



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

**RECAMBIO DE ESPECIES DE AVES DE LAS CUENCAS CHAPALA-ZACOALCO,
JALISCO, DEL PLEISTOCENO TARDÍO AL RECIENTE**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
JUAN MIGUEL RAMÍREZ CASTRO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
INAH, CIUDAD DE MÉXICO
DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

MÉXICO, CD. MX., SEPTIEMBRE, 2019



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.

OFICIO CPCB/774/2019

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Ecología, Manejo Integral de Ecosistemas, Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 13 de mayo de 2019, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **RAMÍREZ CASTRO JUAN MIGUEL** con número de cuenta **515015452** con la tesis titulada "**Recambio de especies de aves de las cuencas Chapala-Zacoalco, Jalisco, del Pleistoceno tardío al reciente**", realizada bajo la dirección del **DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES**:

Presidente: DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
Vocal: DRA. KATHERINE RENTON
Secretario: DR. JOAQUÍN ARROYO CABRALES
Suplente: DRA. MARÍA PATRICIA VELASCO DE LEÓN
Suplente: DR. EDUARDO CORONA MARTÍNEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 25 de junio de 2019.



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas y el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México por brindarme la oportunidad y el apoyo para realizar mis estudios de maestría. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por concederme la beca que, sin ella, no hubiera sido posible llevar a cabo mi proyecto de tesis. Al Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH) por concebir el permiso para el préstamo y transporte del material fósil de aves del Museo de Paleontología de Guadalajara.

Al Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales por aceptarme como su alumno, por su dedicación y paciencia para orientarme en el camino de la investigación, y por empujarme más allá de mis límites para convertirme en una mejor persona y profesionalista. A mi comité tutor integrado por la Dra. Marisol Montellano Ballesteros y el Dr. Joaquín Arroyo Cabrales que, con su apoyo y atinadas observaciones, contribuyeron a mejorar el proyecto.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Agradezco al jurado de examen de grado integrado por el Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza, la Dra. Katherine Renton, el Dr. Joaquín Arroyo Cabrales, la Dra. María Patricia Velasco de León y el Dr. Eduardo Corona Martínez, por sus valiosos comentarios que permitieron pulir este trabajo de tesis.

Al Biol. Ricardo Hernán Aguilar Alonso por concederme la oportunidad de realizar mis prácticas profesionales en el Museo de Paleontología de Guadalajara “Federico A. Solórzano Barreto” y de esa manera despertar en mí la pasión por la Paleobiología. También, por ofrecerme su amistad y guiarme en mis primeros pasos como investigador de la fauna del pasado. De igual manera agradezco al Biol. Ricardo H. Aguilar por su accesibilidad en el préstamo y revisión del material fósil de aves del Museo de Paleontología de Guadalajara, que, sin el mismo no hubiera sido posible llevar a cabo el proyecto. A la Dra. Patricia Escalante Pliego y al M. en C. Marco Antonio Gurrola Hidalgo quienes me permitieron revisar el material osteológico de la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología, UNAM, con fines comparativos, así como su asesoría en la ecología y taxonomía de las aves siempre que fue necesario. Al Dr. Joaquín Arroyo Cabrales y al equipo del Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticúl Álvarez Solórzano” del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH) por ofrecer su apoyo y facilitar el material osteológico de aves para así lograr una identificación más precisa de los restos fósiles utilizados en este estudio. Al Dr. Adolfo Gerardo Navarro Sigüenza por su asesoría en la reciente reclasificación taxonómica del grupo de las aves. Al Dr. Omar Hernández Ordóñez por su orientación en los conceptos y análisis de ecología de comunidades. A todo el equipo de investigadores del Museo de Paleontología de Guadalajara por ofrecer siempre su apoyo y esclarecimiento sobre la naturaleza del material fósil de aves ahí alojado.

Agradezco a mis amigos y compañeros, tanto de la licenciatura como de la maestría, y todos aquellos que llevan años de amistad conmigo, por brindarme siempre su apoyo y motivación para seguir adelante. Si no fuera por ellos, yo no me encontraría donde estoy ahora, ni hubiera llegado así de lejos; también, por cambiar mi perspectiva de lo que una verdadera amistad significa y estar ahí en los buenos y malos momentos, cuando sentía que ya no podía más y siempre me levantaban para continuar. Los estimo como no tienen idea, y las palabras no son suficientes para expresar lo mucho que los aprecio.

Finalmente, y no por ello menos importante, a toda mi familia, mis padres Fernando Ramírez Huerta y Felicitas Castro Sandoval, quienes siempre han estado ahí apoyándome y motivándome a lo largo de este camino llamado vida. Porque a ellos les debo todo lo que soy y todo en lo que me he convertido. A mis hermanos, Juan Fernando Ramírez Castro y Georgina Ramírez Castro por estar siempre a mi lado durante estos 29 años de existencia. Porque sin ellos, nada de esto hubiera sido posible. ¡Los quiero mucho!

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT.....	3
1. INTRODUCCIÓN	5
2. OBJETIVO	9
2.1. Objetivos particulares	9
2.2. HIPÓTESIS.....	9
3. SITIO DE ESTUDIO	11
3.1 Contexto temporal de las aves fósiles de las cuencas Chapala-Zacoalco	14
4. MATERIAL Y MÉTODOS.....	18
4.1 Descripción y determinación del material de estudio	18
4.2 Comparación entre la avifauna del Pleistoceno tardío y el reciente	20
4.3 Comparación con comunidades de aves del Pleistoceno tardío de Norteamérica	23
4.4 Uso de hábitat de las aves del Pleistoceno tardío de Norteamérica	27
5. RESULTADOS.....	32
PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA.....	32
5.1 Aves fósiles de las cuencas Chapala-Zacoalco, Jalisco	180
5.2 Avifauna de las cuencas Chapala-Zacoalco del Pleistoceno tardío al reciente.....	184
5.3 Avifauna del Pleistoceno tardío de Norteamérica.....	188
5.4 Uso de hábitat de las aves del Pleistoceno tardío de Norteamérica	200
6. DISCUSIÓN	205
6.1 Avifauna del Pleistoceno tardío de las cuencas Chapala-Zacoalco	205
6.2 Recambio de especies de aves de las cuencas Chapala-Zacoalco del Pleistoceno tardío al reciente	209
6.3 Recambio de especies de aves entre localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica.....	215
6.3.1 Recambio entre Chapala-Zacoalco y localidades fósiles de Norteamérica.....	215
6.3.2 Recambio y tipos de ambientes de depósito de las localidades pleistocénicas	218
6.3.3 Recambio y distribución de las especies de aves de Norteamérica.....	219
6.3.4 Efecto de la riqueza en el recambio de especies	223
6.4 Concordancia entre rasgos funcionales y patrón de distribución geográfico de las especies de aves del Pleistoceno tardío de Norteamérica.	224
7. CONCLUSIONES	228
LITERATURA CITADA	230
APÉNDICE.....	265

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de las cuencas Chapala-Zacoalco.....	12
Figura 2. Consenso de la clasificación de Anseriformes	20
Figura 3. Localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica.....	25
Figura 4. Ampliación para el área de California, EUA.....	26
Figura 5. Ampliación para el área de Florida, EUA	26
Figura 6. Material de <i>Oxyura jamaicensis</i>	33
Figura 7. Coracoides izquierdo de <i>Anser</i> sp. cf. <i>A. albifrons</i>	46
Figura 8. Material de <i>Anser</i> sp. cf. <i>A. caerulescens</i>	48
Figura 9. Material de <i>Anser</i> sp.....	51
Figura 10. Ulna izquierda de <i>Bucephala albeola</i>	54
Figura 11. Fémur izquierdo de <i>Lophodytes cucullatus</i>	56
Figura 12. Coracoides derecho de Tadorninae.....	58
Figura 13. Coracoides derecho de <i>Aythya valisineria</i>	63
Figura 14. Coracoides izquierdo de <i>Aythya americana</i>	65
Figura 15. Húmero derecho de <i>Aythya</i> cf. <i>A. collaris</i>	66
Figura 16. Material de <i>Aythya</i> sp. cf. <i>A. marila</i>	68
Figura 17. Material de <i>Aythya affinis</i>	70
Figura 18. Material de <i>Aythya</i> sp.	73
Figura 19. Coracoides derecho de <i>Anas platyrhynchos</i>	79
Figura 20. Material de <i>Anas</i> sp. cf. <i>A. acuta</i>	81
Figura 21. Material de <i>Anas crecca</i>	84
Figura 22. Coracoides derecho de <i>Mareca americana</i>	87
Figura 23. Material de <i>Mareca</i> spp.....	89
Figura 24. Material de <i>Spatula</i> sp. cf. <i>S. discors</i> y/o <i>Spatula</i> sp. cf. <i>S. cyanoptera</i>	95
Figura 25. Material de <i>Spatula</i> sp. cf. <i>S. clypeata</i>	99
Figura 26. Material de <i>Spatula clypeata</i>	101
Figura 27. Material de cf. <i>Spatula</i> sp.	104
Figura 28. Coracoides derecho de <i>Callipepla squamata</i>	107
Figura 29. Tarsometatarso izquierdo de <i>Meleagris gallopavo</i>	111
Figura 30. Coracoides izquierdo de <i>Phoenicopterus</i> sp. cf. <i>P. ruber</i>	115
Figura 31. Material de <i>Podilymbus podiceps</i>	117
Figura 32. Material de <i>Podiceps</i> sp. cf. <i>P. grisegena</i>	120
Figura 33. Material de <i>Aechmophorus occidentalis-clarkii</i>	125

Figura 34. Húmero derecho de <i>Rallus elegans</i>	132
Figura 35. Material de <i>Gallinula galeata</i>	134
Figura 36. Material de <i>Fulica americana</i>	140
Figura 37. Coracoides izquierdo de <i>Larus</i> sp. cf. <i>L. argentatus</i>	147
Figura 38. Carpometacarpo izquierdo de <i>Gavia immer</i>	149
Figura 39. Coracoides derecho de <i>Mycteria americana</i>	151
Figura 40. Material de <i>Phalacrocorax auritus</i>	153
Figura 41. Tarsometatarso izquierdo de <i>Anhinga anhinga</i>	159
Figura 42. Ulna derecha de <i>Nyctanassa violacea</i>	160
Figura 43. Carpometacarpo izquierdo de <i>Eudocimus albus</i>	162
Figura 44. Coracoides derecho de <i>Plegadis chihi</i>	163
Figura 45. Tarsometatarso izquierdo de <i>Geranoaetus</i> sp. cf. <i>G. albicaudatus</i>	165
Figura 46. Tarsometatarso derecho de <i>Buteo</i> sp. cf. <i>B. regalis</i>	168
Figura 47. Ulna izquierda de <i>Megaceryle torquata</i>	172
Figura 48. Coracoides izquierdo de <i>Progne</i> sp. cf. <i>P. subis</i>	173
Figura 49. Material de <i>Euphagus</i> sp. cf. <i>E. cyanocephalus</i>	175
Figura 50. Curva rango-abundancia de las aves del Pleistoceno tardío de las cuencas Chapala-Zacoalco	185
Figura 51. Curvas rango-abundancia de las especies de aves del Pleistoceno tardío y el reciente de las cuencas Chapala-Zacoalco.....	187
Figura 52. Análisis Covarianza de las curvas rango-abundancia del Pleistoceno tardío y el reciente.....	187
Figura 53. Jaccard con UPGMA de las localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica.....	189
Figura 54. Localidades con mayor similitud en incidencia de especies a las cuencas Chapala-Zacoalco (Jaccard con UPGMA).....	191
Figura 55. Jerarquización geográfica con base en las especies compartidas por nodos de acuerdo con el dendrograma de Jaccard con UPGMA.....	195
Figura 56. Análisis de Correspondencias Canónicas para las 63 especies de aves con mayor frecuencia en los ambientes de depósito de las localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica	201
Figura A1. Coracoides derecho de <i>Anas rubripes</i>	265
Figura A3. Ulna derecha de <i>Anas rubripes</i>	266
Figura A4. Carpometacarpo derecho de <i>Anas rubripes</i>	266
Figura A5. Fémur derecho de <i>Anas rubripes</i>	267
Figura A6. Tibiotarso derecho de <i>Anas rubripes</i>	267
Figura A7. Tarsometatarso derecho de <i>Anas rubripes</i>	268

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Especies de aves fósiles del Pleistoceno tardío de Norteamérica seleccionadas para el Análisis de Correspondencias Canónicas (CCA).....	29
Cuadro 2. Rasgos funcionales (historia de vida) de las especies de aves fósiles del Pleistoceno tardío de Norteamérica seleccionadas para el CCA.....	30
Cuadro 3. Valores promedios esperados de la longitud total corporal de <i>Buteo</i> sp. cf. <i>B. regalis</i> de las cuencas Chapala-Zacoalco.....	170
Cuadro 4. Avifauna del Pleistoceno tardío de las cuencas Chapala-Zacoalco.....	181
Cuadro 5. Especies de aves que definen los nodos 1, 6, 7, 8, 11, 12, 22, 23, 24, 38 y 43 y las cuencas Chapala-Zacoalco (CZ) y Térapa y Río de Moctezuma (TRM) (PAUP)	196
Cuadro 6. Distribución geográfica actual de las especies de aves fósiles que definen los principales grupos geográficos del Pleistoceno tardío de Norteamérica (PAUP)	197
Cuadro 7. Especies de aves que definen las cuencas Chapala-Zacoalco y localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica con las que se comparten (PAUP).....	199
Cuadro A1. Rasgos funcionales (historia de vida) en aves	268
Cuadro A2. Especies de aves del Pleistoceno tardío y el reciente de las cuencas Chapala-Zacoalco seleccionadas de acuerdo con sus rasgos de historia de vida.....	270
Cuadro A3. Localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica.....	274
Cuadro A4. Especies de aves de las localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica	276
Cuadro A5. Análisis Post hoc para la prueba Q de Cochran con la composición de especies de aves de las localidades del Pleistoceno de Norteamérica.....	288
Cuadro A6. Especies de aves que definen los nodos y localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica de acuerdo con el mapeo efectuado en PAUP.	292

RESUMEN

La diversidad beta mide el recambio de especies en el espacio y tiempo. Los estudios en el recambio de especies ayudan a explicar los procesos que intervienen en la estructuración de las comunidades a lo largo de gradientes espaciales, ambientales y temporales, como lo demuestran diversas investigaciones de la fauna del Cenozoico tardío. En aves, son pocos los trabajos realizados con este fin, sobre todo para el Pleistoceno tardío de Norteamérica.

El estudio cumple cuatro objetivos. 1) Revisar y determinar de las aves fósiles del Pleistoceno tardío de las cuencas Chapala-Zacoalco, Jalisco; 2) comparar la composición, riqueza y abundancia de la avifauna del Pleistoceno tardío y el reciente de las cuencas Chapala-Zacoalco; 3) comparar las avifaunas del Pleistoceno tardío de Norteamérica; y con ello, 4) comparar el uso de hábitat de las especies de aves respecto al tipo de ambiente de depósito de las localidades pleistocénicas. Para comparar la composición, riqueza y abundancia de especies de aves de las cuencas entre el Pleistoceno y el reciente, se realizaron pruebas no paramétricas y curvas de rango-abundancia. Para comparar la composición y riqueza entre avifaunas del Pleistoceno tardío, se realizó un dendrograma de similitud (UPGMA) con el índice de Jaccard junto con un mapeo de las especies que definieron los grupos de localidades. Finalmente, para comparar el uso de hábitat de las especies de aves del Pleistoceno tardío respecto al tipo de ambiente de depósito de las localidades de Norteamérica, se realizó un Análisis de Correspondencias Canónicas (CCA) a partir de los rasgos funcionales de las especies de aves.

Se identificaron 39 especies para el Pleistoceno tardío de las cuencas. De estas, 14 son nuevos registros para el Pleistoceno tardío de México. Las comparaciones no paramétricas demostraron que existen diferencias en la composición y abundancia de las especies de aves desde el Pleistoceno tardío al reciente, y las curvas de rango-abundancia mostraron que el orden

jerárquico de las especies difirió entre ambos tiempos. Doce de las 43 especies registradas para el Pleistoceno tardío de las cuencas sufrieron extirpación o se extinguieron en el sitio. Las diferencias en la estructura de la comunidad de aves entre el Pleistoceno tardío y el reciente sugieren un recambio de especies, atribuido a fenómenos climáticos y la actividad tectónica y volcánica del área ocurridos desde el Pleistoceno tardío al reciente.

El dendrograma UPGMA mostró cinco grandes grupos geográficos de localidades que estructuraron las comunidades de aves durante el Pleistoceno tardío de Norteamérica: México, Oeste de EUA y México, Oeste y Centro de EUA, Centro de EUA y Este y Centro de EUA, definidos por las especies de aves con una alta incidencia en el registro fósil. Las localidades de México presentaron una mayor similitud en composición de especies con las del oeste de EUA. Por su parte, las localidades de los EUA se agruparon siguiendo un gradiente longitudinal oeste-centro-este. Las cuencas Chapala-Zacoalco tuvieron una composición de especies de aves más similar con Térapa y Río de Moctezuma, Sonora. Este patrón está vinculado a procesos históricos como el avance y retroceso de los casquetes polares y la emigración y recolonización de aves de México hacia el oeste de los EUA y de oeste a este en los EUA, así como los cambios en el clima y tipo de hábitat asociados a la fisiografía de Norteamérica.

El CCA demostró una asociación entre determinados rasgos de historia de vida de las especies de aves y tipos de ambientes de depósito, lo cual explica la similitud en composición de especies de localidades con ambientes de depósito similares. Este fenómeno se atribuye a que hay rasgos con un mayor peso que relaciona a ciertas especies en algún tipo de ambiente de depósito, o que ciertos tipos de ambientes de depósito poseen gremios avifaunísticos con rasgos de historia de vida similares.

ABSTRACT

Beta diversity measures species turnover in space and time. Studies on species turnover explain the processes that intervene in the structuring of communities along spatial, environmental and temporal gradients, as evidenced in various late Cenozoic fauna studies. In relation to birds, little work has been done on the subject, especially for the late Pleistocene of North America.

This research work meets four objectives. 1) To review and identify late Pleistocene fossil birds from the Chapala-Zacoalco basins; 2) to compare composition, richness and abundance of the late Pleistocene and recent avifaunas from the Chapala-Zacoalco basins; 3) to compare late Pleistocene avifaunas across North America; and, 4) to compare habitat use of bird species with respect to the type of depositional environment in all Pleistocene localities. Several nonparametric tests and range-abundance curves were developed in order to compare the composition, richness and abundance of bird species within the basins between the late Pleistocene and the present. A dendrogram of similarity (UPGMA) was developed using the Jaccard index, along with a mapping of the species that defined the groups of localities, in order to compare the composition and richness between the North American late Pleistocene avifaunas. Finally, a Canonical Correspondence Analysis (CCA) was carried out using the bird species functional traits with the purpose of contrasting late Pleistocene bird's habitat use with respect to the depositional environment types in North American localities.

We identified 39 late Pleistocene species within the Chapala-Zacoalco basins. Fourteen of these species are new records for the late Pleistocene of Mexico. Nonparametric comparisons demonstrated differences in the composition and abundance of bird species from the late Pleistocene to the present, and range-abundance curves proved that the hierarchical order of the species differed between both period of times. Twelve of the 43 species wich belong to the late

Pleistocene were extirpated or became extinct in the site. Bird community structure differences between the late Pleistocene and the present suggest a species turnover, attributed to climatic phenomena, tectonic change and volcanic activity which occurred in this site from the late Pleistocene to the present.

The UPGMA dendrogram showed five large geographic groups of localities structuring North American bird assemblages during the late Pleistocene: Mexico, West of the USA and Mexico, West and Center of the USA, Central USA and East and Central USA, defined by bird species with a high incidence in the fossil record. Species composition of Mexican localities showed greater similarity with those of the western USA; and USA localities were grouped following a west-center-east longitudinal gradient. The bird species composition of Chapala-Zacoalco basins was more similar with that of Térapa and Río de Moctezuma, Sonora. This pattern is linked to historical processes such as the advance and retreat of polar ice sheets and the emigration and recolonization of birds from Mexico to the western United States and from west to east in the United States, as well as changes in climate and habitat type associated with the physiography of North America.

The CCA demonstrated a relationship between certain bird life-history traits and depositional environment types, explaining similarities in species composition between localities with similar depositional environments. This phenomenon is attributed to the fact that there are more important traits that relate certain species to some type of depositional environment, or that certain depositional environments have avifaunal guilds with similar life-history traits.

1. INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas, numerosos estudios ecológicos se han orientado hacia una perspectiva regional con la finalidad de entender mejor los procesos que conforman la estructura y dinámica de las comunidades y sus ensamblajes locales (e.g. Gaston y Blackburn, 2000; Condit *et al.*, 2002; Gaston *et al.*, 2007; McKnight *et al.*, 2007; Buckley y Jetz, 2008; Qian *et al.*, 2009; Dobrovolski *et al.*, 2012). A este campo de estudio se le conoce como “macroecología”, y uno de sus principales objetivos es investigar los patrones de la diversidad biológica a grandes escalas espaciales y temporales (Gaston y Blackburn, 2000; Dobrovolski *et al.*, 2012).

Tradicionalmente se han distinguido tres componentes de la diversidad biológica en la macroecología: a) la diversidad alfa o local (α) que se refiere al número de especies presentes en un lugar o una comunidad; b) la diversidad beta o diferenciación (β) la cual mide las diferencias (el recambio) entre las especies de dos puntos, dos tipos de comunidades o dos paisajes; y c) la diversidad gamma o regional (γ) que es el número de especies del conjunto de sitios o comunidades que integran un paisaje (Whittaker, 1960, 1972; Halffter y Moreno, 2005; Koleff, 2005). Una de las propiedades de la diversidad β es que puede medir las diferencias en la composición de especies en el espacio cuando éstas se realizan en sitios distintos en un mismo tiempo, o a través del tiempo si las mediciones se hacen en el mismo lugar, pero en tiempos distintos (Halffter y Moreno, 2005).

A pesar de que actualmente se han propuesto múltiples definiciones y conceptos asociados a la diversidad β (Koleff, 2005; Tuomisto, 2010), ésta se puede entender como un sinónimo del recambio de especies (Whittaker, 1960, 1972; Wilson y Shmida, 1984; Arita y Rodríguez, 2002; Condit *et al.*, 2002; Koleff, 2005; Qian, 2009), fenómeno que se ha definido como la tasa o magnitud de cambio en la composición y estructura de las comunidades a lo largo

de gradientes espaciales, temporales o ambientales como consecuencia de su arreglo espacial o de restricciones espaciales y/o temporales (Lennon *et al.*, 2001; Arita y Rodríguez, 2002; Buckley y Jetz, 2008; Baselga, 2010; Anderson *et al.*, 2011; Calderón-Patrón *et al.*, 2012).

En comparación con los avances en el entendimiento de los patrones y procesos que explican la diversidad de especies a grandes escalas (diversidad γ) (e.g. Tramer, 1974; Rohde, 1992; Gaston y Blackburn, 2000; Hawkins *et al.*, 2003a, 2003b, 2005, 2006, 2007), los estudios en el recambio de especies han recibido una limitada atención empírica (Gaston y Blackburn, 2000; Koleff, 2005) aun cuando son útiles para explicar los procesos que intervienen en el origen y distribución de la biodiversidad (Buckley y Jetz, 2008). Algunos estudios sobre el recambio de especies analizan los patrones latitudinales y/o longitudinales (e.g. Blackburn y Gaston, 1996c; Willig y Gannon, 1997; Stevens y Willig, 2002; Koleff *et al.*, 2003; Rodríguez y Arita, 2004; Gaston *et al.*, 2007). Otros examinan el recambio de especies de distintos grupos taxonómicos en relación a los gradientes espaciales y ambientales (e.g. Lennon *et al.*, 2001; McKnight *et al.*, 2007; Veech y Crist, 2007; Leprieur *et al.*, 2009, 2011; Melo *et al.*, 2009; Qian, 2009; Tonial *et al.*, 2012) y temporales (e.g. Vuilleumier, 1984, 1985; Tovar-Liceaga, 2005; Weir, 2006; Alfaro *et al.*, 2009; Leprieur *et al.*, 2009, 2011; Dobrovolski *et al.*, 2012; Tonial *et al.*, 2012). Además, algunos buscan distinguir zonas de transición biogeográficas en función del recambio de especies (e.g. Williams, 1996), y otros ponen a prueba distintas teorías y modelos sobre los mecanismos que intervienen en el recambio de especies (e.g. Arita y Rodríguez, 2002; Condit *et al.*, 2002; Koleff *et al.*, 2003; Gaston *et al.*, 2007; Dobrovolski *et al.*, 2012).

Las investigaciones en el recambio de especies tienen importantes implicaciones para mejorar el conocimiento en la biogeografía, ecología y conservación de la biodiversidad (Gaston *et al.*, 2007; McKnight *et al.*, 2007; Baselga, 2010). Autores como Tovar-Liceaga (2005),

Baselga (2010), Leprieur *et al.* (2011) y Dobrovolski *et al.* (2012) demuestran que el recambio de especies juega un papel crucial para conformar la estructura de las comunidades en respuesta a los cambios ambientales durante los periodos glaciales e interglaciales del Pleistoceno.

Vuilleumier (1984, 1985), McKnight *et al.* (2007), Leprieur *et al.* (2009), Melo *et al.* (2009), Qian (2009), Qian *et al.* (2009) y Tonial *et al.* (2012) sugieren que los patrones en el recambio espacial a gran escala pueden estar influenciados por la capacidad de dispersión de los taxones, los eventos históricos asociados (aislamiento geográfico, eventos glaciales) e inclusive los efectos antropogénicos. Otros autores como Willig y Gannon (1997), Lennon *et al.* (2001), Stevens y Willig (2002), McKnight *et al.* (2007) y Buckley y Jetz (2008) destacan la importancia de tomar en cuenta los gradientes espaciales y ambientales, así como las áreas con altas tasas de recambio de especies (en particular de algunos taxones, como anfibios, aves y mamíferos), para implementar adecuadas estrategias de conservación.

Los estudios enfocados exclusivamente a entender los patrones espaciales y temporales del recambio de especies de vertebrados son escasos y en ocasiones con resultados contrastantes, debido a que los taxones examinados, su historia evolutiva particular, su distribución geográfica y la escala espacial de los análisis son distintos (Willig y Gannon, 1997; Koleff *et al.*, 2003; Rodríguez y Arita, 2004). En aves, la mayoría de estos trabajos se han orientado hacia una escala espacial y lo hacen en el contexto temporal actual (e.g. Blackburn y Gaston, 1996c; Gaston y Blackburn, 2000; Lennon *et al.*, 2001; Gaston *et al.*, 2007; Veech y Crist, 2007), y son pocos los que discuten el patrón de recambio de la avifauna a través del tiempo, sobre todo de una manera cuantitativa (e.g. Vuilleumier, 1984, 1985; Zink *et al.*, 2004; Weir, 2006).

Para la avifauna del Cuaternario, las investigaciones de recambio se han enfocado en los eventos más relevantes y que cuentan con suficiente evidencia fósil, como el Gran Intercambio

Biótico Americano y la transición de avifaunas del Pleistoceno al Holoceno (e.g. Hubbard, 1974; Vuilleumier, 1984, 1985; Zink *et al.*, 2004; Weir, 2006). Estos estudios han permitido inferir la historia biogeográfica de los taxones, sus respuestas a eventos de cambio climático como las glaciaciones pleistocénicas, y sus consecuencias en las interacciones interespecíficas como la competencia y la depredación. Así, su importancia radica en que contribuyen a mejorar el entendimiento en el origen, distribución y extinción de las especies y sus comunidades.

En esta tesis, se describió por primera vez la avifauna del Pleistoceno tardío de las cuencas Chapala-Zacoalco para conocer el recambio de especies hacia el reciente y su relación con otras avifaunas del Pleistoceno tardío de Norteamérica. El sitio cuenta con una gran cantidad de material fósil de aves en excelente estado de preservación, lo que permite obtener información novedosa sobre la avifauna que habitó las cuencas en el pasado y posibilita su comparación con las especies de aves del reciente y otras avifaunas del Pleistoceno de Norteamérica. Además, el sitio se encuentra ubicado en una zona de transición biogeográfica cercana al ecuador, por lo que es de gran importancia para las aves provenientes de Norte y Sudamérica. Se utilizó un enfoque biogeográfico y ecológico para examinar el recambio de especies de aves en el espacio y tiempo, el cual puede arrojar información relevante sobre las posibles causas de los cambios en la estructura de las comunidades.

2. OBJETIVO

Conocer el recambio de la avifauna de las cuencas Chapala-Zacoalco del Pleistoceno tardío al reciente y su relación con las avifaunas del Pleistoceno tardío de Norteamérica (México y Estados Unidos de América) con respecto al tipo de ambiente de depósito de las localidades, la distribución de los taxones y su uso de hábitat.

2.1. Objetivos particulares

- 1) Obtener el listado taxonómico de las aves fósiles de las cuencas Chapala-Zacoalco del Pleistoceno tardío.
- 2) Comparar la composición, riqueza y abundancia de especies de aves del Pleistoceno tardío y el reciente de las cuencas Chapala-Zacoalco.
- 3) Comparar la composición y riqueza de especies de aves del Pleistoceno tardío de las cuencas Chapala-Zacoalco con otras localidades de Norteamérica del mismo tiempo.
- 4) Comparar el uso de hábitat de las especies de aves del Pleistoceno tardío de acuerdo con sus rasgos funcionales en la historia de vida y el tipo de ambiente de depósito de las localidades de Norteamérica.

2.2. HIPÓTESIS

- 1) La ubicación geográfica de las cuencas Chapala-Zacoalco debió permitir el establecimiento de un gran número de especies de aves migratorias y residentes durante el Pleistoceno tardío, como sucedió con la mastofauna en la región de acuerdo con Downs (1958), Rufolo (1998), Lucas (2003, 2008a, 2008b) y Schreiber (2004).

- 2) Los cambios ambientales y los fenómenos geológicos desde el Pleistoceno tardío hasta el reciente modificaron la composición, riqueza y abundancia de especies de aves de las cuencas Chapala-Zacoalco, así como se ha planteado para distintos vertebrados de Norteamérica (e.g. Hubbard, 1974; Hawkins y Porter, 2003; Arroyo-Cabrales *et al.*, 2008; Corona-Martínez, 2008; Hawkins *et al.*, 2005, 2007).
- 3) Como se ha sugerido para otras localidades de Norteamérica (Blackburn y Gaston, 1996a; Böhning-Gaese, 1997; Gaston y Blackburn, 2000; Hawkins *et al.*, 2003b, 2006, 2007; Hawkins, 2004; Gaston *et al.*, 2007; Veech y Crist, 2007; Buckley y Jetz, 2008; Corona-Martínez, 2008; Ruggiero y Hawkins, 2008; Melo *et al.*, 2009), la riqueza y composición de especies de aves de las cuencas Chapala-Zacoalco y de cada localidad del Pleistoceno tardío de Norteamérica depende de la historia biogeográfica de las especies, las características fisiográficas del sitio, y su tipo de ambiente de depósito.
- 4) El uso de hábitat de las especies de aves del Pleistoceno tardío de las cuencas Chapala-Zacoalco y de otras localidades de Norteamérica depende de los rasgos funcionales de las especies y el tipo de hábitat de las localidades en el pasado (Gaston y Blackburn, 2000; Veech y Crist, 2007; Corona-Martínez, 2008).

3. SITIO DE ESTUDIO

Las cuencas Chapala-Zacoalco se encuentran al centro del estado de Jalisco, colindando al este con el estado de Michoacán (Figura 1). Estas pertenecen al extremo oeste de la Faja Volcánica Transmexicana, en una zona de triple unión donde chocan los rifts de los grábenes Chapala, Colima y Tepic-Zacoalco. La interacción del triple rifting está asociada a la formación de los lagos del área, y actualmente delimitan la parte oriental del Bloque de Jalisco (Garduño-Monroy *et al.*, 1993; Rosas-Elguera *et al.*, 1997; Ferrari y Rosas-Elguera, 1999; Ferrari *et al.*, 1999; Michaud *et al.*, 2000, 2006; Fernex *et al.*, 2001; Zárate-del Valle *et al.*, 2001; Zárate-del Valle y Simoneit, 2005; Méndez-Cárdenas, 2009). El sitio comprende dos cuencas hidrológicas de tipo endorreico: el lago de Chapala y la cuenca de Zacoalco (lagunas de San Marcos y Zacoalco).

El lago de Chapala está ubicado entre los paralelos 20°07' y 20°21'N y los meridianos 102°40.75' y 103°25.5'O, con una elevación de 1520 m snm, una superficie de 1000 km² y una profundidad promedio de 10 m (Fernex *et al.*, 2001; Michaud *et al.*, 2006; Lucas, 2008a). Es el cuerpo de agua superficial más grande de México con aproximadamente 80 km de largo y 20 km de ancho (Rufolo, 1998), y está bordeado por los municipios de Chapala, San Nicolás de Ibarra, Poncitlán, Ocotlán, Jamay, Jocotepec, Tuxcueca y Tizapan el Alto (en Jalisco), y Regules, San Pedro Caro y Briseñas (en Michoacán). Es alimentado por los ríos Lerma y La Pasión (Fernex *et al.*, 2001), y es la reserva de agua dulce más importante para la ciudad de Guadalajara, ubicada unos 60 km al norte del lago (Lucas, 2003). El lago es parte de la cuenca del Río Lerma, la cual se extiende desde la Ciudad de México a través de la Faja Volcánica Transmexicana, fluyendo a través zonas agrícolas e industriales hasta llegar al lago de Chapala (Fernex *et al.*, 2001). El clima a sus alrededores es templado semicálido subhúmedo con lluvias en verano (A)C(wo), con una temperatura promedio anual de 19.9 °C y una precipitación media anual de 740 mm

(Aparicio, 2001; Dirección de Manejo Integral de Cuencas Hídricas, 2003; Cervantes-Hernández, 2006; Gutiérrez-Nájera *et al.*, 2008). La vegetación principal la conforman la vegetación acuática, el matorral subtropical, el bosque tropical caducifolio y el bosque de encino, todas con cierto grado de perturbación debido a las actividades de deforestación, agricultura y ganadería (Gutiérrez-Nájera *et al.*, 2008).

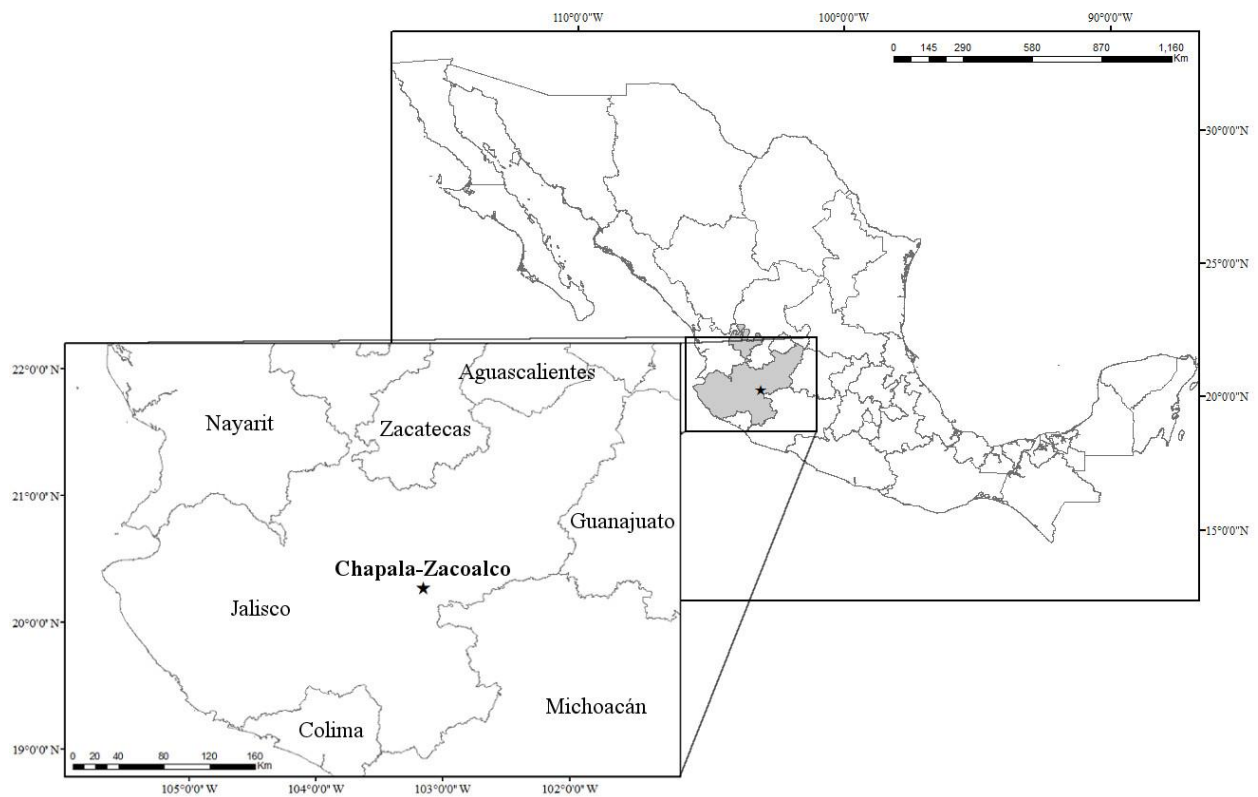


Figura 1. Ubicación de las cuencas Chapala-Zacoalco, Jalisco, México. En gris el estado de Jalisco. La estrella negra indica la ubicación de la localidad.

Por su parte, la cuenca de Zacoalco se encuentra ubicada entre los paralelos $20^{\circ}14'$ y $20^{\circ}21'N$ y los meridianos $103^{\circ}31.5'$ y $103^{\circ}37.1'O$, a una elevación aproximada de 1350 m snm y con una extensión superficial de 463 km^2 (Comisión Estatal del Agua del Estado de Jalisco, 2015). Las lagunas de la cuenca (San Marcos y Zacoalco) pertenecen al municipio de Zacoalco

de Torres, y son alimentadas por los arroyos El Guayabo, Los Laureles y Santa Clara. Estas cubren el 71.54% del territorio del municipio y son aprovechadas principalmente para uso agrícola y urbano (Comisión Estatal del Agua del Estado de Jalisco, 2015). El clima del lugar es semiárido cálido (BS₁), con una temperatura promedio anual de 20.2 °C y una precipitación media anual de 828 mm (García, 2004; Comisión Estatal del Agua del Estado de Jalisco, 2015; Instituto de Información, Estadística y Geográfica, 2016). Por su cercanía, la vegetación es similar a la de la cuenca de Chapala. Predominan la vegetación hidrófila, la vegetación halófila, el pastizal, el matorral subtropical, el bosque tropical caducifolio y el bosque de encino, así como los cultivos para la agricultura (Comisión Estatal del Agua del Estado de Jalisco, 2015).

Las cuencas pertenecen a una serie de lagos ubicados en el centro de México formados durante el Cenozoico tardío producto de una historia geológica compleja que involucra actividad tectónica, volcánica y sedimentación terrestre (Rosas-Elguera y Urrutia-Fucugauchi, 1998; Rufolo, 1998). Las cuencas están conformadas por secuencias de sedimentos lacustres y unidades piroclásticas de cenizas y espumas (Zárate del-Valle *et al.*, 2001). Como lo indica la evidencia volcano-sedimentaria, la formación de las cuencas empezó a partir del Mioceno medio a raíz de movimientos tectónicos laterales a lo largo de un sistema de fallas en dirección E-O en la región que, desde el Mioceno tardío, cambiaron hacia desplazamientos predominantemente de tipo extensional asociados con el rifting de los grábenes de Chapala, Colima y Tepic-Zacoalco. Estos movimientos produjeron una depresión que originó un extenso y relativamente profundo paleolago en el Plioceno temprano conocido como el “Lago Jalisco” (Garduño-Monroy *et al.*, 1993; Urrutia-Fucugauchi y Rosas-Elguera, 1994; Rosas-Elguera *et al.*, 1997; Rosas-Elguera y Urrutia-Fucugauchi, 1998; Rufolo, 1998; Ferrari y Rosas-Elguera, 1999; Zárate-del Valle *et al.*, 2001; Lucas, 2003, 2008a; Méndez-Cárdenas, 2009). En sus primeras etapas, el Lago Jalisco

estaba ubicado al norte del actual lago de Chapala, y la actividad tectónica en el área pudo haber influenciado su extensión hacia el oeste acompañado de cambios ambientales en la región (Rosas-Elguera y Urrutia-Fucugauchi, 1998). Posteriormente, ocurrieron eventos tectónicos y volcánicos que produjeron un levantamiento del fondo del lago y un decremento en su profundidad, por lo que para el Plioceno tardío el lago se disgregó en distintos cuerpos de agua conectados entre sí por sistemas rivereños que finalmente terminaron aislados tras la actividad tecto-volcánica en progresiva disminución durante el Pleistoceno al Holoceno (Barbour, 1973; Rosas-Elguera y Urrutia-Fucugauchi, 1998; Michaud *et al.*, 2000; Lucas, 2008a). Los remanentes de estos paleo-lagos son los conocidos actualmente como las lagunas de Atotonilco, de Zacoalco, de San Marcos, de Sayula y el lago de Chapala (Schreiber, 2004).

3.1 Contexto temporal de las aves fósiles de las cuencas Chapala-Zacoalco

Las cuencas comprenden un área cuyo numeroso registro fósil de vertebrados dan cuenta de la gran diversidad faunística que habitó en México desde finales del Plioceno (Blancano) hasta el Pleistoceno tardío (Rancholabreano) (Schreiber, 2004). En trabajos pioneros, Downs (1958), Álvarez (1966, 1974), Howard (1969), Mones (1973), Smith *et al.* (1975) y Álvarez (1977) reportaron y describieron los anfibios, peces, reptiles, aves y mamíferos fósiles recuperados desde la década de los 50's en las playas de las lagunas de San Marcos, Zacoalco, del lago de Chapala, en la Formación Chapala (una serie de sedimentos lacustres expuestos en la costa norte del lago) y en una cantera al oeste de Jocotepec. Estas investigaciones destacaron por las asociaciones faunísticas realizadas con peces, aves y mamíferos, asignando una edad relativa de Pleistoceno tardío al material expuesto en el fondo del lago de Chapala y en las lagunas de San Marcos y Zacoalco (Downs, 1958; Howard, 1969), y una edad del Plioceno tardío-

Pleistoceno temprano al recuperado en la Formación Chapala y en la cantera en Jocotepec (Downs, 1958; Howard, 1969; Smith *et al.*, 1975; Álvarez, 1977). Estudios posteriores realizados por Smith (1980, 1987), Cavender y Miller (1982), Rufolo (1998), Lucas (2003, 2008a, 2008b), Schreiber (2004), Alberdi y Corona-Martínez (2005), Corona-Martínez (2008), Alberdi *et al.* (2009), Méndez-Cárdenas (2009) y Aguilar (2011) aportaron nuevos conocimientos de la diversidad de vertebrados (en especial mamíferos) y las condiciones paleoambientales de la región, incluyendo discusiones sobre la biogeografía de las especies, sus asociaciones faunísticas con otros sitios, y las edades absolutas y relativas de los hallazgos. Las investigaciones realizadas, aunque escasas comparadas con las de otras localidades de Norteamérica, demuestran el enorme potencial que posee el área para mejorar el conocimiento de la fauna y su medio ambiente durante el Cenozoico tardío del centro de México.

Los estudios de la mastofauna fósil de las cuencas Chapala-Zacoalco sugieren que los fósiles recuperados en el fondo de las cuencas tienen una edad del Pleistoceno tardío (Rancholabreano) debido a la presencia dominante de mastofauna de este periodo como los xenartros *Holmesina septentrionalis*, *Glyptotherium floridanum*, *Megalonyx jeffersonii* y *Paramylodon* sp. cf. *P. harlani*; los carnívoros *Canis latrans*, *C. lupus*, *Smilodon fatalis*, *Panthera* sp. cf. *P. onca* y *Arctodus simus*; el roedor caviomorfo *Nechoerus aesopi*; el mamut *Mammuthus imperator*; los perisodáctilos *Equus conversidens* y *Tapirus* sp.; y, los artiodáctilos *Bison* sp., *Camelops hesternus*, *Cervus* sp., *Odocoileus* sp., *Platygonus compressus*, *P. ticuli* y *Tetrameryx shuleri* (Downs, 1958; Mones, 1973; Rufolo, 1998; Schreiber, 2004; Lucas, 2008a, 2008b; Aguilar, 2011). El hallazgo del gonfoterio *Cuvieronius hyodon* en el sitio sugiere una posible mezcla de los fósiles con material Irvingtoniano; sin embargo, no se descarta la posibilidad de que esta especie pudiera pertenecer al Pleistoceno tardío pues el género persistió

en Centro y Sudamérica hasta ese periodo (Lucas, 2008a). Un reciente descubrimiento de un esqueleto articulado y casi completo del gonfoterio *Stegomastodon* sp. encontrado en la superficie de la costa norte del lago de Chapala fue descrito y datado con ^{14}C Accelerator Mass Spectrometry (AMS) en $27,910 \pm 270$ años AP utilizando una porción de esmalte de molar, correspondiente al Pleistoceno tardío.

El único reporte histórico de avifauna fósil encontrada en la superficie de las cuencas Chapala-Zacoalco fue el realizado por Howard (1969), quien identificó los restos provenientes de depósitos lacustres expuestos en las lagunas San Marcos y Zacoalco como *Pelecanus erythrorhynchos*, † *Phalacrocorax* sp., † *Mycteria wetmorei*, *Ardea herodias*, † *Phoenicopterus* sp., *Chen hyperborea* (= *Anser caerulescens*), *Anas acuta*, *Aythya affinis* y † *Buteogallus fragilis*. A la fauna se le asignó una edad de Pleistoceno tardío por medio de su asociación con la mastofauna fósil característica de este periodo en la región (Howard, 1969). Howard (1969) mencionó además que la composición avifaunística concuerda con una propia del Pleistoceno tardío, y que dos de las especies, *Mycteria wetmorei* y *Buteogallus fragilis*, son típicas de Rancho la Brea.

Adicionalmente, Álvarez (1977) identificó los restos de aves fósiles provenientes de una cantera de grava a 5 km al oeste del municipio de Jocotepec. El material comprende a *Podiceps caspicus* (= *Podiceps nigricollis*), *Aechmophorus occidentalis*, *Podilymbus podiceps*, † *Phalacrocorax goletensis*, † *Phalacrocorax chapalensis*, *Phalacrocorax* sp., *Anhinga anhinga*, *Tigrisoma* (?) sp., *Aythya americana*, *A. marila*, *Aythya* sp., † *Oxyura zapatanima*, *Calidris fuscicollis* y *Sturnella* (?) sp. Álvarez (1977) asignó estos restos al Plioceno tardío-Pleistoceno temprano a partir del estudio que realizó Smith *et al.* (1975) para los peces fósiles encontrados en el mismo sitio, aunque Corona-Martínez (2008) refiere a estas aves como del Pleistoceno tardío

sin ninguna justificación para dicha asignación temporal. Por otro lado, Howard (1969) identificó tres especies de aves fósiles provenientes de la Formación Chapala que compone las terrazas ubicadas a lo largo de la costa norte del Lago de Chapala. Estas especies son † *Ptyolimbus baryosteus*, *Phalacrocorax olivaceus* (= *Phalacrocorax brasilianus*) y *Phoenicopterus ruber*. A los restos fósiles de la Formación Chapala, así como del material recuperado en la cantera de Jocotepec, se le ha asignado una edad Plioceno-Pleistoceno temprano principalmente por su asociación con mamíferos indicativos de dicha edad (Downs, 1958; Howard, 1969; Lucas, 2008a).

4. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1 Descripción y determinación del material de estudio

El material estudiado forma parte de la colección fósil del Museo de Paleontología de Guadalajara “Federico A. Solórzano Barreto” (MPG). Esta se originó a partir de las colectas que realizó el Ing. Federico A. Solórzano Barreto durante aproximadamente 50 años en distintas localidades del estado de Jalisco, incluyendo su compra y donación por residentes locales (Schreiber, 2004). Debido a estas circunstancias, la mayoría del material fósil carece de datos estratigráficos y tafonómicos o inclusive de una localidad específica (Álvarez, 1971; Schreiber, 2004; Aguilar, 2011).

A pesar de esto, parte de la colección de fósiles del MPG cuenta con al menos una localidad aproximada (Aguilar, 2011). El material con un registro perteneciente a las cuencas Chapala-Zacoalco comprende desde fragmentos bastante intemperizados hasta piezas perfectamente conservadas sin alguna evidencia de abrasión o arrastre. Puede presentar una coloración café con tonalidad claro-gris con una condición áspera y porosa, así como una coloración café con tonalidad ocre-oscuro a negro con una condición lisa y sólida pero frágil. La coloración café ocre a negro con una condición lisa y sólida es producto de una permineralización por manganeso exclusiva de estos sitios lacustres de baja energía (Downs, 1958; Álvarez, 1971; Rufolo, 1998; Lucas, 2003, 2008a; Schreiber, 2004; Aguilar, 2011), y es esta característica tafonómica la que permite diferenciar al material fósil proveniente de los sedimentos en las cuencas Chapala-Zacoalco del resto de las localidades jaliscienses (R. Aguilar, com. pers., 2015).

Se seleccionaron 300 de los 10211 elementos fósiles de aves catalogados del MPG en el mejor estado de conservación posible con una coloración café con tonalidad ocre-oscuro a negro

producto de una permineralización por manganeso que define únicamente a los fósiles de las cuencas Chapala-Zacoalco. Se presume que el material fue encontrado en la costa y el fondo del lago de Chapala y en la superficie expuesta de las lagunas de San Marcos-Zacoalco (R. Aguilar, com. pers., 2015), por lo que se le asignó una edad del Pleistoceno tardío (Rancholabreano) por medio de su asociación con la mastofauna de este periodo en la región recuperada bajo las mismas condiciones. Para su determinación taxonómica, el material se comparó con esqueletos recientes de la Colección Nacional de Aves (CNA) del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México; de la Colección de Referencia del Laboratorio de Arqueozoología, INAH; y de la Colección Osteológica del Museo de Paleontología de Guadalajara “Federico A. Solórzano Barreto”. Para la terminología postcranial de todos los grupos se siguió a Woolfenden (1961), Von den Driesch (1976), Olsen (1979), Campbell (1980a), Howard (1980), Bocheński (1994) y Acosta-Hospitaleche (2004) (Apéndice, Figuras A1, A2, A3, A4, A5, A6 y A7). Para la toma de medidas del material fósil y los elementos osteológicos de comparación se siguió a Von den Driesch (1976), utilizando un calibrador vernier digital marca Truper y se registró el promedio de cada medida tomada tres veces.

Para la identificación y descripción de los restos fósiles se siguió principalmente a Downs (1954), Holman (1961), Woolfenden (1961), Howard (1969), Álvarez (1977), Campbell (1979), Olsen (1979), Bocheński (1994), Corona-Martínez (2003, 2008) y Guthrie (2010). Se utilizó el arreglo taxonómico del año 2018 propuesto por la American Ornithological Society (<http://www.americanornithology.org/>), Avibase (<https://avibase.bsc-eoc.org/>) y Chesser *et al.* (2017, 2018), y para anseriformes un consenso de las propuestas de González *et al.* (2009) y Sun *et al.* (2017) (Figura 2).

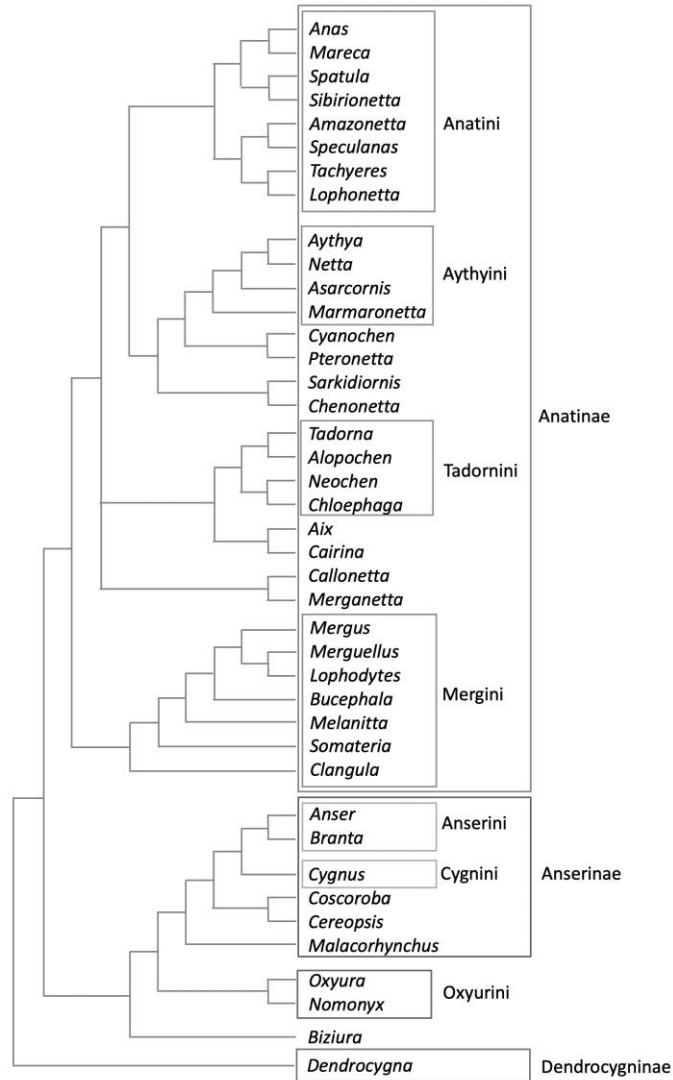


Figura 2. Consenso de la clasificación de Anseriformes utilizada en esta tesis con base en las propuestas de González *et al.* (2009) y Sun *et al.* (2017).

4.2 Comparación entre la avifauna del Pleistoceno tardío y el reciente

Se realizó una matriz de datos con la incidencia y abundancia de las especies registradas en Chapala-Zacoalco en el Pleistoceno tardío y el reciente. Para el Pleistoceno tardío, se utilizaron las aves fósiles identificadas a nivel específico en este estudio y las reportadas por Howard (1969) para las lagunas San Marcos y Zacoalco (ver Resultados). Sólo se trabajó con los siete huesos pareados que poseen caracteres diagnósticos claros: coracoides, húmero, ulna,

carpometacarpo, fémur, tibiotarso y tarsometatarso. Cada elemento fósil identificado se consideró como un individuo con base en el supuesto de que existe la misma probabilidad de encuentro de cada uno de los siete huesos utilizados que componen el ave por individuo y la baja probabilidad de que dos huesos similares pertenezcan a un mismo individuo ya que los fósiles usualmente se preservan disgregados y desarticulados en el fondo del lago. La abundancia de las especies *Spatula cyanoptera* y *Spatula discors* identificadas en este estudio se distribuyó de manera equitativa debido a que no fue posible diferenciar los elementos pertenecientes a ambas especies.

El reciente se consideró como el tiempo que abarca desde la década de 1950 hasta la fecha actual (International Commission on Stratigraphy, 2018). Para este tiempo, se utilizaron los listados de incidencia y abundancia de especies de aves para el Lago de Chapala de Lake Chapala Birders (2011, 2012) y López-Velázquez *et al.* (2011), de donde se obtuvieron 323 especies con una abundancia total de 21,351 individuos de acuerdo con el promedio de conteos entre los años 2006 a 2011. Para estandarizar la composición de especies de aves del reciente de las cuencas Chapala-Zacoalco con respecto a la comunidad del Pleistoceno tardío, se seleccionaron, del reciente, únicamente aquellas aves cuyos rasgos funcionales sugieran una dependencia directa o indirecta del ambiente acuático de acuerdo al criterio modificado de López-Ordóñez *et al.* (2016) (Apéndice, Cuadro A1): 1) primero, se seleccionaron las especies cuyo estrato de forrajeo incluye agua, suelo, sotobosque o aire, ya que estos son estratos utilizados por las aves que habitan en el cuerpo de agua o en las inmediaciones de las cuencas; 2) a partir de la selección de especies utilizando el criterio 1, se seleccionaron las especies con una estrategia de forrajeo rebuscador, atrapador, escarbador, vadeador/filtrador, buceador o planeador, todas las cuales son estrategias utilizadas por los diferentes gremios avifaunísticos

que dependen de los hábitats acuáticos o terrestres de las cuencas para buscar su alimento; 3) a partir de la selección de especies utilizando los criterios 1 y 2, se seleccionaron las especies con una dieta carnívora (vertebrados terrestres), piscívora, carroñera, malacófaga (solo de invertebrados acuáticos) u omnívora (para fines prácticos, considerada únicamente cuando la especie consume cuatro o más tipos diferentes de alimentos que incluya tanto materia vegetal como animal), los cuales poseen las especies que se alimentan en el cuerpo de agua de las cuencas (e.g. Anseriformes, Charadriiformes, Gruiformes, Pelecaniformes, Podicipediformes y Suliformes), las que buscan su alimento en los hábitats terrestres de sus alrededores (e.g. Galliformes y Passeriformes), y las que depredan y carroñan otras especies del sitio (e.g. Accipitriformes, Falconiformes y Strigiformes); y 4) se seleccionaron todas las especies cuyo estrato de forrajeo es agua, independientemente de los criterios anteriores. En total, se seleccionaron 135 especies del reciente contra 43 del Pleistoceno tardío, con una abundancia de 19,260 y 254 individuos respectivamente (Apéndice, Cuadro A2).

Los rasgos de historia de vida de las especies de aves se completaron consultando las bases de datos en Audubon, Avibase, Neotropical Birds Online y The Birds of North America (<http://www.audubon.org/bird-guide>, <https://avibase.bsc-eoc.org/>, <https://neotropical.birds.cornell.edu/Species-Account/nb/home>, <https://birdsna.org/Species-Account/bna/home>). La afinidad biogeográfica de las especies se determinó a partir de las regiones donde las aves son actualmente residentes o mantienen poblaciones reproductoras, abarcando tanto la región neártica como la neotropical en aquellas de amplia distribución (Palomera-García *et al.*, 1994; Corona-Martínez, 2008). Para las especies extintas reportadas por Howard (1969) se utilizó la información disponible donde se les menciona (Howard, 1935b) y se empleó como referencia la familia, género o especie actual con la que estén cercanamente

emparentadas (e.g. los rasgos de historia de vida de *Buteogallus fragilis* † se completaron a partir de los rasgos en común de los integrantes actuales de *Buteogallus*).

Se utilizaron las pruebas no paramétricas de los Signos y de Rangos con signos de Wilcoxon (Zar, 2010) para determinar si existen diferencias entre la composición y abundancia (respectivamente) de especies entre aves actuales y del Pleistoceno tardío de las cuencas. Ambos análisis se llevaron a cabo siguiendo a Zar (2010) y en R 3.4.1 con el paquete *vegan*.

Se realizaron curvas rango-abundancia en escala logarítmica para comparar los patrones de abundancia y equitatividad de especies de aves entre el Pleistoceno tardío y el reciente (Urbina-Cardona *et al.*, 2006). Para poder comparar ambas comunidades, se excluyeron todas las especies del reciente con una abundancia de cero. Posteriormente, se eligieron únicamente las especies que coinciden en ambos tiempos (en total, 19 especies). Se utilizó la correlación de rangos de Spearman (no paramétrico) y un Análisis Covarianza (ANCOVA) (Zar, 2010) para determinar el grado de asociación entre las curvas de rango-abundancia de ambos tiempos. Los análisis se llevaron a cabo siguiendo a Zar (2010) y en R 3.4.1 con el paquete *vegan*.

4.3 Comparación con comunidades de aves del Pleistoceno tardío de Norteamérica

Para comparar la composición y riqueza de especies de aves del Pleistoceno tardío de las cuencas Chapala-Zacoalco con las de otras localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica en México y Estados Unidos de América, exceptuando las ubicadas en islas, se realizó una matriz de incidencia de especies de aves de las localidades disponibles en la literatura especializada (en total, 127 referencias). Se recopilaron 85 localidades, de las cuales se utilizaron 64 siguiendo los siguientes criterios: 1) poseer una riqueza mayor a 2 especies y 2) que no exista incertidumbre sobre su edad de Pleistoceno tardío (Figuras 3, 4 y 5). A cada localidad se le asignó un tipo de

ambiente de depósito (lago, cueva, humedal, río y costa) establecido a partir de la información en la literatura especializada, y se le asignó una ubicación geográfica a partir de la descripción en la misma literatura (Apéndice, Cuadro A3).

Ya que fue imposible hacer un análisis de parsimonia de endemismos completo basado en máxima parsimonia debido a que el pobre registro de aves fósiles en numerosas localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica ocasiona la codificación de un gran número de signos de interrogación (datos faltantes) y por lo tanto que el programa colapse al llegarse rápidamente al tope máximo de árboles guardados aun en la primera réplica, resultando en árboles de baja resolución lejanos a la máxima parsimonia (Escalante-Espinosa y Morrone, 2001; Escalante-Espinosa, 2011), en su lugar se realizó un dendrograma de similitud (UPGMA o Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean, por sus siglas en inglés) con el índice de Jaccard para comparar la similitud (incidencia) en la composición de avifauna fósil de las distintas localidades de Norteamérica (Qian, 2009; Rico-Sánchez *et al.*, 2014). El dendrograma se proyectó en términos de disimilitud (o $1 -$ índice de Jaccard) y se ejecutó en R 3.4.1 utilizando el paquete *vegan*. Se utilizó la prueba no paramétrica de Q de Cochran (Zar, 2010) para determinar si la composición de especies de aves difiere entre las distintas localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica. Posteriormente, se realizó un análisis Post hoc para localizar los pares de localidades que difieren significativamente entre sí. Los análisis se llevaron a cabo siguiendo a Zar (2010) y en RStudio 3.4.1 con los paquetes *RVAideMemoire* y *rcompanion*.

Finalmente, se trasladó el árbol resultante de UPGMA al programa PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) versión 3.1.1 con el fin de mapear las especies de aves fósiles que definen cada uno de los grupos que conforman las localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica. El mapeo de las especies se optimizó usando transformación acelerada

(ACCTTRAN), en el cual se asume que la ausencia de una especie en los nodos terminales puede deberse a que no se preservó en el registro fósil, que no se encontró durante la prospección, que sufrió una extinción local (extirpación), o que nunca estuvo en la localidad. Los taxones con distribución ambigua (es decir, diferente posición en el dendrograma de acuerdo con la optimización ACCTTRAN o DELTRAN) se indicaron con un asterisco.

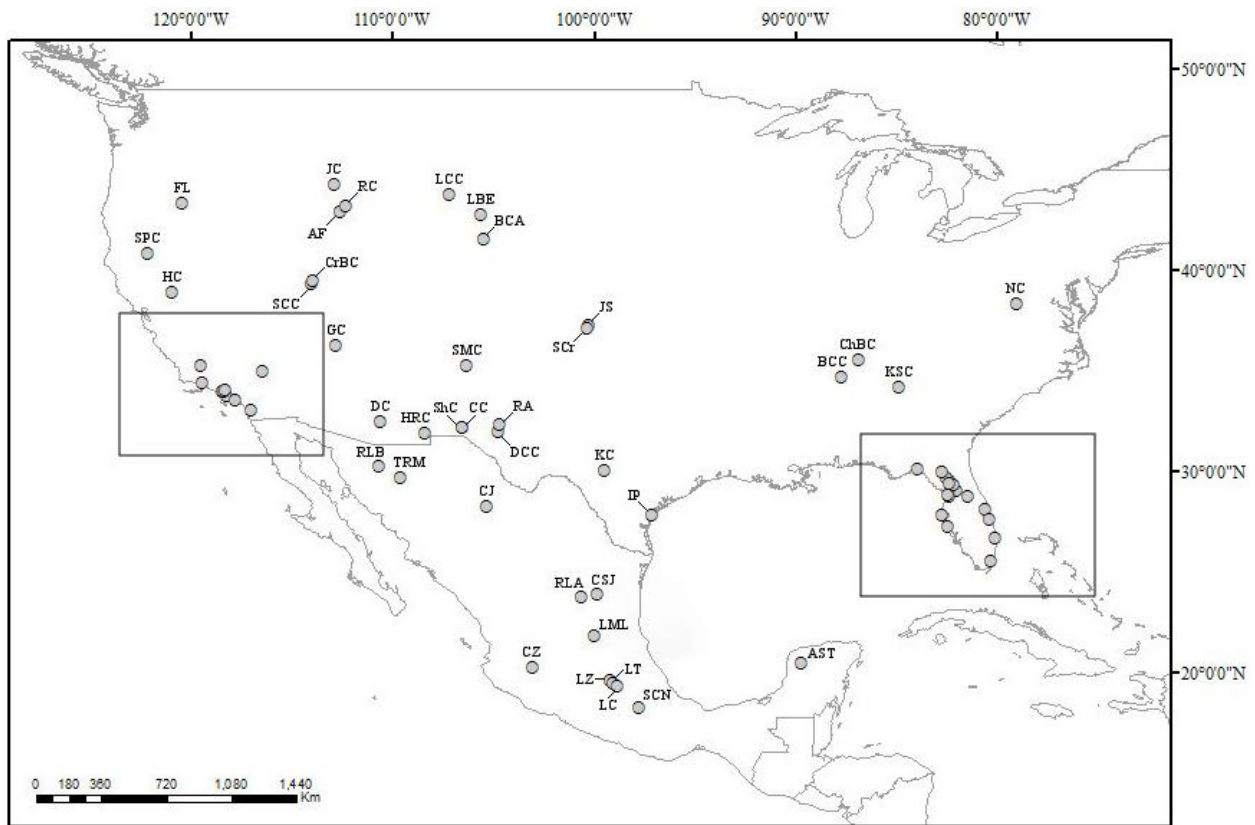


Figura 3. Localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica utilizadas en esta tesis. A la izquierda, rectángulo donde se agrupan las localidades del área de California, EUA (Figura 4). A la derecha, rectángulo donde se agrupan las localidades del área de Florida, EUA (Figura 5). Localidades y sus respectivos códigos en Apéndice, Cuadro A3.

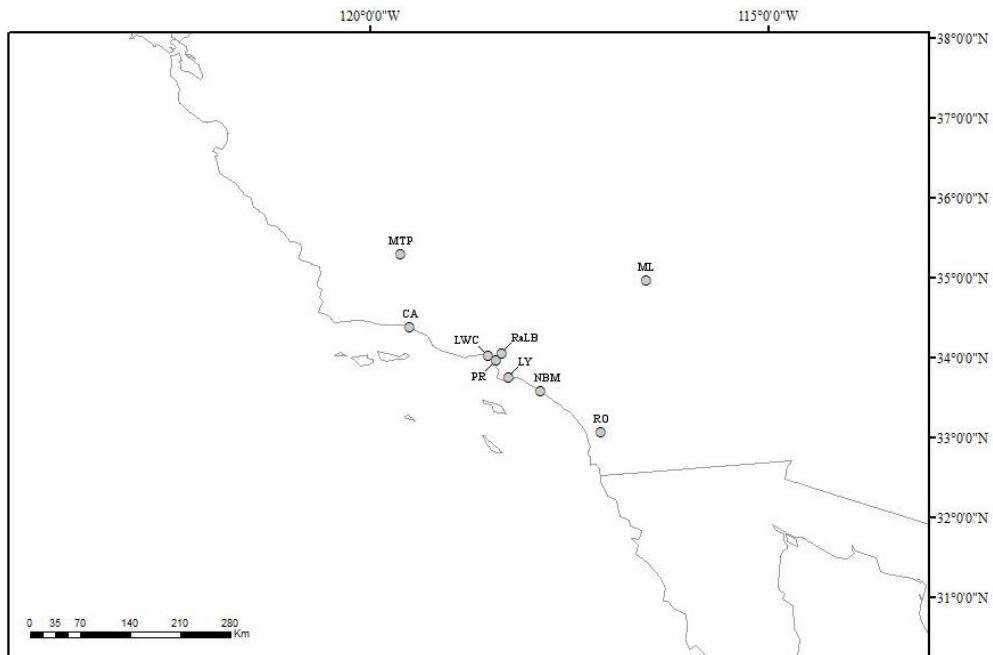


Figura 4. Ampliación para el área de California, EUA. Localidades y sus respectivos códigos en Apéndice, Cuadro A3.

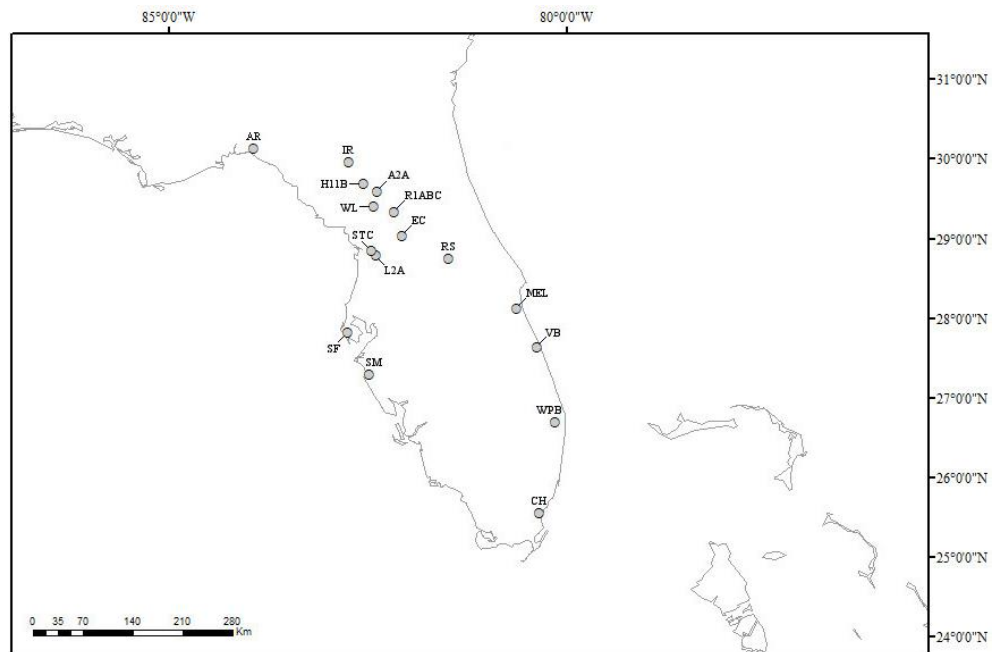


Figura 5. Ampliación para el área de Florida, EUA. Localidades y sus respectivos códigos en Apéndice, Cuadro A3.

4.4 Uso de hábitat de las aves del Pleistoceno tardío de Norteamérica

Para comparar la composición de especies de aves del Pleistoceno tardío de acuerdo con el uso de hábitat de las especies y el tipo de ambiente de depósito de las cuencas Chapala-Zacoalco y de otras localidades de Norteamérica, se realizó una matriz de datos con los rasgos funcionales de las 387 especies de aves fósiles registradas para Norteamérica estructurado con base en los criterios modificados de López-Ordóñez *et al.* (2016) (Apéndice, Cuadro A1).

Los rasgos se completaron consultando bases de datos en Audubon, Avibase, Neotropical Birds Online y The Birds of North America (<http://www.audubon.org/bird-guide>, <https://avibase.bsc-eoc.org/>, <https://neotropical.birds.cornell.edu/Species-Account/nb/home>, <https://birdsna.org/Species-Account/bna/home>). Para las especies extintas, se utilizó la información disponible en la literatura especializada donde se les menciona (Shufeldt, 1892, 1913; Miller, 1912, 1924, 1925; Wetmore, 1931; Howard, 1932; 1935a, 1935b, 1936b, 1946, 1949, 1952, 1955, 1964, 1974; Ross, 1935; Miller, 1932, 1947; Dawson, 1948; Brodkorb, 1959, 1963; Holman, 1959, 1961; McCoy, 1963; Hamon, 1964; Ligon, 1965; Jehl, 1967, 1969; Feduccia, 1973; Magish y Harris, 1976; Storer, 1976; Campbell, 1980b; Campbell y Tonni, 1981, 1983; Emslie, 1985a, 1998; Jefferson, 1985; Emslie y Heaton, 1987; Livezey, 1993; Campbell, 1995, 2002; Hertel, 1995; Rea, 1997; Emslie y Czaplewski, 1999; Arroyo-Cabrales y Johnson, 2003; Suárez, 2004; Bocheński y Campbell, 2006; Olson, 2007; Corona-Martínez, 2008; Campbell y Bocheński, 2010, 2013, 2015; Oswald y Steadman, 2011). De no existir la información o ser escasa, se empleó como referencia a la familia, género o especie actual con la que estén cercanamente emparentadas. En los casos en que una especie presentara más de un atributo para determinado rasgo (e.g. tipo de dieta carnívora e insectívora, o un estrato de forrajeo que incluye agua y suelo), se utilizó la combinación de dichos atributos (e.g. si el

organismo forrajea en agua y suelo, se creó el atributo “estrato de forrajeo agua y suelo”). En total, se registraron 25 combinaciones para el tipo de dieta, 14 para el tipo de estrategia de forrajeo, 14 para el estrato de forrajeo, 3 para el tipo de anidamiento, 6 para el comportamiento social y 6 para el estatus migratorio.

Se realizó un Análisis de Correspondencias Canónicas (CCA, por sus siglas en inglés) para detectar el uso de hábitat de las especies de aves fósiles a partir de sus rasgos funcionales. Para llevarlo a cabo, se utilizaron dos matrices de datos. La primera, con la frecuencia de incidencia de sitios con un ambiente de depósito particular (lago, cueva, humedal, río y costa) por cada especie; y la segunda, con el código numérico de los rasgos funcionales de cada especie de ave (dieta, estrategia de forrajeo, estrato de forrajeo, tipo de anidamiento, comportamiento social y estatus migratorio). A partir de la matriz de datos original, se seleccionaron las especies con una frecuencia en ambientes de depósito mayor o igual a 10 (en total, 63 especies) para evitar un sesgo en la asignación de grupos faunísticos afines ocasionado por las especies poco representativas (Cuadro 1). Se obtuvieron 19 combinaciones para el tipo de dieta, 13 para la estrategia de forrajeo, 9 para el estrato de forrajeo, 3 para el tipo de anidamiento, 6 para el comportamiento social y 5 para el estatus migratorio (Cuadro 2). El CCA se efectuó en R 3.4.1 con el paquete `vegan` y se proyectó en escala simétrica para tener una mejor visualización de los datos.

Cuadro 1. Especies de aves fósiles del Pleistoceno tardío de Norteamérica seleccionadas para el Análisis de Correspondencias Canónicas (CCA). D = Dieta; F = Estrategia de forrajeo; EF = Estrato de forrajeo; TA = Tipo de anidamiento; CS = Comportamiento social; EM = Estatus migratorio. Número de atributo del rasgo en Cuadro 2.

Especie	Código	D	F	EF	TA	CS	EM
<i>Accipiter cooperii</i>	Ac2	1	2	3	2	2	5
<i>Accipiter striatus</i>	Ac4	1	2	8	2	2	5
<i>Aquila chrysaetos</i>	Ac6	1	2	4	2	2	5
<i>Buteo jamaicensis</i>	Ac8	1	2	9	2	2	5
<i>Buteo lineatus</i>	Ac10	1	2	9	2	2	1
<i>Buteo swainsoni</i>	Ac14	10	2	9	3	3	2
<i>Circus hudsonius</i>	Ac19	1	2	4	2	5	5
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	Ac22	2	2	6	3	1	1
<i>Cathartes aura</i>	Ac32	3	6	4	2	4	5
<i>Coragyps atratus</i>	Ac33	3	6	4	2	3	1
<i>Gymnogyps californianus</i>	Ac34	3	6	4	3	3	3
<i>Teratornis merriami</i> †	Ac38	1	2	6	2	4	3
<i>Anas acuta</i>	An4	7	4	1	2	3	2
<i>Anas crecca-carolinensis</i>	An5	7	4	1	2	3	2
<i>Anas platyrhynchos</i>	An8	7	4	1	2	3	5
<i>Aythya affinis</i>	An14	19	5	1	2	3	2
<i>Aythya collaris</i>	An16	7	5	1	2	3	2
<i>Branta canadensis</i>	An20	13	10	1	3	3	5
<i>Bucephala albeola</i>	An25	19	5	1	2	1	2
<i>Oxyura jamaicensis</i>	An45	19	5	1	2	3	5
<i>Spatula clypeata</i>	An47	7	4	1	2	3	2
<i>Spatula cyanoptera</i>	An48	7	4	1	2	3	5
<i>Spatula discors</i>	An49	7	4	1	2	3	2
<i>Charadrius vociferus</i>	Ch8	19	11	5	2	3	5
<i>Gallinago gallinago</i>	Ch38	19	3	1	2	5	2
<i>Tringa melanoleuca</i>	Ch50	11	4	1	2	2	2
<i>Ciconia maltha</i> †	Ci1	8	1	5	1	6	1
<i>Ectopistes migratorius</i> †	Co2	15	3	2	1	1	1
<i>Zenaida macroura</i>	Co6	5	3	2	3	1	5
<i>Geococcyx californianus</i>	Cu2	10	2	2	2	2	3
<i>Caracara cheriway</i>	Fa1	9	12	5	2	2	3
<i>Falco mexicanus</i>	Fa4	1	2	4	2	2	1
<i>Falco peregrinus</i>	Fa6	1	2	4	2	2	5
<i>Falco sparverius</i>	Fa8	10	2	4	2	2	5
<i>Colinus virginianus</i>	Ga8	14	3	2	2	1	1
<i>Centrocercus urophasianus</i>	Ga15	4	9	2	2	3	1
<i>Meleagris gallopavo</i>	Ga23	7	3	2	2	1	1
<i>Antigone canadensis</i>	Gr2	7	10	5	2	3	5
<i>Grus americana</i>	Gr3	7	9	5	2	4	5
<i>Fulica americana</i>	Gr7	7	13	1	2	1	5
<i>Gallinula galeata</i>	Gr8	7	10	1	1	1	5
<i>Porzana carolina</i>	Gr11	18	1	1	2	2	2
<i>Rallus elegans</i>	Gr12	19	1	1	3	2	5
<i>Rallus limicola</i>	Gr13	18	1	1	2	2	4

<i>Corvus brachyrhynchos</i>	Pa13	7	8	2	1	3	5
<i>Corvus corax</i>	Pa15	7	7	2	3	5	3
<i>Pica hudsonia</i>	Pa26	7	9	2	3	3	1
<i>Agelaius phoeniceus</i>	Pa66	17	1	5	1	3	5
<i>Molothrus ater</i>	Pa73	17	1	2	2	3	1
<i>Turdus migratorius</i>	Pa110	16	8	2	2	1	5
<i>Ardea alba</i>	Pe1	2	2	1	1	4	1
<i>Ardea herodias</i>	Pe2	2	2	1	1	4	5
<i>Colaptes auratus</i>	Pi1	6	3	2	2	5	5
<i>Podiceps nigricollis</i>	Po5	19	5	1	1	4	2
<i>Podilymbus podiceps</i>	Po7	12	5	1	2	2	5
<i>Asio flammeus</i>	St3	1	2	4	2	5	4
<i>Asio otus</i>	St4	1	2	4	2	5	4
<i>Athene cunicularia</i>	St6	10	2	7	2	2	5
<i>Bubo virginianus</i>	St9	1	2	9	2	2	3
<i>Megascops asio-kennicottii</i>	St13	10	2	3	2	2	3
<i>Strix varia</i>	St19	1	2	8	2	2	3
<i>Tyto alba</i>	St21	1	2	4	2	2	3
<i>Phalacrocorax auritus</i>	Su3	2	5	1	1	3	5

Cuadro 2. Rasgos funcionales (historia de vida) de las especies de aves fósiles del Pleistoceno tardío de Norteamérica seleccionadas para el Análisis de Correspondencias Canónicas (CCA). Definición del rasgo en Apéndice, Cuadro A1.

Atributos del Rasgo	Combinación de atributo	Código de atributo
Dieta (D)	Carnívoro	1
	Piscívoro	2
	Carroñero	3
	Folívoro	4
	Granívoro	5
	Insectívoro	6
	Omnívoro	7
	Carnívoro, piscívoro, insectívoro, malacófago	8
	Carnívoro, carroñero, insectívoro	9
	Carnívoro, insectívoro	10
	Piscívoro, insectívoro	11
	Piscívoro, insectívoro, malacófago	12
	Folívoro, granívoro	13
	Folívoro, granívoro, insectívoro	14
	Frugívoro, granívoro	15
	Frugívoro, insectívoro, malacófago	16
	Granívoro, insectívoro	17
	Granívoro, insectívoro, malacófago	18
	Insectívoro, malacófago	19
Estrategia de forrajeo (F)	Rebuscador	1
	Atrapador	2
	Escarbador	3
	Vadeador/Filtrador	4
	Buceador	5

	Planeador	6
	Rebuscador, atrapador	7
	Rebuscador, atrapador, escarbador	8
	Rebuscador, escarbador	9
	Rebuscador, vadeador/filtrador	10
	Atrapador, escarbador	11
	Atrapador, planeador	12
	Vadeador/filtrador, buceador	13
Estrato de forrajeo (EF)	Agua	1
	Suelo	2
	Sotobosque	3
	Aire	4
	Agua, suelo	5
	Agua, aire	6
	Suelo, sotobosque	7
	Sotobosque, dosel	8
	Dosel, aire	9
Tipo de anidamiento (TA)	Colonial	1
	Individual	2
	Colonial, individual	3
Comportamiento social (CS)	Bandada monoespecífica	1
	Solitario	2
	Bandada monoespecífica, bandada mixta	3
	Bandada monoespecífica, bandada mixta, solitario	4
	Bandada monoespecífica, solitario	5
	Bandada mixta, solitario	6
Estatus migratorio (EM)	Migratorio local	1
	Migratorio continental	2
	Residente	3
	Migratorio local, migratorio continental	4
	Migratorio continental, residente	5

5. RESULTADOS

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Aves Linnaeus, 1758

Anseriformes Wagler, 1831

Anatidae Vigors, 1825

Oxyurini Swainson, 1831

***Oxyura* Bonaparte, 1828**

***Oxyura jamaicensis* Gmelin, 1789**

Material. Cinco coracoides izquierdos (MPG-R-10111, 10112, 10130, 10131, 10148), tres coracoides derechos (MPG-R-10118, 10138, 10141), seis húmeros derechos (MPG-R-8681, 8868, 8869, 8893, 8894, 8900), dos húmeros izquierdos (MPG-R-8201, 8673), trece ulnas derechas (MPG-R-10173, 10176, 10178, 10183, 10188, 10199, 10200, 10207, 10208, 10210, 10211, 10214, 12017), doce ulnas izquierdas (MPG-R-10165, 10167, 10169, 10171, 10174, 10177, 10179, 10180, 10181, 10182, 10184, 10189), dos carpometacarpos izquierdos (MPG-R-10260, 10261), cinco fémures derechos (MPG-R-10218, 10219, 10220, 10221, 10223), tres fémures izquierdos (MPG-R-10226, 10228, 10229), un tibiotarso izquierdo (MPG-R-8509), un tibiotarso derecho (MPG-R-10287), un tarsometatarso derecho (MPG-R-10288), un tarsometatarso izquierdo (MPG-R-10291) (Figura 6).



Figura 6. Material de *Oxyura jamaicensis*. De izquierda a derecha: coracoides izquierdo (MPG-R-10112) en vista dorsal, húmero derecho (MPG-R-8868) en vista posterior, fémur derecho (MPG-R-10223) en vista anterior, y tarsometatarso derecho (MPG-R-10288) en vista anterior.

Descripción. Los coracoides tienen una longitud total de 38.25, 37.57, 38.48, 38.79, 37.74, 35.84, 37.16 y *ca.* 38.5 mm respectivamente, con el proceso esterno-coracoideo faltante. En vista ventral, la cabeza es redondeada y reducida, la tuberosidad braquial está proyectada medialmente respecto al eje (ligeramente proyectada en MPG-R-10141), el cuello es corto y delgado, y el ángulo interno distal tiene su borde medial puntiagudo y es estrecho ventro-dorsalmente. En vista dorsal, la faceta furcular es ligeramente redondeada en su borde medial y tiene una hendidura posterior mínima, por lo que la muesca braquial es superficial y poco evidente, la tuberosidad braquial presenta una ligera hendidura en su borde posterior (nula en MPG-R-10131), el canal trioseo es estrecho, superficial y reducido antero-posteriormente, la faceta glenoidea es corta, en posición lateral y con el labio glenoideo dirigido dorsalmente, la faceta escapular es cóncava, profunda y con una forma redondeada triangular, el procoracoides es una protuberancia pequeña y achatada, la faceta esternal está aplanada y sumamente desarrollada a lo largo y ancho del

margen posterior del elemento, y el labio interno es poco prominente. En vista antero-lateral, la superficie coraco-humeral es ligeramente cóncava y tiene forma de gota, ensanchándose más hacia el extremo anterior de la cabeza. En vista posterior, la faceta esternal está fuertemente arqueada.

Los húmeros tienen una longitud total de 64.22, 66.83, 66.32, 65.83, 65.05, 65.31, 64.5 y 65.46 mm respectivamente. En vista anterior, la fosa del ligamento es superficial y está ligeramente elevada respecto al eje, la cresta deltoidea es pequeña, recta respecto al borde lateral y poco elevada proximalmente, el eje es largo, muy poco curvado en su extremo distal y se estrecha notoriamente próximo-distalmente, y la depresión braquial es ovoide, poco excavada y con un puente medial bien definido. En vista posterior, la cabeza es ovoide y comprimida próximo-distalmente, la fosa capital se extiende lateralmente y corta profundamente por debajo de la cabeza, la tuberosidad interna es amplia lateralmente, gruesa en su extremo medial y más larga que ancha, la tuberosidad externa se encuentra elevada distalmente casi al mismo nivel de la cabeza, la fosa neumática es ovoide, cerrada, con numerosos forámenes y sin bordes gruesos, la cresta bicipital es pequeña, el entepicóndilo está reducido de tal manera que se encuentra al mismo nivel que el ectepicóndilo y el cóndilo interno termina proyectándose distalmente más que ambos, no tiene un proceso ectepicondilar, y el cóndilo externo presenta un puente que se extiende hasta la depresión braquial.

Las ulnas tienen una longitud total de 56.46, 59.57, 59.53, *ca.* 56.8, 60.3, 53.91, 57.25, *ca.* 58.3, 57.81, *ca.* 57.8, *ca.* 59.2, 55.51, *ca.* 52.8, 58.21, *ca.* 60.2, 58.74, 57.61, *ca.* 57, *ca.* 61.3, 57.09, *ca.* 57.3, 58.3, 59.2, 58.7 y 59.4, mm respectivamente, con el olécranon faltante en MPG-R-10167, 10174, 10177, 10180, 10184, 10189, 10183, 10207, 10208, 10210 y 10211. En vista dorsal, el olécranon es pronunciado y tiene su extremo proximal puntiagudo, el eje se curva hasta

menos de la mitad desde el extremo proximal, las papilas están muy poco desarrolladas, el cóndilo externo está un poco menos desarrollado que el cóndilo interno, y el cóndilo externo es aproximadamente igual de largo que ancho. En vista medial, el cóndilo externo está proyectado dorsalmente y su borde dorsal es delgado, el cóndilo interno es recto en sus bordes medial y ventral, y el cóndilo interno está dirigido disto-ventralmente. En vista ventral, la depresión braquial está bien excavada, y el cóndilo interno está dividido por un surco y su punta medial está achatada.

Los carpometacarpos tienen una longitud total de 32.53 y 33.13 mm respectivamente, con el metacarpo III faltante excepto en sus extremos proximal y distal. En vista dorsal, la tróclea carpal es redondeada y ligeramente puntiaguda proximalmente, el accesorio externo del ligamento radial es pequeño y prominente, el metacarpo II tiene su superficie dorsal redondeada, el accesorio del flexor se encuentra próximo al punto de unión de los metacarpos I y II, la faceta del dígito II es estrecha y con forma redondeada en su borde distal, y la faceta del dígito III está menos desarrollada y menos extendida distalmente que la faceta del dígito II. En vista ventral, la tróclea carpal es redondeada, la fosa anterior carpal está fuertemente excavada, la fosa interna ligamental es superficial, el proceso pisiforme está moderadamente desarrollado, el accesorio del extensor es largo y se extiende distalmente hacia el borde medial del proceso del metacarpo I, el proceso del metacarpo I es cuadrado, achatado, se dirige próximo-medialmente y su borde distal es casi recto, el metacarpo II es recto y delgado. El metacarpo III se estrecha notablemente en su extremo proximal, y la sínfisis metacarpal distal está moderadamente desarrollada. En vista lateral, la fosa ulnar es superficial.

Los fémures tienen una longitud total de 39.55, *ca.* 38.5, 39.02, *ca.* 38, 37.25, *ca.* 38.5, 38.04 y *ca.* 36.8 mm respectivamente, con el cóndilo externo faltante en MPG-R-10219, 10223,

10226 y 10229. En vista anterior, el eje está moderadamente curvado, la cabeza es grande y está dirigida medialmente, la cabeza tiene un cuello robusto y bien desarrollado, el trocánter se encuentra proximalmente casi al mismo nivel que la cabeza, el borde anterior del puente trocantérico está reducido y achatado, el cóndilo externo es considerablemente más grande que el cóndilo interno, los bordes medial y lateral de los cóndilos interno y externo (respectivamente) divergen posteriormente, y el surco rotular entre ambos es profundo y de un ancho similar al eje. En vista posterior, la fosa poplítea es amplia y profunda, la cresta medial que la bordea está bien desarrollada, el cóndilo interno está dirigido postero-medialmente, la fosa intercondílea es estrecha, y los cóndilos fibular y externo están dirigidos postero-lateralmente. En vista lateral, el eje está muy curvado, especialmente hacia su mitad distal, y el cóndilo externo tiene su borde anterior muy poco elevado respecto al eje.

Los tibiotarsos tienen una longitud total de *ca.* 66 y *ca.* 65.4 mm respectivamente, con el extremo proximal de la cresta cnemial interna y la epífisis distal en MPG-R-8509 faltantes. En vista anterior, el eje es recto, la cresta cnemial externa está dirigida antero-lateralmente, la cresta cnemial interna posee un puente que se extiende más allá del extremo proximal de la cresta fibular, la cresta fibular está moderadamente desarrollada, el puente supratendinal es delgado, la fosa del tendón es profunda, la prominencia externa del ligamento es conspicua y se proyecta lateralmente del cóndilo externo, el cóndilo externo es ligeramente más grande que el cóndilo interno y ambos se encuentran extendidos distalmente casi al mismo nivel, y el cóndilo interno está fuertemente dirigido medialmente. En vista lateral, el eje está curvado.

Los tarsometatarsos tienen una longitud total de 33.8 y 32.6 mm respectivamente, con el puente calcáneo interno faltante. En vista anterior, el eje es corto y robusto, su borde lateral es prácticamente recto a lo largo de toda su extensión, el surco metatarsal anterior está

moderadamente excavado, la tróclea para el dígito II es larga, está desviada posteriormente, presenta un surco bien definido y su borde distal no alcanza el margen proximal de la tróclea para el dígito III, la tróclea para el dígito III es prominente y es la más grande de las tres, y la tróclea para el dígito IV es la segunda más ancha, aunque su tamaño es similar a la tróclea para el dígito II. En vista posterior, los puentes calcáneos del hipotarso son grandes, el hipotarso presenta cuatro canales abiertos bien definidos, y el foramen distal tiende a ser oblicuo. En vista medial, el eje está aplanado, su margen anterior se encuentra prácticamente al mismo nivel que las trócleas y su puente antero-lateral está fuertemente elevado, y la tróclea para el dígito II se encuentra casi en línea con las otras dos trócleas.

Determinación. Woolfenden (1961) incluyó a *Oxyura* dentro de Anatinae con base en caracteres que ahora se sabe son convergentes. Al igual que Anatinae, los fósiles tienen un ángulo entre el eje de la cabeza y el plano sobre el cual reside la superficie dorsal, medido en vista anterior, de 61 a 81° (de 72° para MPG-R-10130; 73° para MPG-R-10138; 74° para MPG-R-10111; y, 75° para MPG-R-10112, 10118, 10131, 10148, 10141); un ángulo entre la faceta esternal y el eje, medido en vista ventral con la línea horizontal a lo largo de la faceta externa, la línea vertical desde el ángulo interno distal hasta el borde medial de la cabeza y el vértice en el ángulo interno distal, de 80 a 96° (de 91° para MPG-R-10111, 10131, 10138; 92° para MPG-R-10112; 93° para MPG-R-10130, 10148; 95° para MPG-R-10118; y 96° para MPG-R-10141); el labio interno es poco prominente y presenta un fuerte declive hacia el eje; la faceta esternal está aplanada con su labio interno proyectado medialmente, por lo que el borde medial es puntiagudo; y la profundidad a través de la faceta escapular respecto a su longitud medial, medido dorso-ventralmente en el punto más estrecho de la faceta escapular con el calibrador perpendicular a la longitud del eje del coracoides, es de 10.1 a 14.6% (11.5, 10.9, 10.7, 11.2, 11.2, 11.7 y 11.8%

para MPG-R-10111, 10112, 10130, 10131, 10148, 10138 y 10141 respectivamente). Únicamente MPG-R-10118 tiene una profundidad a través de la faceta escapular respecto a su longitud medial de 9.0%, menor comparado con Anatini (Woolfenden, 1961). Los elementos se asignaron a Oxyurini ya que la porción ventral de la cabeza se extiende más posteriormente hacia el eje, la tuberosidad braquial está reducida, y en vista posterior la faceta esternal está fuertemente arqueada a lo largo de su borde posterior (Woolfenden, 1961). Los coracoides coinciden con *Oxyura* en que la profundidad a través de la faceta escapular respecto a su longitud medial cae dentro del rango de 9.6 a 11.0% del género (excepto por MPG-R-10111, 10131, 10148, 10118, 10138 y 1014, los cuales tienen un ancho relativo de 11.5, 11.2, 11.2, 9.0, 11.7 y 11.8% respectivamente); el ancho relativo del eje respecto a su longitud medial, medido latero-medialmente en el punto más estrecho del cuello inmediatamente después del procoracoides y con el calibrador perpendicular a la longitud del eje del coracoides, cae dentro del rango de 9.1 a 10.7% en el género (de 10.4, 10.5, 10.3, 10.6, 10.6, y 9.9% para MPG-R-10111, 10112, 10130, 10148, 10118 y 10141 respectivamente y, exceptuando a MPG-R-10131 y 10138, los cuales tienen 11 y 10.9% respectivamente); el ángulo entre el eje de la cabeza y el plano de la superficie dorsal es de 72 a 75° y cae dentro del rango de 72 a 75 grados en el género; y el ángulo entre la faceta esternal y el eje de 91 a 96° cae dentro del rango de 87 a 96° en el género (Woolfenden, 1961). Se encontró que 3 de los 6 ejemplares osteológicos de *O. jamaicensis* revisados tuvieron una profundidad a través de la faceta escapular respecto a su longitud medial de 11.5% (para un ejemplar no sexado de 39.26 mm de longitud medial), 11.6% (para un ejemplar no sexado de 36.92 mm de longitud medial) y 11.9% (para un ejemplar no sexado de 38.16 mm de longitud medial) mayor que el máximo de 11.0% reportado para *Oxyura* (Woolfenden, 1961), por lo que esta característica puede variar en el género.

Los coracoides concuerdan con *Oxyura*, y difieren de *Nomonyx*, en que el ancho relativo del canal trioseo respecto a su longitud medial es de 13.5, 14.6, 14.3, 14.1, 14.1, 14.9, 14.5 y 13.2% respectivamente y cae dentro del rango de 12.0 a 15.2% de *Oxyura*, mientras que en *Nomonyx* es de 10.9 a 11% (Woolfenden, 1961). En tamaño, todos los fósiles concuerdan con los ejemplares osteológicos de *O. jamaicensis* revisados excepto MPG-R-10118, cuya longitud total de 35.84 mm es menor que el mínimo de 37.04 mm de una hembra (n=7).

Los húmeros tienen un tamaño y forma similar a *Oxyura jamaicensis*. Al igual que Anatinae, la fosa capital se extiende lateralmente sobre la superficie posterior, perforando profundamente por debajo de la cabeza, y carecen del puente del eje que se dirige hacia la cabeza el cual define a Anserinae (Woolfenden, 1961). Los elementos se asignaron a Oxyurini ya que la fosa neumática es superficial, tiene numerosos forámenes y apenas alcanza el borde distal de la cabeza, el accesorio del *latissimus dorsi posterioris* (accesorio ubicado en el borde antero-lateral del eje inmediatamente distal al accesorio del pectoral) se encuentra prácticamente alineado con el borde lateral del accesorio del pectoral, y el entepicóndilo está reducido así como la fosa del *flexor carpi ulnaris* (la fosa distal más alejada de la fosa del ligamento) (Woolfenden, 1961). Los fósiles coinciden con *Oxyura* en que la fosa capital es profunda y ampliamente excavada, la porción distal de la tuberosidad externa está elevada de tal manera que la superficie del accesorio del pectoral se encuentra casi paralelo al eje, el eje es delgado, con un ancho respecto a su longitud total de 5.5, 5.7, 5.6, 5.4, 6.0, 5.8 y 6.0% para MPG-R-8681, 8868, 8869, 8893, 8894, 8900 y 8673 respectivamente que cae dentro del rango de 5.2 a 6.0% en el género, donde únicamente MPG-R-8201, con 6.5%, supera esta medida, la fosa del ligamento está ligeramente elevada respecto al eje y girada hacia el borde medial del elemento, y el cóndilo externo tiene un puente que se extiende hacia la depresión braquial (Woolfenden, 1961). Todos los húmeros

tienen un tamaño, características y forma general similares a los ejemplares de *O. jamaicensis* revisados, excepto por MPG-R-8201 que es un ejemplar más robusto. Se encontró que 2 de los 7 ejemplares osteológicos de *O. jamaicensis* revisados tuvieron un ancho del eje respecto a su longitud total de 6.11% (para un macho de 71.68 mm de longitud total) y 7.08% (para una hembra de 62.81 mm de longitud total) mayor que el máximo de 6.0% reportado para *Oxyura* (Woolfenden, 1961), por lo que esta característica puede variar en el género.

Las ulnas tienen un tamaño y forma similar a *Oxyura jamaicensis*. A pesar de que se han realizado muy pocos trabajos sobre la identificación de las ulnas de aves (e.g. Olsen, 1979), y que en general son elementos con poco valor taxonómico (Howard, 1963), fue posible asignar los fósiles ya *Oxyura* ya que el eje es proporcionalmente más delgado que en otros anátidos de tamaño similar y se curva hasta menos de la mitad de su longitud desde el extremo proximal, el olécranon es pronunciado y más puntiagudo que en *Anas sensu lato* (*Anas*, *Mareca* y *Spatula*), el cóndilo externo está ligeramente menos desarrollado que el cóndilo interno y tiende a ser tan largo como ancho, el borde ventral del cóndilo interno es recto y no redondeado como en *Ana sensu lato*, formando un ángulo casi recto respecto a su margen medial, la tróclea es menos robusta dorso-ventralmente que en *Aythya*, y, aunque de apariencia similar, la ulna de *Oxyura* es mucho menor en tamaño que la de *Aythya* (Worthy, 2004). En general, las ulnas tienen un tamaño, características y forma general similares a los ejemplares osteológicos de *O. jamaicensis* revisados, por lo que se asignaron a esta especie. Cabe mencionar que MPG-R-10199 y MPG-R-10217 destacaron por su pequeño tamaño, ya que su longitud total de 53.91 y ca. 52.8 mm respectivamente es menor que el de una hembra de *O. jamaicensis* revisado (de 54.03 mm) y que el resto de los fósiles asignados a esta especie. Por otra parte, MPG-R-10180 y MPG-R-10189 difieren en su ancho mínimo del cuerpo ulnar, el cual es de 3.4 y 3.38 mm respectivamente y es

mayor que el de los ejemplares de *O. jamaicensis* revisados (con un máximo de 3.31 mm, n=7) y los fósiles asignados a esta especie (con un máximo de 3.2 mm, n=23).

Los carpometacarpos tienen un tamaño y forma similar a *Oxyura jamaicensis*. Al igual que Anatinae, la superficie dorsal del metacarpo II es redondeada y sin ángulos agudos, y el accesorio del extensor es largo y se extiende distalmente hacia el borde medial del proceso del metacarpo I (Woolfenden, 1961). Los elementos se asignaron a Oxyurini ya que la porción distal del borde ventral de la tróclea carpal, en vista lateral, es casi paralela al eje, el metacarpo III es estrecho en su extremo proximal, el área por debajo de los accesorios externos de los ligamentos está fuertemente excavada, y la faceta del dígito II es estrecha, de forma de media luna y tiene su margen inferior cóncavo (Woolfenden, 1961). Los fósiles coinciden con *Oxyura* en que la superficie proximal de la tróclea carpal está muescada, la tróclea carpal, en vista ventral, es ligeramente puntiaguda, la porción distal del borde lateral de la tróclea carpal tiene un grosor uniforme a lo largo de su extensión, la fosa interna ligamental es superficial, y el proceso del metacarpo I está inclinado próximo-medialmente (Woolfenden, 1961; Guthrie, 2010). Los fósiles coinciden en características y forma general con *O. jamaicensis*, aunque tienen un tamaño menor comparado con otros carpometacarpos de esta especie revisados (siendo el mínimo, de 34.19 mm de longitud total, el de un ejemplar no sexado, n=7).

Los fémures tienen un tamaño y forma similar a *Oxyura jamaicensis*. Al igual que Anatinae, no presentan una elevación significativa del borde anterior del cóndilo externo respecto al eje (Woolfenden, 1961). Los elementos se asignaron a Oxyurini ya que el eje está curvado en vistas anterior y lateral, el trocánter está casi al mismo nivel proximalmente que la cabeza, el puente trocánterico anterior está reducido, la fosa poplítea es profunda, y los bordes medial y lateral de los cóndilos divergen posteriormente (Woolfenden, 1961). Los fémures

coinciden con *Oxyura* y con *O. jamaicensis* en que el eje es curvo, especialmente antero-posteriormente, el eje es delgado, con un ancho respecto a su longitud total que cae dentro del rango de 8.1 a 8.5% de la especie (de 8.5, 8.4 y 8.2% para MPG-R-10218, 10219 y 10220 respectivamente), la cabeza es grande y se proyecta prominentemente del eje con una depresión en su borde distal, y el trocánter está achatado anteriormente (Howard, 1966; Worthy, 2004). Los ejemplares MPG-R-10221, 10223, 10226, 10228 y 10229 difieren del resto de los fósiles en que tienen un ancho respecto a su longitud total de 8.6, 8.9, 9.1, 8.8 y 8.9% respectivamente y mayor que los 8.5% de la especie (Woolfenden, 1961); sin embargo, se encontró que 3 de los 7 ejemplares osteológicos de *O. jamaicensis* revisados superaron también esta medida ya que tuvieron un ancho respecto a su longitud total de 8.6% (para un ejemplar no sexado de 38.46 mm de longitud total), 8.7% (para un ejemplar no sexado de 38.8 mm de longitud total) y 8.9% (para un macho de 40.7 mm de longitud total), por lo que esta característica puede variar en la especie. Los fósiles se signaron a *O. jamaicensis* ya que coinciden en tamaño, características y forma general con esta especie.

Los tibiotarsos tienen un tamaño y forma similar a *Oxyura jamaicensis*. Los fósiles se asignaron a Oxyurini ya que el cóndilo interno sobresale fuertemente del borde antero-medial del eje, y la prominencia externa del ligamento está bien desarrollada de tal manera que se proyecta lateralmente del cóndilo externo (Woolfenden, 1961). Los elementos coinciden con *Oxyura* en que la extensión distal de ambos cóndilos es similar, la prominencia externa del ligamento es conspicua en vista anterior, la cresta cnemial interna posee un puente que se extiende más allá del extremo proximal de la cresta fibular, el ancho del eje respecto a su longitud total es de 5.1 y 5.0% respectivamente y cae dentro del rango de 5.0 a 5.4% en el género, y el eje, en vista lateral, está curvado de tal manera que el borde posterior es cóncavo (Woolfenden, 1961). Los fósiles

tienen una longitud axial (es decir, la longitud del tibiotarso desde su superficie anterior articular hasta el borde distal de los cóndilos) de *ca.* 60 y 60.35 mm que cae dentro del rango de los 58.09 a 64.06 mm de los ejemplares osteológicos de *O. jamaicensis* revisados (n=6) y es similar a los 60.1 a 63.5 mm (n=11) de los ejemplares de esta especie reportados por Álvarez (1977), por lo que se asignaron a la misma.

Los tarsometatarsos tienen un tamaño y forma similar a *Oxyura jamaicensis*. Al igual que Anatinae, en vista medial la tróclea para el dígito II se encuentra casi en línea con las otras dos, y en vista posterior el foramen distal tiende a ser oblicuo de tal manera que es casi perpendicular al eje (Woolfenden, 1961). Los elementos se asignaron a Oxyurini ya que la tróclea para el dígito II es proporcionalmente más grande que en Anatini y su borde distal no alcanza el margen proximal de la tróclea para el dígito III, la superficie anterior del eje, en vista medial, se encuentra prácticamente al mismo nivel que las trócleas, el borde antero-lateral del eje está elevado proximalmente y es recto a lo largo de toda su extensión hasta alcanzar la tróclea para el dígito IV, la tróclea para el dígito IV, en vista distal, tiene su borde medial elevado y su borde lateral antero-proximalmente reducido, en el extremo proximal, el área cotilar tiene una muesca antero-lateral profunda, y el eje es grueso, con un ancho respecto a su longitud total de 12.3 y 12.5% respectivamente que cae dentro del rango de 10.8 a 16.3% en el grupo (Woolfenden, 1961). Los tarsometatarsos se asignaron a *Oxyura*, y diferenciaron de *Nomonyx*, ya que existe un espacio entre el borde interno de la tróclea para el dígito II y el margen proximal de la faceta para el dígito III (Woolfenden, 1961). Los fósiles se asignaron a *O. jamaicensis* debido a su similitud en tamaño, características y forma general con los ejemplares osteológicos de esta especie revisados.

Es consistente la presencia de ejemplares más pequeños que lo esperado para los rangos de tamaño *O. jamaicensis*, aun cuando son idénticos en características y forma general con esta especie. Por un lado, podría interpretarse que los fósiles de pequeño tamaño (e.g. coracoides, ulnas y carpometacarpos) corresponden a una nueva especie similar a *O. jamaicensis*, pero más pequeña y no descrita aún. Por el otro, la reducción de tamaño podría ser el resultado de un endemismo regional producto del surgimiento de barreras geográficas tras la intensa actividad volcánica del Plioceno-Pleistoceno en la región (Corona-Martínez, 2008). Álvarez (1977) describió a *Oxyura zapatanima* del Plioceno-Pleistoceno de Chapala con base en un hallazgo de un tibiotarso de menor tamaño que el actual *O. jamaicensis*. La longitud axial de ca. 60 y 60.35 mm de los tibiotarsos fósiles del Pleistoceno tardío de las cuencas Chapala-Zacoalco supera notablemente los 55.7 mm del holotipo de *O. zapatanima*, por lo que es posible que los fósiles de pequeño tamaño del Pleistoceno tardío de las cuencas se traten de un taxón intermedio entre *O. zapatanima* y *O. jamaicensis*. Sin embargo, Corona-Martínez (2008) menciona que si bien el tibiotarso de *O. zapatanima* es significativamente más pequeño que *O. jamaicensis*, su ancho distal podría caer dentro del rango de *Nomonyx dominicus*, por lo que cuestiona la validez de *O. zapatanima* al sugerir que podría tratarse de *N. dominicus*. De ser este el caso, podría interpretarse que los ejemplares pequeños de *O. jamaicensis* del Pleistoceno tardío de Chapala-Zacoalco son resultado de una variación más allá de los límites de tamaño esperado para la población de acuerdo con las medidas de referencia y los datos actuales de *O. jamaicensis*. Esta variación pudo estar causada por la gran cantidad de ejemplares fósiles analizados, lo que aumentaría la probabilidad de encontrar individuos más pequeños de lo normal, o la existencia de dos poblaciones en las cuencas, una residente y una migratoria, así como sucede en la actualidad (Howell y Webb, 1995). Es posible que las poblaciones migrantes sean mayores en

tamaño que las residentes ya que se ha encontrado que en el grupo de las aves el patrón general es un mayor tamaño corporal en las poblaciones de latitudes más altas comparado con sus contrapartes de bajas latitudes siguiendo la regla de Bergmann (Bergmann, 1847; Rensch, 1938; Meiri y Dayan, 2003). En esta tesis únicamente fue posible asignar los fósiles de las cuencas Chapala-Zacoalco a *O. jamaicensis* con la evidencia disponible.

Anserinae Vigors, 1825

Anserini Brisson, 1760

***Anser* Brisson, 1760**

Descripción. Los coracoides de las especies de *Anser* descritas tienen en común que, en vista ventral, la cabeza es redondeada y robusta, la tuberosidad braquial se proyecta medialmente del eje, el cuello es moderadamente largo y grueso, el ángulo interno distal tiene su borde medial achatado y es ancho ventro-dorsalmente. En vista dorsal, la faceta furcular está aplanada medialmente respecto al eje y ligeramente excavada ventralmente, el canal trioseo es amplio y bien excavado, la faceta escapular es profunda y redondeada, y la faceta esternal es cóncava y ancha a lo largo de todo el margen posterior del elemento, ensanchándose progresivamente hacia su extremo medial.

***Anser* sp. cf. *A. albifrons* Scopoli, 1769**

Material. Un coracoides izquierdo (MPG-R-8496; Figura 7).



Figura 7. Coracoides izquierdo de *Anser* sp. cf. *A. albifrons* (MPG-R-8496). Vista ventral (izquierda) y vista dorsal (derecha).

Descripción. El coracoides tiene una longitud total de *ca.* 71 mm, con el proceso esternocoracoideo y el extremo medial del procoracoides faltantes. El ejemplar se ajusta a la descripción del género, pero en vista ventral, el ángulo interno distal es moderadamente ancho ventrodorsalmente. En vista dorsal, la faceta furcular se encuentra hendida posteriormente produciendo una muesca braquial amplia y bien definida, presenta una excavación profunda, reducida y con unos cuantos forámenes neumáticos por debajo de la faceta furcular, y la faceta esternal está moderadamente excavada.

Determinación. El coracoides tiene un tamaño y forma similar a *Anser albifrons* y *A. caerulescens*. El fósil se asignó a Anserinae ya que el ángulo de 84° entre el eje de la cabeza y el plano de la superficie dorsal cae dentro del rango de 79 a 93° en el grupo, el ángulo de 83° entre la faceta esternal y el eje cae dentro del rango de 70 a 83° del grupo, el labio interno de la faceta esternal es amplio y cóncavo y tiene su ángulo lateral casi perpendicular al eje, y el ángulo interno distal es amplio y achatado (Woolfenden, 1961). Al igual que en Anserini (*Anser*,

Branta) y Cygnini (*Cygnus*), la profundidad de la faceta escapular de 17.3% respecto a su longitud medial cae dentro del rango de 15.0 a 22.1% de este grupo, el ancho relativo del eje de 14.2% respecto a su longitud medial cae dentro del rango 12.4 a 16.4% del grupo, y presenta numerosos forámenes neumáticos por debajo de la faceta furcular (Woolfenden, 1961). El coracoides coincide con Anserini (*Anser* y *Branta*), y difiere de *Cygnus*, en que el canal trioseo está bien excavado, los forámenes neumáticos son más grandes y están restringidos al área ubicada por debajo de la tuberosidad braquial, el ángulo de 84° entre el eje de la cabeza y el plano sobre el cual reside la superficie dorsal se aproxima mejor al rango de 80 a 85° de los gansos, el cual tiende a ser menor que el rango de 83 a 93° reportado en cisnes, y la profundidad de la faceta escapular de 17.3% respecto a su longitud medial se aproxima mejor al rango de 15.0 a 17.6% de los gansos, siendo relativamente menor comparado con el rango de 16.4 a 22.1% de los cisnes (Woolfenden, 1961).

El ejemplar se asignó a *Anser*, y diferenció de *Branta*, en que la faceta esternal está hendida posteriormente, aplanada medialmente respecto al eje y ligeramente excavada ventralmente (Woolfenden, 1961). Los coracoides de *A. albifrons* y *A. caerulescens* son sumamente similares en tamaño y forma general; sin embargo, en esta tesis se observaron algunas características que permiten separarlos. El fósil se asignó a cf. *A. albifrons* ya que, al igual que esta especie, la faceta furcular está hendida posteriormente debido a una muesca braquial mejor definida que en *A. caerulescens*, cuya faceta es más amplia y uniforme a lo largo de su extensión, el coracoides es menos robusto y tiene un ángulo interno distal menos ancho dorso-ventralmente que en *A. caerulescens*, la excavación del canal trioseo por debajo de la faceta furcular tiende a ser reducida y profunda, mientras que en *A. caerulescens* tiende a ser amplia y profunda, y la faceta esternal está menos excavada que en *A. caerulescens*, teniendo una

menor superficie de articulación con el esternón. El material fue referido a cf. *Anser albifrons* debido a que no existe literatura que soporte la validez de los caracteres para diferenciarlo de *A. caerulescens*.

***Anser* sp. cf. *A. caerulescens* Linnaeus, 1758**

Material. Un coracoides izquierdo (MPG-R-8174), dos tarsometatarsos derechos (MPG-R-8421, 8422) (Figura 8).



Figura 8. Material de *Anser* sp. cf. *A. caerulescens*. Coracoides izquierdo (MPG-R-8174) en vista dorsal (izquierda), y tarsometatarso derecho (MPG-R-8421) en vista anterior (derecha).

Descripción. El coracoides tiene una longitud total de ca. 67 mm, con el proceso esternocoracoideo y el extremo medial del procoracoides faltantes. El ejemplar se ajusta a la descripción del género, pero en vista dorsal, la faceta furcular se encuentra profundamente hendida posteriormente produciendo una muesca braquial amplia y definida, y presenta una excavación profunda, amplia y con numerosos forámenes neumáticos por debajo de la faceta furcular.

Los tarsometatarsos tienen una longitud total de 77.22 y 70.52 mm respectivamente, con los puentes calcáneos del hipotarso faltantes. En vista anterior, presentan un eje estrecho y una curva prominente en la mitad distal del borde lateral, el surco metatarsal anterior está bien excavado, las trócleas para los dígitos II y IV están separadas de la tróclea para el dígito III, la tróclea para el dígito II es corta, es la menos extendida distalmente y se une al eje en un ángulo poco pronunciado, tienen un lóbulo prominente en su borde anterior, a la altura del límite proximal de la superficie articular, la tróclea para el dígito III es prominente y es la más larga y ancha de las tres, presentan un surco bien definido que se extiende hasta el límite proximal de la superficie articular, la tróclea para el dígito IV es la segunda más larga y ancha, y tienen una protuberancia prominente en el extremo proximal por la superficie anterior del surco troclear. En vista posterior, los surcos de las trócleas para los dígitos II, III y IV están bien definidos.

Determinación. El coracoides tiene un tamaño y forma similar a *Anser caerulescens* y *A. albifrons*. El fósil presenta las características de Anserinae descritas anteriormente, con un ángulo de 85° entre el eje de la cabeza y el plano de la superficie dorsal, y un ángulo de 79° entre la faceta esternal y el eje, que cae dentro del rango del grupo (Woolfenden, 1961). El elemento se puede asignar a Anserini (*Anser*, *Branta*) y Cygnini (*Cygnus*) ya que presenta una profundidad de la faceta escapular de 16.7% respecto a su longitud medial, un ancho de 14.7% respecto a su longitud medial, y grandes y numerosos forámenes neumáticos por debajo de la faceta furcular (Woolfenden, 1961). El coracoides coincide con Anserini (*Anser* y *Branta*), y difiere de *Cygnus*, en las características descritas en el apartado anterior, con un ángulo de 85° entre el eje de la cabeza y el plano sobre el cual reside la superficie dorsal, y una profundidad de la faceta escapular de 16.7% respecto a su longitud medial, los cuales se aproximan mejor a los rangos reportados para Anserini (Woolfenden, 1961).

El fósil cumple con las características que permiten asignarlo a *Anser* y diferenciarlo de *Branta* (Woolfenden, 1961). El ejemplar coincide con *A. caerulescens* en que la faceta furcular es amplia y uniforme a lo largo de su extensión, y en que la excavación del canal trioseo por debajo de la faceta furcular es amplia y profunda. El material fue referido a cf. *Anser caerulescens* debido a que no existe literatura que soporte la validez de los caracteres para diferenciarlo de *A. albifrons*.

Los tarsometatarsos tienen un tamaño y forma similar a *Anser caerulescens* y *A. albifrons*. Los fósiles se asignaron a Anserinae ya que el eje es estrecho y tienen una curva prominente en su borde lateral, las trócleas para los dígitos II y IV presentan una clara separación de la tróclea para el dígito III, y la tróclea para el dígito II tiene un lóbulo en su borde anterior (Woolfenden, 1961). Los fósiles se asignaron a Anserini, y se diferenciaron de otras aves acuáticas, en que la tróclea para el dígito IV tiene una protuberancia prominente en el extremo proximal por la superficie anterior del surco troclear (Woolfenden, 1961). Woolfenden (1961) apoya a Miller (1937) en que no existen características del tarsometatarso para diferenciar a *Anser* de *Branta*. Sin embargo, Woolfenden (1969) describe algunas características de posible utilidad para separar a estos géneros e incluso especies de *Anser*. En *Anser*, al igual que en los fósiles, la tróclea para el dígito II se une al eje del hueso en un ángulo menos abrupto y es más grande que en *Branta*, el surco anterior del tendón o surco metatarsal anterior es más prominente que en *Branta*, y el metatarsal es en general un poco más robusto que en *Branta* (Woolfenden, 1961). Los fósiles, al igual que en *Anser caerulescens* (referido como *Chen caerulescens* por Woolfenden, 1961), carecen de la inflación en el margen lateral justo hacia la parte distal de su diáfisis proximal, la cual es poco pronunciada en *Anser albifrons* y conspicua en *Branta* (Woolfenden, 1961). Además, presentan una proporción del ancho metatarsal con respecto a su

longitud total de 7.4 (en MPG-R-8421) y 7.6 % (en MPG-R-8422) que cae dentro del rango de *Anser caerulescens* (que va de 6.6 a 7.9%) y es menor que la de *Anser albifrons* (de 7.9 a 9.0%) (Woolfenden, 1961). Los fósiles se asignaron a cf. *A. caerulescens* ya que su similitud es mayor con esta especie que con *A. albifrons*; sin embargo, la determinación fue realizada con reserva debido a la falta de literatura especializada para su identificación.

Anser sp.

Material. Un tibiotarso derecho (MPG-R-8176), un fémur derecho (MPG-R-8177) (Figura 9).



Figura 9. Material de *Anser* sp. Tibiotarso derecho (MPG-R-8176) en vista anterior (izquierda), y fémur derecho (MPG-R-8177) en vista anterior (derecha).

Descripción. El tibiotarso tiene su extremo proximal faltante. En vista anterior, el eje es recto y curvado medialmente en su extremo distal, la cresta fibular está bien definida, el puente supratendinal está bien desarrollado y está orientado transversalmente, la fosa del tendón es profunda, especialmente hacia su límite distal, y el cóndilo externo es mayor que el cóndilo interno y ambos están separados por un amplio surco intercondilar. En vista posterior, la línea

intermuscular es recta y no alcanza el accesorio del ligamento. En vistas lateral y medial, el eje está ligeramente aplanado.

El fémur tiene una longitud total de 81.72 mm. En vista anterior, el eje es recto y se ensancha notablemente hacia sus extremos proximal y distal, la cabeza está dirigida medio-posteriormente y tiene un cuello bien desarrollado, su borde proximal se encuentra al mismo nivel que el trocánter, el cual tiene su mayor extensión en el extremo proximal del eje y se dirige hacia la cabeza, el cóndilo interno es estrecho y está dirigido medio-posteriormente, el surco rotular es profundo y tiene un ancho similar al del eje, y el cóndilo externo es robusto, está dirigido latero-posteriormente y se encuentra proyectado distalmente más allá del cóndilo interno. En vista posterior, el borde posterior del trocánter se curva hacia la cabeza, la fosa poplítea es amplia y está bien excavada, la cresta medial que la bordea está ligeramente dirigida medialmente respecto al eje, los cóndilos fibular y externo están dirigidos posteriormente, la fosa intercondílea es amplia, y el cóndilo interno está ligeramente curvado medialmente. En vista lateral, el eje es recto, y el cóndilo externo tiene su borde anterior elevado respecto al eje.

Determinación. El tibiotarso es un elemento pobre taxonómicamente. Tiene un tamaño y forma similar a *Anser albifrons* y *A. caerulescens*. El elemento se asignó a Anserini debido a su similitud con el género *Anser* y a que la línea intermuscular es recta y no alcanza el accesorio del ligamento como sucede en los cisnes (Woolfenden, 1961). No existe más información que permita una identificación más precisa. El ejemplar articula bien y coincide en tamaño con el tarsometarso de *Anser* cf. *A. caerulescens* (MPG-R-8422), por lo que existe la posibilidad de que el fósil pertenezca al mismo individuo.

El fémur tiene un tamaño y forma similar a *Anser albifrons* y *A. caerulescens*. La elevación del borde anterior del cóndilo externo respecto al eje permite asignar el fósil a

Anserinae. En otras aves acuáticas la superficie anterior en esta región tiende a formar una línea recta o curvada posteriormente (Woolfenden, 1961). El fósil concuerda con los cisnes (*Cygnus*) y gansos (*Anser* y *Branta*) en que en vista lateral el eje del fémur es sumamente recto, más que en otras aves acuáticas (Woolfenden, 1961). Una característica consistente para separar a los cisnes de los gansos es que en los cisnes los cóndilos externo y fibular se giran lateralmente, mientras que en los gansos están más dirigidos posteriormente, tal como se observa en el fósil (Woolfenden, 1961). El fémur es de poca utilidad para identificar los géneros de gansos ya que existe gran variación entre los géneros de Anseriformes (Woolfenden, 1961; Howard, 1963). Sin embargo, Woolfenden (1961) menciona una serie de características de posible utilidad para separar a *Anser* (referido como *Chen* por Woolfenden, 1961) de *Branta*. En *Anser*, al igual que el fósil, la cresta medial que bordea la fosa poplítea está más dirigida medialmente, el surco rotular es relativamente más estrecho, aparentando ser más profundo, las superficies exteriores de los cóndilos convergen anteriormente, el cóndilo interno es estrecho, y el trocánter tiene su mayor extensión proximal en sus bordes de las partes media y posterior que se dirigen hacia la cabeza. Distintivamente, en *Branta* la cresta medial que bordea a la fosa poplítea es más recta y se encuentra en línea con el eje, y las superficies exteriores de los cóndilos son más paralelos. El tamaño y características del elemento indican que pertenece a *A. albifrons* o *A. caerulescens*, pero el poco valor diagnóstico del fémur y la gran similitud de los integrantes del género (Woolfenden, 1961) impiden una identificación más certera, por lo que el fósil se asignó solamente a nivel género.

Anatinae Vigors, 1825

Mergini Rafinesque, 1815

***Bucephala* Baird, 1858**

***Bucephala albeola* Linnaeus, 1758**

Material. Una ulna izquierda (MPG-R-10186), una ulna derecha (MPG-R-10205) (Figura 10).



Figura 10. Ulna izquierda de *Bucephala albeola* (MPG-R-10186). Vista dorsal (izquierda) y vista ventral (derecha).

Descripción. Las ulnas tienen una longitud total de 55.34 y *ca.* 56.9 mm respectivamente, con el olécranon faltante en MPG-R-10205. En vista dorsal, el olécranon tiene su extremo proximal puntiagudo, el eje se curva solo en su extremo proximal, cubriendo aproximadamente un tercio de su longitud total, las papilas están muy poco desarrolladas, y el cóndilo externo es de forma redondeada y está más desarrollado que el cóndilo interno. En vista medial, el olécranon está dirigido ventralmente, el cótilo externo está proyectado dorsalmente y su borde dorsal es moderadamente grueso, el cótilo interno es redondeado en su borde ventral, y el cóndilo interno

está dirigido disto-ventralmente. En vista ventral, la depresión braquial está bien excavada, y el cóndilo interno está dividido por un surco y su punta medial está achatada.

Determinación. Las ulnas tienen un tamaño similar a *Bucephala albeola*, *Spatula discors* y *S. cyanoptera*, y una forma idéntica a *B. albeola*. En esta tesis se observó que los fósiles coinciden con *Bucephala*, y difieren de *Anas sensu lato* (*Anas*, *Mareca* y *Spatula*), en que, en vista ventral, el eje se curva aproximadamente desde el primer tercio de su longitud total a partir del extremo proximal, mientras que en *Anas sensu lato* se curva desde poco más de la mitad de su longitud total, y que la depresión braquial está más excavada que en *Anas sensu lato*. Además, en vista proximal, la punta del olécranon está un poco más dirigida ventralmente, mientras que en *Anas sensu lato* está más dirigida caudalmente. La longitud total de 55.34 y ca. 56.9 mm de los fósiles coincide con los 54.19-57.15 mm de los ejemplares osteológicos de *B. albeola* revisados (n=3). *B. albeola* difiere de *Lophodytes cucullatus* en su menor tamaño, ya que la longitud total corporal de 32-40 cm de *B. albeola* es menor y no se traslapa con los 43-49 cm de *L. cucullatus* (Dugger *et al.*, 2009). Asimismo, *B. albeola* difiere de *B. clangula* y *B. islandica* en su tamaño, ya que la longitud total corporal de *B. albeola* es menor que los 40-51 cm de *B. clangula* y los 43-48 cm de *B. islandica* (Eadie *et al.*, 1995, 2000; Gauthier, 2014). Las ulnas se asignaron a *B. albeola* debido a su mayor similitud en características, tamaño y forma general con los ejemplares de esta especie revisados.

***Lophodytes* Reichenbach, 1853**

***Lophodytes cucullatus* Linnaeus, 1758**

Material. Un fémur izquierdo (MPG-R-8524; Figura 11).



Figura 11. Fémur izquierdo de *Lophodytes cucullatus* (MPG-R-8524). Vista anterior (izquierda) y vista posterior (derecha).

Descripción. El fémur tiene una longitud total de 43.89 mm, con el puente trocantérico y el cóndilo interno faltantes. En vista anterior, el eje está moderadamente curvado, la cabeza es redondeada y está dirigida medialmente, el cuello robusto y está bien desarrollado, el trocánter sobrepasa ligeramente el nivel proximal de la cabeza, el puente trocantérico, aunque roto, se aprecia que está reducido en su borde anterior, el cóndilo externo es robusto y su borde lateral diverge posteriormente, y el surco rotular es estrecho y profundo. En vista posterior, la fosa poplítea es amplia y profunda, la cresta medial que la bordea está bien desarrollada, y los cóndilos fibular y externo están dirigidos postero-lateralmente. En vista lateral, el eje está curvado especialmente hacia su mitad distal, y el cóndilo externo tiene su borde anterior muy poco elevado respecto al eje.

Determinación. El fémur tiene un tamaño y forma similar a *Lophodytes cucullatus*. El fósil se asignó a Anatinae ya que no presenta una elevación significativa del borde anterior del cóndilo externo respecto al eje (Woolfenden, 1961). El elemento coincide con Mergini en que el eje está

curvado en vistas anterior y lateral, el puente trocantérico anterior está reducido, la fosa poplítea es profunda, y los bordes medial y lateral de los cóndilos divergen posteriormente (solo apreciable el cóndilo externo debido al estado de preservación del fósil) (Woolfenden, 1961). El fémur concuerda con *Lophodytes* y *Merguellus* en que, en vista lateral, el eje es relativamente más recto que en otros integrantes de Mergini (e.g. *Bucephala* y *Mergus*), el eje es estrecho, sin la marcada compresión lateral encontrada en *Mergus*, y la profundidad mínima del eje, medida antero-posteriormente en el punto más estrecho y en relación a su longitud total, es de 10% y cae dentro del rango de 9.5 a 10.7% de *Lophodytes* y *Merguellus*, siendo ligeramente mayor que en *Bucephala* (8.0 a 9.9%) y menor que en *Mergus* (11.0 a 12.6%) (Woolfenden, 1961). El fósil puede ser asignado a *Lophodytes*, y diferenciado de *Merguellus*, ya que el ancho mínimo del eje respecto a su longitud total es de 8.5% y cae dentro del rango de 8.3 a 9.2% de *Lophodytes*, siendo notablemente mayor que en *Merguellus* (de 7.5 %) (Woolfenden, 1961). El ejemplar se asignó a *L. cucullatus* debido a su similitud con esta especie y a que es la única representante actual del género. Se descartó que el fósil pertenezca a otros integrantes de Aythyini, Mergini y Oxyurini ya que difiere de los mismos en las características mencionadas por Woolfenden (1961), además de ser notablemente distinto que los fémures de *Aythya*, *Bucephala*, *Mergus* y *Oxyura* revisados (los tres primeros con un tamaño similar a *L. cucullatus*).

Tadornini Reichenbach, 1850

Material. Un coracoides izquierdo (MPG-R-10134), un coracoides derecho (MPG-R-10153) (Figura 12).



Figura 12. Coracoides derecho de Tadorninae (MPG-R-10153). Vista ventral (izquierda) y vista dorsal (derecha).

Descripción. Los coracoides tienen una longitud total de *ca.* 47.5 y *ca.* 48.5 mm respectivamente, con el proceso esterno-coracoideo faltante. En vista ventral, la cabeza es redondeada, la tuberosidad braquial está fuertemente proyectada medialmente respecto al eje, el cuello es moderadamente largo y delgado, y el ángulo interno distal tiene su borde medial ligeramente achatado y es ancho ventro-dorsalmente. En vista dorsal, la faceta furcular está ligeramente aplanada medialmente respecto al eje y es amplia ventro-dorsalmente, su superficie tiene una depresión ventral respecto a la tuberosidad braquial y presenta una hendidura extensa en su borde posterior, el canal trioseo es profundo y muy amplio, la faceta glenoidea es larga y en posición lateral, la faceta escapular es cóncava, profunda y con una forma redondeada triangular, el procoracoides está bien desarrollado, la faceta esternal es cóncava, amplia y con una forma rectangular a lo largo del margen posterior del elemento, y el labio interno es poco prominente. En vista antero-lateral, la superficie coraco-humeral es profunda y presenta un grosor uniforme a lo largo de todo su margen anterior.

Determinación. Los coracoides tienen una forma similar a *Tadorna tadorna* y *T. cana*, las cuales residen actualmente en las zonas biogeográficas paleártica y etiópica, pero con tamaños más pequeños, similares a los de *Anas acuta* y *A. platyrhynchos*. La osificación de los fósiles es adulta (Emslie, 1985a), y por su pequeño tamaño podría tratarse de una nueva especie de tadornino americana. De acuerdo con Woolfenden (1961) y Howard (1964), los fósiles se asignaron al grupo de los tadorninos ya que el procoracoides es relativamente más grande que en otros patos, la superficie de la faceta furcular presenta una depresión ventral a la tuberosidad braquial, la faceta furcular está hendida extensamente en su borde posterior cerca de la tuberosidad braquial, y el ángulo interno-distal es achatado y ancho ventro-dorsalmente (Woolfenden, 1961). El ángulo entre la faceta esternal y el eje de MPG-R-10134 es de 81° y cae dentro del rango de 75.5 a 81° de los tadorninos (Woolfenden, 1961), pero el ejemplar MPG-R-10153 tiene un ángulo de 70°, siendo menor que en tadorninos, aunque sus características coinciden plenamente con este grupo.

La asignación a los diferentes géneros de tadorninos es confusa. Los coracoides coinciden con *Tadorna*, y difieren de otros tadorninos actuales, en que la faceta furcular es uniforme a lo largo de toda su extensión ya que la depresión y la hendidura posterior de la faceta furcular son relativamente menores, y en que carecen de forámenes neumáticos por debajo de la faceta furcular (Woolfenden, 1961). Por su parte, los ejemplares coinciden con *Anabernicula*, un género extinto de tadornino común durante el Pleistoceno tardío de Norteamérica, en que el canal trioseo es redondeado y robusto, y el extremo anterior del coracoides se dirige ligeramente posteriormente (Howard, 1964). Así, el ejemplar de Chapala-Zacoalco presenta una combinación de caracteres únicos entre *Tadorna* y *Anabernicula*.

Aunque los fósiles tienen una serie de características más próximas a *Tadorna*, su tamaño es *ca.* 10 mm menor comparado con las especies actuales del género (e.g. *Tadorna cana*, tiene una longitud total del coracoides de *ca.* 56 mm). La longitud medial de los fósiles de 43.47 y 44.41 mm respectivamente se aproxima mejor al de *Anabernicula gracilenta* de Rancho La Brea, Los Ángeles, con un promedio de 45 mm, y al de *A. oregonensis* de Fossil Lake, Oregon, con un promedio de 48.3 mm (Howard, 1964). Sin embargo, los coracoides difieren de *Anabernicula* en que la faceta furcular se proyecta medialmente más que en este género, en que el procoracoides está más curvado especialmente hacia su extremo medial (como en *Tadorna*), y en que la depresión del canal trioseo es más extensa (como en *Tadorna*) (Howard, 1964).

Este hallazgo de un tadornino no es el primero en México, pues Steadman y Carranza-Castañeda (2006) identificaron un fragmento proximal de coracoides (IGM 9136) del Blancano temprano de Guanajuato como un tadornino ya que presenta una superficie coraco-humeral profunda, misma que se observa en los fósiles de Chapala-Zacoalco.

Los coracoides se asignaron a Tadornini debido a que presentan una combinación de características y tamaño únicos que dificultan su identificación, los cuales podrían sugerir que se trata de una nueva especie.

Aythyini Delacour y Mayr, 1945

***Aythya* Boie, 1822**

Descripción. Los coracoides de las especies de *Aythya* descritas tienen en común que, en vista ventral, la cabeza es redondeada y reducida, el cuello es moderadamente largo y delgado, y el ángulo interno distal termina en una punta aguda en su borde medial y es estrecho ventro-dorsalmente. En vista dorsal, la faceta furcular es amplia, con forma ovoide y está hendida

posteriormente, produciendo una muesca braquial estrecha, corta y superficial, el canal trioseo es estrecho y reducido antero-posteriormente, la faceta glenoidea es de tamaño medio y posición lateral, la faceta escapular es cóncava y con una forma redondeada triangular, el procoracoides es una protuberancia pequeña, la faceta esternal está aplanada y bien desarrollada a lo largo del margen posterior del elemento, y el labio interno es poco prominente. En vista antero-lateral, el accesorio del bicipital es un surco delgado, y la superficie coraco-humeral es ligeramente cóncava.

Los húmeros de las especies de *Aythya* descritas tienen en común que, en vista anterior, la fosa del ligamento es superficial, la cresta deltoidea es amplia, recta respecto al borde lateral y poco elevada proximalmente, el eje es largo, muy delgado y un poco más curvado hacia el extremo distal, y la depresión braquial es ovoide, poco excavada y con su borde medial bien definido. En vista posterior, la fosa capital se extiende lateralmente y corta profundamente por debajo de la cabeza, la tuberosidad interna es amplia lateralmente, gruesa en su extremo medial y más larga que ancha, la tuberosidad externa se encuentra ligeramente más elevada proximalmente respecto a la posición de la tuberosidad interna, la fosa neumática es ovoide, cerrada y sin bordes gruesos, la cresta bicipital es pequeña, no presenta un proceso ectepicondilar, y el surco intercondilar confluye con la fosa del olecranon.

Los carpometacarpos de las especies de *Aythya* descritas tienen en común que, en vista dorsal, la tróclea carpal es redondeada y termina proximalmente en una punta, el accesorio externo del ligamento radial es pequeño y prominente, el metacarpo II tiene su superficie dorsal redondeada, el accesorio del flexor se encuentra próximo al punto de unión de los metacarpos I y II, y las facetas de los dígitos II y III están poco desarrolladas y se extienden distalmente al mismo nivel. En vista ventral, la tróclea carpal es redondeada y ligeramente alargada próximo-

distalmente, la fosa interna ligamental es profunda, el proceso pisiforme está bien desarrollado, el accesorio del extensor es largo y se extiende distalmente hacia el borde medial del proceso del metacarpo I, el proceso del metacarpo I es cuadrado, achatado y se dirige proximalmente, el borde distal del proceso alular se encuentra distanciado del borde proximal del metacarpo III, por lo que se forma un “cuello” distintivo entre el extremo proximal del elemento y la unión de los metacarpos II y III, y el metacarpo II es recto y robusto. En vista lateral, la fosa ulnar es superficial.

Los tarsometatarsos de las especies de *Aythya* descritas tienen en común que, en vista anterior, el eje es corto y robusto y se ensancha hacia su extremo proximal, el surco metatarsal anterior está moderadamente excavado, la tróclea para el dígito II es corta, desviada posteriormente, presenta un surco bien definido y su borde distal no alcanza el margen proximal de la tróclea para el dígito III, la tróclea para el dígito III es prominente y es la más grande de las tres, y la tróclea para el dígito IV es la segunda más grande. En vista posterior, los puentes calcáneos del hipotarso son grandes y el puente calcáneo interno está en línea con el borde medial del eje, el hipotarso presenta cuatro canales abiertos bien definidos, y el foramen distal tiende a ser oblicuo. En vista lateral, el eje está aplanado, y el puente antero-lateral es más prominente que el puente antero-medial. En vista medial, el eje se curva hacia las trócleas, la tróclea para el dígito II se encuentra casi en línea con las otras dos trócleas, y su borde postero-proximal se extiende proximalmente.

***Aythya valisineria* Wilson, 1814**

Material. Un coracoides derecho (MPG-R-10125; Figura 13).



Figura 13. Coracoides derecho de *Aythya valisineria* (MPG-R-10125). Vista ventral (izquierda) y vista dorsal (derecha).

Descripción. El coracoides tiene una longitud total de 54.77 mm, con el proceso esternocoracoideo faltante. El ejemplar se ajusta a la descripción del género, pero en vista ventral, la tuberosidad braquial no presenta una proyección medial respecto al eje. En vista dorsal, la faceta furcular está moderadamente aplanada medialmente respecto al eje, no existe una hendidura en el borde posterior de la tuberosidad braquial, y el canal trioseo está fuertemente excavado.

Determinación. El coracoides tiene un tamaño y forma similar a *Aythya valisineria*. El fósil se asignó a Anatinae ya que el ángulo de 74° entre el eje de la cabeza y el plano de la superficie dorsal cae dentro del rango de 61 a 81° en el grupo, el ángulo de 87° entre la faceta esternal y el eje cae dentro del rango de 80 a 96° en el grupo, el labio interno es poco prominente y presenta un fuerte declive hacia el eje, la faceta esternal está aplanada y tiene su labio interno proyectado medialmente, por lo que el borde medial es puntiagudo, y la profundidad a través de la faceta escapular de 13% respecto a su longitud medial cae dentro del rango de 10.1 a 14.% en el grupo (Woolfenden, 1961). El fósil se asignó a Aythyini ya que la porción ventral de la cabeza está

reducida conectándose en vista medial con el borde ventro-medial del eje mediante una línea ligeramente curvada, el accesorio del bicipital, apreciable en vista lateral, es un surco delgado y no una faceta elíptica como en otros anátidos, y la faceta furcular se extiende más posteriormente a lo largo del eje (Woolfenden, 1961). El coracoides se asignó a *Aythya* ya que el ancho relativo del 12% del canal trioseo, calculado como el porcentaje de la distancia entre la hendidura posterior de la tuberosidad braquial y el procoracoides en relación con su longitud medial, cae dentro del rango de 11.6 a 14.7% en el género, el ángulo de 74° entre el eje de la cabeza y el plano de la superficie dorsal cae dentro del rango de 72 a 75° en el género, y el ángulo de 87° entre la faceta esternal y el eje cae dentro del rango de 86.5 a 91° en el género (Woolfenden, 1961). El fósil difiere de *Aythya* únicamente en la profundidad respecto a su longitud medial, pues su relación del 13% supera el rango de 10.9 a 12.6% reportado para el género (Woolfenden, 1961), aunque podría tratarse de una variación poblacional. Los coracoides de *A. valisineria* y *A. americana* son similares en forma general; sin embargo, el fósil coincide con *A. valisineria*, y difiere de *A. americana*, en su mayor tamaño, pues sus 54.77 mm se aproximan mejor a los ca. 56 mm de largo de las imágenes de *A. valisineria* revisadas (Idaho Virtualization Lab, 2003b), mientras que en los ejemplares osteológicos de *A. americana* es de 50.01-52.53 mm (n=3). Además, en esta tesis se observó que el fósil coincide con *A. valisineria*, y difiere de *A. americana*, en que la faceta furcular tiene una superficie mayor, la cabeza está más proyectada anteriormente, y el canal trioseo está más fuertemente excavado.

***Aythya americana* Eyton, 1838**

Material. Un coracoides izquierdo (MPG-R-10146; Figura 14).



Figura 14. Coracoides izquierdo de *Aythya americana* (MPG-R-10146). Vista ventral (izquierda) y vista dorsal (derecha).

Descripción. El coracoides tiene una longitud total de 50.8 mm, con el proceso esternocoracoideo faltante. El ejemplar se ajusta a la descripción del género, pero en vista ventral, la tuberosidad braquial tiene una ligera proyección medial respecto al eje. En vista dorsal, la faceta furcular está fuertemente aplanada medialmente respecto al eje, la tuberosidad braquial no presenta una hendidura en su borde posterior, y el canal trioseo es profundo.

Determinación. El coracoides tiene un tamaño y forma similar a *Aythya americana* y *A. marila*. El fósil presenta las características para Anatinae descritas de acuerdo con Woolfenden (1961), con un ángulo de 75° entre el eje de la cabeza y el plano de la superficie dorsal, un ángulo de 89° entre la faceta esternal y el eje, y una profundidad a través de la faceta escapular de 11.9% respecto a su longitud medial (Woolfenden, 1961). El fósil cumple con las características descritas anteriormente para Aythyini (Woolfenden, 1961). El coracoides se asignó a *Aythya* ya que el ancho relativo del canal trioseo es de 11.7%, el ángulo entre el eje de la cabeza y el plano de la superficie dorsal es de 75° , el ángulo entre la faceta esternal y el eje es de 89° , y la

profundidad de la faceta escapular respecto a su longitud medial es de 11.9% (Woolfenden, 1961). El fósil concuerda con *A. americana*, y difiere de *A. marila*, en que la tuberosidad braquial está ligeramente más proyectada medialmente y tiene una hendidura bien definida en el borde posterior de la faceta furcular, y la faceta glenoidea está menos aplanada y tiene su margen lateral más flexionado dorsalmente (Álvarez, 1977). Sin embargo, el elemento coincide con *A. marila*, y difiere de *A. americana*, en que su canal trioseo está más aplanado (Álvarez, 1977). Aun así, en esta tesis se observó que *A. americana* también puede presentar un canal trioseo aplanado, por lo que es posible que esta característica se comparta entre ambas especies. El coracoides se asignó a *A. americana* ya que fue muy similar en tamaño y forma general con ejemplares de esta especie revisados, además de que concuerda con la mayoría de las características mencionadas por Álvarez (1977) para la especie.

***Aythya* sp. cf. *A. collaris* Donovan, 1809**

Material. Un húmero derecho (MPG-R-8682; Figura 15).



Figura 15. Húmero derecho de *Aythya* cf. *A. collaris* (MPG-R-8682). Vista anterior (izquierda) y vista posterior (derecha).

Descripción. El húmero tiene una longitud total de 76.59 mm. El ejemplar se ajusta a la descripción del género, pero en vista posterior, la cabeza es ovoide y está ligeramente comprimida próximo-distalmente, y el entepicóndilo se encuentra distalmente más proyectado que el ectepicóndilo.

Determinación. El húmero tiene un tamaño y forma similar a *Aythya affinis* y *A. collaris*. El fósil se asignó a Anatinae ya que la fosa capital se extiende lateralmente sobre la superficie posterior, perforando profundamente por debajo de la cabeza, y carece del puente del eje que se dirige hacia la cabeza el cual define a Anserinae (Woolfenden, 1961). El húmero se asignó a Aythyini ya que la depresión braquial está bien formada y su borde medial está bien definido, en vista lateral y colocando la cara anterior del húmero sobre una superficie plana, los cóndilos distales están rotados de tal manera que el entepicóndilo está más elevado que el ectepicóndilo. En vista distal el borde anterior de la fosa del olecranon se encuentra casi paralela respecto a la superficie de apoyo, y el surco intercondilar confluye con la fosa del olecranon debido a la ausencia de un puente transversal que los separe (Woolfenden, 1961). El fósil se asignó a *Aythya* ya que presenta un foramen neumático cerrado, y el ancho del eje y el extremo distal de 6.5 y 14.6% respectivamente respecto a su longitud total cae dentro del rango de 6.0 a 6.9% y 13.9 a 15.3% respectivamente en el género (Woolfenden, 1961). Los húmeros de *Aythya collaris* son sumamente parecidos en tamaño y forma general a los de *A. affinis*. De acuerdo con Brodkorb y Phillips (1973), el elemento coincide con *A. collaris* en su menor tamaño comparado con el de *A. affinis*, pues los 76.59 mm de longitud total del fósil son relativamente menores que los ca. 80 mm que suele tener *A. affinis*, aunque cabe mencionar que las hembras de *A. affinis* pueden tener un tamaño parecido al del fósil. Además, el ejemplar coincide con *A. collaris*, y difiere de *A. affinis*, en que la cabeza está más comprimida próximo-distalmente (Brodkorb y Phillips, 1973).

El húmero se asignó a cf. *A. collaris* ya que presenta las características descritas por Brodkorb y Phillips (1973) para esta especie, pero se requiere un estudio más detallado para confirmar la validez de estos caracteres.

***Aythya* sp. cf. *A. marila* Linnaeus, 1761**

Material. Un carpometacarpo izquierdo (MPG-R-10259), un tarsometatarso izquierdo (MPG-R-10293) (Figura 16).



Figura 16. Material de *Aythya* sp. cf. *A. marila*. Carpometacarpo izquierdo (MPG-R-10259) en vista ventral (izquierda), y tarsometatarso izquierdo (MPG-R-10293) en vista anterior (derecha).

Descripción. El carpometacarpo tiene una longitud total de 47.4 mm, con el metacarpo III faltante excepto en sus extremos proximal y distal. El ejemplar se ajusta a la descripción del género, pero en vista ventral, la fosa anterior carpal está moderadamente excavada, y la sínfisis metacarpal distal está moderadamente desarrollada.

El tarsometatarso tiene una longitud total de 37.19 mm. El ejemplar se ajusta a la descripción del género.

Determinación. El carpometacarpo tiene un tamaño y forma similar a *Aythya marila*. El fósil se asignó a Anatinae ya que la superficie dorsal del metacarpo II es redondeada y sin ángulos agudos, y el accesorio del extensor es largo y se extiende distalmente hacia el borde medial del proceso del metacarpo I (Woolfenden, 1961). El elemento se asignó a Aythyini ya que la porción distal del borde dorsal de la tróclea carpal no es protuberante, de tal manera que su margen en vista lateral es cóncavo, la fosa ulnar es superficial, el accesorio externo del ligamento radial es prominente pero pequeño, el puente diagonal que se extiende desde el accesorio externo del ligamento ulnar hasta el punto de unión de los metacarpos II y III no está bien definido, el accesorio del flexor se encuentra próximo a este punto de unión, y el proceso del metacarpo I es recto y dirigido proximalmente (Woolfenden, 1961). El fósil se asignó a *Aythya* ya que presenta un cuello distintivo entre el borde distal del proceso alular y el borde proximal del metacarpo III (Worthy, 2004). El fósil se asignó a cf. *A. marila* debido a su gran similitud en tamaño y forma general con las imágenes de esta especie revisadas (Idaho Virtualization Lab, 2003a).

El tarsometatarso tiene un tamaño y forma similar a *Aythya marila*. El fósil se asignó a Anatinae ya que, en vista medial, la tróclea para el dígito II se encuentra casi en línea con las otras dos, y que, en vista posterior, el foramen distal tiende a ser oblicuo de tal manera que es casi perpendicular al eje (Woolfenden, 1961). El elemento se asignó a Aythyini ya que la tróclea para el dígito II es proporcionalmente más grande que en Anatini y su borde distal no alcanza el margen proximal de la tróclea para el dígito III, su eje es grueso, con un ancho relativo del eje de 10.9% respecto a su longitud total que cae dentro del rango de 9.5 a 12.0% en el grupo, el eje se ensancha proximalmente y está poco comprimido lateralmente, su borde lateral es prácticamente recto y en vista medial se curva hacia las trócleas, la tróclea para el dígito II tiene un espacio pequeño entre su borde interno y el margen proximal de la tróclea para el dígito II, y en vista

posterior, la tróclea para el dígito III forma un ligero ángulo respecto al eje (Woolfenden, 1961). El tarsometatarso se asignó a *Aythya* ya que, en vista medial, el borde postero-proximal de la tróclea para el dígito II se extiende proximalmente (Woolfenden, 1961). El fósil se asignó a cf. *A. marila* debido a su gran similitud en tamaño y forma general con las imágenes de esta especie revisadas (Idaho Virtualization Lab, 2003a).

Aythya affinis Eyton, 1838

Material. Tres coracoides izquierdos (MPG-R-8494, 10115, 10147), dos coracoides derechos (MPG-R-10120, 10123), dos húmeros izquierdos (MPG-R-8672, 8691), un húmero derecho (MPG-R-8690) (Figura 17).

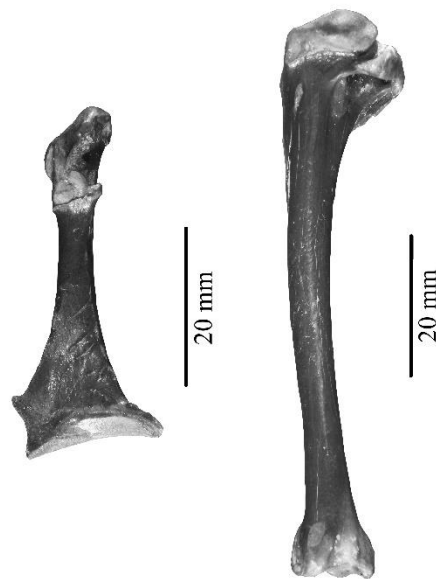


Figura 17. Material de *Aythya affinis*. Coracoides izquierdo (MPG-R-10115) en vista dorsal (izquierda), y húmero izquierdo (MPG-R-8691) en vista posterior (derecha).

Descripción. Los coracoides tienen una longitud total de 48.36, 43.84, 44.74, 48.67 y 43.76 mm respectivamente. Los ejemplares se ajustan a la descripción del género, pero en vista ventral, la tuberosidad braquial presenta una ligera proyección medial respecto al eje, y el proceso esterno-

coracoideo termina en una punta aguda dirigida antero-lateralmente. En vista dorsal, la faceta furcular está fuertemente aplanada medialmente respecto al eje, la tuberosidad braquial tiene una muy ligera hendidura en su borde posterior, y el canal trioseo es profundo.

Los húmeros tienen una longitud total de 80.73, 78.17 y 80.86 mm respectivamente. Los ejemplares se ajustan a la descripción del género, pero en vista posterior, la cabeza es ancha y ovoide, y el entepicóndilo está extendido distalmente un poco más que el ectepicóndilo.

Determinación. Los coracoides tienen un tamaño y forma similar a *Aythya affinis* y *A. collaris*.

Los fósiles presentan las características para Anatinae descritas de acuerdo con Woolfenden (1961), con un ángulo entre el eje de la cabeza y el plano de la superficie dorsal de 72° (para MPG-R-10120), 74° (para MPG-R-10123) y 75° (para MPG-R-8494, 10115, 10147), un ángulo entre la faceta esternal y el eje de 87° (para MPG-R-8494), 88° (MPG-R-10115, 10123 y 10120) y 90° (para MPG-R-10147), y una profundidad a través de la faceta escapular respecto a su longitud medial de 11.8, 12.3, 12.0, 12.6 y 10.8% respectivamente. Los fósiles cumplen con las características descritas para Aythyini (Woolfenden, 1961). Los coracoides se asignaron a *Aythya* ya que el ancho relativo del canal trioseo es de 13.0, 12.7, 12.4, 13.1 y 12.8% respectivamente, el ángulo entre el eje de la cabeza y el plano de la superficie dorsal es de 72-75°, el ángulo entre la faceta esternal y el eje es de 87-90°, y la profundidad de la faceta escapular respecto a su longitud medial es de 10.8-12.6% (Woolfenden, 1961). Únicamente MPG-R-8494, con una profundidad de 10.8%, es ligeramente menor que lo reportado para el género (Woolfenden, 1961). Al igual que el húmero, los coracoides de *Aythya affinis* y *A. collaris* son sumamente parecidos en tamaño y forma general. Sin embargo, los fósiles coinciden con *A. affinis*, y difieren de *A. collaris*, en que la faceta glenoidea es menos cóncava y tiene su borde externo menos recurvado, y el canal trioseo es más profundo (Ligon, 1965). También, en esta

tesis se observó que en *A. affinis*, al igual que los fósiles, el proceso esterno-coracoideo suele terminar en una punta aguda dirigida antero-lateralmente, mientras que en *A. collaris* termina en un ángulo obtuso y sin espina como indica Olsen (1979).

Los húmeros tienen un tamaño y forma similar a *Aythya affinis* y *A. collaris*. Los fósiles presentan las características para Anatinae y Aythyini descritas de acuerdo con Woolfenden (1961). Los fósiles cumplen con las características descritas para *Aythya* de acuerdo con Woolfenden (1961), con un ancho del eje y el extremo distal respecto a su longitud total de 6.7 y 14.5, 7.07 y 14.9, y 6.2 y 14.6% respectivamente. Únicamente MPG-R-8691, con un ancho relativo de 7.07%, supera el rango de 6.0 a 6.9% reportado para el género (Woolfenden, 1961). Los fósiles se asignaron a *A. affinis* debido a su similitud en tamaño y forma general con los ejemplares de esta especie revisados, además de que presentan una cabeza ancha próximo-distalmente que los distingue de *A. collaris* (Brodkorb y Philips, 1973).

Aythya sp.

Material. Cuatro coracoides derechos (MPG-R-10121, 10126, 10140, 10143), tres coracoides izquierdos (MPG-R-10116, 10127, 10129), un húmero izquierdo (MPG-R-8684), tres ulnas derechas (MPG-R-10206, 10215, 10216), dos ulnas izquierdas (MPG-R-10190, 10192), dos carpometacarpos izquierdos (MPG-R-10253, 10257), un carpometacarpo derecho (MPG-R-10254), dos fémures izquierdos (MPG-R-10227, 10231), dos tarsometatarsos izquierdos (MPG-R-8510, 10292) (Figura 18).



Figura 18. Material de *Aythya* sp. De izquierda a derecha: húmero izquierdo (MPG-R-8684) en vista posterior, ulna derecha (MPG-R-10206) en vista ventral, fémur izquierdo (MPG-R-10231) en vista anterior, y tarsometatarso izquierdo (MPG-R-10292) en vista anterior.

Descripción. Los coracoides tienen una longitud total de 45.16, *ca.* 48, *ca.* 46, *ca.* 44, 42.93, *ca.* 44.1 y 47.44 mm respectivamente, con el proceso esterno-coracoideo faltante. Los ejemplares se ajustan a la descripción del género, pero en vista ventral, la tuberosidad braquial presenta una ligera o nula proyección medial respecto al eje. En vista dorsal, la faceta furcular está fuertemente aplanada medialmente respecto al eje, la tuberosidad braquial tiene una ligera o nula hendidura en su borde posterior dependiendo de su nivel de proyección medial respecto al eje, el canal trioseo es profundo, prácticamente plano en MPG-R-10140, y la faceta glenoidea está un poco más recurvada ventralmente en MPG-R-10127.

El húmero tiene una longitud total de 75.22 mm, con la tuberosidad interna faltante. El ejemplar se ajusta a la descripción del género, pero en vista posterior, la cabeza es ancha y ovoide, y ambos epicóndilos se encuentran prácticamente al mismo nivel, con el entepicóndilo extendido distalmente un poco más que el ectepicóndilo.

Las ulnas tienen una longitud total de 68.74, 66.37, 72.65, 70.88 y 68.51 mm respectivamente. En vista dorsal, el olécranon es pronunciado y tiene su extremo proximal puntiagudo, el eje se curva desde el extremo proximal hasta aproximadamente la mitad del elemento, las papilas no están presentes, ambos cóndilos están más o menos igual de desarrollados, y el cóndilo externo es más largo que ancho. En vista medial, el cóndilo externo está fuertemente proyectado dorsalmente y su borde dorsal es delgado, el cóndilo interno es recto en su borde ventral, y el cóndilo interno está dirigido disto-ventralmente. En vista ventral, la depresión braquial está bien excavada, y el cóndilo interno está dividido por un surco y su punta medial está achatada.

Los carpometacarpos tienen una longitud total de 44.07, 44.35 y 42.67 mm respectivamente, con el metacarpo III faltante excepto en sus extremos proximal y distal. Los ejemplares se ajustan a la descripción del género, pero en vista ventral, la fosa anterior carpal está fuertemente excavada, y la sínfisis metacarpal distal es amplia.

Los fémures tienen una longitud total de *ca.* 43.8 y 42.79 mm respectivamente, con el cóndilo externo faltante en MPG-R-10277. En vista anterior, el eje está moderadamente curvado en especial hacia sus extremos proximal y distal, la cabeza está dirigida medialmente y ligeramente comprimida próximo-distalmente, el cuello es robusto y bien desarrollado, el trocánter sobrepasa proximalmente a la cabeza, el borde anterior del puente trocantérico está reducido, el cóndilo externo es considerablemente más grande que el cóndilo interno, los bordes medial y lateral de los cóndilos interno y externo (respectivamente) divergen posteriormente, y el surco rotular entre ambos es profundo y de un ancho similar al eje. En vista posterior, la fosa poplítea es amplia y profunda, la cresta medial que la bordea está bien desarrollada, el cóndilo interno está dirigido postero-medialmente, la fosa intercondílea es estrecha, y los cóndilos fibular

y externo están dirigidos postero-lateralmente. En vista proximal, el trocánter se extiende anteriormente. En vista lateral, el eje está curvado, y el cóndilo externo tiene su borde anterior muy poco elevado respecto al eje.

Los tarsometatarsos tienen una longitud total de 36.07 y 35.76 mm respectivamente. Los ejemplares se ajustan a la descripción del género.

Determinación. Los coracoides tienen un tamaño y forma similar a *Aythya affinis* y *A. collaris*. Los fósiles presentan las características para Anatinae descritas de acuerdo con Woolfenden (1961), con un ángulo entre el eje de la cabeza y el plano de la superficie dorsal de 73° (para MPG-R-10121) y 75° (para MPG-R-10126, 10140, 10143, 10116 y 10127) (no fue posible medirlo en MPG-R-10129 debido a su estado de preservación), un ángulo de 87° entre la faceta esternal y el eje para todos los coracoides, estimada en MPG-R-10129, y una profundidad a través de la faceta escapular respecto a su longitud medial de 12.0, 11.9, 12.8, 11.9, 11.8, 12.5 y 11.7% respectivamente (Woolfenden, 1961). Los fósiles cumplen con las características descritas para Aythyini (Woolfenden, 1961). Los coracoides se asignaron a *Aythya* ya que el ancho relativo del canal trioseo es de 12.6, 11.7, 11.9, 13.0, 12.4, 13.5 y 12.6% respectivamente, el ángulo entre el eje de la cabeza y el plano de la superficie dorsal es de 73 y 75°, el ángulo entre la faceta esternal y el eje es de 87°, y la profundidad de la faceta escapular respecto a su longitud medial es de 11.7-12.8% (Woolfenden, 1961). Únicamente MPG-R-10140, con 12.8%, supera ligeramente el rango de 10.9 a 12.6 % reportado para el género (Woolfenden, 1961). No se puede asignar a los fósiles a *A. affinis* o a *A. collaris* debido a que el proceso esterno-coracoideo está faltante (Olsen, 1979). Los fósiles coinciden con *A. affinis*, y difieren de *A. collaris*, en que la faceta glenoidea es menos cóncava y tiene su borde externo menos recurvado (Ligon, 1965). Por otra parte, MPG-R-10140 se asemeja a *A. collaris*, y difiere de *A. affinis*, en que su canal trioseo

es menos profundo (Ligon, 1965). Los coracoides se asignaron a nivel género debido a su estado de preservación que impide una asignación específica, aunque es posible que MPGR-10140 se trate de *A. collaris*, mientras que el resto pertenezca a *A. affinis*.

El húmero tiene un tamaño y forma similar a *Aythya affinis* y *A. collaris*. El fósil presenta las características para Anatinae y Aythyini descritas de acuerdo con Woolfenden (1961). El fósil cumple con las características descritas para *Aythya* de acuerdo con Woolfenden (1961), con un ancho del eje y el extremo distal respecto a su longitud total de 6.9 y 14.6% respectivamente. El húmero coincide con *A. collaris* en su menor tamaño comparado con el de *A. affinis* (Brodkorb y Phillips, 1973). Sin embargo, el fósil coincide con *A. affinis*, y difiere de *A. collaris*, en que la cabeza es más ancha próximo-distalmente (Brodkorb y Phillips, 1973). El húmero se asignó a nivel género debido a esta combinación de características que ocasionan incertidumbre en su identificación.

Las ulnas tienen un tamaño y forma similar a *Aythya affinis* y *A. collaris*. Aunque de poco valor taxonómico (Howard, 1963), los fósiles se asignaron a *Aythya* ya que la ulna es proporcionalmente más larga y robusta que en *Oxyura*, pero menos robusta que en *Anas sensu lato* (*Anas*, *Mareca* y *Spatula*), el olécranon es pronunciado y más puntiagudo que en *Anas sensu lato*, el eje se curva hasta aproximadamente la mitad desde su extremo proximal, mientras que en *Anas sensu lato* se curva hasta poco más de la mitad desde el extremo proximal y en *Oxyura* se curva hasta menos de la mitad desde el extremo proximal, no presenta papilas, ambos cóndilos están más o menos igual de desarrollados y el cóndilo externo es más largo que ancho, el cótilo externo está fuertemente proyectado dorsalmente y su borde dorsal es delgado, el borde ventral del cótilo interno es recto formando un ángulo casi recto respecto a su margen medial, mientras que en *Anas sensu lato* el borde ventral del cótilo es redondeado, la depresión braquial está bien

excavada, y la tróclea tiende a ser dorso-ventralmente más robusta que en *Oxyura* (Olsen, 1979; Worthy, 2004). No fue posible diferenciar las ulnas de *A. affinis* y *A. collaris*, por lo que los fósiles se asignaron a nivel género.

Los carpometacarpos tienen un tamaño y forma similar a *Aythya affinis* y *A. collaris*. Los fósiles presentan las características para Anatinae y Aythyini descritas de acuerdo con Woolfenden (1961). Los fósiles cumplen con las características descritas para *Aythya* (Worthy, 2004). Los carpometacarpos se asignaron a nivel género debido a que no se encontraron diferencias que permitieran separar a *A. affinis* de *A. collaris*.

Los fémures tienen un tamaño y forma similar a *Aythya affinis* y *A. collaris*. Los fósiles se asignaron a Anatinae ya que no presentan una elevación significativa del borde anterior del cóndilo externo respecto al eje (Woolfenden, 1961). Los elementos se asignaron a Aythyini ya que el eje está curvado en vistas anterior y lateral y tiene su punto más estrecho cerca de la fosa poplítea, el trocánter, en vista proximal, se extiende anteriormente, el trocánter está más elevado proximalmente que la cabeza, el puente trocantérico anterior está reducido de tal manera que, en vista lateral, no sobresale de la superficie anterior, la superficie posterior, por debajo de la cara articular trocantérica, es plana, la fosa poplítea es profunda, los bordes medial y lateral de los cóndilos divergen posteriormente, y el borde medial del cóndilo interno está poco dirigido lateralmente (Woolfenden, 1961; Worthy, 2004). Los fémures se asignaron a *Aythya*, y se diferenciaron de *Anas sensu lato* (*Anas*, *Mareca* y *Spatula*), en que su eje es notablemente más curvo (Worthy, 2004). Los fósiles se asignaron a nivel género debido a que no se encontraron diferencias entre los fémures de *A. affinis* y *A. collaris* revisados.

Los tarsometatarsos tienen un tamaño y forma similar a *Aythya affinis* y *A. collaris*. Los fósiles presentan las características para Anatinae y Aythyini descritas de acuerdo con

Woolfenden (1961), con una proporción del ancho del eje respecto a su longitud total en MPG-R-10292 de 10.6% que cae dentro del rango de 9.5 a 12.0% en el género, aunque MPG-R-8510, con 12.1%, supera ligeramente esta medida (Woolfenden, 1961). Los fósiles cumplen con las características descritas para *Aythya* (Woolfenden, 1961). No fue posible diferenciar los tarsometatarsos de *A. affinis* y *A. collaris*, por lo que los fósiles se asignaron a nivel género.

Anatini, Leach 1820

***Anas* Linnaeus, 1758**

Descripción. Los coracoides de las especies de *Anas* descritas tienen en común que, en vista ventral, la cabeza es redondeada, y el ángulo interno distal tiene su borde medial puntiagudo y es estrecho ventro-dorsalmente. En vista dorsal, la faceta furcular está aplanada medialmente respecto al eje y está hendida posteriormente, la faceta escapular es cóncava, profunda y con una forma redondeada triangular, el procoracoides es una protuberancia pequeña, la faceta esternal está aplanada y bien desarrollada a lo largo del margen posterior del elemento, y el labio interno es poco prominente. En vista antero-lateral, la superficie coraco-humeral es ligeramente cóncava.

***Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758**

Material. Un coracoides derecho (MPG-R-10150; Figura 19).



Figura 19. Coracoides derecho de *Anas platyrhynchos* (MPG-R-10150). Vista ventral (izquierda) y vista dorsal (derecha).

Descripción. El coracoides tiene una longitud total de *ca.* 57 mm, con el proceso esternocoracoideo faltante. El ejemplar se ajusta a la descripción del género, pero en vista ventral, la tuberosidad braquial está sumamente proyectada medialmente respecto al eje, y el cuello es moderadamente largo y delgado. En vista dorsal, la muesca braquial es estrecha, corta y profunda, la tuberosidad braquial presenta una hendidura posterior bien definida, el canal trioseo es extenso y profundo, y la faceta glenoidea es larga y en posición lateral.

Determinación. El coracoides tiene un tamaño y forma similar a *Anas platyrhynchos*. El fósil presenta las características para Anatinae descritas de acuerdo con Woolfenden (1961), con un ángulo de 69° entre el eje de la cabeza y el plano de la superficie dorsal, un ángulo de 81° entre la faceta esternal y el eje, y una profundidad a través de la faceta escapular de 12.4% respecto a su longitud medial. El ejemplar se asignó a Anatini ya que el ángulo de 69° de la cabeza con respecto al plano de la superficie dorsal cae dentro del rango de 61 a 71° en el grupo (Woolfenden, 1961). El fósil coincide con *Anas sensu lato* (que incluye *Anas*, *Mareca* y *Spatula*)

en que la faceta escapular es cóncava, profunda y con una forma redondeada triangular, el procoracoides es corto, y la forma y proyección de la superficie coraco-humeral es apenas cóncava lateralmente (Göhlich, 2009). El ejemplar coincide con *A. platyrhynchos* en que la muesca braquial es estrecha, corta y profunda, la tuberosidad braquial está sumamente extendida medialmente más que en otras especies de *Anas*, *Mareca* o *Spatula*; la faceta glenoidea es larga y en posición lateral, el canal trioseo es extenso y profundo, con una hendidura bien definida en el borde posterior de la tuberosidad braquial, y el ángulo del coracoides en vista anterior es moderado (Downs, 1954). La similitud en tamaño, forma general y características descritas por Downs (1954) permite asignar a este elemento a *A. platyrhynchos*.

***Anas* sp. cf. *A. acuta* Linnaeus, 1758**

Material. Un coracoides izquierdo (MPG-R-10145), un carpometacarpo derecho (MPG-R-10272), un tarsometatarso izquierdo (MPG-R-10290) (Figura 20).

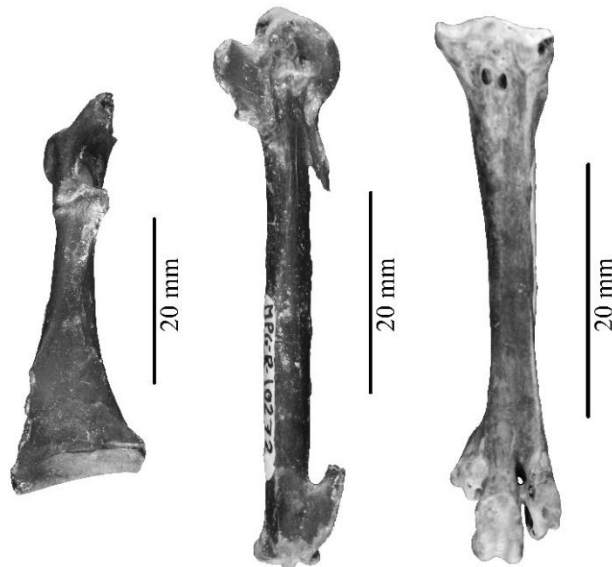


Figura 20. Material de *Anas sp. cf. A. acuta*. De izquierda a derecha: coracoides izquierdo (MPG-R-10145) en vista dorsal, carpometacarpo derecho (MPG-R-10272) en vista ventral, y tarsometatarso izquierdo (MPG-R-10290) en vista anterior.

Descripción. El coracoides tiene una longitud total de *ca.* 49 mm, con la cabeza, la tuberosidad braquial, el proceso esterno-coracoideo, el extremo anterior de la faceta furcular y el extremo medial del procoracoides faltantes. El ejemplar se ajusta a la descripción del género, pero en vista ventral, el cuello es moderadamente largo y delgado. En vista dorsal, la tuberosidad braquial está ligeramente hendida posteriormente, el canal trioseo es profundo y reducido, la faceta glenoidea es larga y en posición lateral, y el procoracoides, aunque roto en su extremo medial, se aprecia que se trataba de una protuberancia pequeña.

El carpometacarpo tiene una longitud total de 55.2 mm, con el metacarpo III faltante excepto en sus extremos proximal y distal. En vista dorsal, la tróclea carpal es redondeada y termina proximalmente en una punta, el accesorio externo del ligamento radial es prominente, el metacarpo II tiene su superficie dorsal redondeada, el accesorio del flexor se extiende más distalmente que el punto de unión de los metacarpos I y II, y las facetas de los dígitos II y III están poco desarrolladas y se extienden distalmente al mismo nivel. En vista ventral, la tróclea carpal es redondeada, la fosa anterior carpal está fuertemente excavada, la fosa interna ligamental es profunda, el proceso pisiforme está muy bien desarrollado, el accesorio del extensor es largo y se extiende distalmente hacia el borde medial del proceso del metacarpo I, el proceso del metacarpo I es cuadrado, achatado y se dirige proximalmente, el borde distal del proceso alular se encuentra casi al mismo nivel respecto al borde proximal del metacarpo III, por lo que no se forma un “cuello” distintivo entre el extremo proximal del elemento y la unión de los metacarpos II y III, el metacarpo II es recto y robusto, y la sínfisis metacarpal distal es amplia. En vista lateral, la fosa ulnar es profunda.

El tarsometatarso tiene una longitud total de 42.14 mm, con el borde posterior del hipotarso faltante. En vista anterior, el eje es estrecho y se ensancha moderadamente hacia su extremo proximal, el surco metatarsal anterior es superficial, la tróclea para el dígito II es corta, presenta un surco bien definido y se extiende distalmente superando el borde proximal de la tróclea para el dígito III, la tróclea para el dígito III es prominente y es la más grande de las tres, y la tróclea para el dígito IV es la segunda más grande. En vista posterior, aunque ligeramente roto, se aprecian cuatro canales abiertos en el hipotarso, el puente calcáneo interno está en línea con el borde medial del eje y ligeramente desviado hacia la parte interna del hipotarso, y el foramen distal tiende a ser oblicuo. En vista lateral, los puentes antero-lateral y antero-medial son poco prominentes. En vista medial, la tróclea para el dígito II se encuentra casi en línea con las otras dos trócleas.

Determinación. El coracoides tiene un tamaño y forma similar a *Anas acuta* y *A. rubripes*. El fósil presenta las características de Anatinae descritas de acuerdo con Woolfenden (1961), con una profundidad a través de la faceta escapular de 13.1% respecto a su longitud medial. El fósil cumple con las características descritas para *Anas sensu lato* (Göhlich, 2009).

El fósil se refiere a *A. acuta* ya que tiene la faceta glenoidea es larga y en posición lateral, y el canal trioseo es profundo y reducido (Downs, 1954). El resto de las características no son apreciables debido a su estado de preservación. Aunque de tamaño parecido, el fósil tiene un canal trioseo profundo y reducido que difiere del de *Mareca americana*, el cual es profundo y extenso (Downs, 1954). Además, coincide con *A. acuta*, y difiere de *M. strepera*, en que el cuello del coracoides es más corto (Ligon, 1965). El mal estado de preservación del fósil impide una determinación precisa, además que se requiere una comparación más detallada con *A.*

rubripes. *A. acuta* fue muy común en los cuerpos de agua del Pleistoceno tardío (Rancholabreano)-Holoceno del Altiplano y la Cuenca de México (Corona-Martínez, 2008).

El carpometacarpo tiene un tamaño y forma similar a *Anas acuta*. El fósil presenta las características de Anatinae descritas de acuerdo con Woolfenden (1961). El elemento coincide con Anatini en que la porción distal del borde dorsal de la tróclea carpal tiene una prominencia notable apreciable en vista lateral, de tal manera que su margen es convexo, el accesorio del flexor se extiende distalmente más allá que el punto de unión de los metacarpos I y II, y que el proceso del metacarpo I es recto y dirigido proximalmente (Woolfenden, 1961). En el fósil, al igual que en Anatini y a diferencia de Aythyini (e.g. *Aythya* y *Netta*), la fosa ulnar es más profunda, y el accesorio externo del ligamento radial es prominente y más grande, residiendo sobre un puente que se extiende desde el accesorio externo del ligamento ulnar hasta el punto de unión proximal de los metacarpos II y III. El carpometacarpo coincide con *Anas sensu lato* (*Anas*, *Mareca* y *Spatula*) en que el borde distal del proceso alular se encuentra cercano al margen proximal del metacarpo III, por lo que no se forma el “cuello” distintivo típico de *Aythya* (Worthy, 2004). Además, en esta tesis se observó que el fósil coincide con *Anas sensu lato*, y difiere de *Aythya*, en que el eje suele ser más robusto, y en que el espacio intermetacarpal tiende a ser mayor. El fósil se asignó a cf. *A. acuta* ya que su tamaño, características y forma general son similares a los ejemplares revisados de esta especie, pero de acuerdo con Woolfenden (1961) es difícil separar especies de *Anas*, *Mareca* y *Spatula* con base en las características del carpometacarpo.

El tarsometarso tiene un tamaño y forma similar a *Anas acuta*, *Mareca americana* y *M. strepera*. El fósil presenta las características de Anatinae descritas de acuerdo con Woolfenden (1961). El elemento coincide con Anatini, y difiere de Aythyini, Mergini y Oxyurini (e.g.

Aythya, *Lophodytes*, *Bucephala*, *Somateria*, *Oxyura*, *Nomonyx*), en que la tróclea para el dígito II es relativamente más corta y se extiende más distalmente, superando el borde proximal de la tróclea para el dígito III (Woolfenden, 1961). El ejemplar coincide con *Anas sensu stricto*, y difiere de *Mareca*, en que el eje es menos robusto en su extremo proximal justo por debajo del área cotilar, y que las trócleas son más grandes (Woolfenden, 1961). Sin embargo, el elemento coincide con *Mareca* en que el puente antero-lateral es poco prominente (Woolfenden, 1961). El fósil se asignó a cf. *A. acuta* ya que su tamaño y características son más próximos a los de esta especie, aunque mantiene cierta similitud con *Mareca*.

***Anas crecca* Linnaeus, 1758**

Material. Cinco coracoides derechos (MPG-R-10117, 10135, 10136, 10137, 10139), cinco húmeros derechos (MPG-R-8878, 8895, 8896, 8911, 8913), tres húmeros izquierdos (MPG-R-8884, 8885, 8904) (Figura 21).



Figura 21. Material de *Anas crecca*. Coracoides derecho (MPG-R-10139) en vista dorsal (izquierda), y húmero derecho (MPG-R-8896) en vista posterior (derecha).

Descripción. Los coracoides tienen una longitud total de *ca* 34.0, 35.15, *ca* 35.0, 34.26 y 32.99 mm respectivamente, con el proceso esterno-coracoideo faltante. Los ejemplares se ajustan a la descripción del género, pero en vista ventral, la tuberosidad braquial está bastante proyectada medialmente respecto al eje, y el cuello es moderadamente corto y delgado. En vista dorsal, la muesca braquial es estrecha, corta y superficial, la tuberosidad braquial presenta una hendidura posterior bien definida; el canal trioseo es profundo y reducido, y la faceta glenoidea es de tamaño medio y posición lateral.

Los húmeros tienen una longitud total de 57.71, 60.37, 56.83, 55.4, 60.34, 57.63, 60.11 y 59.12 mm respectivamente. En vista anterior, la fosa del ligamento es superficial, la cresta deltoidea es pequeña, recta respecto al borde lateral y poco elevada proximalmente, el eje es largo, delgado y ligeramente curvado hacia los extremos proximal y distal, y la depresión braquial es ovoide, poco excavada y con bordes delgados. En vista posterior, la cabeza es estrecha y ovalada medio-lateralmente, la fosa capital se extiende lateralmente y perfora profundamente por debajo de la cabeza, la tuberosidad interna es amplia lateralmente y más larga que ancha, la tuberosidad externa se encuentra más elevada proximalmente respecto a la tuberosidad interna, la fosa neumática es ovoide, tiene su superficie medial muy estrecha, abierta y sin bordes gruesos, con numerosas trabéculas por dentro, la cresta bicipital está muy poco desarrollada, y el entepicóndilo está un poco más proyectado distalmente que el ectepicóndilo, casi al mismo nivel que el cóndilo interno.

Determinación. Los coracoides tienen un tamaño y forma similar a *Anas crecca*. Los fósiles presentan las características de Anatinae y Anatini descritas de acuerdo con Woolfenden (1961), con un ángulo de 71° entre el eje de la cabeza y el plano de la superficie dorsal, un ángulo entre la faceta esternal y el eje de 82° (para MPG-R-10136), 84° (para MPG-R-10117, 10135 y 10139)

y 85° (para MPG-R-10137), y una profundidad a través de la faceta escapular respecto a su longitud medial de 11.6, 13.1, 13.0, 13.7 y 12.7% respectivamente. Los fósiles cumplen con las características descritas para *Anas sensu lato* (Göhlich, 2009). Aunque no existe literatura especializada para su identificación, fue posible asignar los fósiles a la especie *A. crecca* debido a su pequeño tamaño en estado adulto determinado por su nivel de osificación (Emslie, 1985a) y a que su longitud total concuerda con los ejemplares osteológicos de *A. crecca* revisados.

Los húmeros tienen un tamaño y forma similar a los de *Anas crecca*. Los fósiles presentan las características de Anatinae descritas de acuerdo con Woolfenden (1961). Los húmeros coinciden con Anatini en que carecen del puente del eje, la fosa neumática es ovoide, abierta, sin rebordes gruesos y con trabéculas por dentro, y que, en vista medial, el ectepicóndilo es casi o igual en altura que el entepicóndilo al colocar el elemento en una superficie plana y con la cara anterior hacia abajo (Woolfenden, 1961). Agnolin (2006) menciona que los húmeros de *Anas sensu lato* (*Anas*, *Mareca* y *Spatula*) se pueden diferenciar por presentar una cresta deltoidea recta (no redondeada) y una fosa capital corta y ancha, mismas que se aprecian en los fósiles. Aunque los húmeros tienen características y forma general similar a *A. crecca* y *S. discors*, fue posible asignarlos a *A. crecca* debido a su pequeño tamaño, el cual no se traslapa con el de *S. discors* (Ligon, 1965).

***Mareca* Stephens, 1824**

Descripción. Los coracoides de las especies de *Mareca* descritas tienen en común que, en vista ventral, la cabeza es redondeada, el cuello es moderadamente largo y delgado, y el ángulo interno distal tiene su borde medial puntiagudo y es estrecho ventro-dorsalmente. En vista dorsal, la faceta furcular está aplanada medialmente respecto al eje, la faceta glenoidea es larga y en

posición lateral, la faceta escapular es cóncava, profunda y con una forma redondeada triangular, el procoracoides es una protuberancia pequeña, la faceta esternal está aplanada y bien desarrollada a lo largo del margen posterior del elemento, y el labio interno es poco prominente. En vista antero-lateral, la superficie coraco-humeral es ligeramente cóncava.

***Mareca americana* Gmelin, 1789**

Material. Tres coracoides derechos (M5PG-R-10122, 10151, 10152), un coracoides izquierdo (MPG-R-10144) (Figura 22).



Figura 22. Coracoides derecho de *Mareca americana* (MPG-R-10122). Vista ventral (izquierda) y vista dorsal (derecha).

Descripción. Los coracoides tienen una longitud total de 47.82, 48.35, 49.51 y ca. 47.8 mm respectivamente, con el proceso esterno-coracoideo faltante en MPG-R-10151, 10152 y 10144. Los ejemplares se ajustan a la descripción del género, pero en vista ventral, la tuberosidad braquial está bastante proyectada medialmente respecto al eje, y el proceso esterno-coracoideo termina en una espina dirigida antero-lateralmente. En vista dorsal, la faceta furcular está

hendida posteriormente, produciendo una muesca braquial estrecha, corta y profunda, la tuberosidad braquial presenta una hendidura en su borde posterior bien definida, y el canal trioseo es extenso y profundo.

Determinación. Los coracoides tienen un tamaño y forma similar a *Mareca americana* y *M. strepera*. Los fósiles presentan las características de Anatinae y Anatini descritas de acuerdo con Woolfenden (1961), con un ángulo entre el eje de la cabeza y el plano de la superficie dorsal de 69° (para MPG-R-10122) y 70° (para MPG-R-10151, 10152 y 10144), un ángulo entre la faceta esternal y el eje de 84° (para MPG-R-10122 y 10151), 85° (para MPG-R-10152) y 86° (para MPG-R-10144), y una profundidad a través de la faceta escapular respecto a su longitud medial de 12.9, 13.4, 13.1 y 14.7% respectivamente. Únicamente MPG-R-10144, con 14.7% supera ligeramente el rango de 10.1 a 14.6% reportado para Anatinae (Woolfenden, 1961). Los fósiles cumplen con las características descritas para *Anas sensu lato* (Göhlich, 2009). Los fósiles concuerdan con *M. americana* en que la faceta glenoidea es larga y en posición lateral, el canal trioseo es extenso y profundo, con una hendidura bien definida en el borde posterior de la tuberosidad braquial, y el ángulo del coracoides en vista anterior es moderado (Downs, 1954). Además, los coracoides coinciden con *M. americana*, y difieren de *M. strepera*, en que la muesca braquial es estrecha, corta y profunda, y no estrecha, corta y superficial como en *M. strepera* (Downs, 1954). Adicionalmente, los elementos concuerdan con *M. americana*, y difieren de *S. clypeata*, en que la tuberosidad braquial está muy extendida medialmente respecto al eje (Downs, 1954). La similitud de los fósiles en tamaño y forma general con los ejemplares de *M. americana* revisados y las características descritas por Downs (1954) permiten asignar los coracoides a esta especie.

Mareca sp.

Material. Un coracoides derecho (MPG-R-10149), una ulna izquierda (MPG-R-10193), una ulna derecha (MPG-R-10197), un carpometacarpo izquierdo (MPG-R-10256), un carpometacarpo derecho (MPG-R-10271) (Figura 23).



Figura 23. Material de *Mareca spp.* De izquierda a derecha: coracoides derecho (MPG-R-10149) en vista dorsal, ulna derecha (MPG-R-10197) en vista ventral, y carpometacarpo izquierdo (MPG-R-10256) en vista ventral.

Descripción. El coracoides tiene una longitud total de *ca.* 48 mm, con el extremo medial de la tuberosidad braquial y el proceso esterno-coracoideo faltantes. El ejemplar se ajusta a la descripción del género, pero en vista ventral, se aprecia que la tuberosidad braquial se extendía moderadamente respecto al borde medial del eje. En vista dorsal, la faceta furcular está ligeramente hendida posteriormente, produciendo una muesca braquial estrecha, corta y superficial, la tuberosidad braquial está ligeramente hendida en su borde posterior, y el canal trioseo es extenso y superficial.

Las ulnas tienen una longitud total de *ca.* 73 y 71.11 mm respectivamente, con el olécranon faltante en MPG-R-10193. En vista dorsal, el olécranon, tiene su extremo proximal achatado, el eje se curva desde el extremo proximal hasta poco más de la mitad del elemento, las papilas están muy poco desarrolladas, y el cóndilo externo es de forma redondeada y está más desarrollado que el cóndilo interno. En vista medial, el cóndilo externo está proyectado dorsalmente y su borde dorsal es delgado, el cóndilo interno es redondeado en su borde ventral, y el cóndilo interno está dirigido disto-ventralmente. En vista ventral, la depresión braquial está muy poco excavada, y el cóndilo interno está dividido por un surco y su punta medial está achatada.

Los carpometacarpos tienen una longitud total de *ca.* 50 y *ca.* 50.4 mm respectivamente, con las facetas de los dígitos II y III, el accesorio del extensor en MPG-R-10271, el proceso del metacarpo I en MPG-R-10271, y el metacarpo III excepto en sus extremos proximal y distal faltantes. En vista dorsal, la tróclea carpal es redondeada y termina proximalmente en una punta, el accesorio externo del ligamento radial es prominente, el metacarpo II tiene su superficie dorsal redondeada, y el accesorio del flexor se extiende más distalmente que el punto de unión de los metacarpos I y II. En vista ventral, la tróclea carpal es redondeada, la fosa anterior carpal está fuertemente excavada, la fosa interna ligamental es profunda, el proceso pisiforme está bien desarrollado, el accesorio del extensor es largo y se extiende distalmente hacia el borde medial del proceso del metacarpo I, el proceso del metacarpo I es cuadrado, achatado y se dirige proximalmente, el borde distal del proceso alular se encuentra casi al mismo nivel respecto al borde proximal del metacarpo III, por lo que no se forma un “cuello” distintivo entre el extremo proximal del elemento y la unión de los metacarpos II y III, el metacarpo II es recto y robusto, y la sínfisis metacarpal distal es amplia. En vista lateral, la fosa ulnar es profunda.

Determinación. El coracoides tiene un tamaño y forma similar a *Mareca americana* y *M. strepera*. El fósil presenta las características de Anatinae y Anatini descritas de acuerdo con Woolfenden (1961), con un ángulo de 70° entre el eje de la cabeza y el plano de la superficie dorsal, un ángulo de 85° entre la faceta esternal y el eje, y una profundidad a través de la faceta escapular de 14.0% respecto a su longitud medial (Woolfenden, 1961). El fósil cumple con las características descritas para *Anas sensu lato* (Göhlich, 2009). En esta tesis se observó que el fósil coincide con *M. strepera* en que tiene una muesca braquial estrecha, corta y superficial. Sin embargo, coincide *M. americana*, y difiere de *M. strepera*, en que la extensión de la tuberosidad braquial respecto a su borde medial es menor (Downs, 1954). A pesar de que el fósil tiene una forma general similar a *M. americana*, difiere de esta especie en que la muesca braquial es estrecha, corta y superficial, y no profunda, en que la extensión de la tuberosidad braquial es moderada, y no muy extendida, en que el canal trioseo es extenso y superficial, y no profundo, y que la faceta furcular está ligeramente hendida posteriormente en vez de tener una hendidura bien definida (Downs, 1954). El coracoides se asignó a nivel género debido a esta combinación de características que ocasionan incertidumbre en su identificación.

Las ulnas tienen un tamaño y forma similar a *Mareca americana* y *M. strepera*. Aunque de poco valor taxonómico (Howard, 1963), Worthy (2004) describió una serie de características útiles para la identificación de las ulnas de *Anas sensu lato* (*Anas*, *Mareca* y *Spatula*) las cuales coinciden con los fósiles. Estas características son que el eje de la ulna se curva de tal manera que el borde lateral del extremo distal forma una línea recta que cubre menos de la mitad de la longitud de la pieza, la ulna es proporcionalmente más robusta que la de *Aythya* y *Oxyura*, el cótilo interno es redondeado en su borde ventral, y el olécranon es menos puntiagudo que en *Aythya* y *Oxyura*. Además de lo anterior, en esta tesis se observaron otras características que

permiten asignar los fósiles a *Anas sensu lato*, y son que la depresión braquial está muy poco excavada, las papilas están muy poco desarrolladas, el cóndilo externo está más desarrollado que el cóndilo interno, el cóndilo externo es redondeado y proporcionalmente más grande que en *Aythya* y *Oxyura*, y el cóndilo interno tiende a estar achatado en su extremo medial y dirigido disto-ventralmente. Las ulnas presentan todas las características de *Mareca*, sin embargo, se asignaron únicamente a nivel género debido a su poco valor taxonómico. Por su tamaño, es posible que pertenezcan a *M. americana* o *M. strepera*.

Los carpometacarpos tienen un tamaño y forma similar a *Mareca americana* y *M. strepera*. Los fósiles presentan las características de Anatinae y Anatini descritas de acuerdo con Woolfenden (1961). Los fósiles cumplen con las características de *Anas sensu lato* descritas por Worthy (2004) y las observadas en esta tesis. Woolfenden (1961) menciona que los carpometacarpos de *Mareca* se pueden diferenciar de *Anas* y *Spatula* por presentar un eje más robusto y una condición recesiva para la faceta del dígito III. Sin embargo, en esta tesis no se contó con suficiente material de *Mareca* para separar los fósiles utilizando estos criterios. Los carpometacarpos se asignaron a *Mareca* ya que presentaron una mayor similitud en forma general con los ejemplares de este género revisados. Por su tamaño y forma general, es posible que pertenezcan a *M. americana* o *M. strepera*.

***Spatula* Boie, 1822**

Descripción. Los coracoides de las especies de *Spatula* descritas tienen en común que, en vista ventral, la cabeza es redondeada, la tuberosidad braquial está proyectada moderadamente respecto al borde medial eje, y el ángulo interno distal tiene su borde medial puntiagudo y es estrecho ventro-dorsalmente. En vista dorsal, la faceta furcular está aplanada medialmente

respecto al eje y hendida posteriormente, el canal trioseo es profundo y reducido, la faceta escapular es cóncava, profunda y con una forma redondeada triangular. El procoracoides es una protuberancia pequeña, la faceta esternal está aplanada y bien desarrollada a lo largo del margen posterior del elemento, y el labio interno es poco prominente. En vista antero-lateral, la superficie coraco-humeral es ligeramente cóncava.

Los húmeros de las especies de *Spatula* descritas tienen en común que, en vista anterior, la fosa del ligamento es superficial, la cresta deltoidea es recta respecto al borde lateral y poco elevada proximalmente, y la depresión braquial es ovoide, poco excavada y con bordes delgados. En vista posterior, la fosa capital se extiende lateralmente y perfora profundamente por debajo de la cabeza, la tuberosidad interna es amplia lateralmente y más larga que ancha, la tuberosidad externa se encuentra más elevada proximalmente respecto a la tuberosidad interna, y la fosa neumática es ovoide, abierta y sin bordes gruesos, con numerosas trabéculas por dentro.

Las ulnas de las especies de *Spatula* descritas tienen en común que, en vista dorsal, el extremo proximal del olécranon es achatado, el eje se curva desde el extremo proximal hasta poco más de la mitad del elemento, las papilas están muy poco desarrolladas, y el cóndilo externo es de forma redondeada y está más desarrollado que el cóndilo interno. En vista medial, el cótilo externo está proyectado dorsalmente y su borde dorsal es delgado, el cótilo interno es redondeado en su borde ventral, y el cóndilo interno está dirigido disto-ventralmente. En vista ventral, la depresión braquial está muy poco excavada, el cóndilo interno está dividido por un surco y su punta medial está achatada.

Los carpometacarpos de las especies de *Spatula* descritas tienen en común que, en vista dorsal, la tróclea carpal es redondeada y termina proximalmente en una punta, el accesorio externo del ligamento radial es prominente, el metacarpo II tiene su superficie dorsal

redondeada, el accesorio del flexor se extiende más distalmente que el punto de unión de los metacarpos I y II, y las facetas de los dígitos II y III están poco desarrolladas y se extienden distalmente al mismo nivel. En vista ventral, la tróclea carpal es redondeada, la fosa anterior carpal está fuertemente excavada, la fosa interna ligamental es profunda, el proceso pisiforme está bien desarrollado, el accesorio del extensor es largo y se extiende distalmente hacia el borde medial del proceso del metacarpo I, el proceso del metacarpo I es cuadrado, achatado y se dirige proximalmente, el borde distal del proceso alular se encuentra casi al mismo nivel respecto al borde proximal del metacarpo III, por lo que no se forma un “cuello” distintivo entre el extremo proximal del elemento y la unión de los metacarpos II y III, y el metacarpo II es recto y robusto. En vista lateral, la fosa ulnar es profunda.

***Spatula sp. cf. S. discors* Linnaeus, 1766 y/o *S. cyanoptera* Vieillot, 1816**

Material. Un coracoides derecho (MPG-R-10142), siete húmeros izquierdos (MPG-R-8674, 8694, 8871, 8872, 8881, 8901, 8914), un húmero derecho (MPG-R-8892), cuatro ulnas derechas (MPG-R-10170, 10203, 10204, 10209), tres ulnas izquierdas (MPG-R-10172, 10175, 10185), tres carpometacarpos derechos (MPG-R-10265, 10267, 10269), un carpometacarpo izquierdo (MPG-R-10258) (Figura 24).



Figura 24. Material de *Spatula* sp. cf. *S. discors* y/o *Spatula* sp. cf. *S. cyanoptera*. De izquierda a derecha: coracoides derecho (MPG-R-10142) en vista dorsal, húmero izquierdo (MPG-R-8871) en vista posterior, ulna derecha (MPG-R-10209) en vista ventral, y carpometacarpo izquierdo (MPG-R-10258) en vista ventral.

Descripción. El coracoides tiene una longitud total de ca. 37.5 mm, con el proceso esternocoracoideo faltante. El ejemplar se ajusta a la descripción del género, pero en vista ventral, el cuello es delgado y moderadamente corto. En vista dorsal, la muesca braquial es estrecha, corta y profunda, la tuberosidad braquial presenta una hendidura posterior bien definida, y la faceta glenoidea es de tamaño medio y posición lateral.

Los húmeros tienen una longitud total de 62.46, 70.21, 63.39, 63, 64.08, 63.7, 62.18 y 62.34 mm respectivamente, con la cresta bicipital en MPG-R-8694 y el entepicóndilo en MPG-R-8694 faltantes. Los ejemplares se ajustan a la descripción del género, pero en vista anterior, la cresta deltoidea es pequeña, y el eje es largo, delgado y ligeramente curvado hacia los extremos proximal y distal. En vista posterior, la cabeza es estrecha y ovalada medio-lateralmente, la fosa neumática tiene su superficie medial estrecha, la cresta bicipital está muy poco desarrollada, y el entepicóndilo se proyecta distalmente más que el ectepicóndilo.

Las ulnas tienen una longitud total de *ca.* 53.1, *ca.* 51.3, *ca.* 54.1, 52.99, *ca.* 52.2, *ca.* 52.4 y *ca.* 52.9 mm respectivamente, con el olécranon faltante en MPG-R-10170, 10203, 10204, 10172, 10175 y 10185. Los ejemplares se ajustan a la descripción del género.

Los carpometacarpos tienen una longitud total de 40.06, 38.54, 43.32 y 42.55 mm respectivamente, con el accesorio del extensor y el proceso del metacarpo I en MPG-R-10265 y los extremos proximal y distal del metacarpo III en MPG-R-10265, 10267 y 10269 faltantes. Los ejemplares se ajustan a la descripción del género, pero en vista ventral, el metacarpo III es largo, delgado y con un espacio intermetacarpal moderadamente desarrollado, y la sínfisis metacarpal distal está moderadamente desarrollada.

Determinación. El coracoides tiene un tamaño y forma similar a *Spatula cyanoptera* y *S. discors*. El fósil presenta las características de Anatinae y Anatini descritas de acuerdo con Woolfenden (1961), con un ángulo de 70° entre el eje de la cabeza y el plano de la superficie dorsal, un ángulo de 82° entre la faceta esternal y el eje, y una profundidad a través de la faceta escapular de 13.4% respecto a su longitud medial (Woolfenden, 1961). El fósil cumple con las características descritas para *Anas sensu lato* (Göhlich, 2009). El fósil coincide con *S. cyanoptera* en que la muesca braquial es estrecha, corta y profunda, la tuberosidad braquial está proyectada moderadamente respecto al borde medial del eje, la faceta glenoidea es de tamaño medio y posición lateral, el canal trioseo es profundo y reducido, con una hendidura bien definida en el borde posterior de la tuberosidad braquial, y el ángulo del coracoides en vista anterior es moderado (Downs, 1954). Estas mismas características se observaron en los ejemplares de *S. discors* revisados, y no fue posible utilizar el criterio del tamaño para asignar el fósil a *S. cyanoptera* o a *S. discors* ya que su longitud total cae dentro del rango de variación de

ambas especies, por lo que el coracoides se determinó como perteneciente a *Spatula* sp. cf. *S. cyanoptera* y/o *Spatula* sp. cf. *S. discors*.

Los húmeros tienen un tamaño y forma similar a *Spatula cyanoptera* y *S. discors*. Los fósiles presentan las características de Anatinae y Anatini descritas de acuerdo con Woolfenden (1961). Los fósiles cumplen con las características descritas para *Anas sensu lato* (Göhlich, 2009). Los húmeros de *S. discors* y *S. cyanoptera* son muy parecidos y difíciles de separar a partir de sus características y tamaño. En esta tesis se observó que estas especies se distinguen de otros integrantes de *Anas sensu lato* (*Anas*, *Mareca* y *Spatula*) principalmente por presentar una cabeza estrecha y ovalada medio-lateralmente, una superficie medial del foramen neumático reducida, y una cresta bicipital muy poco desarrollada, características las cuales coinciden con los húmeros fósiles. Únicamente MPG-R-8694 presentó un eje relativamente más ancho y recto y una menor inclinación medial del extremo proximal respecto al eje, mientras que MPG-R-8872 destacó por tener una cabeza más comprimida próximo-distalmente, lo que ocasiona que la tuberosidad externa se encuentre ligeramente más elevada proximalmente. Aun así, estas diferencias podrían ser producto de una variación poblacional y no se consideraron de valor taxonómico. La determinación a *Spatula* sp. cf. *S. cyanoptera* y/o *Spatula* sp. cf. *S. discors* se realizó a partir de estas características y su tamaño, que cae dentro del rango de variación de estas especies.

Las ulnas tienen un tamaño y forma similar a *Spatula cyanoptera* y *S. discors*. Los fósiles se asignaron a *Anas sensu lato* (*Anas*, *Mareca* y *Spatula*) ya que presentan las características descritas por Worthy (2004) y las observadas en esta tesis. Las ulnas de *Spatula* carecen de características con valor taxonómico para identificarlas a nivel específico, por lo que la

asignación de los elementos a *Spatula* sp. cf. *S. cyanoptera* y/o *Spatula* sp. cf. *S. discors* se realizó únicamente a partir de su tamaño, más próximo al de estas especies.

Los carpometacarpos tienen un tamaño y forma similar a *Spatula cyanoptera* y *S. discors*. Los fósiles presentan las características de Anatinae y Anatini descritas de acuerdo con Woolfenden (1961). Los fósiles cumplen con las características de *Anas sensu lato* descritas por Worthy (2004) y las observadas en esta tesis. Wetmore (1944) y Brodkorb (1958) mencionan que el carpometacarpo de *Spatula discors* difiere de *Anas carolinensis* (= *A. crecca*) en que la fosa anterior carpal está fuertemente excavada y no es superficial como en *A. crecca*, y en que la longitud de la sínfisis metacarpal distal es de aproximadamente 7 mm o más, mientras que en *A. crecca* es de 6.0 mm o menos. Los fósiles coinciden con *S. discors* en la primera característica, pero difieren de esta especie en la segunda. Sin embargo, Woolfenden (1961) menciona que estas características no son constantes. En esta tesis no se consideraron de valor taxonómico, y la identificación de los fósiles a *Spatula* sp. cf. *S. cyanoptera* y/o *Spatula* sp. cf. *S. discors* se realizó a partir de su tamaño, más próximo al de estas especies y notablemente mayor que en *A. crecca*.

***Spatula* sp. cf. *S. clypeata* Linnaeus, 1758**

Material. Una ulna derecha (MPG-R-10213), un carpometacarpo izquierdo (MPG-R-10255), un fémur izquierdo (MPG-R-8533), un fémur derecho (MPG-R-10222) (Figura 25).



Figura 25. Material de *Spatula* sp. cf. *S. clypeata*. De izquierda a derecha: ulna derecha (MPG-R-10213) en vista ventral, carpometacarpo izquierdo (MPG-R-10255) en vista ventral, y fémur izquierdo (MPG-R-8533) en vista anterior.

Descripción. La ulna tiene una longitud total de *ca.* 69.9 mm, con el olécranon faltante. El ejemplar se ajusta a la descripción del género.

El carpometacarpo tiene una longitud total de 45.83 mm, con el metacarpo III faltante excepto en sus extremos proximal y distal. El ejemplar se ajusta a la descripción del género, pero en vista ventral, la sínfisis metacarpal distal es amplia.

Los fémures tienen una longitud total de 41.34 y *ca.* 40.5 mm respectivamente. En vista anterior, el eje es prácticamente recto, con una ligera curvatura medial hacia sus extremos proximal y distal, la cabeza está dirigida medio-posteriormente y tiene un cuello bien desarrollado, el borde proximal de la cabeza se encuentra al mismo nivel que el trocánter, el borde anterior del puente trocánterico es grande y se dirige medialmente, los cóndilos interno y externo tienen sus bordes medial y lateral (respectivamente) casi paralelos, de tal manera que no se aprecia una divergencia posterior, el cóndilo externo es más grande que el cóndilo interno, y el

surco rotular entre ambos es poco profundo y estrecho respecto al eje. En vista posterior, la fosa poplítea es amplia y superficial, la cresta medial que la bordea está poco desarrollada, el cóndilo interno está dirigido postero-medialmente y los cóndilos fibular y externo son paralelos al mismo, y la fosa intercondílea es estrecha. En vista lateral, el eje está ligeramente curvado, y el cóndilo externo tiene su borde anterior muy poco elevado respecto al eje.

Determinación. La ulna tiene un tamaño y forma similar a *Spatula clypeata*, *Mareca americana* y *M. strepera*. El fósil se asignó a *Anas sensu lato* (*Anas*, *Mareca* y *Spatula*) ya que presenta las características descritas por Worthy (2004) y las observadas en esta tesis. La ulna se asignó cf. *S. clypeata* ya que su tamaño y forma general son más próximos a los ejemplares de esta especie revisados.

El carpometacarpo tiene un tamaño y forma similar a *Spatula clypeata* y *Mareca penelope*. El fósil presenta las características de Anatinae y Anatini descritas de acuerdo con Woolfenden (1961). El fósil cumple con las características de *Anas sensu lato* descritas por Worthy (2004) y las observadas en esta tesis. El elemento coincide con *S. clypeata* en tamaño, forma general y el nivel de desarrollo del extremo proximal del proceso del metacarpo I y el proceso pisiforme el cual es mayor que en *M. penelope* (Bedetti, 2001), por lo que se asignó a cf. *S. clypeata*, aunque se requiere material de comparación de *M. penelope* para corroborar la determinación. Actualmente *M. penelope* es fundamentalmente un ave Euroasiática con visitas regulares invernales al este y oeste de Norteamérica y cuya distribución occidental abarca desde Alaska y Canadá hasta California, haciendo poco probable que el fósil pertenezca a esta especie (Audubon, 2018).

Los fémures tienen un tamaño y forma similar a *Spatula clypeata* y *Mareca penelope*. Los fósiles se asignaron a Anatinae ya que no presentan una elevación significativa del borde

anterior del cóndilo externo respecto al eje (Woolfenden, 1961). Los elementos se asignaron a Anatini ya que el eje está poco curvado en vistas anterior y lateral, el puente trocantérico anterior es grande, la fosa poplítea es superficial, los bordes medial y lateral de los cóndilos son casi paralelos, y en vista lateral, el eje se curva anteriormente conforme se aproxima proximalmente a la prominencia trocantérica anterior (Woolfenden, 1961). Los fémures coinciden con *Anas sensu lato* (*Anas*, *Mareca* y *Spatula*) y difieren de *Aythya* y *Oxyura*, en que su eje es más recto (Worthy, 2004). Además, tienen una mayor similitud con los ejemplares de *Spatula* revisados. Los fósiles se asignaron a cf. *S. clypeata* debido a su similitud en tamaño y forma general con los ejemplares de esta especie revisados, aunque es necesario compararlo con *M. penelope*.

Spatula clypeata Linnaeus, 1758

Material. Tres coracoides izquierdos (MPG-R-10113, 10114, 10133), dos coracoides derechos (MPG-R-10119, 10124), un húmero izquierdo (MPG-R-8687) (Figura 26).



Figura 26. Material de *Spatula clypeata*. Coracoides izquierdo (MPG-R-10114) en vista dorsal (izquierda), y húmero izquierdo (MPG-R-8687) en vista posterior (derecha).

Descripción. Los coracoides tienen una longitud total de 46.13, 42.74, 46.11, 43.65 y 43.91 mm respectivamente, con la cabeza en MPG-R-10119, la faceta furcular en MPG-R-10119, y el proceso esterno-coracoideo faltantes. Los ejemplares se ajustan a la descripción del género, pero en vista ventral, el cuello es moderadamente largo y delgado. En vista dorsal, la muesca braquial es estrecha, corta y superficial, la tuberosidad braquial está ligeramente hendida posteriormente, y la faceta glenoidea es larga y en posición lateral.

El húmero tiene una longitud total de 79.32 mm. El ejemplar se ajusta a la descripción del género, pero en vista anterior, la cresta deltoidea es amplia, y el eje es largo, delgado y ligeramente curvado hacia los extremos proximal y distal. En vista posterior, la cabeza es estrecha y ovalada medio-lateralmente, la cresta bicipital está reducida, y ambos epicóndilos se encuentran prácticamente al mismo nivel.

Determinación. Los coracoides tienen un tamaño y forma similar a *Spatula clypeata*, *Mareca americana* y *M. penelope*. Los fósiles presentan las características de Anatinae y Anatini descritas de acuerdo con Woolfenden (1961), con un ángulo de 71° entre el eje de la cabeza y el plano de la superficie dorsal (excepto en MPG-R-10119, en el cual no fue posible medirlo), un ángulo entre la faceta esternal y el eje de 84° (para MPG-R-10113, 10114 y 10133) y 85° (para MPG-R-10119 y 10124), y una profundidad a través de la faceta escapular respecto a su longitud medial de 13.3, 13.0, 12.2, 12.2 y 14.0% respectivamente (Woolfenden, 1961). Los fósiles cumplen con las características descritas para *Anas sensu lato* (Göhlich, 2009). Los elementos coinciden con *S. clypeata* en que la muesca braquial es estrecha, corta y superficial (no apreciable en MPG-R-10119), la faceta glenoidea es larga y en posición lateral, y el ángulo del coracoides en vista anterior es moderado (Downs, 1954). Además, los ejemplares coinciden con *S. clypeata*, y difieren de *M. americana*, en que la tuberosidad braquial está menos proyectada

medialmente respecto al eje, y el canal trioseo es profundo y reducido y tiene una ligera hendidura en el borde posterior de la tuberosidad braquial, mientras que en *M. americana* el canal trioseo es extenso y profundo y la hendidura en el borde posterior de la tuberosidad braquial es un poco más profunda (Downs, 1954). Las características mencionadas permiten asignar los fósiles a *S. clypeata* y diferenciarlos de *M. americana*. Aunque no se contó con material osteológico de *M. penelope* para comparación, la gran similitud en tamaño y forma general de los fósiles con los ejemplares actuales de *S. clypeata* revisados permite asignarlos a esta especie.

El húmero tiene un tamaño y forma similar a *Spatula clypeata*, *Mareca americana*, *M. strepera* y *M. penelope*. El fósil presenta las características de Anatinae y Anatini descritas de acuerdo con Woolfenden (1961). El fósil cumple con las características descritas para *Anas sensu lato* (Göhlich, 2009). El ejemplar coincide con *S. clypeata* en que ambos epicóndilos se encuentran prácticamente al mismo nivel (Ligon, 1965). Además, el fósil coincide con *S. clypeata*, y difiere de *M. strepera*, en que el borde próximo-lateral del eje no presenta una curvatura pronunciada (Howard, 1963). El húmero se asignó *S. clypeata* debido a estas características y a su similitud en tamaño y forma general con los ejemplares osteológicos de esta especie revisados.

cf. *Spatula* sp.

Material. Un húmero derecho (MPG-R-8680), un carpometacarpo derecho (MPG-R-10273), un tarsometatarso derecho (MPG-R-10289) (Figura 27).



Figura 27. Material de cf. *Spatula* sp. De izquierda a derecha: húmero derecho (MPG-R-8680) en vista posterior, carpometacarpo derecho (MPG-R-10273) en vista ventral, y tarsometatarso derecho (MPG-R-10289) en vista anterior.

Descripción. El húmero tiene una longitud total de 78.35 mm, con la cresta bicipital faltante. El ejemplar se ajusta a la descripción del género, pero en vista anterior, la cresta deltoidea es amplia, y el eje es largo, delgado, casi recto y con una ligera curvatura hacia su extremo distal. En vista posterior, la cabeza es amplia y ovalada medio-lateralmente, y el entepicóndilo está más proyectado distalmente que el ectepicóndilo, casi al mismo nivel que el cóndilo interno.

El carpometacarpo tiene una longitud total de 45.92 mm, con el accesorio del extensor, el proceso del metacarpo I, y el metacarpo III excepto en sus extremos proximal y distal faltantes. El ejemplar se ajusta a la descripción del género, pero en vista ventral, la sínfisis metacarpal distal es amplia.

El tarsometatarso tiene una longitud total de 39.28 mm, con el borde posterior del hipotarso faltante. En vista anterior, el eje es estrecho y se ensancha moderadamente hacia su extremo proximal, el surco metatarsal anterior es superficial, la tróclea para el dígito II es corta,

presenta un surco bien definido y se extiende distalmente superando el borde proximal de la tróclea para el dígito III, la tróclea para el dígito III es prominente y es la más grande de las tres, y la tróclea para el dígito IV es la segunda más grande. En vista posterior, aunque ligeramente roto, se aprecian cuatro canales abiertos en el hipotarso, el puente calcáneo interno está en línea con el borde medial del eje y ligeramente desviado hacia la parte interna del hipotarso, y el foramen distal tiende a ser oblicuo. En vista lateral, los puentes antero-lateral y antero-medial son poco prominentes. En vista medial, La tróclea para el dígito II se encuentra casi en línea con las otras dos trócleas.

Determinación. El húmero tiene un tamaño y forma similar a *Spatula clypeata*, *Mareca americana*, *M. strepera*, y *M. penelope*. El fósil presenta las características de Anatinae y Anatini descritas de acuerdo con Woolfenden (1961). El fósil cumple con las características descritas para *Anas sensu lato* (Göhlich, 2009). En esta tesis se observó que el elemento coincide con *S. clypeata* en que el entepicóndilo está menos desarrollado y proyectado distalmente que en *M. strepera* y *M. americana*. Sin embargo, el elemento difiere de los ejemplares de *S. clypeata* revisados en que, en vista posterior, el eje es proporcionalmente más recto y robusto. Esta misma característica permite diferenciarlo de *M. strepera*, pues el húmero de esta especie tiende a presentar una mayor curvatura en el borde lateral de la porción proximal del eje (Howard, 1963). El fósil se asignó a *Spatula* debido a que sus características y forma general son más próximos a los de los ejemplares de *S. clypeata* revisados. Sin embargo, el húmero se refirió a cf. *Spatula* debido a que la robustez y poca curvatura del elemento ocasionan incertidumbre en su identificación.

El carpometacarpo tiene un tamaño similar a *Spatula clypeata* y a *Mareca penelope*, pero tiene una forma general similar a *S. clypeata*. El fósil presenta las características de Anatinae y

Anatini descritas de acuerdo con Woolfenden (1961). El fósil cumple con las características de *Anas sensu lato* descritas por Worthy (2004) y las observadas en esta tesis. El carpometacarpo se asignó a cf. *Spatula* debido a su similitud con los ejemplares de *S. clypeata* revisados; sin embargo, fue conferido al género debido a su mal estado de preservación que impide compararlo con *M. penelope* (Bedetti, 2001).

El tarsometarso tiene un tamaño y forma similar a *Spatula clypeata*, *Mareca americana* y *M. strepera*. El fósil presenta las características de Anatinae y Anatini descritas de acuerdo con Woolfenden (1961). El ejemplar coincide con *Spatula*, y difiere de *Mareca*, en que el eje del tarsometatarso es menos robusto en su extremo proximal justo por debajo del área cotilar, y que las trócleas son relativamente más grandes (Woolfenden, 1961). Sin embargo, el elemento concuerda con *Mareca*, y difiere de *Spatula*, en que el puente antero-lateral es menos prominente (Woolfenden, 1961), y que su longitud total es más próxima a la de los ejemplares de *M. americana* y *M. strepera* revisados. El fósil se asignó a cf. *Spatula* debido a su mayor similitud en características y forma general con los ejemplares de este género revisados, aunque mantiene cierta semejanza con *Mareca*.

Galliformes Temminck, 1820

Odontophoridae Gould, 1844

***Callipepla* Wagler, 1832**

***Callipepla squamata* Vigors, 1830**

Material. Un coracoides derecho (MPG-R-10302; Figura 28).

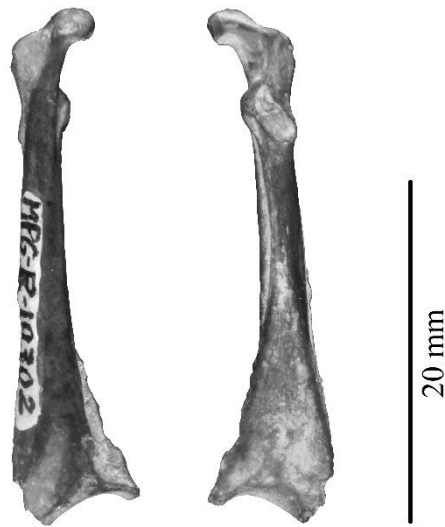


Figura 28. Coracoides derecho de *Callipepla squamata* (MPG-R-10302). Vista ventral (izquierda) y vista dorsal (derecha).

Descripción. El coracoides tiene una longitud total de *ca.* 30 mm, con el proceso esternocoracoideo faltante. En vista ventral, la cabeza es estrecha, redondeada y está moderadamente comprimida antero-posteriormente, la tuberosidad braquial sobresale ligeramente de los bordes ventral y dorsal de la cabeza, el cuello es largo y delgado, con su extremo distal un poco más ancho y cóncavo, y el ángulo interno distal termina en una punta que se extiende pronunciadamente respecto al borde medial del eje. En vista dorsal, la faceta furcular está moderadamente hinchada, el canal trioseo es corto y superficial, la faceta glenoidea está reducida y en posición latero-dorsal, la faceta escapular es superficial, alargada y oblicua respecto al eje, el procoracoides está reducido y su punta medial es redondeada, la impresión esterno-coracoidea está ligeramente excavada, la faceta esternal es amplia, superficial y forma una muesca a lo largo del margen posterior del elemento, y el labio interno es poco prominente. En vista antero-lateral, el accesorio del bicipital está bien desarrollado, con su margen entre el mismo y la cabeza cóncavo.

Determinación. El coracoides tiene un tamaño y forma similar a *Callipepla squamata*, *C. californica*, *C. douglasii*, *C. gambelii*, *Colinus virginianus*, *Cyrtonyx montezumae*, *Dactylortyx thoracicus* y *Oreortyx pictus*. El fósil se asignó a Odontophoridae con base en que el procoracoides está muy poco desarrollado, el cuello es largo y delgado, y la faceta esternal es amplia y superficial a lo largo del margen posterior del elemento, formando una muesca pronunciada (Olsen, 1979).

El ejemplar coincide con *Callipepla squamata* en que el extremo proximal del coracoides es recto, la cabeza es estrecha, redondeada, moderadamente comprimida antero-posteriormente y dirigida medialmente, la tuberosidad braquial sobresale ligeramente de los bordes ventral y dorsal de la cabeza, la faceta furcular está moderadamente hinchada, el accesorio del bicipital está bien desarrollado, con su margen entre el mismo y la cabeza cóncavo, el cuello es amplio posteriormente y en su extremo posterior la superficie ventral es cóncava medialmente, la línea intermuscular dorsal (es decir, la línea que se prolonga en el borde medial del coracoides en vista dorsal) sobresale del borde medial del eje y tiene su parte posterior fuertemente elevada dorsalmente, la superficie dorsal del coracoides está ligeramente excavada en su extremo posterior, el ángulo interno distal termina en un tubérculo irregular elevado dorsalmente respecto al extremo lateral de la faceta esternal, y la faceta esternal es superficial a lo largo de su borde posterior (aunque también puede ser cóncava en la especie) (Holman, 1961). El fósil difiere de *Callipepla squamata* únicamente en que el procoracoides tiene su punta medial redondeada y no aguda como en la especie (Holman, 1961). De manera similar, el fósil coincide en la mayoría de las características descritas por Holman (1961) para *Callipepla californica*, *C. douglasii* y *C. gambelii*; sin embargo, concuerda con *C. squamata*, y difiere de estas tres especies, en que la faceta furcular está más hinchada, el ángulo interno distal tiene un tubérculo elevado dorsalmente

respecto a la faceta esternal (ausente en *C. californica*, *C. douglasii* y *C. gambelii*), y el borde posterior de la faceta esternal es superficial (fuertemente cóncavo en *C. californica*, *C. douglasii* y *C. gambelii*) (Holman, 1961). En tamaño, el fósil (de ca. 30 mm de longitud total) se aproxima mejor a *C. squamata* y *C. californica* (de 27.6 a 30.2 mm, n=4, y 28.6 a 30.3 mm, n=3, respectivamente) (Holman, 1961) y a los ejemplares osteológicos de *C. squamata* revisados en esta tesis (de 28.08 a 28.8 mm, n=3). Actualmente *C. californica* está restringida a la costa oeste de EUA y Baja California, México (Calkins *et al.*, 2014), y aunque existe la posibilidad de que en el pasado pudiera extender su área de distribución geográfica más al sur, no hay registros de esta especie para el Pleistoceno tardío de México (Corona-Martínez, 2008).

Por otra parte, el fósil difiere de *Colinus* en que la superficie dorsal del elemento está ligeramente excavada en su extremo posterior, mientras que en *Colinus* está moderadamente excavada, el ángulo interno distal tiene un tubérculo elevado dorsalmente mientras que en *Colinus* el tubérculo no existe, y la faceta esternal es superficial, mientras que en *Colinus* es fuertemente cóncava (Holman, 1961). Además, el fósil difiere de *Colinus* en su mayor tamaño al ser más largo que los ejemplares osteológicos revisados de *C. virginianus* (de 25.73 a 27.75 mm, n=4) y las especies reportadas por Holman (1961) *C. virginianus* (de 25.7 a 30.9 mm, n=95), *C. nigrogularis* (de 25.5 y 25.9 mm, n=2) y *C. leucopogon* (de 26.9 a 28.9 mm, n=3).

El fósil difiere de *Cyrtonyx* en que en el fósil la faceta furcular está moderadamente hinchada, mientras que en *Cyrtonyx* es reminiscente, el cuello en su extremo posterior tiene la superficie ventral cóncava medialmente, mientras que en *Cyrtonyx* es convexa, la superficie dorsal del coracoides está ligeramente excavada en su extremo posterior, mientras que en *Cyrtonyx* está fuertemente excavada, el ángulo interno distal tiene un tubérculo elevado dorsalmente, mientras que en *Cyrtonyx* el tubérculo no existe, y la faceta esternal es superficial,

mientras que en *Cyrtonyx* es fuertemente cóncava (Holman, 1961). Además, en esta tesis se observó que el fósil difiere de *Cyrtonyx* en que la distancia entre la cabeza y el procoracoides es relativamente mayor, y el extremo proximal (conformado por la cabeza, el procoracoides y la faceta glenoidea) es de un tamaño proporcionalmente mayor.

Aunque de tamaño parecido, el fósil difiere de *Dactylortyx* en que la superficie dorsal del elemento está ligeramente excavada en su extremo posterior, mientras que en *Dactylortyx* está fuertemente excavada, el ángulo interno distal tiene un tubérculo elevado dorsalmente, mientras que en *Dactylortyx* el tubérculo no existe, y la faceta esternal es superficial y no fuertemente cóncava como en *Dactylortyx* (Holman, 1961).

El fósil difiere de *Oreortyx* en que la cabeza es estrecha, redondeada y moderadamente dirigida medialmente, mientras que en *Oreortyx* es amplia, redondeada y moderadamente dirigida lateralmente, y la faceta esternal es superficial y no fuertemente cóncava como en *Oreortyx* (Holman, 1961). Además, el fósil difiere de *Oreortyx* en su menor tamaño, siendo de 31.0 a 32.3 mm de longitud total (n=4) para los ejemplares de *Oreortyx pictus* reportados por Holman (1961).

El coracoides se asignó a *Callipepla squamata* ya que tiene unas características, tamaño y forma general más próximos a esta especie.

Phasianidae Horsfield, 1821

Meleagridinae Gray, 1840

***Meleagris* Linnaeus, 1758**

***Meleagris gallopavo* Linnaeus, 1758**

Material. Un tarsometatarso izquierdo (MPG-R-8209; Figura 29).



Figura 29. Tarsometatarso izquierdo de *Meleagris gallopavo* (MPG-R-8209). Vista anterior (izquierda) y vista posterior (derecha).

Descripción. El tarsometatarso tiene una longitud total de 123.83 mm, con el hipotarso y sus puentes calcáneos faltantes. En vista anterior, el eje es estrecho y uniforme en casi toda su extensión, ensanchándose ligeramente hacia sus extremos proximal y distal, el surco metatarsal anterior es superficial, la tróclea para el dígito II es la más pequeña y se extiende posteriormente, la tróclea para el dígito III es la más grande y está desviada medialmente, y la tróclea para el dígito IV es la segunda más grande y está separada de la tróclea para el dígito III por una muesca intertroclear (el espacio entre las trócleas para los dígitos III y IV) externa amplia. En vista posterior, existe una cresta que se extiende a lo largo del punto medio del elemento desde el extremo proximal hasta el foramen distal, y el elemento tiene un espolón achatado, poco desarrollado y dirigido postero-lateralmente, ubicado aproximadamente a dos tercios de la longitud del tarsometatarso desde su extremo proximal. En vista lateral, los surcos antero-lateral y antero-medial son poco prominentes.

Determinación. El tarsometatarso tiene un tamaño y forma similar a *Meleagris gallopavo* y *M. ocellata*. El fósil se asignó a Phasianidae y a *Meleagris* con base en que tiene una cresta en la parte media del borde posterior que se extiende desde el hipotarso hasta el foramen distal, en machos existe un espolón dirigido postero-lateralmente y ubicado a dos tercios de la longitud del elemento desde el hipotarso (aunque, a diferencia de los mismos, en este fósil está menos desarrollado), y la tróclea para el dígito II es la más pequeña y se extiende posteriormente (Olsen, 1979).

El fósil concuerda con *M. gallopavo* en que el surco metatarsal anterior se extiende distalmente más allá de la mitad de la longitud del elemento, el cótilo interno está pronunciado medialmente, posee un espolón como en los machos de la especie, el núcleo del espolón tiene un ángulo recto respecto al eje, y la tróclea para el dígito II está poco rotada medialmente (Steadman, 1980; Bocheński y Campbell, 2006). Sin embargo, el ejemplar difiere de *M. gallopavo* en que el surco metatarsal anterior es superficial, aunque esta condición puede presentarse en esta especie en un pequeño porcentaje (Bocheński y Campbell, 2006). A pesar de que el elemento coincide con los machos de *M. gallopavo* por la presencia del espolón, difiere de los mismos principalmente en su pequeño tamaño, ya que sus 123.83 mm de longitud total son menores que los 156.2-174.2 mm (n=22) de los ejemplares reportados por Bocheński y Campbell (2006), los 146.0-192.5 mm (n=43) de los registrados por Steadman (1980), y los 148.55-155.15 mm de los ejemplares osteológicos revisados en esta tesis (n=3). En cambio, el elemento coincide con las hembras de *M. gallopavo* en su tamaño, ya que su longitud total cae dentro del rango de los 118.16-137.78 mm (n=23) de los ejemplares reportados por Bocheński y Campbell (2006), los 115.2-139.5 mm (n=33) de los registrados por Steadman (1980), y los 120.34 y 121.35 mm de los ejemplares osteológicos revisados en esta tesis (n=2).

El fósil concuerda con un macho de *M. gallopavo* por la presencia del espolón (Steadman, 1980; Bocheński y Campbell, 2006). Steadman (1980) menciona que un muy pequeño porcentaje de hembras de *M. gallopavo* y *M. ocellata* pueden tener un espolón rudimentario, descrito como un “escutelo único, de coloración oscura, endurecido, ligeramente elevado y ubicado donde se encontraría el espolón”. Dicha descripción no se ajusta a la del fósil ya que el espolón es conspicuo. Steadman (1980) menciona además que el escutelo y el núcleo óseo del espolón en machos de *M. gallopavo* crece y se hace más agudo conforme aumenta la edad del individuo. El espolón del fósil se asemeja al descrito como “solo una protuberancia” de ejemplares machos con edad de aproximadamente 9-10 meses (Steadman, 1980). Por su tamaño, el fósil pudiera confundirse con hembras de *M. gallopavo* o con *M. ocellata*, especie más pequeña que *M. gallopavo* con una longitud total del tarsometatarso de 42 a 146.7 mm (n=16) (Bocheński y Campbell, 2006) y en hembras de *M. ocellata* de 111.9-124 mm (n=13) (Steadman, 1980). El fósil difiere de *M. ocellata*, en que el cótilo interno está más pronunciado medialmente, el núcleo del espolón es recto y no dirigido proximalmente como en *M. ocellata* y está en una posición más distante respecto al extremo distal del elemento, la tróclea para el dígito II está menos rotada medialmente, y el espacio de las muescas intertrocleares es más amplio (Steadman, 1980; Bocheński y Campbell, 2006).

El fósil coincide con *Meleagris californica*, una especie extinta de Rancho La Brea, California, en su tamaño, el cual cae dentro del rango de la especie (de 102.61 a 150.75 mm, n=395) (Bocheński y Campbell, 2006), en que el surco metatarsal anterior es superficial, el núcleo del espolón es recto, y la tróclea para el dígito II está poco rotada medialmente (Steadman, 1980; Bocheński y Campbell, 2006). Sin embargo, el fósil difiere de *M. californica* en que el cótilo interno está más pronunciado medialmente, el surco metatarsal anterior se

extiende distalmente más allá de la mitad de la longitud del elemento, el espolón está menos distanciado respecto al extremo distal del elemento, y, en vista posterior, el puente ubicado en la parte proximal del borde medial de la tróclea para el dígito III es más conspicuo (Steadman, 1980; Bocheński y Campbell, 2006).

El fósil se puede diferenciar fácilmente de *Meleagris crassipes*, una especie extinta del Pleistoceno tardío de la Cueva de San Josecito (Miller, 1940; Corona-Martínez, 2008), en su mayor tamaño, el cual supera notablemente los 114.3 mm del holotipo (Miller, 1940) y los 96.1 a 114.4 mm (n=10) de los ejemplares reportados por Steadman (1980).

El tarsometatarso se asignó a *M. gallopavo* ya que tiene una mayor similitud en características con esta especie. Su longitud total y el grado de desarrollo del espolón sugieren que se trata de un individuo macho joven.

Phoenicopteriformes Howard, 1955

Phoenicopteridae Bonaparte, 1838

***Phoenicopterus* Linnaeus, 1758**

***Phoenicopterus* sp. cf. *P. ruber* Linnaeus, 1758**

Material. Un coracoides izquierdo (MPG-R-8394; Figura 30).



Figura 30. Coracoides izquierdo de *Phoenicopter* sp. cf. *P. ruber* (MPG-R-8394). Vista ventral (izquierda) y vista dorsal (derecha).

Descripción. El coracoides tiene una longitud total de ca. 53.8 mm, con el borde lateral del proceso esterno-coracoideo faltante. En vista ventral, la cabeza es grande y redondeada, el cuello es corto y robusto, el borde medial del ángulo interno distal termina en una punta aguda, y el proceso esterno-coracoideo es amplio y delgado. En vista dorsal, la faceta furcular está extendida dorso-ventralmente, la superficie coraco-humeral es amplia y ligeramente cóncava, la faceta glenoidea es amplia y en posición latero-dorsal, la faceta escapular es cóncava, profunda y con una forma redondeada, el procoracoides es grande, robusto y está extendido medialmente, la faceta esternal es larga, ancha y moderadamente profunda, extendiéndose a lo largo del margen posterior del elemento, y el labio interno es prominente. En vista medial, el canal trioseo es extenso y superficial.

Determinación. El coracoides tiene un tamaño y forma similar a *Phoenicopter ruber*. El fósil se asignó a Phoenicopteridae y a *Phoenicopter* con base en que el coracoides entero es neumático, el proceso esterno-coracoideo es amplio, delgado y está extendido medialmente, el

procoracoides es grande, robusto y está extendido medialmente, el cuello es corto y robusto, y la faceta esternal es larga, amplia y moderadamente profunda (Olsen 1979).

El fósil concuerda en forma general con los ejemplares osteológicos de *P. ruber* revisados. En tamaño, la longitud total del fósil de 53.8 mm es menor que la de los ejemplares actuales de 60.6 y 60.98 mm (n=2). Sin embargo, Corona-Martínez (2008) señala que *P. ruber* tiene una gran variación en tamaño, por lo que la menor longitud total del fósil podría caer dentro del rango de variación de la especie.

El fósil difiere de *P. copei*, una especie extinta del Pleistoceno tardío de Norteamérica, en su menor tamaño, ya que *P. copei* ha sido descrita como “el flamenco fósil más grande de Norteamérica” (Howard, 1969). Sin embargo, Corona-Martínez (2008) cuestionó la validez de *P. copei*, pues menciona que en la mayoría de sus elementos no hay características diagnósticas para separarla de *P. ruber*, y que las diferencias encontradas entre *P. ruber* y *P. copei* podrían deberse a la gran variabilidad que tienen los individuos actuales de *P. ruber*. Corona-Martínez (2003) sugiere que *P. ruber* y *P. copei* (de ser válida) posiblemente coexistieron en la Cuenca de México, pero la falta de una revisión taxonómica y comparativa propia del género dificulta asignar el material de *P. ruber* con certeza. El coracoides se asignó a cf. *P. ruber* siguiendo a Corona-Martínez (2003).

Podicipediformes Fürbringer, 1888

Podicipedidae Bonaparte, 1831

***Podilymbus* Lesson, 1831**

***Podilymbus podiceps* Linnaeus, 1758**

Material. Cuatro fémures izquierdos (MPG-R-10225, 10230, 10233, 10234), dos fémures derechos (MPG-R-10224, 10235), un tarsometatarso izquierdo (MPG-R-10241), un tarsometatarso derecho (MPG-R-10242) (Figura 31).



Figura 31. Material de *Podilymbus podiceps*. Fémur izquierdo (MPG-R-10230) en vista anterior (izquierda), y tarsometatarso izquierdo (MPG-R-10241) en vista anterior (derecha).

Descripción. Los fémures tienen una longitud total de 35.46, 38.12, 36.02, 37.98, 36.09 y 37.33 mm respectivamente. En vista anterior, el eje es recto y delgado, la cabeza está comprimida próximo-distalmente, dirigida medialmente y tiene un cuello poco desarrollado, y el trocánter está reducido y elevado proximalmente respecto a la cabeza. En el extremo distal, la línea anterior intermuscular se encuentra en el borde lateral del elemento, el cóndilo externo es mucho más grande que el cóndilo interno, el borde medial del cóndilo externo tiende a ser corto y recto,

en ocasiones redondeado, y el surco rotular es amplio y superficial. En vista posterior, el surco fibular es amplio y superficial. En vista lateral, el eje está fuertemente curvado de forma convexa.

Los tarsometatarsos tienen una longitud total de 35.59 y 35.63 mm respectivamente. En vista anterior, el eje es recto y se estrecha hacia su extremo distal, el cótilo interno está extendido, el surco metatarsal anterior es superficial, la tróclea para el dígito II está elevada proximalmente respecto a las demás y desviada posteriormente, las trócleas para los dígitos III y IV tienen aproximadamente la misma longitud, y la tróclea para el dígito III presenta una ligera depresión en su borde distal. En vista posterior, el borde postero-medial de la tróclea para el dígito II es ondulado, y la tróclea para el dígito IV presenta una protuberancia en su borde lateral. En vista lateral, el hipotarso y el cóndilo interarticular se encuentran aproximadamente al mismo nivel. En vista medial, el borde antero-lateral del eje está elevado respecto a su superficie anterior. En vista proximal, hay cuatro canales abiertos en el hipotarso. En vista distal, el borde postero-medial de la tróclea para el dígito II es redondeado.

Determinación. Los fémures tienen un tamaño y forma similar a *Podilymbus podiceps*. Los fósiles se asignaron a Podicipedidae con base en que el trocánter está reducido y elevado proximalmente respecto a la cabeza, el eje es recto, el surco rotular es amplio y superficial, y el surco fibular es amplio y superficial (Olsen, 1979). Los elementos concuerdan con *P. podiceps* en que, en vista lateral, hay un bulto en el extremo proximal que sobresale del borde posterior del fémur; en vista anterior, se aprecia una línea tenue en el extremo proximal que se extiende desde el borde medial hasta aproximadamente la mitad del ancho del eje, y la parte distal de la línea anterior intermuscular se encuentra en el borde lateral del elemento; y en vista medial, hay una línea distintiva que se dirige proximalmente desde el cóndilo interno hasta aproximadamente tres

cuartos de la longitud total del eje (Bocheński, 1994). Además, los fósiles coinciden en tamaño con esta especie, ya que la longitud total de 35.46-38.12 mm de los fósiles es similar a los 36.0-42.1 mm (n=4) de *P. podiceps* reportado por (Bocheński, 1994) y los 35.62 mm de un ejemplar osteológico de esta especie revisado.

Los tarsometatarsos tienen un tamaño y forma similar a *Podilymbus podiceps*. Los fósiles se asignaron a Podicipedidae con base en que el cótilo interno está extendido, las trócleas para los dígitos III y IV tienen aproximadamente la misma longitud, y la tróclea para el dígito II está mucho más elevada proximalmente que las otras trócleas y está dirigida posteriormente (Olsen, 1979). Los elementos concuerdan con *P. podiceps* en que, en vista anterior, el borde lateral del eje está mucho más elevado que la superficie anterior del eje, y hay una pequeña depresión en la superficie articular de la tróclea para el dígito III; en vista posterior, el borde postero-medial de la tróclea para el dígito II está ondulado, de tal manera que la tróclea termina en una punta estrecha y alargada, y hay una protuberancia que sobresale del borde lateral de la tróclea para el dígito IV; en vista lateral, el hipotarso y el cóndilo interarticular se encuentran aproximadamente al mismo nivel, la abertura del canal lateral del hipotarso es visible, en la transición entre el eje y el hipotarso hay dos líneas que no convergen, el inicio del borde distal del eje que rodea una depresión circular en el lado lateral de la tróclea para el dígito IV se distingue claramente, y el final del borde lateral de la tróclea para el dígito II se curva hacia el eje; en vista medial, hay una abertura entre el eje y el hipotarso; en vista proximal, hay cuatro canales abiertos en el hipotarso; y en vista distal, el borde postero-medial de la tróclea para el dígito II es redondeado (Bocheński, 1994). Los fósiles se asignaron a *P. podiceps* debido a estas características y a que coinciden en tamaño con esta especie, ya que la longitud total de 35.59 y 35.63 mm de los fósiles es similar a

los 36.7-44.1 mm (n=4) de *P. podiceps* reportado por (Bocheński, 1994) y los 35.46 mm de un ejemplar osteológico de esta especie revisado.

***Podiceps* Latham, 1787**

***Podiceps* sp. cf. *P. grisegena* Boddaert, 1783**

Material. Un coracoides derecho (MPG-R-10158), un carpometacarpo derecho (MPG-R-10270), un tarsometatarso izquierdo (MPG-R-8554) (Figura 32).



Figura 32. Material de *Podiceps* sp. cf. *P. grisegena*. De izquierda a derecha: coracoides derecho (MPG-R-10158) en vista dorsal, carpometacarpo derecho (MPG-R-10270) en vista ventral, y tarsometatarso izquierdo (MPG-R-8554) en vista anterior.

Descripción. El coracoides tiene una longitud total de *ca.* 41 mm, con el proceso esternocoracoideo faltante. En vista ventral, la cabeza es pequeña, estrecha y alargada antero-posteriormente, la tuberosidad braquial se proyecta ventralmente respecto al eje, el cuello es estrecho y casi recto, especialmente hacia su extremo anterior, y el ángulo interno distal es amplio y puntiagudo. En vista dorsal, la faceta furcular está reducida, el canal trioseo es extenso

y superficial, la faceta glenoidea es amplia y en posición lateral, la faceta escapular es pequeña, redondeada y ligeramente cóncava, no existe procoracoides, la faceta esternal es amplia y superficial, y el labio interno no está desarrollado. En vista antero-lateral, la superficie coraco-humeral es ligeramente cóncava.

El carpometacarpo tiene una longitud total de 41.31 mm, con el metacarpo III faltante. En vista dorsal, la tróclea carpal es redondeada, y las facetas de los dígitos II y III están poco desarrolladas y se extienden distalmente al mismo nivel. En vista ventral, el borde proximal de la tróclea carpal es redondeado, la fosa anterior carpal está excavada, la fosa interna ligamental es profunda, el proceso pisiforme es pequeño y redondeado, el proceso del metacarpo I es de forma rectangular próximo-distalmente, el accesorio del extensor se dirige proximalmente, el punto de la unión entre la tróclea carpal y el metacarpo III se curva suavemente, el metacarpo II es recto y delgado, y la sínfisis metacarpal distal está alargada próximo-distalmente.

El tarsometatarso tiene una longitud total de 62.51 mm. En vista anterior, el eje es recto y se estrecha hacia la mitad distal de su longitud, el cótilo interno está extendido, el surco metatarsal anterior es superficial, la tróclea para el dígito II está elevada proximalmente respecto a las demás y desviada posteriormente, las trócleas para los dígitos III y IV tienen aproximadamente la misma longitud, y la tróclea para el dígito III es redondeada en su borde distal. En vista posterior, el borde postero-medial de la tróclea para el dígito II tiene forma de cuña, la punta posterior de la tróclea para el dígito III alcanza el borde del foramen distal, y la tróclea para el dígito IV no presenta una protuberancia en su borde lateral. En vista lateral, el cóndilo interarticular se encuentra más extendido proximalmente que el hipotarso. En vista medial, el borde antero-lateral del eje está elevado respecto a su superficie anterior. En vista

proximal, hay tres canales abiertos en el hipotarso. En vista distal, el borde postero-medial de la tróclea para el dígito II es redondeado.

Determinación. El coracoides tiene un tamaño y forma similar a *Podiceps grisegena* y *P. cristatus*. El fósil se asignó a Podicipedidae con base en que el extremo anterior del coracoides es estrecho y casi recto, el extremo posterior del elemento es amplio y con forma triangular, la faceta esternal es prominente, la cabeza es pequeña y con una tuberosidad braquial sobresaliente, y carece de procoracoides (Olsen, 1979). El elemento difiere de *Podilymbus podiceps* (el único representante actual del *Podilymbus*) principalmente en su tamaño, ya que la longitud total de ca. 41 mm del fósil supera notablemente los 27.4-35.6 mm (n=4) de *P. podiceps* reportado por Bocheński (1994) y los 28.06 mm de un ejemplar osteológico de esta especie revisado. El fósil coincide con *P. grisegena* en que el cuello es redondeado justo por debajo del acrocoracoides (Bocheński, 1994). Sin embargo, esta condición también la puede tener *P. cristatus* (Bocheński, 1994), y no existen más características que permitan diferenciar a ambas especies (Bocheński, 1994). El coracoides se asignó a cf. *P. grisegena* ya que la distribución actual de esta especie incluye Norteamérica (Stout y Nuechterlein, 1999) mientras que *P. cristatus* es exclusivamente euroasiática (Avibase, 2003b).

El carpometacarpo tiene un tamaño y forma similar a *Podiceps grisegena* y *P. cristatus*. El fósil tiene el metacarpo III faltante, lo que impide asignarlo a Podicipedidae de acuerdo con Olsen (1979). Aquí se refiere el fósil a esta familia con base en su forma general similar a los ejemplares de *Podiceps* y *Podilymbus* revisados. El elemento difiere de *Podilymbus podiceps* principalmente en su tamaño, ya que la longitud total de 41.31 mm del fósil supera notablemente los 30.4-36.1 mm (n=4) de *P. podiceps* reportado por Bocheński (1994) y los 29.07 mm de un ejemplar osteológico de esta especie revisado. El elemento coincide con *P. grisegena* y *P.*

cristatus en que, en vista ventral, el borde proximal de la tróclea carpal es redondeado, y la fosa interna ligamental es profunda (Bocheński, 1994). El fósil coincide con *P. grisegena*, y difiere de *P. cristatus*, en que, en vista ventral, la unión entre la tróclea carpal y el metacarpo III se curva suavemente, mientras que en *P. cristatus* se produce un ángulo más pronunciado, y el proceso pisiforme es pequeño y redondeado, mientras que en *P. cristatus* es largo y protuberante (Bocheński, 1994). Por otra parte, el fósil concuerda con *P. cristatus*, y difiere de *P. grisegena*, en que, en vista lateral, el borde dorsal de la tróclea carpal es más o menos recto, mientras que en *P. grisegena* se curva pronunciadamente (Bocheński, 1994). El carpometacarpo se asignó a cf. *P. grisegena* ya que tiene una mayor similitud en características con esta especie; sin embargo, existe incertidumbre en su identificación debido a su semejanza en ciertas características con *P. cristatus*.

El tarsometatarso tiene un tamaño y forma similar a *Podiceps grisegena* y *P. cristatus*. El fósil presenta las características de Podicipedidae mencionadas anteriormente para *Podilymbus* (Olsen 1979). El elemento difiere de *Podilymbus podiceps* principalmente en su forma general más esbelta y su longitud total (de 62.51 mm) notablemente mayor que la de los ejemplares de *P. podiceps* reportados por Bocheński (1994) y el ejemplar osteológico de esta especie revisado. El elemento coincide con *P. grisegena* y *P. cristatus* en que, en vista anterior, el borde lateral del eje está elevado proximalmente respecto a la superficie anterior del eje, aunque no tanto como en otros podicipédidos (e.g. *Podilymbus*), y no hay una depresión en la superficie articular de la tróclea para el dígito III; en vista posterior, no existe una protuberancia que sobresale del borde lateral de la tróclea para el dígito IV; en vista lateral, el cóndilo interarticular se encuentra más extendido proximalmente que el hipotarso, la abertura del canal lateral del hipotarso no es visible, el inicio del borde distal del eje que rodea una depresión circular en el lado lateral de la

tróclea para el dígito IV se distingue claramente, y el final del borde lateral de la tróclea para el dígito II es aproximadamente paralelo respecto al eje; en vista medial, hay una abertura entre el eje y el hipotarso; y en vista proximal, hay tres canales abiertos en el hipotarso (Bocheński, 1994). El fósil coincide con *P. grisegena*, y difiere de *P. cristatus*, en que, en vista posterior, el borde postero-medial de la tróclea para el dígito II está inclinado, de tal manera que la tróclea termina en una cuña (en *P. cristatus* no es característico); en vista lateral, hay dos líneas que no se unen en la transición entre el eje y el hipotarso, mientras que en *P. cristatus* es una sola línea; y en vista distal, el borde postero-medial de la tróclea para el dígito II es redondeado, mientras que en *P. cristatus* es ondulado (Bocheński, 1994). Por otra parte, el fósil concuerda con *P. cristatus*, y difiere de *P. grisegena*, en que, en vista posterior, la punta posterior de la tróclea para el dígito III alcanza el borde del foramen distal, mientras que en la mayoría de las ocasiones *P. grisegena* no la alcanza (Bocheński, 1994). El tarsometatarso se asignó a cf. *P. grisegena* ya que tiene una mayor similitud en características con esta especie; sin embargo, existe incertidumbre en su identificación debido a su semejanza en ciertas características con *P. cristatus*.

***Aechmophorus occidentalis - clarkii* Lawrence, 1858**

Material. Tres coracoides izquierdos (MGP-R-10154, 10155, 10156), un coracoides derecho (MPG-R-10157), un húmero izquierdo (MPG-R-8697), un carpometacarpo izquierdo (MPG-R-10262), un carpometacarpo derecho (MPG-R-10268), ocho fémures derechos (MPG-R-8916, 10305, 10306, 10307, 10308, 10310, 10311, 10312), ocho fémures izquierdos (MPG-R-8204, 8205, 10313, 10314, 10315, 10316, 10317, 10318), ocho tarsometatarsos derechos (MPG-R-8537, 10277, 10278, 10279, 10280, 10281, 10282, 10283), cinco tarsometatarsos izquierdos (MPG-R-10274, 10275, 10276, 10284, 10285) (Figura 33).



Figura 33. Material de *Aechmophorus occidentalis-clarkii*. De izquierda a derecha: coracoides izquierdo (MPG-R-10155) en vista dorsal, húmero izquierdo (MPG-R-8697) en vista posterior, fémur derecho (MPG-R-10310) en vista anterior, y tarsometatarso derecho (MPG-R-8537) en vista anterior.

Descripción. Los coracoides tienen una longitud total de *ca.* 47.7, *ca.* 45.3, *ca.* 47 y *ca.* 46.5 mm respectivamente, con el proceso esterno-coracoideo faltante. En vista ventral la cabeza es grande, estrecha y alargada antero-posteriormente, la tuberosidad braquial se proyecta ventralmente respecto al eje, el cuello es estrecho y casi recto, especialmente hacia su extremo anterior, y el ángulo interno distal es amplio y puntiagudo. En vista dorsal, la faceta furcular está reducida, el canal trioseo es extenso y superficial, la faceta glenoidea es amplia y en posición lateral, la faceta escapular es redondeada y cóncava, no existe procoracoides, la faceta esternal es amplia y superficial, y el labio interno no está desarrollado. En vista antero-lateral, la superficie coraco-humeral es ligeramente cóncava.

El húmero tiene una longitud total de 118.53 mm. En vista anterior, la fosa del ligamento es superficial, la cresta deltoidea es larga y poco elevada proximalmente, el eje es largo y delgado, y la depresión braquial es prominente y superficial. En vista posterior, la cabeza está

ovalada medio-lateralmente, la fosa capital es amplia y se encuentra por debajo de la cabeza, la tuberosidad interna es prominente, la tuberosidad externa está ligeramente más elevada proximalmente que la tuberosidad interna, la fosa neumática es superficial y no presenta foramen neumático, el entepicóndilo no está proyectado distalmente respecto al ectepicóndilo, la fosa del olecranon es pequeña, y el ectepicóndilo es pequeño y redondeado.

Los carpometacarpos tienen una longitud total de 43.71 y 45.24 mm respectivamente, con el metacarpo III faltante. En vista dorsal, la tróclea carpal es redondeada, y las facetas de los dígitos II y III están poco desarrolladas y se extienden distalmente al mismo nivel. En vista ventral, el borde proximal de la tróclea carpal es redondeado, la fosa anterior carpal está excavada, la fosa interna ligamental es profunda, el proceso pisiforme es pequeño y redondeado, el proceso del metacarpo I es de forma rectangular próximo-distalmente, el accesorio del extensor se dirige proximalmente, el punto de la unión entre la tróclea carpal y el metacarpo III se curva suavemente, el metacarpo II es recto y delgado, y la sínfisis metacarpal distal está alargada próximo-distalmente.

Los fémures tienen una longitud total de *ca.* 47, *ca.* 46.6, *ca.* 41.3, *ca.* 46, 49.72, 44.18, *ca.* 44.7, 42.06, *ca.* 47.3, 45.02, *ca.* 48.4, *ca.* 43.4, *ca.* 42.3, 45.27, 46.31 y 43.81 mm respectivamente, con el trocánter en MPG-R-8916, 8204, 10313 y 10314, y el extremo distal parcialmente en MPG-R-8916, 10307, 10308, 10311, 8204, 8205, 10313, 10314, 10316 y 10318 y totalmente en MPG-R-10305 faltantes. En vista anterior, el eje es recto y robusto, la cabeza es gruesa, redonda, ligeramente comprimida próximo-distalmente y dirigida medialmente, el cuello es robusto, el trocánter está reducido y elevado proximalmente respecto a la cabeza, en el extremo distal la línea anterior intermuscular se encuentra en el lado lateral del elemento, el cóndilo externo es mucho más grande que el cóndilo interno, el borde medial del cóndilo externo

es redondeado y corto, y el surco rotular es amplio y superficial. En vista posterior, el surco fibular es amplio y superficial. En vista lateral, el eje está curvado de forma convexa.

De los tarsometatarsos, solo fue posible medir la longitud total de MPG-R-8537 de 75.52 mm, ya que el resto del material está roto y consiste únicamente en elementos distales del hueso. El ancho máximo del extremo distal de todos los fósiles es de 9.5, 8, *ca.* 9.6, 9.59, *ca.* 8.7, 8.81, 8.7, *ca.* 8.8, 9.83, 9.95, 8.6, 9.3 y 8.6 mm respectivamente. La tróclea para el dígito II en MPG-R-10278, 10283 y 10284, el borde postero-medial de la tróclea para el dígito II en MPG-R-10278, 10280, 10282 y 10284, y el borde postero-medial de la tróclea para el dígito II en MPG-R-10278, 10283 y 10284 están faltantes. En vista anterior, el eje es recto y se estrecha ligeramente hacia la mitad del elemento, el cótilo interno está extendido, el surco metatarsal anterior es superficial, la tróclea para el dígito II está elevada proximalmente respecto a las demás y desviada posteriormente, las trócleas para los dígitos III y IV tienen aproximadamente la misma longitud, y la tróclea para el dígito III es redondeada en su borde distal. En vista posterior, el borde postero-medial de la tróclea para el dígito II tiene forma de cuña, la punta posterior de la tróclea para el dígito III alcanza el borde del foramen distal, y la tróclea para el dígito IV no presenta una protuberancia en su borde lateral. En vista lateral, el cóndilo interarticular se encuentra más extendido proximalmente que el hipotarso. En vista medial, el borde antero-lateral del eje está elevado respecto a su superficie anterior. En vista proximal, hay tres canales abiertos en el hipotarso. En vista distal, el borde postero-medial de la tróclea para el dígito II es redondeado.

Determinación. Livezey y Storer (1992) y Corona-Martínez (2008) destacan que el criterio osteológico y métrico no es considerado suficiente para separar a *A. occidentalis* de *A. clarkii*, por lo que sugieren que los elementos identificados a cualquiera de estas dos especies se asigne

al complejo *A. occidentalis-clarkii*, mismo que se utilizó en esta tesis. Actualmente *A. occidentalis* y *A. clarki* se consideran dos especies diferentes, muy similares y con cierto grado de hibridación (Storer y Nuechterlein, 1992).

Los coracoides tienen un tamaño y forma similar a *Aechmophorus occidentalis - clarkii* y *Podiceps grisegena*. Los fósiles presentan las características de Podicipedidae mencionadas anteriormente para *Podiceps* cf. *grisegena* (Olsen 1979). Los elementos difieren de *Podilymbus podiceps* principalmente en su tamaño, ya que la longitud total de ca. 46.5-ca. 47.7 mm de los fósiles es notablemente mayor que la de los ejemplares de *P. podiceps* reportados por Bocheński (1994) y el ejemplar osteológico de esta especie revisado. Los elementos coinciden con *A. occidentalis-clarkii* en que el eje justo por debajo del acrocoracoides está redondeado (Bocheński, 1994). Aunque esta condición también la puede tener *P. grisegena*, fue posible asignar los fósiles a *A. occidentalis-clarki*, y diferenciarlos de *P. grisegena*, debido a su mayor tamaño, más próximo a los 46.7-51.1 mm (n=4) de los ejemplares de *A. occidentalis-clarki* reportados por Bocheński (1994).

El húmero tiene un tamaño y forma similar a *Aechmophorus occidentalis-clarkii* y *Podiceps grisegena*. El fósil se asignó a Podicipedidae con base en que la fosa capital se encuentra en la base distal de la cabeza, la fosa del ligamento es superficial, la tuberosidad externa está ligeramente más elevada proximalmente que la tuberosidad interna, la fosa del olecranon es pequeña, el ectepicóndilo es pequeño y redondeado, el entepicóndilo no está proyectado más distalmente que el ectepicóndilo, la depresión braquial es prominente, y la cresta deltoidea es larga y en posición inferior (Olsen, 1979). El elemento difiere de *Podilymbus podiceps* principalmente en su tamaño, ya que la longitud total de 118.53 mm del fósil supera notablemente los 67.8-80.9 mm (n=4) de *P. podiceps* reportado por Bocheński (1994) y los

64.74 mm de un ejemplar osteológico de esta especie revisado. El elemento coincide con *A. occidentalis-clarkii* y *Podiceps grisegena* en que, en vista posterior, la fosa neumática es superficial y abierta, con una transición gradual hacia la tuberosidad interna (Bocheński, 1994). Sin embargo, coincide con *A. occidentalis-clarkii*, y difiere de *P. grisegena*, en que, en vista medial, existe un surco alargado en el extremo distal que separa al entepicóndilo del proceso entepicondilar (Bocheński, 1994). Esta última característica permite diferenciar el húmero como perteneciente a *A. occidentalis-clarkii*. Además, la longitud total del fósil se aproxima mejor a los 117-125.3 mm (n=4) de los ejemplares de *A. occidentalis-clarkii* reportados por Bocheński (1994) y a los 115.18 mm de un ejemplar osteológico de esta especie revisado.

Los carpometacarpos tienen un tamaño y forma similar a *Aechmophorus occidentalis-clarkii*, *Podiceps grisegena* y *P. cristatus*. Los fósiles tienen el metacarpo III faltante, lo que impide asignarlos a Podicipedidae de acuerdo con Olsen (1979). Aquí se refiere a los fósiles a esta familia con base en su forma general similar a los ejemplares de *Aechmophorus*, *Podiceps* y *Podilymbus* revisados. Los elementos difieren de *Podilymbus podiceps* principalmente en su tamaño, ya que la longitud total de 43.71 y 45.24 mm de los fósiles es notablemente mayor que la de los ejemplares de *P. podiceps* reportados por Bocheński (1994) y el ejemplar osteológico de esta especie revisado. Los elementos coinciden con *A. occidentalis-clarkii*, *P. grisegena* y *P. cristatus* en que, en vista ventral, la fosa interna ligamental es profunda (Bocheński, 1994). Los fósiles coinciden con *A. occidentalis-clarkii* y *P. grisegena*, y difieren de *P. cristatus*, en que, en vista ventral, la unión entre la tróclea carpal y el metacarpo III se curva suavemente, mientras que *P. cristatus* tiene un ángulo más pronunciado, y el borde proximal de la tróclea carpal es redondeado, mientras que en *P. cristatus* no es característico; en vista lateral, el borde dorsal de la tróclea carpal se curva pronunciadamente, mientras que en *P. cristatus* es más o menos recto,

y el proceso pisiforme es pequeño y redondeado, mientras que en *P. cristatus* es largo y protuberante (Bocheński, 1994). Sin embargo, la forma del proceso pisiforme puede variar en *A. occidentalis* (Bocheński, 1994). Los carpometacarpos coinciden con *A. occidentalis-clarkii* y *P. grisegena* en la mayoría de las características descritas por Bocheński (1994). Si bien los carpometacarpos de estas dos especies son muy similares cualitativamente, fue posible asignar los fósiles al complejo *A. occidentalis-clarkii* debido a su mayor tamaño comparado con *P. grisegena* (Bocheński, 1994) y a su gran similitud con los ejemplares osteológicos de *A. occidentalis-clarkii* revisados en esta tesis.

Los fémures tienen un tamaño y forma similar a *Aechmophorus occidentalis-clarkii* y *Podiceps grisegena*. Los fósiles presentan las características de Podicipedidae mencionadas anteriormente para *Podylimbus* (Olsen 1979). Los elementos difieren de *Podilymbus podiceps* principalmente en su forma general más robusta y su longitud total (de ca. 41.3-49.72 mm) notablemente mayor que la de los ejemplares de *P. podiceps* reportados por Bocheński (1994) y el ejemplar osteológico de esta especie revisado. Los elementos coinciden con *A. occidentalis-clarkii* en que, en vista anterior, se aprecia una línea tenue en el extremo proximal que se extiende desde el borde medial hasta aproximadamente la mitad del ancho del eje, el borde medial del cóndilo externo es redondeado y corto, y la línea anterior intermuscular se encuentra en el lado lateral del eje en algunos elementos, mientras que en otros se encuentra más hacia el borde lateral del mismo; y en vista medial, hay una línea distintiva que se dirige proximalmente desde el cóndilo interno hasta aproximadamente la mitad de la longitud total del eje (Bocheński, 1994). Los fósiles coinciden con *A. occidentalis-clarkii*, y difieren de *P. grisegena*, en que, en vista lateral, se aprecia un bulto en el extremo proximal que sobresale del borde posterior, mientras que en *P. grisegena* no se aprecia dicho bulto (Bocheński, 1994). Cabe destacar que

MPG-R-10317 tiene un ancho mínimo del cuerpo femoral respecto a su longitud total de 14.0%, mayor que el resto de los fósiles (con un máximo de 13.7% y una media de 12.3%, n=15), aunque es posible que esta peculiaridad sea producto de una variación poblacional o sexual (Livezey y Storer, 1992), por lo que no se consideró de valor taxonómico.

Los tarsometatarsos tienen un tamaño y forma similar a *Aechmophorus occidentalis* y *A. clarkii*. Los fósiles presentan las características de Podicipedidae mencionadas anteriormente para *Podilymbus* (Olsen 1979). MPG-R-8537 difiere de *Podilymbus podiceps* principalmente en su forma general más esbelta y su longitud total (de 75.52 mm) notablemente mayor que la de los ejemplares de *P. podiceps* reportados por Bocheński (1994) y el ejemplar osteológico de esta especie revisado. El resto de los fósiles difieren de *P. podiceps* principalmente en su ancho máximo del extremo distal (de 8-9.95 mm) mayor comparado con los 6.0-7.0 mm (n=5) de los ejemplares de *P. podiceps* reportados por Bocheński (1994) y los 6.39 mm del ejemplar osteológico de esta especie revisado. Los elementos coinciden con *A. occidentalis* en que, en vista anterior, el borde lateral del eje está elevado proximalmente respecto a la superficie anterior del eje, aunque no tanto como en otros podicipédidos (e.g. *Podilymbus*), y no hay una depresión en la superficie articular de la tróclea para el dígito III; en vista posterior, el borde postero-medial de la tróclea para el dígito II está inclinado, de tal manera que la tróclea termina en una cuña, y no existe una protuberancia que sobresale del borde lateral de la tróclea para el dígito IV; en vista lateral, el cóndilo interarticular se encuentra más extendido proximalmente que el hipotarso, la abertura del canal lateral del hipotarso no es visible, hay dos líneas (que no se encuentran) en la transición entre el eje y el hipotarso, el inicio del borde distal del eje que rodea una depresión circular en el lado lateral de la tróclea para el dígito IV se distingue claramente, y el final del borde lateral de la tróclea para el dígito II es aproximadamente paralelo respecto al

eje; en vista medial, hay una abertura entre el eje y el hipotarso; en vista proximal, hay tres canales abiertos en el hipotarso; y en vista distal, el borde postero-medial de la tróclea para el dígito II es redondeado (Bocheński, 1994). Si bien todas estas características también las tiene *P. grisegena* (Bocheński, 1994), la longitud total y el ancho máximo distal relativamente mayor de los fósiles permitió asignarlos a *A. occidentalis-clarkii* y diferenciarlos de *P. grisegena* (Bocheński, 1994).

Gruiformes Bonaparte, 1854

Rallidae Vigors, 1825

***Rallus* Linnaeus, 1758**

***Rallus elegans* Audubon, 1834**

Material. Un húmero derecho (MPG-R-10160; Figura 34).



Figura 34. Húmero derecho de *Rallus elegans* (MPG-R-10160). Vista anterior (izquierda) y vista posterior (derecha).

Descripción. El húmero tiene una longitud total de 59.47 mm. En vista anterior, la fosa del ligamento es superficial, la cresta deltoidea está elevada y ligeramente inclinada respecto al eje, el eje es largo, delgado y curvado medialmente hacia sus extremos proximal y distal, y la depresión braquial es ovoide, un poco excavada y con su borde medial delgado. En vista posterior, la cabeza está alargada, ovalada medio-lateralmente e inclinada respecto al eje, la fosa capital es profunda, la tuberosidad interna se proyecta fuertemente hacia su borde posterior, la tuberosidad externa se encuentra al mismo nivel que la tuberosidad interna, la fosa neumática es ovoide y no presenta un foramen neumático, la cresta bicipital está muy poco desarrollada, el entepicóndilo se encuentra al mismo nivel que el cóndilo interno, y ambos están ligeramente más proyectados distalmente que el ectepicóndilo. En vista lateral, la cresta deltoidea está moderadamente desarrollada.

Determinación. El húmero tiene un tamaño y forma similar a *Rallus elegans* y *Gallinula galeata*. El fósil se asignó a Rallidae con base en que la fosa capital es profunda, no existe un foramen neumático por debajo de la tuberosidad interna, la fosa del ligamento es superficial, y la cresta deltoidea está elevada e inclinada respecto al eje (Olsen, 1979).

En esta tesis se observó que el fósil coincide con *R. elegans*, y difiere de *G. galeata*, en que, en vista posterior, el eje es relativamente más delgado, y el entepicóndilo está menos proyectado distalmente y casi al mismo nivel que el entepicóndilo y el cóndilo interno, mientras que en *G. galeata* el entepicóndilo está más proyectado distalmente y los cóndilos se encuentran de forma escalonada; en vista anterior, la depresión braquial es más amplia; y en vista lateral, la cresta deltoidea está menos desarrollada. Además, el elemento coincide con *R. elegans* en tamaño, ya que la longitud total de 59.47 mm del fósil se aproxima mejor a los 57.29 mm del ejemplar osteológico de *R. elegans* revisado (n=1) y es mayor que el máximo de 55.8 mm de los

ejemplares de *G. galeata* (n=4). El húmero se asignó a *R. elegans* debido a su similitud en características, tamaño y forma general con esta especie.

***Gallinula* Brisson, 1760**

***Gallinula galeata* Lichtenstein, 1818**

Material. Un coracoides derecho (MPG-R-10107), un húmero derecho (MPG-R-10161), un húmero izquierdo (MPG-R-10163), una ulna derecha (MPG-R-10198); dos carpometacarpos derechos (MPG-R-10264, 10266), un tibiotarso derecho (MPG-R-8448) (Figura 35).

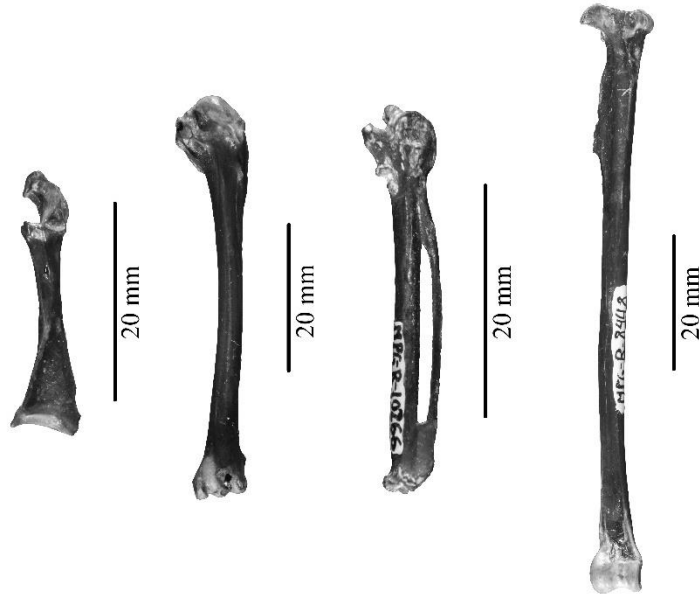


Figura 35. Material de *Gallinula galeata*. De izquierda a derecha: coracoides derecho (MPG-R-10107) en vista dorsal, húmero derecho (MPG-R-10161) en vista posterior, carpometacarpo derecho (MPG-R-10266) en vista ventral, y tibiotarso derecho (MPG-R-8448) en vista anterior.

Descripción. El coracoides tiene una longitud total de 26.6 mm, con el proceso esternocoracoideo faltante. En vista ventral, la cabeza es pequeña, redondeada y ligeramente alargada antero-posteriormente, la tuberosidad braquial tiene forma de gancho y está poco proyectada medialmente, el cuello es recto, moderadamente ancho y cilíndrico, y el ángulo interno distal

tiene su borde medial puntiagudo. En vista dorsal, la faceta furcular está alargada dorso-ventralmente, el canal trioseo es estrecho y superficial, la faceta glenoidea es ovoide y en posición latero-dorsal, la faceta escapular es redondeada y cóncava, el procoracoides es delgado y está muy bien desarrollado, la impresión esterno-coracoidea tiene forma cóncava y está fuertemente excavada, la faceta esternal es estrecha y está bien desarrollada a lo largo del margen posterior del elemento, y el labio interno es poco prominente. En vista antero-lateral, la superficie coraco-humeral es ovoide y ligeramente cóncava.

Los húmeros tienen una longitud total de 53.21 y 52.27 mm respectivamente, con la tuberosidad interna faltante en MPG-R-10163. En vista anterior, la fosa del ligamento es superficial, la cresta deltoidea está elevada y ligeramente inclinada respecto al eje, el eje es largo, delgado y curvado medialmente hacia sus extremos proximal y distal, y la depresión braquial es ovoide, un poco excavada y con su borde medial delgado. En vista posterior, la cabeza está alargada, ovalada medio-lateralmente e inclinada respecto al eje, la fosa capital es profunda, la tuberosidad interna se proyecta fuertemente hacia su borde posterior, la tuberosidad externa se encuentra al mismo nivel que la tuberosidad interna, la fosa neumática es ovoide y no presenta un foramen neumático, la cresta bicipital está muy poco desarrollada, el entepicóndilo está un poco más proyectado distalmente que el cóndilo interno, y a su vez el cóndilo interno está un poco más proyectado que el ectepicóndilo. En vista lateral, la cresta deltoidea está bien desarrollada.

La ulna tiene una longitud total de *ca.* 43.9 mm, con el olécranon faltante en su parte proximal. En vista dorsal, el eje está moderadamente curvado a lo largo de toda su longitud, las papilas están muy poco desarrolladas, el cóndilo externo es de forma redondeada y más grande que el cóndilo interno, y ambos cóndilos se encuentran igual de desarrollados distalmente. En

vista medial, el cótilo externo está proyectado dorsalmente y tiene forma de gancho, el cótilo interno es redondeado y sobresale de su borde medial, y el cóndilo interno está dirigido distoventralmente. En vista ventral, la depresión braquial es amplia y superficial, y el cóndilo interno presenta una muesca amplia y superficial y su punta medial está achatada.

Los carpometacarpos tienen una longitud total de 32.72 y 33.04 mm respectivamente, con el metacarpo III faltante en MPG-R-10264. En vista dorsal, la tróclea carpal es puntiaguda y de forma triangular, y las facetas de los dígitos II y III están poco desarrolladas y se extienden distalmente al mismo nivel. En vista ventral, la tróclea carpal es redondeada y su margen proximal está aplanado, la fosa anterior carpal está bien excavada, la fosa interna ligamental es profunda, el proceso pisiforme es grande y achatado, el proceso del metacarpo I es cuadrado y alargado, el accesorio del extensor se dirige proximalmente, el metacarpo II está arqueado, el metacarpo III es delgado y el espacio intermetacarpal es estrecho, y la sínfisis metacarpal distal es amplia.

El tibiotarso tiene una longitud total de *ca.* 86.9 mm, con la cresta cnemial interna y el puente supratendinal faltantes. En vista anterior, el eje es delgado y ligeramente curvado lateralmente, la cresta cnemial externa es robusta, bien desarrollada y está dirigida lateralmente, la cresta fibular está bien desarrollada, el surco del tendón es amplio y sus bordes lateral y medial son delgados, la fosa del tendón es profunda, el cóndilo externo es más grande que el cóndilo interno y se encuentra más extendido distalmente respecto al mismo, y el cóndilo interno está fuertemente dirigido medialmente. En vista lateral, el eje es recto y con una ligera curvatura hacia su extremo distal.

Determinación. Anteriormente, *G. galeata* se consideraba conespecífica de *G. chloropus*; sin embargo, ambas especies se separaron a partir de sus diferencias en la vocalización, la

morfología del escudo de su pico y evidencias en su ADN mitocondrial (Groenenberg *et al.*, 2008; Chesser *et al.*, 2011). Actualmente, *G. chloropus* se distribuye en Eurasia y África (Avibase, 2003a), mientras que *G. galeata* es exclusiva de América (Bannor y Kiviat, 2002). En esta tesis se siguió dicha propuesta para asignar los fósiles a *G. galeata*.

El coracoides tiene un tamaño y forma similar a *Gallinula galeata*, *Porphyrio martinicus* y *Rallus elegans*. El fósil se asignó a Rallidae con base en que el procoracoides es delgado y está fuertemente desarrollado, la impresión esterno-coracoidea es cóncava, y la faceta esternal es estrecha y está bien desarrollada a lo largo del margen posterior del elemento (Olsen, 1979). En esta tesis se observó que el fósil coincide con *Gallinula*, y difiere de *Porphyrio*, en que, en vista ventral, la cabeza está más proyectada medialmente, y el eje es más cilíndrico; y en vista dorsal, la punta del ángulo interno-distal está más pronunciada medialmente. De la misma manera, se observó que el elemento coincide con *Gallinula*, y difiere de *Rallus*, en que el coracoides es más robusto, el cuello es más ancho, el labio glenoideo es más amplio y está más extendido lateralmente, el procoracoides es más amplio y extendido medialmente, el proceso esterno-coracoideo es más amplio lateralmente, y la impresión esterno-coracoidea está más fuertemente excavada. El coracoides se asignó a *G. galeata* debido a su similitud en tamaño y forma general con los ejemplares osteológicos de esta especie revisados.

Los húmeros tienen un tamaño y forma similar a *Gallinula galeata* y *Rallus elegans*. Los fósiles presentan las características de Rallidae mencionadas anteriormente para *Rallus elegans* (Olsen 1979). Los fósiles coinciden con *G. galeata*, y difieren de *R. elegans* en que, en vista posterior, el eje es relativamente más grueso, y el entepicóndilo está más proyectado distalmente y los cóndilos se encuentran de forma escalonada; en vista anterior, la depresión braquial es menos amplia; y en vista lateral, la cresta deltoidea está más desarrollada. Además, la longitud

total de 53.21 y 52.27 mm de los fósiles se aproxima mejor a los 51.09-55.8 mm de los ejemplares de *G. galeata* revisados (n=4).

La ulna tiene un tamaño y forma similar a *Gallinula galeata* y *Rallus elegans*. El fósil se asignó a Rallidae con base en que el cótilo externo tiene forma de gancho, el cóndilo interno tiene una muesca amplia y superficial, ambos cóndilos se encuentran igual de desarrollados distalmente, y solo hay una línea de papilas pobremente desarrolladas (Olsen, 1979). En esta tesis se observó que el fósil coincide con *G. galeata*, y difiere de *R. elegans*, en que la ulna es proporcionalmente más robusta, y el cóndilo externo es relativamente más grande. También, se observó que *G. galeata* difiere de *R. elegans* en que el olecranon está más achatado y menos proyectado proximalmente, pero esta característica no se pudo apreciar en el fósil debido a su estado de preservación. La ulna se asignó a *G. galeata* debido a lo anterior y a su forma general más similar a esta especie.

Los carpometacarpos tienen un tamaño y forma similar a *Gallinula galeata* y *Rallus elegans*. Los fósiles se asignan a Rallidae con base en que el espacio intermetacarpal es estrecho, el metacarpo II está arqueado, y las facetas para los dígitos II y III se extienden distalmente al mismo nivel (Olsen, 1979). En esta tesis se observó que los elementos coinciden con *G. galeata*, y difieren de *R. elegans*, en que la sínfisis metacarpal distal está menos desarrollada, y el metacarpo III es más robusto en su punto de unión proximal con el metacarpo II. Los fósiles se asignaron a *G. galeata* debido a lo anterior y a que coinciden en tamaño y forma general con los ejemplares de esta especie revisados.

El tibiotarso tiene un tamaño y forma similar a *Gallinula galeata* y *Rallus elegans*. Los fósiles se asignaron a Rallidae con base en que las crestas cnemiales son robustas y bien desarrolladas (aunque la cresta cnemial interna está faltante en el fósil), y la cresta fibular está

bien desarrollada (Olsen, 1979). En esta tesis se observó que el fósil concuerda con *G. galeata*, y difiere de *R. elegans*, en que la cresta fibular es más larga, el surco del tendón es más amplio y sus bordes lateral y medial son más delgados, y el cóndilo interno y la prominencia interna del ligamento están más proyectados medialmente, lo que da una apariencia de “torsión” más pronunciada del extremo distal. El fósil se asignó a *G. galeata* debido a lo anterior y a que tiene una forma general más similar a los ejemplares de esta especie revisados.

***Fulica* Linnaeus, 1758**

***Fulica americana* Gmelin, 1789**

Material. Tres coracoides derechos (MPG-R-10104, 10105, 10108), dos húmeros izquierdos (MPG-R-8693, 10162), un húmero derecho (MPG-R-8906), tres ulnas izquierdas (MPG-R-8316, 10168, 10191), tres ulnas derechas (MPG-R-10166, 10187, 10202), cinco fémures derechos (MPG-R-8511, 8514, 8515, 8516, 8535), cinco fémures izquierdos (MPG-R-8513, 8517, 8518, 8519, 8530), un tibiotarso izquierdo (MPG-R-8442), un tibiotarso derecho (MPG-R-8444), cinco tarsometatarsos derechos (MPG-R-10236, 10237, 10239, 10245, 10246), cuatro tarsometatarsos izquierdos (MPG-R-10240, 10247, 10248, 10249) (Figura 36).



Figura 36. Material de *Fulica americana*. De izquierda a derecha: coracoides derecho (MPG-R-10104) en vista dorsal, húmero derecho (MPG-R-8906) en vista posterior, fémur derecho (MPG-R-8516) en vista anterior, y tarsometatarso derecho (MPG-R-10237) en vista anterior.

Descripción. Los coracoides tienen una longitud total de 32.66, 32.73 y 33.93 mm respectivamente, con el proceso esterno-coracoideo faltante. En vista ventral, la cabeza está alargada antero-posteriormente, la tuberosidad braquial tiene forma de gancho y está proyectada medialmente respecto al eje, el cuello es recto y moderadamente ancho, y el ángulo interno distal tiene su borde medial puntiagudo. En vista dorsal, la faceta furcular es amplia y alargada dorso-ventralmente, el canal trioseo es estrecho y superficial, la faceta glenoidea es ovoide y en posición latero-dorsal, la faceta escapular es redondeada y cóncava, el procoracoides es delgado y está bien desarrollado, la impresión esterno-coracoidea tiene forma cóncava y está fuertemente excavada, la faceta esternal es estrecha y está bien desarrollada a lo largo del margen posterior del elemento, y el labio interno es poco prominente. En vista medial, la faceta furcular está alargada dorso-ventralmente, y el canal trioseo es estrecho y superficial. En vista antero-lateral, la superficie coraco-humeral es ovoide y ligeramente cóncava.

Los húmeros tienen una longitud total de 70.37, 69.27 y 67.71 mm respectivamente, con la tuberosidad interna faltante en MPG-R-10162. En vista anterior, la fosa del ligamento es superficial, la cresta deltoidea está elevada e inclinada respecto al eje, el eje es largo, delgado y un poco curvado medialmente hacia sus extremos proximal y distal, y la depresión braquial es ovoide y superficial. En vista posterior, la cabeza está alargada, ovalada medio-lateralmente e inclinada respecto al eje, la fosa capital es profunda, la tuberosidad interna se proyecta fuertemente hacia su borde posterior, la tuberosidad externa se encuentra al mismo nivel que la tuberosidad interna, la fosa neumática es ovoide y no presenta un foramen neumático, la cresta bicipital está muy poco desarrollada, el entepicóndilo está un poco más proyectado distalmente, y el cóndilo interno y el ectepicóndilo se encuentran casi al mismo nivel. En vista lateral, la cresta deltoidea está bien desarrollada.

Las ulnas tienen una longitud total de *ca.* 66.8, 60.2, *ca.* 59, *ca.* 59, 64.6 y 59.97 mm respectivamente, con la parte distal faltante en MPG-R-8316. En vista dorsal, el olécranon está achatado y poco elevado proximalmente, el eje está ligeramente curvado a lo largo de toda su longitud, las papilas están muy poco desarrolladas, el cóndilo externo es de forma redondeada y más grande que el cóndilo interno, y ambos se encuentran igual de desarrollados distalmente. En vista medial, el cótilo externo está proyectado dorsalmente y tiene forma de gancho, el cótilo interno es redondeado y sobresale de su borde medial, y el cóndilo interno está dirigido distoventralmente. En vista ventral, la depresión braquial es amplia y superficial, y el cóndilo interno presenta una muesca amplia y superficial y su punta medial está achatada.

Los fémures tienen una longitud total de 53.98, *ca.* 56.2, *ca.* 51.3, *ca.* 57, 56.12, 54.96, 49.52, *ca.* 55.8, *ca.* 50 y *ca.* 55 mm respectivamente, con la cabeza en MPG-R-8513 y 8517, el trocánter en MPG-R-8511, 8513, 8514, 8515, 8518, 8519, 8530 y 8535, el cóndilo externo en

MPG-R-8530, y el cóndilo externo en MPG-R-8518 faltantes. En vista anterior, el eje es delgado y recto, la cabeza es redondeada y está dirigida medialmente, el cuello está alargado y su borde medial forma un ángulo conspicuo respecto al eje, el trocánter está poco elevado proximalmente, el cóndilo externo es más grande, robusto y está más proyectado distalmente que el cóndilo interno, ambos cóndilos divergen posteriormente, y el surco rotular es amplio y superficial. En vista posterior, la fosa poplítea es superficial, el cóndilo interno está dirigido postero-medialmente, la fosa intercondílea es amplia, y el cóndilo externo se dirige postero-lateralmente al igual que el cóndilo fibular. En vista lateral, el eje está curvado, y el puente trocánterico está poco desarrollado.

Los tibiotarsos tienen una longitud de *ca.* 98.6 y *ca.* 93 mm respectivamente, con la cresta cnemial externa, y la cresta cnemial interna y el surco intercondilar posterior en MPG-R-8444 faltantes. En vista anterior, el eje es recto, la cresta cnemial interna es robusta y está bien desarrollada, la cresta fibular está bien desarrollada, el puente supratendinal es ancho y se encuentra en un plano horizontal respecto al eje, la fosa del tendón es profunda, la prominencia externa del ligamento es conspicua, el cóndilo externo es más grande que el cóndilo interno y se encuentra más proyectado distalmente, y el surco intercondilar anterior es amplio y profundo. En vista posterior, el surco intercondilar posterior es amplio y superficial. En vista lateral, el eje es recto.

Los tarsometatarsos tienen una longitud total de 53.61, 55.44, 60.4, *ca.* 54.6, 59.62, 53.01, *ca.* 61.2, 54.31 y 57.75 mm, con el hipotarso faltante en MPG-R-10237 y 10245. En vista anterior, el eje es recto y está aplanado medio-lateralmente, el surco metatarsal anterior es superficial, la tróclea para el dígito II es la más pequeña y está desviada posteriormente, la tróclea para el dígito III es la más grande y es la que se encuentra más proyectada distalmente, y

la tróclea para el dígito IV es la segunda más grande. En vista posterior, el hipotarso presenta dos canales cerrados, los puentes calcáneos del hipotarso son prominentes, y el puente calcáneo interno es el más desarrollado y se encuentra aproximadamente en el punto medio del eje. En vista lateral, los surcos antero-lateral y antero-medial son poco prominentes.

Determinación. Los coracoides tienen un tamaño y forma similar a *Fulica americana*. Los fósiles presentan las características de Rallidae mencionadas anteriormente para *Gallinula galeata* (Olsen 1979). Los elementos coinciden con *F. americana* y difieren de otros rálidos similares (e.g. *G. galeata*, *Porphyrio martinicus* y *Rallus elegans*), en su mayor tamaño, pues los 32.66-33.93 mm de longitud total de los fósiles caen dentro del rango de los 31.05-34.61 mm de los ejemplares osteológicos de *F. americana* revisados (n=5) y superan los 27.68-29.32 mm (n=4) de *G. galeata*, los 25.82 y 27.38 mm (n=2) de *P. martinicus*, y los 28.72 mm (n=1) de *R. elegans*. Además, los coracoides tienen unas características y forma general similares a *F. americana*, lo que permite asignarlos a esta especie.

Los húmeros tienen un tamaño y forma similar a *Fulica americana*. Los fósiles se asignaron a Rallidae con base en que la fosa capital es profunda, no existe un foramen neumático por debajo de la tuberosidad interna, la fosa del ligamento es superficial, la depresión braquial es superficial, y la cresta deltoidea está elevada e inclinada respecto al eje (Olsen, 1979). Los elementos coinciden con *F. americana*, y difieren de *Gallinula* y *Rallus*, en que el entepicóndilo está más proyectado distalmente con el ectepicóndilo y el cóndilo interno casi al mismo nivel, mientras que en *Gallinula* están dispuestos de forma escalonada y en *Rallus* el entepicóndilo y el cóndilo interno se encuentran al mismo nivel. Además, en *F. americana* la depresión braquial es más superficial comparada con *Gallinula* y *Rallus*. Los fósiles se asignaron a *F. americana* debido a estas características y su tamaño más próximo a esta especie.

Las ulnas tienen un tamaño y forma similar a *Fulica americana*. Los fósiles se asignaron a Rallidae con base en que el olecranon está poco elevado proximalmente, el cótilo externo tiene forma de gancho, el cóndilo interno presenta una muesca amplia y superficial, ambos cóndilos se encuentran igual de desarrollados distalmente, y solo hay una línea de papilas pobremente desarrolladas (Olsen, 1979). Los elementos se refieren a *F. americana*, y diferencian de *Gallinula galeata*, principalmente por su mayor tamaño, ya que la longitud total de los fósiles de ca. 59-ca. 66.8 mm es similar a los 57.16-66.74 mm de los ejemplares osteológicos de *F. americana* revisados (n=5) y es notablemente mayor que los 44.2 y 44.59 mm de los ejemplares de *G. galeata* revisados (n=2) y los 47.87 del ejemplar de *Rallus elegans* disponible.

Los fémures tienen un tamaño y forma similar a *Fulica americana*, *Gallinula galeata* y *Rallus elegans*. Los fósiles se asignaron a Rallidae con base en que el trocánter es bajo, el cuello presenta un ángulo respecto al eje, el eje es recto y delgado, el surco rotular es superficial, y la fosa poplítea es superficial (Olsen, 1979). Los fémures de *F. americana*, *G. galeata* y *R. elegans* se traslapan en tamaño y tienen una forma general parecida. Sin embargo, en esta tesis se observó que los fósiles coinciden con *F. americana*, y difieren de *G. galeata*, en que el ancho distal es relativamente mayor, el trocánter está menos elevado respecto a la cabeza, el cuello y la cabeza son más robustos, en vista anterior, los bordes anteriores de los cóndilos interno y externo se mantienen casi paralelos en su punto de unión proximal con el eje (mientras que en *G. galeata* el espacio entre los bordes anteriores de los cóndilos se estrecha al aproximarse al eje), y en vista posterior, los cóndilos externo y fibular están más dirigidos lateralmente. Además, los fósiles concuerdan con *F. americana*, y difieren de *R. elegans*, en que el trocánter está menos elevado proximalmente y se encuentra menos extendido medialmente, la cabeza es más robusta, el eje es más recto (mientras que en *R. elegans* el extremo distal del eje tiene una curvatura medial un

poco más pronunciada), en vista anterior, los bordes anteriores de los cóndilos interno y externo son casi paralelos en su punto de unión proximal con el eje (mientras que en *R. elegans* y *G. galeata* el espacio se estrecha al aproximarse al eje), y en vista posterior, el puente del obturador es más superficial. Los elementos coinciden con *F. americana* en todas estas características, con excepción de aquellas no observables en los fósiles rotos.

Los tibiotarsos tienen un tamaño y forma similar a *Fulica americana*. Los fósiles se asignaron a Rallidae con base en que las crestas cnemiales son robustas y bien desarrolladas, la cresta fibular está bien desarrollada, y el puente supratendinal está bien desarrollado (Olsen, 1979). Los elementos coinciden con *F. americana*, y difieren de *Gallinula galeata*, principalmente en su mayor tamaño, ya que la longitud total de los fósiles de ca. 98.6 y ca. 93 mm cae dentro del rango de 89.71-106.18 mm de los ejemplares osteológicos de *F. americana* revisados (n=5) y es notablemente mayor que los 87.78 y 88.52 mm de los ejemplares de *G. galeata* revisados (n=2) y los 87.35 mm del ejemplar de *Rallus elegans* disponible.

Los tarsometatarsos tienen un tamaño y forma similar a *Fulica americana*, *Gallinula galeata* y *Rallus elegans*. Los fósiles se asignaron a Rallidae con base en que los puentes calcáneos son prominentes, el hipotarso tiene dos canales cerrados, el eje está aplanado, la tróclea para el dígito II es la más pequeña y está desviada posteriormente, y la tróclea para el dígito III es la más grande (Olsen, 1979). Los tarsometatarsos de *F. americana*, *G. galeata* y *R. elegans* son similares en tamaño y forma general. Sin embargo, en esta tesis se observó que los fósiles coinciden con *F. americana*, y difieren de *G. galeata*, en que, en vista anterior, las trócleas son más grandes, la tróclea para el dígito IV sobresale claramente respecto al margen lateral del eje (mientras que en *G. galeata* el margen lateral de la tróclea para el dígito IV es un poco más continuo respecto al borde lateral del eje), y el borde medial del extremo distal del eje

es continuo con el eje (mientras que en *G. galeata* es un poco más protuberante hasta llegar aproximadamente a la mitad del eje). Estas dos últimas características hacen que la mitad distal del eje de *G. galeata* tenga una apariencia un poco más robusta. Finalmente, los fósiles concuerdan con *F. americana*, y difieren de *G. galeata*, en que en vistas lateral o medial el puente calcáneo interno está menos desarrollado, y el ancho máximo del extremo proximal es relativamente mayor, con un máximo de 9.26 mm en los fósiles (n=9) similar al máximo de 8.98 mm de los ejemplares de *F. americana* revisados (n=5) y mayor que el máximo de ca. 7.7 mm en los ejemplares de *G. galeata* revisados (n=2). Los fósiles concuerdan con *F. americana*, y difieren de *R. elegans*, en que las trócleas para los dígitos II, III y IV son proporcionalmente más grandes, y el ancho máximo del extremo proximal es mayor comparado con los 7.7 mm del ejemplar de *R. elegans* disponible. Los elementos se asignaron a *F. americana* ya que coinciden con esta especie en todas sus características, con excepción de aquellas no observables en los fósiles rotos.

Charadriiformes Huxley 1867

Laridae Vigors, 1825

Larinae Bonaparte 1831

***Larus* Linnaeus, 1758**

***Larus* sp. cf. *L. argentatus* Pontoppidan, 1763**

Material. Un coracoides izquierdo (MPG-R-10109; Figura 37).

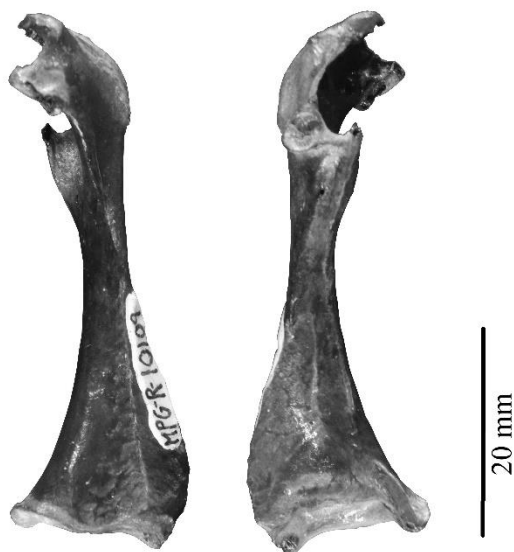


Figura 37. Coracoides izquierdo de *Larus* sp. cf. *L. argentatus* (MPG-R-10109). Vista ventral (izquierda) y vista dorsal (derecha).

Descripción. El coracoides tiene una longitud total de ca. 52.6 mm, con la cabeza, el extremo postero-medial de la tuberosidad braquial, el proceso esterno-coracoideo, la faceta furcular, y el extremo medial del procoracoides faltantes. En vista ventral, la tuberosidad braquial, aunque rota, se aprecia que sobresalía del borde medial del elemento, el cuello se estrecha notablemente hacia la mitad de su longitud total, y el ángulo interno distal tiene su borde medial ancho, puntiagudo y está fuertemente curvado dorsalmente. En vista dorsal, el canal trioseo es extenso, ancho y profundo, la faceta glenoidea es amplia y en posición lateral, la faceta escapular es redondeada, cóncava y profunda. El procoracoides, aunque roto, se aprecia que se curvaba hacia el interior del elemento, la impresión esterno-coracoidea es profunda, la faceta esternal es delgada, profunda y está desarrollada a lo largo del margen posterior del elemento formando una muesca bien definida, y el labio interno es poco prominente. En vista antero-lateral, la superficie coraco-humeral es amplia, cóncava y con forma ovoide.

Determinación. El coracoides tiene un tamaño y forma similar a *Larus argentatus*, *L. occidentalis* y *L. livens*. El fósil se asignó a Laridae y a *Larus* con base en que la tuberosidad braquial es sobresaliente, el procoracoides está recurvado, la impresión esterno-coracoidea es cóncava, y la faceta esternal es delgada, profunda y está desarrollada a lo largo del margen posterior del elemento formando una muesca bien definida (Olsen, 1979).

De las 21 especies actuales de *Larus* que se distribuyen en México (Howell y Webb, 1995; Corona-Martínez, 2008), el fósil se aproxima mejor en tamaño a *L. argentatus*, *L. occidentalis* y *L. livens*, pues sus 52.6 mm de longitud total se acercan a los *ca.* 50 mm de estas especies. En el plano osteológico, las especies de *Larus* son indistinguibles (Corona-Martínez, 2008), por lo que el fósil se asignó a cf. *L. argentatus* a partir de su distribución más amplia en Norteamérica comparada con *L. occidentalis* y *L. livens*, además de ser la única de estas especies cuyo hábitat incluye un ambiente lacustre (Howell y Webb, 1995). En la actualidad, *L. argentatus* y *L. delawarensis* son las únicas especies de *Larus* que residen en la cuenca de Chapala (Lake Chapala Birders, 2012), pero el fósil se puede diferenciar de *L. delawarensis* en su mayor tamaño, ya que su longitud total supera notablemente los *ca.* 40 mm de esta especie.

Gaviiformes Wetmore and Miller, 1926

Gaviidae Allen, 1897

***Gavia* Forster, 1788**

***Gavia immer* Brünnich, 1764**

Material. Un carpometacarpo izquierdo (MPG-R-8393; Figura 38).



Figura 38. Carpometacarpo izquierdo de *Gavia immer* (MPG-R-8393). Vista ventral (izquierda) y vista dorsal (derecha).

Descripción. El carpometacarpo consiste en la mitad proximal del elemento. Tiene un ancho del extremo proximal de 16.24 mm. En vista dorsal, la tróclea carpal es redondeada. En vista ventral, la tróclea carpal es redondeada y ligeramente aplanada proximalmente, la fosa anterior carpal es superficial, la fosa interna ligamental es profunda, el proceso pisiforme es ancho y poco protuberante, el proceso del metacarpo I está aplanado y alargado próximo-distalmente, el metacarpo II es grueso, el metacarpo III es delgado, y el espacio intermetacarpal es estrecho. En vista lateral, la fosa ulnar es profunda.

Determinación. El carpometacarpo tiene un tamaño y forma similar a *Gavia immer* y *G. adamsii*. El fósil se asignó a Gaviidae y a *Gavia* con base en que el proceso del metacarpo I está aplanado y extendido próximo-distalmente, el metacarpo III es delgado, y el espacio intermetacarpal es estrecho (Olsen, 1979).

Los colimbos actuales se pueden separar osteológicamente en dos grupos distintos: el conjunto de *G. immer* (Colimbo Común), *G. adamsii* (Colimbo Piquiamarillo), *G. pacifica*

(Colimbo del Pacífico) y *G. arctica* (Colimbo Ártico), que son más robustos, y *Gavia stellata* (Colimbo Gorjirrojo), que es más grácil (Chandler, 1990; Corona-Martínez, 2008). El carpometacarpo coincide con *G. immer* en su ancho del extremo proximal, ya que los 16.24 mm del fósil caen dentro del rango de 15.0-19.9 mm de esta especie (Olson y Rasmussen, 2001). El elemento difiere de *G. pacifica* y *G. stellata* en su mayor ancho proximal, ya que el fósil supera los 12.3-15.2 mm de *G. pacifica* y los 10.2-13.3 mm de *G. stellata* (Chandler, 1990; Olson y Rasmussen, 2001). Si bien no se obtuvieron datos de las medidas del resto de las especies, la única comparable en tamaño con *G. immer* es *G. adamsii* (Olson y Rasmussen, 2001), ya que estos son los integrantes actuales más grandes dentro del género. Mientras que *G. adamsii* tiene muy pocos registros actuales en México (Baja California) y se le considera una especie vagante (Howell y Webb, 1995), *G. immer* es mucho más común, alcanzando una distribución hasta el centro de México y adentrándose a cuerpos de agua continentales (Howell y Webb, 1995; Corona-Martínez, 2008). El fósil se asignó a *G. immer* debido a su similitud en tamaño, características y forma general comparado con lo reportado por Olsen (1979), Chandler (1990) y Olson y Rasmussen (2001), aunado a su amplia distribución actual en Norteamérica (Howell y Webb, 1995; McIntyre y Barr, 2010).

Ciconiiformes Bonaparte, 1854

Ciconiidae Sundevall, 1836

***Mycteria* Linnaeus, 1758**

***Mycteria americana* Linnaeus, 1758**

Material. Un coracoides derecho (MPG-R-8187; Figura 39).



Figura 39. Coracoides derecho de *Mycteria americana* (MPG-R-8187). Vista ventral (izquierda) y vista dorsal (derecha).

Descripción. El coracoides tiene una longitud total de *ca.* 80 mm, con el borde antero-ventral de la cabeza, el proceso esterno-coracoideo, y el procoracoides faltantes. En vista ventral, la cabeza es redondeada, alargada y ligeramente comprimida medio-lateralmente, la tuberosidad braquial está poco desarrollada, el cuello es largo y robusto, y el ángulo interno distal tiene su borde medial puntiagudo. En vista medial, la faceta furcular es delgada, tiene una superficie articular reducida y está extendida a lo largo del borde medial del elemento, la muesca braquial presenta numerosos forámenes por debajo, y el canal trioseo es amplio y superficial. En vista dorsal, la superficie coraco-humeral es superficial y se ensancha progresivamente hasta alcanzar el accesorio del bicipital, la faceta glenoidea es amplia y está dirigida latero-dorsalmente, la faceta escapular es redondeada, cóncava y profunda, la faceta esternal está moderadamente desarrollada, y el labio interno es prominente.

Determinación. El coracoides tiene un tamaño y forma similar a *Mycteria americana*. El fósil se asignó a Ciconiidae y *Mycteria americana* con base en que la faceta esternal está

moderadamente desarrollada y en su tamaño, ya que los *ca.* 80 mm de longitud total del fósil concuerdan con los *ca.* 80.8 mm de esta especie (Olsen, 1979). No fue posible comparar el resto de las características mencionadas por Olsen (1979) para *M. americana* debido al mal estado de preservación del fósil. El coracoides difiere de la especie extinta *Mycteria wetmorei*, registrada en distintas localidades del Pleistoceno tardío como Rancho La Brea (Howard, 1935b), la laguna de San Marcos (Howard, 1969) y la Laguna de la Media Luna (Corona-Martínez, 2008), en su menor tamaño y proporciones, comparable únicamente con *M. americana* (Corona-Martínez, 2008).

Suliformes Reichenbach, 1849

Phalacrocoracidae Reichenbach, 1850

***Phalacrocorax* Brisson, 1760**

***Phalacrocorax auritus* Lesson, 1831**

Material. Un coracoides derecho (MPG-R-8179), un coracoide izquierdo (MPG-R-8294), un carpometacarpo derecho (MPG-R-8355), dos fémures derechos (MPG-R-8298, 8302), un fémur izquierdo (MPG-R-8299), un tibiotarso derecho (MPG-R-8192), un tibiotarso izquierdo (MPG-R-8424), un tarsometatarso izquierdo (MPG-R-8190), un tarsometatarso derecho (MPG-R-8311) (Figura 40).



Figura 40. Material de *Phalacrocorax auritus*. De izquierda a derecha: coracoides derecho (MPG-R-8179) en vista dorsal, carpometacarpo derecho (MPG-R-8355) en vista ventral, fémur derecho (MPG-R-8298) en vista anterior, y tarsometatarso izquierdo (MPG-R-8190) en vista anterior.

Descripción. De los coracoides, MPG-R-8179 tiene una longitud total de *ca.* 68.4 mm, mientras que MPG-R-8294 está roto en su mitad distal y tiene una longitud total estimada de 66 mm. El proceso esterno-coracoideo está faltante. En vista ventral, la cabeza es grande y alargada antero-posteriormente, la tuberosidad braquial está alargada y se encuentra en margen con la cabeza, el cuello es largo y delgado, el ángulo interno distal tiene su borde medial recto, y la faceta esternal está bien definida. En vista dorsal, la faceta furcular tiene su borde medial ligeramente redondeado, se dirige proximalmente junto con la cabeza y no presenta una hendidura en su borde posterior, el canal trioseo es amplio y superficial, la faceta glenoidea es larga y en posición latero-dorsal, la faceta escapular es superficial, el procoracoides no está extendido, la faceta esternal es profunda y tiene una forma rectangular a lo largo del margen posterior del elemento (apreciable también en vista ventral), y el labio interno es prominente. En vista antero-lateral, la superficie coraco-humeral es alargada y ligeramente cóncava.

El carpometacarpo tiene una longitud total de 66.16 mm, con el metacarpo III faltante excepto en sus extremos proximal y distal. En vista dorsal, la tróclea carpal termina proximalmente en una punta ligeramente redondeada, y la faceta del dígito III se proyecta distalmente un poco más que la faceta del dígito II. En vista ventral, la tróclea carpal es redondeada y su borde ventral está notablemente menos elevado que su borde dorsal, la fosa anterior carpal está bien excavada, la fosa interna ligamental es profunda, el proceso pisiforme está bien desarrollado, el proceso del metacarpo I es cuadrado, achatado y se dirige próximo-ventralmente, los metacarpos II y III convergen proximalmente, el metacarpo II es recto y comprimido medio-lateralmente, y la sínfisis metacarpal distal es pequeña.

De los fémures, MPG-R-8298 y 8299 tienen una longitud total de *ca.* 53.9 y 54.08 mm y un ancho máximo del extremo proximal de *ca.* 16.6 y *ca.* 16.2 mm respectivamente. No fue posible medir la longitud total de MPG-R-8302 debido a que está roto en su epífisis distal, aunque el ancho máximo de su extremo proximal es de *ca.* 15.7 mm. En vista anterior, el eje es recto y robusto, la cabeza está dirigida medialmente y es redondeada y alargada, el cuello está bien desarrollado y su borde proximal se encuentra ligeramente más elevado proximalmente que el trocánter, el cual está casi ausente, el cóndilo externo es ligeramente más grande que el cóndilo interno y está más proyectado distalmente respecto al mismo, los bordes lateral y medial de ambos cóndilos divergen posteriormente, y el surco rotular es amplio y superficial. En vista posterior, la fosa poplítea es superficial y arrugada, el cóndilo interno está ligeramente dirigido postero-medialmente, la fosa intercondílea es profunda, los cóndilos externo y fibular están ligeramente dirigidos postero-lateralmente, y el surco fibular entre ambos es amplio. En vista lateral, el eje está curvado de forma convexa.

De los tibiotarsos, MPG-R-8192 está roto en su extremo proximal y no fue posible medir su longitud, pero tiene una profundidad del extremo distal de 9.91 mm, mientras que MPG-R-8424 tiene una longitud total de *ca.* 100.5 mm y una profundidad del extremo distal de 9.58 mm. La cresta cnemial interna tiene su extremo proximal faltante. En vista anterior, el eje es recto y robusto, la cresta cnemial externa es prominente y está dirigida antero-lateralmente, la cresta fibular es amplia y bien desarrollada, el surco del tendón es corto y superficial, el puente supratendinal está bien desarrollado y en posición oblicua, la fosa del tendón es profunda, y el cóndilo externo es ligeramente más grande que el cóndilo interno y está más proyectado distalmente respecto al mismo. En vista lateral, el eje está aplanado.

Los tarsometatarsos tienen una longitud total de *ca.* 59.5 y 61.4 mm respectivamente. En vista anterior, el eje es robusto y se curva medialmente hacia su extremo distal, el surco metatarsal anterior es profundo especialmente hacía su límite proximal, la tróclea para el dígito II es la más pequeña, tiene un ala en su borde medial y se desvía hacia el interior del elemento, la tróclea para el dígito III es la más grande de las tres, y la tróclea para el dígito IV es la segunda más grande y se extiende distalmente al mismo nivel que la tróclea para el dígito II. En vista posterior, el hipotarso tiene un solo canal cerrado y dos surcos, el puente calcáneo interno es prominente, y el foramen distal tiende a ser oblicuo. En vista medial, el puente antero-lateral es más prominente que el puente antero-medial.

Determinación. Los coracoides tienen un tamaño y forma similar a *Phalacrocorax auritus*. Los fósiles se asignaron a Phalacrocoracidae y a *Phalacrocorax* con base en que el procoracoides no está extendido, la cabeza está elevada proximalmente, el cuello es largo y delgado, y la faceta esternal es profunda (Olsen, 1979). Los fósiles concuerdan en tamaño, forma general y proporciones con los ejemplares de *P. auritus* revisados, ya que la longitud total de *ca.* 68.4 y 66

mm de los fósiles concuerda con los 66.43 y 69.9 mm (n=2) de esta especie. Se descarta que los coracoides pertenezcan a *P. brasilianus* debido a su mayor tamaño, el cual es de 52.86 a 58.45 mm en los ejemplares de esta especie revisados (n=5). Asimismo, los fósiles difieren de *P. goletensis*, una especie extinta del Plioceno tardío-Pleistoceno temprano de la cuenca de Chapala descrito a partir de un extremo distal de húmero (Álvarez, 1977; Corona-Martínez, 2008), en su mayor tamaño, ya que *P. goletensis* se ha descrito como una especie significativamente menor en tamaño que *P. brasilianus* (Álvarez, 1977; Corona-Martínez, 2008), y por lo tanto se espera que el coracoides de *P. goletensis* sea significativamente menor en tamaño que el fósil aquí descrito y que *P. auritus* (Álvarez, 1977; Corona-Martínez, 2008). Los fósiles difieren de *P. chapalensis*, otro falacrocorácido fósil de la cuenca de Chapala descrito a partir de un extremo proximal de tarsometatarso, en su menor tamaño comparado con esta especie, pues Álvarez (1977) describe a *P. chapalensis* como una especie “más grande que cualquier cormorán vivo, comparable únicamente en tamaño con *P. carbo*”, por lo que se espera que el coracoides de *P. chapalensis* sea mucho más grande que el fósil aquí descrito.

El carpometacarpo tiene un tamaño y forma similar a *Phalacrocorax auritus*. El fósil se asignó a Phalacrocoracidae y a *Phalacrocorax* con base en que los metacarpos II y III convergen proximalmente, el proceso del metacarpo I está curvado ventralmente, y la faceta para el dígito II está ligeramente más proyectada distalmente que la faceta para el dígito III (Olsen, 1979). El fósil se asignó a *P. auritus* ya que concuerda en tamaño y forma general con los ejemplares de esta especie revisados, donde la longitud total de 66.16 mm del fósil coincide con los 67.79 y 71.62 mm (n=2) de esta especie. El fósil difiere de *P. brasilianus* en su tamaño significativamente mayor, superando los 51.54-57.58 mm (n=5) de longitud total de *P.*

brasilianus. Se espera que el carpometacarpo fósil sea mayor en tamaño que *P. goletensis* y menor que *P. chapalensis*.

Los fémures tienen un tamaño y forma similar a *Phalacrocorax auritus*. Los fósiles se asignaron a Phalacrocoracidae y a *Phalacrocorax* con base en que la cabeza está ligeramente más elevada que un trocánter casi ausente, el surco rotular es amplio y superficial, y la fosa poplítea es superficial y arrugada (Olsen, 1979). Los fósiles se asignaron a *P. auritus* ya que concuerdan en tamaño y forma general con los ejemplares de esta especie revisados, donde la longitud total de *ca.* 53.9 y 54.08 mm de los fósiles coincide con los 54.44 y 56.8 mm (n=2) de esta especie, mientras que el ancho máximo del extremo proximal de *ca.* 15.7 mm de MPG-R-8302 es similar a los 16.27 y 16.73 mm (n=2) de la especie. Los fósiles se diferenciaron de *P. brasilianus* ya que superan la longitud total de 43.4 a 47.39 mm y el ancho máximo del extremo proximal de 12 a 13.15 mm de los ejemplares de *P. brasilianus* revisados (n=5). Se espera que los fémures fósiles sean mayores en tamaño que *P. goletensis* y menores que *P. chapalensis*.

Los tibiotarsos tienen un tamaño y forma similar a *Phalacrocorax auritus*. Los fósiles se asignaron a Phalacrocoracidae y a *Phalacrocorax* con base en que las crestas cnemiales son prominentes, la cresta fibular es amplia y bien definida, el eje está aplanado, el surco del tendón es corto y superficial, y el puente supratendinal está bien definido y en posición oblicua (Olsen, 1979). Los fósiles se asignaron a *P. auritus* ya que concuerdan en tamaño y forma general con los ejemplares de esta especie revisados, donde la longitud total de *ca.* 100.5 mm de MPG-R-8424 coincide con los 101.03 y 113.47 mm (n=2) de esta especie, mientras que la profundidad del extremo distal de 9.91 y 9.58 mm de los fósiles es similar a los 10.16 y 10.87 mm (n=2) de la especie. MPG-R-8424 se diferenció de *P. brasilianus* ya que su longitud total supera los 76.15 a 82.77 mm de los ejemplares de esta especie revisados (n=5), mientras que MPG-R-8192 difiere

de *P. brasilianus* en su mayor profundidad del extremo distal, la cual supera los 8.04 a 8.62 mm (n=5) de la especie. Se espera que los tibiotarsos fósiles sean mayores en tamaño que *P. goletensis* y menores que *P. chapalensis*.

Los tarsometatarsos tienen un tamaño y forma similar a *Phalacrocorax auritus*. Los fósiles se asignaron a Phalacrocoracidae y a *Phalacrocorax* con base en que el puente calcáneo interno es prominente, el hipotarso tiene un solo canal cerrado y dos surcos, la tróclea para el dígito II está desviada hacia el interior del elemento, la tróclea para el dígito III es la más grande, y el eje se curva medialmente (Olsen, 1979). Los fósiles se asignaron a *P. auritus* ya que concuerdan en tamaño y forma general con los ejemplares de esta especie revisados, donde la longitud total de ca. 59.5 y 61.4 mm de los fósiles coincide con los 60.82 y 66.18 mm (n=2) de esta especie. Los fósiles difieren de *P. brasilianus* en su mayor tamaño, ya que su longitud total supera los 44.63 a 50.01 mm de los ejemplares de esta especie revisados (n=5). Los fósiles difieren de *P. chapalensis* en su menor ancho del extremo proximal, pues el ancho proximal de ca. 12.8 mm en MPG-R-8190 y de 12.9 mm en MPG-R-8311 es significativamente menor que los 15.6 mm del holotipo de *P. chapalensis* (Álvarez, 1977). Se espera que los tarsometatarsos fósiles sean mayores en tamaño que *P. goletensis*.

Anhingidae Ridgway, 1887

***Anhinga* Brisson, 1760**

***Anhinga anhinga* Linnaeus, 1766**

Material. Un tarsometatarso izquierdo (MPG-R-10251; Figura 41).



Figura 41. Tarsometatarso izquierdo de *Anhinga anhinga* (MPG-R-10251). Vista anterior (izquierda) y vista posterior (derecha).

Descripción. El tarsometatarso consiste en la porción distal del hueso, con un ancho máximo del extremo distal de 14.06 mm. El ala está faltante. En vista anterior, el extremo distal del eje se curva fuertemente hacia su borde medial, las trócleas están escalonadas, la tróclea para el dígito II es aproximadamente del mismo tamaño que la tróclea para el dígito IV y es la más extendida distalmente, la tróclea para el dígito III es la más grande de las tres, y la tróclea para el dígito IV es la más elevada proximalmente.

Determinación. El tarsometatarso tiene un tamaño y forma similar a *Anhinga anhinga*. El fósil se asignó a Anhingidae y *Anhinga* con base en que las trócleas están escalonadas, la tróclea para el dígito II es la más larga, y el eje se curva fuertemente hacia su borde medial (Olsen, 1979). El elemento coincide con *A. anhinga* en su ancho máximo distal (sin el ala) de 14.06 mm comparado con los 12.5-14.4 mm reportados por Campbell (1966) para esta especie. El único registro de *A. anhinga* para el Pleistoceno de México es en la cantera de Jocotepec de la cuenca de Chapala (Álvarez, 1977; Corona-Martínez, 2008). Álvarez (1977) menciona que el mal estado

de preservación de los fósiles dificulta una caracterización precisa, por lo que los identificó a *A. anhinga* comparando sus proporciones con la especie. El fósil se asignó a *A. anhinga* ya que su tamaño, características y forma general son similares a lo reportado para la especie.

Pelecaniformes Sharpe, 1891

Ardeidae Vigors, 1825

Nyctanassa Stejneger, 1887

***Nyctanassa violacea* Linnaeus, 1758**

Material. Una ulna derecha (MPG-R-10196; Figura 42).



Figura 42. Ulna derecha de *Nyctanassa violacea* (MPG-R-10196). Vista dorsal (izquierda) y vista ventral (derecha).

Descripción. La ulna tiene una longitud total de 119.14 mm. En vista dorsal, el olécranon está extendido proximalmente, el eje es prácticamente recto a lo largo de toda su extensión y tiene una ligera curvatura hacia la mitad proximal del elemento, hay una hilera de papilas moderadamente desarrolladas, y el cóndilo externo tiene forma de media luna y está más

desarrollado que el cóndilo interno. En vista medial, el cótilo externo está fuertemente desarrollado y su borde dorsal es delgado, y el cótilo interno es delgado en su borde ventral. En vista ventral, la depresión braquial está bien excavada, y el cóndilo interno está dividido por un surco y su punta medial está achatada.

Determinación. La ulna tiene un tamaño y forma similar a *Nyctanassa violacea*, *Botaurus lentiginosus* y *B. pinnatus*. El fósil se asignó a Pelecaniformes con base en que el olécranon está extendido, el cótilo externo está fuertemente desarrollado, y el cóndilo interno está dividido por un surco (Olsen, 1979). El fósil coincide con *N. violacea* y *B. pinnatus* en su tamaño, ya que su longitud total de 119.14 mm concuerda con los 117.9 y 129.65 mm de los ejemplares de *N. violacea* (n=2) y los 120.69 mm del ejemplar de *B. pinnatus* revisados en esta tesis. El elemento difiere de *B. lentiginosus* en su tamaño, ya que su longitud total supera notablemente los 114.52 y 115.65 mm de los ejemplares de *B. lentiginosus* revisados (n=2). No se encontraron diferencias osteológicas entre *N. violacea* y *B. pinnatus*, pero el fósil se asignó a *N. violacea* debido a su mayor similitud en forma general con los ejemplares esta especie revisados, además de que esta especie tiene una amplia distribución actual que incluye las cuencas Chapala-Zacoalco, mientras que *B. pinnatus* está restringida al sureste de México (Howell y Webb, 1995).

Threskiornithidae Richmond, 1917

***Eudocimus* Wagler, 1832**

***Eudocimus albus* Linnaeus, 1758**

Material. Un carpometacarpo izquierdo (MPG-R-10263; Figura 43).



Figura 43. Carpometacarpo izquierdo de *Eudocimus albus* (MPG-R-10263). Vista ventral (izquierda) y vista dorsal (derecha).

Descripción. El carpometacarpo tiene una longitud total de 57.77 mm, con el proceso pisiforme y el metacarpo III excepto en sus extremos proximal y distal faltantes. En vista dorsal, la tróclea carpal es puntiaguda, y las facetas de los dígitos II y III se extienden distalmente al mismo nivel. En vista ventral, la tróclea carpal es redondeada y superficial, la fosa anterior carpal está excavada, la fosa interna ligamental es superficial, el proceso del metacarpo I es achatado, redondeado y se dirige proximalmente, la unión de los metacarpos II y III está ampliamente separada del borde distal del proceso alular, por lo que se forma un cuello bien definido, el metacarpo II es recto y delgado, y la sínfisis metacarpal distal es amplia.

Determinación. El carpometacarpo tiene un tamaño y forma similar a *Eudocimus albus* y *Nyctanassa violacea*. El fósil se asignó a Threskiornithidae y a *Eudocimus* con base en que el proceso del metacarpo I es achatado y redondeado, la tróclea es superficial, y las facetas de los dígitos II y III se proyectan distalmente al mismo nivel (Olsen, 1979). Además, en esta tesis se observó que el ejemplar coincide con *E. albus*, y difiere de *N. violacea*, en que el proceso del

metacarpo I es más amplio próximo-distalmente y el accesorio del extensor está más redondeado, el área proximal que comprende la unión de los metacarpos II y III es relativamente más ancha, la sínfisis metacarpal distal es más amplia próximo-distalmente, la tuberosidad del metacarpo II está más extendida medialmente, la superficie distal de las facetas de los dígitos II y III está más inclinada diagonalmente con respecto al eje vertical del elemento, y, en general, el hueso es más robusto. El fósil se asignó a *E. albus* debido a su similitud en tamaño, características y forma general con los ejemplares de esta especie revisados.

***Plegadis* Kaup, 1829**

***Plegadis chihi* Vieillot, 1817**

Material. Un coracoides derecho (MPG-R-10106; Figura 44).



Figura 44. Coracoides derecho de *Plegadis chihi* (MPG-R-10106). Vista ventral (izquierda) y vista dorsal (derecha).

Descripción. El coracoides tiene una longitud total de *ca.* 31.6 mm, con el extremo anterior de la cabeza, la tuberosidad braquial, el extremo medial del ángulo interno distal, el proceso esterno-

coracoideo, y el extremo medial del procoracoides faltantes. En vista ventral, la cabeza, aunque rota en su extremo anterior, se aprecia que es redondeada y alargada antero-posteriormente, y el cuello es corto y robusto. En vista dorsal, la faceta furcular está hinchada en su borde medial, el canal trioseo es extenso y superficial, la faceta glenoidea es larga, ovoide, en posición latero-dorsal y se conecta con la faceta escapular, la faceta escapular es redondeada y superficial, el procoracoides es amplio y delgado, la faceta esternal es cóncava y está ensanchada a lo largo del margen posterior del elemento, y el labio interno es poco prominente. En vista antero-lateral, la superficie coraco-humeral es ancha y ligeramente cóncava.

Determinación. El coracoides tiene un tamaño y forma similar a *Plegadis chihi* y *P. falcinellus*. El fósil se asignó a Threskiornithidae con base en que el cuello es corto y robusto, y la faceta esternal es cóncava y ancha a lo largo del margen posterior del elemento (Olsen, 1979). El fósil tiene una gran similitud en características y forma general comparado con el ejemplar osteológico de *P. chihi* revisado en esta tesis. En tamaño, la longitud total de ca. 31.6 mm del fósil es menor que los 38.37 mm del ejemplar de *P. chihi* revisado. Sin embargo, tanto *P. chihi* como *P. falcinellus* tienen una gran variación en tamaño, siendo de 46-56 cm de largo total corporal para la primera especie y de 48-66 cm para la segunda (Ryder y Manry, 1994; Davis y Kricher, 2000), por lo que el fósil podría caer dentro del rango de variación de tamaño de ambas especies. Por otra parte, *P. chihi* tiene una distribución actual en todo el territorio nacional, mientras que *P. falcinellus* está restringida al sureste de México (Howell y Webb, 1995). El coracoides se asignó a *P. chihi* debido a su tamaño y forma general similares al ejemplar de esta especie revisado, además de que su distribución actual es más amplia que la de *P. falcinellus*.

Accipitriformes Vieillot, 1816

Accipitridae Vieillot, 1816

***Geranoaetus* Kaup, 1844**

***Geranoaetus* sp. cf. *G. albicaudatus* Vieillot, 1816**

Material. Un tarsometatarso izquierdo (MPG-R-8212; Figura 45).



Figura 45. Tarsometatarso izquierdo de *Geranoaetus* sp. cf. *G. albicaudatus* (MPG-R-8212). Vista anterior (izquierda) y vista posterior (derecha).

Descripción. El tarsometatarso tiene una longitud total de 103.88 mm, con el hipotarso faltante. En vista anterior, el eje es largo, delgado y moderadamente comprimido medio-lateralmente hacia su mitad distal, el surco metatarsal anterior es profundo el accesorio del tibialis anticus es prominente y se encuentra ubicado aproximadamente a un tercio de la longitud total del elemento desde el extremo proximal, las tres trócleas son aproximadamente del mismo tamaño y se encuentran proyectadas distalmente al mismo nivel, la tróclea para el dígito II está dirigida posteriormente y tiene un ala prominente desviada postero-medialmente, la tróclea para el dígito III está moderadamente dirigida lateralmente, y la tróclea para el dígito IV está ligeramente más

elevada proximalmente que las otras dos. En vista posterior, el surco metatarsal posterior es profundo y recorre la longitud total del elemento, el foramen proximal interno se encuentra sobre el borde medial del puente calcáneo interno, y la faceta metatarsal es cóncava y elíptica. En vista medial, el puente antero-lateral está mucho más elevado que el puente antero-medial.

Determinación. El tarsometatarso tiene un tamaño y forma similar a *Geranoaetus albicaudatus*, *Spizaetus melanoleucus* y la especie extinta *Buteogallus fragilis*. El fósil se asignó a Accipitridae con base en que hay un surco proximal profundo en la cara anterior del elemento, existe un surco profundo que recorre la longitud posterior del elemento, y las tres trócleas son igual de prominentes (Olsen, 1979).

El tarsometatarso tiene una gran similitud en tamaño y proporciones con *B. fragilis*, especie extinta registrada en distintas localidades del Pleistoceno de Norteamérica, incluyendo la laguna de San Marcos en Zacoalco (Howard, 1969), ya que la longitud total de 103.88 mm, el ancho máximo del extremo proximal de ca. 16.9 mm y el ancho máximo del extremo distal de 17.47 mm del fósil caen dentro del rango de longitud total de 96.3 a 113.4 mm y se aproximan al promedio del ancho proximal 16.2 mm y el ancho distal de 18.6 mm (n=126) de *B. fragilis* (Howard, 1932). Sin embargo, el ejemplar concuerda con *Geranoaetus* (referido como *Spizaetus melanoleucus* por Howard, 1932) y difiere de *B. fragilis*, en que el eje es más robusto, el accesorio del *tibialis anticus* (tubérculo ubicado en la parte proximal del surco metatarsal anterior) se encuentra en una posición más distal, el margen anterior de la superficie articular proximal es recta, mientras que en *B. fragilis* está curvada desigualmente, y el cótilo interno es menos profundo antero-posteriormente en relación con el ancho del extremo proximal (Howard, 1932). No fue posible comparar las características del hipotarso y los puentes calcáneos de *Geranoaetus* y *B. fragilis* mencionadas por Howard (1932) debido al estado de preservación del

fósil. Además, en esta tesis se observó que el fósil difiere de los ejemplares de *Buteogallus* (*B. anthracinus* y *B. urubitinga*) revisados y de las imágenes de *Buteogallus* de Howard (1932) y Suárez y Olson (2007) en que el accesorio del *tibialis anticus* se encuentra en una posición más distal, mientras que en *Buteogallus* reside cerca de los forámenes proximales, y el tarsometatarso es en general un poco más robusto.

Se encontró que, además de las características mencionadas, el fósil concuerda con *G. albicaudatus* y *S. melanoleucus* en tamaño, ya que su longitud total de 103.88 mm se aproxima a los 105 y 114.7 mm (n=2) de *S. melanoleucus* reportado por Howard (1932), y ambas especies tienen un tamaño corporal similar de 46-58 cm (Farquhar, 2009; Tate, 2012). Sin embargo, el fósil difiere de *S. melanoleucus* en su robustez, ya que su ancho máximo de los extremos proximal y distal es menor que el ancho proximal de 18.7 y 20.7 mm y el ancho distal de 20.0 y 22.8 mm (n=2) de *S. melanoleucus* (Howard, 1932). El fósil se asignó a cf. *G. albicaudatus* ya que, de los taxones mencionados, se aproxima mejor en tamaño, características y proporciones con esta especie, además de ser la única representante del género que reside actualmente en la cuenca de Chapala (Lake Chapala Birders, 2012). Sin embargo, se requiere una comparación osteológica más detallada de *G. albicaudatus* y *S. melanoleucus*.

***Buteo* Lacépède, 1799**

***Buteo* sp. cf. *B. regalis* Gray, 1844**

Material. Un carpometacarpo derecho (MPG-R-8353), un tarsometatarso derecho (MPG-R-8267), un tarsometatarso izquierdo (MPG-R-8269) (Figura 46).



Figura 46. Tarsometatarso derecho de *Buteo* sp. cf. *B. regalis* (MPG-R-8267). Vista anterior (izquierda) y vista posterior (derecha).

Descripción. El carpometacarpo tiene una longitud total de 80.37 mm, con el metacarpo III faltante excepto en sus extremos proximal y distal. En vista dorsal, la tróclea carpal tiene su superficie proximal aplanado y termina proximalmente en una punta, la tuberosidad intermetacarpal está ligeramente desarrollada, las facetas de los dígitos II y III están bien desarrolladas, y la faceta para el dígito III está más extendida distalmente que la faceta para el dígito II. En vista ventral, la tróclea carpal es cuadrada y con bordes suaves, encontrándose aplanada en sus márgenes proximal y lateral, la fosa anterior carpal está ligeramente excavada, la fosa interna ligamental es profunda, el proceso pisiforme es protuberante, el proceso del metacarpo I es cuadrado, redondeado en su borde medial y dirigido proximalmente, el metacarpo II es recto y se estrecha próximo-distalmente, se aprecia un espacio intermetacarpal moderadamente desarrollado, y la sínfisis metacarpal distal es estrecha y se extiende distalmente a manera de puente.

Los tarsometatarsos consisten en la porción distal del hueso, con un ancho máximo del extremo distal de 21.17 y *ca.* 22 mm respectivamente. La tróclea para el dígito IV está faltante en MPG-R-8269. En vista anterior, el extremo distal del eje es recto y comprimido latero-medialmente, en MPG-R-8267 las trócleas se encuentran proyectadas aproximadamente al mismo nivel, mientras que en MPG-R-8269 la tróclea para el dígito III se encuentra un poco más elevada proximalmente que la tróclea para el dígito II, la tróclea para el dígito II está dirigida posteriormente, rotada lateralmente y tiene un ala prominente, la tróclea para el dígito III está fuertemente dirigida lateralmente, y la tróclea para el dígito IV está ligeramente más elevada proximalmente que las otras dos. En vista posterior, hay un surco profundo que recorre la longitud del elemento, y la faceta metatarsal es profunda y elíptica.

Determinación. El carpometacarpo tiene un tamaño y forma similar *Buteo regalis*. El fósil se asignó a Accipitridae y a *Buteo* con base en que el espacio intermetacarpal está moderadamente desarrollado, el borde medial del proceso del metacarpo I es redondeado y tiene forma de cóndilo, la faceta para el dígito III está más proyectada distalmente que la faceta para el dígito II, y la tuberosidad intermetacarpal está ligeramente desarrollada (Olsen, 1979). También, el elemento coincide con *Buteo*, en que la superficie proximal de la tróclea carpal es de un ancho similar a lo largo de toda su extensión, el proceso del metacarpo I está elevado y dirigido proximalmente, la fosa interna ligamental es profunda, la unión proximal de los metacarpos II y III es de una longitud moderada, el eje del metacarpo II, en vista ventral, se estrecha ligeramente próximo-distalmente formando un pequeño puente hacia la sínfisis metacarpal distal, y en la cara dorsal del metacarpo II existe un surco de ligamento cuya mitad proximal se encuentra en el borde medial del metacarpo II y su mitad distal reside en el borde lateral del mismo (Campbell, 1973, 1979). El fósil tiene una forma general similar a los ejemplares osteológicos de *Buteo*

revisados. Sin embargo, la longitud total de 80.37 mm del fósil superó notablemente los 63.63 mm de largo del ejemplar de *B. albonotatus* disponible y el máximo de 67.05 mm de los ejemplares de *B. jamaicensis* revisados (n=4), lo que hace suponer que la longitud total corporal del individuo al que pertenece el carpometacarpo fósil es mayor. Las longitudes totales corporales de éstas dos especies alcanzan los 45-56 y 45-65 cm respectivamente (Johnson *et al.*, 2000; Preston y Beane, 2009), estimándose una longitud total corporal para el individuo del carpometacarpo fósil de 67.27 cm (Cuadro 3).

Cuadro 3. Valores promedios esperados de la longitud total corporal del carpometacarpo de *Buteo* sp. cf. *B. regalis* de las cuencas Chapala-Zacoalco y de la longitud del carpometacarpo y el ancho máximo distal del tarsometatarso de *B. regalis* (señalados con asterisco) basados en los valores promedio conocidos de *B. albonotatus* y *B. jamaicensis*.

Especie	Longitud del carpometacarpo (mm)	Ancho máximo distal del tarsometatarso (mm)	Long promedio del cuerpo esperado a partir de <i>B. albonotatus</i> (cm)	Long promedio del cuerpo esperado a partir de <i>B. jamaicensis</i> (cm)	Promedio de la longitud total corporal esperada (cm)
Fósil	80.37	21.17	66.16	68.38	67.27*
<i>B. albonotatus</i>	63.63	17.18	-	-	50.5
<i>B. jamaicensis</i>	67.05	16.9	-	-	55
<i>B. regalis</i>	77.47*	20.23*	-	-	62.5

Se estima que la longitud total corporal para el individuo del carpometacarpo fósil es poco más grande que la de *B. regalis*, la especie actual de *Buteo* más grande de Norteamérica con una longitud total corporal de 56-69 cm de largo (Ng *et al.*, 2017). El carpometacarpo se refiere a *Buteo* sp. cf. *B. regalis* ya que su tamaño estimado se aproxima al de esta especie, aunque se requiere una comparación osteológica más detallada con la misma debido a la ausencia de ejemplares de *B. regalis* en las colecciones osteológicas revisadas.

Los tarsometatarsos tienen un tamaño y forma similar *Buteo regalis*. Los fósiles se asignaron a Accipitridae y a *Buteo* con base en que las tres trócleas son igual de prominentes, y

existe un surco profundo que recorre la longitud posterior del elemento (Olsen, 1979). También, los elementos coinciden con *Buteo* en que la tróclea para el dígito III es pequeña respecto a otros acipítridos y está fuertemente dirigida lateralmente, la tróclea para el dígito II está rotada posteriormente de tal manera que su borde postero-lateral se encuentra al mismo nivel que el borde postero-medial de la tróclea para el dígito III, la tróclea para el dígito II, en vista anterior, está fuertemente rotada lateralmente, la tróclea para el dígito II tiene un ala prominente, y la tróclea para el dígito II está más proyectada distalmente que la tróclea para el dígito III (Campbell, 1979). Sin embargo, MPG-R-8267 difiere de esta última característica ya que tiene ambas trócleas aproximadamente al mismo nivel distalmente, aunque esta misma condición se observó en otros ejemplares de *Buteo* revisados en esta tesis. Al igual que en el carpometacarpo, el ancho máximo del extremo distal de MPG-R-8267 de 21.17 mm y de MPG-R-8269 de ca. 22 mm supera notablemente el ancho distal de 17.18 mm del ejemplar de *B. albonotatus* disponible y el ancho distal máximo de 16.9 mm de los ejemplares de *B. jamaicensis* revisados (n=4). El ancho distal de *B. regalis* se estima en 20.23 mm con base en la longitud total del cuerpo de *B. nitidus* y *B. jamaicensis*, el cual es muy similar al de los fósiles. Los tarsometatarsos se asignaron a *Buteo* sp. cf. *B. regalis* debido a la similitud con esta especie, aunque se requiere una comparación osteológica más detallada con la misma.

Coraciiformes Forbes, 1884

Alcedinidae Rafinesque, 1815

Cerylinae Reichenbach, 1851

***Megaceryle* Kaup, 1848**

Megaceryle torquata Linnaeus, 1766

Material. Una ulna izquierda (MPG-R-10195; Figura 47).

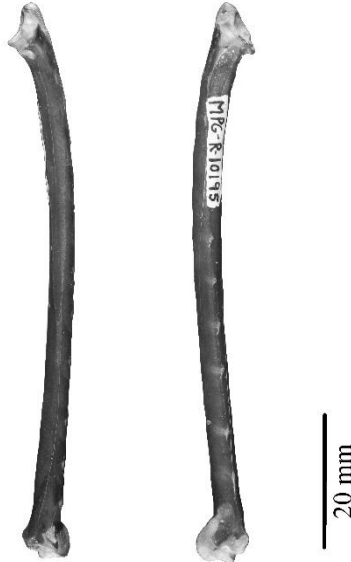


Figura 47. Ulna izquierda de *Megaceryle torquata* (MPG-R-10195). Vista dorsal (izquierda) y vista ventral (derecha).

Descripción. La ulna tiene una longitud total de 80.65 mm. En vista dorsal, el olécranon está elevado proximalmente y termina en punta, el eje es prácticamente recto, curvándose hacia el primer tercio de su longitud total desde el extremo proximal, las papilas están muy poco desarrolladas, el cóndilo externo es grande y redondeado, extendiéndose lateralmente, y ambos cóndilos están extendidos casi al mismo nivel. En vista medial, el cótilo externo está proyectado dorsalmente y tiene forma de gancho, y el cótilo interno es redondeado en su borde ventral. En vista ventral, la depresión braquial está bien excavada.

Determinación. La ulna tiene un tamaño similar a *Megaceryle torquata* y una forma semejante a *M. torquata* y *M. alcyon*. El fósil se asignó a Alcedinidae y a *Megaceryle* con base en que el olécranon está elevado y es puntiagudo, el cótilo externo está extendido y con forma de gancho, el cóndilo externo es grande, ambos cóndilos están aproximadamente igual de extendidos, y hay

una sola línea de papilas apenas visible (Olsen, 1979). Aunque *M. torquata* y *M. alcyon* son similares osteológicamente, fue posible asignar el fósil a *M. torquata*, y diferenciarlo de *M. alcyon*, ya que la longitud total del fósil de 80.65 mm se aproxima a los 73.45 mm del ejemplar de *M. torquata* revisado y supera notablemente los 59.41 mm del ejemplar de *M. alcyon* revisado y los ca. 56 mm de esta misma especie en Olsen (1979).

Passeriformes Linnaeus, 1758

Hirundinidae Vigors, 1825

***Progne* Boie, 1826**

***Progne* sp. cf. *P. subis* Linnaeus, 1758**

Material. Un coracoides izquierdo (MPG-R-10303; Figura 48).

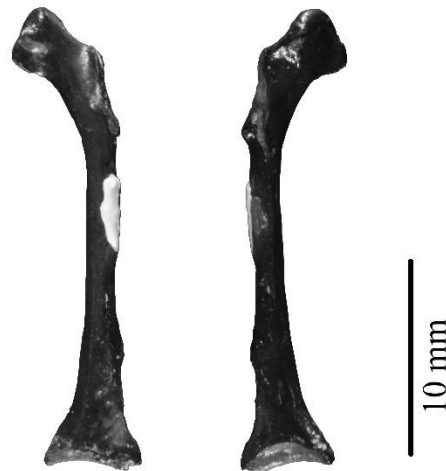


Figura 48. Coracoides izquierdo de *Progne* sp. cf. *P. subis* (MPG-R-10303). Vista ventral (izquierda) y vista dorsal (derecha).

Descripción. El coracoides tiene una longitud total de ca. 23.2 mm, con el proceso esternocoracoideo faltante. En vista ventral, la cabeza está alargada y se extiende antero-medialmente

respecto al eje, la tuberosidad está ligeramente expandida, el cuello es largo y delgado, el ángulo interno distal termina en una punta, y el proceso esterno-coracoideo, aunque roto, se aprecia que no estaba pronunciado. En vista dorsal, la faceta furcular está extendida y aplanada medialmente respecto al eje, el canal trioseo es superficial, la faceta glenoidea es delgada, alargada y en posición lateral, la faceta escapular está presente como una protuberancia pequeña, el procoracoides no está desarrollado, la faceta esternal está moderadamente desarrollada a lo largo del margen posterior del elemento, y el labio interno es poco prominente. En vista antero-lateral, la superficie coraco-humeral es delgada y ligeramente cóncava.

Determinación. El coracoides tiene un tamaño y forma similar a *Progne subis*, *P. chalybea* y *P. sinaloae*. El fósil se asignó a Hirundinidae y a *Progne* con base en que el proceso esterno-coracoideo no está pronunciado, el extremo posterior del elemento termina en forma triangular, la cabeza es grande y está extendida en un ángulo respecto al eje, la tuberosidad braquial está ligeramente expandida, no hay un desarrollo evidente del procoracoides, y la faceta esternal está moderadamente desarrollada a lo largo del margen posterior del elemento (Olsen, 1979).

Al comparar los ejemplares de *P. subis* y *P. chalybea* disponibles, se encontró que osteológicamente son indiferenciables. Sin embargo, el fósil coincide con *P. subis*, y difiere de *P. chalybea*, en su mayor tamaño, ya que la longitud total del fósil de ca. 23.2 mm es más próxima a los 21.08 mm de un ejemplar hembra de *P. subis* revisado y a los ca. 22.13 mm del coracoides de *P. subis* de Olsen (1979), y mayor que los 20.11 mm del ejemplar de *P. chalybea* disponible. El fósil difiere de *P. sinaloae* en su mayor tamaño, ya que la longitud total de esta especie de 17 a 18.5 cm es similar a la de *P. chalybea* de 16 a 18 cm, y ambas son menores en tamaño comparadas con *P. subis*, de 18.5 a 20.5 cm de largo (Howell y Webb, 1995). El fósil se asignó a *Progne* cf. *P. subis* debido a su similitud en tamaño y forma general con esta especie,

aunque existe una gran semejanza en caracteres cualitativos entre los integrantes del género que ocasionan incertidumbre en su identificación.

Icteridae Vigors, 1825

***Euphagus* Cassin, 1867**

***Euphagus* sp. cf. *E. cyanocephalus* Wagler, 1829**

Material. Un coracoides derecho (MPG-R-10304), un húmero derecho (MPG-R-10296), un húmero izquierdo (MPG-R-10297) (Figura 49).



Figura 49. Material de *Euphagus* sp. cf. *E. cyanocephalus*. Coracoides izquierdo (MPG-R-10304) en vista dorsal (izquierda), y húmero derecho (MPG-R-10296) en vista posterior (derecha).

Descripción. El coracoides tiene una longitud total de *ca.* 25.2 mm, con el proceso esternocoracoideo faltante. En vista ventral, la cabeza es pequeña, puntiaguda y se encuentra extendida anteriormente, la tuberosidad braquial es pequeña, estrecha, está moderadamente excavada y tiene forma de gancho, el labio glenoideo está expandido, formando un puente elevado proximalmente a lo largo del borde lateral del elemento, el cuello es largo, delgado y muy

ligeramente curvado, el ángulo interno distal es puntiagudo, y la porción posterior del elemento tiene una forma triangular. En vista dorsal, la faceta furcular es pequeña, con su superficie irregular y tiene una fosa elíptica profunda, el canal trioseo es extenso, superficial y ligeramente cóncavo, la faceta glenoidea es grande, ovoide y en posición lateral, la faceta escapular es grande, convexa, con forma de media luna y su borde posterior forma un puente elevado respecto al borde dorsal del elemento, el procoracoides es pequeño y puntiagudo, la faceta esternal es pequeña, elíptica y ligeramente convexa, y la impresión esterno-coracoidea es amplia, profunda y con forma triangular. En vista antero-lateral, la superficie coraco-humeral es elíptica y ligeramente cóncava.

Los húmeros tienen una longitud total de 28.49 y 29.64 mm respectivamente. En vista anterior, la fosa del ligamento es una depresión amplia, ligeramente curvada y ligeramente excavada, la fosa bicipital está moderadamente excavada y curvada, la superficie bicipital es convexa, la cresta deltoidea está muy poco desarrollada y tiene bordes puntiagudos, el eje es moderadamente robusto, con su borde lateral ligeramente convexo en su punto medio y su borde medial ligeramente cóncavo a lo largo de toda su longitud, la depresión braquial es pequeña, elíptica, moderadamente excavada y su borde medial forma un puente moderadamente elevado, el entepicóndilo es prominente y puntiagudo, el cóndilo interno es redondeado y con su borde distal casi recto, el surco intercondilar es amplio, redondeado y moderadamente excavado, el cóndilo externo es prominente, redondeado y con una depresión en su borde medial, y el proceso ectepicondilar está extendido, tiene forma de gancho y termina en una punta aguda. En vista posterior, la cabeza es gruesa, redondeada y más ancha que larga, la fosa capital es pequeña y fuertemente excavada, la tuberosidad interna es prominente y con bordes irregulares, la tuberosidad externa es delgada y se encuentra un poco más elevada proximalmente que la

tuberosidad interna, el accesorio del pectoral está moderadamente excavado y es ovoide, la cresta deltoidea es curvada, ligeramente convexa, gruesa y elevada proximalmente respecto al borde distal de la tuberosidad interna, el puente deltoideo es ligeramente cóncavo, la fosa neumática está dividida por un tabique, es ovoide, profunda y se encuentra por debajo de la tuberosidad interna extendiéndose hasta por debajo de la cabeza, y la cresta bicipital es gruesa.

Determinación. El coracoides tiene un tamaño y forma similar a *Euphagus cyanocephalus*, *Sturnella neglecta*, *Cassiculus melanicterus* y *Xantocephalus xantocephalus*. El fósil se asignó a Icteridae con base en que la porción posterior del elemento tiene forma triangular, la cabeza está proyectada en un ángulo respecto al eje y tiene una tuberosidad braquial en forma de gancho, el procoracoides está poco desarrollado, el eje es largo y delgado, y la faceta esternal se encuentra al final del borde posterior del elemento (Olsen, 1979).

Hamon (1964) describió una serie de características para la identificación del coracoides de Icteridae de las cuales las más conspicuas y que coinciden con el fósil son que, en vista ventral, la cabeza es pequeña y puntiaguda, la parte anterior del cuello es grueso, la tuberosidad braquial es pequeña, estrecha, moderadamente excavada y con forma de gancho, el labio glenoideo está expandido, formando un puente elevado proximalmente a lo largo del borde lateral del elemento, el eje está ligeramente curvado, el ángulo interno distal es puntiagudo, y la faceta esternal es pequeña, ligeramente convexa y elíptica; en vista dorsal, la faceta furcular es pequeña, con su superficie irregular y con una fosa elíptica profunda, el canal trioseo es extenso, superficial y ligeramente cóncavo, la faceta escapular es grande, convexa, con forma de media luna y su borde posterior forma un puente elevado respecto al borde dorsal del elemento, el procoracoides es pequeño y puntiagudo, y la impresión esterno-coracoidea es amplia, profunda, triangular y su extremo anterior forma una proyección elevada y puntiaguda.

No se encontraron caracteres cualitativos que permitieran diferenciar los coracoides de *E. cyanocephalus*, *C. melanicterus* y *X. xantocephalus*, pero el fósil coincide con *E. cyanocephalus*, y difiere de *C. melanicterus* y *X. xantocephalus*, en su tamaño, ya que la longitud total de ca. 25.2 mm del fósil concuerda con los 25.11-27.12 mm de los ejemplares osteológicos de *E. cyanocephalus* revisados en esta tesis (n=3) y es menor que los 25.6-29.71 mm de los ejemplares de *C. melanicterus* revisados (n=5) y los 28.85 y 29.78 mm de *X. xantocephalus* (n=2). El fósil difiere de *Sturnella* en que el eje está ligeramente curvado, mientras que en *Sturnella* es recto, y el procoracoides es puntiagudo, mientras que en *Sturnella* es achatado y redondeado (Hamon, 1964). Además, el coracoides difiere de *S. neglecta* en tamaño, ya que la longitud total del fósil es menor que los 27.67 mm de largo de un ejemplar hembra de *S. neglecta* revisado y los ca. 30.42 mm de esta especie en Olsen (1979).

El fósil se asignó a cf. *E. cyanocephalus* ya que su tamaño y forma general son más próximos a esta especie; sin embargo, existe incertidumbre en su identificación debido a la gran similitud osteológica entre las distintas especies de ictéridos.

Los húmeros tienen un tamaño y forma similar a *Euphagus cyanocephalus*, *Sturnella neglecta*, *Cassidix melanicterus* y *Xantocephalus xantocephalus*. Los fósiles se asignaron a Icteridae con base en que la fosa capital es pequeña, la fosa neumática es profunda, está dividida por un tabique y está ubicada por debajo de la tuberosidad interna, el proceso ectepicondilar está pronunciado, el entepicóndilo está extendido, la fosa del ligamento es una depresión, la depresión braquial es pequeña y se encuentra hacia el borde medial del elemento, y la cresta deltoidea está casi ausente (Olsen, 1979).

Hamon (1964) describió una serie de características para la identificación del húmero de Icteridae, de las cuales las más conspicuas y que coinciden con los fósiles son que, en vista

anterior, la fosa del ligamento es amplia, ligeramente curvada y ligeramente excavada, la fosa bicipital está moderadamente excavada, curvada y sin forámenes, la cresta bicipital tiene bordes puntiagudos, la superficie bicipital es convexa, la depresión braquial es elíptica, moderadamente excavada y su borde medial forma un puente moderadamente elevado, el entepicóndilo es prominente y puntiagudo, el cóndilo interno es redondeado y con su borde distal casi recto, el surco intercondilar es amplio, redondeado y moderadamente excavado, el cóndilo externo es prominente, redondeado y con una depresión en su borde medial, y el proceso ectepicondilar está extendido, tiene forma de gancho y termina en una punta aguda; en vista posterior, la cabeza es gruesa, redondeada y más ancha que larga, la fosa capital es recta y está fuertemente excavada, la tuberosidad interna es prominente y con bordes irregulares, la tuberosidad externa es distintiva, el accesorio del pectoral es ovoide y está moderadamente excavado, la cresta deltoidea es curvada, ligeramente convexa, gruesa y elevada proximalmente respecto al borde distal de la tuberosidad interna, el puente deltoideo es ligeramente cóncavo, el accesorio del latissimus dorsi posterioris es corto, distintivo, curvado y ligeramente elevado, la fosa neumática es doble, con la fosa proximal fuertemente excavada y ovoide y la fosa distal bien desarrollada, fuertemente excavada, amplia, ovoide y confluyente con la fosa proximal, el foramen neumático está ausente, la cresta bicipital es gruesa, y el eje es moderadamente robusto, con su borde lateral ligeramente convexo en su punto medio y su borde medial ligeramente cóncavo a lo largo de toda su longitud.

No se encontraron caracteres cualitativos que permitieran diferenciar los húmeros de *E. cyanocephalus* y *S. neglecta*, pero los fósiles concuerdan con *E. cyanocephalus*, y difieren de *S. neglecta*, en su tamaño, ya que la longitud total de 28.49 y 29.64 mm de los fósiles es más próxima a los 27.63-30.57 mm de los ejemplares de *E. cyanocephalus* revisados en esta tesis

(n=3) y es menor que los 30.81 del ejemplar de *S. neglecta* revisado y los ca. 33.44 mm de esta especie en Olsen (1979). Los fósiles difieren de *C. melanicterus* en que la fosa neumática está más excavada y en su menor tamaño comparado con los 29.11-34.85 mm de los ejemplares de esta especie revisados (n=4). Los fósiles difieren de *X. xantocephalus* en que el entepicóndilo está menos desarrollado y en su menor tamaño comparado con los 31.9 y 33.24 mm de los ejemplares de esta especie revisados (n=2).

Los fósiles se asignaron a cf. *E. cyanocephalus* a partir de lo anterior, sin embargo, existe incertidumbre en su identificación debido a la gran similitud osteológica entre las distintas especies de ictéridos.

5.1 Aves fósiles de las cuencas Chapala-Zacoalco, Jalisco

Se identificaron en total 39 especies de 30 géneros, 17 familias y 13 órdenes de aves para las cuencas Chapala-Zacoalco (Cuadro 4; ver también Paleontología Sistemática y Apéndice, Cuadro A2). De los 300 elementos fósiles seleccionados, no fue posible determinar cuatro ejemplares más allá del nivel de clase (uno similar a *Pelecanus erythrorhynchos*, pero con algunas diferencias cualitativas), dos de anátidos, un podicipédido (similar a *Aechmophorus occidentalis-clarkii* y *Podiceps grisegena*), nueve rálidos (similar a *Rallus elegans* y *R. limicola*), dos escolopácidos (posiblemente *Limosa fedoa* o *Numenius phaeopus*), un catártido (similar a *Cathartes aura* y *Coragyps atratus*), dos acipítridos (posiblemente *Circus hudsonius* o *Accipiter cooperii*), y cuatro ictéridos.

Cerca de la mitad de los taxones identificados corresponde a Anseriformes (44%), y en general, la avifauna de las cuencas consiste en especies acuáticas y especies asociadas directamente a un cuerpo de agua (Cuadro 4). La avifauna fósil está representada por especies

que en la actualidad tienen una afinidad biogeográfica neártica, neotropical y de amplia distribución (Cuadro 4). Sin embargo, la mayoría de las aves fósiles corresponde a especies neárticas y migratorias invernales actuales en el sitio, algunas de las cuales tienen poblaciones locales residentes (Cuadro 4).

Cuadro 4. Avifauna del Pleistoceno tardío de las cuencas Chapala-Zacoalco. Entre paréntesis, la abundancia total de cada taxón. En * las especies acuáticas y aquellas asociadas directamente a un cuerpo de agua. El hábitat, estatus migratorio y afinidad biogeográfica, corresponden a los actuales para los taxones identificados a nivel de especie. El estatus migratorio es el exclusivo de la especie en la localidad. El hábitat y estatus migratorio de las especies extintas está en función del género o especie actual con la que estén cercanamente emparentadas, mientras que su afinidad biogeográfica corresponde a la designada por Vuilleumier (1985) y Corona-Martínez (2008). La = lagos, lagunas y estanques, Ri = río, Pc = pantanos, ciénegas y marismas de agua dulce, Em = estuarios, manglares y marismas de agua salobre, Cm = costas marinas y mar abierto, Bo = bosques (bosques de coníferas, bosques mixtos), Ca = campo abierto (praderas, matorrales, sabanas, desiertos). Mi = migratorio invernal, Va = vagante, R = residente, N = no se distribuye actualmente en la localidad. Nea = neártica, Neo = neotropical, Ad = amplia distribución.

Este estudio	Howard (1969)	Hábitat	Estatus migratorio	Afinidad biogeográfica
Anseriformes				
<i>Oxyura jamaicensis</i> * (55)		La, Pc, Em	Mi, R	Ad
Anatidae				
<i>Anser</i> sp. cf. <i>A. albifrons</i> * (1)		La, Pc, Em	Mi	Nea
<i>Anser</i> sp. cf. <i>A. caerulescens</i> * (3)	<i>Anser caerulescens</i> * (1)	La, Pc, Em	Mi	Nea
<i>Anser</i> sp. (2)				
<i>Bucephala albeola</i> * (2)		La, Ri, Em, Cm	Mi	Nea
<i>Lophodytes cucullatus</i> * (1)		La, Ri, Pc, Em	Va	Nea
Tadornini gen. y sp. no identificados (2)				
<i>Aythya valisineria</i> * (1)		La, Pc, Em	Mi	Nea
<i>Aythya americana</i> * (1)		La, Pc, Em	Mi, R	Nea
<i>Aythya</i> sp. cf. <i>A. collaris</i> * (1)		La, Pc	Mi	Nea
<i>Aythya</i> sp. cf. <i>A. marila</i> * (2)		La, Em, Cm	N	Nea
<i>Aythya affinis</i> * (8)	<i>Aythya affinis</i> * (3)	La, Pc, Em	Mi	Nea

<i>Aythya</i> sp. (20)				
<i>Anas platyrhynchos</i> * (1)		La, Ri, Pc, Em	Mi, R	Nea
<i>Anas</i> sp. cf. <i>A. acuta</i> * (3)	<i>Anas acuta</i> * (1)	La, Pc, Em	Mi	Nea
<i>Anas crecca</i> * (13)		La, Pc, Em	Mi	Nea
<i>Mareca americana</i> * (4)		La, Pc, Em	Mi	Nea
<i>Mareca</i> sp. (5)				
<i>Spatula</i> sp. cf. <i>S. discors</i> * (10)		La, Pc, Em	Mi	Nea
<i>Spatula</i> sp. cf. <i>S. cyanoptera</i> * (10)		La, Pc, Em	Mi, R	Ad
<i>Spatula</i> sp. cf. <i>S. clypeata</i> * (4) y <i>Spatula clypeata</i> * (6)		La, Pc, Em	Mi	Nea
cf. <i>Spatula</i> sp. (3)				
Galliformes				
Odontophoridae				
<i>Callipepla squamata</i> (1)		Ca	N	Nea
Phasianidae				
<i>Meleagris gallopavo</i> (1)		Em, Bo, Ca	N	Nea
Phoenicopteriformes				
Phoenicopteridae				
	<i>Phoenicopterus</i> sp. † (2)			
<i>Phoenicopterus</i> sp. cf. <i>P. ruber</i> * (1)		La, Em	N	Neo
Podicipediformes				
Podicipedidae				
<i>Podilymbus podiceps</i> * (8)		La, Pc	Mi, R	Ad
<i>Podiceps</i> sp. cf. <i>P. grisegena</i> * (3)		La, Pc, Em, Cm	N	Nea
<i>Aechmophorus occidentalis-clarkii</i> * (36)		La, Pc, Em, Cm	R	Nea
Gruiformes				
Rallidae				
<i>Rallus elegans</i> * (1)		Pc	R	Nea
<i>Gallinula galeata</i> * (7)		Pc	Mi, R	Ad
<i>Fulica americana</i> * (33)		La, Pc, Em	Mi, R	Nea

Charadriiformes

Laridae

Larus sp. cf. *L. argentatus** (1) La, Em, Cm Va Nea

Gaviiformes

Gaviidae

*Gavia immer** (1) La, Cm N Nea

Ciconiiformes

Ciconiidae

*Mycteria americana** (1) Pc, Em Va Neo

Mycteria wetmorei †* (1) Pc, Em N Neo

Suliformes

Phalacrocoracidae

Phalacrocorax sp. † (2)

*Phalacrocorax auritus** (10) La, Ri, Pc, Em, Cm N Nea

Anhingidae

*Anhinga anhinga** (1) La, Ri, Pc, Em N Neo

Pelecaniformes

Pelecanidae

*Pelecanus erythrorhynchos** (4) La, Ri, Pc, Em Mi Nea

Ardeidae

*Ardea herodias** (1) La, Ri, Pc, Em, Cm Mi Nea

*Nyctanassa violacea** (1) Ri, Pc, Em Va Ad

Threskiornithidae

*Eudocimus albus** (1) La, Pc, Em Va Neo

*Plegadis chihi** (1) Pc Mi, R Ad

Accipitriformes

Accipitridae

Geranoaetus sp. cf. *G. albicaudatus* (1) Ca R Neo

Buteo sp. cf. *B. regalis* (3) Ca N Nea

	<i>Buteogallus fragilis</i> †* (1)	Ri, Pc, Em, Bo	N	Neo
Coraciiformes				
Alcedinidae				
	<i>Megaceryle torquata</i> * (1)	La, Ri, Pc, Em	N	Neo
Passeriformes				
Hirundinidae				
	<i>Progne</i> sp. cf. <i>P. subis</i> * (1)	Pc, Ri, Bo, Ca	Mi, R	Nea
Icteridae				
	<i>Euphagus</i> sp. cf. <i>E. cyanocephalus</i> * (3)	Pc, Ri, Ca	Mi	Nea

La curva rango-abundancia mostró una pendiente poco inclinada, sugiriendo una alta equitatividad (Figura 50). Las especies más abundantes de la muestra fueron *Oxyura jamaicensis* (An45), *Aechmophorus occidentalis-clarkii* (Po1) y *Fulica americana* (Gr7), con una abundancia relativa del 22.6%, 14.8% y 13.6% respectivamente. El grupo de *Anas crecca-carolinensis* (An5) hasta *Bucephala albeola* (An25) constituyó el resto de la pendiente, con una abundancia relativa que abarcó del 5.3 al 0.8%. El resto de las especies lo conformaron los taxones representados por un solo elemento fósil, con una abundancia relativa del 0.4%.

5.2 Avifauna de las cuencas Chapla-Zacoalco del Pleistoceno tardío al reciente

La prueba de los Signos (Zar, 2010) demostró que hay diferencia significativa entre la composición de especies de aves asociadas a cuerpos de agua del Pleistoceno tardío y el reciente ($x = 116$, $n = 147$, $p = 4.697e-13$, $\text{conf.level} = 0.95$). Por su parte, la prueba de rangos con signos de Wilcoxon (Zar, 2010) demostró que existe diferencia significativa entre la abundancia de especies de aves asociadas a cuerpo de agua del Pleistoceno tardío y el reciente ($V = 3880$, $p = 2.511e-09$, $\text{conf.level} = 0.95$).

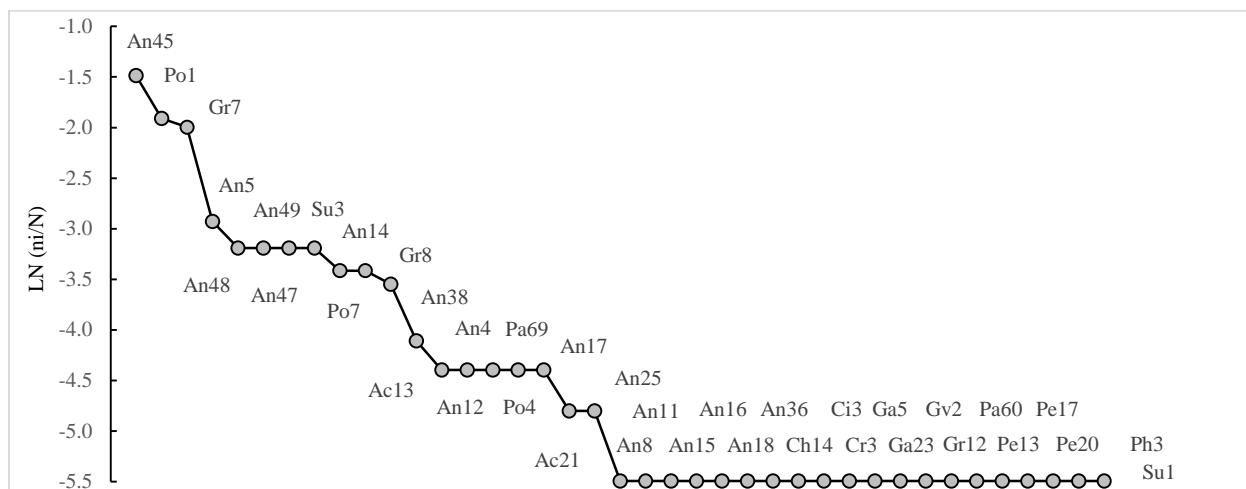


Figura 50. Curva rango-abundancia de las aves del Pleistoceno tardío de las cuencas Chapala-Zacoalco identificadas a nivel específico en este estudio. Especies y sus respectivos códigos en Apéndice, Cuadro A2.

Se tiene que 12 de las 43 especies de aves identificadas del Pleistoceno tardío ya no se encuentran actualmente en las cuencas, lo que indica disparidad temporal (Apéndice, Cuadro A2). Las especies del Pleistoceno tardío consisten en una mezcla de componentes neárticos y neotropicales con movimientos migratorios locales, continentales o residentes en sus áreas geográficas de distribución actual. Los taxones pleistocénicos extintos son *Mycteria wetmorei* † y *Buteogallus fragilis* †, *Phoenicopterus* sp. †, *Phalacrocorax* sp. † y Tadornini gen. y sp. no identificados. Las especies que ya no se encuentran en la localidad por cambios en su distribución son *Aythya* sp. cf. *A. marila*, *Callipepla squamata*, *Meleagris gallopavo*, *Phoenicopterus* sp. cf. *P. ruber*, *Podiceps* sp. cf. *P. grisegena*, *Gavia immer*, *Phalacrocorax auritus*, *Anhinga anhinga*, *Buteo* sp. cf. *B. regalis* y *Megaceryle torquata* (Cuadro 4).

Las curvas rango-abundancia mostraron unas pendientes similares y poco inclinadas, sugiriendo una alta equitatividad. Sin embargo, el orden jerárquico de rango-abundancia de las especies difirió entre el Pleistoceno tardío y el reciente (Figura 51). Las tres especies más

abundantes del Pleistoceno tardío (*Oxyura jamaicensis* [An45], *Aechmophorus occidentalis-clarkii* [Po1] y *Fulica americana* [Gr7]) fueron distintas respecto a las tres más abundantes del presente (*F. americana* [Gr7], *Plegadis chihi* [Pe20] y *Pelecanus erythrorhynchos* [Pe15]). En los casos de *P. chihi* (Pe20), *P. erythrorhynchos* (Pe15) y *Ardea herodias* (Pe2), presentaron un aumento importante en su rango-abundancia de ser muy escasas en el Pleistoceno tardío a ser muy abundantes en el reciente, mientras que *A. occidentalis-clarkii* (Po1) y *Aythya affinis* (An14) mostraron una disminución drástica del pasado al presente. Por otra parte, *F. americana* (Gr7), aunque aumentó su abundancia relativa, se ha mantenido entre las tres especies de mayor rango-abundancia. *O. jamaicensis* (An45) y *Podilymbus podiceps* (Po7) disminuyeron su abundancia relativa del Pleistoceno tardío al reciente, mientras que *Euphagus cyanocephalus* (Pa69), *Anas acuta* (An4) y *A. platyrhynchos* (An8) la aumentaron, pero las especies se han mantenido en rangos intermedios. Finalmente, *Anas crecca-carolinensis* (An5), *Spatula clypeata* (An47), *S. cyanoptera* (An48), *S. discors* (An49) y *Gallinula galeata* (Gr8) se han mantenido en abundancias relativamente medias, mientras que *Anser albifrons* (An11), *Aythya americana* (An15) y *Bucephala albeola* (An25) en abundancias relativamente bajas.

El coeficiente de correlación de Spearman (Zar, 2010) indicó una muy baja asociación entre las curvas de rango-abundancia del Pleistoceno tardío y el reciente ($S = 1147.1$, $p = 0.9798$, $\rho = -0.006$), y el ANCOVA que la variación de las curvas es significativamente diferente ($p = 2.2e-16$ para la intersección de las líneas de regresión entre ambos tiempos) (Figura 52). Lo anterior indica que la estructura de las comunidades avifaunísticas ha cambiado considerablemente del pasado al reciente.

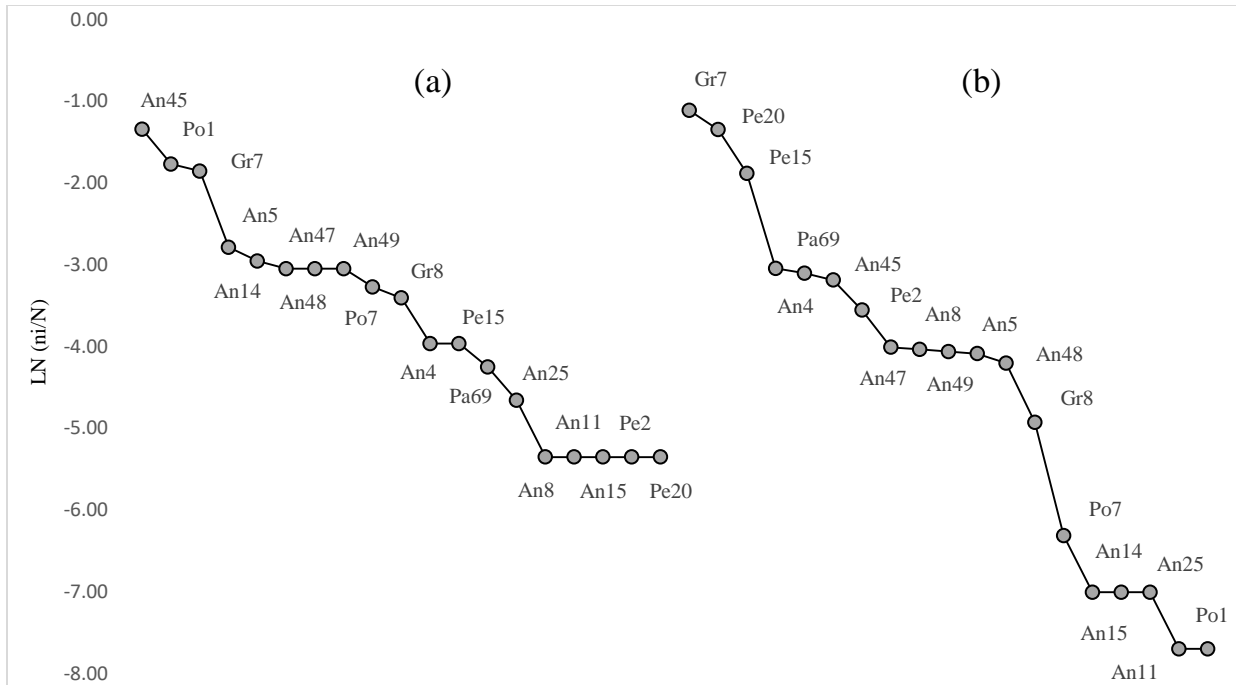


Figura 51. Curvas rango-abundancia de las especies de aves del Pleistoceno tardío (a) y el reciente (b) de las cuencas Chapala-Zacoalco. Especies y sus respectivos códigos en Apéndice, Cuadro A2.

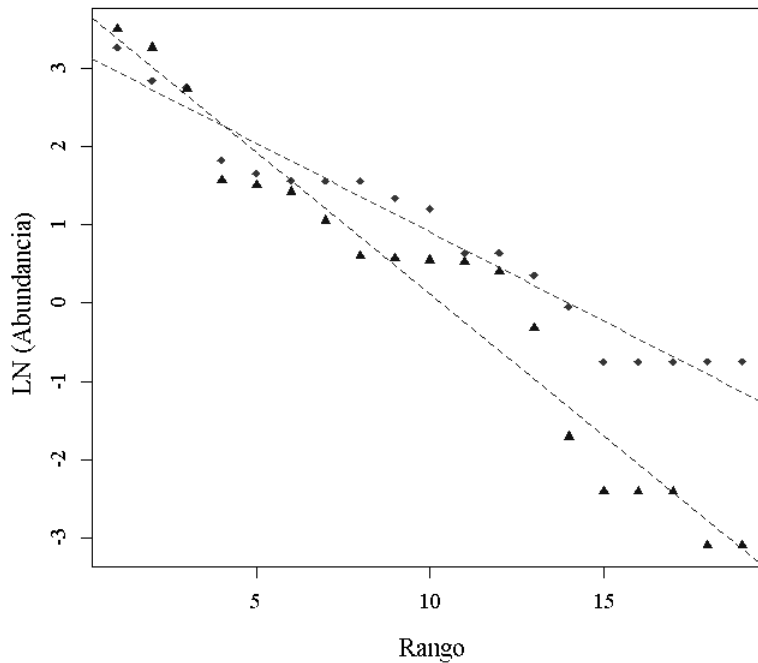


Figura 52. Análisis Covarianza de las curvas rango-abundancia de la avifauna del Pleistoceno tardío (rombos) y el reciente (triángulos), con sus respectivas líneas de regresión (líneas punteadas).

5.3 Avifauna del Pleistoceno tardío de Norteamérica

En total se registraron 385 especies de 64 localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica (Apéndice, Cuadro A4). El dendrograma UPGMA resultante del índice Jaccard mostró que las localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica con una mayor similitud en composición de especies de aves se agruparon de acuerdo con su ubicación geográfica y tipo de ambiente de depósito (Figura 53).

Los conjuntos de localidades agrupados principalmente por su ubicación geográfica fueron México, Oeste de EUA y México, Oeste y Centro de EUA, Centro de EUA y Este y Centro de EUA (Figura 53). Dentro de estos conjuntos, las localidades se agruparon en función de su tipo de ambiente de depósito, como Newport Bay Mesa, California (NBM) y Playa del Rey, California (PR), las cuales tienen un tipo de ambiente de depósito de costa y se encuentran en el grupo del Oeste de EUA y México; o las localidades Rocky Arroyo (RA), Sandia and Marmot Caves (SMC), Howell's Ridge Cave (HRC), Dark Canyon Cave (DCC) y Conkling Cavern (CC), todas con un tipo de ambiente de depósito de cueva y ubicadas en Nuevo México, en el grupo del Oeste y Centro de EUA. Sin embargo, en algunos casos, como en Ingleside Pit, Texas (IP, humedal), y Klein Cave, Texas (KC, cueva), ambos del grupo del Centro de EUA, presentaron composiciones avifaunísticas similares, pero con ambientes de depósito diferentes, probablemente influenciado por la distribución geográfica histórica de las especies.

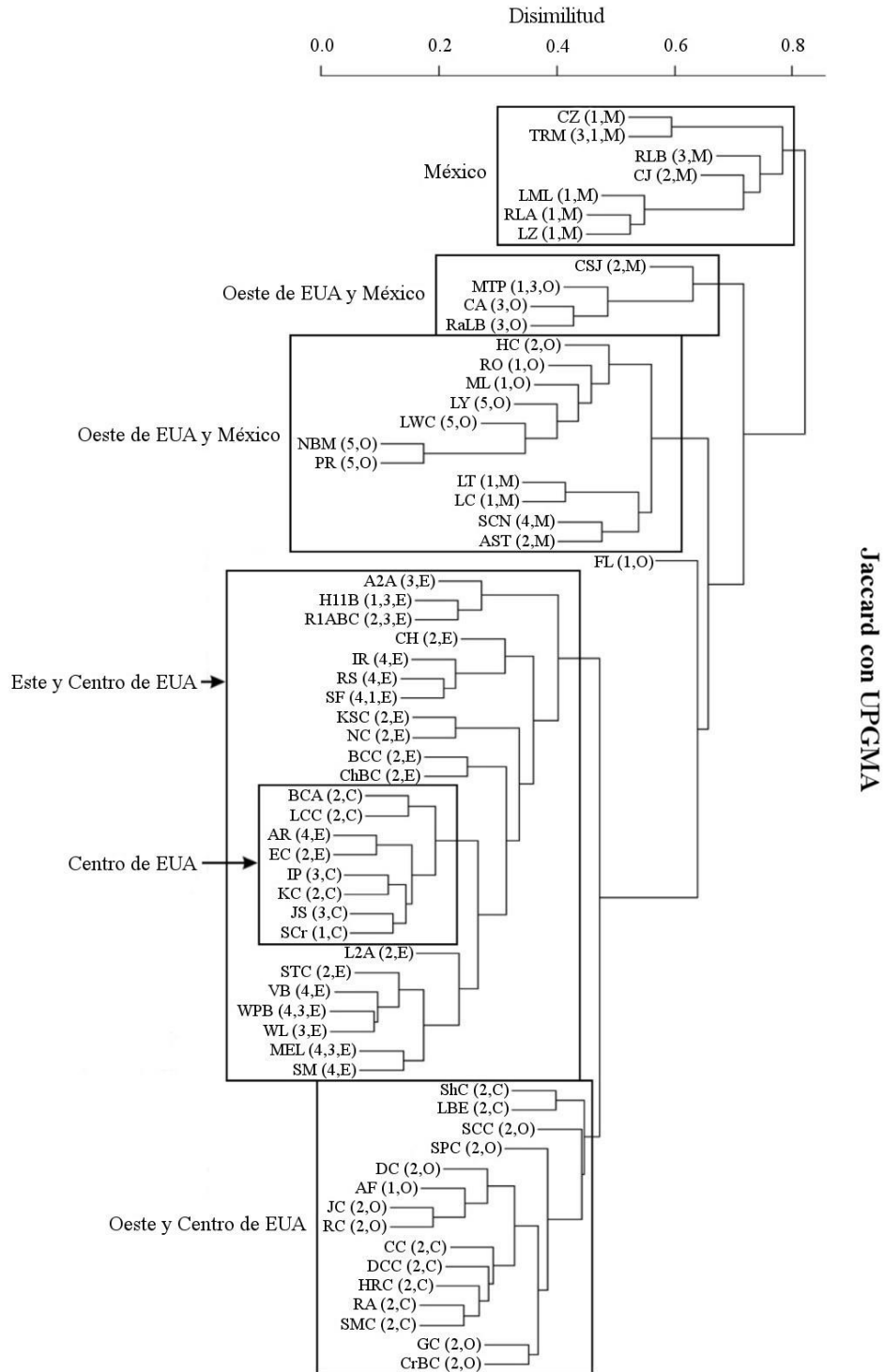


Figura 53. Jaccard con UPGMA de las localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica. Principales grupos geográficos de localidades dentro de un rectángulo e indicados por las flechas. Entre paréntesis, tipo de ambiente de depósito y ubicación geográfica. M = Localidades de México. Códigos de localidades, ambiente de depósito y ubicación geográfica en Apéndice, Cuadro A3.

El grupo de México está conformado en su mayoría por localidades ubicadas en el occidente del territorio nacional, integrando los grupos Chapala-Zacoalco y Térapa y Río de Moctezuma (CZ y TRM) y Rancho La Brisca y Cueva Jiménez (RLB y CJ) y los grupos del centro y oriente, que son Laguna de la Media Luna, Rancho La Amapola y Lago de Zumpango (LML, RLA y LZ) (Figuras 52 y 53). El grupo del Oeste de EUA y México corresponde a las localidades Cueva de San Josecito y Área de la Sierrita de Ticul (CSJ y AST) ubicadas en el oriente de México, las localidades Lago de Texcoco, Lago de Chalco y Santa Cruz Nuevo (LT, LC y SCN) en el centro de México, y los sitios ubicados en el extremo oeste de los EUA (Figura 53). En EUA, las localidades se agruparon de acuerdo con una tendencia longitudinal oeste-centro-este (Oeste y Centro de EUA, Centro de EUA, y Este y Centro de EUA) (Figura 53).

La localidad con mayor similitud en composición de especies a las cuencas Chapala-Zacoalco fue Térapa y Río de Moctezuma, Sonora (TRM), localizada a unos 1,200 km de distancia. En el mismo grupo se encuentra Rancho La Brisca, Sonora (RLB), Cueva Jiménez, Chihuahua (CJ), Laguna de la Media Luna, San Luis Potosí (LML), Rancho La Amapola, San Luis Potosí (RLA) y Lago de Zumpango, Estado de México (LZ) (Figuras 52 y 53). Todas tienen en común un tipo de ambiente de depósito acuático o semiacuático a excepción de la Cueva Jiménez, la cual es un ambiente de depósito de cueva. Cueva Jiménez tiene una composición de especies muy similar a Rancho La Brisca, ambas localizadas al norte de México (Figura 54).

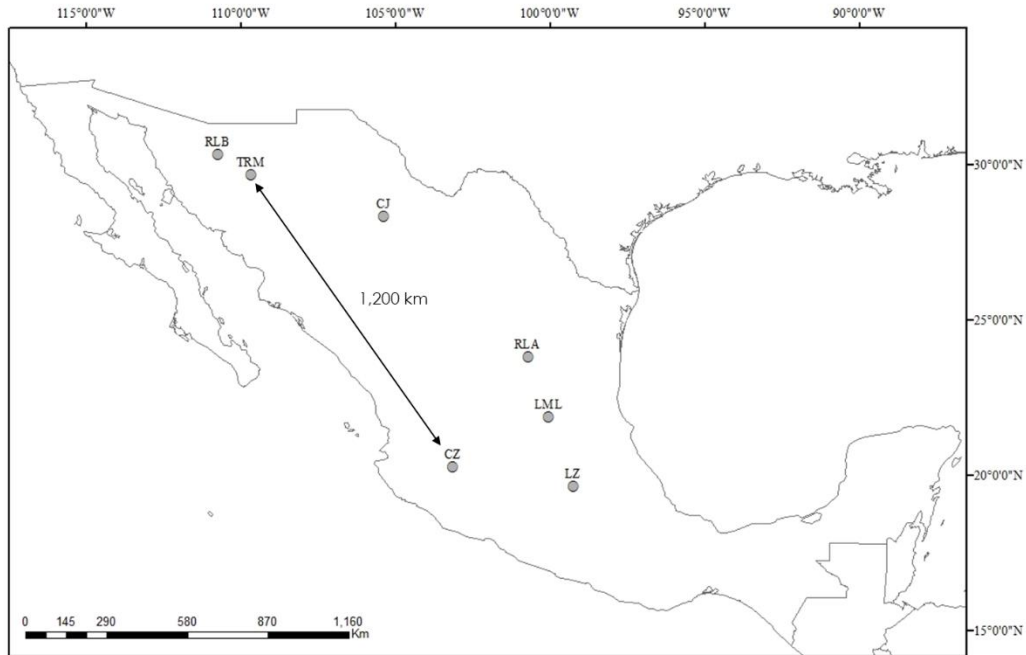


Figura 54. Localidades con mayor similitud en incidencia de especies a las cuencas Chapala-Zacoalco (Jaccard con UPGMA). Las flechas indican la distancia geográfica que separa las cuencas Chapala Zacoalco (CZ) y Térapa y Río de Moctezuma (TRM). Localidades y sus respectivos códigos en Apéndice, Cuadro A3.

La prueba Q de Cochran (Zar, 2010) indicó que la composición de especies de aves es significativamente diferente entre las distintas localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica ($Q = 1677.26$, $df = 63$, $p < 2.2e-16$). Con base en las diferencias significativas del análisis Post hoc, las localidades que mostraron 50 o más diferencias significativas con respecto a las demás localidades fueron: Carpinteria Asphalt, California (CA), Rancho La Brea, California (RaLB), Fossil Lake, Oregon (FL), Little Box Elder Cave, Wyoming (LBE), Haile 11B, Florida (H11B), Ichetucknee River, Florida (IR) y Reddick 1A, B y C, Florida (R1ABC) (Apéndice, Cuadro A5). Todas estas localidades tienen en común una alta riqueza de especies de aves fósiles comparadas con el resto (con 76, 133, 84, 71, 71, 68 y 68 especies respectivamente) (Apéndice, Cuadro A3), lo cual pudo tener un efecto directo sobre su diferenciación en composición de especies.

El árbol PAUP realizado a partir del dendrograma de Jaccard con UPGMA (Figura 53) comprende 62 nodos representados en la figura 55. La lista de las especies que definen a cada nodo se presenta en el Apéndice, Cuadro A6. La configuración del dendrograma demuestra que el agrupamiento de las localidades en función de su composición de especies de aves está anidado. Los principales grupos geográficos integran el nodo 1, que comprende a las localidades con especies que definen el grupo de México; el nodo 7, que comprende a las localidades con especies que definen a México y EUA; el nodo 8, anidado con el nodo 7, que comprende a las localidades con especies del Oeste de EUA y México; el nodo 11, que no tiene especies que lo definan; el nodo 12, anidado con los nodos 7 y 11, que comprende a las localidades con especies del Oeste de EUA y México; los nodos 22 y 23, anidados con los nodos 7 y 11, que comprenden a las localidades con especies de los Estados Unidos de América; el nodo 24, anidado con los nodos 7, 11, 22 y 23, que comprende a las localidades con especies del Oeste y Centro de EUA; el nodo 38, anidado con los nodos 7, 11, 22 y 23, que comprende a las localidades con especies del Este y Centro de EUA; y el nodo 43, anidado con los nodos 7, 11, 22, 23 y 38, que comprende a las localidades con especies del Centro de EUA (Figura 55; Cuadro 5).

En general, los principales grupos geográficos comparten especies que tienen una amplia área de distribución geográfica y una alta incidencia en el registro fósil (Cuadro 5; Apéndice, Cuadro A6). De estas especies, 27 son exclusivas de Norteamérica en la actualidad y definen a Norteamérica como una unidad geográfica durante el Pleistoceno tardío (Cuadro 6). Al mismo tiempo, existen 22 especies que actualmente se comparten con Centroamérica, 16 con Sudamérica y 14 con Centro y Sudamérica (Cuadro 6). Los principales grupos geográficos del Pleistoceno tardío de Norteamérica cuentan con nueve especies que actualmente se comparten

con el Viejo Mundo (Cuadro 6). De estas, seis se distribuyen también en Centroamérica y dos hasta Sudamérica (Cuadro 6).

En el Cuadro 5 se enlistan las especies que comparten los principales grupos geográficos de localidades obtenidos en el análisis de Jaccard con UPGMA descritas arriba (Figura 53). Con respecto a las cuencas Chapala-Zacoalco, esta localidad está incluida dentro del grupo de México (Nodo 6) (Figura 55). Este nodo comprende localidades que comparten las especies *Anas acuta* (1*) y *Meleagris gallopavo* (1*) de manera ambigua (Cuadro 5). Por su parte, las cuencas Chapala-Zacoalco comparten con Térapa y Río de Moctezuma 14 especies, tres de las cuales son de distribución ambigua: *Anas platyrhynchos*, *Aythya collaris*, *Oxyura jamaicensis*, *Spatula cyanoptera*, *S. discors*, *Gallinula galeata*, *Euphagus cyanocephalus*, *Ardea herodias*, *Pelecanus erythrorhynchos*, *Plegadis chihi* y *Phalacrocorax auritus*; y *Spatula clypeata* (1*), *Fulica americana* (1*) y *Podilymbus podiceps* (1*) de manera ambigua (Cuadro 5). Por su parte, las cuencas Chapala-Zacoalco se definieron por la presencia de una diversidad de especies no compartidas con Térapa y Río de Moctezuma, que incluye dos aves rapaces (*Buteo regalis* y † *Buteogallus fragilis*), una codorniz (*Callipepla squamata*), una golondrina (*Progne subis*), y una gran variedad de aves acuáticas (*Anser albifrons*, *A. caerulescens*, *Aythya affinis*, *A. americana*, *A. marila*, *A. valisineria*, *Bucephala albeola*, *Lophodytes cucullatus*, *Mareca americana*, *Larus argentatus*, *Mycteria americana*, † *M. wetmorei*, *Gavia immer*, *Rallus elegans*, *Nyctanassa violacea*, *Eudocimus albus*, *Phoenicopterus ruber*, *Aechmophorus occidentalis-clarkii*, *Podiceps grisegena* y *Anhinga anhinga*) (Cuadro 5).

Las especies de aves exclusivas de Chapala-Zacoalco son *Geranoaetus albicaudatus* y *Megaceryle torquata* (Cuadro 5). Las demás especies que definen las cuencas Chapala-Zacoalco con el mapeo resultante en PAUP no son únicas del sitio, pues se comparten con otras 43

localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica (Cuadro 7). Entre estas especies, las que tienen una mayor frecuencia en otras localidades del Pleistoceno tardío son *Buteo regalis* (6 localidades), *Anser albifrons* (5 localidades), *A. caerulescens* (5 localidades), *Aythya affinis* (14 localidades), *A. valisineria* (7 localidades), *Bucephala albeola* (9 localidades), *Lophodytes cucullatus* (6 localidades), *Mareca americana* (7 localidades), *Gavia immer* (6 localidades), *Rallus elegans* (7 localidades), *Eudocimus albus* (5 localidades), *Aechmophorus occidentalis-clarkii* (8 localidades) y *Anhinga anhinga* (5 localidades) (Cuadro 7). Asimismo, las localidades del Pleistoceno tardío que comparten una mayor cantidad de estas especies con Chapala-Zacoalco son: del oeste de EUA, Carpinteria Asphalt, California (4 especies), Lumber yard, California (5 especies), McKittrick Tar Pits, California (4 especies), Newport Bay Mesa, California (4 especies), Rancho La Brea, California (7 especies) y Fossil Lake, Oregon (12 especies); y del este de EUA, Cutler Hammock, Florida (4 especies), Haile 11B, Florida (5 especies), Ichetucknee River, Florida (10 especies) y Seminole Field, Florida (5 especies) (Cuadro 7).

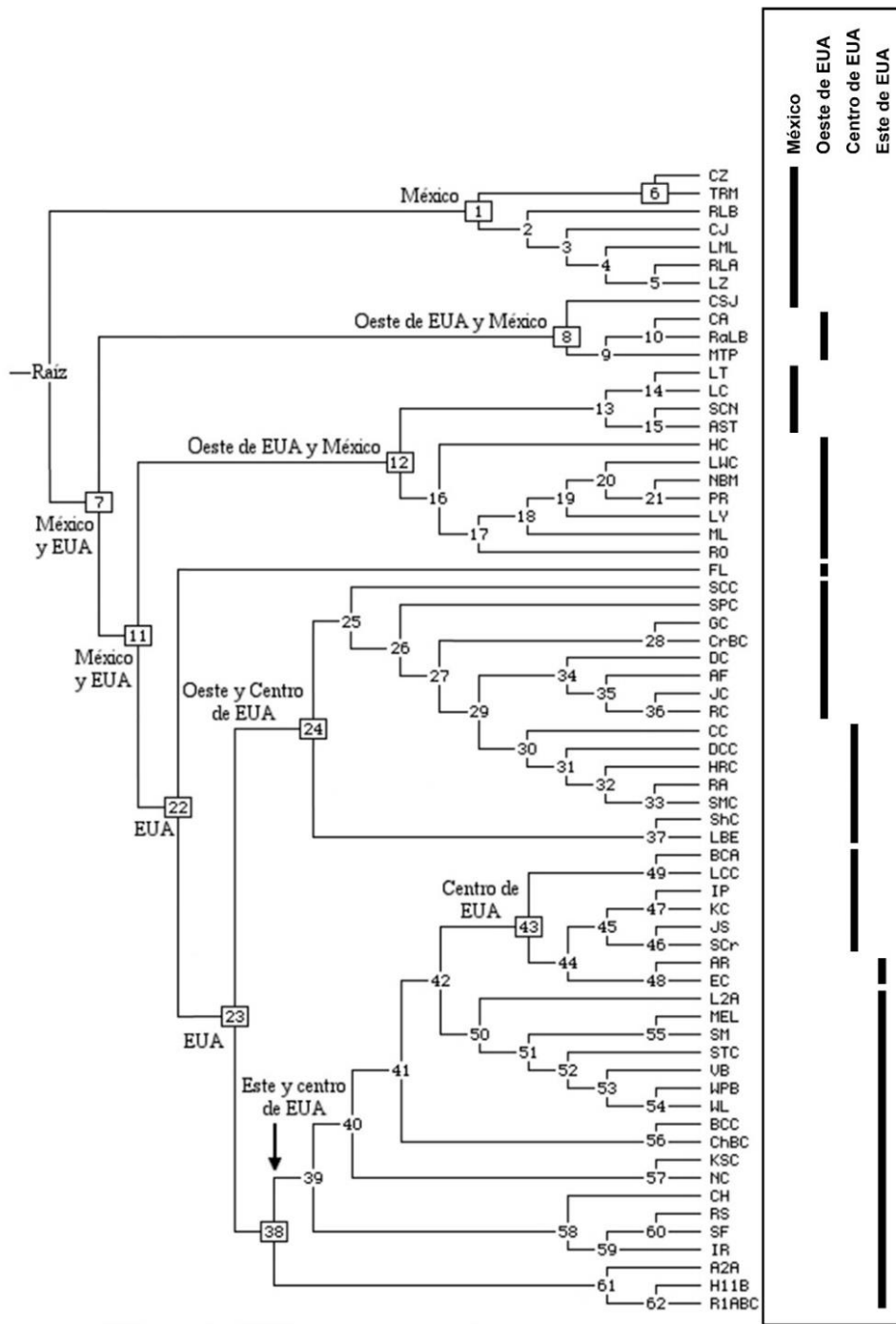


Figura 55. Jerarquización geográfica con base en las especies compartidas por nodos de acuerdo con el dendrograma de Jaccard con UPGMA (Figura 53) con las localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica. En rectángulo, nodos de los principales grupos geográficos de localidades (nodos 1, 8, 12, 24, 38 y 43) y los grupos de México y EUA (nodos 7 y 11), Estados Unidos de América (nodos 22 y 23) y Chapala-Zacoalco (CZ) y Térapa y Río de Moctezuma (TRM) (nodo 6). Especies de aves que definen los nodos en Cuadro 5 y Apéndice, Cuadro A6.

Cuadro 5. Especies de aves que definen los nodos 1, 6, 7, 8, 11, 12, 22, 23, 24, 38 y 43 y las cuencas Chapala-Zacoalco (CZ) y Térapa y Río de Moctezuma (TRM) de acuerdo con el mapeo efectuado en PAUP. Asterisco indica especies con el origen de su distribución ambigua. 1* = Especies que bien siempre estuvieron en la localidad o tienen una distribución casual en el sitio. 0* = Especies esperadas que no se preservaron en el registro fósil, no se encontraron durante la prospección, se extinguieron localmente, o nunca vivieron en el sitio.

Nodo/Localidad	Especies
Nodo 1	<i>Anas acuta</i> (1*), <i>Meleagris gallopavo</i> (1*)
Nodo 6	<i>Anas platyrhynchos</i> , <i>Aythya collaris</i> , <i>Oxyura jamaicensis</i> , <i>Spatula cyanoptera</i> , <i>Spatula discors</i> , <i>Gallinula galeata</i> , <i>Euphagus cyanocephalus</i> , <i>Ardea herodias</i> , <i>Pelecanus erythrorhynchos</i> , <i>Plegadis chihi</i> , <i>Phalacrocorax auritus</i> , <i>Spatula clypeata</i> (1*), <i>Fulica americana</i> (1*), <i>Podilymbus podiceps</i> (1*)
CZ	Especies exclusivas: <i>Geranoaetus albicaudatus</i> , <i>Megaceryle torquata</i> Especies compartidas con otras localidades: <i>Buteo regalis</i> , <i>Buteogallus fragilis</i> , <i>Anser albifrons</i> , <i>Anser caerulescens</i> , <i>Aythya affinis</i> , <i>Aythya americana</i> , <i>Aythya marila</i> , <i>Aythya valisineria</i> , <i>Bucephala albeola</i> , <i>Lophodytes cucullatus</i> , <i>Mareca americana</i> , <i>Larus argentatus</i> , <i>Mycteria americana</i> , <i>Mycteria wetmorei</i> , <i>Callipepla squamata</i> , <i>Gavia immer</i> , <i>Rallus elegans</i> , <i>Progne subis</i> , <i>Nyctanassa violacea</i> , <i>Eudocimus albus</i> , <i>Phoenicopterus ruber</i> , <i>Aechmophorus occidentalis-clarkii</i> , <i>Podiceps grisegena</i> , <i>Anhinga anhinga</i>
TRM	<i>Buteogallus daggetti</i> , <i>Circus hudsonius</i> , <i>Anabernicula oregonensis</i> , <i>Branta canadensis</i> , <i>Mareca strepera</i> , <i>Charadrius vociferus</i> , <i>Caracara cheriway</i> , <i>Porphyrio martinicus</i> , <i>Porzana carolina</i> , <i>Agelaius phoeniceus</i> , <i>Molothrus ater</i> , <i>Pandanaris convexa</i> , <i>Quiscalus mexicanus</i> , <i>Xanthocephalus xanthocephalus</i> , <i>Ardea alba</i> , <i>Podiceps nigricollis</i> , <i>Oraristrix brea</i> , <i>Aquila chrysaetos</i> (1*), <i>Meleagris gallopavo</i> (0*)
Nodo 7	<i>Aquila chrysaetos</i> , <i>Corvus corax</i> , <i>Bubo virginianus</i>
Nodo 8	<i>Buteo jamaicensis</i> , <i>Circus hudsonius</i> , <i>Neogyps errans</i> , <i>Neophrontops americanus</i> , <i>Coragyps atratus</i> , <i>Teratornis merriami</i> , <i>Numenius americanus</i> , <i>Zenaida macroura</i> , <i>Geococcyx californianus</i> , <i>Caracara cheriway</i> , <i>Falco mexicanus</i> , <i>Falco sparverius</i> , <i>Nycticorax nycticorax</i> , <i>Asio otus</i> , <i>Buteo regalis</i> (1*), <i>Buteogallus daggetti</i> (1*), <i>Spizaetus grinnelli</i> (1*), <i>Gymnogyps californianus</i> (1*), <i>Teratornis merriami</i> (1*), <i>Oxyura jamaicensis</i> (1*), <i>Phalaenoptilus nuttalli</i> (1*), <i>Patagioenas fasciata</i> (1*), <i>Turdus migratorius</i> (1*), <i>Megascops asio-kennicottii</i> (1*), <i>Tyto alba</i> (1*)
Nodo 11	Sin especies que definan el nodo
Nodo 12	<i>Aquila chrysaetos</i> (0*), <i>Corvus corax</i> (0*), <i>Bubo virginianus</i> (0*)
Nodo 22	<i>Spatula discors</i> , <i>Colaptes auratus</i> , <i>Anas acuta</i> (1*), <i>Branta canadensis</i> (1*), <i>Spatula clypeata</i> (1*), <i>Centrocercus urophasianus</i> (1*), <i>Fulica americana</i> (1*), <i>Podilymbus podiceps</i> (1*)
Nodo 23	<i>Buteo jamaicensis</i> , <i>Zenaida macroura</i> , <i>Falco sparverius</i> , <i>Corvus brachyrhynchos</i> , <i>Coragyps atratus</i> (1*), <i>Pica hudsonia</i> (1*)
Nodo 24	<i>Buteo swainsoni</i> , <i>Gymnogyps californianus</i> (1*), <i>Turdus migratorius</i> (1*), <i>Aegolius acadicus</i> (1*), <i>Podilymbus podiceps</i> (0*)

Nodo 38	<i>Ectopistes migratorius</i> , <i>Meleagris gallopavo</i> , <i>Rallus elegans</i> (1*), <i>Cardinalis cardinalis</i> (1*), <i>Corvus ossifragus</i> (1*), <i>Cyanocitta crista</i> (1*), <i>Aquila chrysaetos</i> (0*), <i>Anas acuta</i> (0*), <i>Branta canadensis</i> (0*), <i>Centrocercus urophasianus</i> (0*), <i>Corvus corax</i> (0*), <i>Bubo virginianus</i> (0*)
Nodo 43	<i>Colinus virginianus</i> (0*), <i>Meleagris gallopavo</i> (0*), <i>Strix varia</i> (0*)

Cuadro 6. Distribución geográfica actual de las especies de aves fósiles que definen los principales grupos geográficos del Pleistoceno tardío de Norteamérica de acuerdo con el mapeo efectuado en PAUP.

Especie	Exclusivas de Norteamérica	Se comparten con:		
		Centroamérica	Sudamérica	Viejo Mundo
<i>Aquila chrysaetos</i>				X
<i>Buteo jamaicensis</i>		X		
<i>Buteo regalis</i>				
<i>Buteo swainsoni</i>			X	
<i>Buteogallus daggetti</i> †	X			
<i>Circus hudsonius</i>		X		X
<i>Neogyps errans</i> †	X			
<i>Neophrontops americanus</i> †	X			
<i>Spizaetus grinnelli</i> †	X			
<i>Coragyps atratus</i>		X	X	
<i>Gymnogyps californianus</i>	X			
<i>Teratornis merriami</i> †	X			
<i>Anas acuta</i>		X		X
<i>Anas platyrhynchos</i>				
<i>Aythya collaris</i>		X		
<i>Branta canadensis</i>	X			
<i>Oxyura jamaicensis</i>		X	X	
<i>Spatula clypeata</i>		X		X
<i>Spatula cyanoptera</i>		X	X	
<i>Spatula discors</i>		X	X	
<i>Phalaenoptilus nuttallii</i>	X			
<i>Numenius americanus</i>	X			
<i>Ectopistes migratorius</i> †	X			
<i>Patagioenas fasciata</i>		X	X	
<i>Zenaida macroura</i>		X		

<i>Geococcyx californianus</i>	X			
<i>Caracara cheriway</i>		X	X	
<i>Falco mexicanus</i>	X			
<i>Falco sparverius</i>		X	X	
<i>Colinus virginianus</i>	X			
<i>Centrocercus urophasianus</i>	X			
<i>Meleagris gallopavo</i>	X			
<i>Fulica americana</i>		X	X	
<i>Gallinula galeata</i>		X	X	
<i>Rallus elegans</i>	X			
<i>Cardinalis cardinalis</i>	X			
<i>Corvus brachyrhynchos</i>	X			
<i>Corvus corax</i>		X		X
<i>Corvus ossifragus</i>	X			
<i>Cyanocitta cristata</i>	X			
<i>Pica hudsonia</i>				X
<i>Euphagus cyanocephalus</i>	X			
<i>Turdus migratorius</i>	X			
<i>Ardea herodias</i>		X	X	
<i>Nycticorax nycticorax</i>		X	X	X
<i>Pelecanus erythrorhynchos</i>	X			
<i>Plegadis chihi</i>			X	
<i>Colaptes auratus</i>		X		
<i>Podilymbus podiceps</i>		X	X	
<i>Aegolius acadicus</i>	X			
<i>Asio otus</i>				X
<i>Bubo virginianus</i>		X	X	
<i>Megascops asio-kennicottii</i>	X			
<i>Strix varia</i>	X			
<i>Tyto alba</i>		X	X	X
<i>Phalacrocorax auritus</i>	X			

Cuadro 7. Especies de aves que definen las cuencas Chapala-Zacoalco de acuerdo con el mapeo efectuado en PAUP y localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica con las que se comparten.

Especie	Localidad
<i>Buteo regalis</i>	Cueva de San Josecito (CSJ), Carpinteria Asphalt (CA), Hawver Cave (HC), Rancho La Brea (RaLB), Crystal Ball Cave (CrBC), Little Box Elder Cave (LBE)
<i>Buteogallus fragilis</i> †	Carpinteria Asphalt (CA), McKittrick Tar Pits (MTP), Rancho La Brea (RaLB), Shelter Cave (ShC)
<i>Callipepla squamata</i>	Santa Cruz Nuevo (SCN), Sandia and Marmot Caves (SMC), Shelter Cave (ShC)
<i>Progne subis</i>	Reddick (1A, B y C) (R1ABC)
<i>Anser albifrons</i>	Lumber yard (LY), Newport Bay Mesa (NBM), Rancho La Brea (RaLB), Fossil Lake (FL), Shelter Cave (ShC)
<i>Anser caerulescens</i>	Carpinteria Asphalt (CA), Rancho La Brea (RaLB), Fossil Lake (FL), American Falls (Rainbow Beach) (AF), Shorts Creek (SCr)
<i>Aythya affinis</i>	Lago de Texcoco (Chimalhuacán, Tepexpan, Tocuila y Peñón de los Baños) (LT), McKittrick Tar Pits (MTP), Rancho del Oro (RO), Fossil Lake (FL), Howell's Ridge Cave (HRC), Shorts Creek (SCr), Bell Cave (BCC), Haile 11B (H11B), Ichetucknee River (IR), Melbourne (MEL), Rock Springs (RS), Saber-Tooth Cave (STC), Sarasota (Hog Creek, Florida Avenue Pit y Venice Rocks) (SM), Seminole Field (SF)
<i>Aythya americana</i>	Lago de Zumpango (LZ), Fossil Lake (FL), Ichetucknee River (IR)
<i>Aythya marila</i>	Smith Creek Cave (SCC), Fossil Lake (FL)
<i>Aythya valisineria</i>	Rancho La Amapola (RLA), Newport Bay Mesa (NBM), Rancho La Brea (RaLB), Fossil Lake (FL), Dark Canyon Cave (DCC), Bell Cave (BCC), Ichetucknee River (IR)
<i>Bucephala albeola</i>	Cueva Jiménez (CJ), Lumber yard (LY), McKittrick Tar Pits (MTP), Rancho del Oro (RO), Fossil Lake (FL), Haile 11B (H11B), Ichetucknee River (IR), Kingston Saltpeter Cave (KSC), Natural Chimneys (NC)
<i>Lophodytes cucullatus</i>	Fossil Lake (FL), Sandia and Marmot Caves (SMC), Arredondo 2A (A2A), Haile 11B (H11B), Ichetucknee River (IR), Kingston Saltpeter Cave (KSC)
<i>Mareca americana</i>	Carpinteria Asphalt (CA), Lumber yard (LY), McKittrick Tar Pits (MTP), Smith Creek Cave (SCC), Fossil Lake (FL), Howell's Ridge Cave (HRC), Ichetucknee River (IR)
<i>Larus argentatus</i>	Fossil Lake (FL)
<i>Mycteria americana</i>	Ichetucknee River (IR), West Palm Beach (WPB)
<i>Mycteria wetmorei</i> †	Laguna de la Media Luna (LML), Rancho La Brea (RaLB)
<i>Gavia immer</i>	Lumber yard (LY), Newport Bay Mesa (NBM), Playa del Rey (PR), Bell Cave (BCC), Cutler Hammock (CH), Rock Springs (RS)
<i>Rallus elegans</i>	Cueva de San Josecito (CSJ), Arredondo 2A (A2A), Cutler Hammock (CH), Haile 11B (H11B), Ichetucknee River (IR), Lecanto 2A (L2A), Seminole Field (SF)
<i>Nyctanassa violacea</i>	Seminole Field (SF), Vero Beach (VB)
<i>Eudocimus albus</i>	Rancho La Brea (RaLB), Cutler Hammock (CH), Haile 11B (H11B), Ichetucknee River

	(IR), Seminole Field (SF)
<i>Phoenicopterus ruber</i>	Lago de Texcoco (Chimalhuacán, Tepexpan, Tocuila y Peñón de los Baños) (LT)
<i>Aechmophorus occidentalis-clarkii</i>	Lago de Texcoco (Chimalhuacán, Tepexpan, Tocuila y Peñón de los Baños) (LT), Lumber yard (LY), Manix Lake (ML), Newport Bay Mesa (NBM), Playa del Rey (PR), Rancho del Oro (RO), Fossil Lake (FL), Rocky Arroyo (Burnet Cave) (RA)
<i>Podiceps grisegena</i>	Fossil Lake (FL)
<i>Anhinga anhinga</i>	Cutler Hammock (CH), Ichetucknee River (IR), Melbourne (MEL), Rock Springs (RS), Seminole Field (SF)

5.4 Uso de hábitat de las aves del Pleistoceno tardío de Norteamérica

El CCA mostró que el tipo de dieta (D), el estatus migratorio (EM) y la estrategia de forrajeo (F) de las especies de aves tuvieron una fuerte asociación con los ambientes de depósito “Lago” y “Costa” (Figura 56). Estos ambientes incluyen numerosas aves de hábitos acuáticos como *Anas acuta* (An4), *A. crecca-carolinensis* (An5), *A. platyrhynchos* (An8), *Aythya collaris* (An16), *Branta canadensis* (An20), *Bucephala albeola* (An25), *Oxyura jamaicensis* (An45), *Spatula clypeata* (An47), *S. cyanoptera* (An48), *Tringa melanoleuca* (Ch50), *Fulica americana* (Gr7), *Rallus limicola* (Gr13) y *Podiceps nigricollis* (Po5), la mayoría con un tipo de dieta omnívora, una migración de escala continental con o sin poblaciones residentes y una estrategia de forrajeo de vadeador/filtrador y/o buceador (Cuadros 1 y 2). Como excepciones, se tiene a *Circus hudsonius* (Ac19), que posiblemente se agrupó con estas especies debido a ciertos rasgos en su historia de vida como su estatus migratorio de escala continental con poblaciones residentes (Cuadros 1 y 2); y a *Molothrus ater* (Pa73), el cual tiene rasgos de historia de vida notablemente distintos respecto a las anteriores especies (Cuadros 1 y 2) y posiblemente se agrupó con ellas debido a su alta incidencia en “Lago” respecto a otros tipos de ambientes de depósito (Apéndice, Cuadro A4). En los casos de *Charadrius vociferus* (Ch8) y *Falco peregrinus* (Fa6), ambas especies se agruparon próximas a las arriba mencionadas debido a su estatus migratorio de escala continental con poblaciones residentes (Cuadros 1 y 2), pero su asociación fue más débil debido

El estrato de forrajeo (EF) y el tipo de anidamiento (TA) de las especies de aves presentó una asociación con el ambiente de depósito “Cueva” (Figura 56). Este ambiente se caracteriza por tener aves rapaces y carroñeras que utilizan el medio aéreo para conseguir sus alimentos, aunque en algunos casos también utilizan otros estratos como el sotobosque y el dosel, como *Accipiter cooperii* (Ac2), *A. striatus* (Ac4), *Aquila chrysaetos* (Ac6), *Buteo jamaicensis* (Ac8), *B. lineatus* (Ac10), *B. swainsoni* (Ac14), *Cathartes aura* (Ac32), *Coragyps atratus* (Ac33), *Gymnogyps californianus* (Ac34), *Falco mexicanus* (Fa4), *F. sparverius* (Fa8), *Asio flammeus* (St3), *A. otus* (St4), *Athene cunicularia* (St6), *Bubo virginianus* (St9), *Megascops asio-kennicottii* (St13), *Strix varia* (St19) y *Tyto alba* (St21), y aves que buscan su alimento principalmente en el suelo, como † *Ectopistes migratorius* (Co2), *Zenaida macroura* (Co6), *Geococcyx californianus* (Cu2), *Colinus virginianus* (Ga8), *Centrocercus urophasianus* (Ga15), *Meleagris gallopavo* (Ga23), *Corvus brachyrhynchos* (Pa13), *C. corax* (Pa15), *Pica hudsonia* (Pa26), *Turdus migratorius* (Pa110) y *Colaptes auratus* (Pi1) (Cuadros 1 y 2). En general, estas aves tienen un anidamiento de tipo individual (e.g. *Accipiter cooperii*, *Aquila chrysaetos*, *Geococcyx californianus*, *Falco mexicanus*, *Centrocercus urophasianus* y *Bubo virginianus*), en algunos casos combinado con el tipo de anidamiento colonial (e.g. *Corvus corax* y *Buteo swainsoni*) (Cuadros 1 y 2). La excepción es *Gallinago gallinago* (Ch38), pues es una especie que difiere de las anteriores en algunos de sus rasgos de historia de vida como en su estrato de forrajeo principalmente acuático, aunque es posible que se haya agrupado con las mismas debido a su tipo de anidamiento individual y a su alta incidencia en el tipo de ambiente de depósito “Cueva” (Cuadros 1 y 2; Apéndice, Cuadro A4). Las especies *B. lineatus* (Ac10), *M. gallopavo* (Ga23), *C. brachyrhynchos* (Pa13) y *S. varia* (St19) presentaron una asociación más débil con el

ambiente de depósito “Cueva” respecto a otras especies debido a que tienen una alta incidencia en los ambientes de depósito “Humedal” y/o “Río” (Figura 56; Apéndice, Cuadro A4).

El comportamiento social (CS) de las especies de aves no presentó una asociación clara con algún tipo de ambiente de depósito (Figura 56). Además, ninguno de los rasgos funcionales de las especies tuvo relación alguna con los tipos de ambientes de depósito “Río” y “Humedal” (Figura 56). En el caso del ambiente de depósito “Río”, es posible que las especies *Haliaeetus leucocephalus* (Ac22), † *Ciconia maltha* (Ci1), *Antigone canadensis* (Gr2), *Grus americana* (Gr3), *Ardea alba* (Pe1) y *A. herodias* (Pe2) se asociaran con este tipo de ambiente debido a su alta incidencia fósil en “Río” (Apéndice, Cuadro A4). Otras especies, como † *Teratornis merriami* (Ac38), *Aythya affinis* (An14), *Gallinula galeata* (Gr8), *Rallus elegans* (Gr12), *Agelaius phoeniceus* (Pa66), *Podilymbus podiceps* (Po7) y *Phalacrocorax auritus* (Su3) también se asociaron con el tipo de ambiente de depósito “Río”, aunque su asociación fue más débil debido a su alta incidencia en “Lago” y/o “Humedal” y que, en los casos de *A. affinis* (An14), *P. podiceps* (Po7) y *P. auritus* (Su3), poseen además una estrategia de forrajeo de buceador al igual que otras especies como *Aythya collaris* (An16) y *Oxyura jamaicensis* (An45) (Figura 56; Apéndice, Cuadro A4). Es posible además que las anteriores especies se hayan agrupado debido a ciertos rasgos comunes en su historia de vida, como su estrato de forrajeo en un ambiente acuático (Cuadros 1 y 2). En el caso del ambiente de depósito “Humedal”, el resultado obtenido puede deberse a que este tipo de ambiente tiene una diversidad de especies que poseen una gran variedad de rasgos de historia de vida (Apéndice, Cuadro A4). Como ejemplo se tiene a *Accipiter cooperii* (Ac2), *Circus hudsonius* (Ac19), † *Teratornis merriami* (Ac38), *Spatula clypeata* (An47), *Charadrius vociferus* (Ch8), *Tringa melanoleuca* (Ch50), *Caracara cheriway* (Fa1), *Falco peregrinus* (Fa6), *Porzana carolina* (Gr11), *Rallus limicola* (Gr13), *Corvus*

brachyrhynchos (Pa13), *Agelaius phoeniceus* (Pa66) y *Molothrus ater* (Pa73) (Apéndice, Cuadro A4), las cuales tienen una alta incidencia en “Humedal” y se encuentran distribuidas en todos los cuadrantes del CCA a excepción de *Spatula discors* (An49) y *P. carolina* (Gr11), que están ubicadas en el eje de la ordenada (Figura 56).

6. DISCUSIÓN

6.1 Avifauna del Pleistoceno tardío de las cuencas Chapala-Zacoalco

Con este estudio la avifauna fósil del Pleistoceno tardío de las cuencas Chapala-Zacoalco aumentó a 49 taxones, pues se reportaron 40 taxones no mencionados previamente por Howard (1969) para las lagunas San Marcos y Zacoalco. Adicionando el material fósil de aves reportado por Howard (1969) y Álvarez (1977) de la Formación Chapala y la Cantera de Jocotepec respectivamente, † *Ptyolimbus baryosteus*, *Podiceps caspicus* (= *Podiceps nigricollis*), *Phalacrocorax olivaceus* (= *Phalacrocorax brasilianus*), † *Phalacrocorax goletensis*, † *Phalacrocorax chapalensis*, *Tigrisoma* sp., † *Oxyura zapatanima*, *Calidris fuscicollis* y *Sturnella* sp. aumentarían el registro de la avifauna fósil de la localidad a 58 taxones. Sin embargo, este material no se consideró para el presente trabajo debido a las razones expuestas anteriormente (ver sección 3.1).

Del material descrito, *Anser* sp. cf. *A. albifrons*, Tadornini, *Aythya* sp. cf. *A. marila*, *Lophodytes cucullatus*, *Mareca americana*, *Podiceps* sp. cf. *P. grisegena*, *Larus* sp. cf. *L. argentatus*, *Gavia immer*, *Mycteria americana*, *Anhinga anhinga*, *Nyctanassa violacea*, *Eudocimus albus*, *Geranoaetus* sp. cf. *G. albicaudatus*, *Megaceryle torquata*, y *Progne* sp. cf. *P. subis* son nuevos registros para el Pleistoceno tardío de México, aumentando la riqueza de aves conocidas para este periodo. De los anteriores, *Geranoaetus* sp. cf. *G. albicaudatus*, *M. torquata* y Tadornini son exclusivos de las cuencas y representan nuevos registros para el Pleistoceno tardío de Norteamérica. Todas las aves fósiles descritas existen en la actualidad, con excepción de Tadornini, que podría tratarse de una nueva especie (ver Paleontología Sistemática).

La cantidad de 43 especies y 49 taxones de aves fósiles del sitio es superada únicamente por las 54 especies y 61 taxones de aves fósiles de la Cueva de San Josecito, Nuevo León, para el

territorio nacional (Howard, 1940, 1972a; Miller, 1940; Olson, 1974b; Steadman *et al.*, 1994; Rea, 1997; Corona-Martínez, 2002, 2008; Arroyo-Cabrales y Johnson, 2003; Bocheński y Campbell, 2006). Ambas localidades comparten algunas familias de aves fósiles (e.g. Accipitridae, Anatidae, Phasianidae, Rallidae, Icteridae, Ardeidae y Podicipedidae), pero difieren en la mayoría de las familias reportadas por los autores arriba mencionados (e.g. Teratornithidae, Laridae, Ciconiidae, Columbidae, Cerylidae, Cuculidae, Falconidae, Gaviidae, Corvidae, Pelecanidae, Phoenicopteridae, Psittacidae y Strigidae). En composición, las cuencas Chapala-Zacoalco poseen una mayor proporción de familias de aves acuáticas (del 70%) (e.g. Anatidae, Ardeidae, Podicipedidae y Phalacrocoracidae) que la Cueva de San Josecito (del 30%), mientras que esta última localidad está caracterizada por tener una mayor proporción de familias de aves con hábitos terrestres (del 70%) (e.g. Accipitridae, Corvidae, Psittacidae y Strigidae).

La proporción de especies de aves acuáticas y las asociadas a un cuerpo de las cuencas (del 91%), es similar a la encontrada por Howard (1969) y Álvarez (1977) para la Formación Chapala y la Cantera de Jocotepec, respectivamente. La presencia dominante de anátidos, podicipédidos, fenicoptéridos, láridos, gávidos, falacrocorácidos y pelecanidos sugiere que en el pasado debió existir un ecosistema lacustre similar al que se tiene hoy en día en la región (Álvarez, 1977; Howell y Webb, 1995). Por otra parte, la preferencia de hábitat que tienen los rálidos, ciconíidos, aníngidos, ardeidos, tresquiornítidos y alcedínidos por ambientes acuáticos lénticos con vegetación emergente a sus alrededores y la presencia de especies típicas de sistemas ribereños (*Buteogallus fragilis* †, *Anhinga anhinga* y *Megaceryle torquata*; en *B. fragilis* † inferido a partir de los representantes actuales del género), indican que este tipo de hábitats también se encontraron en las inmediaciones de las cuencas (Schnell, 1994; Howell y Webb, 1995; Frederick y Siegel-Causey, 2000; Brush, 2009). El registro de *Phoenicopterus* sp.

†, *Phoenicopterus* sp. cf. *P. ruber* y *Eudocimus albus* sugiere la existencia de cuerpos de agua salinos para el Pleistoceno tardío de las cuencas (Howell y Webb, 1995; Heath *et al.*, 2009), lo cual concuerda con lo encontrado por Michaud *et al.* (2000) a partir de las diatomeas del Plioceno-Pleistoceno del sitio que indican fluctuaciones en los niveles de salinidad de los paleolagos a través del tiempo. El uso de hábitat de *Meleagris gallopavo* de bosques semihúmedos a semiáridos de pino-encino y encino acompañados de pastizales y matorrales (Howell y Webb, 1995; McRoberts *et al.*, 2014); y, de *Callipepla squamata*, *Geranoaetus* sp. cf. *G. albicaudatus* y *Buteo regalis* de pastizales, sabanas y matorrales áridos a húmedos con vegetación arbórea esparcida (Howell y Webb, 1995; Dabbert *et al.*, 2009; Farquhar, 2009; Ng *et al.*, 2017), indican que este tipo de vegetación probablemente existió en los alrededores de las cuencas. Los paseriformes *Progne* sp. cf. *P. subis* y *Euphagus* sp. cf. *E. cyanocephalus* ocupan hábitats similares a las anteriores especies, aunque suelen encontrarse asociados a un cuerpo de agua (Howell y Webb, 1995; Martin, 2002; Brown y Tarof, 2013). La composición de especies de aves de la localidad y su preferencia y uso de hábitat sugiere por lo tanto un paleoambiente árido a méxico de pastizales y parches de vegetación arbustiva y arbórea con la presencia de extensos cuerpos de agua lacustres y pantanosos alimentados por sistemas rivereños, similar al inferido por Álvarez (1977), Cavender y Miller (1982), Miller y Carranza-Castañeda (1984), Smith (1987) y Rufolo (1998) a partir de los restos de la ictiofauna, avifauna y megafauna pleistocénica de la localidad.

La presencia de especies con una distribución actual circumpolar (*Aythya* sp. cf. *A. marila* y *Podiceps* sp. cf. *P. grisegena*) (Stout y Nuechterlein, 1999; Kessel *et al.*, 2002), así como de una gran cantidad de taxones de procedencia boreal (e.g. la mayoría de las aves acuáticas y especies de gallináceas, rapaces y pájaros) y otras más que conforman el componente austral

(e.g. flamencos, cigüeñas, aningas, íbices, rapaces y martines pescadores) (Vuilleumier, 1985; Howell y Webb, 1995; Corona-Martínez, 2008) sugiere que, debido a su ubicación geográfica, la localidad fue una importante zona de transición y residencia para la avifauna proveniente de Norte y Sudamérica tras eventos de recambio faunístico como el Gran Intercambio Biótico Americano (aunque es posible que, así como en otros grupos de aves, el tránsito fuese previo a este acontecimiento debido a la presencia de especies con una gran capacidad de dispersión y amplia distribución, como *Oxyura jamaicensis* y *Podilymbus podiceps*) (Mayr, 1946, 1964; Howell, 1969; Vuilleumier, 1984, 1985; Webb *et al.*, 2003; Barker, 2007; Arroyo-Cabrales *et al.*, 2008; Corona-Martínez, 2008; Weir *et al.*, 2009) y que actuó como un refugio para las especies de aves pertenecientes a la región boreal y que durante los periodos glaciales pleistocénicos se vieron forzadas a desplazar sus áreas de distribución más al sur o a reducir sus distancias latitudinales de migración debido al avance de los casquetes polares septentrionales (Rand, 1948; Cook, 1969; Howell, 1969; Hubbard, 1974; Gaston y Blackburn, 2000; Webb *et al.*, 2003; Arroyo-Cabrales *et al.*, 2008; Corona-Martínez, 2008).

La mayor abundancia de *Oxyura jamaicensis*, *Aechmophorus occidentalis-clarkii* y *Fulica americana* en el registro fósil de las cuencas podría deberse a aspectos relacionados con sus rasgos de historia de vida que propiciaron una mayor acumulación de sus restos a través del tiempo. Entre estos rasgos se tiene su presencia anual en el sitio, su tendencia a congregarse en cientos y hasta miles de individuos durante el invierno, su preferencia y uso de hábitat, su gran capacidad de adaptación (sobre todo en *F. americana*), su comportamiento agonístico hacia otras especies y sus características reproductivas, como la frecuencia de la etapa de anidamiento (durante todo el año en poblaciones residentes de *O. jamaicensis*), la nidificación colonial (en *A. occidentalis-clarkii*) y el parasitismo que tienen hacia otras aves acuáticas (Storer y

Nuechterlein, 1992; Brisbin y Mowbray, 2002; Brua, 2002; LaPorte *et al.*, 2013). La menor abundancia relativa del resto de las especies podría estar explicada por dos factores. El primero, relacionado a sus rasgos de historia de vida, como su condición migratoria (donde gran parte están presentes en el sitio únicamente durante el invierno y no llevan a cabo un evento reproductivo), su preferencia y uso de hábitat (sobre todo en aves terrestres, como las galliformes), su comportamiento social (formando bandadas poco numerosas o siendo del tipo solitario, como en rapaces y las especies *Rallus elegans*, *Megaceryle torquata* y *Nyctanassa violacea*) y la menor tasa de reproducción de algunos taxones (e.g. rapaces y *Phoenicopterus ruber*) (Howell y Webb, 1995; Audobon, <http://www.audubon.org/bird-guide>; The Birds of North America, <https://birdsna.org/Species-Account/bna/home>). El segundo, estaría relacionado con la dificultad de identificación y preservación de sus restos, siendo el de los passeriformes el caso más notable entre los estudios paleornitológicos (Hamon, 1964; Corona-Martínez, 2008; Oswald y Steadman, 2011; Turvey y Blackburn, 2011). La alta equitatividad de la avifauna sugiere una baja dominancia de especies, posiblemente debido a que las condiciones ambientales del Pleistoceno tardío de las cuencas fueron las adecuadas para permitir el establecimiento de una gran diversidad avifaunística (MacArthur, 1969; López-De Casenave y Marone, 1996).

6.2 Recambio de especies de aves de las cuencas Chapala-Zacoalco del Pleistoceno tardío al reciente

Las curvas rango-abundancia y las pruebas de los Signos y de rangos con signos de Wilcoxon mostraron que hay diferencia en la composición y abundancia de especies de aves desde el Pleistoceno tardío al reciente. La mayoría de las especies de aves del Pleistoceno tardío se encuentran actualmente en la localidad, aunque 12 de las 43 especies registradas sufrieron

cambios en su distribución o se extinguieron. Otros taxones, como los tadorninos (Tadornini), también desaparecieron en el sitio. Las diferencias encontradas en la composición y abundancia de especies de ambos tiempos, así como la alta proporción de especies de aves extintas y extirpadas (28%), sugiere que hubo un recambio en la avifauna de las cuencas desde el Pleistoceno tardío hasta el reciente.

Se encontró que las especies extirpadas de la localidad corresponden a taxones de afinidad neártica y neotropical, conformado principalmente por aves acuáticas (*Aythya* sp. cf. *A. marila*, *Phoenicopterus* sp. cf. *P. ruber*, *Podiceps* sp. cf. *P. grisegena*, *Gavia immer*, *Phalacrocorax auritus*, *Anhinga anhinga*, *Megaceryle torquata* y *Mycteria wetmorei* †) y, en menor medida, por galliformes (*Callipepla squamata* y *Meleagris gallopavo*) y accipitriformes (*Buteo* sp. cf. *B. regalis* y *Buteogallus fragilis* †). Esto contrasta con los patrones de extinción y extirpación de las especies de aves en numerosas localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica, donde gran parte corresponden a aves rapaces y carroñeras asociadas a la extinción de la megafauna (e.g. Wetmore, 1931; Miller, 1935; Howard, 1932, 1952, 1962, 1971, 1972b; Howard y Miller, 1933; Rea y Hargrave, 1978; Emslie y Heaton, 1987; Steadman *et al.*, 1994; Emslie, 1998; Brasso y Emslie, 2006; Guthrie, 2009). Lo anterior sugiere que el recambio de especies de aves de las cuencas no estuvo influenciado por la extinción de la megafauna de la región, sino que posiblemente se deba a otras causas, como los cambios ambientales del Pleistoceno tardío de Norteamérica que afectaron la localidad y el área de distribución geográfica de los taxones y los fenómenos geológicos ocurridos en el sitio durante este periodo (Hubbard, 1974; Gaston y Blackburn, 2000; Hawkins y Porter, 2003; Hawkins *et al.*, 2005, 2007; Arroyo-Cabrales *et al.*, 2008; Corona-Martínez, 2008).

La extirpación que sufrieron las especies neárticas *Aythya* sp. cf. *A. marila*, *Podiceps* sp. cf. *P. grisegena*, *Gavia immer* y *Phalacrocorax auritus* en las cuencas posiblemente se debe al efecto de las variaciones climáticas del Pleistoceno tardío sobre sus áreas de distribución geográficas, distancias de migración y tipos de hábitats, en donde una variación en la temperatura global estaría asociada con el desplazamiento latitudinal de estos taxones. Estas especies tienen una preferencia por hábitats acuáticos templados y un área de distribución exclusivamente holártico con distancias de migración medias (Stout y Nuechterlein, 1999; Kessel *et al.*, 2002; McIntyre y Barr, 2010; Dorr *et al.*, 2014), lo que pudo hacerlas especialmente susceptibles a los cambios climáticos del Pleistoceno tardío al reciente.

Las especies boreales *Callipepla squamata*, *Meleagris gallopavo* y *Buteo* sp. cf. *B. regalis* desaparecidas hoy en las cuencas son aves terrestres con una limitada capacidad de dispersión y dependencia de hábitat, ya que poseen movimientos migratorios de tipo local y un uso de hábitat de pastizales con matorrales y vegetación arbórea esparcida (Dabbert *et al.*, 2009; McRoberts *et al.*, 2014; Ng *et al.*, 2017). Su extirpación en el sitio pudo estar relacionada con su mayor susceptibilidad a las modificaciones en la vegetación del área debido a las fluctuaciones pleistocénicas en la temperatura y el régimen de lluvias de la región (Hubbard, 1974; Bradbury, 1989; Rufolo, 1998; Metcalfe *et al.*, 2000; Davies *et al.*, 2009; Lozano-García *et al.*, 2013).

Por su parte, la extirpación de los taxones de afinidad neotropical *Phoenicopterus* sp. cf. *P. ruber*, *Anhinga anhinga*, *Megaceryle torquata* y *Buteogallus fragilis* † pudo deberse a otra clase de fenómenos vinculados con cambios en los niveles de precipitación y salinidad de las cuencas y la actividad geológica del área durante el Pleistoceno tardío. La evidencia con diatomeas fósiles del sitio (Michaud *et al.*, 2000) sugiere que el Lago de Chapala presentó condiciones salobres la mayor parte del Pleistoceno, posiblemente influenciado por la actividad

volcánica de este periodo (Bradbury, 1989; Caballero-Miranda, 1997; Metcalfe *et al.*, 2000), y que la cuenca de Zacoalco conformó un extenso y profundo paleolago en el Pleistoceno tardío, debido quizá a la mayor cantidad de precipitación en la región asociada con los periodos glaciales pleistocénicos (Bradbury, 1989; Rufolo, 1998). La ausencia de *Phoenicopterus* sp. cf. *P. ruber* en la localidad podría estar relacionada con cambios en los niveles de salinidad del Lago de Chapala y la progresiva desecación de las lagunas San Marcos y Zacoalco hacia la actualidad (Michaud *et al.*, 2000), ya que esta especie tiene una preferencia por ambientes acuáticos salinos y salobres de baja profundidad (Howell y Webb, 1995). La desaparición de la anterior especie, y de *Anhinga anhinga*, *Megaceryle torquata* y *Buteogallus fragilis* † (que suelen estar asociadas a sistemas ribereños) (Schnell, 1994; Howell y Webb, 1995; Frederick y Siegel-Causey, 2000; Brush, 2009), pudo estar influenciada también por la actividad tectónica del área, la cual modificó su hábitat al producir un levantamiento orogénico que ocasionó un decremento en la profundidad de las cuencas y la pérdida de sistemas ribereños que las interconectaban, lo que a su vez derivó en un déficit del aporte acuífero hacia las Lagunas San Marcos y Zacoalco (Barbour, 1973; Smith, 1980, 1987; Rosas-Elguera y Urrutia-Fucugauchi, 1998; Ferrari y Rosas-Elguera, 1999; Ferrari, 2000; Michaud *et al.*, 2000).

Estudios previos con la ictiofauna y mastofauna fósil de las cuencas sugieren un cambio en el régimen climático general del área desde el Pleistoceno tardío al reciente, aunque es posible que las fluctuaciones climáticas no fueran severas debido a la presencia de extensos cuerpos de agua que amortiguaron los fenómenos climáticos pleistocénicos y a la ubicación geográfica de las cuencas cercana al ecuador (Smith *et al.*, 1975; Smith, 1980; Cavender y Miller, 1982; Rufolo, 1998). En el caso de las aves extirpadas, la mayoría posee una gran vagilidad y amplia distribución, lo que dificulta atribuir su desaparición a cambios climáticos ocurridos

directamente en la localidad. La excepción la conforman las aves boreales terrestres (en particular *Callipepla squamata* y *Meleagris gallopavo*), las cuales pudieron ser más susceptibles a los cambios ambientales (climáticos y en la composición vegetacional) de ambos tiempos en la localidad y en sus áreas geográficas de distribución debido a su limitada capacidad de dispersión y dependencia de hábitat (Hubbard, 1974; Corona-Martínez, 2008; Dabbert *et al.*, 2009; McRoberts *et al.*, 2014). Su desaparición sugiere cambios ambientales ocurridos en la localidad desde el Pleistoceno tardío al reciente, así como sucedió en distintos sitios de la Mesa Central durante este periodo (Metcalf *et al.*, 2000; Vázquez-Selem y Heine, 2004; Lozano-García *et al.*, 2013), aunque no es posible determinar la magnitud de dichos fenómenos debido a la limitada información paleoambiental que proveen.

La presencia de numerosas especies de aves del Pleistoceno tardío en el reciente sugiere que los fenómenos ambientales y geológicos ocurridos en el sitio no fueron lo suficientemente severos para afectar a la comunidad avifaunística en su totalidad, aunque también es posible que la alta plasticidad fenotípica y capacidad de dispersión del grupo les permitiera responder de una manera más eficaz a dichos acontecimientos en comparación con otros taxones de la región (e.g. mamíferos) (Cook, 1969; Böhning-Gaese *et al.*, 1994; Coppack y Both, 2002; Hawkins y Porter, 2003; Bauer *et al.*, 2008; Corona-Martínez, 2008; Charmantier *et al.*, 2008; Davies *et al.*, 2009; Fragomeni y Prothero, 2011; Molina y Prothero, 2011; Cruz-Silva, 2012; Dobrovolski *et al.*, 2012).

Los cambios en la estructura de la comunidad de aves desde el Pleistoceno tardío al reciente pudieron deberse al impacto que tuvieron el conjunto de estos fenómenos en la extirpación y extinción de taxones de la localidad y las consecuentes modificaciones en las interacciones interespecíficas de su comunidad a través del tiempo. Es posible que la

desaparición de las especies de aves del Pleistoceno tardío de las cuencas provocara cambios en interacciones como la competencia, depredación, mutualismo y parasitismo, los cuales se piensa son importantes limitantes de la abundancia y distribución de las especies en biomas tropicales y pudo a su vez prevenir la recolonización de los taxones extirpados en el sitio (MacArthur, 1969; Tramer, 1974; Root, 1988; Davies *et al.*, 2009). Sin embargo, no es posible determinar de qué manera pudieron ocurrir dichas interacciones con los resultados obtenidos. La alta equitatividad de la comunidad de aves del Pleistoceno tardío y el reciente no es de sorprender ya que se ha encontrado que la alta concentración de recursos en los biomas tropicales permite una mayor diversidad de especies, promoviendo así una menor dominancia y una mayor equitatividad (MacArthur, 1964, 1969; Tramer, 1974; Palomera-García *et al.*, 1994).

Las diferencias encontradas en la comunidad de aves del Pleistoceno tardío al reciente sugieren por lo tanto que el recambio de especies fue el resultado de la influencia que tuvieron los distintos fenómenos pleistocénicos sobre las áreas de distribución geográficas y tipos de hábitats de las especies. Patrones similares de extinción y extirpación de aves han sido documentados en múltiples sitios del Pleistoceno tardío de Norteamérica, donde el cambio climático, la fragmentación y pérdida de hábitat, los fenómenos geológicos, las características geográficas de cada sitio, el aislamiento geográfico, e inclusive la extinción de la megafauna pleistocénica, son considerados como los principales mecanismos que influyeron en el recambio de especies de aves a través del tiempo (Hubbard, 1974; Emslie, 1998; Gaston y Blackburn, 2000; Webb *et al.*, 2003; Arroyo-Cabrales *et al.*, 2008; Corona-Martínez, 2008). Empero, a la fecha el uso de las aves fósiles en estudios paleornitológicos por lo general se ha limitado a las inferencias paleoambientales del sitio donde fueron recuperadas y la biogeografía y patrones de extinción de los taxones (e.g. Álvarez, 1977; Emslie, 1985b, 1998; Steadman *et al.*, 1994;

Oswald y Steadman, 2011; Webb *et al.*, 2003; Brasso y Emslie, 2006; Corona-Martínez, 2008), y son pocos los trabajos realizados con un enfoque similar al de esta tesis (e.g. Vuilleumier, 1984; Tovar-Liceaga, 2005; Weir, 2006; Dobrovolski *et al.*, 2012).

6.3 Recambio de especies de aves entre localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica

El patrón de distribución geográfico de las aves del Pleistoceno tardío de Norteamérica posiblemente obedece a los distintos mecanismos que determinan la composición y riqueza de las aves en la actualidad y que seguramente operaron de manera similar en el pasado (Gaston y Blackburn, 2000; Hawkins *et al.*, 2005, 2006, 2007). Este patrón está vinculado a procesos históricos como el avance y retroceso de los casquetes polares y la emigración y recolonización de las aves de sur a norte (de México hacia el oeste de los EUA) y de oeste a este en los EUA. Asimismo, son importantes las características fisiográficas de Norteamérica asociadas a los cambios altitudinales, latitudinales y longitudinales en el clima y tipo de hábitat. Finalmente, la similitud en composición de especies de aves de las localidades depende del uso de hábitat de los taxones que se ve reflejada en los gremios avifaunísticos encontrados en determinados tipos ambientes de depósito (e.g. lagos y cuevas).

6.3.1 Recambio entre Chapala-Zacoalco y localidades fósiles de Norteamérica

Las cuencas Chapala-Zacoalco tienen una composición de especies más similar a Térapa y Río de Moctezuma, Sonora, a pesar de la distancia geográfica que las separa (1,200 km). Ambas localidades comparten 14 especies de aves fósiles (ver sección 5.3) que tienen en la actualidad una afinidad biogeográfica de amplia distribución o neártica y son todas especies migratorias invernales. Así como en la actualidad, la similitud entre localidades de Jalisco y

Sonora pudo deberse a que compartieron comunidades de aves compuestas por numerosas especies de afinidad biogeográfica neártica, explicado por las grandes extensiones de bosques de coníferas y zonas áridas de la Altiplanicie Mexicana que abarcan ambos estados y la alta densidad y riqueza de especies migratorias en el occidente de México (Palomera-García *et al.*, 1994).

El grupo de México incluye localidades en su mayoría ubicadas en el occidente del territorio. Sin embargo, las localidades ubicadas en el oriente y centro del territorio nacional tienen más similitud en composición de especies con las localidades del oeste de los EUA. La diferencia en composición de especies de las localidades del occidente, centro y oriente del México pudo deberse a que las Sierras Madres Occidental y Oriental y la Faja Volcánica Transmexicana actuaron como filtros geográficos para las especies de aves menos vágiles o dependientes de cierto tipo de hábitat. Lo anterior es debido a los cambios altitudinales en la temperatura, precipitación y composición vegetal relacionados con las glaciaciones pleistocénicas (Cook, 1969; Hawkins *et al.*, 2006, 2007; Hawkins, 2004; Weir, 2006; Corona-Martínez, 2008; Ruggiero y Hawkins, 2008; Peterson y Caspar, 2013). La similitud en composición de especies entre las localidades de México y del oeste de EUA se relaciona con la continua interacción entre las poblaciones de aves del oeste de los EUA y México que se fragmentaban o se desplazaban latitudinalmente en sincronía con el avance y retroceso de los casquetes polares (Cook, 1969; Hubbard, 1974). Es posible que las aves del Pleistoceno tardío siguieran la ruta migratoria del occidente de Norteamérica (del Centro y el Pacífico), así como lo hacen numerosas especies de aves hoy en día (Shackelford *et al.*, 2005).

El recambio de especies entre localidades de México y EUA quizá se debe, en mayor medida, a las variaciones latitudinales en el clima, ya que los sitios boreales sufrieron

importantes modificaciones en sus condiciones ambientales debido al avance y retroceso de los casquetes polares del norte (Rand, 1948; Cook, 1969; Hubbard, 1974; Tramer, 1974; Rohde, 1992; Gaston y Blackburn, 2000; Hawkins y Porter, 2003; Hawkins, 2004; Weir y Schluter, 2004; Hawkins *et al.*, 2006, 2007; Weir, 2006; Corona-Martínez, 2008; Davies *et al.*, 2009; Peterson y Caspar, 2013). Esto pudo promover la modificación o pérdida de hábitat que llevaron a eventos de migración, dispersión, colonización y aislamiento geográfico de las especies de aves, lo que traería como consecuencia nuevas interacciones biológicas (e.g. competencia y depredación) que causaron la extirpación y extinción de taxones y el surgimiento de endemismos (Rand, 1948; Cook, 1969; Hubbard, 1974; Tramer, 1974; Rohde, 1992; Gaston y Blackburn, 2000; Weir y Schluter, 2004; Zink *et al.*, 2004; Hawkins *et al.*, 2006, 2007; Weir, 2006; Corona-Martínez, 2008; Davies *et al.*, 2009; Peterson y Caspar, 2013). Por otra parte, sitios más australes posiblemente se vieron menos afectados por las glaciaciones pleistocénicas, lo que ocasionaría una menor perturbación en sus comunidades (Rohde, 1992; Blackburn y Gaston, 1996a, 1996c; Gaston y Blackburn, 2000; Weir, 2006; Hawkins *et al.*, 2006, 2007; Corona-Martínez, 2008). Esto explicaría la composición de especies de aves esencialmente reciente en los trópicos y notablemente distinta a la perteneciente en la región boreal, la cual presentó numerosos taxones exclusivos de un sitio y extintos (e.g. Rancho La Brea, California, y Fossil Lake, Oregon).

El agrupamiento de las localidades de los EUA siguiendo un gradiente longitudinal oeste-centro-este posiblemente se debe a filtros fisiográficos como las Montañas Rocosas (al oeste) y los Apalaches (al este) que pudieron limitar la dispersión de algunas aves (Rand, 1948; Cook, 1969; Gaston y Blackburn, 2000; Weir y Schluter, 2004; Melo *et al.*, 2009). En la actualidad se tiene que la riqueza de especies de aves de los EUA disminuye hacia el este en asociación con una reducción en la diversidad de hábitats resultado de menores variaciones altitudinales en el

oriente de Norteamérica (Cook, 1969; Tramer, 1974; Blackburn y Gaston, 1996c; Gaston y Blackburn, 2000; Melo *et al.*, 2009); y, es posible que un mecanismo similar afectara la composición y riqueza de especies de aves de los EUA en el Pleistoceno tardío. Tramer (1974) sugiere que la mayor diversidad avifaunística actual hacia el oeste de los EUA se debe, en parte, a su afinidad neotropical.

6.3.2 Recambio y tipos de ambientes de depósito de las localidades pleistocénicas

Al interior de cada agrupamiento geográfico de localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica, existen además agrupamientos de localidades asociados con el tipo de ambiente de depósito, más que a su proximidad geográfica dentro del grupo. Por ejemplo, las localidades Laguna de la Media Luna (LML), Rancho la Amapola (RLA) y Lago de Zumpango (LZ), que componen al grupo geográfico México, tienen en común un ambiente de depósito de lago; las localidades Lumber Yard (LY), Long Wharf Canyon (LWC), Newport Bay Mesa (NBM) y Playa del Rey (PR), que componen al grupo geográfico del Oeste de los EUA, tienen un ambiente de depósito de costa; las localidades Conkling Cavern (CC), Dark Canyon Cave (DCC), Howell's Ridge Cave (HRC), Rocky Arroyo (RA) y Sandia and Marmot Caves (SMC), que integran el grupo geográfico del Centro de los EUA, tienen un ambiente de depósito de cueva; y, las localidades Rock Springs (RS), Ichetucknee River (IR) y Seminole Field (SF), que componen el grupo geográfico del Este de los EUA, tienen un ambiente de depósito de río. El agrupamiento de localidades por su tipo de ambiente de depósito puede deberse a su similitud en composición de especies resultado del uso de hábitat de los taxones. Por ejemplo, localidades con un tipo de ambiente de lago tendieron a presentar composiciones avifaunísticas esencialmente acuáticas. Aun así, hay excepciones, ya que grupos de localidades como Santa

Cruz Nuevo (SCN) y Área de la Sierrita de Ticul (AST) que tienen un tipo de ambiente de depósito de río y cueva respectivamente, e Ingleside Pit (IP) y Klein Cave (KC) con un tipo de ambiente de humedal y cueva respectivamente, se agruparon a pesar de tratarse de ambientes de depósito diferentes. En estos casos su similitud en composición de especies pudo deberse a su cercanía geográfica respecto a otras localidades, ya que SCN es la localidad más próxima a AST en el centro-este de México, mientras que IP y KC son las localidades más próximas entre sí en el centro-sur de los EUA.

6.3.3 Recambio y distribución de las especies de aves de Norteamérica

El conjunto de respuestas individuales de los taxones a los factores ambientales bióticos y abióticos en cada sitio y a lo largo de sus áreas de distribución geográficas también pudo jugar un papel importante en la estructuración de las comunidades de aves de las localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica (Cook, 1969; Hubbard, 1974; Böhning-Gaese *et al.*, 1994; Blackburn y Gaston, 1996a; Gaston y Blackburn, 2000; Rahbek y Graves, 2001; Willig *et al.*, 2003; Zink *et al.*, 2004; Hawkins *et al.*, 2006, 2007; Veech y Crist, 2007; Corona-Martínez, 2008; Dobrovolski *et al.*, 2012). Aves con una gran vagilidad y extensas áreas de distribución geográficas, como las especies migratorias, o que en la actualidad poseen un nicho ecológico amplio (generalistas), se encontraron en múltiples sitios del Pleistoceno tardío de Norteamérica. Esto, debido a que pudieron responder de una manera más efectiva a los cambios ambientales en el espacio y tiempo comparado con las especies poco vágiles, restringidas a cierto tipo de hábitat o que poseen un nicho ecológico reducido (especialistas) (Hubbard, 1974; Böhning-Gaese *et al.*, 1994; Gaston y Blackburn, 2000; Webb *et al.*, 2003; Zink *et al.*, 2004; Hawkins *et al.*, 2006; Gaston *et al.*, 2007; Corona-Martínez, 2008; Molina y Prothero, 2011).

Los resultados de esta tesis concuerdan con trabajos previos en la macroecología de aves del reciente en donde se ha encontrado que las especies más ampliamente distribuidas en el paisaje son las que componen la mayoría de los taxones de una localidad y, por lo tanto, son las que definen los ensambles locales y de una región (Gaston y Blackburn, 2000). Entre las especies de aves del Pleistoceno tardío con una amplia distribución se tiene a *Aquila chrysaetos*, *Buteo jamaicensis*, *Coragyps atratus*, *Anas acuta*, *Anas crecca-carolinensis*, *Anas platyrhynchos*, *Aythya affinis*, *Branta canadensis*, *Spatula clypeata*, *Caracara cheriway*, *Falco sparverius*, *Fulica americana*, *Corvus corax*, *Agelaius phoeniceus*, *Podilymbus podiceps*, *Bubo virginianus* y *Tyto alba*, que tuvieron presencia en numerosas localidades de Norteamérica y por lo tanto definieron grandes grupos geográficos de localidades (México, Oeste de EUA y México, Oeste y Centro de EUA, Centro de EUA y Este y Centro de EUA); a *Podiceps nigricollis* y *Asio flammeus* que definieron los grupos geográficos de localidades de México, Oeste y Centro de los EUA; a *Oxyura jamaicensis* y *Ardea herodias* que definieron los grupos de localidades de México, Oeste y Este de los EUA; a *Aythya collaris* y *Meleagris gallopavo* que definieron los grupos de México, Centro y Este de los EUA; y a *Haliaeetus leucocephalus*, *Cathartes aura*, *Gymnogyps californianus*, *Zenaida macroura*, *Colaptes auratus* y *Megascops asio-kennicottii* que definieron los grupos de localidades de los EUA (Oeste, Centro y Este de EUA).

La avifauna con una amplia distribución en el Pleistoceno tardío de Norteamérica está compuesta por gremios de especies rapaces diurnas y nocturnas que se alimentan de gran variedad de presas (e.g. *Aquila chrysaetos*, *Buteo jamaicensis*, *Caracara cheriway*, *Falco sparverius*, *Bubo virginianus*, *Megascops asio-kennicottii* y *Tyto alba*), aves carroñeras que se pudieron beneficiar de la disponibilidad de alimento que proveían los restos de la megafauna pleistocénica (e.g. *Cathartes aura*, *Coragyps atratus* y *Gymnogyps californianus*), aves acuáticas

con una gran capacidad de dispersión y que pudieron ocupar múltiples sitios a lo largo de sus rutas migratorias (e.g. *Anas acuta*, *Branta canadensis*, *Spatula clypeata*, *Fulica americana*, *Ardea herodias* y *Podilymbus podiceps*); y, aves de hábitos terrestres que tuvieron amplias áreas de distribución geográficas y que pudieron explotar una diversidad de recursos alimentarios (e.g. *Ectopistes migratorius* †, *Zenaida macroura*, *Meleagris gallopavo*, *Corvus corax*, *Agelaius phoeniceus* y *Colaptes auratus*). Estas características en la historia de vida de las aves de amplia distribución pudieron influir en su alta incidencia en el registro fósil.

Especies de aves raras, que son aquellas que presentaron una baja incidencia en el registro fósil o propias de una región geográfica, determinaron la similitud de localidades al interior de una región o definieron a un sitio en particular, ponderando la disimilitud de ese sitio. Dentro de las especies raras, sólo algunas son en la actualidad residentes en su área de distribución, de hábitos especialistas, o con una distribución geográfica reducida en Norteamérica. Entre estas especies se tiene a *Elanus leucurus*, que define la similitud entre el grupo de México y Oeste de EUA (Nodo 8) debido a su presencia en CSJ y RaLB; a *Pica nuttalli*, cuya presencia en RaLB y CA define la similitud entre este par de localidades (Nodo 10); a *Melanitta fusca*, *Synthliboramphus antiquus*, *Phoebastria albatrus*, *Puffinus opisthomelas*, *Phalacrocorax penicillatus* y *Gavia arctica* cuyas presencias (y presencias esperadas) en LY, LWC, NBM y PR definen la similitud entre las localidades de la costa de California (Nodo 19); a *Mergus serrator* y *Aramus guarauna*, cuyas presencias (y presencias esperadas) en RS, IR y SF definen la similitud entre estas localidades (Nodo 59); y a *Laterallus exilis*, que define la similitud entre R1ABC y H11B (Nodo 62). Contrario a lo esperado, la mayoría de las especies raras son aves con gran capacidad de dispersión o de hábitos generalistas. Es posible que este efecto esté ligado a rasgos particulares en su historia de vida (e.g. abundancia y uso de hábitat) o

a otros factores externos. Aunque estas aves tienen una alta capacidad de dispersión o hábitos generalistas, sus abundancias locales pudieron ser bajas debido a las pocas probabilidades de fosilización de sus restos asociado al tipo de ambiente de depósito de uso (e.g. costas), además que pudieron utilizar un microhábitat lejano a los ambientes de depósito locales. Factores externos pudieron ser la dificultad de preservación de sus restos debido a su pequeño tamaño (e.g. apodiformes y passeriformes), o que pasaron desapercibidos por el investigador debido a su dificultad de identificación resultado de la similitud osteológica entre los integrantes de un mismo grupo taxonómico (e.g. anátidos, láridos, passeriformes).

Estudios previos sugieren que la distribución geográfica de las aves no sólo depende de su capacidad de dispersión, sino que se encuentra en amplia sincronía con los cambios espaciales en las condiciones ambientales (Cook, 1969; Hubbard, 1974; Tramer, 1974; Root, 1988; Gaston y Blackburn, 2000; Hawkins *et al.*, 2003b, 2005, 2006, 2007; Hulbert y Haskell, 2003; Hawkins, 2004; Veech y Crist, 2007; Buckley y Jetz, 2008; Ruggiero y Hawkins, 2008; Melo *et al.*, 2009; Peterson y Caspar, 2013). Se ha demostrado que el principal factor ambiental que determina el área de distribución geográfica de las aves es el climático, afectando no sólo directa, sino indirectamente su límite distribucional al ejercer un efecto sobre el tipo de vegetación (que es a su vez influenciado por la cantidad de radiación solar) y que determina el tipo de hábitat que una especie puede ocupar, los tipos de recursos disponibles y que los taxones pueden explotar, y la cantidad de competidores, depredadores y parásitos de los sitios (Tramer, 1974; Root, 1988; Gaston y Blackburn, 2000; Hawkins y Porter, 2003; Hawkins *et al.*, 2003a, 2003b, 2005, 2007; Hawkins, 2004; Veech y Crist, 2007; Ruggiero y Hawkins, 2008; Melo *et al.*, 2009). Algunos estudios sugieren que el área de distribución geográfica de las aves depende además de sus características anatómicas y fisiológicas, como su masa corporal, tasa metabólica (capacidad de

termorregulación) y requerimientos energéticos (Root, 1988; Blackburn y Gaston, 1996b; Gaston y Blackburn, 2000). Esto último podría explicar la mayor incidencia de especies de aves de gran tamaño en las áreas más septentrionales del Pleistoceno tardío de Norteamérica, como algunas rapaces y carroñeras (e.g. *Amplibuteo woodwardi* †, *Breagyps clarki* † y *Gymnogyps californianus*) y el grupo extinto de los teratornítidos (*Aoilornis incredibilis* †, *Cathartornis gracilis* † y *Teratornis merriami* †), que pudieron tolerar mejor las bajas temperaturas del norte debido a su talla y a la posibilidad de mantener sus necesidades energéticas gracias a su tipo de dieta y la disponibilidad de alimento (Cook, 1969; Blackburn y Gaston, 1996b).

6.3.4 Efecto de la riqueza en el recambio de especies

Un efecto metodológico que hay que notar, es que el recambio de especies de aves del Pleistoceno tardío de Norteamérica se vio influenciado por la riqueza de especies reportada para cada localidad, más por un efecto del método que por la realidad, así como ocurre con la avifauna en la actualidad (Gaston y Blackburn, 2000; Lennon *et al.*, 2001; Willig *et al.*, 2003; Gaston *et al.*, 2007). Sitios con una alta riqueza tendieron a ser más distintos que otros debido al número de taxones registrados, independientemente del área geográfica que habitan las especies. La alta riqueza de especies de ciertas localidades es el resultado de la cantidad y calidad del material fósil preservado en los sitios, el esfuerzo de muestreo y la intensidad de estudio de los taxones. Por ejemplo, la mayor riqueza de Carpinteria Asphalt y Rancho La Brea se debe a la preservación excepcional de sus restos fósiles, lo que pondera su estudio e identificación. En los casos de estas dos localidades, y Fossil Lake, Little Box Elder Cave, Haile 11B, Ichetucknee River y Reddick 1A, B y C, su mayor riqueza y abundancia de especies únicas respecto a otras localidades se debe, además, a que se encuentran en áreas que han tenido una gran tradición de

investigación paleontológica comparado con otras localidades de Norteamérica (e.g. Miller, 1912; Howard, 1930, 1932, 1936a, 1936b, 1962; Wetmore, 1931; Dawson, 1948; Brodkorb, 1953; Brewer, 1969; McCoy, 1963; Hamon, 1964; Ligon, 1965; Olson, 1974b; Steadman, 1980; Campbell, 1980b; Emslie, 1998; Guthrie, 2009; Morgan y Emslie, 2010; Campbell y Bochenski, 2015).

6.4 Concordancia entre rasgos funcionales y patrón de distribución geográfico de las especies de aves del Pleistoceno tardío de Norteamérica.

Se espera que la composición de las especies de aves de las localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica sea el resultado de una asociación entre los rasgos funcionales en la historia de vida de las especies (e.g. uso de hábitat) y los tipos de ambientes de depósito en el pasado. Se espera que los rasgos de historia de vida determinen de qué manera las especies de aves responden a los cambios ambientales en el espacio y tiempo, lo cual delimita su distribución geográfica (López-Ordóñez *et al.*, 2016).

El CCA demostró que existe una asociación entre ciertos rasgos de historia de vida de las especies de aves y su presencia en determinados tipos de ambientes de depósito. Por ejemplo, los rasgos “Estatus migratorio”, “Tipo de dieta” y “Estrategia de forrajeo” de las especies de aves se asociaron con los tipos de ambientes de depósito “Lago” y “Costa”. Estos tipos de ambientes están caracterizados por poseer aves de hábitos acuáticos, migratorias a escala continental, con un tipo de dieta omnívoro y una estrategia de forrajeo de vadeadores/filtradores y/o buceadores. Al mismo tiempo, los rasgos “Estrato de forrajeo” y “Tipo de anidamiento” de las aves se asociaron con el tipo de ambiente de depósito “Cueva”, en el cual es frecuente encontrar aves de hábitos terrestres con un estrato de forrajeo terrestre o aéreo y un anidamiento de tipo individual.

Los resultados indicaron que el rasgo de historia de vida “Comportamiento social” de las especies de aves no tuvo importancia para establecer asociaciones claras con algún tipo de ambiente de depósito, y los tipos de ambientes de depósito “Río” y “Humedal” no tuvieron relación alguna con los rasgos de historia de vida de las aves.

La asociación entre ciertos rasgos de historia de vida de las especies de aves con determinados tipos de ambientes de depósito puede ser resultado de dos procesos no mutuamente excluyentes. El primero, que hay rasgos de historia de vida que tienen un mayor peso para relacionar la presencia de ciertas especies con algún tipo de ambiente de depósito particular (e.g. tipo de dieta omnívora en ambientes acuáticos); y, el segundo, que ciertos tipos de ambientes de depósito, como lagos, costas y cuevas, poseen gremios avifaunísticos con rasgos de historia de vida similares (e.g. en lagos y costas es frecuente encontrar una mayor cantidad de aves con hábitos migratorios; mientras que en el ambiente de depósito de cueva, que suele ser terrestre, es frecuente encontrar aves que forrajean en el suelo).

El agrupamiento de localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica con un tipo de ambiente de depósito y gremio avifaunístico similar posiblemente se debe a la relación que existe entre las características ambientales de los sitios y el tipo de comunidad de aves que los habitaron en función de sus rasgos de historia de vida. Sitios con ambientes de depósito de lagos y costas tendieron a ser más similares entre sí debido a su composición avifaunística esencialmente acuática (e.g. anátidos, rálidos, ardeidos, pelecanidos, podicipédidos y falacrocorácidos). Numerosas de las especies de aves encontradas en estos ambientes poseen una migración continental, una dieta generalista (omnívora o que incluye una variedad de alimentos) y que vadean, filtran o bucean en su búsqueda de su alimento. Esto se compara con las aves boreales actuales que habitan cuerpos de agua continentales y costeros y que suelen realizar

migraciones anuales en respuesta a la disminución de temperatura, modificación de hábitat y escasez de recursos alimentarios en sus sitios de reproducción durante el invierno, buscando refugio en áreas tropicales con condiciones ambientales óptimas y recursos suficientes para su supervivencia (Lincoln, 1998; Coppack y Both, 2002; Salewski y Bruderer, 2007; Bauer *et al.*, 2008). Es posible que la asociación entre su tipo de dieta, la forma en que buscan su alimento y el hábito migratorio sea una respuesta de los taxones al uso de los recursos alimentarios disponibles a lo largo de sus rutas migratorias (Tramer, 1974; Salewski y Bruderer, 2007; Schmaljohann, 2013). Se ha demostrado que los biomas tropicales suelen tener una mayor riqueza y saturación de especies (Cook, 1969; Tramer, 1974; Rohde, 1992; Blackburn y Gaston, 1996a; Gaston y Blackburn, 2000; Hawkins *et al.*, 2006, 2007), por lo que una dieta generalista podría proveerles cierta ventaja competitiva en la obtención de alimento (Tramer, 1974).

Sitios de cuevas, que en general comprenden hábitats terrestres (e.g. bosques, praderas y desiertos), presentaron una mayor proporción de aves con hábitos terrestres (e.g. acipítridos, catártidos, colúmbidos, falcónidos, odontofóridos, faisánidos, córvidos, túrdidos, pícidos y estrígidos). En este ambiente hay numerosos taxones que buscan su alimento utilizando el medio aéreo (e.g. rapaces y carroñeras) o el suelo (e.g. palomas, gallináceas, pájaros y carpinteros), la mayoría con un anidamiento de tipo individual o en parejas. La presencia de estos taxones puede deberse a que fueron residentes en el área, a que utilizaron dichos sitios como refugio o anidamiento, o que fueron acarreados por depredadores (Rea y Hargrave, 1978). Se ha teorizado que la alta incidencia de aves rapaces y carroñeras en cuevas se debe a que utilizaron dichos sitios para descansar, acarrear y consumir sus presas; y la alta incidencia fósil de otros grupos, como anátidos, sugiere que su presencia en las cuevas se debe a que fueron acarreados como presas más que por su uso de hábitat (Parmalee, 1969; Rea y Hargrave, 1978; Mead y Phillips,

1981). Además, restos de cascarones de huevo de *Cathartes aura* en cuevas evidencian su uso para anidación (Mead y Phillips, 1981). Otros depredadores, como mamíferos, también pudieron acarrear restos de aves, lo que podría explicar la alta incidencia fósil de otros grupos (e.g. gallináceas) en estos sitios (Rea y Hargrave, 1978).

La baja asociación entre el rasgo “Comportamiento social” de las especies de aves con algún tipo de ambiente de depósito; y, de los tipos de ambientes “Humedal” y “Río” con algún rasgo funcional, puede deberse a distintos factores. El primero, relacionado con la naturaleza de los datos, ya que el método de selección de especies utilizadas para el análisis del CCA eliminó a aquellas especies con una incidencia menor a 10 en los registros de las localidades del Pleistoceno tardío (ver sección 4.4), lo que pudo eliminar numerosos taxones con dicho rasgo y presencia en ambientes de depósito. El segundo, que el rasgo de historia de vida “Comportamiento social” pudo ser menos importante comparado con otros rasgos (e.g. “Estatus migratorio” o “Tipo de anidamiento”) para determinar la presencia de las especies de aves en algún tipo de ambiente de depósito. Finalmente, el tercero, relacionado con la gran diversidad de aves con distintos rasgos de historia de vida en los ambientes de depósito “Humedal” y “Río” (e.g. acipítridos, teratornítidos, anátidos, carádridos, cicónidos, falcónidos, gruidos, córvidos, ictéridos y podicipédidos en “Humedal”, y acipítridos, anátidos, cicónidos, gruidos, ictéridos, ardeidos, podicipédidos, estrígidos y falacrocorácidos en “Río”), lo que no permitió una asociación entre los diferentes rasgos funcionales y estos tipos de ambientes, ya que una asociación significativa requiere varias especies en un ambiente de depósito particular con determinados rasgos funcionales.

7. CONCLUSIONES

La avifauna fósil del Pleistoceno tardío de las cuencas Chapala-Zacoalco es esencialmente moderna y está compuesta principalmente por especies de hábitos acuáticos. La mezcla de taxones de afinidad neártica y neotropical sugiere que el sitio pudo actuar como una zona de transición y residencia para las aves del pasado; y, la presencia de numerosas especies de procedencia boreal y con movimientos migratorios invernales sugiere además que la localidad pudo funcionar como un refugio durante las glaciaciones pleistocénicas. La alta equitatividad de especies de aves en el Pleistoceno tardío sugiere condiciones ambientales óptimas en el pasado que permitieron el establecimiento de una gran diversidad avifaunística.

Se encontraron diferencias en la composición, riqueza y abundancia de especies de aves de las cuencas Chapala-Zacoalco desde el Pleistoceno tardío al reciente, lo que sugiere que existió un recambio de especies en el tiempo. La extirpación y extinción que sufrieron ciertos taxones en la localidad evidencian dicho fenómeno, atribuido al efecto de las variaciones climáticas del Pleistoceno tardío y la actividad geológica del sitio sobre las áreas de distribución geográficas y tipos de hábitats de las especies.

Existe una regionalización de las especies de aves del Pleistoceno tardío de Norteamérica definida por cinco grandes grupos geográficos de localidades: México, Oeste de EUA y México, Oeste y Centro de EUA, Centro de EUA y Este y Centro de EUA. Las localidades de México, incluyendo las cuencas Chapala-Zacoalco, tuvieron una mayor similitud en composición de especies con las localidades del oeste de los EUA, explicado por la biogeografía histórica de las aves de México y el oeste de los EUA en relación con las glaciaciones pleistocénicas. En EUA, las localidades se agruparon siguiendo un gradiente longitudinal oeste-centro-este, patrón que pudo ser resultado de los cambios en las condiciones ambientales asociados a la fisiografía de

Norteamérica. Dentro de los grandes grupos geográficos de localidades hay agrupaciones vinculadas con los tipos de ambientes de depósito de las localidades en el pasado, producto de la relación que existe entre el tipo de ambiente de depósito de las localidades y el uso de hábitat de los taxones. La similitud entre los grandes grupos geográficos de localidades se definió por especies de aves con una alta incidencia en el registro fósil, las cuales tienen una amplia distribución y son de hábitos generalistas. La similitud de localidades dentro de una región geográfica se definió por especies de aves con una baja incidencia en el registro fósil o exclusivas de una región geográfica, donde una parte de ellas está compuesta por especies residentes, de hábitos especialistas, o con una distribución geográfica reducida en Norteamérica. La riqueza de especies influye en la disimilitud de los sitios, ya que localidades con una mayor riqueza de especies fueron más distintas que aquellas con una menor cantidad de especies independientemente de la distancia geográfica que las separa.

Se demostró una asociación entre ciertos rasgos funcionales en la historia de vida de las especies de aves con determinados tipos de ambientes de depósito, lo cual pudo determinar la composición de aves de las localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica. Únicamente los rasgos de historia de vida “Tipo de dieta”, “Estatus migratorio”, “Estrategia de forrajeo”, “Estrato de forrajeo” y “Tipo de anidamiento” tuvieron una asociación clara con los ambientes de depósito “Lago”, “Costa” y “Cueva”. Este fenómeno puede deberse a que hay rasgos de historia de vida que tienen un mayor peso para relacionar la presencia de las especies en ciertos ambientes de depósito, aunque también puede ser resultado de la concordancia entre los tipos de ambientes de depósito y los gremios avifaunísticos que los habitaron en función de su similitud en rasgos de historia de vida.

LITERATURA CITADA

- Acosta-Hospitaleche, C. 2004. Los pingüinos (Aves, Sphenisciformes) fósiles de Patagonia. Sistemática, biogeografía y evolución. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de La Plata, 321 pp.
- Agnolin, F. 2006. Dos nuevos Anatidae (Aves, Anseriformes) del Pleistoceno inferior-medio de Argentina. *Studia Geologica Salmanticensia*, 42:81-95.
- Aguilar, R. H. 2011. Description of a newborn gomphothere skull (Mammalia, Gomphotheriidae) from Lake Chapala, Jalisco, Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science*, 53:498-504.
- Alberdi, M. T. y E. Corona-M. 2005. Revisión de los gonfoterios en el Cenozoico tardío de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 22(2):246-260.
- Alberdi, M. T., J. Juárez-Woo, O. J. Polaco y J. Arroyo-Cabrales. 2009. Description of the most complete skeleton of *Stegomastodon* (Mammalia, Gomphotheriidae) recorded for the Mexican Late Pleistocene. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen*, 251(2):239-255. doi: 10.1127/0077-7749/2009/0251-0239.
- Alfaro, M. E., F. Santini, C. Brock, H. Alamillo, A. Dornburg, D. L. Rabosky, G. Carnevale y L. J. Harmon. 2009. Nine exceptional radiations plus high turnover explain species diversity in jawed vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(32):13410-13414. doi: www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0811087106.
- Álvarez, J. 1966. Contribución al conocimiento de los bagres fósiles de Chapala y Zacoalco, Jalisco, México. *Paleoecología*, 1:1-26.

- Álvarez, J. 1974. Contribución al conocimiento de los peces fósiles de Chapala y Zacoalco (Aterínidos y Ciprínidos). *Anales del Instituto Nacional de Antropología e Historia*, 7(4):191-209.
- Álvarez, R. 1977. A Pleistocene avifauna from Jalisco, Mexico. *Museum of Paleontology, University of Michigan*, 24(19):205-220.
- Álvarez, T. 1971. Variación de la figura oclusal del premolar inferior en carpinchos fósiles (Rodentia: Hydrochoeridae) de Jalisco, México. *Serie Investigaciones, Instituto Nacional de Antropología e Historia*, 21:1-35.
- Anderson, M. J., T. O. Crist, J. M. Chase, M. Vellend, B. D. Inouye, A. L. Freestone, N. J. Sanders, H. V. Cornell, L. S. Comita, K. F. Davies, S. P. Harrison, N. J. B. Kraft, J. C. Stegen y N. G. Swenson. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14(1):19-28. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x.
- Aparicio, J. 2001. Hydrology of the Lerma-Chapala watershed. Pp. 3-30, *in* Hansen, A. M. y M. van Afferden (eds.). *The Lerma-Chapala Watershed: Evaluation and Management*, Springer Science & Business Media, Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York. doi: 10.1007/978-1-4615-0545-7.
- Arita, H. T. y P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography*, 25(5):541-550.
- Arroyo-Cabrales, J., A. L. Carreño, S. Lozano-García y M. Montellano-Ballesteros, S. Cevallos-Ferriz, E. Corona, L. Espinosa-Arrubarena, A. F. Guzmán, S. Magallón-Puebla, D. J. Morán-Zenteno, E. Naranjo-García, M. Teresa-Olivera, O. J. Polaco, S. Sosa-Nájera, M. Téllez-Duarte, R. E. Tovar-Liceaga y L. Vázquez-Selem. 2008. La diversidad en el

- pasado. Pp. 227-262, *in* Capital Natural de México, Vol. 1, Conocimiento actual de la biodiversidad, CONABIO, México.
- Arroyo-Cabrales, J. y E. Johnson. 2003. Catálogo de los ejemplares tipo procedentes de la Cueva de San Josecito, Nuevo León, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 20(1):79-93.
- Audubon, 2018, Eurasian Wigeon *Mareca penelope*, <https://www.audubon.org/field-guide/bird/eurasian-wigeon> (consultado el 27 de noviembre de 2018).
- Avibase-The World Bird Database, 2003a, Eurasian Moorhen *Gallinula chloropus* (Linnaeus, 1758), <https://avibase.bsc-eoc.org/species.jsp?avibaseid=0D8E92914F92C8D5> (consultado el 03 de febrero de 2017).
- Avibase-The World Bird Database, 2003b, Great Crested Grebe *Podiceps cristatus* (Linnaeus, 1758), <https://avibase.bsceoc.org/species.jsp?avibaseid=8F269702DC208010> (consultado el 24 de enero de 2017).
- Bannor, B. y E. Kiviat. 2002. Common Gallinule (*Gallinula galeata*), version 2.0. *in* The Birds of North America, (Poole, A. F. y F. B. Gill, eds.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.685> (consultado el 03 de febrero de 2017).
- Barbour, C. D. 1973. A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): a species flock from the Mexican Plateau. *Copeia*, 3:533-556.
- Barker, F. K. 2007. Avifaunal interchange across the Panamanian isthmus: insights from *Campylorhynchus* wrens. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90(4):687-702.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1):134-143. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x.

- Bauer, S., P. Gienapp y J. Madsen. 2008. The relevance of environmental conditions for departure decision changes en route in migrating geese. *Ecology*, 89(7):1953-1960.
- Bedetti, C. 2001. Update Middle Pleistocene fossil birds data from Quartaccio quarry (Vitinia, Roma, Italy). Pp. 18-22, *in* Proceedings 1st International Congress The World of Elephants, Italy.
- Bergmann, C. 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Größe. *Göttinger Stud*, 1:595–708.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston. 1996a. Spatial patterns in the species richness of birds in the New World. *Ecography*, 19(4):369-376.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston. 1996b. Spatial patterns in the body sizes of bird species in the New World. *Oikos*, 77(3):436-446.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston. 1996c. The distribution of bird species in the New World: patterns in species turnover. *Oikos*, 77(1):146-152.
- Blake, E. R. 1977. *Manual of Neotropical Birds* (Vol. 1). University of Chicago Press, 674 pp.
- Bocheński, Z. M. 1994. The comparative osteology of grebes (Aves: Podicipediformes) and its systematic implications. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 1(37):191-346.
- Bocheński, Z. M. y K. E. Campbell, Jr. 2006. The extinct California turkey, *Meleagris californica*, from Rancho La Brea: comparative osteology and systematics. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, 509:1-92.
- Böhning-Gaese, K. 1997. Determinants of avian species richness at different spatial scales. *Journal of Biogeography*, 24(1):49-60.
- Böhning-Gaese, K., M. L. Taper y H. Brown. 1994. Avian community dynamics are discordant in space and time. *Oikos*, 70:121-126.

- Bradbury, J. P. 1989. Late Quaternary lacustrine paleoenvironments in the Cuenca de Mexico. *Quaternary Science Reviews*, 8(1):75-100.
- Brasso, R. L. y S. D. Emslie. 2006. Two new late Pleistocene avifaunas from New Mexico. *The Condor*, 108(3):721-730.
- Brewer, R. 1969. Two birds new to the Pleistocene of Reddick, Florida. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences*, 31(1):79-80.
- Brisbin, Jr. I. L. y T. B. Mowbray. 2002. American Coot (*Fulica americana*), version 2.0. *in* The Birds of North America, (Poole, A. F. y F. B. Gill, eds.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.697a> (consultado el 22 de enero de 2018).
- Brodkorb, P. 1953. Pleistocene birds from Haile, Florida. *The Wilson Bulletin*, 65(1):49-50.
- Brodkorb, P. 1958. Birds from the Middle Pliocene of McKay, Oregon. *The Condor*, 60(4):252-255.
- Brodkorb, P. 1959. The Pleistocene avifauna of Arredondo, Florida. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 4(9):269-291.
- Brodkorb, P. 1963. A new Pleistocene grebe from Florida. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences*, 26(1):53-55.
- Brodkorb, P. 1964. A new name for *Fulica minor* Shufeldt. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences*, 27(3):186.
- Brodkorb, P. y A. R. Phillips. 1973. Pleistocene birds from the Valley of Mexico. *The Auk*, 90(2):438-440.
- Brown, C. R. y S. Tarof. 2013. Purple Martin (*Progne subis*), version 2.0. *in* The Birds of North America, (Poole, A. F., ed.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.287> (consultado el 22 de enero de 2018).

- Brua, R., B. 2002. Ruddy Duck (*Oxyura jamaicensis*), version 2.0. in The Birds of North America, (Poole, A. F. y F. B. Gill, eds.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.696> (consultado el 22 de enero de 2018).
- Brush, T. 2009. Ringed Kingfisher (*Megaceryle torquata*), version 2.0. in The Birds of North America, (Poole, A. F., ed.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://birdsna.org/Species-Acount/bna/species/rinkin1> (consultado el 22 de enero de 2018).
- Buckley, L. B. y W. Jetz. 2008. Linking global turnover of species and environments. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105(46):17836-17841. doi: www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0803524105.
- Caballero-Miranda, M. E. 1997. Reconstrucción paleolimnológica del lago de Chalco, México, durante el último máximo glacial-el registro de diatomeas ente 34,000 y 15,000 A.P. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 14(1):91-100.
- Calderón-Patrón, J. M., C. E. Moreno e I. Zuria. 2012. La diversidad beta: medio siglo de avances. Revista Mexicana de Biodiversidad, 83(3):879-891. doi: 10.7550/rmb.25510.
- Calkins, J. D., J. Gee, J. C. Hagelin y D. F. Lott. 2014. California Quail (*Callipepla californica*), version 2.0. in The Birds of North America, (Poole, A. F., ed.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.473> (consultado el 30 de noviembre de 2018).
- Campbell, Jr. K. E. 1966. A new species of giant anhinga (Aves: Pelecaniformes: Anhingidae) from the Upper Miocene (Huayquerian) of Amazonian Peru. Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science, 460:1-9.

- Campbell, Jr. K. E. 1973. The Pleistocene avifauna of the Talara Tar Seeps, northwestern Peru. Tesis de Doctorado, University of Florida, Florida, 227 pp.
- Campbell, Jr. K. E. 1979. The non-passerine Pleistocene avifauna of the Talara Tar Seeps, northwestern Peru. Royal Ontario Museum, 118:203 pp.
- Campbell, Jr. K. E. 1980a. Illustrations of avian osteology taken from “The Avifauna of Emeryville Shellmound”. Pp. xxvii-xxxviii, in Campbell, Jr. K. E. (ed.). Papers in avian Paleontology honoring Hildegard Howard. Contributions in Science, Vol. 330, Natural History Museum of Los Angeles County, California.
- Campbell, Jr. K. E. 1980b. A review of the Rancholabrean avifauna of the Itchtucknee River, Florida. Pp. 119-129, in Campbell, Jr. K. E. (ed.). Papers in avian Paleontology honoring Hildegard Howard. Contributions in Science, Vol. 330, Natural History Museum of Los Angeles County, California.
- Campbell, Jr. K. E. 1995. A review of the cranes (Aves: Gruidae) of Rancho La Brea, with the description of a new species. Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science, 452:1-13.
- Campbell, Jr. K. E. 2002. A new species of late Pleistocene lapwing from Rancho La Brea, California. The Condor, 104(1):170-174. doi: [http://dx.doi.org/10.1650/0010-5422\(2002\)104\[0170:ANSOLP\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1650/0010-5422(2002)104[0170:ANSOLP]2.0.CO;2).
- Campbell, Jr. K. E. y Z. M. Bocheński. 2010. A new genus for the extinct late Pleistocene owl *Strix brea* Howard (Aves: Strigiformes) from Rancho La Brea, California. Records of the Australian Museum, 62:123-144. doi:10.3853/j.0067-1975.62.2010.1534.

- Campbell, Jr. K. E. y Z. M. Bocheński. 2013. Two new late Pleistocene miniature owls from Rancho La Brea, California. *Acta Palaeontologica Polonica*, 58(4):707-721. doi: <http://dx.doi.org/10.4202/app.2011.0125>.
- Campbell, Jr. K. E. y Z. M. Bocheński. 2015. The Owls (Aves: Strigiformes) of Rancho La Brea. Pp. 5-21, in Harris, J. M. (ed.). *La Brea and Beyond: The Paleontology of Asphalt-Preserved Biotas*. Science Series, No. 42, Natural History Museum of Los Angeles County, California. doi: 10.3853/j.0067-1975.62.2010.1534.
- Campbell, Jr. K. E. y E. P. Tonni. 1981. Preliminary observations on the paleobiology and evolution of teratorns (Aves: Teratornithidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 1(3-4):265-272.
- Campbell, Jr. K. E. y E. P. Tonni. 1983. Size and locomotion in teratorns (Aves: Teratornithidae). *The Auk*, 100:390-403.
- Cavender, T. M. y R. R. Miller. 1982. *Salmo australis*, a new species of fossil salmonid from southwestern Mexico. *Museum of Paleontology, University of Michigan*, 26(1):1-17.
- Cervantes-Hernández, O. 2006. Tratamiento de agua del Lago de Chapala: evaluación técnica y económica. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, 62 pp.
- Chandler, R. M. 1990. Fossil birds of the San Diego Formation, Late Pliocene, Blacan, San Diego County, California. *Ornithological Monographs*, 44:73-161.
- Charmantier, A., R. H. McCleery, L. R. Cole, C. Perrins, L. E. B. Kruuk y B. C. Sheldon. 2008. Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. *Science*, 320(5877):800-803.
- Chesser, R. T., R. C. Banks, F. K. Barker, C. Cicero, J. L. Dunn, A. W. Kratter, I. J. Lovette, P. C. Rasmussen, J. V. Remsen, Jr., J. D. Rising, D. F. Stotz y K. Winker. 2011. Fifty-

- second supplement to the American Ornithological Union *Check-list of North American Birds*. *The Auk*, 128(3):600-613. doi: <https://doi.org/10.1525/auk.2011.128.3.600>.
- Chesser, R. T., K. J. Burns, C. Cicero, J. L. Dunn, A. W. Kratter, I. J. Lovette, P. C. Rasmussen, J. V. Remsen, Jr., J. D. Rising, D. F. Stotz y K. Winker. 2017. Fifty-eighth supplement to the American Ornithological Society's *Check-list of North American Birds*. *The Auk*, 134:751-773. doi: 10.1642/AUK-17-72.1.
- Chesser, R. T., K. J. Burns, C. Cicero, J. L. Dunn, A. W. Kratter, I. J. Lovette, P. C. Rasmussen, J. V. Remsen, Jr., D. F. Stotz, B. M. Winger y K. Winker. 2018. Fifty-ninth supplement to the American Ornithological Society's *Check-list of North American Birds*. *The Auk*, 135:798-813. doi: 10.1642/AUK-18-62.1.
- Comisión Estatal del Agua del Estado de Jalisco. 2015. Ficha técnica hidrológica del municipio de Zacoalco de Torres. Gobierno del Estado de Jalisco, México, 43 pp.
- Condit, R., N. Pitman, E. G. Leigh Jr., J. Chave, J. Terborgh, R. B. Foster, P. Núñez V., S. Aguilar, R. Valencia, G. Villa, H. C. Muller-Landau, E. Losos y S. P. Hubbell. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, 295(5555):666-669. doi: 10.1126/science.1066854.
- Cook, R. E. 1969. Variation in species density of North American birds. *Systematic Biology*, 18(1):63-84.
- Coppack, T. y C. Both. 2002. Predicting life-cycle adaptation of migratory birds to global climate change. *Ardea*, 90(3):369-378.
- Corona-Martínez, E. 2002. The Pleistocene bird record of México. *Acta Zoológica Cracoviensia*, 45(special issue):293-306.

- Corona-Martínez, E. 2003. Aves del Cuaternario Tardío en Tocuila, México y sus implicaciones paleoambientales. *Archaeofauna*, 12:21-27.
- Corona-Martínez, E. 2008. Las aves del Cenozoico Tardío de México. Tesis de Doctorado, Universidad Autónoma de Madrid, 300 pp.
- Cruz-Silva, J. A. 2012. Reconstrucción paleoambiental del Pleistoceno final usando modelos de nicho ecológico inferidos con vertebrados: el caso de la Cueva de San Josecito, Nuevo León. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, 132 pp.
- Dabbert, C. B., G. Pleasant y S. D. Schemnitz. 2009. Scaled Quail (*Callipepla squamata*), version 2.0. *in* The Birds of North America, (Poole, A. F., ed.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.106> (consultado el 22 de enero de 2018).
- Davies, T. J., A. Purvis y J. L. Gittleman. 2009. Quaternary climate change and the geographic ranges of mammals. *The American Naturalist*, 174(3):297-307. doi: 10.1086/603614.
- Davis, Jr. W. E. y J. C. Kricher. 2000. Glossy Ibis (*Plegadis falcinellus*), version 2.0. *in* The Birds of North America, (Poole, A. F. y F. B. Gill, eds.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.545> (consultado el 10 de febrero de 2017).
- Dawson, W. R. 1948. Records of fringillids from the Pleistocene of Rancho La Brea. *The Condor*, 50(2):57-63.
- Dirección de Manejo Integral de Cuencas Hídricas. 2003. Diagnóstico bio-físico y socio-económico de la cuenca Lerma-Chapala. Instituto Nacional de Ecología, Dirección de Investigación de Ordenamiento Ecológico y Conservación de Ecosistemas, México, 285 pp.
- Dobrovolski, R., A. S. Melo, F. A. S. Casemiro y J. A. F. Diniz-Filho. 2012. Climatic history and dispersal ability explain the relative importance of turnover and nestedness

- components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 21(2):191-197. doi: 10.1111/j.1466-8238.2011.00671.x.
- Dorr, B. S., J. J. Hatcher y D. V. Weseloh. 2014. Double-crested Cormorant (*Phalacrocorax auritus*), version 2.0. *in* The Birds of North America, (Poole, A. F., ed.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.441> (consultado el 25 de febrero de 201).
- Downs, T. 1954. Pleistocene birds from the Jones Fauna of Kansas. *The Condor*, 56(4):207-221.
- Downs, T. 1958. Fossil vertebrates from Lago de Chapala, Jalisco, Mexico. *Papers of the 20th International Geological Congress, Mexico City*, 20(7):75-77.
- Dugger, B. D., K. M. Dugger y L. H. Fredrickson. 2009. Hooded Merganser (*Lophodytes cucullatus*), version 2.0. *in* The Birds of North America, (Poole, A. F., ed.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.98> (consultado el 30 de noviembre de 2018).
- Eadie, J. M., M. L. Mallory y H. G. Lumsden. 1995. Common Goldeneye (*Bucephala clangula*), version 2.0. *in* The Birds of North America, (Poole, A. F. y F. B. Gill, eds.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.170> (consultado el 30 de noviembre de 2018).
- Eadie, J. M., J. L. Savard y M. L. Mallory. 2000. Barrow's Goldeneye (*Bucephala islandica*), version 2.0. *in* The Birds of North America, (Poole, A. F. y F. B. Gill, eds.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.548> (consultado el 30 de noviembre de 2018).
- Emslie, S. D. 1985a. A new species of teal from the Pleistocene (Rancholabrean) of Wyoming. *The Auk*, 102(1):201-205.

- Emslie, S. D. 1985b. The late Pleistocene (Rancholabrean) avifauna of Little Box Elder Cave, Wyoming. *Rocky Mountain Geology*, 23(2):63-82.
- Emslie, S. D. 1998. Avian community, climate, and sea-level changes in the Plio-Pleistocene of the Florida Peninsula. *Ornithological Monographs*, 50:1-113.
- Emslie, S. D. y N. J. Czaplewski. 1999. Two new fossil eagles from the late Pliocene (late Blancan) of Florida and Arizona and their biogeographic implications. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, (89):185-198.
- Emslie, S. D. y T. H. Heaton. 1987. The late Pleistocene avifauna of Crystal Ball Cave, Utah. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, 21(2):53-60.
- Escalante-Espinosa, T. 2011. De cómo el análisis de parsimonia de endemismos (PAE) tampoco explica la selección natural. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(3):1057-1059.
- Escalante-Espinosa, T. y J. J. Morrone. 2001. ¿Para qué sirve el Análisis de Parsimonia de Endemismos? Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones, UNAM, México, 167-172 pp.
- Farquhar, C. C. 2009. White-tailed Hawk (*Geranoaetus albicaudatus*), version 2.0. in *The Birds of North America*, (Poole, A. F., ed.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.30> (consultado el 28 de febrero de 2017).
- Feduccia, A. 1973. Fossil birds from the Late Pleistocene Ingleside Fauna, San Patricio County, Texas. *Bulletin of the Florida State Museum*, 7:180-293.
- Fernex, F., P. Zárate-del Valle, H. Ramírez-Sánchez, F. Michaud, C. Parron, J. Dalmaso, G. Barci-Funel y M. Guzman-Arroyo. 2001. Sedimentation rates in Lake Chapala (western Mexico): possible active tectonic control. *Chemical Geology*, 177(3-4):213-228.

- Ferrari, L. 2000. Avances en el conocimiento de la Faja Volcánica Transmexicana durante la última década. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 53(1):84-92.
- Ferrari, L., G. Pasquarè, S. Venegas-Salgado y F. Romero-Rios. 1999. Geology of the western Mexican Volcanic Belt and adjacent Sierra Madre Occidental and Jalisco block. *Cenozoic Tectonics and Volcanism of Mexico*, 334:65-83.
- Ferrari, L. y J. Rosas-Elguera. 1999. Late Miocene to Quaternary extension at the Northern boundary of the Jalisco block, western Mexico: The Tepic-Zacoalco rift revised. *Cenozoic Tectonics and Volcanism of Mexico*, 334:1-23.
- Fisher, H. I. 1944. The skulls of the cathartid vultures. *The Condor*, 46(6):272-296.
- Fragomeni, A. y D. R. Prothero. 2011. Stasis in late Quaternary birds from the La Brea tar pits during the last glacial-interglacial cycle. *New Mexico Museum of Natural History Bulletin*, 53:511-516.
- Frederick, P. C. y D. Siegel-Causey. 2000. Anhinga (*Anhinga anhinga*), version 2.0. in *The Birds of North America*, (Poole, A. F. y F. B. Gill, eds.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.522> (consultado el 22 de enero de 2018).
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Serie Libros, Núm. 6, Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, 90 pp.
- Garduño-Monroy, V. H., J. Spinnler y E. Ceragioli. 1993. Geological and structural study of the Chapala rift, State of Jalisco, Mexico. *Geofísica Internacional*, 32(3):487-499.
- Gaston, K. J. y T. M. Blackburn. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford, 377 pp.
- Gaston, K. J., R. G. Davies, C. D. L. Orme, V. A. Olson, G. H. Thomas, T. S. Ding, P. C. Rasmussen, J. J. Lennon, P. M. Bennett, I. P. F. Owens y T. M. Blackburn. 2007. *Spatial*

- turnover in the global avifauna. *Proceedings of The Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1628):1567-1574. doi: 0.1098/rspb.2007.0236.
- Gauthier, G. 2014. Bufflehead (*Bucephala albeola*), version 2.0. *in* The Birds of North America, (Poole, A. F., ed.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.67> (consultado el 30 de noviembre de 2018).
- Göhlich, U. B. 2009. The early Vallesian vertebrates of Atzelsdorf (Late Miocene, Austria) 5. *Aves. Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, 111A:509-514.
- González, J. H. Düttmann y M. Wink. 2009. Phylogenetic relationships based on two mitochondrial genes and hybridization patterns in Anatidae. *Journal of Zoology*, 279:310-318. doi:10.1111/j.1469-7998.2009.00622.x.
- Groenenberg, D. S. J., A. J. Beintema, R. W. R. J. Dekker y E. Gittenberger. 2008. Ancient DNA elucidates the controversy about the flightless island hens (*Gallinula* sp.) of Tristan da Cunha. *PLoS ONE*, 3(3):e1835. doi: 10.1371/journal.pone.0001835.
- Guthrie, D. A. 2009. An updated catalogue of the birds from the Carpinteria Asphalt, Pleistocene of California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 108(2):52-62.
- Guthrie, D. A. 2010. Avian material from Rancho del Oro, a Pleistocene locality in San Diego County, California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 109(1):1-7.
- Gutiérrez-Nájera, R., G. Barba-Calvillo y M. R. del-Toro-Gaytán. 2008. Ficha Informativa de los Humedales de Ramsar (FIR) – Versión 2006-2008. México, 50 pp.
- Halfpeter, G. y C. E. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. Pp. 5-18, *in* Halfpeter, G, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*, Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la

- Biodiversidad (CONABIO), Grupo Diversitas-México, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), México.
- Hamon, J. H. 1964. Osteology and paleontology of the passerine birds of the Reddick, Florida, Pleistocene. Florida Geological Survey Bulletin, 44:1-210.
- Hawkins, B. A. 2004. Summer vegetation, deglaciation and the anomalous bird diversity gradient in Eastern North America. *Global Ecology and Biogeography*, 13(4):321-325.
- Hawkins, B. A., J. A. F. Diniz-Filho, C. A. Jaramillo y S. A. Soeller. 2006. Post-Eocene climate change, niche conservatism, and the latitudinal diversity gradient of New World birds. *Journal of Biogeography*, 33(5):770-780. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01452.x.
- Hawkins, B. A., J. A. F. Diniz-Filho, C. A. Jaramillo y S. A. Soeller. 2007. Climate, niche conservatism, and the global bird diversity gradient. *The American Naturalist*, 170(S2):S16-S27.
- Hawkins, B. A., J. A. F. Diniz-Filho y S. A. Soeller. 2005. Water links the historical and contemporary components of the Australian bird diversity gradient. *Journal of Biogeography*, 32(6):1035-1042. doi: 10.1111/j.1365-2699.2004.01238.x.
- Hawkins, B. A., R. Field, H. V. Cornell, D. J. Currie, J-F. Guégan, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, G. G. Mittelbach, T. Oberdorff, E. M. O'Brien, E. E. Porter y J. R. G. Turner. 2003a. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84(12):3105-3117.
- Hawkins, B. A. y E. E. Porter. 2003. Relative influences of current and historical factors on mammal and bird diversity patterns in deglaciated North America. *Global Ecology and Biogeography*, 12(6):475-481.

- Hawkins, B. A., E. E. Porter y J. A. F. Diniz-Filho. 2003b. Productivity and history as predictors of the latitudinal diversity gradient of terrestrial birds. *Ecology*, 84(6):1608-1623.
- Heath, J. A., P. C. Frederick, J. A. Kushlan y K. L. Bildstein. 2009. White ibis (*Eudocimus albus*), version 2.0. *in* The Birds of North America, (Poole, A. F., ed.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.9> (consultado el 22 de enero de 2018).
- Hertel, F. 1995. Ecomorphological indicators of feeding behavior in recent and fossil raptors. *The Auk*, 112(4):890-903.
- Holman, J. A. 1959. Bird and mammals from the Pleistocene of Williston, Florida. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 5(1):1-24.
- Holman, J. A. 1961. Osteology of living and fossil New World quails (Aves, Galliformes). University of Florida, 239 pp.
- Howard, H. 1930. A census of the Pleistocene birds of Rancho La Brea from the collections of the Los Angeles Museum. *The Condor*, 32(2):81-88.
- Howard, H. 1932. Eagles and eagle-like vultures of the Pleistocene of Rancho La Brea. Carnegie Institution of Washington Publications, 429:1-82.
- Howard, H. 1935a. A new species of eagle from a Quaternary cave deposit in eastern Nevada. *The Condor*, 37(4):206-207.
- Howard, H. 1935b. The Rancho La Brea Wood Ibis. *The Condor*, 37(5):251-253.
- Howard, H. 1936a. Further studies upon the birds of the Pleistocene of Rancho La Brea. *The Condor*, 38(1):32-36.
- Howard, H. 1936b. A new fossil bird locality near Playa del Rey, California, with description of a new species of *salid*. *The Condor*, 38(5):211-214.

- Howard, H. 1940. A new race of caracara from the Pleistocene of Mexico. *The Condor*, 42(1):41-44.
- Howard, H. 1942. A review of the American fossil storks. *Carnegie Institution of Washington Publication*, 530:187-203.
- Howard, H. 1946. A review of the Pleistocene birds of Fossil Lake, Oregon. *Carnegie Institution of Washington Publication*, 551:141-195.
- Howard, H. 1947. A preliminary survey of trends in avian evolution from Pleistocene to recent time. *The Condor*, 49(1):10-13.
- Howard, H. 1949. Avian fossil from the marine Pleistocene of southern California. *The Condor*, 51(1):20-28.
- Howard, H. 1952. The prehistoric avifauna of Smith Creek Cave, Nevada, with a description of a new gigantic raptor. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 51(2):50-54.
- Howard, H. 1955. Fossil birds from Manix Lake, California. *U. S. Geological Survey, Professional Paper*, 264-J:199-205.
- Howard, H. 1962. A comparison of avian assemblages from individual pits at Rancho La Brea, California. *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science*, 58:1-23.
- Howard, H. 1963. Fossil birds from the Anza-Borrego desert. *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science*, 73:1-33.
- Howard, H. 1964. A new species of the "pigmy goose", *Anabernicula*, from the Oregon Pleistocene, with a discussion of the genus. *American Museum Novitates*, 2200:1-14.

- Howard, H. 1966. Pliocene birds from Chihuahua, Mexico. Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science, 94:1-12.
- Howard, H. 1969. Avian fossils from three Pleistocene sites in central Mexico. Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science, 172:1-11.
- Howard, H. 1971. Quaternary avian remains from Dark Canyon Cave, New Mexico. The Condor, 73(2):237-240.
- Howard, H. 1972a. Type specimens of avian fossils in the collections of the Natural History Museum of Los Angeles County. Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science, 228:1-27.
- Howard, H. 1972b. The incredible teratorn again. The Condor, 74(3):341-344.
- Howard, 1974. Postcranial elements of the extinct condor *Breagyps clarki* (Miller). Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science, 256:1-24.
- Howard, H. 1980. Illustrations of avian osteology taken from "The avifauna of Emeryville Shell-mound". Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science, 330:xxvii-xxxviii.
- Howard, H. y A. H. Miller. 1933. Bird remains from cave deposits in New Mexico. The Condor, 35(1):15-18.
- Howell, S. N. G. y S. D. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press, New York, 851 pp.
- Howell, T. R. 1969. Avian distributions in Central America. The Auk, 86(2):293-326.
- Hubbard, J. P. 1974. Avian evolution in the aridlands of North America. The Living Bird, 12:155-196.

- Hulbert, A. H. y J. P. Haskell. 2003. The effect of energy and seasonality on avian species richness and community composition. *The American Naturalist*, 161(1):83-97.
- Idaho Virtualization Lab, 2003a, IMNH R-1216--*Aythya marila*,
https://virtual.imnh.iri.isu.edu/Osteo/View/Greater_Scaup/581 (consultado el 10 de septiembre de 2015).
- Idaho Virtualization Lab, 2003b, IMNH R-1157--*Aythya valisineria*,
<https://virtual.imnh.iri.isu.edu/Osteo/View/Canvasback/579> (consultado el 10 de septiembre de 2015).
- Instituto de Información, Estadística y Geográfica. 2016. Zacoalco de Torres, Diagnóstico del Municipio. Gobierno del Estado de Jalisco, México, 33 pp.
- International Commission on Stratigraphy. 2018. International Stratigraphic Chart.
- Jefferson, G. T. 1985. Review of the late Pleistocene avifauna from Lake Manix, Central Mojave Desert, California. *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science*, 362:1-13.
- Jehl, Jr. J. R. 1967. Pleistocene Birds from Fossil Lake, Oregon. *The Condor*, 69(1):24-27.
- Jehl, Jr. J. R. 1969. Fossil Grouse of the genus *Dendragapus*. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 15(12):165-174.
- Johnson, R. R., R. L. Glinski y S. W. Matteson. 2000. Zone-tailed Hawk (*Buteo albonotatus*), version 2.0. *in* *The Birds of North America*, (Rodewald, P. G., ed.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.529> (consultado el 27 de febrero de 2017).
- Kessel, B., D. A. Rocque y J. S. Barclay. 2002. Greater Scaup (*Aythya marila*), version 2.0. *in* *The Birds of North America*, (Poole, A. F. y F. B. Gill, eds.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.650> (consultado el 22 de enero de 2018).

- Koleff, P. 2005. Conceptos y medidas de la diversidad beta. Pp. 19-40, *in* Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma, Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Grupo Diversitas-México, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), México.
- Koleff, P., J. J. Lennon y K. J. Gaston. 2003. Are there latitudinal gradients in species turnover? *Global Ecology & Biogeography*, 12(6):483-498.
- Lake Chapala Birders, 2011, Lake Chapala area historical christmas bird count results 2006 to 2011, <https://www.chapalabirders.org/> (consultado el 08 de diciembre de 2015).
- Lake Chapala Birders, 2012, List of birds seen around Lake Chapala, Mexico (January, 2012), <https://www.chapalabirders.org/> (consultado el 08 de diciembre de 2015).
- LaPorte, N., R. W. Storer y G. L. Nuechterlein. 2013. Western Grebe (*Aechmophorus occidentalis*), version 2.0. *in* The Birds of North America, (Poole, A. F., ed.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.26a> (consultado el 22 de enero de 2018).
- Lennon, J. J., P. Koleff, J. J. D. Greenwood y K. J. Gaston. 2001. The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, 70(6):966-979.
- Leprieur, F., J. D. Olden, S. Lek y S. Brosse. 2009. Contrasting patterns and mechanisms of spatial turnover for native and exotic freshwater fish in Europe. *Journal of Biogeography*, 36(10):1899-1912. doi: 10.1111/j.1365-2699.2009.02107.x.
- Leprieur, F., P. A. Tedesco, B. Hugueny, O. Beauchard, H. H. Dürr, S. Brosse y T. Oberdorff. 2011. Partitioning global patterns of freshwater fish beta diversity reveals contrasting

- signatures of past climate changes. *Ecology Letters*, 14(4):325-334. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01589.x.
- Ligon, J. D. 1965. A Pleistocene avifauna from Haile, Florida. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 10:127-158.
- Lincoln, F. C. 1998. *The migration of birds*. U.S. Fish and Wildlife Service, USA, 113 pp.
- Livezey, B. C. 1993. Morphology of flightlessness in *Chendytes*, fossil seaducks (Anatidae: Mergini) of coastal California. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13(2):185-199.
- Livezey, B. C. y R. W. Storer. 1992. Morphometric comparison of skeletons of the western grebe complex *Aechmophorus* of the United States and Canada. *The Condor*, 94(3):668-679.
- López-De Casenave, J. y L. Marone. 1996. Efectos de la riqueza y de la equitatividad sobre los valores de diversidad en comunidades de aves. *Ecología*, (10):447-455.
- López-Ordóñez, J. P., F. G. Stiles y J. L. Parra-Vergara. 2016. Protocolo para la medición de rasgos funcionales en aves. Pp. 80-125, *in* Salgado-Negret, B. (ed.). *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- López-Velázquez, R. L., H. O. Cuarrubias-Legaspi, M. G. González-Maldonado, J. C. Cortés-Aguilar y L. F. Aguirre-Nieves. 2011. *Aves del Lago de Chapala*. Comisión Estatal del Agua de Jalisco, México, 19 pp.
- Lozano-García, S., E. Torres-Rodríguez, B. Ortega, G. Vázquez y M. Caballero. 2013. Ecosystem responses to climate and disturbances in western central Mexico during the late Pleistocene and Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 370:184-195. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.12.006>.

- Lucas, S. G. 2003. Pleistocene proboscideans from Lago de Chapala, Jalisco, Mexico. *Current Research in the Pleistocene*, 20:105-107.
- Lucas, S. G. 2008a. Late Cenozoic fossil mammals from the Chapala rift basin, Jalisco, Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 44:39-50.
- Lucas, S. G. 2008b. Late Cenozoic vertebrate fossil assemblages from Jalisco, Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 44:51-64.
- MacArthur, R. H. 1964. Environmental factors affecting bird species diversity. *The American Naturalist*, 98(903):387-397.
- MacArthur, R. H. 1969. Patterns of communities in the tropics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1(1-2):19-30.
- Magish, D. P. y A. H. Harris. 1976. Fossil ravens from the Pleistocene of Dry Cave, Eddy County, New Mexico. *The Condor*, 78(3):399-404.
- Martin, L. D. 1971. An early Pleistocene eagle from Nebraska. *The Condor*, 73(2):248-250.
- Martin, S. G. 2002. Brewer's Blackbird (*Euphagus cyanocephalus*), version 2.0. *in* The Birds of North America, (Poole, A. F. y F. B. Gill, eds.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.616> (consultado el 22 de enero de 2018).
- Mayr, E. 1946. History of the North America bird fauna. *The Wilson Bulletin*, 58(1):3-41.
- Mayr, E. 1964. Inferences concerning the Tertiary American bird fauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 51(2):280-288.
- McCoy, J. J. 1963. The fossil avifauna of Itchtucknee River, Florida. *The Auk*, 80:335-351.
- McIntyre, J. W. y J. F. Barr. 2010. Common Loon (*Gavia immer*), version 2.0. *in* The Birds of North America, (Poole, A. F., ed.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.313> (consultado el 01 de febrero de 2017).

- McKnight, M. W., P. S. White, R. I. McDonald, J. F. Lamoreux, W. Sechrest, R. S. Ridgely y S. N. Stuart. 2007. Putting beta-diversity on the map: broad-scale congruence and coincidence in the extremes. *PLoS Biology*, 5(10):e272. doi: 10.1371/journal.pbio.0050272.
- McRoberts, J. T., M. C. Wallace y S. W. Eaton. 2014. Wild Turkey (*Meleagris gallopavo*), version 2.0. *in* The Birds of North America, (Poole, A. F., ed.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.22> (consultado el 22 de enero de 2018).
- Mead, J. I. y A. M. Phillips III. 1981. The late Pleistocene and Holocene fauna and flora of Vulture Cave, Grand Canyon, Arizona. *The Southwestern Naturalist*, 26(3):257-288.
- Meiri, S. y Dayan, T. 2003. On the validity of Bergmann's rule. *Journal of Biogeography*, 30:331-351.
- Melo, A. S., T. F. L. V. B. Rangel y J. A. F. Diniz-Filho. 2009. Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. *Ecography*, 32(2):226-236. doi: 10.1111/j.1600-0587.2008.05502.x.
- Méndez-Cárdenas, D. L. 2009. Bioestratigrafía y magnetoestratigrafía de alta resolución en sedimentos lacustres del Neógeno en la cuenca de Chapala, Jalisco, México. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, 75 pp.
- Metcalfe, S. E., S. L. O'Hara, M. Caballero y S. J. Davies. 2000. Records of Late Pleistocene-Holocene climatic change in Mexico – a review. *Quaternary Science Reviews*, 19(7):699-721.
- Michaud, F., F. Gasse, J. Bourgols y O. Quintero. 2000. Tectonic controls on lake distribution in the Jalisco block area (western Mexico) from Pliocene to present. *Cenozoic Tectonics and Volcanism of Mexico*, 334:99-110.

- Michaud, F., H. U. Ramírez-Sánchez, C. Parron, P. F. Zárate-del Valle, F. Fernex y G. Barci-Funel. 2006. Strong magnetic levels in Lake Chapala sediments (western Mexico): their mineralogy and stratigraphic significance. *Journal of Paleolimnology*, 35(4):819-836. doi: 10.1007/s10933-005-5971-7.
- Miller, A. H. 1932. An extinct icterid from Shelter Cave, New Mexico. *The Auk*, 49(1):38-41.
- Miller, A. H. 1937. Structural modifications in the Hawaiian goose (*Nesochen sandvicensis*). A study in adaptative evolution. University of California Press, 42(1):1-80.
- Miller, A. H. 1947. A new genus of icterid from Rancho La Brea. *The Condor*, 49(1):22-24.
- Miller, L. H. 1912. Contributions to avian palaeontology from the Pacific coast of North America. University of California Press, Bulletin of the Department of Geology, 7(5):61-115.
- Miller, L. H. 1924. *Branta dickeyi* from the McKittrick Pleistocene. *The Condor*, 26(5):178-180.
- Miller, L. H. 1925. *Chendytes*, a diving goose from the California Pleistocene. *The Condor*, 27(4):145-147.
- Miller, L. H. 1935. A second avifauna from the McKittrick Pleistocene. *The Condor*, 37(2):72-79.
- Miller, L. H. 1940. A new Pleistocene turkey from Mexico. *The Condor*, 42(3):154-156.
- Miller, L. H. 1941. The passing of *Coragyps shastensis* Miller. *The Condor*, 43(3):140-141.
- Miller, L. H. y H. Howard. 1938. The status of the extinct condor-like birds of the Rancho La Brea Pleistocene. University of California Press.
- Miller, W. E. y O. Carranza-Castañeda. 1984. Late Cenozoic Mammals from Central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4(2):216-236.

- Molina, S. y D. R. Prothero. 2011. Stasis in late Quaternary Golden Eagles from La Brea tar pits over the last glacial-interglacial cycle. *New Mexico Museum of Natural History and Science, Fossil Record*, 3(53):564-569.
- Mones, A. 1973. Nueva especie de pecarí fósil (*Platygonus*) del estado de Jalisco. *Anales del Instituto Nacional de Antropología e Historia, séptima época (1969-1976)*, 3:119-128.
- Morgan, G. S. y S. D. Emslie. 2010. Tropical and western influences in vertebrate faunas from the Pliocene and Pleistocene of Florida. *Quaternary International*, 217(1-2):143-158. doi: 10.1016/j.quaint.2009.11.030.
- Murray Jr. B. G. 1967. Grebes from the late Pliocene of North America. *The Condor*, 69(3):277-288.
- Ng, J, M. D. Giovanni, M. J. Bechard, J. K. Schmutz y P. Pyle. 2017. Ferruginous Hawk (*Buteo regalis*), version 2.0. *in* The Birds of North America, (Rodewald, P. G., ed.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.ferhaw.02> (consultado el 22 de enero de 2018).
- Olsen, S. J. 1979. Osteology for the Archaeologist: The American Mastodon and the Woolly Mammoth; North American Birds: Skulls and Mandibles; North American Birds: Postcranial Skeletons. Peabody Museum Press, 56(3-5):1-186.
- Olson, S. L. 1974a. A reappraisal of the fossil heron *Palaeophoyx columbiana* McCoy. *The Auk*, 91:179-180.
- Olson, S. L. 1974b. The Pleistocene rails of North America. *The Condor*, 76(2):169-175.
- Olson, S. L. 1984. An evaluation of the fossil curlew *Palnumenius victima* L. Miller (Aves: Scolopacidae). Pp. 53-55, in Genoways, H. H. y M. R. Dawson (eds.). A Volume in

- Memorial to John E. Guilday. Carnegie Museum of Natural History Special Publication, No. 8.
- Olson, S. L. 2007. The "walking eagle" *Wetmoregyps daggetti* Miller: a scaled-up version of the Savanna Hawk (*Buteogallus meridionalis*). Ornithological Monographs, 63:110-114.
- Olson, S. L. y P. C. Rasmussen. 2001. Miocene and Pliocene birds from the Lee Creek Mine, North Carolina. Pp. 233-365, in Ray, C. E. y D. J. Bohaska (eds.). Geology and Paleontology of the Lee Creek Mine, North Carolina, III, Smithsonian Contributions to Paleobiology, Num. 90, Washington, D. C.
- Oswald, J. A. y D. W. Steadman. 2011. Late pleistocene passerine birds from Sonora, Mexico. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 301(1-4):56-63. doi: 10.1016/j.palaeo.2010.12.020.
- Palomera-García, C., E. Santana-Castellón y R. Amparan-Salido. 1994. Patrones de distribución de la avifauna en tres estados del occidente de México. Anales del Instituto de Biología, Serie Zoología, 65(1):137-175.
- Parmalee, P. W. 1969. California condor and other birds from Stanton Cave, Arizona. Journal of the Arizona Academy of Science, 5(4):204-206.
- Peterson, A. T. y M. A. Caspar. 2013. Global patterns of connectivity and isolation of populations of forest bird species in the late Pleistocene. Global Ecology and Biogeography, 22(5):596-606. doi: 10.1111/geb.12010.
- Preston, C. R. y R. D. Beane. 2009. Red-tailed Hawk (*Buteo jamaicensis*), version 2.0. in The Birds of North America, (Poole, A. F., ed.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.52> (consultado el 27 de febrero de 2017).

- Qian, H. 2009. Global comparisons of beta diversity among mammals, birds, reptiles, and amphibians across spatial scales and taxonomic ranks. *Journal of Systematics and Evolution*, 47(5):509-514. doi: 10.1111/j.1759-6831.2009.00043.x.
- Qian, H., C. Badgley y D. L. Fox. 2009. The latitudinal gradient of beta diversity in relation to climate and topography for mammals of North America. *Global Ecology and Biogeography*, 18(1):111-122. doi: 10.1111/j.1466-8238.2008.00415.x.
- Rahbek, C. y G. R. Graves. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(8):4534-4539. doi: www.pnas.org/doi/10.1073/pnas.071034898.
- Rand, A. L. 1948. Glaciation, an isolating factor in speciation. *Evolution*, 2(4):314-321.
- Rea, A. M. 1997. The indeterminate parrot of Nuevo León. Pp. 167-176, *in* Dickerman, R. W. (ed.). *The Era of Allan R. Phillips: A Festschrift*, University of New Mexico, Albuquerque.
- Rea, A. M. y L. L. Hargrave. 1978. The bird bones from Stanton's Cave. Pp. 79-91, *in* Euler, R. C. (ed.). *The Archaeology, Geology and Paleobiology of Stanton's Cave*, Vol. 6, Grand Canyon Natural History Association, Arizona.
- Rensch, B. 1938. Some problems of geographical variation and species-formation. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 150(4):275-285.
- Rico-Sánchez, A. E., A. J. Rodríguez-Romero, E. López-López y J. E. Sedeño-Díaz. 2014. Patrones de variación espacial y temporal de los macroinvertebrados acuáticos en la Laguna de Tecocomulco, Hidalgo (México). *Revista de Biología Tropical*, 62(Suppl. 2):81-96.

- Rodríguez, P. y H. T. Arita. 2004. Beta diversity and latitude in North American mammals: testing the hypothesis of covariation. *Ecography*, 27(5):547-556.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, 65(3):514-527.
- Root, T. 1988. Energy constraints on avian distributions and abundances. *Ecology*, 69(2):330-339.
- Rosas-Elguera, J., L. Ferrari, M. López-Martínez y J. Urrutia-Fucugauchi. 1997. Stratigraphy and tectonics of the Guadalajara region and triple-junction area, western Mexico. *International Geology Review*, 39(2):125-140. doi: 10.1080/00206819709465263.
- Rosas-Elguera, J. y J. Urrutia-Fucugauchi. 1998. Tectonic control of the volcano-sedimentary sequence of the Chapala graben, western Mexico. *International Geology Review*, 40(4):350-362. doi: 10.1080/00206819809465214.
- Ross, R. C. 1935. A new genus and species of pigmy goose from the McKittrick Pleistocene. *San Diego Society of Natural History*, 8(15):107-114.
- Rufolo, S. J. 1998. Taxonomy and significance of the fossil mammals of Lake Chapala, Jalisco, Mexico. Tesis de Maestría, Department of Geology, Brigham Young University, Provo, 146 pp.
- Ruggiero, A. y B. A. Hawkins. 2008. Why do mountains support so many species of birds? *Ecography*, 31(3):306-315. doi: 10.1111/j.2008.0906-7590.05333.x.
- Ryder, R. A. y D. E. Manry. 1994. White-faced Ibis (*Plegadis chihi*), version 2.0. *in* The Birds of North America, (Poole, A. F. y F. B. Gill, eds.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.130> (consultado el 10 de febrero de 2017).

- Salewski, V. y B. Bruderer. 2007. The evolution of bird migration—a synthesis. *Naturwissenschaften*, 94(4):268-279. doi: 10.1007/s00114-006-0186-y.
- Schmaljohann, H. 2013. What do migratory birds do when they rest en route? *Der Falke*, 60:42-47.
- Schnell, J. H. 1994. Common Black Hawk (*Buteogallus anthracinus*), version 2.0. in *The Birds of North America*, (Poole, A. F. y F. B. Gill, eds.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.122> (consultado el 22 de enero de 2018).
- Schreiber, H. D. 2004. Faunal characterisation of Neogene and Pleistocene localities of the State of Jalisco, Mexico. *Carolina*, 62:63-68.
- Shackelford, C. E., E. R. Rozenburg, W. C. Hunter y M. W. Lockwood. 2005. Migration and the migratory birds of Texas: who they are and where they are going. *Texas Parks and Wildlife*, 34 pp.
- Shufeldt, M. D. 1892. A study of the fossil avifauna of the Equus beds of the Oregon desert. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 9(series 2):389-425.
- Shufeldt, M. D. 1913. Review of the fossil fauna of the desert region of Oregon, with a description of additional material collected there. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 32(article 6):123-178.
- Smith, M. L. 1980. The evolutionary and ecological history of the fish fauna of the Rio Lerma basin, Mexico. Tesis de doctorado, University of Michigan, 191 pp.
- Smith, M. L. 1987. Osteology and systematics of the fossil catfishes (genus *Ictalurus*) of central Mexico. *Journal of Paleontology*, 61(2):380-387.
- Smith, M. L., T. M. Cavender y R. R. Miller. 1975. Climatic and biogeographic significance of a fish fauna from the late Pliocene-early Pleistocene of the Lake Chapala basin (Jalisco,

- Mexico). Studies on Cenozoic Paleontology and Stratigraphy in Honor of Claude W. Hibbard. University of Michigan Papers on Paleontology, 12:29-38.
- Steadman, D. W. 1980. A review of the osteology and paleontology of turkeys (Aves: Meleagridinae). Pp. 131-207, *in* Campbell, Jr. K. E. (ed.). Papers in avian Paleontology honoring Hildegard Howard. Contributions in Science, Vol. 330, Natural History Museum of Los Angeles County, California.
- Steadman, D. W., J. Arroyo-Cabrales, E. Johnson y A. Fabiola-Guzmán. 1994. New information on the late Pleistocene birds from San Josecito Cave, Nuevo León, Mexico. *The Condor*, 96(3):577-589.
- Steadman, D. W. y O. Carranza-Castañeda. 2006. Early Pliocene to Early Pleistocene birds from central Mexico. Pp. 61-71, *in* Carranza-Castañeda, O. y E. H. Lindsay (eds.). Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología y Centro de Geociencias, Publicación Especial 4, México.
- Steadman, D. W. y P. S. Martin. 1984. Extinction of birds in the late Pleistocene of North America. Pp. 466-477, *in* Martin, P. S. y R. G. Klein (eds.). Quaternary extinctions: a prehistoric revolution, The University of Arizona Press, Texas.
- Stevens, R. D. y M. R. Willig. 2002. Geographical ecology at the community level: perspectives on the diversity of New World bats. *Ecology*, 83(2):545-560.
- Storer, R. W. 1976. The Pleistocene pied-billed grebes (Aves: Podicipedidae). Pp. 147-153, *in* Olson, S. L. (ed.). Collected papers in avian Paleontology honoring the 90th birthday of Alexander Wetmore, Smithsonian Contributions to Paleobiology, No. 27, Smithsonian Institution Press, Washington.

- Storer, R. W. y G. L. Nuechterlein. 1992. Clark's Grebe (*Aechmophorus clarkii*), version 2.0. in The Birds of North America, (Poole, A. F., P. R. Stettenheim y F. B. Gill, eds.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.26b> (consultado el 22 de enero de 2018).
- Stout, B. E. y G. L. Nuechterlein. 1999. Red-necked Grebe (*Podiceps grisegena*), version 2.0. in The Birds of North America, (Poole, A. F. y F. B. Gill, eds.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/bna.465> (consultado el 24 de enero de 2017).
- Suárez, W. 2004. The identity of the fossil raptor of the genus *Amplibuteo* (Aves: Accipitridae) from the Quaternary of Cuba. *Caribbean Journal of Science*, 40(1):120-125.
- Suárez, W. y S. L. Olson. 2007. The Cuban fossil eagle *Aquila borraasi* Arredondo: A scaled-up version of the Great Black-Hawk *Buteogallus urubitinga* (Gmelin). *Journal of Raptor Research*, 41(4):288-298. [http://dx.doi.org/10.3356/0892-1016\(2007\)41\[288:TCFEAB\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.3356/0892-1016(2007)41[288:TCFEAB]2.0.CO;2).
- Sun, Z., T. Pan, C. Hu, L. Sun, H. Ding, H. Wang, C. Zhang, H. Jin, Q. Chang, X. Kan y B. Zhang. 2017. Rapid and recent diversification patterns in Anseriformes birds: Inferred from molecular phylogeny and diversification analyses. *PLoS ONE*, 12(9):e0184529. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184529>.
- Tate, A. R. 2012. Black-and-White Hawk-Eagle (*Spizaetus melanoleucus*), version 1.0. in Neotropical Birds Online (Schulenberg, T. S., ed.). Cornell Lab of Ornithology, USA, <https://doi.org/10.2173/nb.bawhae1.01> (consultado el 28 de febrero de 2017).
- Tonial, M. L. S., H. L. R. Silva, I. J. Tonial, M. C. Costa, N. J. Silva Jr. y J. A. F. Diniz-Filho. 2012. Geographical patterns and partition of turnover and richness components of beta-

- diversity in faunas from Tocantins river valley. *Brazilian Journal of Biology*, 72(3):497-504.
- Tovar-Liceaga, R. E. 2005. Fauna Pleistocénica de Santa Cruz Nuevo, Puebla. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, 320 pp.
- Tramer, E. J. 1974. On latitudinal gradients in avian diversity. *The Condor*, 76(2):123-130.
- Tuomisto, H. 2010. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33(1):2-22. doi: 10.1111/j.1600-0587.2009.05880.x.
- Turvey, S. T. y T. M Blackburn. 2011. Determinants of species abundance in the Quaternary vertebrate fossil record. *Paleobiology*, 37(3):537-546. doi: <http://dx.doi.org/10.1666/09075.1>.
- Urbina-Cardona, J. N., M. Olivares-Pérez, V. H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation*, 132(1):61-75. doi: 10.1016/j.biocon.2006.03.014.
- Urrutia-Fucugauchi, J. y J. Rosas-Elguera. 1994. Paleomagnetic study of the eastern sector of Chapala Lake and implication for the tectonics of west-central Mexico. *Tectonophysics*, 239(1-4):61-71.
- Vázquez-Selem H. y K. Heine. 2004. Late Quaternary glaciation of México. Pp. 233-242, *in* Ehlers, J. y P. L. Gibbard (eds.). *Developments in Quaternary Sciences*, Vol. 2, Elsevier, New York.

- Veech, J. A. y T. O. Crist. 2007. Habitat and climate heterogeneity maintain beta-diversity of birds among landscapes within ecoregions. *Global Ecology and Biogeography*, 16(5):650-656. doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00315.x.
- Von den Driesch, A. 1976. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites: as developed by the Institut für Palaeoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin of the University of Munich. *Peabody Museum Bulletins*, Harvard University, 1:136 pp.
- Vuilleumier, F. 1984. Faunal turnover and development of fossil avifaunas in South America. *Evolution*, 38(6):1384-1396.
- Vuilleumier, F. 1985. Fossil and recent avifaunas and the interamerican interchange. Pp. 387-424, *in* Stehli, F. G. y S. D. Webb (eds.). *The Great American Biotic Interchange*, Plenum Press, New York. doi: 10.1007/978-1-4684-9181-4.
- Webb, S. D., R. W. Graham, A. D. Barnosky, C. J. Bell, R. Franz, E. A. Hadly, E. L. Lundelius Jr., H. G. McDonald, R. A. Martin, H. A. Semken Jr. y D. W. Steadman. 2003. Vertebrate paleontology. Pp. 519-538, *in* Gillespie, A. R., S. C. Porter y B. F. Atwater (eds.). *The Quaternary period in the United States*, Elsevier, New York. doi: 10.1016/S1571-0866(03)01025-X.
- Weir, J. T. 2006. Divergent timing and patterns of species accumulation in lowland and highland neotropical birds. *Evolution*, 60(4):842-855.
- Weir, J. T., E. Bermingham y D. Schluter. 2009. The Great American Biotic Interchange in birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(51):21737-21742.
- Weir, J. T. y D. Schluter. 2004. Ice sheets promote speciation in boreal birds. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 271(1551):1881-1887. doi: 10.1098/rspb.2004.2803.

- Wetmore, A. 1931. The avifauna of the Pleistocene in Florida (with six plates). Smithsonian Miscellaneous Collections, 85(2):1-41.
- Wetmore, A. 1937. A record of the fossil grebe, *Colymbus parvus*, from the Pliocene of California, with remarks on other American fossils of this family. Proceedings of the California Academy of Sciences, 23:195-201.
- Wetmore, A. 1944. Remains of birds from the Rexroad fauna of the Upper Pliocene of Kansas. The University of Kansas Science Bulletin, 30(9):89-105.
- Wetmore, A. 1954. The genus *Lophodytes* in the Pleistocene of Florida. The Condor, 57:189.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. Ecological Monographs, 30(3):279-338.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon, 21(2/3):213-215.
- Williams, P. H. 1996. Mapping variations in the strength and breadth of biogeographic transition zones using species turnover. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences, 263(1370):579-588.
- Willig, M. R. y M. R. Gannon. 1997. Gradients of species density and turnover in marsupials: a hemispheric perspective. Journal of Mammalogy, 78(3):756-765.
- Willig, M. R., D. M. Kaufman y R. D. Stevens. 2003. Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 34(1):273-309. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032.
- Wilson, M. V. y A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. Journal of Ecology, 72:1055-1064.
- Woolfenden, G. E. 1961. Postcranial osteology of the waterfowl. Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences, 6(1):1-129.

- Worthy, T. H. 2004. The Holocene fossil waterfowl fauna of Lake Poukawa, North Island, New Zealand. *Tuhinga*, 15:77-120.
- Zar, J. H. 2010. *Biostatistical analysis*, 5th ed. Prentice Hall, New Jersey, USA, 944 pp.
- Zárate-del Valle, P. F., F. Michaud, C. Parrón, G. Solana-Espinoza, I. Israde-Alcántara, H. U. Ramírez-Sánchez y F. Fernex. 2001. Geology, sediments and soils. Pp. 31-57, *in* Hansen, A. M. y M. van Afferden (eds.). *The Lerma-Chapala Watershed: Evaluation and Management*, Springer Science & Business Media, Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York. doi: 10.1007/978-1-4615-0545-7.
- Zárate-del Valle, P. F. y B. R. T. Simoneit. 2005. La generación de petróleo hidrotermal en sedimentos del Lago Chapala y su relación con la actividad geotérmica del rift Citala en el estado de Jalisco, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 22(3):358-370.
- Zink, R. M., J. Klicka y B. R. Barber. 2004. The tempo of avian diversification during the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 359(1442):215-220. doi: 10.1098/rstb.2003.1392.

APÉNDICE

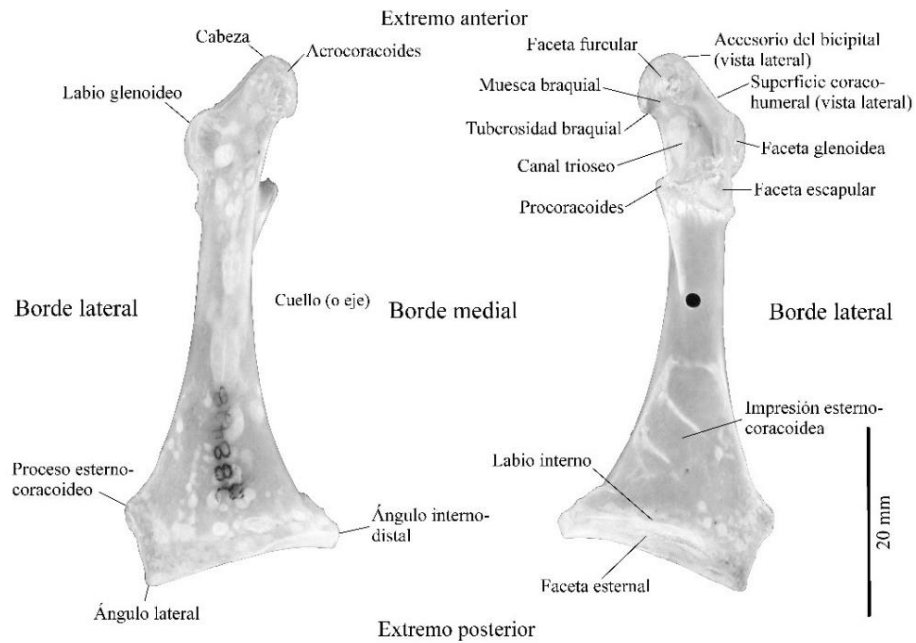


Figura A1. Coracoides derecho de *Anas rubripes*. Vista ventral (izquierda) y vista dorsal (derecha).

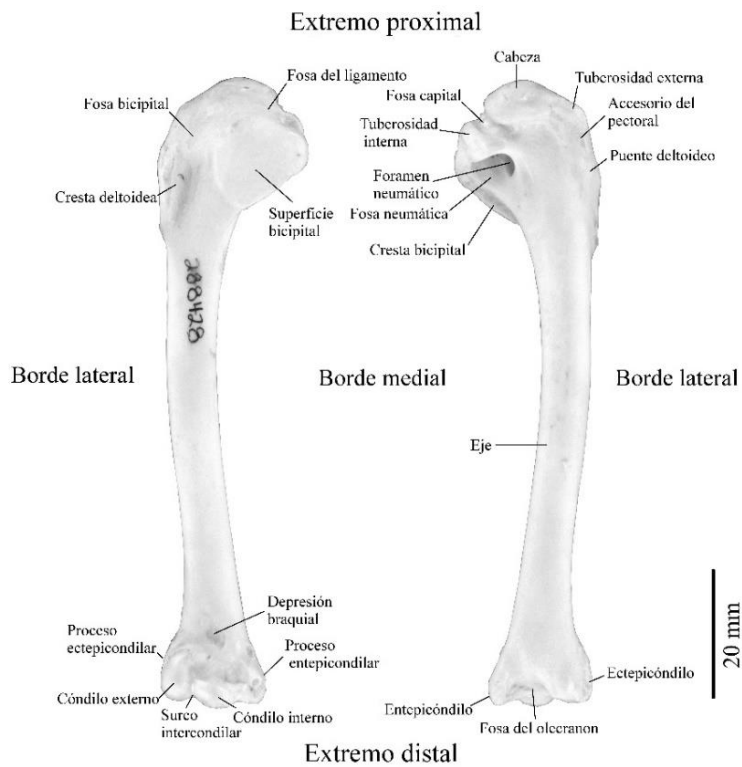


Figura A2. Húmero derecho de *Anas rubripes*. Vista anterior (izquierda) y vista posterior (derecha).

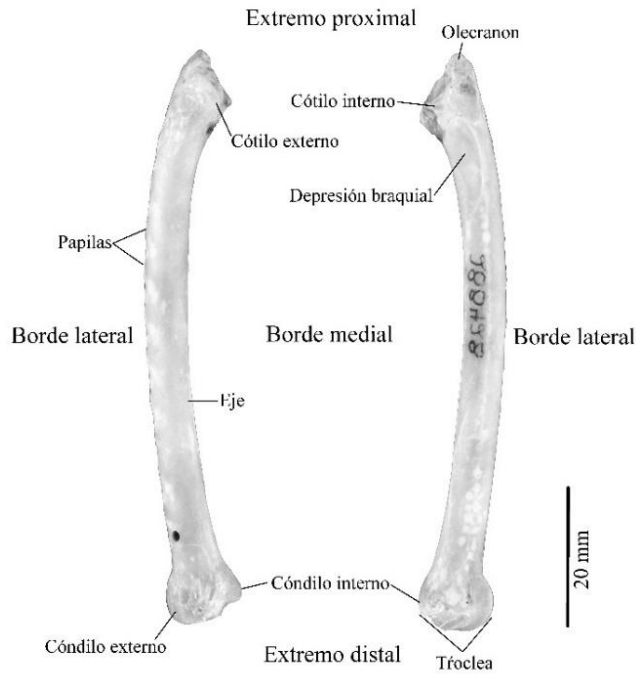


Figura A3. Ulna derecha de *Anas rubripes*. Vista dorsal (izquierda) y vista ventral (derecha).

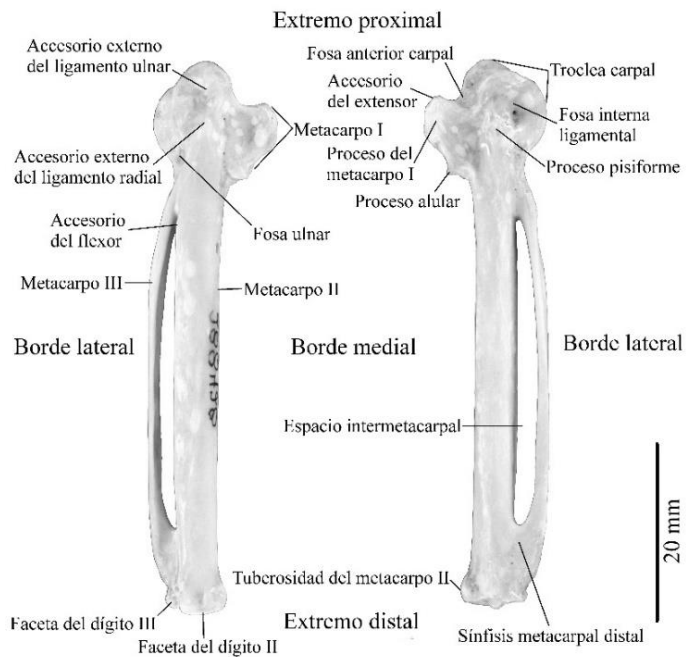


Figura A4. Carpometacarpo derecho de *Anas rubripes*. Vista dorsal (izquierda) y vista ventral (derecha).

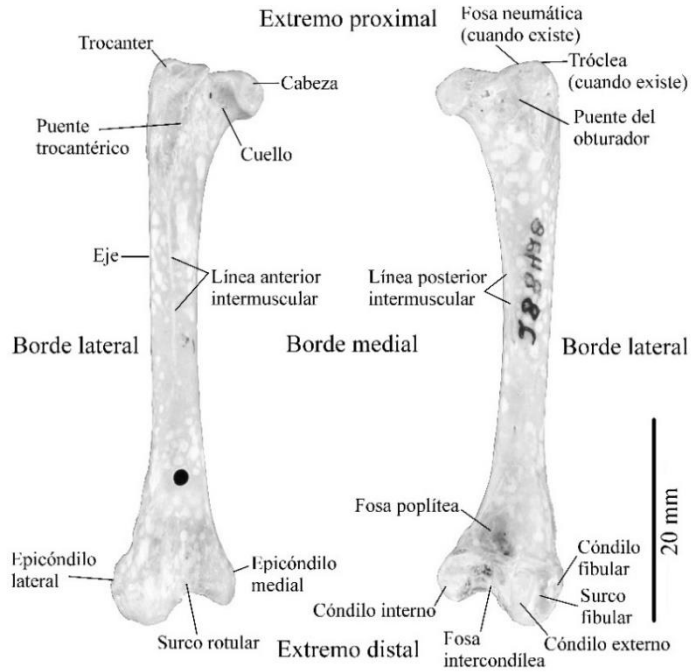


Figura A5. Fémur derecho de *Anas rubripes*. Vista anterior (izquierda) y vista posterior (derecha).

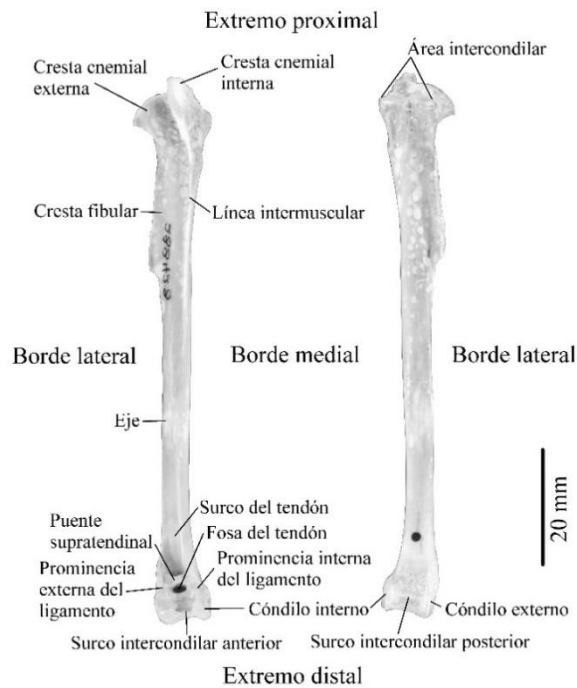


Figura A6. Tibiotarso derecho de *Anas rubripes*. Vista anterior (izquierda) y vista posterior (derecha).

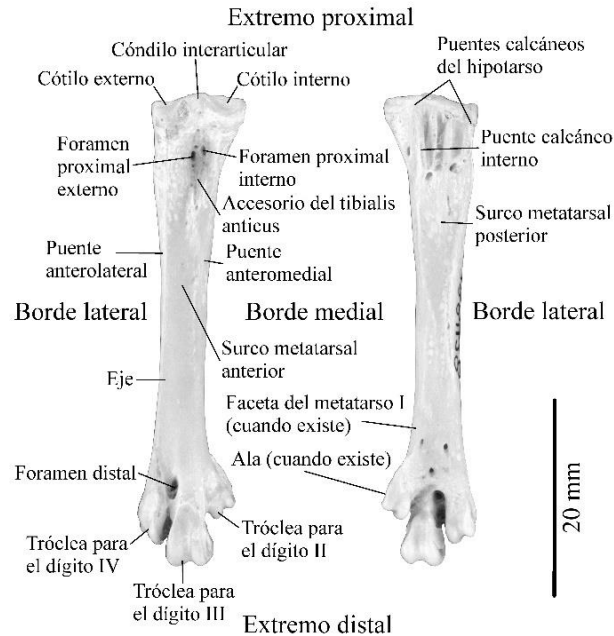


Figura A7. Tarsometatarso derecho de *Anas rubripes*. Vista anterior (izquierda) y vista posterior (derecha).

Cuadro A1. Rasgos funcionales (historia de vida) en aves. Tomado y modificado de López-Ordóñez et al. (2016).

Rasgo	Atributos del rasgo	Definición del rasgo
Dieta (D) Rasgo que influencia todos los aspectos relacionados con el comportamiento de forrajeo y flujo de materia y energía en los ecosistemas. Especies con dietas especializadas son más susceptibles a las variaciones ambientales.	Carnívoro	Especies que se alimentan principalmente de carne (vertebrados terrestres).
	Piscívoro	Especies que se alimentan principalmente de peces.
	Carroñero	Especies que se alimentan principalmente de carne en descomposición.
	Folívoro	Especies que se alimentan principalmente de hojas. Incluye tubérculos y materia vegetal acuática.
	Frugívoro	Especies que se alimentan principalmente de frutos.
	Granívoro	Especies que se alimentan principalmente de semillas (granos) y conos de angiospermas.
	Insectívoro	Especies que se alimentan principalmente de artrópodos.
	Malacófago	Especies que se alimentan principalmente de macroinvertebrados terrestres y los asociados a cuerpos de agua.
	Nectarívoro	Especies que se alimentan principalmente de néctar de las flores.
	Omnívoro	Especies que se alimentan de plantas y animales.
Estrategia de forrajeo (F) Rasgo que influencia aspectos relacionados con el uso de los recursos y los	Rebuscador	Especies que “rebuscan” su alimento entre el follaje de las hojas verdes o secas y generalmente se encuentran desde el suelo hasta el dosel de los árboles. Incluye a las especies que rebuscan su alimento en un ambiente acuático.

flujos de materia y energía en los ecosistemas.	Atrapador	Especies que atrapan su presa directamente mediante técnicas de acecho.
	Escarbador	Especies asociadas al suelo y que buscan su alimento removiendo la superficie de la tierra y la hojarasca del suelo con el pico o las patas.
	Robador	Especies que obtienen el néctar de manera ilegítima mediante orificios que hacen en la parte basal de la flor.
	Vadeador/Filtrador	Especies asociadas a un cuerpo de agua y que buscan su alimento mediante técnicas de filtración y vadeo.
	Buceador	Especies asociadas a un cuerpo de agua y que buscan y atrapan su alimento mediante técnicas de buceo.
	Planeador	Especies asociadas a espacios aéreos y que buscan su alimento planeando.
Estrato de forrajeo (EF) Rasgo que influencia aspectos relacionados con el uso de los recursos y los flujos de materia y energía en los ecosistemas.	Agua	Especies que forrajean de manera directa o indirecta en un ambiente acuático.
	Suelo	Especies que permanecen la mayoría del tiempo forrajeando, alimentándose o descansando en el suelo y rara vez cambian de sustrato.
	Sotobosque	Especies que habitan más cerca del suelo por debajo del dosel alimentándose de las especies arbustivas y de estratos inferiores del bosque.
	Dosel Aire	Especies que habitan las copas de los árboles. Especies que permanecen en espacios aéreos moviéndose grandes distancias y durante sus recorridos se alimentan o reposan.
Tipo de anidamiento (TA) Aves coloniales transportan nutrientes entre ecosistemas.	Colonial	Especies donde hay participación cooperativa de otros individuos de la misma especie, en aspectos como la crianza, vigilancia, alimentación y cuidado parental.
	Individual	Especies que construyen su nido de manera individual o en parejas.
Comportamiento social (CS) Especies que forman bandadas tienen mayor impacto en el uso de recursos y en los flujos de nutrientes a través de los ecosistemas. Estatus migratorio (EM) Especies con movimientos a gran escala tienen mayor impacto en los flujos de nutrientes a través de ecosistemas.	Bandada monoespecífica	Especies que coexisten en grupos de individuos de la misma especie para forrajear, descansar (perchar), migrar o anidar colonialmente.
	Bandada mixta	Especies que coexisten en grupos de individuos de diferentes especies para forrajear, perchar, migrar o anidar colonialmente.
	Solitario	Especies que generalmente se las observa solitarias.
	Migratorio local	Migratorio local
Migratorio continental		Especies que migran latitudinalmente cada año en respuesta a los cambios estacionales.
	Residente	Especies en las que no se ha evidenciado que realicen algún tipo de movimiento migratorio.

Cuadro A2. Especies de aves del Pleistoceno tardío y el reciente de las cuencas Chapala-Zacoalco seleccionadas de acuerdo con sus rasgos de historia de vida. La incidencia está en términos de presencia (1) y ausencia (0). La abundancia actual es el promedio del conteo de los años 2006-2011 (Lake Chapala Birders, 2011).

Especie	Código	Incidencia actual	Abundancia actual	Incidencia fósil	Abundancia fósil
Accipitriformes					
Accipitridae					
<i>Accipiter cooperii</i>	Ac2	1	2	0	0
<i>Accipiter gentilis</i>	Ac3	1	0	0	0
<i>Accipiter striatus</i>	Ac4	1	0	0	0
<i>Aquila chrysaetos</i>	Ac6	1	0	0	0
<i>Buteo albonotatus</i>	Ac7	1	0	0	0
<i>Buteo jamaicensis</i>	Ac8	1	3	0	0
<i>Buteo lineatus</i>	Ac10	1	0	0	0
<i>Buteo nitidus</i>	Ac11	1	1	0	0
<i>Buteo regalis</i>	Ac13	0	0	1	3
<i>Buteo swainsoni</i>	Ac14	1	0	0	0
<i>Buteogallus anthracinus</i>	Ac15	1	0	0	0
<i>Buteogallus fragilis</i> †	Ac17	0	0	1	1
<i>Circus hudsonius</i>	Ac19	1	5	0	0
<i>Elanus leucurus</i>	Ac20	1	3	0	0
<i>Geranoaetus albicaudatus</i>	Ac21	1	0	1	1
<i>Parabuteo unicinctus</i>	Ac26	1	0	0	0
Cathartidae					
<i>Cathartes aura</i>	Ac32	1	61	0	0
<i>Coragyps atratus</i>	Ac33	1	31	0	0
Pandionidae					
<i>Pandion haliaetus</i>	Ac35	1	1	0	0
Anseriformes					
Anatidae					
<i>Anas acuta</i>	An4	1	99	1	4
<i>Anas crecca-carolinensis</i>	An5	1	37	1	13
<i>Anas platyrhynchos</i>	An8	1	39	1	1
<i>Anser albifrons</i>	An11	1	1	1	1
<i>Anser caerulescens</i>	An12	1	0	1	4
<i>Aythya affinis</i>	An14	1	2	1	11
<i>Aythya americana</i>	An15	1	2	1	1
<i>Aythya collaris</i>	An16	1	0	1	1
<i>Aythya marila</i>	An17	0	0	1	1
<i>Aythya valisineria</i>	An18	1	0	1	1
<i>Bucephala albeola</i>	An25	1	2	1	2
<i>Dendrocygna autumnalis</i>	An33	1	0	0	0
<i>Dendrocygna bicolor</i>	An34	1	1	0	0
<i>Lophodytes cucullatus</i>	An36	1	0	1	1
<i>Mareca americana</i>	An38	1	0	1	4
<i>Mareca strepera</i>	An39	1	0	0	0
<i>Nomonyx dominicus</i>	An44	1	0	0	0

<i>Oxyura jamaicensis</i>	An45	1	91	1	55
<i>Spatula clypeata</i>	An47	1	40	1	10
<i>Spatula cyanoptera</i>	An48	1	33	1	10
<i>Spatula discors</i>	An49	1	38	1	10
Apodiformes					
Apodidae					
<i>Chaetura vauxi</i>	Ap3	1	0	0	0
Charadriiformes					
Charadriidae					
<i>Charadrius collaris</i>	Ch5	1	0	0	0
<i>Charadrius semipalmatus</i>	Ch7	1	0	0	0
<i>Charadrius vociferus</i>	Ch8	1	52	0	0
<i>Pluvialis squatarola</i>	Ch9	1	0	0	0
Jacanidae					
<i>Jacana spinosa</i>	Ch12	1	33	0	0
Laridae					
<i>Chroicocephalus philadelphia</i>	Ch13	1	0	0	0
<i>Larus argentatus</i>	Ch14	1	0	1	1
<i>Larus delawarensis</i>	Ch16	1	277	0	0
<i>Leucophaeus atricilla</i>	Ch20	1	2	0	0
<i>Leucophaeus pipixcan</i>	Ch21	1	0	0	0
Recurvirostridae					
<i>Himantopus mexicanus</i>	Ch24	1	60	0	0
<i>Recurvirostra americana</i>	Ch25	1	19	0	0
Rynchopidae					
<i>Rynchops niger</i>	Ch26	1	0	0	0
Scolopacidae					
<i>Actitis macularius</i>	Ch27	1	33	0	0
<i>Calidris alba</i>	Ch29	1	0	0	0
<i>Calidris alpina</i>	Ch30	1	0	0	0
<i>Calidris bairdii</i>	Ch31	1	0	0	0
<i>Calidris himantopus</i>	Ch32	1	0	0	0
<i>Calidris mauri</i>	Ch33	1	29	0	0
<i>Calidris melanotos</i>	Ch34	1	0	0	0
<i>Calidris minutilla</i>	Ch35	1	30	0	0
<i>Gallinago delicata</i>	Ch37	1	14	0	0
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	Ch40	1	109	0	0
<i>Limosa fedoa</i>	Ch41	1	0	0	0
<i>Numenius americanus</i>	Ch42	1	0	0	0
<i>Numenius phaeopus</i>	Ch44	1	0	0	0
<i>Phalaropus tricolor</i>	Ch47	1	0	0	0
<i>Tringa flavipes</i>	Ch49	1	0	0	0
<i>Tringa melanoleuca</i>	Ch50	1	2	0	0
<i>Tringa semipalmata</i>	Ch51	1	0	0	0
<i>Tringa solitaria</i>	Ch52	1	1	0	0
Sternidae					
<i>Chlidonias niger</i>	Ch54	1	0	0	0
<i>Hydroprogne caspia</i>	Ch55	1	51	0	0
<i>Sterna forsteri</i>	Ch56	1	2	0	0
Ciconiiformes					

Ciconiidae					
<i>Mycteria americana</i>	Ci2	1	0	1	1
<i>Mycteria wetmorei</i> †	Ci3	0	0	1	1
Coraciiformes					
Cerylidae					
<i>Chloroceryle americana</i>	Cr1	1	1	0	0
<i>Megaceryle alcyon</i>	Cr2	1	3	0	0
<i>Megaceryle torquata</i>	Cr3	0	0	1	1
Cuculiformes					
Cuculidae					
<i>Geococcyx californianus</i>	Cu2	1	0	0	0
<i>Geococcyx velox</i>	Cu3	1	0	0	0
Falconiformes					
Falconidae					
<i>Caracara cheriway</i>	Fa1	1	4	0	0
<i>Falco columbarius</i>	Fa2	1	0	0	0
<i>Falco peregrinus</i>	Fa6	1	1	0	0
<i>Falco sparverius</i>	Fa8	1	6	0	0
Galliformes					
Odontophoridae					
<i>Callipepla squamata</i>	Ga5	0	0	1	1
Phasianidae					
<i>Meleagris gallopavo</i>	Ga23	0	0	1	1
Gaviiformes					
Gaviidae					
<i>Gavia immer</i>	Gv2	0	0	1	1
Gruiformes					
Rallidae					
<i>Fulica americana</i>	Gr7	1	725	1	33
<i>Gallinula galeata</i>	Gr8	1	16	1	7
<i>Porphyrio martinicus</i>	Gr10	1	0	0	0
<i>Porzana carolina</i>	Gr11	1	4	0	0
<i>Rallus elegans</i>	Gr12	1	0	1	1
<i>Rallus limicola</i>	Gr13	1	0	0	0
Passeriformes					
Corvidae					
<i>Aphelocoma ultramarina</i>	Pa11	1	0	0	0
<i>Calocitta colliei</i>	Pa12	1	0	0	0
<i>Corvus corax</i>	Pa15	1	2	0	0
<i>Corvus cryptoleucus</i>	Pa16	1	0	0	0
<i>Cyanocitta stelleri</i>	Pa20	1	0	0	0
Emberizidae					
<i>Melospiza melodia</i>	Pa37	1	0	0	0
Hirundinidae					
<i>Petrochelidon pyrrhonota</i>	Pa59	1	0	0	0
<i>Progne subis</i>	Pa60	1	0	1	1
<i>Riparia riparia</i>	Pa61	1	61	0	0
<i>Stelgidopteryx serripennis</i>	Pa62	1	838	0	0
<i>Tachycineta bicolor</i>	Pa63	1	6164	0	0
<i>Tachycineta thalassina</i>	Pa65	1	17	0	0
Icteridae					

<i>Agelaius phoeniceus</i>	Pa66	1	16	0	0
<i>Euphagus cyanocephalus</i>	Pa69	1	105	1	3
<i>Quiscalus mexicanus</i>	Pa77	1	317	0	0
<i>Xanthocephalus xanthocephalus</i>	Pa81	1	7790	0	0
Laniidae					
<i>Lanius ludovicianus</i>	Pa82	1	13	0	0
Parulidae					
<i>Parkesia noveboracensis</i>	Pa92	1	1	0	0
Troglodytidae					
<i>Cistothorus palustris</i>	Pa100	1	4	0	0
Tyrannidae					
<i>Pitangus sulphuratus</i>	Pa112	1	60	0	0
<i>Sayornis nigricans</i>	Pa113	1	1	0	0
Pelecaniformes					
Ardeidae					
<i>Ardea alba</i>	Pe1	1	174	0	0
<i>Ardea herodias</i>	Pe2	1	63	1	1
<i>Botaurus lentiginosus</i>	Pe4	1	0	0	0
<i>Bubulcus ibis</i>	Pe5	1	272	0	0
<i>Butorides virescens</i>	Pe7	1	8	0	0
<i>Egretta caerulea</i>	Pe8	1	3	0	0
<i>Egretta rufescens</i>	Pe9	1	0	0	0
<i>Egretta thula</i>	Pe10	1	89	0	0
<i>Egretta tricolor</i>	Pe11	1	10	0	0
<i>Ixobrychus exilis</i>	Pe12	1	0	0	0
<i>Nyctanassa violacea</i>	Pe13	1	0	1	1
<i>Nycticorax nycticorax</i>	Pe14	1	117	0	0
Pelecanidae					
<i>Pelecanus erythrorhynchos</i>	Pe15	1	336	1	4
<i>Pelecanus occidentalis</i>	Pe16	1	0	0	0
Threskiornithidae					
<i>Eudocimus albus</i>	Pe17	1	0	1	1
<i>Platalea ajaja</i>	Pe19	1	1	0	0
<i>Plegadis chihi</i>	Pe20	1	573	1	1
Phoenicopteriformes					
Phoenicopteridae					
<i>Phoenicopus ruber</i>	Ph3	0	0	1	1
Piciformes					
Picidae					
<i>Melanerpes uropygialis</i>	Pi8	1	0	0	0
Podicipediformes					
Podicipedidae					
<i>Aechmophorus occidentalis-clarkii</i>	Po1	1	1	1	36
<i>Podiceps grisegena</i>	Po4	0	0	1	3
<i>Podiceps nigricollis</i>	Po5	1	1	0	0
<i>Podilymbus podiceps</i>	Po7	1	4	1	8
<i>Tachybaptus dominicus</i>	Po9	1	12	0	0
Strigiformes					
Strigidae					
<i>Athene cunicularia</i>	St6	1	0	0	0

<i>Bubo virginianus</i>	St9	1	0	0	0
<i>Megascops asio-kennicottii</i>	St13	1	0	0	0
Tytonidae					
<i>Tyto alba</i>	St21	1	0	0	0
Suliformes					
Anhingidae					
<i>Anhinga anhinga</i>	Su1	0	0	1	1
Phalacrocoracidae					
<i>Phalacrocorax auritus</i>	Su3	0	0	1	10
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	Su4	1	241	0	0
Total		135	19260	43	254

Cuadro A3. Localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica utilizadas en este estudio y su respectiva riqueza de especies. El tipo de ambiente de depósito “lago” incluye lagos y lagunas. El tipo de ambiente de depósito “cueva” incluye cuevas, cenotes y fisuras en el suelo. El tipo de ambiente de depósito “humedal” incluye praderas inundables, ciénegas, pantanos y marismas. El tipo de ambiente de depósito “costa” incluye costas marinas, barrancas costeras, estuarios y marismas costeros. Méx = México; O de EUA = Oeste de Estados Unidos de América; C de EUA = Centro de Estados Unidos de América; E de EUA = Este de Estados Unidos de América.

Localidad	Código	Ambiente de depósito	Código	Ubicación geográfica	Código	Riqueza
Chapala-Zacoalco	CZ	Lago	1	Méx, Jalisco	M	43
Rancho La Brisca	RLB	Humedal	3	Méx, Sonora	M	3
Térapa y Río de Moctezuma	TRM	Humedal, lago	3,1	Méx, Sonora	M	37
Cueva Jiménez	CJ	Cueva	2	Méx, Chihuahua	M	16
Cueva de San Josecito	CSJ	Cueva	2	Méx, Nuevo León	M	54
Laguna de la Media Luna	LML	Lago	1	Méx, San Luis Potosí	M	4
Rancho La Amapola	RLA	Lago	1	Méx, San Luis Potosí	M	18
Lago de Zumpango	LZ	Lago	1	Méx, Estado de México	M	9
Lago de Texcoco (Chimalhuacán, Tepexpan, Tocuila y Peñón de los Baños)	LT	Lago	1	Méx, Estado de México	M	11
Lago de Chalco	LC	Lago	1	Méx, Estado de México	M	11
Santa Cruz Nuevo	SCN	Río	4	Méx, Puebla	M	6
Área de la Sierrita de Ticul	AST	Cueva	2	Méx, Yucatán	M	13
Carpintería Asphalt	CA	Humedal	3	O de EUA, California	O	76
Hawver Cave	HC	Cueva	2	O de EUA, California	O	11
Long Wharf Canyon	LWC	Costa	5	O de EUA, California	O	4
Lumber yard	LY	Costa	5	O de EUA, California	O	34
Manix Lake	ML	Lago	1	O de EUA, California	O	20
McKittrick Tar Pits	MTP	Lago, humedal	1,3	O de EUA, California	O	46
Newport Bay Mesa	NBM	Costa	5	O de EUA, California	O	15
Playa del Rey	PR	Costa	5	O de EUA, California	O	9
Rancho del Oro	RO	Lago	1	O de EUA, California	O	18
Rancho La Brea	RaLB	Humedal	3	O de EUA, California	O	133
Samwell and Potter Creek Caves	SPC	Cueva	2	O de EUA, California	O	21
Smith Creek Cave	SCC	Cueva	2	O de EUA, Nevada	O	44
Fossil Lake	FL	Lago	1	O de EUA, Oregon	O	84
Deadman Cave	DC	Cueva	2	O de EUA, Arizona	O	8

Grand Canyon (Vulture, Rampart y Stanton's Caves)	GC	Cueva	2	O de EUA, Arizona	O	25
Crystal Ball Cave	CrBC	Cueva	2	O de EUA, Utah	O	28
American Falls (Rainbow Beach)	AF	Lago	1	O de EUA, Idaho	O	11
Jaguar Cave	JC	Cueva	2	O de EUA, Idaho	O	16
Rattlesnake Cave	RC	Cueva	2	O de EUA, Idaho	O	7
Conkling Cavern	CC	Cueva	2	C de EUA, New Mexico	C	22
Dark Canyon Cave	DCC	Cueva	2	C de EUA, New Mexico	C	32
Howell's Ridge Cave	HRC	Cueva	2	C de EUA, New Mexico	C	19
Rocky Arroyo (Burnet Cave)	RA	Cueva	2	C de EUA, New Mexico	C	16
Sandia and Marmot Caves	SMC	Cueva	2	C de EUA, New Mexico	C	29
Shelter Cave	ShC	Cueva	2	C de EUA, New Mexico	C	48
Bell Cave	BCA	Cueva	2	C de EUA, Wyoming	C	9
Little Box Elder Cave	LBE	Cueva	2	C de EUA, Wyoming	C	70
Little Canyon Creek Cave	LCC	Cueva	2	C de EUA, Wyoming	C	7
Ingleside Pit	IP	Humedal	3	C de EUA, Texas	C	6
Klein Cave	KC	Cueva	2	C de EUA, Texas	C	8
Jones sink	JS	Humedal	3	C de EUA, Kansas	C	6
Shorts Creek	SCr	Lago	1	C de EUA, Kansas	C	5
Bell Cave	BCC	Cueva	2	E de EUA, Alabama	E	31
Cheek Bend Cave	ChBC	Cueva	2	E de EUA, Tennessee	E	27
Arredondo 2A	A2A	Humedal	3	E de EUA, Florida	E	45
Aucilla River	AR	Río	4	E de EUA, Florida	E	3
Cutler Hammock	CH	Cueva	2	E de EUA, Florida	E	48
Eichelberger Cave	EC	Cueva	2	E de EUA, Florida	E	5
Haile 11B	H11B	Lago, humedal	1,3	E de EUA, Florida	E	71
Ichetucknee River	IR	Río	4	E de EUA, Florida	E	68
Lecanto 2A	L2A	Cueva	2	E de EUA, Florida	E	23
Melbourne	MEL	Río, humedal	4,3	E de EUA, Florida	E	20
Reddick (1A, B y C)	R1ABC	Cueva, humedal	2,3	E de EUA, Florida	E	68
Rock Springs	RS	Río	4	E de EUA, Florida	E	35
Saber-Tooth Cave	STC	Cueva	2	E de EUA, Florida	E	10
Sarasota (Hog Creek, Florida Avenue Pit y Venice Rocks)	SM	Río	4	E de EUA, Florida	E	19
Seminole Field	SF	Río, lago	4,1	E de EUA, Florida	E	45
Vero Beach	VB	Río	4	E de EUA, Florida	E	8
West Palm Beach	WPB	Río, humedal	4,3	E de EUA, Florida	E	6
Williston	WL	Humedal	3	E de EUA, Florida	E	5
Kingston Saltpeter Cave	KSC	Cueva	2	E de EUA, Georgia	E	32
Natural Chimneys	NC	Cueva	2	E de EUA, Virginia	E	38

Cuadro A4. Especies de aves de las 64 localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica. La incidencia de las especies en los tipos de ambientes de depósito puede variar respecto a su incidencia en las localidades debido a que algunos sitios están compuestos por más de un tipo de ambiente de depósito.

Especie	Código	Incidencia localidades	Lago	Cueva	Humedal	Río	Costa	Incidencia en ambientes de depósito
Accipitriformes								
Accipitridae								
<i>Accipiter bicolor</i>	Ac1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Accipiter cooperii</i>	Ac2	11	2	6	6	0	0	14
<i>Accipiter gentilis</i>	Ac3	4	0	2	2	0	0	4
<i>Accipiter striatus</i>	Ac4	10	0	8	3	0	0	11
<i>Amplibuteo woodwardi</i> †	Ac5	3	0	0	2	1	0	3
<i>Aquila chrysaetos</i>	Ac6	19	5	12	4	0	0	21
<i>Buteo albonotatus</i>	Ac7	1	0	1	0	0	0	1
<i>Buteo jamaicensis</i>	Ac8	23	3	13	6	5	0	27
<i>Buteo lagopus</i>	Ac9	7	0	5	2	0	0	7
<i>Buteo lineatus</i>	Ac10	10	1	5	3	4	0	13
<i>Buteo nitidus</i>	Ac11	2	0	2	0	0	0	2
<i>Buteo platypterus</i>	Ac12	3	2	1	1	1	0	5
<i>Buteo regalis</i>	Ac13	7	1	4	2	0	0	7
<i>Buteo swainsoni</i>	Ac14	10	1	8	2	0	0	11
<i>Buteogallus daggetti</i> †	Ac16	4	1	1	3	0	0	5
<i>Buteogallus fragilis</i> †	Ac17	5	2	1	3	0	0	6
<i>Buteogallus sodalis</i> †	Ac18	1	1	0	0	0	0	1
<i>Circus hudsonius</i>	Ac19	8	3	3	4	0	0	10
<i>Elanus leucurus</i>	Ac20	2	0	1	1	0	0	2
<i>Geranoaetus albicaudatus</i>	Ac21	1	1	0	0	0	0	1
<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	Ac22	15	4	4	4	5	1	18
<i>Ictinia mississippiensis</i>	Ac23	1	0	1	1	0	0	2
<i>Neogyps errans</i> †	Ac24	5	1	2	3	0	0	6
<i>Neophrontops americanus</i> †	Ac25	6	1	3	3	0	0	7
<i>Parabuteo unicinctus</i>	Ac26	1	0	1	0	0	0	1
<i>Spizaetus grinnelli</i> †	Ac27	6	1	2	3	1	0	7
<i>Spizaetus melanoleucus</i>	Ac28	1	0	1	0	0	0	1
<i>Spizaetus pliogryps</i> †	Ac29	1	1	0	0	0	0	1
<i>Spizaetus willetti</i> †	Ac30	2	0	2	0	0	0	2
Cathartidae								

<i>Breagyps clarki</i> †	Ac31	3	1	1	1	0	0	3
<i>Cathartes aura</i>	Ac32	20	3	11	5	4	1	24
<i>Coragyps atratus</i>	Ac33	22	3	14	6	3	0	26
<i>Gymnogyps californianus</i>	Ac34	19	1	13	3	4	0	21
Pandionidae								
<i>Pandion haliaetus</i>	Ac35	5	1	1	1	4	0	7
Teratornithidae								
<i>Aoilornis incredibilis</i> †	Ac36	2	0	2	0	0	0	2
<i>Cathartornis gracilis</i> †	Ac37	1	0	0	1	0	0	1
<i>Teratornis merriami</i> †	Ac38	9	2	4	4	2	0	12
Anseriformes								
Anatidae								
<i>Aix sponsa</i>	An1	8	3	3	1	2	0	9
<i>Anabernicula gracilentia</i> †	An2	3	1	1	2	0	0	4
<i>Anabernicula oregonensis</i> †	An3	3	2	1	1	0	0	4
<i>Anas acuta</i>	An4	18	6	9	4	2	0	21
<i>Anas crecca-carolinensis</i>	An5	28	7	14	8	3	1	33
<i>Anas fulvigula</i>	An6	5	1	1	1	4	0	7
<i>Anas itchtucknee</i> †	An7	1	0	0	0	1	0	1
<i>Anas platyrhynchos</i>	An8	23	9	10	5	1	1	26
<i>Anas rubripes</i>	An9	1	0	0	0	1	0	1
<i>Anas schneideri</i> †	An10	1	0	1	0	0	0	1
<i>Anser albifrons</i>	An11	6	2	2	1	0	1	6
<i>Anser caerulescens</i>	An12	6	4	0	2	0	0	6
<i>Anser rossii</i>	An13	2	1	0	1	0	0	2
<i>Aythya affinis</i>	An14	15	8	3	3	5	0	19
<i>Aythya americana</i>	An15	4	3	0	0	1	0	4
<i>Aythya collaris</i>	An16	13	6	4	3	2	0	15
<i>Aythya marila</i>	An17	3	2	1	0	0	0	3
<i>Aythya valisineria</i>	An18	8	3	2	1	1	1	8
<i>Branta bernicla</i>	An19	3	1	0	1	0	1	3
<i>Branta canadensis</i>	An20	20	8	6	6	3	2	25
<i>Branta dickeyi</i> †	An21	1	1	0	1	0	0	2
<i>Branta hutchinsii</i>	An22	1	1	0	0	0	0	1
<i>Branta hypsibata</i> †	An23	1	1	0	0	0	0	1
<i>Branta propinqua</i> †	An24	1	1	0	0	0	0	1
<i>Bucephala albeola</i>	An25	10	5	3	2	1	1	12
<i>Bucephala clangula</i>	An26	1	0	0	0	1	0	1

<i>Bucephala islandica</i>	An27	1	1	0	0	0	0	1
<i>Chendytes lawi</i> †	An28	4	0	0	0	0	4	4
<i>Clangula hyemalis</i>	An29	3	2	1	1	0	0	4
<i>Cygnus buccinator</i>	An30	2	1	0	0	1	0	2
<i>Cygnus columbianus</i>	An31	7	4	0	3	2	0	9
<i>Cygnus paloregonus</i> †	An32	1	1	0	0	0	0	1
<i>Dendrocygna bicolor</i>	An34	1	1	0	0	0	0	1
<i>Histrionicus histrionicus</i>	An35	2	1	0	0	0	1	2
<i>Lophodytes cucullatus</i>	An36	7	3	2	2	1	0	8
<i>Lophodytes floridanus</i> †	An37	5	1	0	1	5	0	7
<i>Mareca americana</i>	An38	8	3	2	2	1	1	9
<i>Mareca strepera</i>	An39	7	3	1	4	1	0	9
<i>Melanitta fusca</i>	An40	3	1	0	0	0	2	3
<i>Melanitta perspicillata</i>	An41	3	1	1	0	0	1	3
<i>Mergus merganser</i>	An42	5	3	1	0	1	0	5
<i>Mergus serrator</i>	An43	3	1	0	0	2	0	3
<i>Oxyura jamaicensis</i>	An45	12	7	3	2	2	0	14
<i>Polysticta stelleri</i>	An46	1	1	0	0	0	0	1
<i>Spatula clypeata</i>	An47	15	7	3	7	1	1	19
<i>Spatula cyanoptera</i>	An48	9	7	1	3	0	0	11
<i>Spatula discors</i>	An49	15	4	7	5	2	0	18
Apodiformes								
Apodidae								
<i>Aeronautes saxatalis</i>	Ap1	2	0	2	0	0	0	2
<i>Chaetura pelagica</i>	Ap2	1	0	1	0	0	0	1
Caprimulgiformes								
Caprimulgidae								
<i>Chordeiles minor</i>	Ca1	4	0	4	0	0	0	4
<i>Phalaenoptilus nuttallii</i>	Ca2	5	0	3	2	0	0	5
Charadriiformes								
Alcidae								
<i>Ptychoramphus aleuticus</i>	Ch1	1	0	0	0	0	1	1
<i>Synthliboramphus antiquus</i>	Ch2	2	0	0	0	0	2	2
<i>Uria aalge</i>	Ch3	1	0	0	0	0	1	1
Burhinidae								
<i>Burhinus bistriatus</i>	Ch4	1	0	1	0	0	0	1
Charadriidae								
<i>Charadrius montanus</i>	Ch6	3	1	2	1	0	0	4

<i>Charadrius vociferus</i>	Ch8	7	2	4	4	0	0	10
<i>Pluvialis squatarola</i>	Ch9	1	0	0	1	0	0	1
<i>Vanellus chilensis</i>	Ch10	2	1	0	2	0	0	3
<i>Vanellus downsi</i> †	Ch11	1	0	0	1	0	0	1
Jacanidae								
<i>Jacana spinosa</i>	Ch12	1	0	1	0	0	0	1
Laridae								
<i>Chroicocephalus philadelphia</i>	Ch13	1	1	0	0	0	0	1
<i>Larus argentatus</i>	Ch14	2	2	0	0	0	0	2
<i>Larus californicus</i>	Ch15	1	1	0	0	0	0	1
<i>Larus glaucescens</i>	Ch17	2	0	0	0	0	2	2
<i>Larus oregonus</i> †	Ch18	2	2	0	0	0	0	2
<i>Larus robustus</i> †	Ch19	1	1	0	0	0	0	1
<i>Rissa tridactyla</i>	Ch22	1	0	0	1	0	0	1
<i>Xema sabini</i>	Ch23	1	1	0	0	0	0	1
Recurvirostridae								
<i>Himantopus mexicanus</i>	Ch24	2	1	1	0	0	0	2
<i>Recurvirostra americana</i>	Ch25	7	4	2	3	0	0	9
Scolopacidae								
<i>Actitis macularius</i>	Ch27	2	1	1	1	0	0	3
<i>Bartramia longicauda</i>	Ch28	4	0	3	1	0	0	4
<i>Calidris alba</i>	Ch29	1	0	0	1	0	0	1
<i>Calidris alpina</i>	Ch30	1	0	0	1	0	0	1
<i>Calidris melanotos</i>	Ch34	3	1	2	0	0	0	3
<i>Calidris minutilla</i>	Ch35	1	0	1	0	0	0	1
<i>Calidris pusilla</i>	Ch36	1	0	1	0	0	0	1
<i>Gallinago delicata</i>	Ch37	2	0	1	2	0	0	3
<i>Gallinago gallinago</i>	Ch38	9	2	6	3	0	0	11
<i>Limnodromus griseus</i>	Ch39	2	1	0	1	0	0	2
<i>Limnodromus scolopaceus</i>	Ch40	2	0	1	0	1	0	2
<i>Limosa fedoa</i>	Ch41	2	0	0	1	0	1	2
<i>Numenius americanus</i>	Ch42	7	3	3	3	0	0	9
<i>Numenius borealis</i>	Ch43	1	0	1	0	0	0	1
<i>Numenius phaeopus</i>	Ch44	1	0	0	1	0	0	1
<i>Phalaropus fulicarius</i>	Ch45	2	0	1	1	0	0	2
<i>Phalaropus lobatus</i>	Ch46	3	2	1	0	0	0	3
<i>Scolopax minor</i>	Ch48	8	1	7	1	0	0	9
<i>Tringa flavipes</i>	Ch49	1	0	1	1	0	0	2

<i>Tringa melanoleuca</i>	Ch50	9	4	2	5	0	0	11
<i>Tringa semipalmata</i>	Ch51	5	0	4	1	0	0	5
<i>Tringa solitaria</i>	Ch52	1	0	0	1	0	0	1
Stercorariidae								
<i>Stercorarius shufeldti</i> †	Ch53	1	1	0	0	0	0	1
Sternidae								
<i>Chlidonias niger</i>	Ch54	1	1	0	0	0	0	1
<i>Sterna forsteri</i>	Ch56	1	1	0	0	0	0	1
<i>Thalasseus elegans</i>	Ch57	1	1	0	0	0	0	1
Ciconiiformes								
Ciconiidae								
<i>Ciconia maltha</i> †	Ci1	14	4	1	6	7	0	18
<i>Mycteria americana</i>	Ci2	3	0	0	1	2	0	3
<i>Mycteria wetmorei</i> †	Ci3	3	2	0	1	0	0	3
Columbiformes								
Columbidae								
<i>Columbina talpacoti</i>	Co1	1	0	2	0	0	0	2
<i>Ectopistes migratorius</i> †	Co2	15	1	10	4	2	0	17
<i>Leptotila verreauxi</i>	Co3	1	0	1	0	0	0	1
<i>Patagioenas fasciata</i>	Co4	5	0	2	2	1	0	5
<i>Patagioenas flavirostris</i>	Co5	1	0	1	0	0	0	1
<i>Zenaida macroura</i>	Co6	20	3	12	7	2	0	24
Coraciiformes								
Cerylidae								
<i>Megaceryle alcyon</i>	Cr2	2	0	1	0	1	0	2
<i>Megaceryle torquata</i>	Cr3	1	1	0	0	0	0	1
Cuculiformes								
Cuculidae								
<i>Coccyzus americanus</i>	Cu1	1	1	0	1	0	0	2
<i>Geococcyx californianus</i>	Cu2	10	3	5	3	0	0	11
Falconiformes								
Falconidae								
<i>Caracara cheriway</i>	Fa1	16	5	8	7	2	0	22
<i>Falco columbarius</i>	Fa2	6	1	3	3	0	0	7
<i>Falco femoralis</i>	Fa3	1	0	1	0	0	0	1
<i>Falco mexicanus</i>	Fa4	14	2	10	3	0	0	15
<i>Falco oregonus</i> †	Fa5	1	1	0	0	0	0	1
<i>Falco peregrinus</i>	Fa6	10	3	5	5	0	0	13

<i>Falco rusticolus</i>	Fa7	4	1	3	1	0	0	5
<i>Falco sparverius</i>	Fa8	26	2	20	6	0	1	29
<i>Milvago chimachima</i>	Fa9	4	0	2	2	1	0	5
Galliformes								
Cracidae								
<i>Ortalis vetula</i>	Ga1	1	0	1	0	0	0	1
Odontophoridae								
<i>Callipepla californica</i>	Ga2	6	2	1	3	0	1	7
<i>Callipepla douglasii</i>	Ga3	1	1	0	1	0	0	2
<i>Callipepla gambelii</i>	Ga4	1	0	1	0	0	0	1
<i>Callipepla squamata</i>	Ga5	4	1	2	0	1	0	4
<i>Colinus nigrogularis</i>	Ga6	1	0	1	0	0	0	1
<i>Colinus sulae</i> †	Ga7	4	1	1	4	0	0	6
<i>Colinus virginianus</i>	Ga8	12	1	8	2	3	0	14
<i>Cyrtonyx montezumae</i>	Ga9	2	0	2	0	0	0	2
<i>Dendrortyx leucophrys</i>	Ga10	1	0	1	0	0	0	1
<i>Neortyx peninsularis</i> †	Ga11	2	1	1	2	0	0	4
<i>Odontophorus guttatus</i>	Ga12	1	0	1	0	0	0	1
<i>Oreortyx pictus</i>	Ga13	6	0	6	0	0	0	6
Phasianidae								
<i>Bonasa umbellus</i>	Ga14	8	1	6	1	0	0	8
<i>Centrocercus urophasianus</i>	Ga15	13	2	11	0	0	0	13
<i>Dendragapus gilli</i> †	Ga16	2	1	1	0	0	0	2
<i>Dendragapus lucasi</i> †	Ga17	1	1	0	0	0	0	1
<i>Dendragapus obscurus</i>	Ga18	6	0	6	0	0	0	6
<i>Falcipennis canadensis</i>	Ga19	1	0	1	0	0	0	1
<i>Lagopus leucura</i>	Ga20	2	0	2	0	0	0	2
<i>Meleagris californica</i> †	Ga21	2	0	0	2	0	0	2
<i>Meleagris crassipes</i> †	Ga22	2	0	2	0	0	0	2
<i>Meleagris gallopavo</i>	Ga23	28	5	13	6	7	0	31
<i>Meleagris ocellata</i>	Ga24	1	0	1	0	0	0	1
<i>Tympanuchus cupido</i>	Ga25	4	1	3	1	0	0	5
<i>Tympanuchus pallidicinctus</i>	Ga26	3	1	2	0	0	0	3
<i>Tympanuchus phasianellus</i>	Ga27	7	1	6	0	0	0	7
Gaviiformes								
Gaviidae								
<i>Gavia arctica</i>	Gv1	3	1	0	0	0	2	3
<i>Gavia immer</i>	Gv2	7	1	2	0	1	3	7

Gruiformes

Aramidae

<i>Aramus guarauna</i>	Gr1	3	1	0	0	3	0	4
------------------------	-----	---	---	---	---	---	---	---

Gruidae

<i>Antigone canadensis</i>	Gr2	10	2	3	3	5	0	13
----------------------------	-----	----	---	---	---	---	---	----

<i>Grus americana</i>	Gr3	7	1	1	3	5	0	10
-----------------------	-----	---	---	---	---	---	---	----

<i>Grus pagei</i> †	Gr4	1	0	0	1	0	0	1
---------------------	-----	---	---	---	---	---	---	---

Rallidae

<i>Aramides cajaneus</i>	Gr5	1	1	0	0	1	0	2
--------------------------	-----	---	---	---	---	---	---	---

<i>Coturnicops noveboracensis</i>	Gr6	3	1	2	2	0	0	5
-----------------------------------	-----	---	---	---	---	---	---	---

<i>Fulica americana</i>	Gr7	22	8	8	5	4	1	26
-------------------------	-----	----	---	---	---	---	---	----

<i>Gallinula galeata</i>	Gr8	7	4	0	3	3	0	10
--------------------------	-----	---	---	---	---	---	---	----

<i>Laterallus exilis</i>	Gr9	3	1	2	2	0	0	5
--------------------------	-----	---	---	---	---	---	---	---

<i>Porphyrio martinicus</i>	Gr10	5	2	1	3	1	0	7
-----------------------------	------	---	---	---	---	---	---	---

<i>Porzana carolina</i>	Gr11	8	2	4	4	1	0	11
-------------------------	------	---	---	---	---	---	---	----

<i>Rallus elegans</i>	Gr12	8	3	3	2	2	0	10
-----------------------	------	---	---	---	---	---	---	----

<i>Rallus limicola</i>	Gr13	9	3	3	4	1	0	11
------------------------	------	---	---	---	---	---	---	----

Passeriformes

Alaudidae

<i>Eremophila alpestris</i>	Pa1	6	0	5	1	0	0	6
-----------------------------	-----	---	---	---	---	---	---	---

Bombycillidae

<i>Bombycilla cedrorum</i>	Pa2	2	0	0	2	0	0	2
----------------------------	-----	---	---	---	---	---	---	---

Cardinalidae

<i>Cardinalis cardinalis</i>	Pa3	5	1	2	3	1	0	7
------------------------------	-----	---	---	---	---	---	---	---

<i>Pheucticus melanocephalus</i>	Pa4	1	0	0	1	0	0	1
----------------------------------	-----	---	---	---	---	---	---	---

<i>Piranga ludoviciana</i>	Pa5	2	1	0	1	0	0	2
----------------------------	-----	---	---	---	---	---	---	---

<i>Piranga olivacea</i>	Pa6	1	0	1	0	0	0	1
-------------------------	-----	---	---	---	---	---	---	---

<i>Spiza americana</i>	Pa7	1	0	1	0	0	0	1
------------------------	-----	---	---	---	---	---	---	---

Cinclidae

<i>Cinclus mexicanus</i>	Pa8	1	0	1	0	0	0	1
--------------------------	-----	---	---	---	---	---	---	---

Corvidae

<i>Aphelocoma californica</i>	Pa9	2	1	0	1	0	0	2
-------------------------------	-----	---	---	---	---	---	---	---

<i>Aphelocoma coerulescens</i>	Pa10	5	1	2	4	0	0	7
--------------------------------	------	---	---	---	---	---	---	---

<i>Aphelocoma ultramarina</i>	Pa11	1	1	0	0	0	0	1
-------------------------------	------	---	---	---	---	---	---	---

<i>Corvus brachyrhynchos</i>	Pa13	14	2	6	7	2	0	17
------------------------------	------	----	---	---	---	---	---	----

<i>Corvus caurinus</i>	Pa14	1	0	0	1	0	0	1
------------------------	------	---	---	---	---	---	---	---

<i>Corvus corax</i>	Pa15	21	2	16	2	0	1	21
---------------------	------	----	---	----	---	---	---	----

<i>Corvus cryptoleucus</i>	Pa16	1	0	0	1	0	0	1
----------------------------	------	---	---	---	---	---	---	---

<i>Corvus neomexicanus</i> †	Pa17	1	0	1	0	0	0	1
<i>Corvus ossifragus</i>	Pa18	6	2	2	3	2	0	9
<i>Cyanocitta cristata</i>	Pa19	6	0	5	2	0	0	7
<i>Cyanocitta stelleri</i>	Pa20	5	0	3	2	0	0	5
<i>Cyanocorax cyanomelas</i>	Pa21	1	0	1	0	0	0	1
<i>Gymnorhinus cyanocephalus</i>	Pa22	3	0	3	0	0	0	3
<i>Henocitta brodkorbi</i> †	Pa23	1	0	0	1	0	0	1
<i>Nucifraga columbiana</i>	Pa24	5	0	4	1	0	0	5
<i>Perisoreus canadensis</i>	Pa25	2	0	2	0	0	0	2
<i>Pica hudsonia</i>	Pa26	13	1	12	2	0	0	15
<i>Pica nuttalli</i>	Pa27	2	0	0	2	0	0	2
<i>Protocitta dixi</i> †	Pa28	2	1	1	2	0	0	4
Emberizidae								
<i>Ammodramus savannarum</i>	Pa29	1	1	0	1	0	0	2
<i>Amphispiza bilineata</i>	Pa30	2	0	1	1	0	0	2
<i>Artemisiospiza belli</i>	Pa31	1	0	0	1	0	0	1
<i>Calamospiza melanocorys</i>	Pa32	3	0	2	1	0	0	3
<i>Centronyx henslowii</i>	Pa33	3	1	1	3	0	0	5
<i>Chondestes grammacus</i>	Pa34	1	0	0	1	0	0	1
<i>Junco hyemalis</i>	Pa35	3	0	3	0	0	0	3
<i>Melospiza georgiana</i>	Pa36	1	0	1	0	0	0	1
<i>Melospiza melodia</i>	Pa37	3	1	1	1	0	0	3
<i>Melospiza crissalis</i>	Pa38	1	0	0	1	0	0	1
<i>Melospiza fusca</i>	Pa39	2	0	1	1	0	0	2
<i>Passerculus sandwichensis</i>	Pa40	2	0	1	1	0	0	2
<i>Passerella iliaca</i>	Pa41	3	0	1	2	0	0	3
<i>Pipilo angelensis</i> †	Pa42	2	0	0	2	0	0	2
<i>Pipilo chlorurus</i>	Pa43	1	0	1	0	0	0	1
<i>Pipilo erythrophthalmus</i>	Pa44	6	1	3	4	0	0	8
<i>Pipilo maculatus</i>	Pa45	4	0	2	2	0	0	4
<i>Pooecetes gramineus</i>	Pa46	1	0	0	1	0	0	1
<i>Spizella passerina</i>	Pa47	3	0	1	2	0	0	3
<i>Spizella pusilla</i>	Pa48	1	0	0	1	0	0	1
<i>Zonotrichia albicollis</i>	Pa49	3	0	3	0	0	0	3
<i>Zonotrichia leucophrys</i>	Pa50	2	0	0	2	0	0	2
Fringillidae								
<i>Coccothraustes vespertinus</i>	Pa51	2	0	1	1	0	0	2
<i>Haemorhous mexicanus</i>	Pa52	3	0	3	0	0	0	3

<i>Leucosticte arctoa</i>	Pa53	1	0	1	0	0	0	1
<i>Loxia curvirostra</i>	Pa54	3	0	2	1	0	0	3
<i>Pinicola enucleator</i>	Pa55	1	0	1	0	0	0	1
<i>Spinus pinus</i>	Pa56	3	0	1	2	0	0	3
<i>Spinus tristis</i>	Pa57	1	0	0	1	0	0	1
Hirundinidae								
<i>Petrochelidon fulva</i>	Pa58	1	0	1	0	0	0	1
<i>Petrochelidon pyrrhonota</i>	Pa59	4	0	3	1	0	0	4
<i>Progne subis</i>	Pa60	2	1	1	1	0	0	3
<i>Tachycineta bicolor</i>	Pa63	2	0	1	1	0	0	2
<i>Tachycineta speleodytes</i> †	Pa64	3	1	1	3	0	0	5
Icteridae								
<i>Agelaius phoeniceus</i>	Pa66	13	4	5	5	2	0	16
<i>Creomastus tythys</i> †	Pa67	2	1	0	2	0	0	3
<i>Dolichonyx oryzivorus</i>	Pa68	1	0	1	1	0	0	2
<i>Euphagus cyanocephalus</i>	Pa69	6	4	2	1	0	0	7
<i>Euphagus magnirostris</i> †	Pa70	2	0	1	1	0	0	2
<i>Icterus spurius</i>	Pa71	1	1	0	1	0	0	2
<i>Molothrus aeneus</i>	Pa72	1	1	0	1	0	0	2
<i>Molothrus ater</i>	Pa73	7	3	3	4	0	0	10
<i>Pandanaris convexa</i> †	Pa74	4	2	1	4	0	0	7
<i>Pyelorhamphus molothroides</i> †	Pa75	1	0	1	0	0	0	1
<i>Quiscalus major</i>	Pa76	1	1	0	0	1	0	2
<i>Quiscalus mexicanus</i>	Pa77	2	1	1	1	0	0	3
<i>Quiscalus quiscula</i>	Pa78	5	2	2	2	2	0	8
<i>Sturnella magna</i>	Pa79	4	1	2	3	0	0	6
<i>Sturnella neglecta</i>	Pa80	4	0	1	2	0	1	4
<i>Xanthocephalus xanthocephalus</i>	Pa81	3	1	1	2	0	0	4
Laniidae								
<i>Lanius ludovicianus</i>	Pa82	6	0	3	4	0	0	7
Mimidae								
<i>Dumetella carolinensis</i>	Pa83	2	0	1	0	1	0	2
<i>Mimus polyglottos</i>	Pa84	2	1	1	2	0	0	4
<i>Oreoscoptes montanus</i>	Pa85	2	0	1	1	0	0	2
<i>Toxostoma curvirostre</i>	Pa86	1	1	0	0	0	0	1
<i>Toxostoma ocellatum</i>	Pa87	1	1	0	0	0	0	1
<i>Toxostoma redivivum</i>	Pa88	2	1	0	1	0	0	2
<i>Toxostoma rufum</i>	Pa89	3	1	2	2	0	0	5

Paridae								
<i>Poecile gambeli</i>	Pa90	1	0	0	1	0	0	1
Parulidae								
<i>Geothlypis trichas</i>	Pa91	2	1	1	2	0	0	4
Sittidae								
<i>Sitta canadensis</i>	Pa93	3	0	2	1	0	0	3
<i>Sitta pusilla</i>	Pa94	1	0	1	1	0	0	2
<i>Sitta pygmaea</i>	Pa95	1	0	0	1	0	0	1
Sylviidae								
<i>Chamaea fasciata</i>	Pa96	1	0	0	1	0	0	1
Troglodytidae								
<i>Campylorhynchus rufinucha</i>	Pa97	1	0	0	0	1	0	1
<i>Catherpes mexicanus</i>	Pa98	1	0	1	0	0	0	1
<i>Cistothorus brevis</i> †	Pa99	1	0	1	1	0	0	2
<i>Cistothorus platensis</i>	Pa101	1	1	0	1	0	0	2
<i>Salpinctes obsoletus</i>	Pa102	6	0	5	0	1	0	6
<i>Troglodytes aedon</i>	Pa103	2	1	1	2	0	0	4
Turdidae								
<i>Catharus guttatus</i>	Pa104	1	0	1	0	0	0	1
<i>Catharus minimus</i>	Pa105	1	0	1	1	0	0	2
<i>Catharus occidentalis</i>	Pa106	1	0	0	0	1	0	1
<i>Ixoreus naevius</i>	Pa107	1	0	0	1	0	0	1
<i>Sialia mexicana</i>	Pa108	2	0	0	2	0	0	2
<i>Sialia sialis</i>	Pa109	1	0	1	1	0	0	2
<i>Turdus migratorius</i>	Pa110	12	0	9	3	0	0	12
Tyrannidae								
<i>Contopus virens</i>	Pa111	1	0	1	0	0	0	1
<i>Sayornis phoebe</i>	Pa114	4	0	4	0	0	0	4
<i>Sayornis saya</i>	Pa115	1	0	1	0	0	0	1
<i>Tyrannus tyrannus</i>	Pa116	1	0	1	1	0	0	2
<i>Tyrannus verticalis</i>	Pa117	1	0	0	1	0	0	1
<i>Tyrannus vociferans</i>	Pa118	1	0	0	1	0	0	1
Vireonidae								
<i>Vireo griseus</i>	Pa119	1	1	0	1	0	0	2
Pelecaniformes								
Ardeidae								
<i>Ardea alba</i>	Pe1	8	3	0	3	5	0	11
<i>Ardea herodias</i>	Pe2	14	6	1	5	7	0	19

<i>Ardea paloccidentalis</i> †	Pe3	1	1	0	0	0	0	1
<i>Botaurus lentiginosus</i>	Pe4	7	3	0	2	4	0	9
<i>Butorides striata</i>	Pe6	1	0	0	1	0	0	1
<i>Butorides virescens</i>	Pe7	5	2	1	2	2	0	7
<i>Egretta caerulea</i>	Pe8	3	1	0	1	2	0	4
<i>Egretta thula</i>	Pe10	4	2	0	2	1	0	5
<i>Egretta tricolor</i>	Pe11	1	1	0	0	1	0	2
<i>Ixobrychus exilis</i>	Pe12	1	0	1	0	0	0	1
<i>Nyctanassa violacea</i>	Pe13	3	2	0	0	2	0	4
<i>Nycticorax nycticorax</i>	Pe14	7	2	1	2	3	0	8
Pelecanidae								
<i>Pelecanus erythrorhynchos</i>	Pe15	8	8	0	1	0	0	9
<i>Pelecanus occidentalis</i>	Pe16	1	0	0	1	0	0	1
Threskiornithidae								
<i>Eudocimus albus</i>	Pe17	6	3	1	2	2	0	8
<i>Eudocimus ruber</i>	Pe18	1	0	1	0	0	0	1
<i>Platalea ajaja</i>	Pe19	2	0	0	1	1	0	2
<i>Plegadis chihi</i>	Pe20	3	2	0	2	0	0	4
Phoenicopteriformes								
Phoenicopteridae								
<i>Phoenicopus copei</i> †	Ph1	2	2	0	0	0	0	2
<i>Phoenicopus minutus</i> †	Ph2	1	1	0	0	0	0	1
<i>Phoenicopus ruber</i>	Ph3	2	2	0	0	0	0	2
Piciformes								
Picidae								
<i>Colaptes auratus</i>	Pi1	21	3	14	6	1	0	24
<i>Colaptes chrysoides</i>	Pi2	1	0	1	0	0	0	1
<i>Dryocopus pileatus</i>	Pi3	2	0	1	1	0	0	2
<i>Melanerpes carolinus</i>	Pi4	4	0	3	1	0	0	4
<i>Melanerpes erythrocephalus</i>	Pi5	3	1	2	2	0	0	5
<i>Melanerpes formicivorus</i>	Pi6	2	0	1	1	0	0	2
<i>Melanerpes lewis</i>	Pi7	2	0	0	2	0	0	2
<i>Picoides borealis</i>	Pi9	1	0	0	0	1	0	1
<i>Picoides pubescens</i>	Pi10	1	0	1	0	0	0	1
<i>Picoides villosus</i>	Pi11	4	0	3	1	0	0	4
Podicipediformes								
Podicipedidae								
<i>Aechmophorus occidentalis-</i>	Po1	9	5	1	0	0	3	9

<i>clarkii</i>								
<i>Podiceps auritus</i>	Po2	5	2	0	0	3	1	6
<i>Podiceps dixi</i> †	Po3	1	0	1	1	0	0	2
<i>Podiceps grisegena</i>	Po4	2	2	0	0	0	0	2
<i>Podiceps nigricollis</i>	Po5	12	5	5	2	0	1	13
<i>Podiceps parvus</i> †	Po6	4	4	0	0	0	0	4
<i>Podilymbus podiceps</i>	Po7	21	7	8	7	4	0	26
<i>Podilymbus wetmorei</i> †	Po8	2	0	1	1	1	0	3
Procellariiformes								
Diomedidae								
<i>Phoebastria albatrus</i>	Pr1	3	0	0	0	0	3	3
<i>Phoebastria nigripes</i>	Pr2	1	0	0	0	0	1	1
Procellariidae								
<i>Ardenna grisea</i>	Pr3	3	0	0	0	0	3	3
<i>Fulmarus glacialis</i>	Pr4	2	0	0	0	0	2	2
<i>Puffinus opisthomelas</i>	Pr5	3	0	0	0	0	3	3
<i>Puffinus puffinus</i>	Pr6	1	0	0	1	1	0	2
Psittaciformes								
Psittacidae								
<i>Rhynchopsitta pachyrhyncha</i>	Ps1	1	0	1	0	0	0	1
<i>Rhynchopsitta phillipsi</i> †	Ps2	1	0	1	0	0	0	1
<i>Rhynchopsitta terrisi</i>	Ps3	1	0	1	0	0	0	1
Strigiformes								
Strigidae								
<i>Aegolius acadicus</i>	St1	8	0	7	1	0	0	8
<i>Aegolius funereus</i>	St2	4	0	4	0	0	0	4
<i>Asio flammeus</i>	St3	13	1	10	2	0	0	13
<i>Asio otus</i>	St4	13	1	10	3	0	0	14
<i>Asphaltoglaux cecileae</i> †	St5	1	0	0	1	0	0	1
<i>Athene cunicularia</i>	St6	10	2	7	4	0	0	13
<i>Bubo scandiacus</i>	St7	1	0	1	0	0	0	1
<i>Bubo sinclairi</i> †	St8	1	0	1	0	0	0	1
<i>Bubo virginianus</i>	St9	19	3	14	3	0	0	20
<i>Ciccaba virgata</i>	St10	1	0	1	0	0	0	1
<i>Glaucidium gnoma</i>	St11	4	0	3	1	0	0	4
<i>Glaucidium kurochkini</i> †	St12	2	0	0	2	0	0	2
<i>Megascops asio-kennicottii</i>	St13	16	1	11	5	1	0	18
<i>Megascops trichopsis</i>	St14	1	0	1	0	0	0	1

<i>Micrathene whitneyi</i>	St15	4	0	4	0	0	0	4
<i>Oraristrix brea</i> †	St16	3	1	0	3	0	0	4
<i>Psiloscops flammeolus</i>	St17	1	0	1	0	0	0	1
<i>Strix occidentalis</i>	St18	2	0	2	0	0	0	2
<i>Strix varia</i>	St19	10	1	6	2	4	0	13
<i>Surnia ulula</i>	St20	2	0	2	0	0	0	2
Tytonidae								
<i>Tyto alba</i>	St21	14	2	7	4	2	0	15
Suliformes								
Anhingidae								
<i>Anhinga anhinga</i>	Su1	6	2	1	1	4	0	8
<i>Anhinga beckeri</i> †	Su2	1	0	1	0	0	0	1
Phalacrocoracidae								
<i>Phalacrocorax auritus</i>	Su3	15	7	1	2	6	2	18
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	Su4	1	1	0	0	0	0	1
<i>Phalacrocorax macropus</i> †	Su5	2	2	0	0	0	0	2
<i>Phalacrocorax penicillatus</i>	Su6	3	0	0	0	0	3	3
Sulidae								
<i>Morus reyanus</i> †	Su7	2	0	0	0	0	2	2

Cuadro A5. Análisis Post hoc para la prueba Q de Cochran con la composición de especies de aves de las localidades del Pleistoceno de Norteamérica. En * los pares de localidades que difieren significativamente entre sí ($p < 0.05$).

Localidad	CZ	RLB	TRM	CJ	CSJ	LML	RLA	LZ	LT	LC	SCN	AST	CA	HC	LWC	LY	ML	MTP
CZ																		
RLB	*																	
TRM		*																
CJ	*	*	*															
CSJ	*	*	*	*														
LML	*	*	*	*	*													
RLA	*	*	*	*	*	*												
LZ	*	*	*	*	*	*	*											
LT	*	*	*	*	*	*	*	*										
LC	*	*	*	*	*	*	*	*	*									
SCN	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*								
AST	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*							
CA	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*						
HC	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
LWC	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*				
LY	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*			
ML	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		
MTP	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*

NBM	*	*	*		*	*						*		*	*	*	*	
PR	*		*		*							*		*		*	*	
RO	*	*	*		*	*				*		*		*	*	*	*	
RaLB	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
SPC	*	*			*	*				*		*		*			*	
SCC		*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
FL	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
DC	*		*		*							*		*		*	*	
GC		*			*	*		*	*	*	*	*	*	*	*		*	
CrBC		*			*	*		*	*	*	*	*	*	*	*		*	
AF	*	*	*		*							*			*		*	
JC	*	*	*		*	*						*		*	*	*	*	
RC	*		*		*							*			*	*	*	
CC	*	*			*	*		*		*		*		*			*	
DCC		*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*			
HRC	*	*	*		*	*			*		*		*		*		*	
RA	*	*	*		*	*						*		*	*	*	*	
SMC		*			*	*		*	*	*	*	*	*	*	*		*	
ShC		*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
BCA	*		*		*							*			*		*	
LBE	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
LCC	*		*		*							*			*	*	*	
IP	*		*		*		*					*			*	*	*	
KC	*		*		*							*			*	*	*	
JS	*		*		*		*					*			*	*	*	
SCr	*		*	*	*	*	*					*			*	*	*	
BCC		*		*	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*			
ChBC		*			*	*		*	*	*	*	*	*	*	*		*	
A2A		*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
AR	*		*	*	*		*					*	*		*	*	*	
CH		*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
EC	*		*	*	*	*	*					*			*	*	*	
H11B	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
IR	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
L2A	*	*			*	*		*			*		*		*		*	
MEL	*	*	*		*	*				*		*		*			*	
R1ABC	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
RS		*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*			
STC	*		*		*							*			*		*	
SM	*	*	*		*	*				*		*		*			*	
SF		*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
VB	*		*		*							*			*	*	*	
WPB	*		*		*		*					*			*	*	*	
WL	*		*	*	*	*	*					*			*	*	*	
KSC		*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		*	
NC		*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	
Total	45	41	42	29	48	39	31	28	26	26	35	26	58	27	39	40	33	49

Cuadro A5. Continuación.

Localidad	NBM																		
NBM																			
PR																			
RO																			
RaLB	*	*	*																
SPC				*															
SCC	*	*	*	*	*														
FL	*	*	*	*	*	*													
DC				*	*	*	*												
GC		*		*	*	*	*	*											
CrBC		*		*	*	*	*	*	*										
AF				*	*	*	*	*	*	*									
JC				*	*	*	*	*	*	*	*								
RC				*	*	*	*	*	*	*	*	*							
CC		*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*						
DCC	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
HRC				*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*				
RA				*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*			
SMC		*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
ShC	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BCA				*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LBE	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
LCC				*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
IP			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
KC				*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
JS			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
SCr			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
BCC	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
ChBC		*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
A2A	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
AR	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
CH	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
EC			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
H11B	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
IR	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
L2A		*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
MEL				*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
R1ABC	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
RS	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
STC				*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
SM				*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
SF	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
VB				*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
WPB			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
WL			*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
KSC	*	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
NC	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Total	26	28	30	63	32	47	58	29	39	38	27	31	33	35	40	32	29	39	

Cuadro A5. Continuación.

Localidad																			
d	ShC	BC A	LB E	LC C	IP	KC	JS	SCr	BC C	ChB C	A2 A	AR	CH	EC	H11 B	IR	L2 A	ME L	
ShC																			
BCA	*																		
LBE	*	*																	
LCC	*	*	*																
IP	*	*	*	*															
KC	*	*	*	*	*														
JS	*	*	*	*	*	*													
SCr	*	*	*	*	*	*	*												
BCC		*	*	*	*	*	*	*											
ChBC	*	*	*	*	*	*	*	*	*										
A2A		*	*	*	*	*	*	*	*	*									
AR	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*								
CH		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*							
EC	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*						
H11B	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*					
IR		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*				
L2A	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*			
MEL	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*		
R1ABC	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
RS		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
STC	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
SM	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
SF		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
VB	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
WPB	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
WL	*		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
KSC		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
NC		*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Total	49	28	57	33	35	32	36	38	35	36	47	41	48	39	57	56	35	34	

Cuadro A5. Continuación.

Localidad										
	R1ABC	RS	STC	SM	SF	VB	WPB	WL	KSC	
R1ABC										
RS	*									
STC	*	*								
SM	*	*	*							
SF	*	*	*	*						
VB	*	*	*	*	*					
WPB	*	*	*	*	*	*				
WL	*	*	*	*	*	*	*			

KSC	*		*			*	*	*	■	NC
NC	*		*	*		*	*	*		■
Total	56	40	30	31	46	33	36	38	36	42

Cuadro A6. Especies de aves que definen los nodos y localidades del Pleistoceno tardío de Norteamérica de acuerdo con el mapeo efectuado en PAUP. Asterisco indica especies con el origen de su distribución ambigua. 1* = Especies que bien siempre estuvieron en la localidad o tienen una distribución casual en el sitio. 0 = Especies cuya ausencia indica extinción local definitiva o que nunca estuvieron en el sitio. 0* = Especies esperadas que no se preservaron en el registro fósil, no se encontraron durante la prospección, se extinguieron localmente, o nunca vivieron en el sitio.

Nodo/Localidad	Especies
Nodo 1	<i>Anas acuta</i> (1*), <i>Meleagris gallopavo</i> (1*)
RLB	<i>Coragyps atratus</i> , <i>Agelaius phoeniceus</i> , <i>Anas acuta</i> (0*)
CJ	<i>Coragyps atratus</i> , <i>Gymnogyps californianus</i> , <i>Bucephala albeola</i> , <i>Chordeiles minor</i> , <i>Charadrius vociferus</i> , <i>Geococcyx californianus</i> , <i>Falco sparverius</i> , <i>Oreortyx pictus</i> , <i>Corvus corax</i> , <i>Podiceps nigricollis</i> , <i>Athene cunicularia</i> , <i>Bubo virginianus</i> , <i>Fulica americana</i> (1*), <i>Podilymbus podiceps</i> (1*), <i>Meleagris gallopavo</i> (0*)
Nodo 4	<i>Anas platyrhynchos</i> (1*), <i>Anas crecca-carolinensis</i> (0)
LML	<i>Mycteria wetmorei</i> , <i>Anas acuta</i> (0*)
Nodo 5	<i>Aythya collaris</i> , <i>Spatula cyanoptera</i>
RLA	<i>Buteo jamaicensis</i> , <i>Cathartes aura</i> , <i>Aythya valisineria</i> , <i>Oxyura jamaicensis</i> , <i>Spatula clypeata</i> , <i>Gallinago gallinago</i> , <i>Tringa melanoleuca</i> , <i>Geococcyx californianus</i> , <i>Euphagus cyanocephalus</i> , <i>Podiceps nigricollis</i>
LZ	<i>Aquila chrysaetos</i> , <i>Spizaetus grinnelli</i> , <i>Breagyps clarki</i> , <i>Aythya americana</i> , <i>Caracara cheriway</i> , <i>Anas platyrhynchos</i> (0*), <i>Meleagris gallopavo</i> (0*)
Nodo 6	<i>Anas platyrhynchos</i> , <i>Aythya collaris</i> , <i>Oxyura jamaicensis</i> , <i>Spatula cyanoptera</i> , <i>Spatula discors</i> , <i>Gallinula galeata</i> , <i>Euphagus cyanocephalus</i> , <i>Ardea herodias</i> , <i>Pelecanus erythrorhynchos</i> , <i>Plegadis chihi</i> , <i>Phalacrocorax auritus</i> , <i>Spatula clypeata</i> (1*), <i>Fulica americana</i> (1*), <i>Podilymbus podiceps</i> (1*)
CZ	<i>Buteo regalis</i> , <i>Buteogallus fragilis</i> , <i>Anser albifrons</i> , <i>Anser caerulescens</i> , <i>Aythya affinis</i> , <i>Aythya americana</i> , <i>Aythya marila</i> , <i>Aythya valisineria</i> , <i>Bucephala albeola</i> , <i>Lophodytes cucullatus</i> , <i>Mareca americana</i> , <i>Larus argentatus</i> , <i>Mycteria americana</i> , <i>Mycteria wetmorei</i> , <i>Callipepla squamata</i> , <i>Gavia immer</i> , <i>Rallus elegans</i> , <i>Progne subis</i> , <i>Nyctanassa violacea</i> , <i>Eudocimus albus</i> , <i>Phoenicopterus ruber</i> , <i>Aechmophorus occidentalis-clarkii</i> , <i>Podiceps grisegena</i> , <i>Anhinga anhinga</i>
TRM	<i>Buteogallus daggetti</i> , <i>Circus hudsonius</i> , <i>Anabernicula oregonensis</i> , <i>Branta canadensis</i> , <i>Mareca strepera</i> , <i>Charadrius vociferus</i> , <i>Caracara cheriway</i> , <i>Porphyrio martinicus</i> , <i>Porzana carolina</i> , <i>Agelaius phoeniceus</i> , <i>Molothrus ater</i> , <i>Pandanaris convexa</i> , <i>Quiscalus mexicanus</i> , <i>Xanthocephalus xanthocephalus</i> , <i>Ardea alba</i> , <i>Podiceps nigricollis</i> , <i>Oraristrix brea</i> , <i>Aquila chrysaetos</i> (1*), <i>Meleagris gallopavo</i> (0*)
Nodo 7	<i>Aquila chrysaetos</i> , <i>Corvus corax</i> , <i>Bubo virginianus</i>
Nodo 8	<i>Buteo jamaicensis</i> , <i>Circus hudsonius</i> , <i>Neogyps errans</i> , <i>Neophrontops americanus</i> , <i>Coragyps atratus</i> , <i>Numenius americanus</i> , <i>Zenaida macroura</i> , <i>Geococcyx californianus</i> , <i>Caracara cheriway</i> , <i>Falco mexicanus</i> , <i>Falco sparverius</i> , <i>Nycticorax nycticorax</i> , <i>Asio otus</i> , <i>Buteo regalis</i> (1*), <i>Buteogallus daggetti</i> (1*), <i>Spizaetus grinnelli</i> (1*), <i>Gymnogyps californianus</i> (1*), <i>Teratornis merriami</i> (1*), <i>Oxyura jamaicensis</i> (1*), <i>Phalaenoptilus nuttalli</i> (1*), <i>Patagioenas fasciata</i> (1*), <i>Turdus migratorius</i> (1*), <i>Megascops asio-kennicottii</i> (1*), <i>Tyto alba</i> (1*)
CSJ	<i>Buteo nitidus</i> , <i>Elanus leucurus</i> , <i>Aoilornis incredibilis</i> , <i>Aix sponsa</i> , <i>Scolopax minor</i> , <i>Cyrtonyx montezumae</i> , <i>Meleagris crassipes</i> , <i>Rallus elegans</i> , <i>Rallus limicola</i> , <i>Aphelocoma coerulescens</i> ,

	<i>Gymnorhinus cyanocephalus</i> , <i>Petrochelidon pyrrhonota</i> , <i>Aegolius acadicus</i> , <i>Asio flammeus</i> , <i>Glaucidium gnoma</i> , <i>Micrathene whitneyi</i> , <i>Strix occidentalis</i> , <i>Fulica americana</i> (1*), <i>Podilymbus podiceps</i> (1*), <i>Teratornis merriami</i> (0), <i>Anas crecca-carolinensis</i> (0)
Nodo 9	<i>Accipiter cooperii</i> , <i>Buteogallus fragilis</i> , <i>Haliaeetus leucocephalus</i> , <i>Cathartes aura</i> , <i>Anas platyrhynchos</i> , <i>Cygnus columbianus</i> , <i>Mareca strepera</i> , <i>Tringa melanoleuca</i> , <i>Ciconia maltha</i> , <i>Falco columbarius</i> , <i>Callipepla californica</i> , <i>Colaptes auratus</i> , <i>Buteo swainsoni</i> (1*), <i>Anabernicula gracilentata</i> (1*), <i>Branta canadensis</i> (1*), <i>Mareca americana</i> (1*), <i>Spatula clypeata</i> (1*), <i>Spatula cyanoptera</i> (1*), <i>Recurvirostra americana</i> (1*), <i>Falco peregrinus</i> (1*), <i>Antigone canadensis</i> (1*), <i>Ardea herodias</i> (1*), <i>Athene cunicularia</i> (1*)
MTP	<i>Aythya affinis</i> , <i>Bucephala albeola</i> , <i>Charadrius montanus</i> , <i>Falco rusticolus</i> , <i>Buteo regalis</i> (0*), <i>Buteogallus daggetti</i> (0*), <i>Spizaetus grinnelli</i> (0*), <i>Gymnogyps californianus</i> (0*), <i>Phalaenoptilus nuttalli</i> (0*), <i>Patagioenas fasciata</i> (0*), <i>Corvus corax</i> (0*), <i>Turdus migratorius</i> (0*), <i>Megascops asio-kennicottii</i> (0*), <i>Tyto alba</i> (0*)
Nodo 10	<i>Accipiter gentilis</i> , <i>Accipiter striatus</i> , <i>Amplibuteo woodwardi</i> , <i>Buteo lagopus</i> , <i>Anser caerulescens</i> , <i>Meleagris californica</i> , <i>Bombycilla cedrorum</i> , <i>Corvus brachyrhynchos</i> , <i>Cyanocitta stelleri</i> , <i>Pica nuttalli</i> , <i>Passerella iliaca</i> , <i>Pipilo angelensis</i> , <i>Pipilo maculatus</i> , <i>Zonotrichia leucophrys</i> , <i>Spinus pinus</i> , <i>Sturnella neglecta</i> , <i>Lanius ludovicianus</i> , <i>Sialia mexicana</i> , <i>Melanerpes lewis</i> , <i>Glaucidium kurochkini</i> , <i>Oraristrix brea</i> , <i>Oxyura jamaicensis</i> (0)
CA	<i>Buteo lineatus</i> , <i>Rallus limicola</i> , <i>Piranga ludoviciana</i> , <i>Aphelocoma californica</i> , <i>Loxia curvirostra</i> , <i>Petrochelidon pyrrhonota</i> , <i>Tachycineta bicolor</i> , <i>Xanthocephalus xanthocephalus</i> , <i>Sitta canadensis</i> , <i>Melanerpes formicivorus</i> , <i>Picoides villosus</i> , <i>Glaucidium gnoma</i> , <i>Numenius americanus</i> (0), <i>Falco mexicanus</i> (0), <i>Nycticorax nycticorax</i> (0), <i>Buteo swainsoni</i> (0*), <i>Anabernicula gracilentata</i> (0*), <i>Branta canadensis</i> (0*), <i>Spatula clypeata</i> (0*), <i>Spatula cyanoptera</i> (0*), <i>Recurvirostra americana</i> (0*), <i>Falco peregrinus</i> (0*), <i>Antigone canadensis</i> (0*), <i>Ardea herodias</i> (0*), <i>Athene cunicularia</i> (0*)
RaLB	<i>Elanus leucurus</i> , <i>Breagyps clarki</i> , <i>Anser albifrons</i> , <i>Anser rossii</i> , <i>Aythya valisineria</i> , <i>Branta bernicla</i> , <i>Charadrius vociferus</i> , <i>Gallinago delicata</i> , <i>Gallinago gallinago</i> , <i>Limnodromus griseus</i> , <i>Limosa fedoa</i> , <i>Phalaropus fulicarius</i> , <i>Tringa semipalmata</i> , <i>Mycteria wetmorei</i> , <i>Ectopistes migratorius</i> , <i>Grus americana</i> , <i>Eremophila alpestris</i> , <i>Aphelocoma coerulescens</i> , <i>Nucifraga columbiana</i> , <i>Amphispiza bilineata</i> , <i>Melospiza melodia</i> , <i>Melospiza fusca</i> , <i>Pipilo erythrophthalmus</i> , <i>Spizella passerina</i> , <i>Coccothraustes vespertinus</i> , <i>Agelaius phoeniceus</i> , <i>Euphagus magnirostris</i> , <i>Molothrus ater</i> , <i>Pandanaris convexa</i> , <i>Oreoscoptes montanus</i> , <i>Toxostoma redivivum</i> , <i>Ardea alba</i> , <i>Botaurus lentiginosus</i> , <i>Butorides virescens</i> , <i>Egretta caerulea</i> , <i>Egretta thula</i> , <i>Eudocimus albus</i> , <i>Platalea ajaja</i> , <i>Plegadis chihi</i> , <i>Dryocopus pileatus</i> , <i>Aegolius acadicus</i> , <i>Asio flammeus</i> , <i>Fulica americana</i> (1*), <i>Podilymbus podiceps</i> (1*), <i>Mareca americana</i> (0*)
Nodo 12	<i>Aquila chrysaetos</i> (0*), <i>Corvus corax</i> (0*), <i>Bubo virginianus</i> (0*)
Nodo 13	<i>Anas crecca-carolinensis</i> (0)
Nodo 14	<i>Pelecanus erythrorhynchos</i> , <i>Podiceps parvus</i> , <i>Phalacrocorax auritus</i>
LT	<i>Aythya affinis</i> , <i>Mareca strepera</i> , <i>Spatula cyanoptera</i> , <i>Recurvirostra americana</i> , <i>Phoenicopterus ruber</i> , <i>Aechmophorus occidentalis-clarkii</i> , <i>Podilymbus podiceps</i> , <i>Fulica americana</i> (1*)
LC	<i>Branta canadensis</i> , <i>Falco mexicanus</i> , <i>Ardea alba</i> , <i>Egretta thula</i> , <i>Nycticorax nycticorax</i> , <i>Podiceps nigricollis</i> , <i>Tyto alba</i> , <i>Corvus corax</i> (1*)
SCN	<i>Patagioenas fasciata</i> , <i>Callipepla squamata</i> , <i>Dumetella carolinensis</i> , <i>Salpinctes obsoletus</i>
AST	<i>Agelaius phoeniceus</i> , <i>Asio flammeus</i> , <i>Athene cunicularia</i>
Nodo 16	<i>Callipepla californica</i> (1*)
HC	<i>Buteo regalis</i> , <i>Cathartes aura</i> , <i>Coragyps atratus</i> , <i>Oreortyx pictus</i> , <i>Cyanocitta stelleri</i> , <i>Euphagus cyanocephalus</i> , <i>Colaptes auratus</i> , <i>Corvus corax</i> (1*)
Nodo 17	<i>Aechmophorus occidentalis-clarkii</i> , <i>Oxyura jamaicensis</i> (1*), <i>Fulica americana</i> (1*), <i>Pelecanus erythrorhynchos</i> (1*)
RO	<i>Aythya affinis</i> , <i>Bucephala albeola</i> , <i>Spatula clypeata</i> , <i>Phalaropus lobatus</i> , <i>Geococcyx californianus</i> , <i>Rallus limicola</i> , <i>Piranga ludoviciana</i> , <i>Aphelocoma californica</i> , <i>Melospiza</i>

- melodia*, *Agelaius phoeniceus*, *Toxostoma redivivum*, *Podiceps parvus*, *Podilymbus podiceps*, *Anas crecca-carolinensis* (0)
- Nodo 18** *Phalacrocorax auritus*, *Haliaeetus leucocephalus* (1*), *Anas platyrhynchos* (1*), *Branta canadensis* (1*), *Gavia arctica* (1*), *Podiceps nigricollis* (1*), *Callipepla californica* (0*)
- ML** *Aquila chrysaetos*, *Cygnus columbianus*, *Mergus merganser*, *Larus oregonus*, *Ciconia maltha*, *Phoenicopterus copei*, *Bubo virginianus*, *Phalacrocorax macropus*
- Nodo 19** *Chendytes lawi*, *Phalacrocorax penicillatus*, *Synthliboramphus antiquus* (1*), *Gavia immer* (1*), *Phoebastria albatrus* (1*), *Ardenna grisea* (1*), *Puffinus opisthomelas* (1*), *Oxyura jamaicensis* (0*), *Pelecanus erythrorhynchos* (0*)
- LY** *Cathartes aura*, *Anser albifrons*, *Branta bernicla*, *Bucephala albeola*, *Histrionicus histrionicus*, *Mareca americana*, *Melanitta fusca*, *Melanitta perspicillata*, *Spatula clypeata*, *Larus glaucescens*, *Limosa fedoa*, *Falco sparverius*, *Sturnella neglecta*, *Podiceps auritus*, *Fulmarus glacialis*, *Callipepla californica* (1*)
- Nodo 20** *Anas crecca-carolinensis* (0), *Fulica americana* (0), *Haliaeetus leucocephalus* (0*), *Anas platyrhynchos* (0*), *Branta canadensis* (0*), *Gavia arctica* (0*), *Podiceps nigricollis* (0*)
- LWC** *Aechmophorus occidentalis-clarkii* (0), *Gavia immer* (0*), *Phoebastria albatrus* (0*), *Ardenna grisea* (0*), *Puffinus opisthomelas* (0*)
- Nodo 21** *Morus reyanus*, *Phalacrocorax auritus* (0), *Synthliboramphus antiquus* (0*)
- NBM** *Anser albifrons*, *Aythya valisineria*, *Melanitta fusca*, *Larus glaucescens*, *Fulmarus glacialis*, *Branta canadensis* (1*), *Gavia arctica* (1*)
- PR** *Corvus corax*, *Phalacrocorax penicillatus* (0)
- Nodo 22** *Spatula discors*, *Colaptes auratus*, *Anas acuta* (1*), *Branta canadensis* (1*), *Spatula clypeata* (1*), *Centrocercus urophasianus* (1*), *Fulica americana* (1*), *Podilymbus podiceps* (1*)
- FL** *Circus hudsonius*, *Haliaeetus leucocephalus*, *Aix sponsa*, *Anabernicula oregonensis*, *Anas platyrhynchos*, *Anser albifrons*, *Anser caerulescens*, *Anser rossii*, *Aythya affinis*, *Aythya americana*, *Aythya collaris*, *Aythya marila*, *Aythya valisineria*, *Branta bernicla*, *Bucephala albeola*, *Clangula hyemalis*, *Cygnus buccinator*, *Cygnus columbianus*, *Histrionicus histrionicus*, *Lophodytes cucullatus*, *Mareca americana*, *Melanitta fusca*, *Melanitta perspicillata*, *Mergus merganser*, *Mergus serrator*, *Oxyura jamaicensis*, *Spatula cyanoptera*, *Larus argentatus*, *Larus oregonus*, *Himantopus mexicanus*, *Recurvirostra americana*, *Calidris melanotos*, *Limnodromus griseus*, *Numenius americanus*, *Phalaropus lobatus*, *Tringa melanoleuca*, *Dendragapus gilli*, *Tympanuchus pallidicinctus*, *Tympanuchus phasianellus*, *Rallus limicola*, *Euphagus cyanocephalus*, *Molothrus ater*, *Ardea herodias*, *Botaurus lentiginosus*, *Pelecanus erythrorhynchos*, *Phoenicopterus copei*, *Aechmophorus occidentalis-clarkii*, *Podiceps auritus*, *Podiceps grisegena*, *Podiceps nigricollis*, *Podiceps parvus*, *Phalacrocorax auritus*, *Phalacrocorax macropus*
- Nodo 23** *Buteo jamaicensis*, *Zenaida macroura*, *Falco sparverius*, *Corvus brachyrhynchos*, *Coragyps atratus* (1*), *Pica hudsonia* (1*)
- Nodo 24** *Buteo swainsoni*, *Gymnogyps californianus* (1*), *Turdus migratorius* (1*), *Aegolius acadicus* (1*), *Podilymbus podiceps* (0*)
- Nodo 25** *Colaptes auratus* (0*)
- SCC** *Buteo lagopus*, *Circus hudsonius*, *Neogyps errans*, *Spizaetus willetti*, *Breagyps clarki*, *Aoilornis incredibilis*, *Anabernicula gracilenta*, *Anas platyrhynchos*, *Aythya marila*, *Mareca americana*, *Melanitta perspicillata*, *Aeronautes saxatalis*, *Chordeiles minor*, *Himantopus mexicanus*, *Recurvirostra americana*, *Gallinago gallinago*, *Tringa semipalmata*, *Falco mexicanus*, *Tympanuchus phasianellus*, *Nucifraga columbiana*, *Podiceps nigricollis*, *Asio flammeus*, *Strix occidentalis*, *Podilymbus podiceps* (1*)
- Nodo 26** *Asio otus*, *Zenaida macroura* (0), *Fulica americana* (0), *Aquila chrysaetos* (0*), *Anas acuta* (0*), *Anas crecca-carolinensis* (0*), *Spatula clypeata* (0*), *Spatula discors* (0*), *Corvus corax* (0*), *Pica hudsonia* (0*), *Turdus migratorius* (0*), *Aegolius acadicus* (0*),
- SPC** *Accipiter striatus*, *Cathartes aura*, *Falco peregrinus*, *Oreortyx pictus*, *Bonasa umbellus*, *Centrocercus urophasianus*, *Dendragapus gilli*, *Dendragapus obscurus*, *Cyanocitta stelleri*,

Nodo 27	<i>Glaucidium gnoma</i> , <i>Megascops asio-kennicottii</i> , <i>Micrathene whitneyi</i> , <i>Colaptes auratus</i> (1*), <i>Corvus brachyrhynchos</i> (0), <i>Buteo swainsoni</i> (0*), <i>Coragyps atratus</i> (0*), <i>Branta canadensis</i> (0*)
Nodo 28	<i>Teratornis merriami</i> , <i>Anas platyrhynchos</i> , <i>Salpinctes obsoletus</i> , <i>Anas crecca-carolinensis</i> (1*), <i>Spatula discors</i> (1*)
GC	<i>Cathartes aura</i> , <i>Recurvirostra americana</i> , <i>Actitis macularius</i> , <i>Calidris melanotos</i> , <i>Gallinago gallinago</i> , <i>Phalaropus fulicarius</i> , <i>Phalaropus lobatus</i> , <i>Eremophila alpestris</i> , <i>Junco hyemalis</i> , <i>Loxia curvirostra</i> , <i>Tyto alba</i> , <i>Caracara cheriway</i> (0), <i>Asio otus</i> (0), <i>Corvus corax</i> (1*), <i>Turdus migratorius</i> (1*)
CrBC	<i>Accipiter gentilis</i> , <i>Accipiter striatus</i> , <i>Buteo lagopus</i> , <i>Buteo regalis</i> , <i>Anas acuta</i> , <i>Clangula hyemalis</i> , <i>Chordeiles minor</i> , <i>Tringa melanoleuca</i> , <i>Caracara cheriway</i> , <i>Falco mexicanus</i> , <i>Dendragapus obscurus</i> , <i>Antigone canadensis</i> , <i>Fulica americana</i> , <i>Podiceps nigricollis</i> , <i>Asio flammeus</i> , <i>Gymnogyps californianus</i> (0), <i>Falco sparverius</i> (0), <i>Aquila chrysaetos</i> (1*), <i>Buteo swainsoni</i> (1*)
Nodo 29	<i>Buteo jamaicensis</i> (0*), <i>Bubo virginianus</i> (0*)
Nodo 30	<i>Meleagris gallopavo</i> , <i>Aquila chrysaetos</i> (1*), <i>Coragyps atratus</i> (1*), <i>Geococcyx californianus</i> (1*), <i>Caracara cheriway</i> (1*), <i>Corvus corax</i> (1*), <i>Athene cunicularia</i> (1*)
CC	<i>Haliaeetus leucocephalus</i> , <i>Cathartes aura</i> , <i>Branta canadensis</i> , <i>Eremophila alpestris</i> , <i>Gymnorhinus cyanocephalus</i> , <i>Pipilo maculatus</i> , <i>Haemorrhous mexicanus</i> , <i>Agelaius phoeniceus</i> , <i>Buteo swainsoni</i> (1*), <i>Turdus migratorius</i> (1*), <i>Colaptes auratus</i> (1*)
Nodo 31	<i>Falco mexicanus</i> , <i>Accipiter cooperii</i> (1*), <i>Buteo jamaicensis</i> (1*), <i>Anas acuta</i> (1*), <i>Anas crecca-carolinensis</i> (1*), <i>Asio flammeus</i> (1*), <i>Bubo virginianus</i> (1*), <i>Tyto alba</i> (1*)
DCC	<i>Buteo lagopus</i> , <i>Buteo nitidus</i> , <i>Neophrontops americanus</i> , <i>Aix sponsa</i> , <i>Anabernicula oregonensis</i> , <i>Anas platyrhynchos</i> , <i>Aythya valisineria</i> , <i>Phalaenoptilus nuttalli</i> , <i>Charadrius montanus</i> , <i>Ectopistes migratorius</i> , <i>Zenaida macroura</i> , <i>Falco rusticolus</i> , <i>Tympanuchus pallidicinctus</i> , <i>Podiceps nigricollis</i> , <i>Phalacrocorax auritus</i> , <i>Centrocercus urophasianus</i> (0), <i>Asio otus</i> (0)
Nodo 32	<i>Oreortyx pictus</i> (1*), <i>Geococcyx californianus</i> (0*), <i>Caracara cheriway</i> (0*), <i>Athene cunicularia</i> (0*)
HRC	<i>Spizaetus willetti</i> , <i>Aythya affinis</i> , <i>Aythya collaris</i> , <i>Mareca americana</i> , <i>Numenius americanus</i> , <i>Meleagris crassipes</i> , <i>Falco sparverius</i> (0), <i>Meleagris gallopavo</i> (0), <i>Accipiter cooperii</i> (0*), <i>Asio flammeus</i> (0*)
Nodo 33	<i>Cathartes aura</i> , <i>Buteo jamaicensis</i> (0*), <i>Anas acuta</i> (0*), <i>Anas crecca-carolinensis</i> (0*), <i>Tyto alba</i> (0*)
RA	<i>Buteo swainsoni</i> , <i>Tympanuchus pallidicinctus</i> , <i>Antigone canadensis</i> , <i>Loxia curvirostra</i> , <i>Xanthocephalus xanthocephalus</i> , <i>Aechmophorus occidentalis-clarkii</i> , <i>Aquila chrysaetos</i> (0), <i>Centrocercus urophasianus</i> (0), <i>Corvus corax</i> (0), <i>Asio otus</i> (0)
SMC	<i>Accipiter striatus</i> , <i>Buteo lineatus</i> , <i>Lophodytes cucullatus</i> , <i>Ectopistes migratorius</i> , <i>Zenaida macroura</i> , <i>Falco peregrinus</i> , <i>Callipepla squamata</i> , <i>Dendragapus obscurus</i> , <i>Cyanocitta stelleri</i> , <i>Nucifraga columbiana</i> , <i>Pica hudsonia</i> , <i>Colaptes auratus</i> , <i>Aegolius acadicus</i> , <i>Aegolius funereus</i> , <i>Glaucidium gnoma</i> , <i>Micrathene whitneyi</i> , <i>Oreortyx pictus</i> (0*)
Nodo 34	<i>Gymnogyps californianus</i> (0), <i>Caracara cheriway</i> (0), <i>Falco sparverius</i> (0*)
DC	<i>Zenaida macroura</i> , <i>Cyrtonyx montezumae</i> , <i>Micrathene whitneyi</i> , <i>Turdus migratorius</i> (1*), <i>Colaptes auratus</i> (1*), <i>Centrocercus urophasianus</i> (0)
Nodo 35	<i>Anas platyrhynchos</i> (1*), <i>Bonasa umbellus</i> (1*), <i>Asio otus</i> (0*)
AF	<i>Anser caerulescens</i> , <i>Branta canadensis</i> , <i>Mergus merganser</i> , <i>Ciconia maltha</i> , <i>Falco peregrinus</i> , <i>Meleagris gallopavo</i> , <i>Agelaius phoeniceus</i> , <i>Ardea herodias</i>
Nodo 36	<i>Falco mexicanus</i> , <i>Asio flammeus</i> , <i>Falco sparverius</i> (1*)
JC	<i>Aquila chrysaetos</i> , <i>Buteo jamaicensis</i> , <i>Falco columbarius</i> , <i>Dendragapus obscurus</i> , <i>Corvus corax</i> , <i>Nucifraga columbiana</i> , <i>Salpinctes obsoletus</i> , <i>Bubo virginianus</i> , <i>Megascops asio-kennicottii</i> , <i>Colaptes auratus</i> (1*)
RC	<i>Zenaida macroura</i> , <i>Pica hudsonia</i> , <i>Asio otus</i> (1*), <i>Anas platyrhynchos</i> (0*), <i>Bonasa umbellus</i>

	(0*)
Nodo 37	<i>Accipiter striatus</i> , <i>Caracara cheriway</i> , <i>Porzana carolina</i> , <i>Eremophila alpestris</i> , <i>Calamospiza melanocorys</i> , <i>Lanius ludovicianus</i> , <i>Salpinctes obsoletus</i> , <i>Aegolius funereus</i> , <i>Coragyps atratus</i> (0*)
ShC	<i>Buteogallus fragilis</i> , <i>Cathartes aura</i> , <i>Anser albifrons</i> , <i>Aeronautes saxatalis</i> , <i>Geococcyx californianus</i> , <i>Falco peregrinus</i> , <i>Callipepla squamata</i> , <i>Oreortyx pictus</i> , <i>Meleagris gallopavo</i> , <i>Gymnorhinus cyanocephalus</i> , <i>Amphispiza bilineata</i> , <i>Melospiza fusca</i> , <i>Pipilo maculatus</i> , <i>Haemorrhous mexicanus</i> , <i>Molothrus ater</i> , <i>Oreoscoptes montanus</i> , <i>Melanerpes formicivorus</i> , <i>Athene cunicularia</i> , <i>Megascops asio-kennicottii</i> , <i>Tyto alba</i> , <i>Spatula discors</i> (0), <i>Corvus brachyrhynchos</i> (0), <i>Branta canadensis</i> (0*), <i>Spatula clypeata</i> (0*)
LBE	<i>Accipiter gentilis</i> , <i>Buteo lagopus</i> , <i>Buteo regalis</i> , <i>Circus hudsonius</i> , <i>Neophrontops americanus</i> , <i>Anas platyrhynchos</i> , <i>Aythya collaris</i> , <i>Mergus merganser</i> , <i>Spatula cyanoptera</i> , <i>Chordeiles minor</i> , <i>Phalaenoptilus nuttalli</i> , <i>Charadrius montanus</i> , <i>Charadrius vociferus</i> , <i>Calidris melanotos</i> , <i>Gallinago gallinago</i> , <i>Numenius americanus</i> , <i>Ectopistes migratorius</i> , <i>Falco columbarius</i> , <i>Falco mexicanus</i> , <i>Falco rusticolus</i> , <i>Dendragapus obscurus</i> , <i>Lagopus leucurus</i> , <i>Tympanuchus phasianellus</i> , <i>Antigone canadensis</i> , <i>Nucifraga columbiana</i> , <i>Junco hyemalis</i> , <i>Zonotrichia albicollis</i> , <i>Coccothraustes vespertinus</i> , <i>Petrochelidon pyrrhonota</i> , <i>Tachycineta bicolor</i> , <i>Agelaius phoeniceus</i> , <i>Euphagus cyanocephalus</i> , <i>Euphagus magnirostris</i> , <i>Sturnella neglecta</i> , <i>Podiceps nigricollis</i> , <i>Asio flammeus</i> , <i>Asio otus</i> , <i>Surnia ulula</i> , <i>Fulica americana</i> (0), <i>Gymnogyps californianus</i> (0*)
Nodo 38	<i>Ectopistes migratorius</i> , <i>Meleagris gallopavo</i> , <i>Rallus elegans</i> (1*), <i>Cardinalis cardinalis</i> (1*), <i>Corvus ossifragus</i> (1*), <i>Cyanocitta crista</i> (1*), <i>Aquila chrysaetos</i> (0*), <i>Anas acuta</i> (0*), <i>Branta canadensis</i> (0*), <i>Centrocercus urophasianus</i> (0*), <i>Corvus corax</i> (0*), <i>Bubo virginianus</i> (0*)
Nodo 39	<i>Colinus virginianus</i> , <i>Scolopax minor</i> (1*), <i>Anas crecca-carolinensis</i> (0*), <i>Spatula clypeata</i> (0*)
Nodo 40	<i>Bonasa umbellus</i> (1*), <i>Sayornis phoebe</i> (1*), <i>Zenaida macroura</i> (0), <i>Fulica americana</i> (0), <i>Buteo jamaicensis</i> (0*), <i>Coragyps atratus</i> (0*), <i>Rallus elegans</i> (0*), <i>Cardinalis cardinalis</i> (0*), <i>Corvus brachyrhynchos</i> (0*), <i>Corvus ossifragus</i> (0*), <i>Podilymbus podiceps</i> (0*)
Nodo 41	<i>Strix varia</i> (1*), <i>Spatula discors</i> (0), <i>Pica hudsonia</i> (0*), <i>Colaptes auratus</i> (0*)
Nodo 42	<i>Ectopistes migratorius</i> (0), <i>Scolopax minor</i> (0*), <i>Falco sparverius</i> (0*), <i>Bonasa umbellus</i> (0*), <i>Cyanocitta cristata</i> (0*), <i>Sayornis phoebe</i> (0*)
Nodo 43	<i>Colinus virginianus</i> (0*), <i>Meleagris gallopavo</i> (0*), <i>Strix varia</i> (0*)
Nodo 47	<i>Colinus virginianus</i> (1*), <i>Meleagris gallopavo</i> (1*)
JS	<i>Anas acuta</i> , <i>Spatula clypeata</i> , <i>Bartramia longicauda</i> , <i>Zenaida macroura</i> , <i>Calamospiza melanocorys</i> , <i>Podiceps nigricollis</i>
SCr	<i>Aix sponsa</i> , <i>Anser caerulescens</i> , <i>Aythya affinis</i> , <i>Pelecanus erythrorhynchos</i> , <i>Asio flammeus</i>
IP	<i>Branta canadensis</i> , <i>Ciconia maltha</i> , <i>Corvus brachyrhynchos</i> , <i>Podilymbus podiceps</i>
KC	<i>Anas crecca-carolinensis</i> , <i>Tringa melanoleuca</i> , <i>Zenaida macroura</i> , <i>Athene cunicularia</i> , <i>Megascops asio-kennicottii</i>
AR	<i>Gymnogyps californianus</i> , <i>Grus americana</i> , <i>Meleagris gallopavo</i> (1*)
EC	<i>Scolopax minor</i> , <i>Sturnella magna</i> , <i>Colaptes auratus</i> , <i>Strix varia</i> , <i>Colinus virginianus</i> (1*)
Nodo 49	<i>Tympanuchus phasianellus</i> , <i>Corvus corax</i>
BCA	<i>Aquila chrysaetos</i> , <i>Branta canadensis</i> , <i>Falco mexicanus</i> , <i>Falco rusticolus</i> , <i>Centrocercus urophasianus</i> , <i>Fulica americana</i> , <i>Pica hudsonia</i> (1*)
LCC	<i>Anas platyrhynchos</i> , <i>Ectopistes migratorius</i> , <i>Dendragapus obscurus</i> , <i>Lagopus leucura</i> , <i>Asio otus</i>
Nodo 50	<i>Cathartes aura</i> , <i>Buteo lineatus</i> (1*)
L2A	<i>Accipiter cooperii</i> , <i>Patagioenas fasciata</i> , <i>Zenaida macroura</i> , <i>Laterallus exilis</i> , <i>Porzana carolina</i> , <i>Rallus elegans</i> , <i>Rallus limicola</i> , <i>Quiscalus mexicanus</i> , <i>Aegolius acadicus</i> , <i>Megascops asio-kennicottii</i> , <i>Anas crecca-carolinensis</i> (1*), <i>Falco sparverius</i> (1*), <i>Pica hudsonia</i> (1*), <i>Podilymbus podiceps</i> (1*)
Nodo 51	<i>Haliaeetus leucocephalus</i> (1*), <i>Aythya affinis</i> (1*), <i>Ciconia maltha</i> (1*), <i>Ardea herodias</i> (1*)

Nodo 52	<i>Tyto alba</i> (1*), <i>Buteo lineatus</i> (0*)
STC	<i>Coragyps atratus</i> , <i>Megascops asio-kennicottii</i> , <i>Falco sparverius</i> (1*), <i>Ciconia maltha</i> (0*), <i>Ardea herodias</i> (0*)
Nodo 53	<i>Colinus virginianus</i> (0), <i>Haliaeetus leucocephalus</i> (0*), <i>Aythya affinis</i> (0*), <i>Strix varia</i> (0*)
VB	<i>Lophodytes floridanus</i> , <i>Nyctanassa violacea</i> , <i>Phalacrocorax auritus</i>
Nodo 54	<i>Cathartes aura</i> (0), <i>Tyto alba</i> (0*)
WPB	<i>Spizaetus grinnelli</i> , <i>Mycteria americana</i> , <i>Grus americana</i> , <i>Podilymbus podiceps</i> , <i>Meleagris gallopavo</i> (0)
WL	<i>Spatula discors</i> , <i>Colinus sulium</i> , <i>Corvus brachyrhynchos</i> , <i>Ciconia maltha</i> (0*), <i>Ardea herodias</i> (0*)
Nodo 55	<i>Buteo jamaicensis</i> , <i>Lophodytes floridanus</i> , <i>Antigone canadensis</i> , <i>Ardea alba</i> , <i>Phalacrocorax auritus</i>
MEL	<i>Pandion haliaetus</i> , <i>Branta canadensis</i> , <i>Caracara cheriway</i> , <i>Grus americana</i> , <i>Anhinga anhinga</i>
SM	<i>Gymnogyps californianus</i> , <i>Teratornis merriami</i> , <i>Anas fulvigula</i> , <i>Oxyura jamaicensis</i> , <i>Fulica americana</i> , <i>Botaurus lentiginosus</i> , <i>Egretta thula</i> , <i>Nycticorax nycticorax</i> , <i>Cathartes aura</i> (0), <i>Colinus virginianus</i> (0), <i>Strix varia</i> (0*)
Nodo 56	<i>Tympanuchus cupido</i> , <i>Turdus migratorius</i> , <i>Melanerpes carolinus</i> , <i>Picoides villosus</i>
BCC	<i>Accipiter striatus</i> , <i>Haliaeetus leucocephalus</i> , <i>Anas platyrhynchos</i> , <i>Aythya affinis</i> , <i>Aythya collaris</i> , <i>Aythya valisineria</i> , <i>Branta canadensis</i> , <i>Bartramia longicauda</i> , <i>Tringa semipalmata</i> , <i>Gavia immer</i> , <i>Corvus corax</i> , <i>Quiscalus quiscula</i> , <i>Dumetella carolinensis</i> , <i>Megascops asio-kennicottii</i> , <i>Anas crecca-carolinensis</i> (1*), <i>Pica hudsonia</i> (1*), <i>Podilymbus podiceps</i> (1*)
ChBC	<i>Gallinago gallinago</i> , <i>Tympanuchus phasianellus</i> , <i>Coturnicops noveboracensis</i> , <i>Eremophila alpestris</i> , <i>Perisoreus canadensis</i> , <i>Pipilo erythrophthalmus</i> , <i>Zonotrichia albicollis</i> , <i>Haemorhous mexicanus</i> , <i>Spinus pinus</i> , <i>Sitta canadensis</i> , <i>Aegolius acadicus</i> , <i>Aegolius funereus</i> , <i>Surnia ulula</i> , <i>Colaptes auratus</i> (1*), <i>Colinus virginianus</i> (0), <i>Meleagris gallopavo</i> (0)
Nodo 57	<i>Bucephala albeola</i> , <i>Bartramia longicauda</i> , <i>Tringa semipalmata</i>
KSC	<i>Aix sponsa</i> , <i>Anas platyrhynchos</i> , <i>Aythya collaris</i> , <i>Lophodytes cucullatus</i> , <i>Mareca strepera</i> , <i>Tympanuchus cupido</i> , <i>Corvus corax</i> , <i>Passerculus sandwichensis</i> , <i>Pipilo erythrophthalmus</i> , <i>Spizella passerina</i> , <i>Dryocopus pileatus</i> , <i>Picoides villosus</i> , <i>Megascops asio-kennicottii</i> , <i>Coragyps atratus</i> (1*), <i>Anas acuta</i> (1*), <i>Anas crecca-carolinensis</i> (1*), <i>Corvus brachyrhynchos</i> (1*), <i>Podilymbus podiceps</i> (1*)
NC	<i>Accipiter striatus</i> , <i>Buteo lineatus</i> , <i>Buteo platypterus</i> , <i>Oxyura jamaicensis</i> , <i>Charadrius vociferus</i> , <i>Megasceryle alcyon</i> , <i>Tympanuchus phasianellus</i> , <i>Grus americana</i> , <i>Perisoreus canadensis</i> , <i>Melospiza melodia</i> , <i>Passerella iliaca</i> , <i>Zonotrichia albicollis</i> , <i>Petrochelidon pyrrhonota</i> , <i>Agelaius phoeniceus</i> , <i>Molothrus ater</i> , <i>Toxostoma rufum</i> , <i>Sitta canadensis</i> , <i>Turdus migratorius</i> , <i>Melanerpes carolinus</i> , <i>Melanerpes erythrocephalus</i> , <i>Buteo jamaicensis</i> (1*), <i>Falco sparverius</i> (0)
Nodo 58	<i>Buteo lineatus</i> , <i>Haliaeetus leucocephalus</i> , <i>Cathartes aura</i> , <i>Gymnogyps californianus</i> , <i>Pandion haliaetus</i> , <i>Ciconia maltha</i> , <i>Ardea herodias</i> , <i>Eudocimus albus</i> , <i>Anhinga anhinga</i> , <i>Anas platyrhynchos</i> (1*), <i>Oxyura jamaicensis</i> (1*), <i>Caracara cheriway</i> (1*), <i>Milvago chimachima</i> (1*), <i>Porphyrio martinicus</i> (0*), <i>Butorides virescens</i> (1*), <i>Megascops asio-kennicottii</i> (1*), <i>Tyto alba</i> (1*), <i>Cyanocitta cristata</i> (0*)
CH	<i>Accipiter cooperii</i> , <i>Aquila chrysaetos</i> , <i>Buteo lagopus</i> , <i>Buteo swainsoni</i> , <i>Spizaetus grinnelli</i> , <i>Teratornis merriami</i> , <i>Anas platyrhynchos</i> , <i>Gallinago gallinago</i> , <i>Limnodromus scolopaceus</i> , <i>Gavia immer</i> , <i>Caracara cheriway</i> , <i>Falco columbarius</i> , <i>Falco peregrinus</i> , <i>Junco hyemalis</i> , <i>Bubo virginianus</i> , <i>Spatula discors</i> (0)
Nodo 59	<i>Anas fulvigula</i> , <i>Aythya affinis</i> , <i>Aramus guarauna</i> , <i>Antigone canadensis</i> , <i>Gallinula galeata</i> , <i>Ardea alba</i> , <i>Botaurus lentiginosus</i> , <i>Podiceps auritus</i> , <i>Strix varia</i> , <i>Phalacrocorax auritus</i> , <i>Aix sponsa</i> (1*), <i>Anas acuta</i> (1*), <i>Anas crecca-carolinensis</i> (1*), <i>Aythya collaris</i> (1*), <i>Branta canadensis</i> (1*), <i>Cygnus columbianus</i> (1*), <i>Lophodytes floridanus</i> (1*), <i>Mergus serrator</i> (1*), <i>Grus americana</i> (1*), <i>Agelaius phoeniceus</i> (1*), <i>Quiscalus quiscula</i> (1*), <i>Egretta caerulea</i> (1*), <i>Nycticorax nycticorax</i> (1*), <i>Falco sparverius</i> (0), <i>Scolopax minor</i> (0*), <i>Cardinalis cardinalis</i>

	(0*), <i>Pica hudsonia</i> (0*)
IR	<i>Amplibuteo woodwardi</i> , <i>Aythya americana</i> , <i>Aythya valisineria</i> , <i>Bucephala albeola</i> , <i>Cygnus buccinator</i> , <i>Lophodytes cucullatus</i> , <i>Mareca americana</i> , <i>Mareca strepera</i> , <i>Mergus merganser</i> , <i>Spatula clypeata</i> , <i>Mycteria americana</i> , <i>Porzana carolina</i> , <i>Rallus limicola</i> , <i>Podilymbus wetmorei</i> , <i>Corvus ossifragus</i> (0*)
Nodo 60	<i>Colaptes auratus</i> (0), <i>Anas platyrhynchos</i> (0*), <i>Oxyura jamaicensis</i> (0*), <i>Milvago chimachima</i> (0*), <i>Porphyrio martinicus</i> (0*), <i>Megascops asio-kennicottii</i> (0*), <i>Tyto alba</i> (0*)
RS	<i>Limnodromus scolopaceus</i> , <i>Megaceryle alcyon</i> , <i>Gavia immer</i> , <i>Platalea ajaja</i> , <i>Cardinalis cardinalis</i> (1*), <i>Buteo lineatus</i> (0), <i>Cathartes aura</i> (0), <i>Gymnogyps californianus</i> (0), <i>Zenaid macroura</i> (0), <i>Colinus virginianus</i> (0), <i>Rallus elegans</i> (0), <i>Corvus brachyrhynchos</i> (0), <i>Butorides virescens</i> (0), <i>Eudocimus albus</i> (0), <i>Branta canadensis</i> (0*), <i>Cygnus columbianus</i> (0*), <i>Lophodytes floridanus</i> (0*), <i>Grus americana</i> (0*), <i>Agelaius phoeniceus</i> (0*), <i>Quiscalus quiscula</i> (0*), <i>Egretta caerulea</i> (0*)
SF	<i>Buteo platypterus</i> , <i>Teratornis merriami</i> , <i>Caracara cheriway</i> , <i>Nyctanassa violacea</i> , <i>Spatula discors</i> (0), <i>Ectopistes migratorius</i> (0), <i>Aix sponsa</i> (0*), <i>Anas acuta</i> (0*), <i>Aythya collaris</i> (0*), <i>Mergus serrator</i> (0*), <i>Nycticorax nycticorax</i> (0*)
Nodo 61	<i>Accipiter cooperii</i> , <i>Falco peregrinus</i> , <i>Colinus sulum</i> , <i>Porzana carolina</i> , <i>Rallus limicola</i> , <i>Aphelocoma coerulescens</i> , <i>Centronyx henslowii</i> , <i>Pipilo erythrophthalmus</i> , <i>Tachycineta speleodytes</i> , <i>Sturnella magna</i> , <i>Megascops asio-kennicottii</i> , <i>Aythya collaris</i> (1*), <i>Lophodytes cucullatus</i> (1*), <i>Vanellus chilensis</i> (1*), <i>Tringa melanoleuca</i> (1*), <i>Milvago chimachima</i> (1*), <i>Gallinula galeata</i> (1*), <i>Porphyrio martinicus</i> (1*), <i>Agelaius phoeniceus</i> (1*), <i>Cremaster tytthus</i> (1*), <i>Lanius ludovicianus</i> (1*)
A2A	<i>Bonasa umbellus</i> , <i>Passerculus sandwichensis</i> , <i>Spizella passerina</i> , <i>Melanerpes carolinus</i> , <i>Asio flammeus</i> , <i>Pica hudsonia</i> (0*)
Nodo 62	<i>Charadrius vociferus</i> , <i>Gallinago gallinago</i> , <i>Caracara cheriway</i> , <i>Neortyx peninsularis</i> , <i>Coturnicops noveboracensis</i> , <i>Laterallus exilis</i> , <i>Protocitta dixi</i> , <i>Molothrus ater</i> , <i>Pandanaris convexa</i> , <i>Quiscalus quiscula</i> , <i>Mimus polyglottos</i> , <i>Toxostoma rufum</i> , <i>Geothlypis trichas</i> , <i>Troglodytes aedon</i> , <i>Melanerpes erythrocephalus</i> , <i>Athene cunicularia</i> , <i>Tyto alba</i> , <i>Anas acuta</i> (1*)
H11B	<i>Buteo platypterus</i> , <i>Aix sponsa</i> , <i>Anas platyrhynchos</i> , <i>Aythya affinis</i> , <i>Branta canadensis</i> , <i>Bucephala albeola</i> , <i>Clangula hyemalis</i> , <i>Recurvirostra americana</i> , <i>Actitis macularius</i> , <i>Numenius americanus</i> , <i>Scolopax minor</i> , <i>Tympanuchus cupido</i> , <i>Botaurus lentiginosus</i> , <i>Butorides virescens</i> , <i>Egretta thula</i> , <i>Eudocimus albus</i> , <i>Buteo jamaicensis</i> (0), <i>Meleagris gallopavo</i> (0), <i>Milvago chimachima</i> (0*), <i>Cyanocitta cristata</i> (0*), <i>Agelaius phoeniceus</i> (0*), <i>Lanius ludovicianus</i> (0*)
R1ABC	<i>Accipiter striatus</i> , <i>Buteo lineatus</i> , <i>Cathartes aura</i> , <i>Gymnogyps californianus</i> , <i>Teratornis merriami</i> , <i>Anas fulvigula</i> , <i>Gallinago delicata</i> , <i>Progne subis</i> , <i>Podilymbus wetmorei</i> , <i>Strix varia</i> , <i>Aythya collaris</i> (0*), <i>Lophodytes cucullatus</i> (0*), <i>Vanellus chilensis</i> (0*), <i>Tringa melanoleuca</i> (0*), <i>Gallinula galeata</i> (0*), <i>Porphyrio martinicus</i> (0*), <i>Rallus elegans</i> (0*), <i>Cremaster tytthus</i> (0*)
