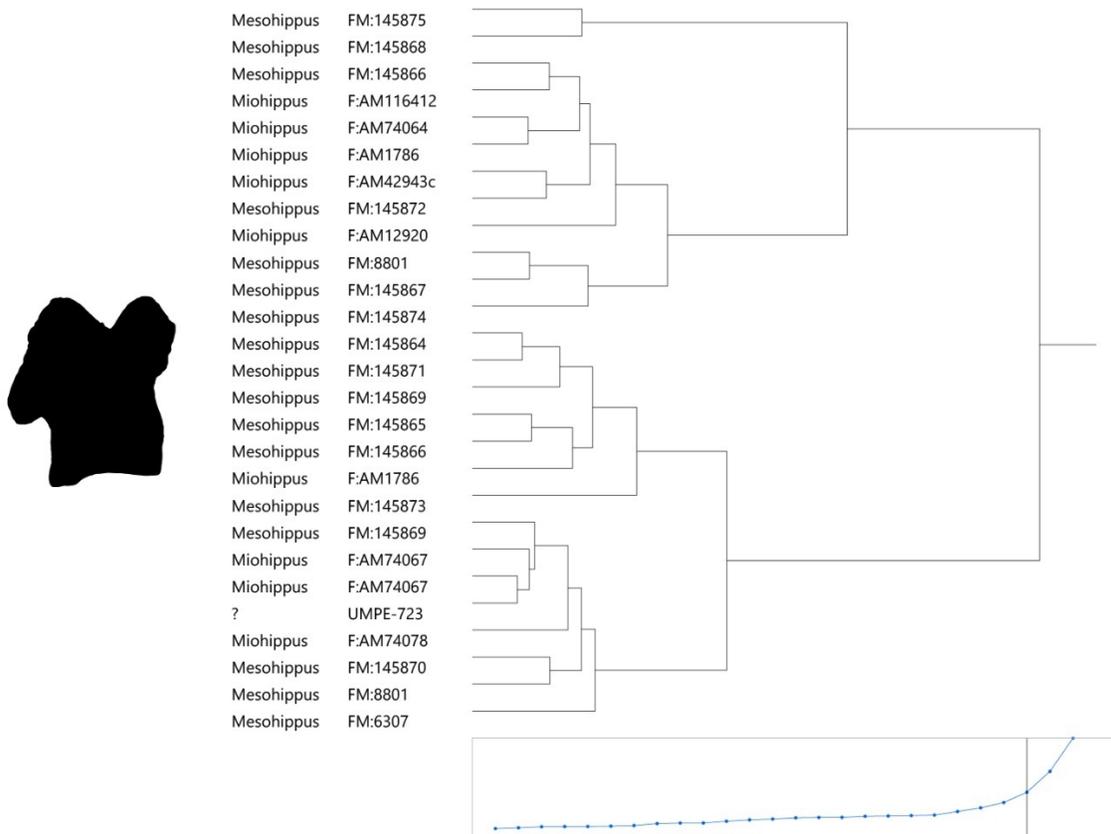


Figura 28. Clúster para astrágalos de équidos.

En el caso de los astrágalos de équidos se observa una división principal en dos grupos (Figura 28), sin embargo, los ejemplares de ambos géneros se encuentran muy mezclados entre sí, sin mostrar agrupamientos claros por género. Esta mezcla de géneros sugiere una clara similitud entre ambos géneros, por lo cual son difíciles de distinguir a simple vista.

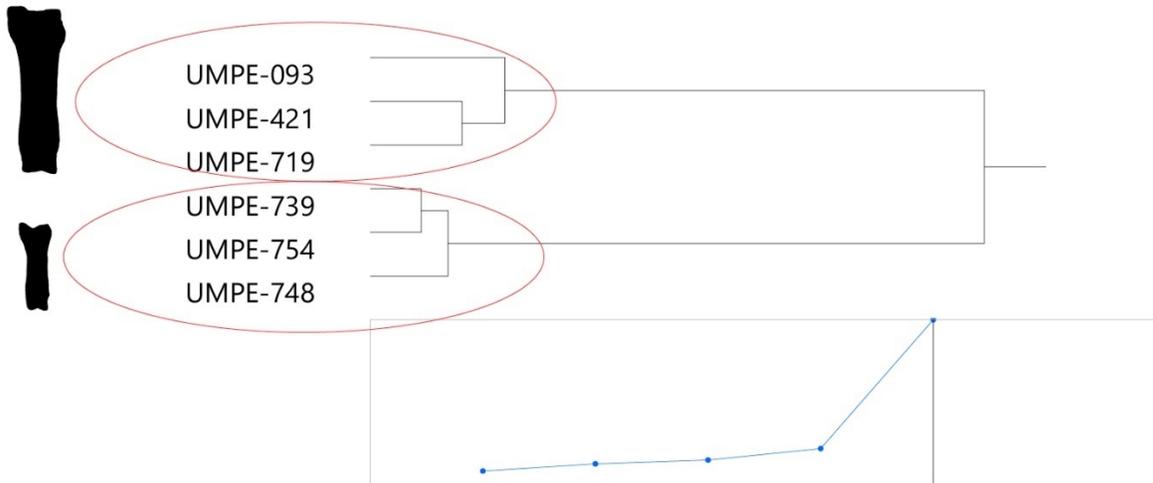


Figura 29. Clúster para falanges de artiodáctilos.

Al igual que los astrágalos de artiodáctilos, las falanges mostraron una clara separación en dos grupos, en el primero se encuentran las falanges largas y anchas, mientras que en el grupo dos se encuentran las falanges de tallas menores y más delgadas (Figura 29).

Análisis de Componentes Principales (ACP)

El análisis de componentes principales no se considera una prueba estadística propiamente, sin embargo, resulta muy útil para analizar el comportamiento e influencia de las variables y la manera en que se distribuyen las observaciones. De acuerdo con Hammer y Harper (2008), el PC1 se asocia al tamaño, mientras que el PC2 se asocia a la forma.

A continuación, se presentan los resultados obtenidos en las pruebas de ACP para cada una de las bases de datos compiladas (Figura 30).

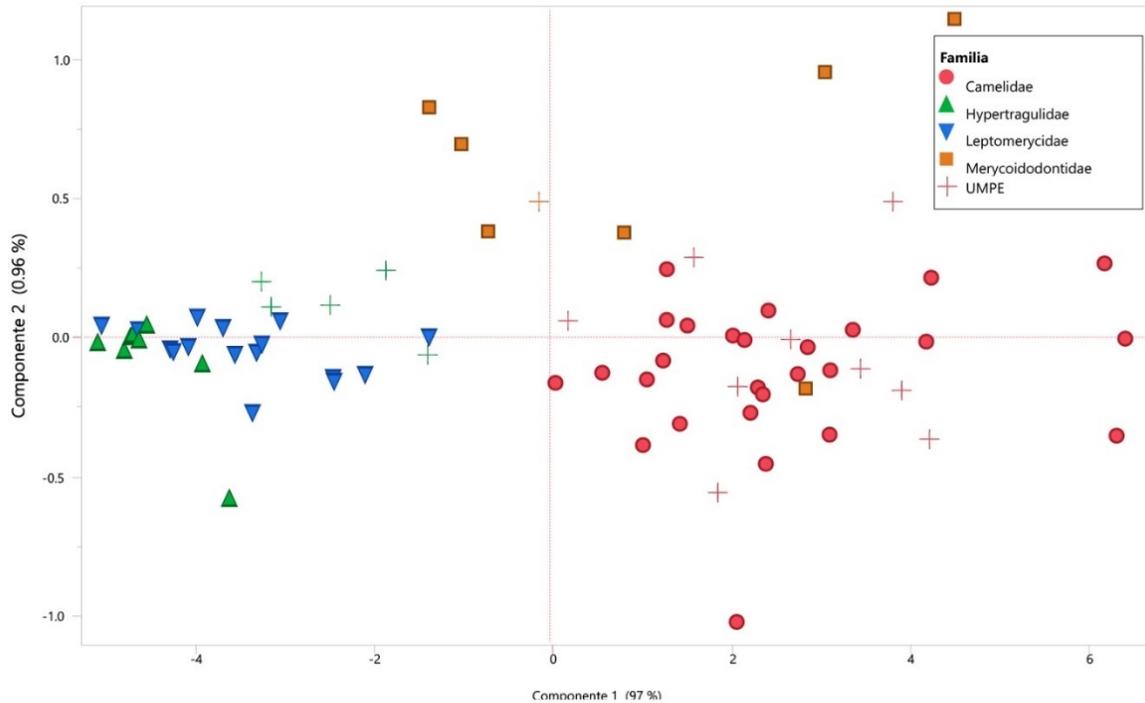


Figura 30. ACP para astrágalos de artiodáctilos.

Los astrágalos de artiodáctilos muestran una diferenciación clara en el PC1, el cual explica el 97% de la varianza, mientras que el PC2 explica solamente el 0.96% de la varianza. Esto indica que la manera en la que se diferencian principalmente los elementos de estas cuatro familias es a través del tamaño, donde claramente los astrágalos de los camélidos estudiados son de mayor tamaño que los de los de tragulines y oreodontes. Además, se puede observar cómo los astrágalos de leptomerícidos e hipertragúlidos se agrupan muy cercanamente debido a sus tamaños similares; por otro lado, la forma no es un factor que influya demasiado en la separación de estas dos últimas familias.

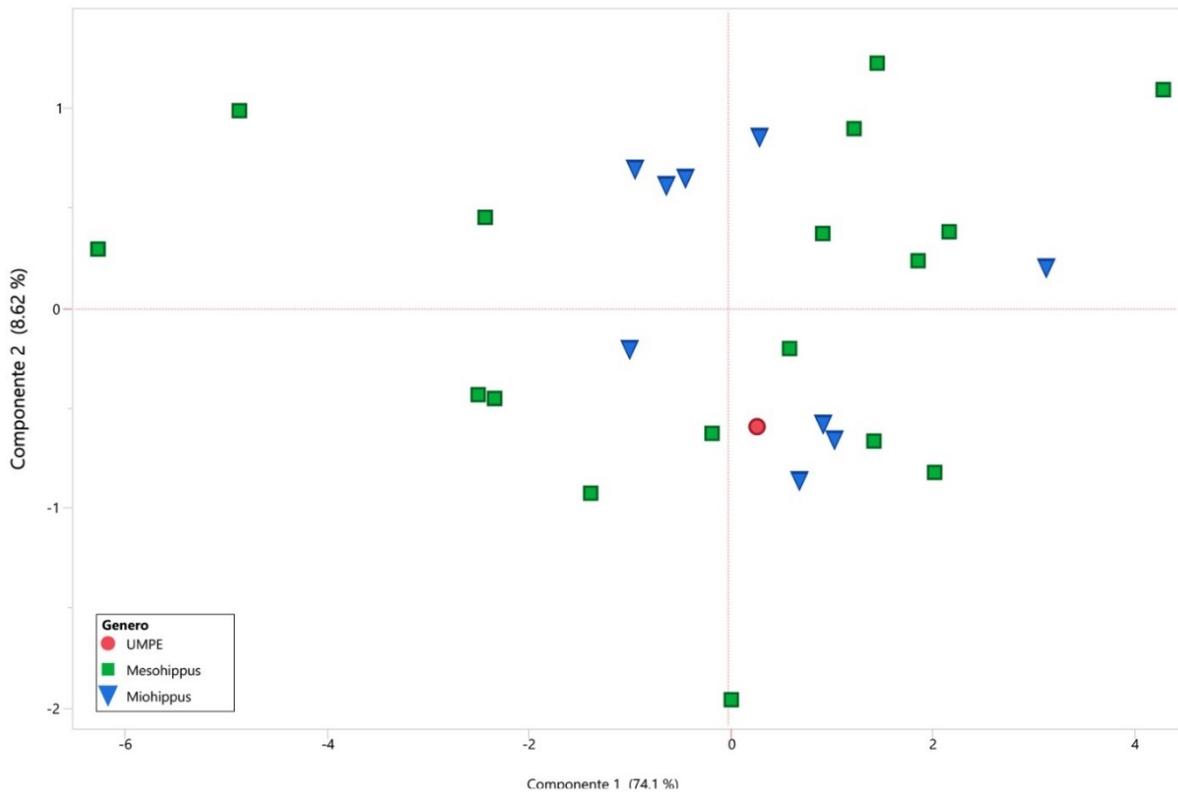


Figura 31. ACP para astrágalos de équidos.

Los astrágalos de équidos mostraron una distribución caótica, donde ambos géneros se encuentran muy mezclados (Figura 31). El elemento de la colección de la Universidad del Mar se posicionó en un área muy cercana a ejemplares tanto de *Mesohippus* como de *Miohippus*. El PC1 explicó el 74.1% de la varianza, mientras que el PC2 el 8.62%, pero debido a la distribución que mostraron los elementos, no se puede concluir que ningún factor como la forma o el tamaño influyan en la manera de diferenciar los astrágalos de estos dos géneros, por lo que se asume que éstos presentan formas y tamaños muy similares, al menos para las variables consideradas en el presente trabajo.

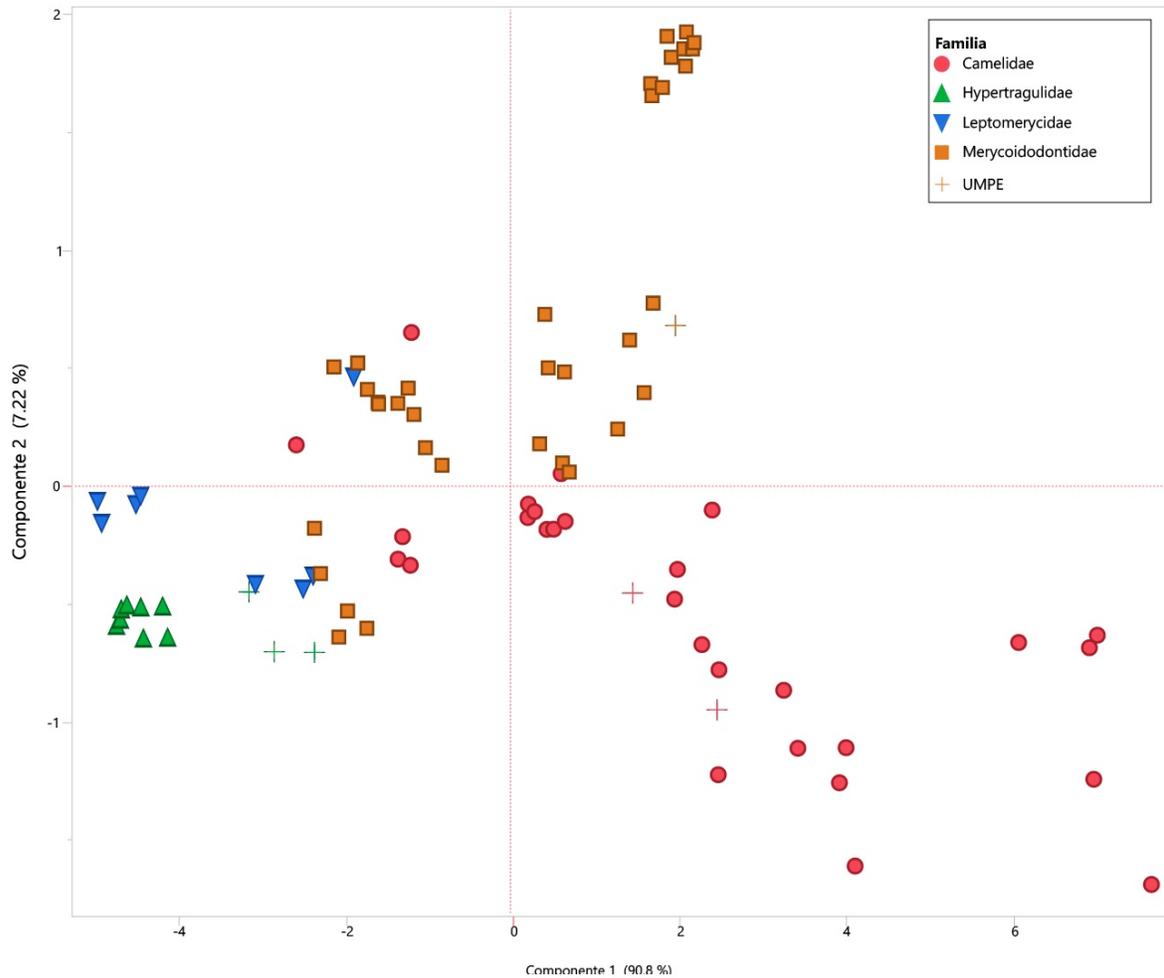


Figura 32. ACP para falanges de artiodáctilos.

Las falanges de artiodáctilos, al igual que los astrágalos, muestran una clara separación entre los miembros de las diferentes familias (Figura 32). El PC1 explica el 90.8% mientras que el PC2 explica el 7.22% de la varianza. Por lo que el tamaño es una de las principales características que permiten distinguir entre las diferentes familias, los camélidos cuentan con falanges mucho más largas, los oreodontes de tamaño medio y los tragulines, falanges de tamaño pequeño, mientras que la forma es un factor importante para distinguir las falanges de oreodontes de las falanges de otros artiodáctilos, las cuales son más anchas en el eje medio-lateral, a diferencia de las de camélidos y tragulines, que son más cilíndricas.

Análisis de Funciones Discriminantes (AFD)

Al obtener como resultado de las pruebas de normalidad una no-normalidad, se utilizó el paquete `caret` para encontrar los valores óptimos de gamma y lambda. Al realizar la prueba se encontró que los valores bajos de gamma cercanos al 0, son los que mejores resultados en la clasificación proporcionan (Figuras 33 a 35), esto se asume se debe a la correlación lineal de las variables. Por otro lado, no se observó una influencia importante en el éxito de clasificación al variar los valores de lambda, los cuales mostraron una variación aproximada de $\pm 5\%$ en el éxito de clasificación; lo que puede reforzar lo comentado por Kovarovic (2011), sobre la robustez de los análisis a la violación de la homocedasticidad. Debido a estos resultados, se optó por realizar un AFD lineal.

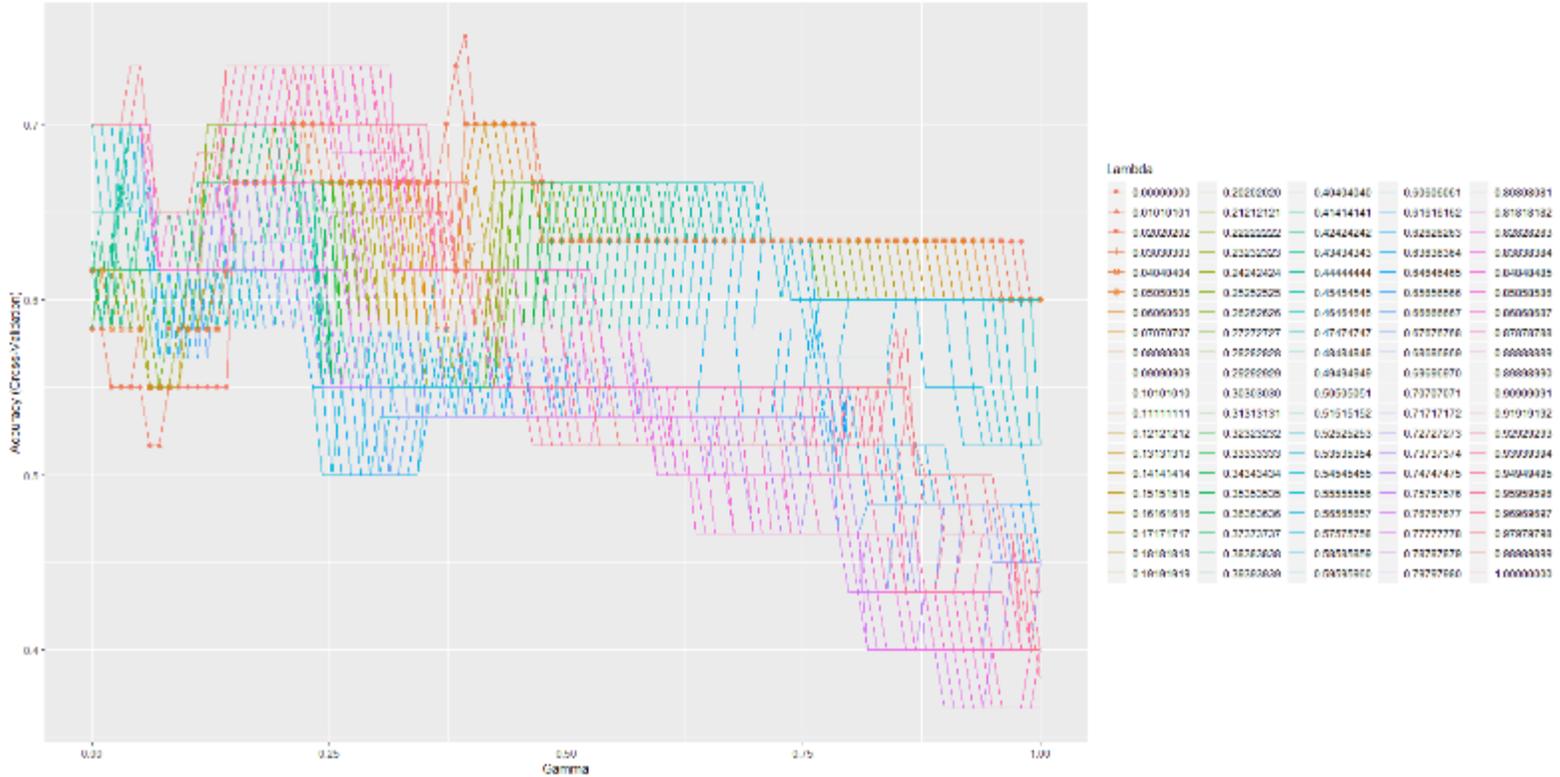


Figura 35. Éxito en la clasificación de RDA para astrágalos de équidos.

Resultados del LDA

Los astrágalos de artiodáctilos mostraron un éxito de clasificación del 86% (Tabla 11); los astrágalos de camélidos se distinguen perfectamente de los de tragulines y oreodontes, de igual modo, los astrágalos de oreodontes se distinguen claramente del resto. El principal problema en la clasificación se da con los tragulines, éstos son tan similares que, de 16 ejemplares de leptomerícidos, seis fueron clasificados de manera errónea como hipertragúlidos, mientras que, de ocho hipertragúlidos, dos fueron clasificados erróneamente como leptomerícidos. Esto se puede apreciar en la Figura 36, donde claramente los oreodontes forman un grupo aparte al igual que los camélidos, sin embargo, los tragulines a pesar de ser consideradas como dos familias diferentes, presentan una gran similitud en sus dimensiones.

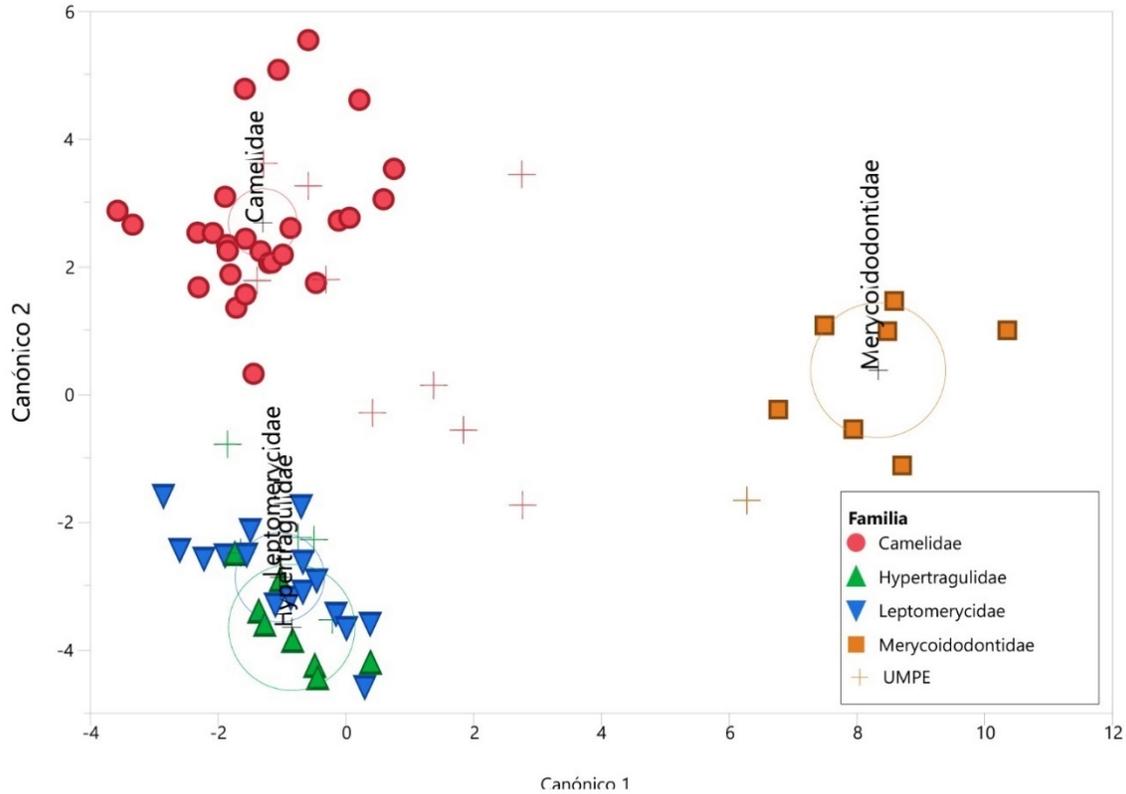


Figura 36. Primeras dos funciones discriminantes para astrágals de artiodáctilos a nivel familia.

Los astrágals estudiados fueron clasificados en una de las cuatro familias, seis en Camelidae, cinco de estos con un 100% y uno con un 68% de probabilidad; seis en Leptomerycidae, dos con un 90% de probabilidad, el resto con 84%, 82%, 78% y 49% de probabilidad; dos en Hypertragulidae con un 91 y 62% de probabilidad y uno en Merycoidodontidae con un 100% de probabilidad (Anexo, Tabla 15).

Las pruebas de significancia (Lambda de Wilks, Traza de Pillai, Hotelling-Lawley y Raíz máxima de Roy) para medir el poder discriminante del conjunto de variables, arrojó una alta significancia, por lo que se puede decir que las variables utilizadas tienen un alto poder discriminante.

El cálculo de TAU al considerar las diferencias en el tamaño de los grupos arrojó una precisión en la clasificación del 82%.

Tabla 11. Detalles estadísticos para astrágalos de artiodáctilos.

Conteo	Número de clasificados erróneamente	Porcentaje de clasificados erróneamente	R cuadrado de la entropía	-2 Log-verosimilitud
58	8	13.7931	0.84089	22.8793

Real	Conteo predicho			
Familia	Camelidae	Hypertragulidae	Leptomerycidae	Merycoidodontidae
Camelidae	27	0	0	0
Hypertragulidae	0	6	2	0
Leptomerycidae	0	6	10	0
Merycoidodontidae	0	0	0	7

Prueba	Valor	Aproximación de F	Grados de libertad del numerador	Grados de libertad del denominador	Prob > F
Lambda de Wilks	0.0087465	15.7809	33	130.34	<.0001*
Traza de Pillai	1.9087478	7.3146	33	138	<.0001*
Hotelling-Lawley	18.439772	23.9761	33	94.526	<.0001*
Raíz máxima de Roy	10.266815	42.9340	11	46	<.0001*

Los astrágalos de équidos mostraron un éxito en la clasificación cercano al 77% a nivel género para diferenciar entre los astrágalos de *Miohippus* y *Mesohippus* (Tabla 12) lo que parece señalar que, si hay diferencias significativas que permitan distinguir entre estos dos géneros, sin embargo, como se mostró en el ACP, estas diferencias no son distinguibles a simple vista para ser atribuidas a tamaño o forma (ver distribución en PC1 o PC2), por lo que la manera de distinguir puede ser mediante un AFD.

La Figura 35 muestra la distribución de los ejemplares de équidos estudiados, estos se distribuyen sobre un sólo eje debido a que las funciones discriminantes que crea el modelo son igual al número de grupos menos uno (2 grupos [*Mesohippus* y *Miohippus*] - 1 = una función discriminante). De los 17 ejemplares de *Mesohippus*, 13 fueron clasificados correctamente, mientras que cuatro fueron clasificados incorrectamente. Para el género *Miohippus*, de los nueve ejemplares, siete fueron clasificados correctamente y dos de manera incorrecta.

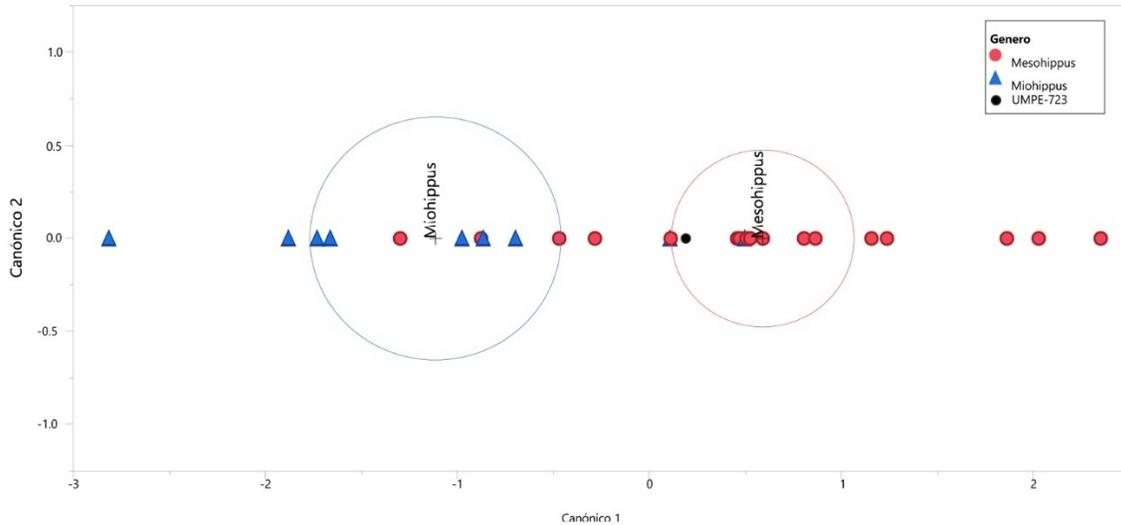


Figura 37. Primeras dos funciones discriminantes para astrágalos de équidos a nivel género.

El ejemplar UMPE-723 fue clasificado como *Mesohippus* con un 68% de probabilidad y un 32% de probabilidad de pertenecer a *Miohippus* (Anexo, Tabla 17).

Desafortunadamente las pruebas de significancia arrojaron valores de 0.1426, por lo que las variables utilizadas tienen un poder de discriminación regular, lo que plantea la necesidad de buscar nuevas variables alternativas que permitan una mejor discriminación entre estos dos géneros. Así mismo, el valor de TAU para evaluar la precisión de la clasificación por diferencias en el tamaño de grupo dio una precisión de sólo el 54%.

Tabla 12. Detalles estadísticos para astrágalos de équidos.

Conteo	Número de clasificados erróneamente	Porcentaje de clasificados erróneamente	R cuadrado de la entropía	-2 Log-verosimilitud
26	6	23.0769	0.35740	21.5539

Real Genero	Conteo predicho	
	Mesohippus	Miohippus
Mesohippus	13	4
Miohippus	2	7

Prueba	Valor	F exacto	Grados de libertad del numerador	Grados de libertad del denominador	Prob > F
Lambda de Wilks	0.5842139	1.8301	7	18	0.1426
Traza de Pillai	0.4157861	1.8301	7	18	0.1426
Hotelling-Lawley	0.7117019	1.8301	7	18	0.1426
Raíz máxima de Roy	0.7117019	1.8301	7	18	0.1426

Las falanges mostraron un mayor éxito en la clasificación que el resto de los elementos, con cerca de un 95% del éxito en la clasificación (Tabla 13); tres de las familias obtuvieron un éxito en la clasificación del 100% y la única familia que presentó errores en la clasificación fueron los oreodontes donde de 35 ejemplares, cuatro fueron clasificados erróneamente como leptomerécidos.

De las seis falanges estudiadas, dos fueron clasificadas como leptomerécidos ambas con un 83% de probabilidad; dos como hipertragúlidos, una con un 92% de probabilidad y otra con un 61%; una como camélido con más de un 99% de probabilidad y una como oreodonte con un 100% de probabilidad (Anexo, Tabla 16).

Las pruebas de significancia del modelo arrojaron una alta significancia, por lo que se puede considerar que las variables utilizadas tienen un gran valor discriminante. El valor de TAU dio un valor de precisión del 93% al evaluar los resultados del AFD con respecto a las diferencias en el tamaño de muestra de los grupos.

La Figura 38 muestra claramente la discriminación de las cuatro familias.

Tabla 13. Detalles estadísticos para falanges de artiodáctilos.

Conteo	Número de clasificados erróneamente	Porcentaje de clasificados erróneamente	R cuadrado de la entropía	-2 Log-verosimilitud
79	4	5.06329	0.90601	17.7027

Real	Conteo predicho			
Familia	Camelidae	Hypertragulidae	Leptomerycidae	Merycoidodontidae
Camelidae	28	0	0	0
Hypertragulidae	0	8	0	0
Leptomerycidae	0	0	8	0
Merycoidodontidae	0	0	4	31

Prueba	Valor	Aproximación de F	Grados de libertad del numerador	Grados de libertad del denominador	Prob > F
Lambda de Wilks	0.0355584	14.1298	30	200.27	<.0001*
Traza de Pillai	1.7088405	9.2645	30	210	<.0001*
Hotelling-Lawley	8.4644899	18.8778	30	147.53	<.0001*
Raíz máxima de Roy	5.6231868	39.3623	10	70	<.0001*

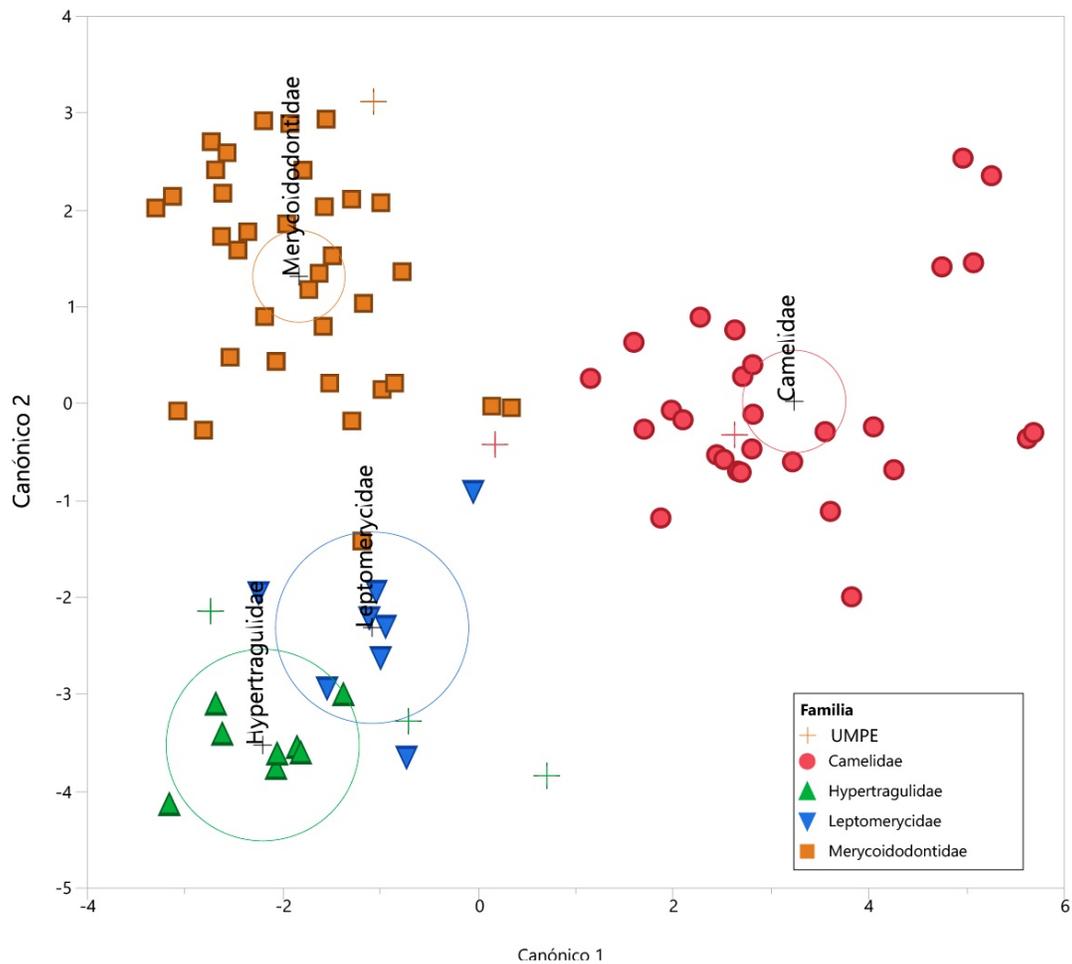


Figura 38. Primeras dos funciones discriminantes para falanges de artiodáctilos a nivel familia.

Con la intención de realizar una identificación más precisa, se realizaron análisis posteriores para verificar si al asignar a priori una identificación hecha mediante rasgos cualitativos, mejoraba la precisión de la clasificación (Ver índice sistemático para identificaciones cualitativas). Dichos análisis se efectuaron en falanges y astrágalos de tragulines y astrágalos de équidos. Todos los tragulines de la localidad fueron asignados a Hypertragulidae y el astrágalo de équido fue asignado a *Miohippus* (Ver índice sistemático para identificaciones cualitativas).

El modelo de funciones discriminantes realizado para tragulines mejoró con respecto a la clasificación realizada en el análisis con otros artiodáctilos y sin asignación de categorías a priori, mientras que en el análisis previo los hipertragúlidos tuvieron dos clasificaciones erróneas de ocho ejemplares (25% mal clasificados) y los leptomerícidos 6 errores de 16 ejemplares (37.5% mal clasificados).

clasificados), en el segundo análisis los hipertragúlidos tuvieron un ejemplar mal clasificado de 13 (7.6%) y los leptomerícidos tres mal clasificados de 16 (18%). Lo que en general nos da una precisión del modelo de 86.21% con validación cruzada (Figura 39).

Al obtener el valor de TAU, la precisión por la diferencia en el tamaño de los grupos descendió a un 72%.

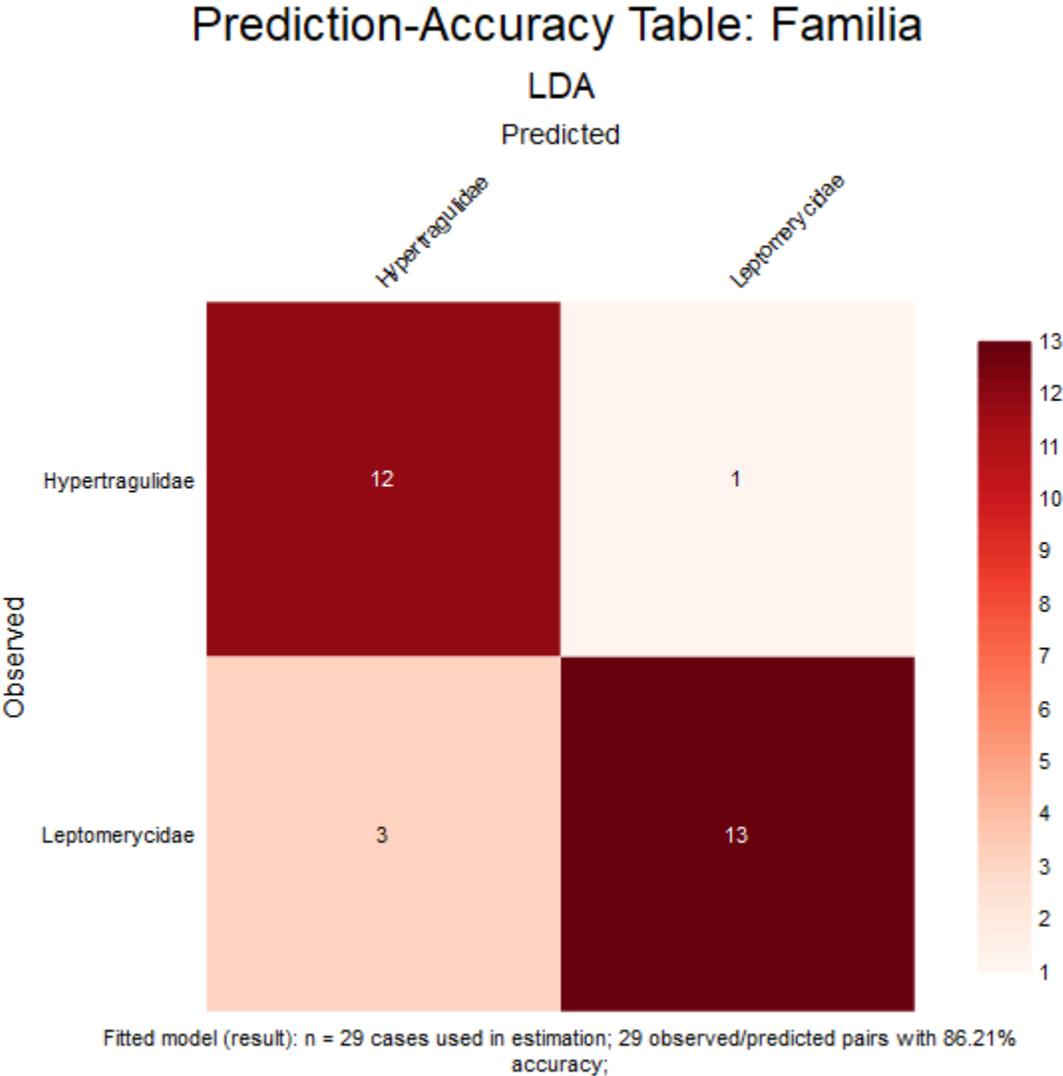


Figura 39. Resultados de funciones discriminantes para astrágalos de tragulines.

El AFD para astrágalos de équidos había obtenido previamente una precisión del 77%, sin embargo, después de asignar *a priori* la clasificación para el elemento y

realizar la validación cruzada, la precisión bajó a un 74% y al obtener el valor de TAU se obtuvo un 48% en la precisión de la clasificación, lo cual nos proporciona una muy baja certeza sobre las diferencias en astrágalos de estos équidos, pues una asignación al azar entre estos dos grupos tendía un 50% de probabilidad de acertar (Figura 40).

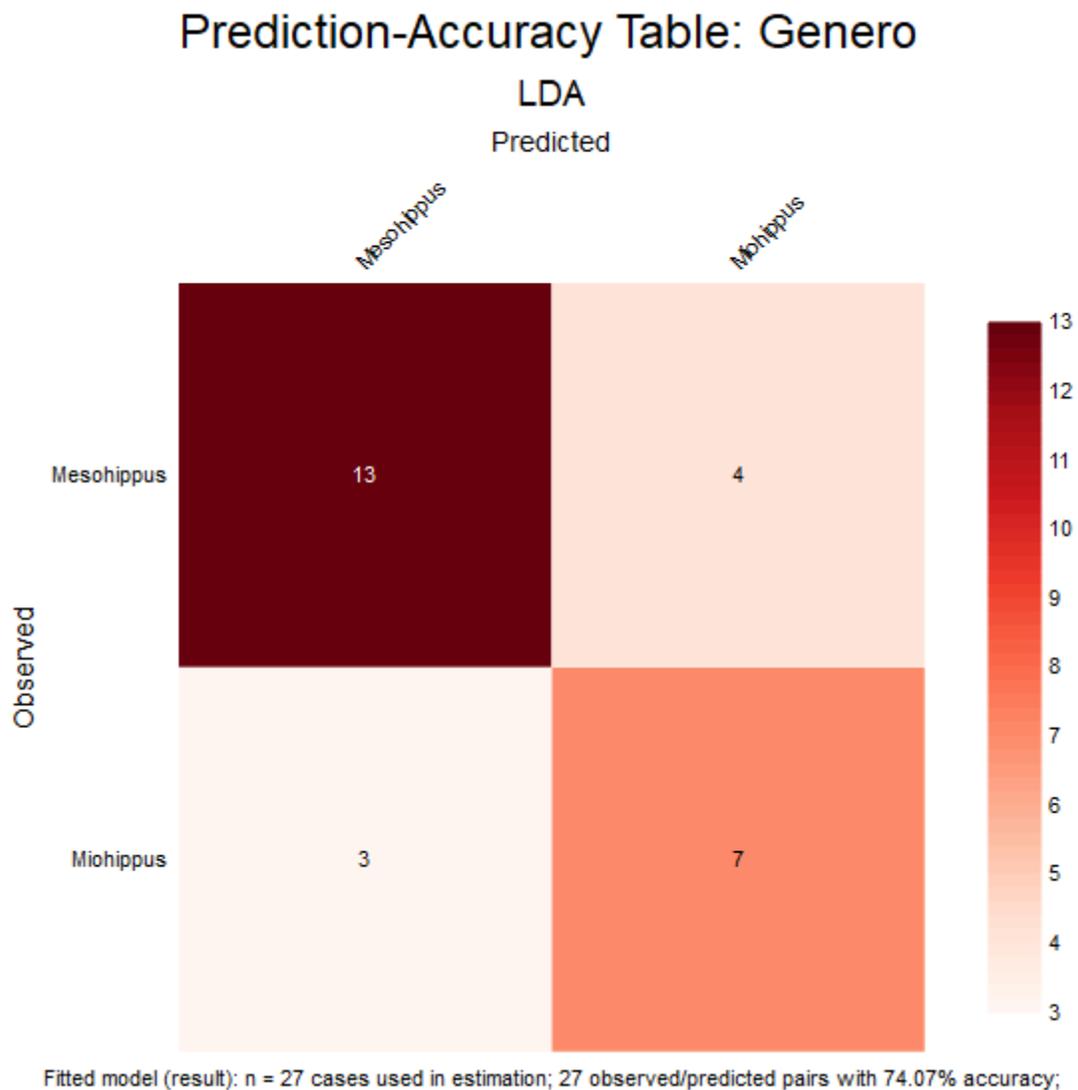


Figura 40. Resultados de funciones discriminantes para astrágalos de équidos.

A continuación, se muestra la paleontología sistemática de las especies estudiadas, la cual se basa tanto en las características cualitativas como en los resultados obtenidos mediante los análisis estadísticos. Como parte de las discusiones de cada una de las asignaciones taxonómicas se incluye el motivo por el cual el resultado estadístico fue considerado válido o rechazado.

Orden Artiodactyla, Owen 1848

Suborden Ruminantia Scopoli, 1777

Infraorden Tragulina Flower, 1883

Superfamilia Hypertraguloidea Scott, 1940

Familia Hypertragulidae Cope, 1879

***Nanotragulus* Lull, 1922**

***Nanotragulus* sp.**

Material referido. — UMPE-775, fragmento distal de tibia derecha; UMPE-750, astrágalo izquierdo; UMPE-730, astrágalo izquierdo; UMPE-733, astrágalo izquierdo; UMPE-751, astrágalo izquierdo; UMPE-724, astrágalo derecho. UMPE-776, fragmento de calcáneo izquierdo; UMPE-736, calcáneo derecho; UMPE-761, fragmento proximal de calcáneo derecho, UMPE-774, fragmento calcáneo derecho; UMPE-740, fragmento distal de calcáneo derecho; UMPE-62, fragmento proximal de calcáneo derecho; UMPE-780, navículo-cuboide derecho; UMPE-786, falange distal; UMPE-753, falange medial; UMPE-754, falange proximal; UMPE-739, falange proximal; UMPE-748, falange proximal; UMPE-914 calcáneo izquierdo.

Descripción. — *Tibia*: Los hipertragúlidos presentan una parte distal característica con tres proyecciones, separadas por surcos iguales (Figura 41). La proyección menos prominente es el maléolo interno; el maléolo externo es relativamente más grande y aparentemente se ha fusionado la fíbula con la tibia por anquilosis. En medio de los dos maléolos, se proyecta una lengua muy prominente, que es la extensión dorsal de la cresta intercondílea (Scott y Jepsen, 1940).

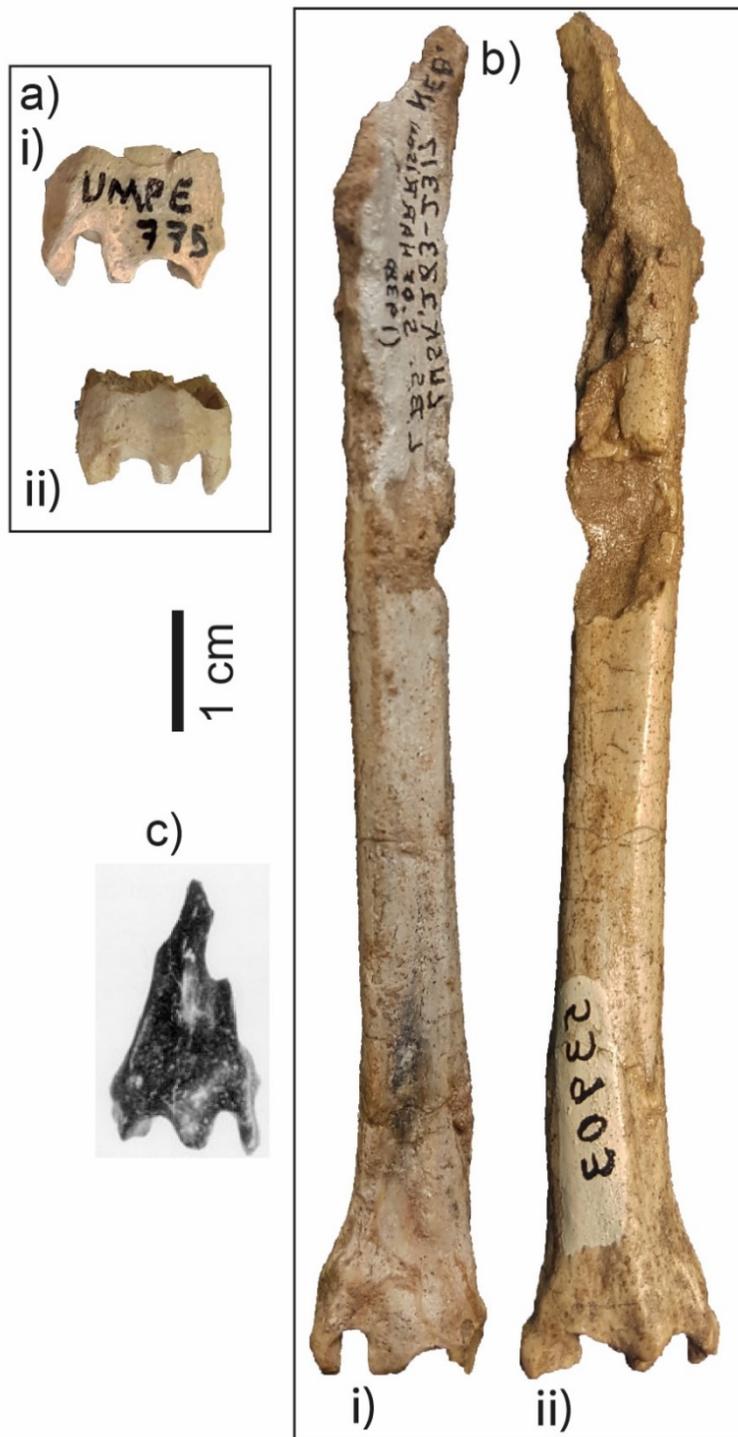


Figura 41. Tibias de *Nanotragulus* sp.

a) Fragmento distal de tibia derecha UMPE-775. b) Vista especular de tibia izquierda FM-53903, c) Fragmento distal de tibia tomado de Albright (1999) V-2496. i) vista anterior, ii) vista posterior.

Calcáneos: Los calcáneos de hipertragúlidos tienen una profunda fosa lateral que se desvanece antes de llegar al final del tubérculo calcaneal, por lo cual Vislobokova (2001) lo relaciona como una característica primitiva. La fosa forma una quilla que se extiende desde la faceta fibular hasta la faceta cuboide. El *sustentaculum talis* se curva hacia arriba en su parte final debido a la quilla de la faceta sustentacular de la parte medial del astrágalo (Figura 42).

Astrágalos: Los astrágalos son delgados y medio-lateralmente comprimidos. La tróclea tibial es ligeramente oblicua. En la faceta sustentacular se extiende una quilla desde la faceta cuboide hasta la fosa proximal triangular. Un tubérculo sobresale de la parte posterior de la tróclea tibial, en su parte medial, las crestas lateral y medial no presentan tanta diferencia en su altura como en otros artiodáctilos (Figura 43).

Navículo-cuboide: Al ser un rumiante primitivo, el navicular y el cuboide se encuentran completamente fusionados. El cuboide en vista frontal da una apariencia de ser mucho más corto, debido a su forma curvada en forma de rampa que articula con el calcáneo. En vista lateral, el cuboide proyecta un “gancho” que articula con la cabeza del metatarsal IV (Scott y Jepsen, 1940).

Falanges: Las falanges proximales en hipertragúlidos son asimétricas en la faceta proximal, uno de los cóndilos (de la parte ventral a los lados de la fosa carinal) suele ser ligeramente más grande que el otro. La fosa carinal de las falanges proximales es profunda, son delgadas, y de forma aplanada en la parte ventral, miden aproximadamente 2 cm de largo, mientras que su anchura máxima en la parte proximal es de aproximadamente 3-5 mm (Figura 44).

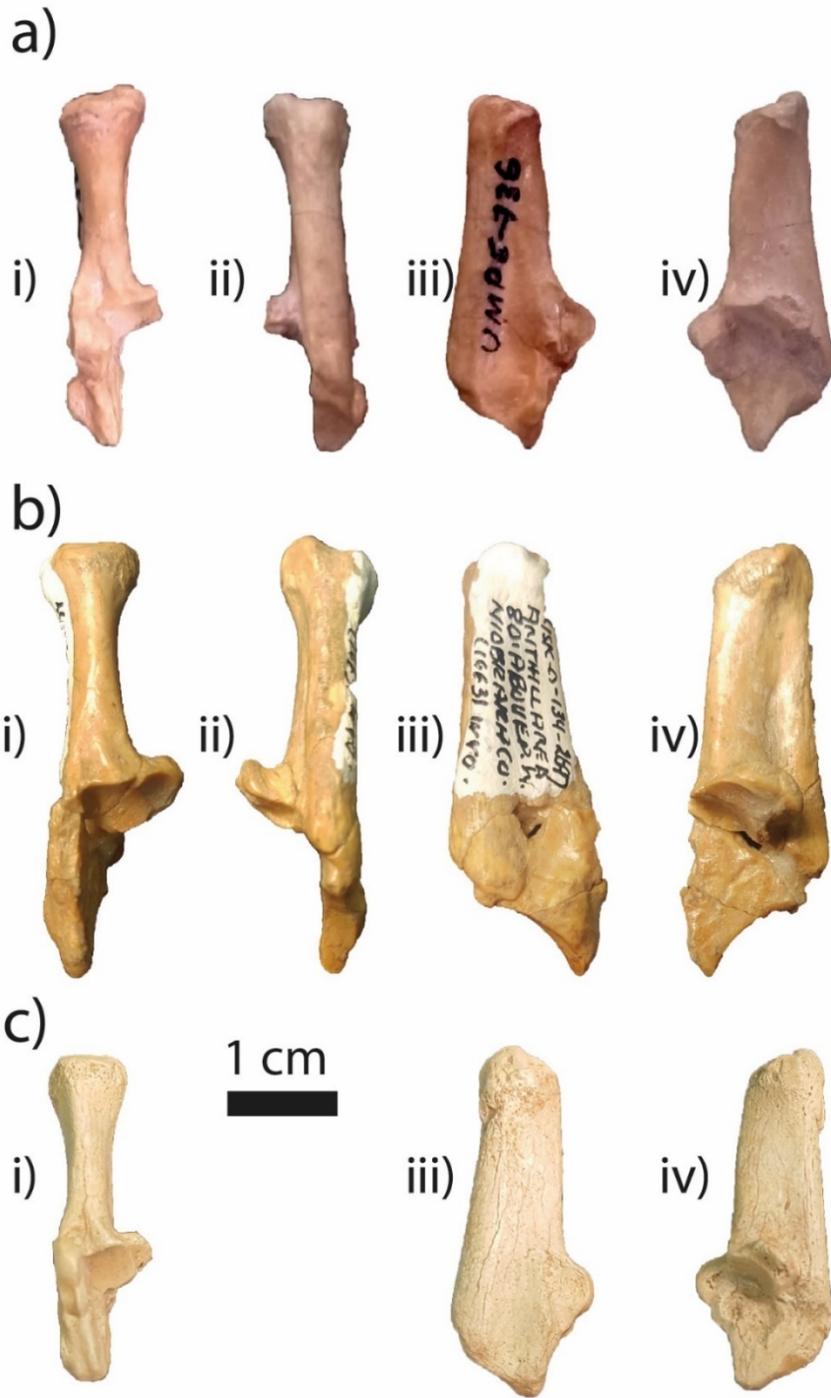


Figura 42. Calcáneos de tragulines.

a) *Nanotragulus* sp., UMPE-736; b) *Leptomeryx* sp., FM-145851; c) *Archaeomeryx optatus*, vista especular de FM- 20321. a) y b) calcáneo derecho, c) calcáneo izquierdo. i) vista anterior, ii) vista posterior, iii) vista lateral, iv) vista medial.

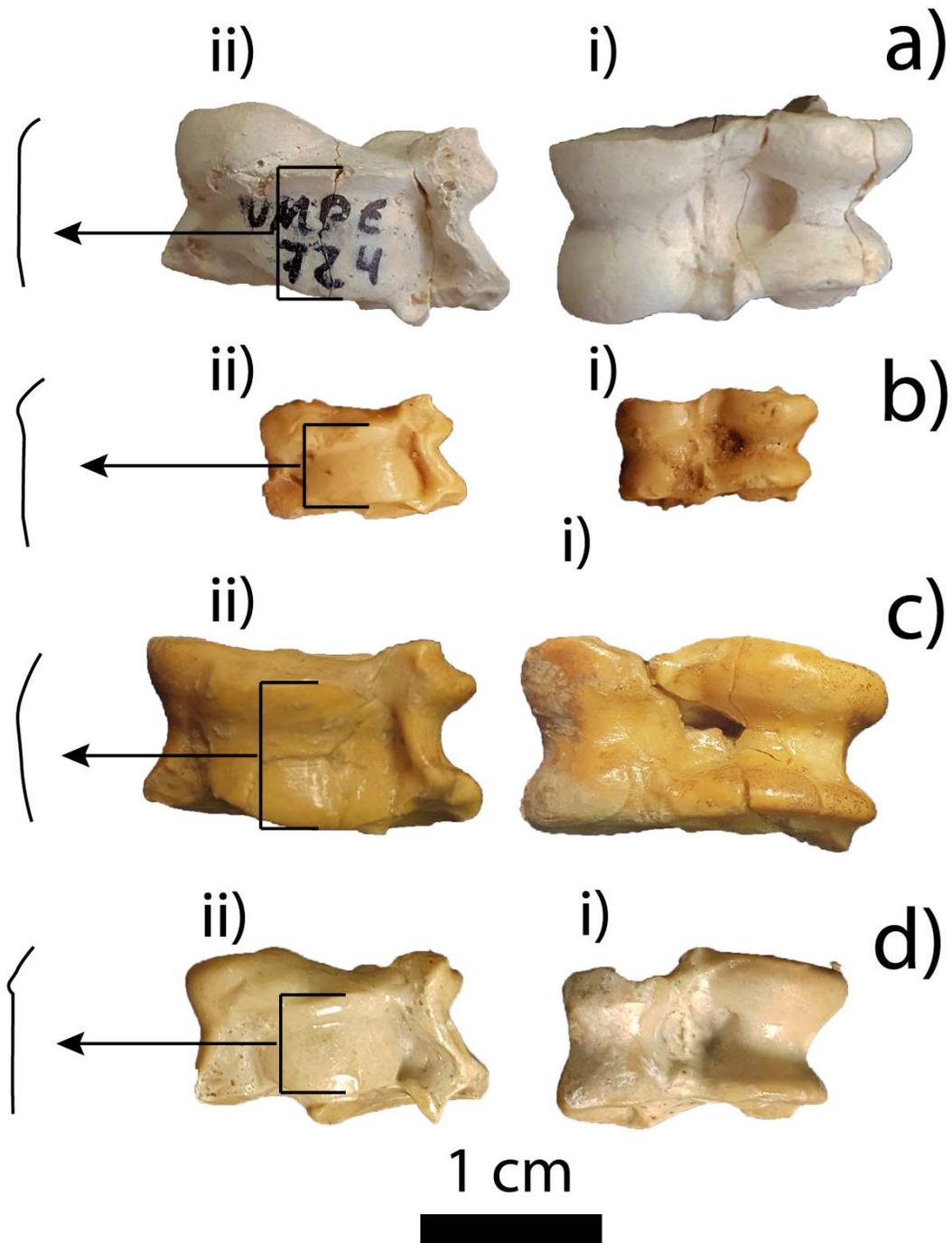


Figura 43. Astrágalos de tragulines oligocénicos.

a) *Nanotragulus* sp., UMPE-724; b) *Hypertragulus calcaratus*, FM-145859; c) *Leptomeryx* sp., FM-145851; d) *Archaeomeryx optatus*, imagen espejular de FM-20323. i) vista anterior, ii) vista posterior. a), b) y c) astrágalo derecho. d) astrágalo izquierdo.

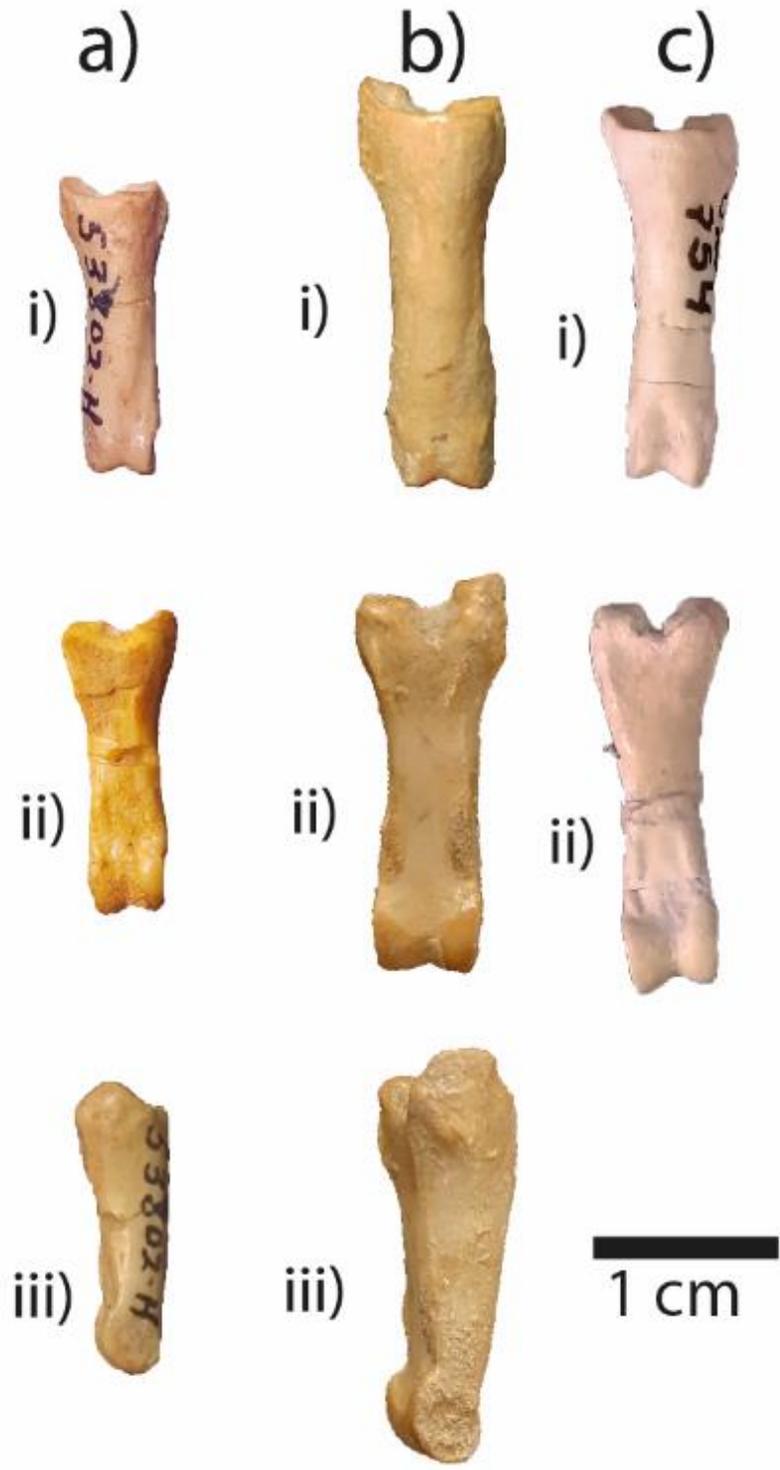


Figura 44. Falanges proximales de tragulines.

a) *Hypertragulus* sp. FM-53803; b) *Leptomeryx* sp. FM-145851; c) *Nanotragulus* sp. UMPE-754. i) Vista anterior, ii) vista posterior, iii) vista lateral.

Las falanges mediales son mucho más cortas que las proximales (Scott y Jepsen, 1940) ligeramente comprimidas mediolateralmente (con respecto a su anchura anteroposterior) y planas en su parte ventral. En la faceta proximal presentan los surcos donde articulan con la faceta distal de la falange proximal. En la parte anterior, los surcos terminan formando un solo ángulo o protuberancia, mientras que en la parte posterior forma dos proyecciones divididas por un surco. En la faceta distal, la superficie articular presenta un pequeño surco central que se extiende desde la parte anterior proximal, hasta la parte posterior proximal, la faceta articular se extiende considerablemente hacia la parte proximal tanto en la parte anterior como posterior, lo que podría estar relacionado con una amplia movilidad de los ungüales.

Las falanges distales (ungüales) son de forma triangular, comprimidas mediolateralmente, en la faceta proximal presentan los surcos y la pequeña quilla que corresponden con la forma de la faceta articular distal de la falange medial anteriormente mencionada. Son más similares en forma a una garra que a una pezuña (Scott y Jepsen, 1940).

Metapodiales: La quilla de los metapodiales es delgada y alta, existe una marcada diferencia entre la superficie articular lateral y medial, que se corresponde con los cóndilos desiguales de la falange proximal.

Asignación taxonómica: Los especímenes de *Nanotragulus* reportados en la Fauna Local Iniyoo son en promedio considerablemente más grandes que los referidos a *Hypertragulus* y *Nanotragulus* de otras localidades norteamericanas.

En varios ejemplares de astrágulos se observa una sutil diferencia en la faceta sustentacular; con respecto a *Leptomeryx*, en leptomerícidos ésta tiende a ser más cóncava con un surco que se extiende cerca de parte medial o al centro de la faceta en dirección próximo-distal (Figura 43). En hipertragúlidos, el surco no es muy profundo (Scott y Jepsen, 1940) y se encuentra desplazado hacia el borde medial, terminando en la quilla anteriormente mencionada. Esta característica es observable también en el *sustentaculum talis* del calcáneo, el cual muestra una

superficie que se corresponde con el surco central de la faceta sustentacular del astrágalo. Dicho surco y borde son mencionados por Vislobokova (2001) presentes en *Archaeomeryx* referidos como una característica primitiva que comparte con *Diacodexis*.

En *Archaeomeryx*, se encuentra una ligera cresta en la parte lateral de la tróclea distal que corresponde a la división del navicular y el cuboide, mientras que en *Leptomeryx* e *Hypertragulus* es muy difuso o no se observa (Scott y Jepsen, 1940; Vislobokova, 2001). Las crestas lateral y medial son más asimétricas en *Hypertragulus* que en *Leptomeryx*.

Tanto en *Leptomeryx* como en *Hypertragulus*, la longitud de los metacarpales y metatarsales es variada, los elementos centrales son más largos que los laterales, en *Leptomeryx* los metatarsales centrales están fusionados, a diferencia de los hipertragúlidos donde se encuentran separados (Vislobokova, 2001).

La morfología de las tibias coincide con las descripciones realizadas por Scott y Jepsen (1940) para *Hypertragulus*, con la parte distal fusionada con la fibula y formando tres proyecciones. Las mismas características se pueden apreciar en el fragmento distal de tibia de *Nanotragulus* (LSUMG V-2496) presentado por Albright (1999) así como en el ejemplar UF-210403 de la colección paleontológica de la Universidad de Florida.

Discusión: Ferrusquía-Villafranca et al. (2018) mencionan la presencia de *Leptomeryx* en la localidad de estudio, sin embargo, no aportan evidencia de la identificación; además, después de una década de trabajo en la zona, no se ha encontrado material dental que se pueda atribuir a *Leptomeryx* (Jiménez-Hidalgo, *com. pers.*, 2019). A pesar de que los análisis estadísticos de astrágalos muestran un traslape en las medidas osteométricas entre leptomerícidos e hipertragúlidos, los astrágalos encontrados no muestran las características morfológicas arriba descritas para poder atribuirse a *Leptomeryx*. Tampoco se encontraron metatarsales fusionados, por lo que, aunado al hecho de que los *Nanotragulus* reportados en la F.L. Iniyoo son de tallas mayores, se asume que probablemente

se trate de una confusión y los *Leptomeryx* mencionados por Ferrusquía-Villafranca et al. (2018) sean en realidad *Nanotragulus*.

Suborden Tylopoda Illiger, 1811
Superfamilia Oreodontoidea Gill, 1872
Familia Merycoidodontidae Thorpe, 1923
Subfamilia Merycoidodontinae Hay, 1902
Merycoidodontidae indet. 1

Material referido. — UMPE-745, astrágalo derecho.

Descripción. — *Astrágalo*: Los astrágalos de oreodonte son cortos próximo-distalmente, anchos y muestran una característica quilla entre la faceta navicular y cuboide, en muchos casos de forma muy angulosa dando al astrágalo una forma asimétrica. Scott y Jepsen (1940) describen para el género *Merycoidodon* que esta característica se debe a que, a la altura de la fosa central, muestra un tubérculo que sobresale hacia la parte lateral, mientras que, en la parte medial, a la altura de la fosa central cuenta con otro tubérculo que se proyecta hacia la parte frontal y medial. La fosa central es poco profunda y la cresta lateral de la tróclea tibial es considerablemente más grande que la cresta medial.

Asignación taxonómica: Dentro de la colección del AMNH se encontraron astrágalos similares a UMPE-745, pero clasificados solamente como “Oreodonts”. El ejemplar UMPE-745 coinciden en tamaño y forma similar con los astrágalos de los oreodontes *Merychys* y *Oreodontoides*, así como el oreodonte indeterminado (Figuras 45e, 45f y 45h); sin embargo, no fue posible clasificar el elemento con exactitud debido a la gran variación que existe en los astrágalos de este grupo, tanto en tamaño como en forma; en algunos la quilla entre la faceta navicular y cuboide es más prominente o la diferencia entre las crestas lateral y medial son más marcadas, aunado a esto, las visiones taxonómicas del grupo son diversas (ver Lander, 1998; Stevens y Stevens, 2007).

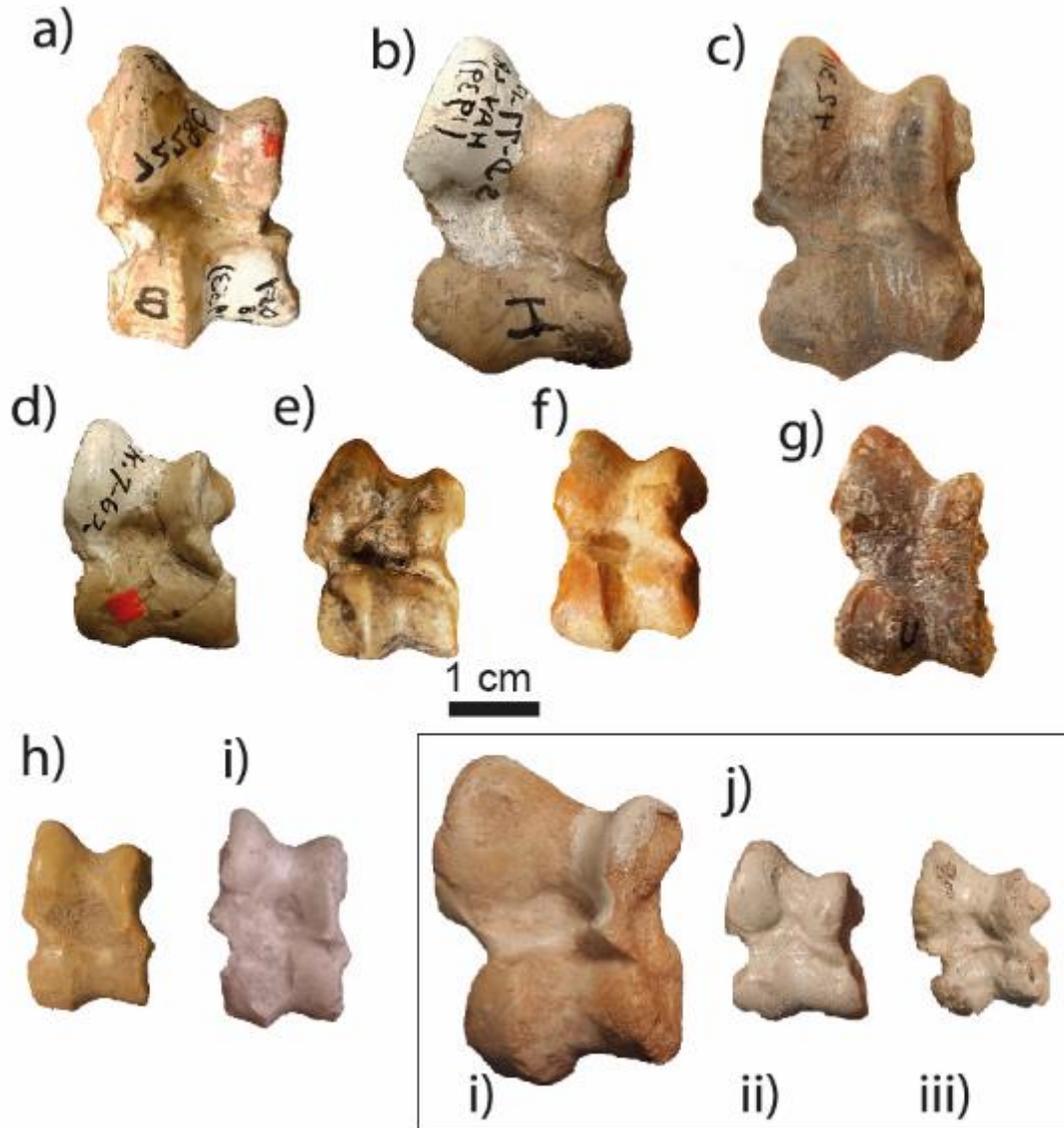


Figura 45. Astrágalos de oreodontes.

a) *Merycoidodon culbertsoni*, FM-72286; b) *M. major*, FM-45298, c) *Mesoreodon minor*, FM-42311; d) *Miniochoerus starkensis*, FM-45467; e) *Merychys*, FM-33364; f) *Oreodontoides oregonensis*, FM- 7513; g) *?Eucrotaphus trigonocephalus*, FM-7509; h) oreodonte indet. FM-145862; i) oreodonte indet., UMPE-745; j) oreodontes indet. FM-145863. a), b), c), f), g), j) i y j) ii, corresponden a astrágalos izquierdos en imagen espejular, d), e), h), i) y j) iii, corresponden a astrágalos derechos. Arreglo sistemático basado en Stevens y Stevens (2007).

Merycoidodontidae indet 2

Material referido. — UMPE-734, falange proximal.

Descripción. — *Falange:* Es ancha en eje mediolateral y delgada en eje dorsoventral. La parte ventral es ligeramente plana. Los cóndilos medial y lateral de la faceta proximal son asimétricos y con una fosa carinal profunda (Figura 46).

Merycoidodontidae indet 3

Material referido. — UMPE-719, falange proximal.

Descripción. — *Falange:* a diferencia del elemento UMPE-734, esta falange es ancha en su parte proximal en eje mediolateral, pero se vuelve poco a poco más delgada hacia la parte distal, desafortunadamente se encuentra fragmentada en la parte distal, pero se logra apreciar que ésta se vuelve ancha nuevamente (Figura 46).

Asignación taxonómica: Las falanges de oreodontes muestran una variación considerable en su anchura, algunas son tan anchas que llegan a asemejarse ligeramente a las falanges de équidos, mientras que en *Merycoidodon* las falanges proximales delanteras son similares a las de algunos carnívoros, delgadas y arqueadas en su parte distal, con la parte proximal cóncava y profunda, además, muy similares a las de las extremidades posteriores (Scott y Jepsen 1940). El ejemplar UMPE-734 es más similar a las de *Merycochoerus*, al ser más ancha, a diferencia de las falanges delgadas de *Merychius*. Desafortunadamente no fue posible distinguir entre las falanges de las extremidades posteriores y las de las extremidades anteriores (Figura 46).

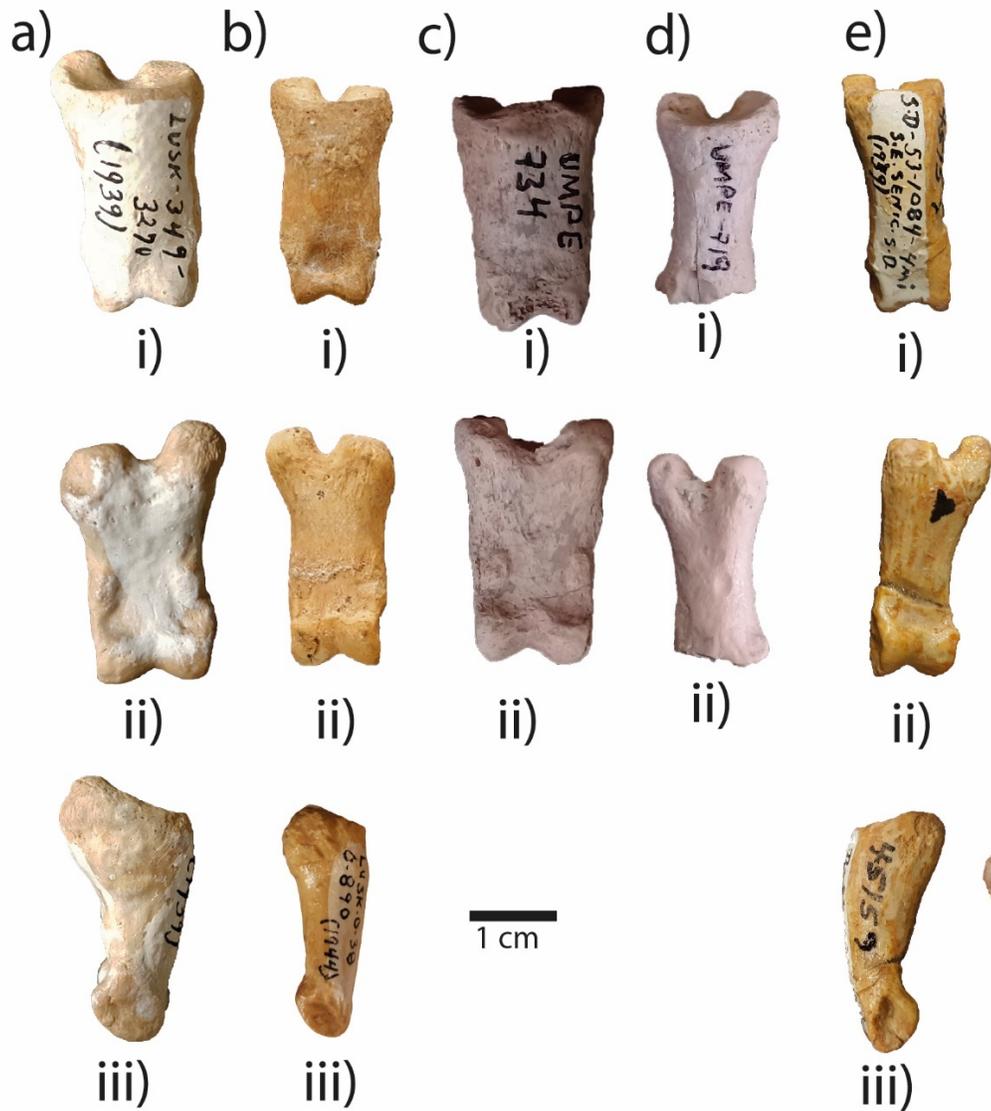


Figura 46. Falanges de oreodontes.

a) *Merychys*, Lusk-349 3270; b) *Merycochoerus*, FM-9466; c) oreodonte indet. 2, UMPE-734; d) oreodonte indet 3, UMPE-719; e) *Merycoidodon*, FM-45159;

Discusión: Los oreodontes son una de las familias mejor representadas en el registro geológico del Oligoceno, incluso en la Fauna de White River en los estados de Dakota del Sur, Wyoming y Nebraska en Estados Unidos existe los llamados Lechos de Oreodonte (Oreodont beds); sin embargo, su taxonomía es una de las más debatidas y poco claras. Uno de los primeros trabajos donde se trató de clarificar la filogenia de esta familia fue el de Schultz y Falkenbach (1968), pero

según autores recientes, este trabajo realizó excesivas divisiones en géneros y subgéneros al considerar cráneos colapsados por procesos tafonómicos como especies diferentes, por lo que actualmente muchas de sus propuestas son consideradas sinonímias (Stevens y Stevens, 1996). Actualmente, existen dos principales propuestas para la clasificación de los oreodontes, por un lado, la propuesta de Stevens y Stevens (1996, 2007) y por el otro, la de Lander (1977, 1998). En la localidad se ha reportado previamente la presencia de *Merycoidodon* sp. (Jiménez-Hidalgo y Guerrero Arenas 2015, Jiménez-Hidalgo et al., 2015), basándose en Stevens y Stevens; sin embargo, Lander (1977) considera *Merycoidodon* un *nomen vanum*, asignando los especímenes de éste en los géneros *Prodesmatochoerus*, *Eucrotaphus*, *Blickohyus* y *Oreonetes*. Además del material identificado como *Merycoidodon*, en la Fauna Local Iniyoo se han encontrado restos referidos al género *Oreodontoides* (Jiménez-Hidalgo et al., 2017) el cual es reconocido tanto por Stevens y Stevens como por Lander. Además de los problemas mencionados respecto a las recientes discusiones de la taxonomía de oreodontes, la colección del AMNH mantiene muchos ejemplares con las clasificaciones realizadas originalmente por Schultz y Falkenbach; algunos ejemplares se encuentran catalogados solamente hasta nivel familia e incluso elementos muy diferentes entre sí, cuentan con el mismo número de catálogo como los ejemplares FM-145863. Estos inconvenientes repercuten al tratar de hacer una asignación taxonómica basada en elementos postcraneales.

La Tabla 14 muestra un claro ejemplo de las complicaciones en la taxonomía de los ejemplares revisados en la colección del AMNH y las diferentes propuestas que existen para su clasificación. Por ejemplo, mientras que Lander propone *Merycoidodon* como un *nomen vanum*, Stevens y Stevens ponen en duda la clasificación de *Eucrotaphus trigonocephalus*, mencionando su parecido con *Eporeodon occidentalis*. Por todo esto, el realizar una clasificación taxonómica de un grupo tan complejo y poco entendido, basado en un único elemento como el astrágalo o una falange puede resultar aventurado, por lo que se prefirió asignar los elementos sólo a nivel de familia.

Tabla 14. Especímenes de oreodontes en diferentes arreglos taxonómicos.

Espécimen	AMNH	Stevens y Stevens	Lander
FM 42311	<i>Desmatochoerus wyomingensis</i>	<i>Mesoreodon minor</i>	<i>Eporeodon minor</i>
FM 49734	<i>Genetochoerus geygani</i>	<i>Merycoidodon (Otarohyus) bullatus</i>	<i>Eucrotaphus jacksoni</i>
FM 33364	<i>Merychys minimus</i>	<i>Merychys</i>	<i>Merychys elegans</i>
FAM 72286	<i>Merycoidodon culbertsoni</i>	<i>Merycoidodon culbertsoni</i>	<i>Nomen vanum</i> (? <i>Prodesmatochoerus periculatorum</i> o <i>?Eucrotaphus</i>)
FM 7513	<i>Oreodontoides oregonensis</i>	<i>Oreodontoides oregonensis</i>	<i>Oreodontoides oregonensis</i>
FM 45468A	<i>Otionohys</i>	<i>Merycoidodon</i>	<i>Eucrotaphus,</i> <i>Eporeodon,</i> <i>Prodesmatochoerus</i>
FM 45298	<i>Paramerycoidodon major</i>	<i>Merycoidodon major</i>	<i>Eporeodon occidentalis major</i>
FM 45467	<i>Platychoerus heartensis</i>	<i>Miniochoerus starkensis</i>	<i>Oreonetes gracilis starkensis</i>
FM 7509	<i>Pseudogenetochoerus covensis</i>	<i>Eucrotaphus trigonocephalus, cf. Eporeodon occidentalis</i>	<i>Eucrotaphus trigonocephalus</i>

Familia Camelidae Gray, 1821

Subfamilia “Nothokematinae” Honey et al., 1998

Nothokematinae indet.

Material referido. — UMPE-039, astrágalo derecho; UMPE-721, astrágalo izquierdo; UMPE-738, astrágalo derecho; UMPE-741, astrágalo derecho; UMPE-418, astrágalo derecho; UMPE-726, astrágalo izquierdo; UMPE-725, astrágalo izquierdo; UMPE-421, fragmento proximal de falange proximal; UMPE-784, fragmentos proximal y distal de falange proximal; UMPE-767, fragmento distal de tibia izquierda; UMPE-766, fragmento distal de tibia izquierda, UMPE-66, fragmento proximal de metacarpal; UMPE-038, calcáneo izquierdo; UMPE-068, fragmento proximal de calcáneo.

Descripción. — *Astrágalo*: Los astrágalos son generalmente más robustos comparados con otros camélidos que suelen ser más largos en el eje proximodistal.

Entre la faceta cuboide y navicular presentan una quilla, la cual termina en la parte distal y no se desarrolla hacia la parte posterior. La faceta navicular es más prominente que la faceta cuboide, mientras que, en la tróclea tibial, la cresta lateral es notoriamente más grande que la cresta medial (Figura 47).

En la parte posterior, la faceta sustentacular es ancha y cóncava, abarcando cerca o más de 2/3 del ancho total del astrágalo.

Falanges: Las falanges son delgadas y alargadas, en su parte proximal son más anchas y presentan una protuberancia lateral a la altura de la parte baja de la fosa carinal. La fosa carinal es profunda y redondeada, y uno de los cóndilos laterales es más alto que el otro. En vista lateral son planas tanto ventral como dorsalmente, volviéndose más delgadas hacia la parte distal en este eje y con forma de triángulo rectángulo (Figura 48).

Asignación taxonómica. — Previamente en la localidad se habían reportado ejemplares de *Poebrotherium*, sin embargo, con el estudio más a detalle y material dental adicional se determinó que éstos pertenecían a un tipo de camello *Nothokematinae* (Jiménez-Hidalgo, *com. pers.*, 2019).

Las falanges de *Poebrotherium* son más pequeñas y anchas en su parte proximal tanto en eje medio-lateral como en eje dorsoventral, con fosas carinales menos profundas. Al compararse con falanges de *Floridatragulus*, las de *Nothokemas* son también de mayor tamaño, pero más pequeñas que las de *Pseudolabis*.

Los astrágalos son más cuadrados que en otros camélidos como los *Protolabidini* *Michenia* y *Protolabis*, los cuales son de forma más rectangular, alargados en eje próximo-distal; la diferencia de tamaño entre las crestas lateral y medial no es tan marcada como en especies más derivadas. Finalmente, presentan un escalón o protuberancia más desarrollada junto a la fosa central, encima de la faceta navicular.

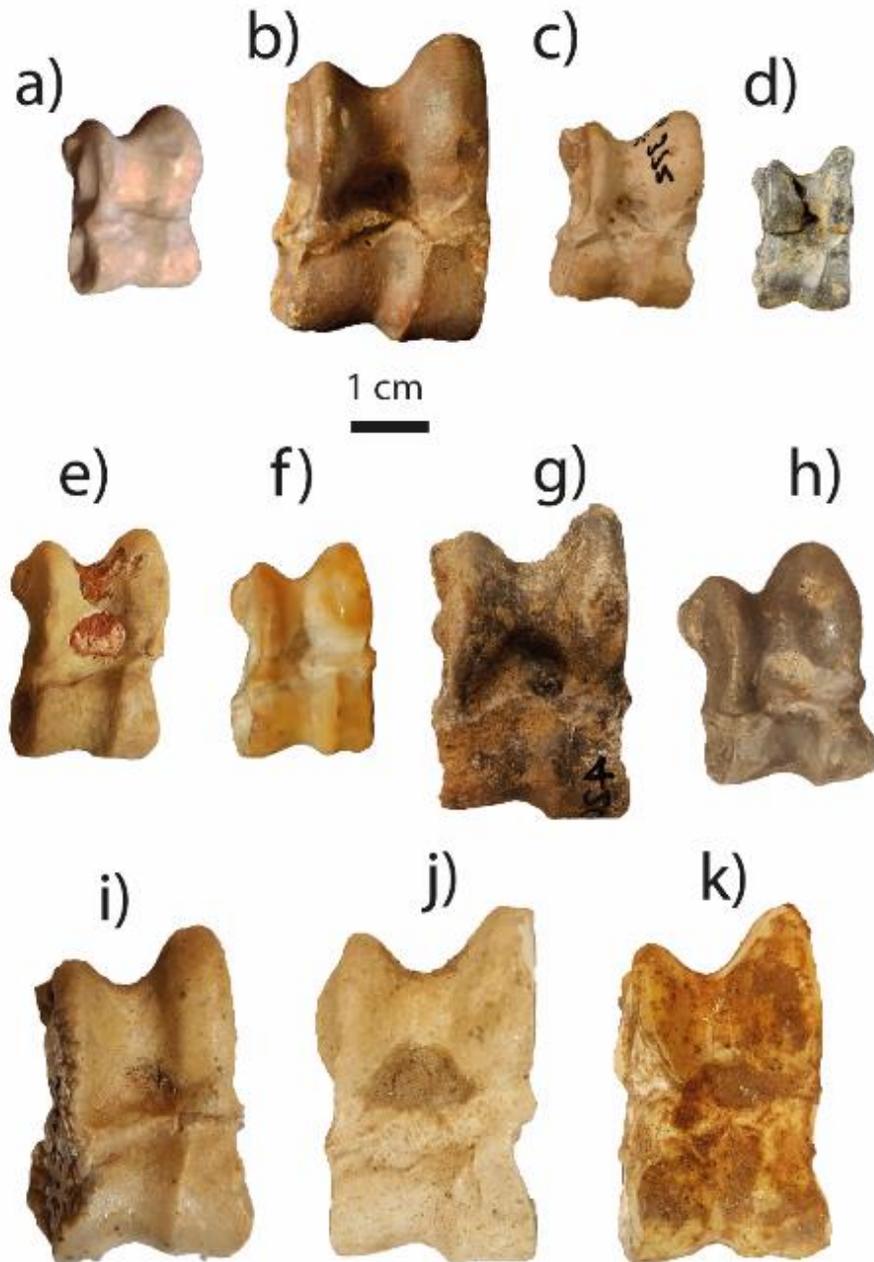


Figura 47. Astrágalos de camélidos.

a) *Nothokematinae* indet. UMPE- 721, b) *Nothokemas floridanus*, UF-271864; c) *Nothokemas waldropi* UF-372, d) *Aguascalientia panamensis*, UF-244208; e) *Poebrotherium exinium*, FM:632, f) *Poebrotherium*, FM:145877; g) *Michenia*, FM: 42042; h) *Stenomylus*, (AMNH) H221-123; i) *Pseudolabis*, FM:41942; j) *Protolabis*, FM:37760; k) *Miolabis*, FM:24198 a), b), d), e), i) y j) astrágalos izquierdos, c), f), g), h) y k) astrágalos derechos en vista especular.



Figura 48. Falanges proximales de camélidos.

a) *Pseudolabis*, FM:41942; b) *Nothokemas waldropi*, UF-713316, c) *Nothokematinae* indet. UMPE-093, d) *Floridatragulus dolichanthereus*, UF-271316; e) *Poebrotherium*, FM:47130.

Discusión. — Dentro de los camélidos existen diversos géneros de los que poco se entiende sus relaciones filogenéticas, este es el caso de los miembros de Floridatragulinae y Nothokematinae, subfamilias *incertae sedis* dentro de Camelidae. Originalmente *Floridatragulus* y *Nothokemas* llegaron a ser considerados como hipertragúlidos debido a sus extrañas características morfológicas. Estas dos subfamilias han sido descritas principalmente para zonas tropicales; sus registros abarcan desde Florida hasta Panamá, sin embargo, se desconocen sus relaciones filogenéticas, pero Stevens (1977) presume que son originarios de Centroamérica y que pudieron migrar hacia el sur en el Oligoceno tardío durante los periodos de intenso vulcanismo (Rincon et al., 2012).

La subfamilia “Nothokematinae” ha sido descrita como endémica de las costas del Golfo de México. Se encuentra representada principalmente en Florida en las localidades de Brooksville 2, Franklin Phosphate Pit No. 2 y SB-1A (Albright, 1998b). También se ha reportado en la localidad Garvin Gully en el estado de Texas. Se reconocen actualmente tres especies: *Nothokemas floridanus*, *N. hidalguensis* y *N. waldropi*.

En localidades mexicanas se han registrado previamente floridatragulines como *Aguascalientia wilsoni* en la localidad miocénica El Zoyatal, Aguascalientes (Dalquest y Mooser, 1974; Stevens, 1977), mientras que en localidades panameñas se han registrado *Aguascalientia panamensis* y *A. minuta* en la Formación Las Cascadas; estas especies son de tallas considerablemente más pequeñas y pertenecientes al Arikareano tardío (Rincon, 2012).

El registro de nothokematines en la localidad oaxaqueña representa el primer registro para México, el más sureño y el más antiguo reconocido para esta subfamilia. Este hecho, aunado a la propuesta del origen del grupo de Stevens (1977) nos sugiere que México podría ser un importante punto de distribución de este grupo, sin embargo, los gruesos estratos derivados del vulcanismo del paleógeno podría ser un obstáculo que impida el acceso a posibles restos fósiles.

Futuras investigaciones y la localización de nuevas localidades del Paleógeno podrían esclarecer el origen y diversificación de estos taxones.

Orden Perissodactyla Owen, 1848

Superfamilia Equoidea Hay, 1902

Familia Equidae, Gray 1821

Subfamilia Anchitheriinae Leidy, 1869

?*Miohippus* Marsh, 1874

Material referido. — UMPE-723, astrágalo derecho; UMPE-291, falange medial del dígito II o IV; UMPE-773, fragmento de falange proximal del dígito III.

Descripción. — *Astrágalos*: La tróclea se compone de dos crestas oblicuas separadas por un surco como en el resto de los perisodáctilos; en équidos modernos éstas se encuentran en un ángulo de 10 a 15 grados con respecto al plano sagital, mientras que en formas más primitivas (tridáctilos), se encuentran en un ángulo de entre 13 a 18 grados. La cresta mesial se prolonga hasta la superficie articular distal, esta característica se encuentra generalmente también en *Mesohippus* (Hussain, 1975). El cuello es corto como en otros anchitheriines. La faceta distal es de forma convexa irregular, se extiende y curva hacia la parte frontal-proximal y está en contacto con la cresta mesial. En su extremo lateral forma un tubérculo donde está en contacto con el calcáneo. La faceta sustentacular es estrecha y oblicua hacia la parte proximal y se desarrolla de la parte distal-medial a la parte proximal lateral (Figura 49).

Falanges: Las falanges mediales del dígito II y IV presentan una forma muy distinta a la falange del dígito III, éstas son más cortas y ligeramente comprimidas medio-lateralmente. La faceta proximal se inclina hacia la parte frontal y presenta dos surcos muy someros en la zona donde articula con la faceta distal de la falange proximal. La faceta distal es asimétrica en sus cóndilos medial y lateral, uno es más grande que el otro (Figura 50).

Asignación taxonómica. — El ángulo de 14° en las trócleas del astrágalo, el cuello corto y la faceta sustentacular convexa permitió asignar el elemento a un équido

tridáctilo. Las marcadas diferencias en el ancho y forma de la falange medial del dígito III y la falange medial del dígito II o IV debidas a la reducción de dígitos en équidos reafirmaron la clasificación como un équido tridáctilo de talla pequeña, sin embargo, los astrágalos y falanges tanto de *Mesohippus* como de *Miohippus* presentan las mismas características y no fue posible distinguirlos por rasgos cualitativos, por lo que estos elementos fueron asignados a *?Miohippus* por ser el único équido reportado hasta el momento para la localidad.

Discusión — Los géneros *Mesohippus* y *Miohippus* son muy similares entre sí, una manera propuesta para diferenciarlos en cuanto a elementos postcraneales se refiere, consiste en la presencia de articulación del metatarsal III con el cuboide en el género *Miohippus* (Famoso, 2017; Scott y Jepsen, 1940). Desafortunadamente no se han encontrado en la localidad estos elementos para poder constatar esta característica diagnóstica en el material de Oaxaca.

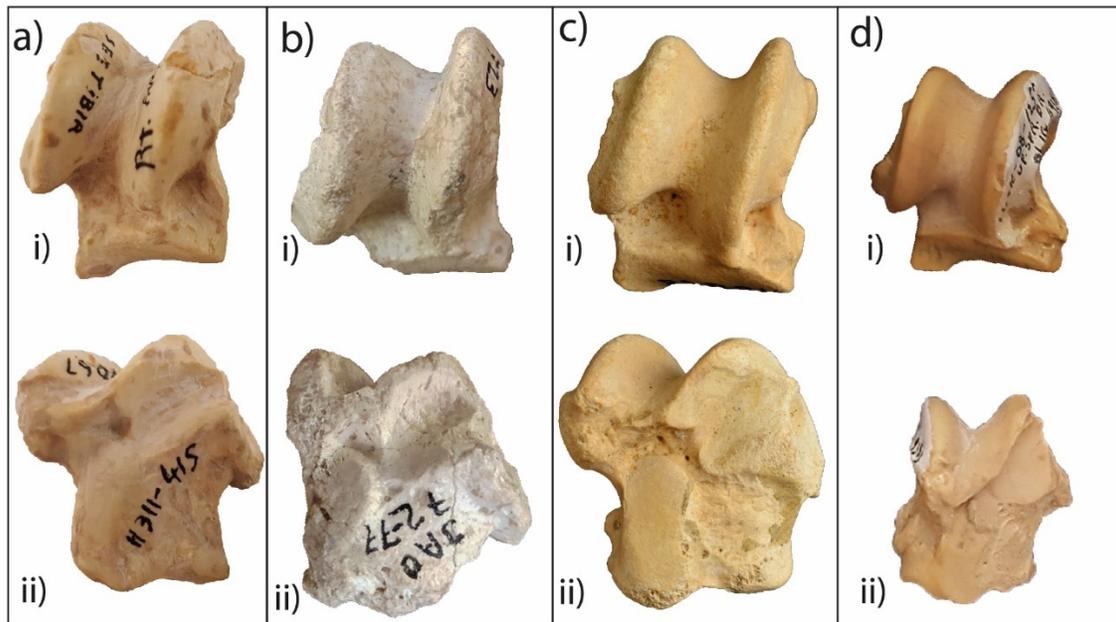


Figura 49. Astrágalos de équidos.

a) *Miohippus*, FM: 74067, b) *?Miohippus* sp., UMPE-723, c) Equidae indet. del oligoceno tardío, Florida, UF/FGS-02888; d) *Mesohippus*, FM:145874. i) Vista anterior, ii) vista posterior a), b) y d) astrágalos izquierdos, c) astrágalo derecho en vista espejular.

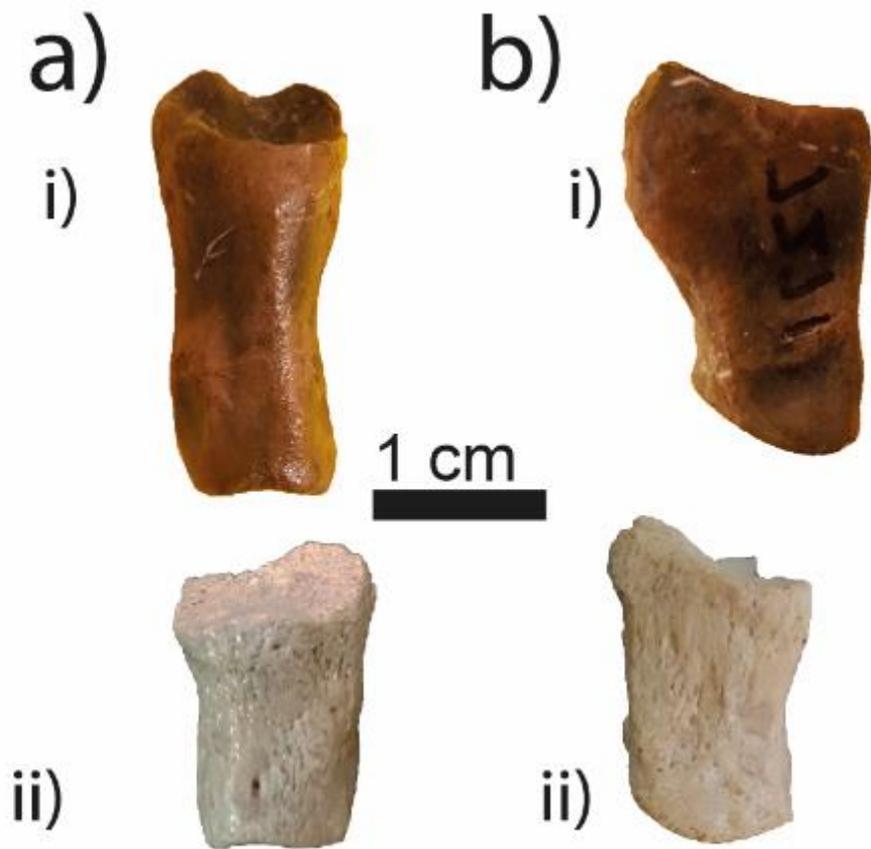


Figura 50. Falanges II o IV de équido.

a) *Miohippus primus*, FM:7271, ?*Miohippus* sp., UMPE-291.

Anchitheriinae indet.

Material referido. — UMPE-744, falange proximal del dígito III; UMPE-743, falange medial del dígito III

Descripción. — *Falange III proximal*: es de forma rectangular, alargada en el eje próximo distal y delgada en eje anteroposterior. La faceta proximal es profunda y con una fosa carinal en forma de “V”, la faceta distal articular se divide en dos segmentos por un ligero surco central. En la parte posterior se logra apreciar la cicatriz en forma de “V” para el anclaje de los ligamentos, la falange se encuentra colapsada en eje anteroposterior (Figura 51).

Falange III medial: Mucho más corta con respecto a la falange proximal, con forma cuadrada. La faceta proximal se encuentra inclinada hacia la parte dorsal, presenta dos fosas donde se articula con la falange proximal. En el borde posterior de la faceta proximal presenta un surco que en primeras observaciones se asemejaba a la fosa carinal de una falange proximal, sin embargo, al verificarse bajo lupa se comprobó que se trata de una fractura (Figura 52).

Asignación taxonómica. — El elemento UMPE-744 es más grande que los presentes en los géneros *Miohippus* y *Mesohippus*. Sullivan (2008) propone el índice de ancho vs largo de la tercera falange proximal (PPIII/L/MW = Proximal Phalanx III Length vs. Midshaft Width index) para diferenciar los anchiteriines *sensu stricto* del clado *Archaeohippus/Desmatippus/Parahippus* (ADP), donde éstos últimos poseen un índice superior a 2, por lo que la falange es dos veces más larga que ancha. De acuerdo con este índice, la falange UMPE-744 cae muy cerca de este clado, con un valor de 1.94 (Figura 51).

Discusión. — En la base de datos de la colección del Museo de Florida se encontró un ejemplar de características muy similares, el elemento UF/FGS 3442 proveniente de la localidad Franklin Phosphate Pit en Florida, donde se ha reportado la presencia de *Desmatippus texanus*. Las características de dicho elemento indeterminado de Florida, así como la presencia de *Desmatippus* podrían sugerir que el elemento de Yolomécatl pertenece a dicho género, sin embargo, es imposible asegurarlo con sólo una falange, por lo que de momento se identificó solamente como Anchitheriinae indet.

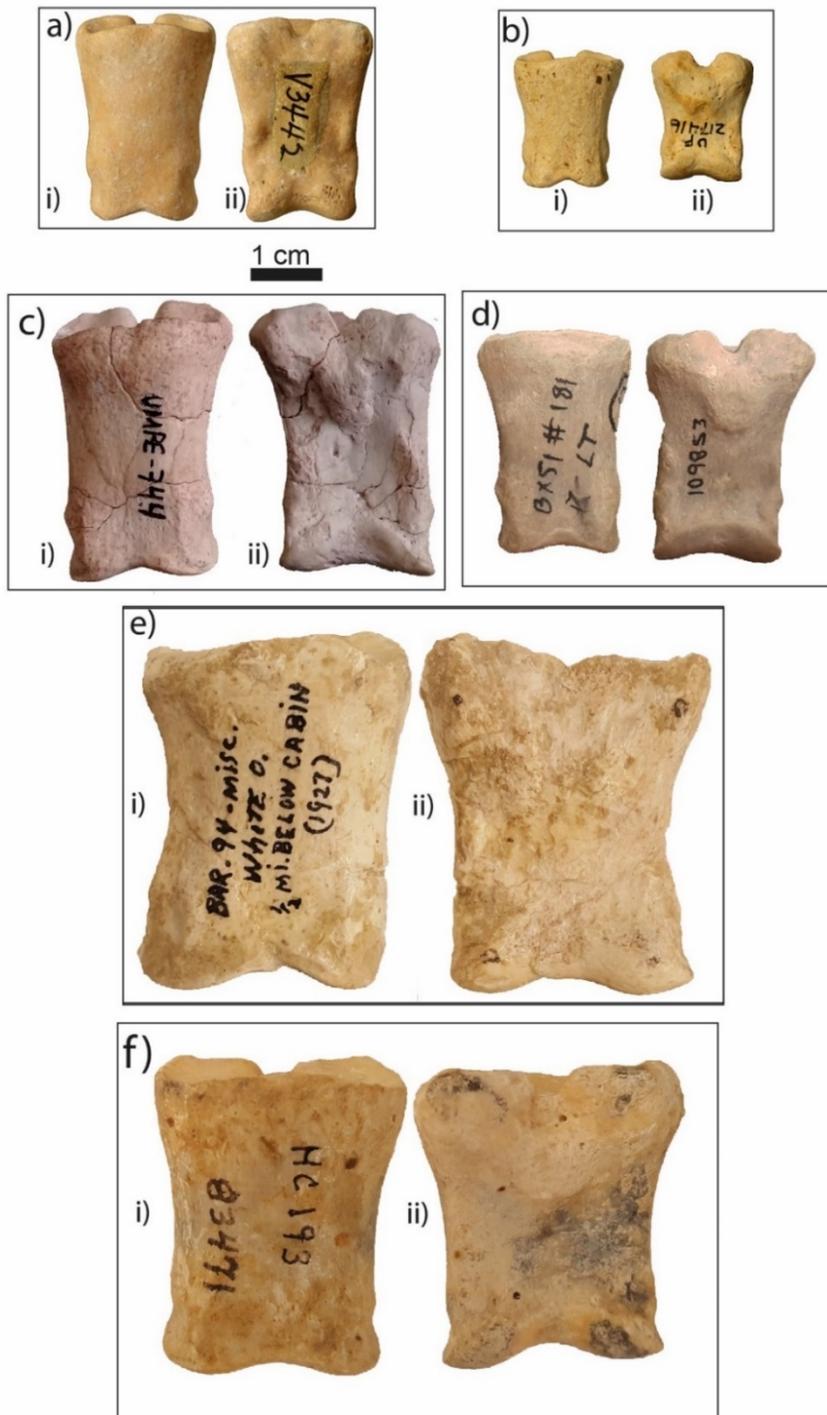


Figura 51. Falange proximal del dígito III de diferentes équidos.

a) Equidae indet. Oligoceno Florida, UF/FGS-3442; b) *Mesohippus* sp., UF-217416; c) Anchitheriinae indet., UMPE-744; d) *Mesohippus gemmarosae*, FM:109853; e) *Hypohippus*, Bar.94-misc (AMNH); f) *Kalobatippus* (*Parahippus*, de acuerdo con la base de datos del AMNH) FM:83471.

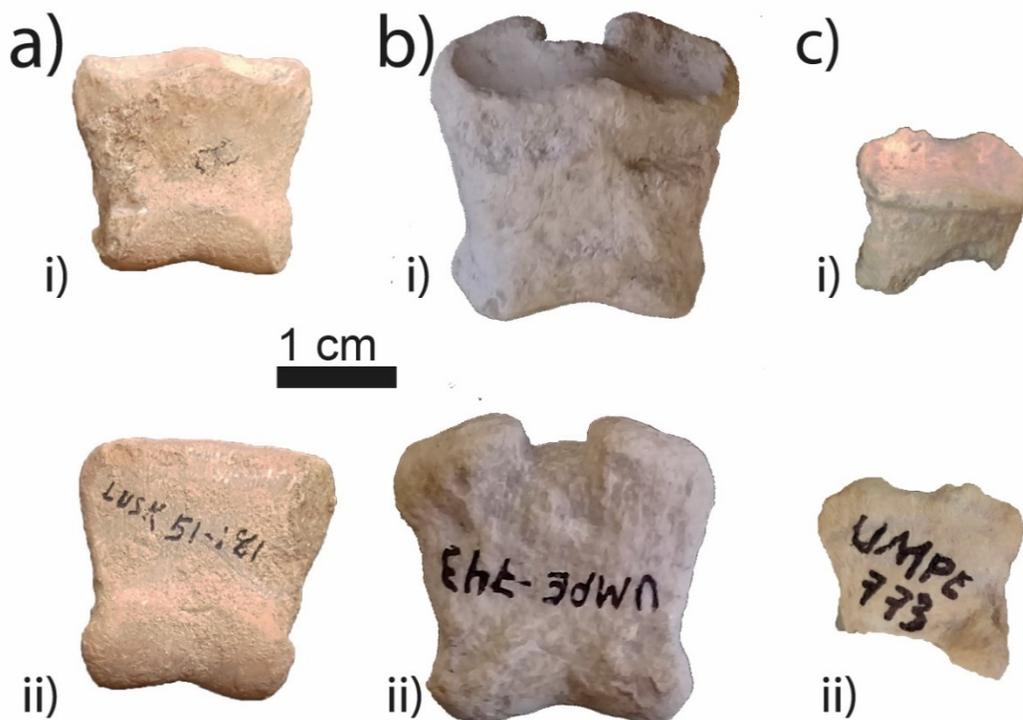


Figura 52. Falange medial del dígito III de équidos.

a) *Miohippus gemmarosae*, FM:109853; b) *Anchitheriinae* indet., UMPE-347; c) ?*Miohippus* sp., UMPE-773.

Superfamilia Tapiroidea Gill, 1872

Familia Tapiridae Burnett, 1830

Tapiridae indet.

Material referido. — UMPE-758, astrágalo izquierdo.

Descripción. — *Astrágalo*: Al igual que el resto de los perisodáctilos, los astrágalos de tapiroideos muestran una tróclea proximal conformada por dos quillas separadas por un surco profundo; a diferencia de los astrágalos de rinocerontoideos, en los astrágalos de tapiroideos la tróclea proximal se encuentra directamente sobre el cuello y la faceta distal, y no sobresale una extensión lateral en la porción posterodistal tal como lo señala Holbrook (2001). Típicamente los astrágalos de tapíridos tienen una relativamente baja y ampliamente separada tróclea proximal;

dorsalmente presentan una superficie articular curvada en la porción distal y la orientación de las facetas cuboide, navicular y sustentacular es similar a la de *Tapirus terrestris* (Albright, 1998a).

Asignación taxonómica. — Los astrágalos son considerablemente más pequeños que los de *Megatapirus* y de tamaño similar a los de *Tapirus*. En la localidad previamente Jiménez-Hidalgo et al. (2015) reportaron la presencia de un tapiroideo indeterminado; con este estudio se determinó la presencia de la familia Tapiridae en Yolomécatl y que este tapir tenía un tamaño similar a los tapires actuales.

Discusión. — La morfología del astrágalo de tapiroides es poco variable, como se puede ver en la Figura 53, la principal variación se presenta en el tamaño para estas tres especies, desafortunadamente no se tuvo acceso a material de otros géneros para analizar las posibles diferencias.

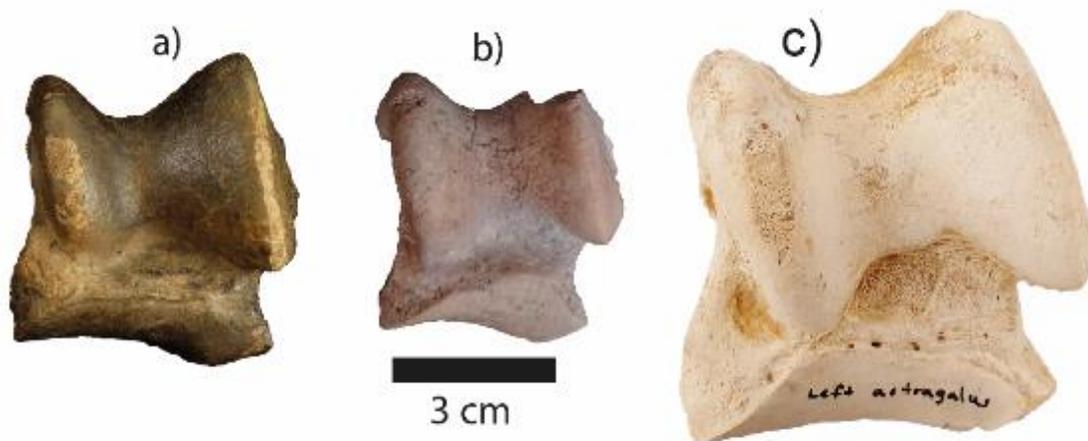


Figura 53. Astrágalos de tapiroides.

a) *Tapirus veroensis*, UF-227140, b) Tapiridae indet. UMPE-758; c) *Megatapirus* sp., FM:18429 a) astrágalo derecho en vista especular, b) y c) astrágalos izquierdos.

Orden Carnivora Bowditch, 1821

Suborden Caniformia Kretzoi, 1943

Familia Amphicyonidae Haeckel, 1886

Subfamilia Daphoeninae Hunt, 1998

Material referido. — UMPE-335, fragmento distal de húmero derecho; UMPE-735 fragmento de ulna izquierda; UMPE-772, fragmento de metapodial II o V.

Descripción. — *Húmero:* El arco entepicondilar en todos los anficiónidos se encuentra presente al igual que en muchos de los carnívoros, sin embargo, a diferencia de los temnocionines, en daphoenines se encuentra más desarrollado, es ancho y robusto, lo cual crea un epicóndilo medial marcadamente grande y desarrollado (Figura 54); esta característica, junto con la fosa del olécranon ligeramente oblicua, brinda al húmero una apariencia asimétrica a la parte distal (Hunt, 2011).

Metapodial: Las patas de anficiónidos son paraxónicas, con metapodiales muy redondeados en su parte distal, en ocasiones aproximándose a una semi-esfera, con una notable reducción de los dígitos I y V (Hunt, 2011). Muestran una notable variación del metapodial I al IV. Los metapodiales centrales III y IV son generalmente más simétricos en su plano sagital, mientras que los metapodiales V y II son asimétricos, con las facetas distales articulares desplazadas hacia la parte interna de la pata, al igual que en *Canis*.

Ulna: La ulna está comprimida mediolateralmente como en el lobo, con una muesca semilunar proximodistal dividida por una cresta baja (Hunt, 2011). En vista frontal la parte baja de la muesca cae hacia la parte lateral y es más elevada hacia la parte medial.

Asignación taxonómica. — A pesar de que el fragmento UMPE-335 no se encuentra completo en su parte distal, la parte preservada de la fosa del olécranon muestra una apariencia oblicua, muy similar a *Adilophontes*, y ligeramente a *Daphoenus*, distinta de la apariencia simétrica de temnocionines como *Mammacyon* o *Temnocyon*. A pesar de que no se preserva el arco entepicondilar completo, se conserva la marca donde se fusiona al cuerpo del húmero.

Discusión: Jiménez-Hidalgo et al. (2018) reportan la presencia del temnocyoninae *Mammacyon* en la localidad, sin embargo, las características que presenta el húmero corresponden más con las que presentan los daphoenines, por lo que es necesario hacer una revisión detallada del material dental para ver si éstos corresponden realmente a *Mammacyon* o si se trata de algún miembro de la subfamilia Daphoeninae aún no identificado.

En el caso particular del fragmento de húmero (UMPE-335), muestra características muy similares al daphoenine *Adilophontes brachykolos*, como la asimetría de la porción distal, el arco entepicondilar robusto y la fosa del olécranon oblicua, sin embargo, debido al escaso material de anficiónidos recuperado, es difícil aseverar que se trate de este género, por lo que de manera conservadora los elementos fueron asignados a Daphoeninae indet.

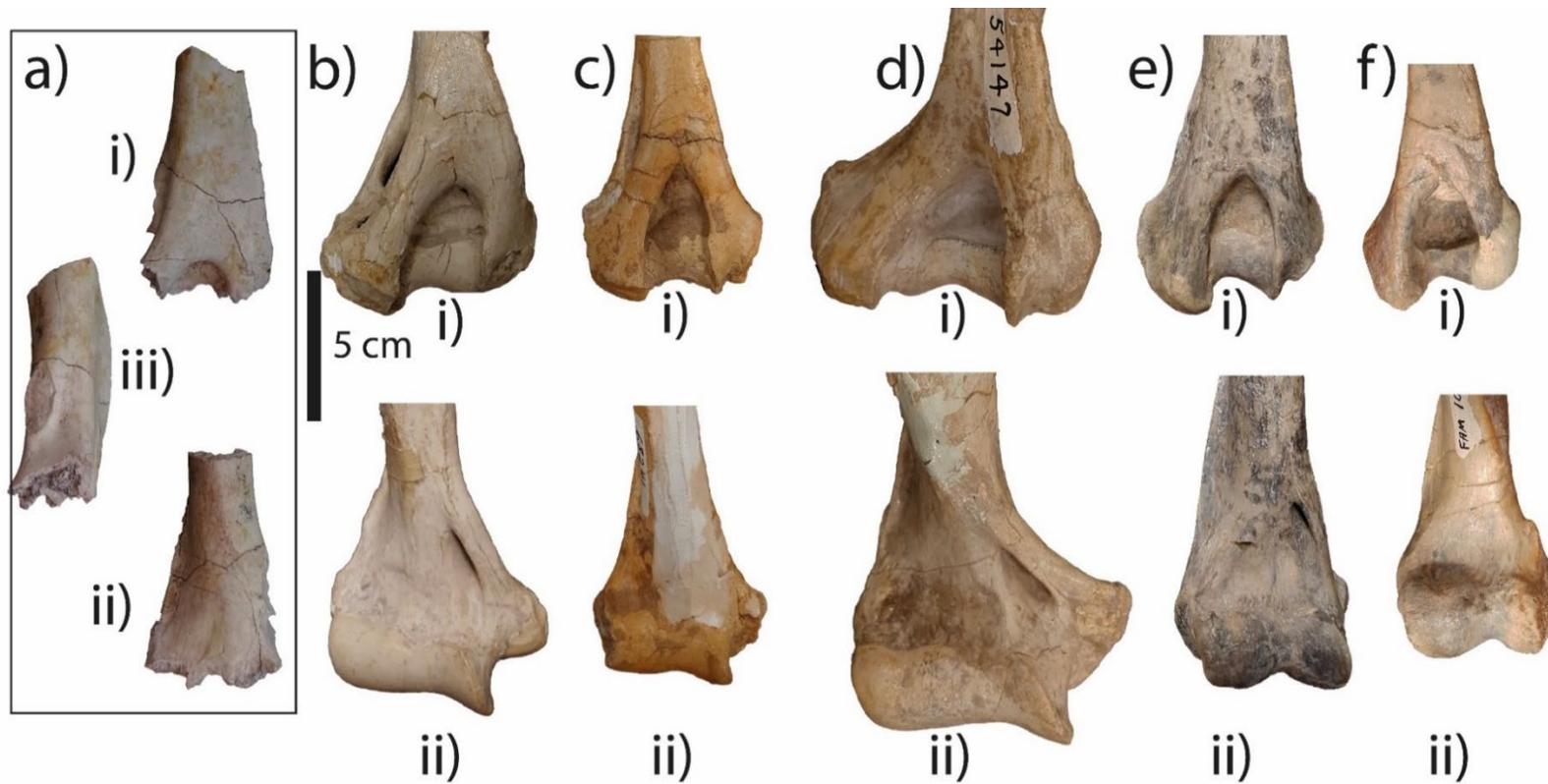


Figura 54. Húmeros de anficiónidos.

a) Daphoeninae indet., UMPE-335; b) *Adilophontes brachykolos*, FM:27568; c) *Daphoenus* sp., FM:68241; d) *Ysengrinia americana*, F:AM:54147; e) *Temnocyon* sp, FM:27562; f) *Mammacyon ferocior*, F:AM:107758. a), c), d) y f), húmeros derechos; b) y e) húmeros izquierdos en vista especular.

Actualización del conjunto faunístico

A continuación, se presenta una actualización del conjunto faunístico de la zona de estudio presentado por Jiménez-Hidalgo y Guerrero-Arenas (2015) y Jiménez-Hidalgo et al., (2018):

Clase Reptilia

Orden Testudines

Familia Testudinidae

Aff. Hadrianus sp.

Stylemys sp.

Orden Squamata

Familia Rhineuridae

Rhineura

Clase Mammalia

Orden Carnivora

Suborden Caniformia

Familia Amphicyonidae

Subfamilia Daphoeninae

Daphoeninae indet.

Subfamilia Temnocyoninae

Mammacyon sp.

Caniforme indet. sp. 1

Caniforme indet. sp. 2

Orden Rodentia

Familia Sciuridae

Sciuridae indet.

Infraorden Geomorpha

Familia Jimomyidae

Aff. Jimomys nov.

Familia Geomyidae

Gregorymys veloxikua

Subfamilia Geomyinae

Geomyino indet.

Orden Lagomorpha

Familia Leporidae

Archaeolagus sp.

Orden Artiodactyla

Familia Leptochoeridae

Leptochoerus sp.

Familia Tayassuidae

Perchoerus probus

Familia Merycoidodontidae

Oreodontoides oregonensis

Merycoidodontidae indet. 1

Merycoidodontidae indet. 2

Familia Protoceratidae

Protoceratidae indet.

Familia Camelidae

Subfamilia Nothokematinae

Nothokematinae indet.

Suborden Ruminantia

Familia Hypertragulidae

Nanotragulus sp.

Orden Perissodactyla

Familia Equidae

Subfamilia Anchiteriinae

Miohippus sp.

Anchiteriinae indet.

Superfamilia Chalicotherioidea

Familia Chalicotheriidae

Chalicotheriidae, indet.

Superfamilia Tapiroidea

Tapiroideo indet.

Familia Amynodontidae

cf. *Amynodontopsis* sp.

Familia Rhinocerotidae

Trigonias sp.

Subhyracodon sp.

Ichnofamilia Coprinisphaeridae

Fictovichnus sciuttoi

Ichnofamilia Celliformidae

Celliforma curvata

Discusión

Aspectos geológicos

Previamente en la localidad se han realizado diversos trabajos geológicos, los cuales han obtenido resultados tanto complementarios como contradictorios. Los trabajos de Jiménez-Hidalgo et al. (2015), Ferrusquía-Villafranca et al. (2016) y Rodríguez-Caballero (2019) están de acuerdo en cuanto el ambiente de depósito de la zona y el ambiente que predominaba en ésta. Los tres autores concuerdan en que la zona era una planicie de inundación con periodos de intemperismo subaéreo que permitió el desarrollo de vertebrados, evidenciados por las abundantes madrigueras; e insectos, evidenciados por la presencia de icnofósiles, mismas evidencias que fueron comprobadas durante la realización de este trabajo.

Los puntos de desacuerdo en cuanto a lo que se sabe de la localidad incluyen la edad de ésta, por un lado Ferrusquía-Villafranca et al., (2016, 2018) asignan una edad del Eoceno tardío basado en correlaciones estratigráficas y datación de una toba mediante el método ^{40}Ar - ^{39}Ar , sin embargo Rodríguez-Caballero (2019) menciona que dicha toba no fue encontrada en las coordenadas mencionadas por Ferrusquía-Villafranca y colaboradores. En una posterior datación ^{238}U - ^{236}Pb con zircones detríticos, Jiménez-Hidalgo et al., (2018) concluyen que la edad máxima de depósito es de 30 Ma, lo cual se ve reforzado con la presencia del anficiónido *Mammacyon*, el tayasúido *Perchoerus probus* y el rinoceronte *Subhyracodon*, cuya biocronología en conjunto indica una edad para el conjunto fosilífero de entre 28 a 29 Ma, lo cual es congruente con la edad máxima de depósito sedimentario.

En cuanto a la designación como una nueva formación para la zona propuesta por Ferrusquía-Villafranca et al., (2016) (Formación Yolomécatl), la evidencia aportada por Rodríguez-Caballero (2019) confirma que los estratos que componen la localidad en realidad pertenecen a la Formación Chilapa, pero representan un cambio gradual de litologías formadas de manera contemporánea bajo similares condiciones. Ferrusquía-Villafranca y colaboradores mencionan un contacto sugerido entre ambas formaciones en el Río Mixteco, sin embargo, este cambio de

litología no se pudo apreciar a ambos lados del río. Por lo que la designación como una nueva formación no se considera válida en este trabajo.

Por otro lado, las correlaciones mostradas por Rodríguez-Caballero (2019) entre las diferentes localidades estudiadas en este trabajo no se consideran precisas, debido a la sucesión tan rítmica y monótona de los estratos. Para realizar una correcta correlación en futuros trabajos será necesario considerar la inclinación de los estratos, las elevaciones del terreno y las características litológicas, además de tomar en cuenta las múltiples fallas presentes en la zona.

Aspectos paleontológicos

En todos los casos de los análisis estadísticos es importante señalar las limitaciones que se presentan siempre al trabajar con datos paleontológicos, donde los registros siempre son fragmentarios, por lo que, aunque los análisis arrojen altos o bajos porcentajes de éxito en la clasificación, es necesario analizar la naturaleza de los datos compilados antes y después de procesar los análisis para realizar interpretaciones correctas.

También es importante tomar en cuenta que la mayoría de los datos proceden de localidades norteamericanas, a varios cientos de kilómetros de la Fauna Local Iniyoo, por lo que es bastante plausible que las especies mexicanas presenten cierta variación con respecto a las norteamericanas; esto es más evidente en el caso de la muestra de tragulines, tanto en falanges como en astrágalos, donde es muy clara la diferencia de tamaño de las especies, siendo las especies mexicanas considerablemente más grandes que las norteamericanas, por lo que los análisis pueden clasificar los ejemplares mexicanos dentro del rango de tamaño de los leptomerícidos norteamericanos. En el caso del astrágalo de équido no se encontraron evidencias de diferenciación con respecto a los especímenes norteamericanos, mientras que para el material de oreodontes, el escaso material de la localidad no permitió hacer inferencias sobre diferencias significativas con las poblaciones y especies de Estados Unidos.

Otro punto a considerar es la fragmentación de la información de las localidades en Estados Unidos, donde los ejemplares de una misma localidad se encuentran distribuidos en diferentes colecciones, a las cuales no se tuvo acceso y podrían aportar información relevante para mejorar las clasificaciones cuantitativas, como es el caso de la colección de la Universidad de Florida, donde se encuentran depositados una gran cantidad de fósiles de camélidos nothokematines, mismos que han sido colectados en la F.L. Iniyoo y del cual no se obtuvieron datos osteométricos para realizar las comparaciones. Finalmente, es necesario obtener una mayor información cualitativa y cuantitativa de las especies mexicanas que hasta hace poco se han comenzado a estudiar, una vez se obtengan mayores datos, se lograrán realizar mejores inferencias y comparaciones con respecto al material de otras localidades.

Los AFD arrojaron buenos resultados en la clasificación a nivel familia, donde las claras diferencias y tamaños permiten hacer clasificaciones *a priori*. El problema sucede cuando se analizan los grupos para distinguir entre géneros, aquí los niveles de precisión son más bajos, por ejemplo, para tragulines se obtuvo una precisión del 86%, mientras que para los équidos se obtuvo una precisión del 74% ambas con validación cruzada. Al obtener el valor de TAU estos valores descienden aún más por la diferencia en el tamaño de muestra entre grupos, un problema recurrente en paleontología.

En general, los resultados se muestran prometedores para el caso de los tragulines, los cuales muestran mayor posibilidad de discriminación mediante rasgos cuantitativos, mientras que, para los astrágalos de équidos, las probabilidades de distinguir entre los dos géneros caen por debajo del 50% o la probabilidad de acertar al azar lo que se puede interpretar como que no hay diferencias significativas entre los astrágalos de *Miohippus* y *Mesohippus*.

Los resultados obtenidos mediante los métodos multivariantes son ampliamente consistentes con las clasificaciones realizadas mediante análisis morfológicos cuando se realizan a nivel de familia. Las inconsistencias e incertidumbre comienzan a aparecer en los rangos inferiores como en géneros. Estos resultados

contrastan con los estudios previos realizados por otros autores para clasificar elementos post craneales mediante métodos multivariantes (ej. DeGusta y Vrba, 2003 y Davis y McHorse, 2013). Los puntos a considerar al analizar estas diferencias son los siguientes:

Tamaño de la muestra

Davis y Calède (2012) por ejemplo utilizan una muestra de más de 200 astrágalos de antilocápridos, mientras que Davis y McHorse (2013) utilizan una muestra de más de 180 elementos, para clasificar a nivel de especie y se obtienen buenos resultados en la clasificación de camélidos miocénicos. Desafortunadamente, el tamaño de muestra disponible en las colecciones revisadas para el presente estudio no fue tan grande como se esperaba, por lo que los resultados pueden variar considerablemente al aumentar el tamaño de muestra.

Temporalidad

Comparando con los mismos estudios anteriormente mencionados (Davis y McHorse, 2013 y Davis y Calède, 2012), los autores analizaron grupos taxonómicos del Mioceno, de los cuales se tiene mayor información disponible y mayor cantidad de especímenes disponibles para crear una base de datos lo suficientemente robusta, además de tratarse de formas más derivadas, mientras que los grupos estudiados en el presente trabajo son relativamente menos conocidos o sus relaciones y clasificaciones siguen ampliamente debatidas como en el caso de los oreodontes, los cuales al tener poca claridad sobre su taxonomía, no permiten realizar clasificaciones taxonómicas precisas para elementos postcraneales a niveles por debajo del rango de familia; además, algunos grupos presentan formas más primitivas y similares entre sí como en el caso de los postcraneales de leptomerícidos e hipertragúlidos, lo cual puede dificultar una correcta clasificación.

Rangos geográficos

Mientras que otros estudios se centran en clasificar e identificar elementos post craneales procedentes de una misma localidad (Davis y Calède 2012; Davis y McHorse, 2013; DeGusta y Vrba, 2003), el presente trabajo clasificó elementos de una localidad comparando con elementos de otras localidades a más de 2,000

kilómetros de distancia, por lo que las características presentes en los organismos de la F.L. Iniyoo podrían no ser del todo similares a los de las localidades norteamericanas. Esto es fácilmente analizado, por ejemplo, al comparar los hipertragúlidos, donde los elementos de la F.L. Iniyoo son considerablemente más grandes que los norteamericanos, por lo que no se descarta que un proceso de especiación ocurriese. En este caso, el considerar como desconocidos en el FDA los elementos oaxaqueños y pretender clasificarlos acorde a las características de las especies norteamericanas podría no ser del todo correcto, ya que las funciones discriminantes creadas se basan en las características de aquellos elementos conocidos, por lo que, por tamaño, los ejemplares podrían ser clasificados erróneamente como leptomerícidos, los cuales tienen un tamaño similar a los hipertragúlidos oaxaqueños.

Tomando en cuenta estos tres factores, los resultados estadísticos presentados deben ser tomados con cautela y posteriormente reevaluados con los resultados de futuras investigaciones en la F.L. Iniyoo que permitan ampliar los tamaños de muestra y el conocimiento general de las características de las especies presentes.

Difícilmente por sí sólo el análisis estadístico sería capaz de asignar correctamente los especímenes, debido a que los métodos de medición están diseñados de manera general para ser utilizados en grupos grandes y diversos como a nivel familia, sin tomar en cuenta algunos rasgos cualitativos como quillas, protuberancias u otras estructuras que puedan presentar los elementos.

Los análisis estadísticos permitieron además corroborar algunas de estas clasificaciones. Aunque en una primera impresión pudieran parecer poco alentadoras la incapacidad de un análisis al discriminar entre grupos, trabajos previos que han encontrado la misma situación como el de Famoso (2017) con la variación dental de équidos oligocénicos; han permitido demostrar una tendencia a sobre dividir especímenes en diferentes especies, cuando en realidad se trata de un menor número de especies.

De manera similar al caso de la excesiva división en especies de los équidos, los oreodontes pasan por el mismo problema con los trabajos de Schultz y Falkenbach

(1968), quienes crearon demasiadas divisiones basados en cráneos colapsados. Estos y otros problemas pueden ser subsanados mediante el estudio combinado de elementos dentales, craneales y postcraneales, utilizando además los análisis estadísticos existentes, ellos nos permiten tener una mayor certeza de las clasificaciones cuando muestran una relevancia estadística.

Actualmente muchos estudios estadísticos de osteometría en fósiles reportan solamente los resultados en el éxito de la clasificación, sin realizar validaciones cruzadas, descartando ejemplares incompletos o sin reportar la violación de los supuestos estadísticos y el problema que puede llegar a representar. Aunque algunos autores debaten sobre la robustez de los análisis a ciertas violaciones, es importante señalarlo al momento de interpretar los resultados para evitar reportar resultados que sean “demasiado buenos para ser verdad” tal como refiere Kovarovic (2011)

Todos estos problemas, estadísticos y descriptivos podrían verse solucionados o por lo menos aminorados en un futuro cercano con el desarrollo de nuevos análisis estadísticos como el Análisis Discriminante Orientado Multimodal o el Análisis Discriminante Lineal Multimodal (De la Torre y Kanade, 2006; Zhang y Jiang, 2017), además de los recientes avances en inteligencia artificial y modelado 3D que podrían permitir evaluar de manera más objetiva las similitudes morfológicas de grandes bases de datos y realizar mejores clasificaciones.

Conclusiones

Mediante el estudio de elementos postcraneales es posible tener un panorama más amplio de las posibles especies fósiles presentes en una comunidad. El presente trabajo permitió en primer lugar identificar las características distintivas que permitirán clasificar los elementos postcraneales de las especies previamente reportadas como équidos, hipertragúlidos y camélidos. En el caso de los hipertragúlidos, aporta, además, evidencia que permite corroborar la presencia de

hipertragúlidos y cuestionar la presencia de *Leptomeryx* en las localidades de la Fauna Local Iniyoo.

En segundo lugar, permitió identificar grupos previamente no reportados por ausencia de material dental o craneal, como la presencia del Anchitheriinae indeterminado de talla considerablemente mayor que los reportados previamente como *Miohippus*, además del anficiónido de la subfamilia Daphoeninae del que hasta el momento no se ha encontrado material dental o craneal.

El uso de material poscraneal como único recurso para la asignación taxonómica es una tarea difícil, especialmente si se trata de elementos como vértebras o costillas, las cuales presentan formas muy generalizadas entre mamíferos; sin embargo, elementos como los húmeros, tibias, falanges y metacarpales aportan una mayor cantidad de información. En el caso de ungulados, la fusión o cantidad de metapodiales, por ejemplo, puede ser de gran ayuda al asignar elementos a un grupo taxonómico, como en el caso de camélidos e hipertragúlidos. La presencia y características de estructuras como el arco entepicondilar de los anficiónidos permitió una asignación a nivel de subfamilia un fragmento distal de húmero. Finalmente, incluso las dimensiones de los elementos pueden aportar evidencia para una clasificación taxonómica, tal como se demuestra con el caso de équidos oligocénicos, donde el índice largo/ancho de las falanges permiten asignar un solo elemento a un clado.

La zona de estudio se encuentra a más de 1000 km de la localidad norteamericana más cercana y aunque los géneros encontrados en Oaxaca han sido previamente reportados en otras localidades norteamericanas, los ejemplares oaxaqueños podrían representar nuevas especies, como el recientemente descrito *Gregorymys veloxikua*. De momento, lo que este trabajo permitió identificar son algunas de las características que hacen únicos a los taxones mexicanos, como el caso de los *Nanotragulus* de tallas considerablemente más grandes (entre un 50 y 80%) que los ejemplares de las colecciones norteamericanas.

La Fauna Local Iniyoo representa una oportunidad excepcional para el estudio de la fauna mexicana durante un periodo poco representado en el registro fósil de

México. Como algunos autores han comentado, algunos grupos como los miembros de la subfamilia Nothokematinae pudieron haberse originado en México, sin embargo, las escasas localidades conocidas no han permitido afirmarlo. Futuros trabajos en esta y otras localidades del Paleógeno podrían aportar evidencia de los orígenes y relaciones de estos y otros taxones.

Referencias

- Albright L. B., Woodburne, M. O., Fremd, T. J., Swisher III, C. C., MacFadden, B. J., y Scott, G. R. (2008). Revised Chronostratigraphy and Biostratigraphy of the John Day Formation (Turtle Cove and Kimberly Members), Oregon, with Implications for Updated Calibration of the Arikareean North American Land Mammal Age. *The Journal of Geology*, 116(3), 211–237. <https://doi.org/10.1086/587650>
- Albright, L. B. (1998a). New genus of tapir (Mammalia: Tapiridae) from the Arikareean (earliest Miocene) of the Texas Coastal Plain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18(1), 200–217. <https://doi.org/10.1080/02724634.1998.10011044>
- Albright, L. B. (1998b). The Arikareean Land Mammal Age in Texas and Florida: Southern extension of Great Plains faunas and Gulf Coastal Plain endemism. En *Special Paper 325: Depositional Environments, Lithostratigraphy, and Biostratigraphy of the White River and Arikaree Groups (Late Eocene to Early Miocene, North America)* (Vol. 325, pp. 167–183). Geological Society of America. <https://doi.org/10.1130/0-8137-2325-6.167>
- Albright, L. B. (1999). Ungulates of the toledo bend local fauna (late arikareean, early miocene), texas coastal plain. *Bulletin Of The Florida Museum Of Natural History*, 42(1), 1–80.
- Alvarado-Ortega, J., Barrientos-Lara, J. I., Espinosa-Arrubarrena, L., y Melgarejo-Damián, M. del P. (2015). Late Jurassic marine vertebrates from Tlaxiaco, Oaxaca State, southern Mexico. *Palaeontologia Electronica*, 17(1;24A), 1–25. <https://doi.org/10.26879/454>
- Andrews, P., y Armour-Chelu, M. (1998). Taphonomic observations on a surface bone assemblage in a temperate environment. *Bulletin de La Societe Geologique de France*, 169(3), 433–442. Consultado de <http://bsgf.geoscienceworld.org/content/169/3/433>
- Arbour, J. H., y Brown, C. M. (2014). Incomplete specimens in geometric

- morphometric analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(1), 16–26.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12128>
- Barr, W. A. (2014). Functional morphology of the bovid astragalus in relation to habitat: Controlling phylogenetic signal in ecomorphology. *Journal of Morphology*, 275(11), 1201–1216. <https://doi.org/10.1002/jmor.20279>
- Bazán-Perkins, S. D. (2005). La energía nuclear, una alternativa de sustentabilidad para resolver la demanda eléctrica en México.(Primera parte). *INGENIERÍA Investigación y Tecnología*, VI, 187–205. Consultado de <http://132.247.146.34/index.php/ingenieria/article/download/13437/12777>
- Behrensmeyer, A. K. (1978). Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology*, 4(2), 150–162. Consultado de https://www.cambridge.org/core/product/identifier/S0094837300005820/type/journal_article
- Behrensmeyer, A. k. (1991). Terrestrial vertebrate accumulation. In P. A. Allison y D. E. G. Briggs (Eds.), *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record* (Vol. 9, pp. 291–335). New York: Plenum Press.
- Brown, C. M., Arbour, J. H., y Jackson, D. A. (2012). Testing of the effect of missing data estimation and distribution in morphometric multivariate data analyses. *Systematic Biology*, 61(6), 941–954.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/sys047>
- Bustos-Moreno, M. A., y López-Palomino, I. (2011). *Formación Chilapa. Léxico estratigráfico de México*. Servicio Geológico Mexicano.
- Calvillo-Canadell, L., Cevallos-Ferriz, S. R. S., y Rico-Arce, L. (2010). Miocene Hymenaea flowers preserved in amber from Simojovel de Allende, Chiapas, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 160(3–4), 126–134.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2010.02.007>
- Clavel, J., Merceron, G., y Escarguel, G. (2014). Missing data estimation in morphometrics: How much is too much? *Systematic Biology*, 63(2), 203–218.
<https://doi.org/10.1093/sysbio/syt100>
- Cohenm, K. M., Finney, S. C., Gibbard, P. L., y Fan, J. X. (2013). Tabla cronoestratigráfica internacional, 36, 199–204. Consultado de <http://www.stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2018-08Spanish.pdf>
- Dalquest, W. W., y Mooser, O. B. (1974). Miocene vertebrates from Aguascalientes, Central Mexico. *Texas Memorial Museum, Pearce Sellards Series*, (21), 1–10.
- Davis, E. B., y Calède, J. J.-M. (2012). Extending the utility of artiodactyl postcrania for species-level identifications using multivariate morphometric analyses. *Palaeontologia Electronica*, 15(1), 1–22.
- Davis, E. B., y McHorse, B. K. (2013). A method for improved identification of postcrania from mammalian fossil assemblages: multivariate discriminant function analysis of camelid astragali. *Palaeontologia Electronica*, 16(3), 27–

42. Consultado de <http://palaeo-electronica.org/content/pdfs/356.pdf>
- De la Torre, F., y Kanade, T. (2006). Multimodal oriented discriminant analysis. *Proceedings of the 22nd International Conference on Machine Learning*, 177–184. <https://doi.org/10.1145/1102351.1102374>
- DeGusta, D., y Vrba, E. (2003). A method for inferring paleohabitats from the functional morphology of bovid astragali. *Journal of Archaeological Science*, 30(8), 1009–1022. [https://doi.org/10.1016/S0305-4403\(02\)00286-8](https://doi.org/10.1016/S0305-4403(02)00286-8)
- Durán Aguilar, R. F. (2014). *Sedimentología y geocronología de los lechos rojos del jurásico, región norte de la cuenca de Tlaxiaco, Tezoatlán, Oaxaca; correlaciones y procedencia*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Eisenmann, V., Woodburne, M. O., y Sondaar, P. Y. (1988). *Studying Fossil Horses: Collected Papers After the New York International Hipparion Conference, 1981*. (M. O. Woodburne y P. Sondaar, Eds.). Brill Archive. Consultado de <http://books.google.com/books?id=J9EUAAAAIAAJ&pgis=1>
- Erben, H. K. (1956). El Jurásico medio y el Calloviano de México. D.F.: Congreso Geológico Internacional XX.
- Famoso, N. A. (2017). Statistical analysis of dental variation in the Oligocene equid *Miohippus* (Mammalia, Perissodactyla) of Oregon, 91(5), 1060–1068. <https://doi.org/10.1017/jpa.2017.42>
- Fernández-Jalvo, Y., y Andrews, P. (2016). Atlas of taphonomic identifications. En E. Delson y J. E. Sargis (Eds.), *Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology* (pp. 1–359). Dordrecht: Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-7432-1>
- Ferrusquía-Villafranca, I. (1969). Rancho Gaitán Local Fauna, Early Chadronian, Northeastern Chihuahua. *Boletín de La Sociedad Geológica Mexicana*, 30(2), 99–138.
- Ferrusquía-Villafranca, I. (1976). Estudios geológico-paleontológicos en la Región Mixteca. Parte 1. Geología del Área Tamazulapam-Teposcolula-Yanhuitlán, Mixteca Alta, Estado de Oaxaca, México. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología*, (97), 160.
- Ferrusquía-Villafranca, I. (2006). The first Paleogene mammal record of Middle America: *Simojovelhyus pocitosense* (Helohyidae, Artiodactyla). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(4), 989–1001. [https://doi.org/10.1671/0272-4634\(2006\)26\[989:TFPMRO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1671/0272-4634(2006)26[989:TFPMRO]2.0.CO;2)
- Ferrusquía-Villafranca, I., Pérez-Crespo, V. A., Ruíz-González, J. E., Martínez-Hernández, E., y Morales-Puente, P. (2018). The diet of *Leptomeryx* sp. from the Late Eocene Yolomécatl Formation, NW Oaxaca, Sierra Madre del Sur Morphotectonic Province, SE México and its palaeoecological significance. *Geological Magazine*, 155(1), 203–208. <https://doi.org/10.1017/S0016756817000747>
- Ferrusquía-Villafranca, I., Ruiz-González, J. E., Torres-Hernández, J. R.,

- Anderson, T. H., Urrutia-Fucugauchi, J., Martínez-Hernández, E., y García-Villegas, F. (2016). Cenozoic geology of the Yolomécatl-Tlaxiaco area, Northwestern Oaxaca, Southeastern Mexico: Stratigraphy, structure and regional significance. *Journal of South American Earth Sciences*, 72, 191–226. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2016.09.005>
- Ferrusquía-Villafranca, I., Torres-Hernández, J. R., Ruiz-González, J. E., y Martínez-Hernández, E. (2018). Depositional systems of the late Eocene Yolomécatl Formation, northwestern Oaxaca, southeastern Mexico: a first approach. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 35(2), 142–157. <https://doi.org/10.22201/cgeo.20072902e.2018.2.559>
- Fries Jr., C., Hibbard, C. W., y Dunkle, D. H. (1955). Early Cenozoic vertebrates in the Red Conglomerate at Guanajuato, Mexico. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 123(7), 1–25. Consultado de https://repository.si.edu/bitstream/handle/10088/22899/SMC_123_Fries_1955_7_1-25.pdf?sequence=1&isAllowed=y
- Grant, J., Gil, A., Neme, G., Otaola, C., y García, A. (2010). Aportes de distintas técnicas osteométricas para la identificación interespecífica de camélidos sudamericanos. En M. Gutiérrez, M. De Nigris, P. Fernández, M. Giardina, A. Gil, A. Izeta, ... H. Yacobaccio (Eds.), *Zoarqueología a principios del siglo XXI: Aportes Teóricos, Metodológicos y Casos de Estudio* (pp. 17–28).
- Hair, J. F., Anderson, R. E., y Tatham, R. L. (1999). *Análisis Multivariante* (5th ed.). Prentice Hall Iberia.
- Hammer, Ø., y Harper, D. A. T. (2008). *Paleontological Data Analysis*. *Paleontological Data Analysis*. John Wiley & Sons. <https://doi.org/10.1002/9780470750711>
- Hixson, S. A. (1998). *Paleohabitat reconstruction of fossil hominoid Sites Using Moder Mammalian Community Analogs*. University Of California, Berkeley.
- Holbrook, L. T. (2001). Comparative osteology of early Tertiary tapiromorphs (Mammalia , Perissodactyla). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 132, 1–54. <https://doi.org/10.1006/Jzj1s.2000.0262>
- Hunt, R. M. (2011). Evolution of Large Carnivores During the Mid-Cenozoic of North America: The Temnocyonine Radiation (Mammalia, Amphicyonidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 358(358), 1–153. <https://doi.org/10.1206/358.1>
- Hussain, S. T. (1975). Evolutionary and Functional Anatomy of the Pelvic Limb in Fossil and Recent Equidae (Perissodactyla, Mammalia). *Anatomia, Histologia, Embryologia: Journal of Veterinary Medicine Series C*, 4(3), 193–222. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0264.1975.tb00637.x>
- INEGI, (Instituto Nacional de Estadística Geográfica e Informática). (1994). Carta Geológica. Escala 1:250,000. Oaxaca E14-9.
- Jiménez-Hidalgo, E., y Guerrero-Arenas, R. (2015). La Fauna Local Iniyoo, el primer conjunto faunístico del Paleógeno continental en el sur de Mexico y

- Norteamérica. En R. Ortiz-Escamilla (Ed.), *El pasado lejano de la Mixteca* (pp. 15–24). Universidad Tecnológica de la Mixteca.
- Jiménez-Hidalgo, E., Guerrero-Arenas, R., y Smith, K. T. (2017, March 13). *Gregorymys veloxikua*, The Oldest Pocket Gopher (Rodentia: Geomyidae), and The Early Diversification of Geomyoidea. *Journal of Mammalian Evolution*, pp. 1–13. <https://doi.org/10.1007/s10914-017-9383-z>
- Jiménez-Hidalgo, E., Lander, E. B., y Guerrero-Arenas, R. (2017). First record of the oreodont *Oreodontoides* (Mammalia: Artiodactyla: Merycoidodontidae) in the Mexican Paleogene. Reunión Annual 2017 Unión Geofísica Mexicana, Libro de Resúmenes, p. 123.
- Jiménez-Hidalgo, E., Lander, E. B., y Guerrero-Arenas, R. (2018). A revised (Early Arikareean) age for the late paleogene Iniyoo local fauna of Oaxaca state, southern México. *1st Paleontological Virtual Congress. 1st Paleontological Virtual Congress*, December 1th-15th, 2018. Book of Abstracts, p. 92.
- Jiménez-Hidalgo, E., Smith, K. T., Guerrero-Arenas, R., y Alvarado-Ortega, J. (2015). The first Late Eocene continental faunal assemblage from tropical North America. *Journal of South American Earth Sciences*, 57(1), 39–48. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2014.12.001>
- Klein, R. G., Franciscus, R. G., y Steele, T. E. (2010). Morphometric identification of bovid metapodials to genus and implications for taxon-free habitat reconstruction. *Journal of Archaeological Science*, 37(2), 389–401. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2009.10.001>
- Kovarovic, K. M., Aiello, L. C., Cardini, A., y Lockwood, C. A. (2011). Discriminant function analyses in archaeology: Are classification rates too good to be true? *Journal of Archaeological Science*, 38(11), 3006–3018. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2011.06.028>
- Kovarovic, K. M., y Andrews, P. (2007). Bovid postcranial ecomorphological survey of the Laetoli paleoenvironment. *Journal of Human Evolution*, 52(6), 663–680. <https://doi.org/10.1016/j.jhevol.2007.01.001>
- Kuhn, M. (2019). Package “caret.” Consultado de <https://cran.r-project.org/web/packages/caret/caret.pdf>
- Lander, E. B. (1977). *A review of the oreodonta (mammalia , artiodactyla) , parts i , ii and iii*. University of California, Berkeley.
- Lander, E. B. (1998). Oreodontoidea. En C. M. Janis, K. M. Scott, y L. L. Jacobs (Eds.), *Evolution of Tertiary Mammals of North America* (Vol. 1, pp. 402–420). Cambridge University Press.
- Little, R. J. A. (1988). A test of missing completely at random for multivariate data with missing values. *Journal of the American Statistical Association*, 83(404), 1198–1202. <https://doi.org/10.1080/01621459.1988.10478722>
- López-Ticha, D. (1985). Revisión de la estratigrafía y potencial petrolero de la cuenca de Tlaxiaco. *Boletín de La Asociación Mexicana de Geólogos*

Petroleros, 37(1), 49–92.

- Louys, J., Montanari, S., Plummer, T., Hertel, F., y Bishop, L. C. (2013). Evolutionary Divergence and Convergence in Shape and Size Within African Antelope Proximal Phalanges. *Journal of Mammalian Evolution*, 20(3), 239–248. <https://doi.org/10.1007/s10914-012-9211-4>
- MacFadden, B. J., Bloch, J. I., Evans, H., Foster, D. A., Morgan, G. S., Rincon, A., y Wood, A. R. (2014). Temporal Calibration and Biochronology of the Centenario Fauna, Early Miocene of Panama. *The Journal of Geology*, 122(2), 113–135. <https://doi.org/10.1086/675244>
- Martiny, B., Martínez-Serrano, R. G., Morán-Zenteno, D. J., Macías-Romo, C., y Ayuso, R. A. (2000). Stratigraphy, geochemistry and tectonic significance of the Oligocene magmatic rocks of western Oaxaca, southern Mexico. *Tectonophysics*, 318(1–4), 71–98. [https://doi.org/10.1016/S0040-1951\(99\)00307-8](https://doi.org/10.1016/S0040-1951(99)00307-8)
- McGarigal, K., Stafford, S., y Cushman, S. (2000). *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. *Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research*. New York, NY: Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1288-1>
- Mchorse, B. K., Davis, E. B., Scott, E., y Jenkins, D. L. (2016). What species of horse was coeval with North America's earliest humans in the Paisley Caves? *Journal of Vertebrate Paleontology*, 36(6). <https://doi.org/10.1080/02724634.2016.1214595>
- Novacek, M. J., Ferrusquía-Villafranca, I., Flynn, J. J., Wyss, A. R., y Norell, M. (1991). Wasatchian (Early Eocene) Mammals and Other Vertebrates From Baja California, Mexico: the Lomas Las Tetras De Cabra Fauna. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 208(208), 1. Consultado de <http://hdl.handle.net/2246/903>
- O'Sullivan, J. A. (2008). Evolution of the Proximal Third Phalanx in Oligocene-Miocene Equids, and the Utility of Phalangeal Indices in Phylogeny Reconstruction. En *Mammalian Evolutionary Morphology* (pp. 159–165). Dordrecht: Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6997-0_8
- Ogino, S., Takai, M., Nakaya, H., y Hongo, H. (2009). Artiodactyl specimens from the Udungu fauna. *Asian Paleoprimateology*, 5, 105–129.
- Osborn, H. F. (1918). Equidae of the oligocene, miocene and pliocene of North America, iconographic type revision. *Memoirs of the American Museum of Natural History*, 2(1).
- Padilla, Ricardo Jose. (2007). Evolución geológica del sureste mexicano desde el Mesozoico al presente en el contexto regional del Golfo de México. *Boletín de La Sociedad Geológica Mexicana*, LIX(1), 19–42.
- Prothero, D. R. (2005). TERTIARY TO PRESENT | Oligocene. In *Encyclopedia of Geology* (pp. 472–478). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B0-12-369396->

- Rincon, A. F., Bloch, J. I., Macfadden, B. J., y Jaramillo, C. A. (2015). New early Miocene protoceratids (Mammalia , Artiodactyla) from Panama. *Journal of Vertebrate Paleontology*. <https://doi.org/10.1080/02724634.2015.970688>
- Rincon, A. F., Bloch, J. I., Suarez, C., MacFadden, B. J., y Jaramillo, C. A. (2012). New floridatragulines (Mammalia, Camelidae) from the early Miocene Las Cascadas Formation, Panama. *Journal of Vertebrate Paleontology*. <https://doi.org/10.1080/02724634.2012.635736>
- Ripley, B., Venables, B., Bates, D. M., Hornik, K., y Firth, D. (2015). Support Functions and Datasets for Venables and Ripley's MASS. *R Package "MASS" Version 7.2-45*. <https://doi.org/10.1172/JCI45817DS1>
- Rodríguez-Caballero, N. W. (2019). *Interpretación paleoambiental y tafonomía en yacimientos fosilíferos paleógenos del noroeste de Oaxaca, México*. Universidad Michoacana De San Nicolás De Hidalgo.
- Rueda-Gaxiola, J., De Anda-García, M., y Pérez-Silva, B. (2007). Estudio petrológico del Grupo Consuelo (sensu Jiménez Rentería) en Rosario Nuevo, Municipio de Tezoatlán, Oaxaca (Resultados preliminares). *Geos*, 27(1), 54.
- Salas, G. P. (1949). Bosquejo geológico de la cuenca sedimentaria de Oaxaca. *Boletín de La Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 1(2), 79–56.
- Santamaría-Díaz, A., Alaniz-Álvarez, S. A., y Nieto-Samaniego, Á. F. (2008). Cenozoic deformations in the Caltepec fault cover, Tamazulapam region, southern Mexico | Deformaciones cenozoicas en la cobertura de la falla Caltepec en la región de Tamazulapam, sur de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 25(3), 494–516.
- SAS Institute Inc. (2015). JMP Pro. SAS Institute Inc.
- SAS Institute Inc. (2019). Discriminant Methods. Consultado el 17 de abril de 2019, de <https://www.jmp.com/support/help/14-2/discriminant-methods.shtml>
- Schultz, C. B., y Falkenbach, C. H. (1968). The phylogeny of the oreodonts. *Bulletin American Museum of Natural History*, 60(8), 27–30.
- Scott, W. B., y Jepsen, G. L. (1940). The Mammalian Fauna of the White River Oligocene: Part IV. Artiodactyla. *Transactions of the American Philosophical Society*, 28(4), 363–746. Consultado de <http://www.jstor.org/stable/1005504> .
- SGM, (Servicio Geológico Mexicano). (2000). Carta geológica-minera, Oaxaca. E14-9. Escala 1:250,000.
- Spaulding, M., y Flynn, J. J. (2012). Phylogeny of the Carnivoramorpha: The impact of postcranial characters. *Journal of Systematic Palaeontology*, 10(4), 653–677. <https://doi.org/10.1080/14772019.2011.630681>
- Stevens, M. S. (1977). Further study of Castolon Local Fauna (early miocene) Big Bend National Park, Texas. *Pearce-Sellards Series, Texas Memorial Museum*, (28).

- Stevens, M. S., y Stevens, J. B. (1996). Merycoidodontinae and Miniochoerinae. In Donald R. Prothero y R. J. Emry (Eds.), *The terrestrial Eocene-Oligocene transition in North America* (pp. 498–573). Cambridge: Cambridge University Press.
- Stevens, M. S., y Stevens, J. B. (2007). Family merycoidodontidae. In Donald R. Prothero y S. E. Foss (Eds.), *The Evolution of Artiodactyls* (pp. 157–168). Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press.
- Strauss, R. E., Atanassov, M. N., y Alves de Oliveira, J. (2003). Evaluation of the principal- component and expectation- maximization methods for estimating missing data in morphometric studies. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(2), 284–296.
- Tabachnick, B. G., y Fidell, L. S. (2013). *Using multivariate statistics* (6th Ed.). Pearson Education.
- Vislobokova, I. A. (2001). Evolution and classification of Tragulina (Ruminantia, Artiodactyla). *Paleontological Journal*, 35, Suppl. 2, pp. S69–S145.
- Woodburne, Michael O. (2004). Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America. *Columbia University Press*, 400 p.
<https://doi.org/10.7312/wood13040>
- Zhang, Y., y Jiang, Y. (2017). Multimodal Linear Discriminant Analysis via Structural Sparsity, 3448–3454.

Anexo

Tabla 15. Puntuaciones discriminantes para astrágalos de artiodáctilos

ID	REAL	DISTANCIA AL CUADRADO (REAL)	PROB (REAL)	-LOG (PROB)	PREDICHO	PROB (ESPERADO)	OTROS
FM:145860	Leptomerycidae	3.65472	0.4805	0.733	* Hypertragulidae	0.5195	
FM:145857	Leptomerycidae	5.40505	0.9236	0.079	Leptomerycidae	0.9236	
FM:145856(1)	Leptomerycidae	8.97782	0.9368	0.065	Leptomerycidae	0.9368	
FM:145856(2)	Leptomerycidae	11.41159	0.9826	0.018	Leptomerycidae	0.9826	
FM:145858(1)	Leptomerycidae	2.60374	0.6507	0.43	Leptomerycidae	0.6507	Hypertragulidae 0.35
FM:145858(2)	Leptomerycidae	4.19149	0.3737	0.984	* Hypertragulidae	0.6263	
FM:145861	Leptomerycidae	2.84811	0.79	0.236	Leptomerycidae	0.79	Hypertragulidae 0.21
FM:145882	Camelidae	22.11908	1	0	Camelidae	1	
FM:145880	Camelidae	6.71193	1	0	Camelidae	1	
FM:145879	Camelidae	4.49179	1	0	Camelidae	1	
FM:145881	Camelidae	12.04638	1	0	Camelidae	1	
FM:145850	Leptomerycidae	5.46761	0.9411	0.061	Leptomerycidae	0.9411	
F:AM53808-A	Hypertragulidae	2.16348	0.6592	0.417	Hypertragulidae	0.6592	Leptomerycidae 0.34
F:AM53826	Hypertragulidae	0.86864	0.6904	0.371	Hypertragulidae	0.6904	Leptomerycidae 0.31
F:AM72138	Merycoidodontidae	19.30232	1	0	Merycoidodontidae	1	
F:AM72286	Merycoidodontidae	26.03003	1	0	Merycoidodontidae	1	
FM:31524	Hypertragulidae	3.47905	0.8705	0.139	Hypertragulidae	0.8705	Leptomerycidae 0.13
FM:36451	Camelidae	10.58688	1	0	Camelidae	1	
FM:36647(1)	Camelidae	30.64616	1	0	Camelidae	1	
FM:36747(2)	Camelidae	11.95532	1	0	Camelidae	1	
FM:36798	Camelidae	27.83843	1	0	Camelidae	1	
FM:41942	Camelidae	13.70443	1	0	Camelidae	1	
FM:47087	Camelidae	20.0026	1	0	Camelidae	1	
FM:47091	Camelidae	10.89664	1	0	Camelidae	1	
FM:47108	Camelidae	9.58984	1	0	Camelidae	1	
FM:47123	Camelidae	8.78502	0.9998	0	Camelidae	0.9998	

FM:47127	Camelidae	15.80788	0.9443	0.057	Camelidae	0.9443	
FM:47130	Camelidae	5.66376	1	0	Camelidae	1	
FM:47134-A	Camelidae	5.03998	0.9999	0	Camelidae	0.9999	
FM:47137-A	Camelidae	6.31845	1	0	Camelidae	1	
FM:4742A	Camelidae	15.96463	1	0	Camelidae	1	
FM:632	Camelidae	23.29078	0.9999	0	Camelidae	0.9999	
FM:6520	Camelidae	13.55632	1	0	Camelidae	1	
FM:6834	Leptomerycidae	5.54649	0.6589	0.417	Leptomerycidae	0.6589	Hypertragulidae 0.34
FM:6835	Leptomerycidae	4.14254	0.6616	0.413	Leptomerycidae	0.6616	Hypertragulidae 0.34
FM:6836	Leptomerycidae	4.24599	0.4177	0.873	* Hypertragulidae	0.5823	
FM:6837	Leptomerycidae	5.70082	0.2882	1.244	* Hypertragulidae	0.7118	
FM:6838	Leptomerycidae	4.4999	0.3636	1.012	* Hypertragulidae	0.6364	
FM:7513	Merycoidodontidae	11.55732	1	0	Merycoidodontidae	1	
FM:83074	Hypertragulidae	13.20466	0.5335	0.628	Hypertragulidae	0.5335	Leptomerycidae 0.47
FM:94206	Hypertragulidae	7.9444	0.4917	0.71	* Leptomerycidae	0.5083	
FM:145878	Camelidae	15.82654	1	0	Camelidae	1	
FM:145877	Camelidae	8.73818	1	0	Camelidae	1	
FM:145851	Leptomerycidae	5.87715	0.8409	0.173	Leptomerycidae	0.8409	Hypertragulidae 0.16
FM:145853	Leptomerycidae	1.69574	0.7482	0.29	Leptomerycidae	0.7482	Hypertragulidae 0.25
FM:145855	Leptomerycidae	4.40997	0.3265	1.119	* Hypertragulidae	0.6735	
FM:145862	Merycoidodontidae	10.58725	1	0	Merycoidodontidae	1	
FM:145884	Camelidae	10.69044	1	0	Camelidae	1	
FM:145863(1)	Merycoidodontidae	10.88215	1	0	Merycoidodontidae	1	
FM:145863(2)	Merycoidodontidae	15.55391	1	0	Merycoidodontidae	1	
FM:145863	Merycoidodontidae	20.72836	1	0	Merycoidodontidae	1	
FM:145885	Camelidae	11.2268	1	0	Camelidae	1	
FM:145883(1)	Camelidae	20.63664	1	0	Camelidae	1	
FM:145883(2)	Camelidae	5.40795	1	0	Camelidae	1	
FM:145886	Camelidae	10.83543	1	0	Camelidae	1	
FM:145859(1)	Hypertragulidae	2.34266	0.8369	0.178	Hypertragulidae	0.8369	Leptomerycidae 0.16
FM:145859(2)	Hypertragulidae	4.87126	0.495	0.703	* Leptomerycidae	0.505	
FM:145859(3)	Hypertragulidae	5.42751	0.9148	0.089	Hypertragulidae	0.9148	
UMPE-039		.	.	.	- Camelidae	1	
UMPE-040		.	.	.	- Camelidae	1	
UMPE-138		.	.	.	- Leptomerycidae	0.7875	Camelidae 0.16
UMPE-418		.	.	.	- Camelidae	1	

UMPE-721	.	.	.	- Camelidae	0.6848	Hypertragulidae 0.22
UMPE-724	.	.	.	- Leptomerycidae	0.8489	Hypertragulidae 0.15
UMPE-725	.	.	.	- Camelidae	1	
UMPE-726	.	.	.	- Leptomerycidae	0.4911	Hypertragulidae 0.47
UMPE-730	.	.	.	- Leptomerycidae	0.8219	Hypertragulidae 0.15
UMPE-733	.	.	.	- Hypertragulidae	0.6206	Leptomerycidae 0.38
UMPE-738	.	.	.	- Camelidae	1	
UMPE-741	.	.	.	- Hypertragulidae	0.9147	
UMPE-745	.	.	.	- Merycoidodontidae	1	
UMPE-750	.	.	.	- Leptomerycidae	0.9015	
UMPE-751	.	.	.	- Leptomerycidae	0.9072	

Tabla 16. Puntuaciones discriminantes para falanges de artiodáctilos

ID	REAL	DISTANCIA AL CUADRADO (REAL)	PROB (REAL)	-LOG (PROB)	PREDICHO	PROB (ESPERADO)	OTROS
FM:14218(1)	Merycoidodontidae	7.64173	0.9761	0.024	Merycoidodontidae	0.9761	
FM:14218(2)	Merycoidodontidae	5.91282	0.9621	0.039	Merycoidodontidae	0.9621	
FM:14218(3)	Merycoidodontidae	23.44776	0.9999	0	Merycoidodontidae	0.9999	
FM:14218(4)	Merycoidodontidae	10.07744	0.9916	0.008	Merycoidodontidae	0.9916	
FM:14218(5)	Merycoidodontidae	8.50118	0.982	0.018	Merycoidodontidae	0.982	
FM:36635(1)	Camelidae	26.91763	1	0	Camelidae	1	
FM:36635(2)	Camelidae	25.21453	1	0	Camelidae	1	
FM:36823	Camelidae	9.0655	0.9975	0.002	Camelidae	0.9975	
FM:39435(1)	Camelidae	8.83377	0.9962	0.004	Camelidae	0.9962	
FM:39435(2)	Camelidae	7.09019	0.9999	0	Camelidae	0.9999	
FM:39435(3)	Camelidae	5.58619	0.9999	0	Camelidae	0.9999	
FM:39435(4)	Camelidae	5.322	0.9999	0	Camelidae	0.9999	
FM:41695	Camelidae	13.62624	0.9901	0.01	Camelidae	0.9901	
FM:41942(1)	Camelidae	27.72454	1	0	Camelidae	1	

FM:41942(2)	Camelidae	23.70401	1	0	Camelidae	1	
FM:41942(3)	Camelidae	17.57417	1	0	Camelidae	1	
FM:41955(1)	Camelidae	10.12649	1	0	Camelidae	1	
FM:41955(2)	Camelidae	7.64956	1	0	Camelidae	1	
FM:41955(3)	Camelidae	21.47182	1	0	Camelidae	1	
FM:43288(1)	Merycoidodontidae	6.34281	0.9569	0.044	Merycoidodontidae	0.9569	
FM:43288(2)	Merycoidodontidae	6.34443	0.9922	0.008	Merycoidodontidae	0.9922	
FM:43288(3)	Merycoidodontidae	3.2261	0.9589	0.042	Merycoidodontidae	0.9589	
FM:43288(4)	Merycoidodontidae	9.36579	0.6624	0.412	Merycoidodontidae	0.6624	Leptomerycidae 0.33
FM:43722(1)	Merycoidodontidae	8.98602	0.9989	0.001	Merycoidodontidae	0.9989	
FM:43722(2)	Merycoidodontidae	9.48662	0.969	0.031	Merycoidodontidae	0.969	
FM:43722(3)	Merycoidodontidae	11.70978	0.3983	0.921	*	Leptomerycidae	0.4461 Camelidae 0.16
FM:43722(4)	Merycoidodontidae	13.37842	0.4535	0.791	*	Leptomerycidae	0.4835
FM:43722(5)	Merycoidodontidae	15.61036	0.0624	2.775	*	Leptomerycidae	0.686 Hypertragulidae 0.25
FM:47087(1)	Camelidae	9.45578	0.9999	0	Camelidae	0.9999	
FM:47087(2)	Camelidae	11.95612	1	0	Camelidae	1	
FM:47130(1)	Camelidae	12.49322	0.9995	0.001	Camelidae	0.9995	
FM:47130(2)	Camelidae	11.04777	0.9318	0.071	Camelidae	0.9318	
FM:47130(3)	Camelidae	7.17531	0.9865	0.014	Camelidae	0.9865	
FM:47130(4)	Camelidae	7.44794	0.9999	0	Camelidae	0.9999	
FM:7513	Merycoidodontidae	14.7418	0.3151	1.155	*	Leptomerycidae	0.6844
FM:9466(1)	Merycoidodontidae	8.19708	1	0	Merycoidodontidae	1	
FM:9466(2)	Merycoidodontidae	10.41802	1	0	Merycoidodontidae	1	
FM:9466(3)	Merycoidodontidae	11.15634	1	0	Merycoidodontidae	1	
FM:9466(4)	Merycoidodontidae	9.14034	1	0	Merycoidodontidae	1	
FM:9466(5)	Merycoidodontidae	9.82872	1	0	Merycoidodontidae	1	
FM:9466(6)	Merycoidodontidae	6.05835	0.9991	0.001	Merycoidodontidae	0.9991	
FM:9466(7)	Merycoidodontidae	5.92695	1	0	Merycoidodontidae	1	
FM:9466(8)	Merycoidodontidae	6.00765	0.9999	0	Merycoidodontidae	0.9999	

FM:9466(9)	Merycoidodontidae	9.20963	0.9998	0	Merycoidodontidae	0.9998
FM:9467(1)	Merycoidodontidae	7.39265	1	0	Merycoidodontidae	1
FM:9467(2)	Merycoidodontidae	6.05385	0.9999	0	Merycoidodontidae	0.9999
FM:9467(3)	Merycoidodontidae	15.80247	0.9992	0.001	Merycoidodontidae	0.9992
FM:9467(4)	Merycoidodontidae	8.04201	1	0	Merycoidodontidae	1
FM:9467(5)	Merycoidodontidae	10.9836	1	0	Merycoidodontidae	1
FM:9467(6)	Merycoidodontidae	8.93867	0.9999	0	Merycoidodontidae	0.9999
FM:9467(7)	Merycoidodontidae	5.98945	0.9995	0.001	Merycoidodontidae	0.9995
FM:9467(8)	Merycoidodontidae	9.79475	1	0	Merycoidodontidae	1
FM:9467(9)	Merycoidodontidae	8.31331	0.9999	0	Merycoidodontidae	0.9999
FM:9467(10)	Merycoidodontidae	11.47912	1	0	Merycoidodontidae	1
FM:9467(11)	Merycoidodontidae	7.78098	1	0	Merycoidodontidae	1
FM:53802-H	Hypertragulidae	1.0881	0.9691	0.031	Hypertragulidae	0.9691
FM:53803-A	Hypertragulidae	1.28583	0.9045	0.1	Hypertragulidae	0.9045
FM:53803-A	Hypertragulidae	1.56176	0.9295	0.073	Hypertragulidae	0.9295
FM:53803-H	Hypertragulidae	0.52365	0.8627	0.148	Hypertragulidae	0.8627 Leptomerycidae 0.14
FM:53808-A	Hypertragulidae	1.65564	0.9854	0.015	Hypertragulidae	0.9854
FM:53825	Hypertragulidae	1.05965	0.8407	0.174	Hypertragulidae	0.8407 Leptomerycidae 0.16
FM:9013	Hypertragulidae	3.26935	0.737	0.305	Hypertragulidae	0.737 Leptomerycidae 0.26
FM:145851(1)	Leptomerycidae	1.74229	0.9762	0.024	Leptomerycidae	0.9762
FM:145851(2)	Leptomerycidae	2.3891	0.983	0.017	Leptomerycidae	0.983
FM:145851(3)	Leptomerycidae	4.5609	0.6941	0.365	Leptomerycidae	0.6941 Hypertragulidae 0.30
FM:145851(4)	Leptomerycidae	3.91099	0.6573	0.42	Leptomerycidae	0.6573 Hypertragulidae 0.34
FM:145852(1)	Leptomerycidae	1.89091	0.8899	0.117	Leptomerycidae	0.8899 Hypertragulidae 0.11
FM:145852(2)	Leptomerycidae	7.74652	0.8035	0.219	Leptomerycidae	0.8035 Hypertragulidae 0.20
FM:145852(3)	Leptomerycidae	9.47422	0.6397	0.447	Leptomerycidae	0.6397 Hypertragulidae 0.36
FM:145854	Leptomerycidae	44.45914	0.9908	0.009	Leptomerycidae	0.9908
FM:145888(1)	Camelidae	4.75946	1	0	Camelidae	1
FM:145888(2)	Camelidae	3.79359	0.9999	0	Camelidae	0.9999

FM:145888(3)	Camelidae	5.3522	1	0	Camelidae	1
FM:145890	Camelidae	2.92247	0.9998	0	Camelidae	0.9998
FM:145889	Camelidae	8.69228	0.9999	0	Camelidae	0.9999
FM:145891	Camelidae	9.05328	1	0	Camelidae	1
FM:145883	Camelidae	10.39314	0.9933	0.007	Camelidae	0.9933
FM:145885	Camelidae	15.12032	0.9993	0.001	Camelidae	0.9993
FM:145859	Hypertragulidae	2.52542	0.9936	0.006	Hypertragulidae	0.9936
UMPE-093	.	.	.	-	Leptomerycidae	0.8378 Merycoidodontidae 0.13
UMPE-421	.	.	.	-	Camelidae	0.9999
UMPE-719	.	.	.	-	Merycoidodontidae	1
UMPE-739	.	.	.	-	Hypertragulidae	0.6139 Leptomerycidae 0.39
UMPE-748	.	.	.	-	Leptomerycidae	0.8371 Hypertragulidae 0.16
UMPE-754	.	.	.	-	Hypertragulidae	0.9266

Tabla 17. Puntaciones discriminantes para astrágalos de équidos

ID	Real	Distancia al cuadrado (real)	Prob (real)	-Log (Prob)	Predicho	Prob (esperado)	Otros
FM:145875	Meshippus	10.40098	0.918	0.086	Meshippus	0.918	
FM:145864	Meshippus	8.01565	0.1462	1.923	* Miohippus	0.8538	
FM:145865	Meshippus	5.37137	0.6535	0.425	Meshippus	0.6535	Miohippus 0.35
FM:145869(1)	Meshippus	4.08642	0.4125	0.886	* Miohippus	0.5875	
FM:145869(2)	Meshippus	9.4995	0.9738	0.027	Meshippus	0.9738	
FM:145866(1)	Meshippus	7.89473	0.7872	0.239	Meshippus	0.7872	Miohippus 0.21
FM:145866(2)	Meshippus	5.07652	0.7769	0.252	Meshippus	0.7769	Miohippus 0.22

FM:145870	Mesohippus	5.37841	0.7925	0.233	Mesohippus	0.7925	Miohippus 0.21
F:AM42943c	Miohippus	5.28621	0.3478	1.056 *	Mesohippus	0.6522	
F:AM74064	Miohippus	4.1411	0.7715	0.259	Miohippus	0.7715	Mesohippus 0.23
F:AM116412	Miohippus	8.92933	0.2159	1.533 *	Mesohippus	0.7841	
F:AM12920	Miohippus	9.28604	0.9872	0.013	Miohippus	0.9872	
F:AM74078	Miohippus	8.07418	0.6774	0.389	Miohippus	0.6774	Mesohippus 0.32
F:AM1786	Miohippus	2.88451	0.9403	0.062	Miohippus	0.9403	
F:AM1786	Miohippus	3.01898	0.9243	0.079	Miohippus	0.9243	
F:AM74067(1)	Miohippus	3.28078	0.9157	0.088	Miohippus	0.9157	
F:AM74067(2)	Miohippus	1.88883	0.7366	0.306	Miohippus	0.7366	Mesohippus 0.26
FM:6307	Mesohippus	12.38475	0.2599	1.348 *	Miohippus	0.7401	
FM:8801	Mesohippus	7.11176	0.9278	0.075	Mesohippus	0.9278	
FM:8801	Mesohippus	8.42509	0.4907	0.712 *	Miohippus	0.5093	
FM:145868	Mesohippus	8.4968	0.8103	0.21	Mesohippus	0.8103	Miohippus 0.19
FM:145867	Mesohippus	5.94477	0.9801	0.02	Mesohippus	0.9801	
FM:145871	Mesohippus	2.56816	0.8603	0.15	Mesohippus	0.8603	Miohippus 0.14
FM:145873	Mesohippus	9.10324	0.8719	0.137	Mesohippus	0.8719	Miohippus 0.13
FM:145872	Mesohippus	5.42098	0.9884	0.012	Mesohippus	0.9884	
FM:145874	Mesohippus	6.03091	0.7728	0.258	Mesohippus	0.7728	Miohippus 0.23
UMPE-723					Mesohippus	0.6833	Miohippus 0.32