



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

SISTEMÁTICA

**Causas históricas y ecológicas de la variación en el tamaño corporal de  
algunas especies de aves de la Península de Yucatán**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA

**ANA FRIDA SILVA MARTÍNEZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: Dr. Joaquín Arroyo-Cabrales  
INSTITUTO NACIONAL DE ANTROPOLOGÍA E HISTORIA  
Dr. José Jaime Zúñiga Vega  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**Ciudad Universitaria, CD. MX., Agosto, 2020**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

SISTEMÁTICA

**Causas históricas y ecológicas de la variación en el tamaño corporal de  
algunas especies de aves de la Península de Yucatán**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA

**ANA FRIDA SILVA MARTÍNEZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: Dr. Joaquín Arroyo-Cabrales  
INSTITUTO NACIONAL DE ANTROPOLOGÍA E HISTORIA  
Dr. José Jaime Zúñiga Vega  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM**

**Ciudad Universitaria, CD. MX. 2020**

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO  
OFICIO FCIE/DAIP/336/2020  
ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología, Manejo Integral de Ecosistemas, Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **24 de febrero de 2020** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Sistemática** de la estudiante **SILVA MARTINEZ ANA FRIDA** con número de cuenta **308292235** con la tesis titulada **“Causas históricas y ecológicas de la variación en el tamaño corporal de algunas especies de aves de la Península de Yucatán”**, realizada bajo la dirección de la **DR. LUIS ANTONIO SÁNCHEZ GONZÁLEZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente:	<b>DR. EDUARDO CORONA MARTÍNEZ</b>
Vocal:	<b>DRA. CLAUDIA PATRICIA ORNELAS GARCÍA</b>
Secretario:	<b>DR. JOSÉ JAIME ZÚÑIGA VEGA</b>
Suplente:	<b>DR. CÉSAR ANTONIO RÍOS MUÑOZ</b>
Suplente:	<b>DR. ERICK ALEJANDRO GARCÍA TREJO</b>

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

**ATENTAMENTE**  
**“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 13 de agosto de 2020

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**



**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



## **Agradecimientos Institucionales**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y a la UNAM por brindarme la oportunidad para continuar con mi formación académica.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico que me otorgó y con el cual pude llevar a cabo mi proyecto de maestría (CVU: 855116).

Agradezco al Posgrado por la asignación del apoyo económico PAEP, con el cual me fue posible visitar el Natural History Museum of Los Angeles County, California y el Occidental College, Los Angeles, California y completar mi proyecto (noviembre 2018).

Agradezco al Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticul Álvarez Solórzano” INAH, por permitirme trabajar con los materiales fósiles usados en este proyecto.

Al Museo de zoología Alfonso L. Herrera de la Facultad de Ciencias, UNAM por permitirme medir esqueletos y pieles de estudio de las aves usadas en este proyecto. También por darme un espacio donde pude trabajar.

A la Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología, UNAM y Al M. en C. Marco Gurrola por permitirme medir esqueletos y pieles de estudio.

A la Colección de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo y a la Dra. Laura Eugenia Villaseñor y la Biol. Leticia Díaz López, por permitirme medir pieles de estudio de aves usadas en este proyecto.

A mi tutor principal, el Dr. Luis Antonio Sánchez González, por aceptar ser mi tutor y enseñarme lo que debe hacer un científico en ciencias biológicas.

A los miembros de comité tutor, el Dr. Joaquín Arroyo-Cabrales y el Dr. José Jaime Zúñiga Vega, por compartir sus conocimientos y sus valiosos comentarios.

Agradezco al Natural History Museum of Los Angeles County y al Dr. Kimball L. Garrett, por permitirme medir ejemplares de aves de la colección para este proyecto. También al Dr. Samuel A. McLeod, por permitirme el acceso a la colección de fósiles del museo y poder medir los fósiles de la Cueva de San Josecito.

Agradezco al Moore Laboratory of Zoology, Occidental College, Los Angeles, California y a su equipo, Dr. John McCormack, Whitney Tsai Nakashima y al Dr. James Maley, por permitirme medir ejemplares de aves de la colección.

## **JURADO**

Agradezco a mi jurado: Dr. Eduardo Corona, Dra. Patricia Ornelas, Dr. Jaime Zúñiga, Dr. César Ríos y Dr. Erick García, por el compromiso de revisar mi trabajo de tesis y sus valiosos comentarios que contribuyeron no solamente a la mejora del trabajo, sino a mi formación académica.

## **Agradecimientos a título personal**

Al equipo del Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticul Álvarez Solórzano” y a Guillermo Oñate, por compartir sus conocimientos sobre Loltún, Tlapacoaya y San Josecito.

Agradezco a mis amigos (Друзья статистического страдания) Tania, Karla, Gaby e Iosif, por la diversión dejando de lado nuestro más grande pesar.

Agradezco a mis amigos: Diego (Stefano) Lentz Viramontes, Ashanty Herrerías Ramírez, Grecia Sofía Munguía Hernández y Jorge Beltrán Nadal, por su compañía y por brindarme experiencias inolvidables.

Agradezco a Emilia Fernanda Guerrero Montes de Oca, por ser tan buena amiga.

Agradezco a Rebeca Martínez Velarde y Miguel Silva Lomelín, por su apoyo incondicional. Gracias a ellos he llegado a este punto tan importante en mi vida.

Agradezco a María José Silva Martínez, por acompañarme en todo momento.

Agradezco a Christian Caballero Hernández, por compartir su vida con la mía e ir paso a paso juntos en un nuevo proyecto.

Agradezco a todas las personas que han pasado por mi vida, compañeros, amigos, profesores y familiares.

*A mi amado Christian Caballero H.*

*A Rebeca, Miguel y María José*

Encontro me naquele estado larvar que vai da concepção ao nascimento: frágil, precária hipótese humana, ácida, irónica interrogação sobre o que farei sendo. « Por nascer.»

José Saramago



<b>Índice</b>	
<b>Resumen</b>	1
<b>Abstract</b>	1
<b>1. Introducción</b>	2
<b>1.1 El cambio en tamaño en mamíferos fósiles</b>	4
<b>1.2 La regla insular en aves</b>	4
<b>1.3 Causas de la variación de tamaño corporal en algunos vertebrados en islas</b>	5
<b>2. Objetivos</b>	6
<b>2.1 Objetivo general</b>	6
<b>3. Hipótesis</b>	6
<b>3.1 Área-escala</b>	7
<b>3.1.1 Evaluación dentro de la península de Yucatán</b>	7
<b>3.2 Evaluación a través del tiempo</b>	8
<b>3.3 Clina norte-sur en el tamaño corporal</b>	9
<b>4. Métodos</b>	10
<b>4.1 Área de estudio</b>	10
<b>4.1.1 Península de Yucatán</b>	11
<b>4.1.2 Grutas de Loltún, Yucatán</b>	12
<b>4.1.3 Estratigrafía de Grutas de Loltún</b>	13
<b>4.2 Cuenca de México</b>	14
<b>4.2.1 Tlapacoya, Ixtapaluca, Estado de México</b>	14
<b>4.3 Provincia morfotectónica de la Sierra Madre Oriental</b>	15
<b>4.3.1 San Josecito, Nuevo León</b>	16
<b>4.4 Identificación de restos fósiles</b>	17
<b>4.5 Selección de la muestra</b>	17
<b>4.5.1 Fósiles</b>	17
<b>4.5.2 Muestras fósiles empleadas para este estudio</b>	18
<b>4.5.3 Ejemplares no fósiles (Actuales)</b>	18
<b>4.6 Mediciones de los restos fósiles, esqueletos y pieles de estudio</b>	20
<b>4.7 Análisis estadísticos</b>	22
<b>5. Resultados</b>	23
<b>5.1 Grutas de Loltún (segunda temporada, 1981)</b>	23
<b>5.3 Cueva de San Josecito</b>	24

<b>5.4 Resultados de las pruebas estadísticas</b>	24
<b>5.4.2 Evaluación a través del tiempo</b>	26
<b>6. Discusión</b>	31
<b>6.1 Relación área-escala en la península de Yucatán</b>	32
<b>6.2 Evaluación a través del tiempo</b>	33
<b>6.3 Clina norte-sur durante el Pleistoceno</b>	34
<b>6.4 Clina norte-sur actual</b>	35
<b>6.5 Posibles causas para la variación en tamaño en aves de la península de Yucatán</b>	36
<b>7. Conclusiones</b>	40
<b>Referencias</b>	41
<b>Apéndices</b>	47
<b>Apéndice A Código fuente</b>	47
<b>Apéndice B ANOVA y Bonferroni</b>	48
<b>Apéndice C Error de medición asociado</b>	50
<b>Apéndice D Regresión lineal simple</b>	52
<b>Apéndice E Listados de especies de aves de grutas de Loltún, Tlapacoya y San Josecito</b>	53
<b>Apéndice F Medidas</b>	56
<b>Apéndice G Megafauna Loltún</b>	57

## ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. COMPARACIÓN DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN DURANTE EL UMG (A) Y EL PRESENTE (B). (MAPA ELABORADO POR DAVID PRIETO-TORRES, BASADO EN LOS DATOS DE VÁZQUEZ-DOMÍNGUEZ Y ARITA, 2010 (250 M.S.N.M. COMO EL PUNTO MÁS ALTO AL NORTE EN LA SIERRITA DE TICUL)).....	2
FIGURA 2. MODELO RELACIÓN ÁREA-ESCALA EN LA PENÍNSULA DE YUCATÁN. SE ESPERA UNA CORRESPONDENCIA ENTRE EL AUMENTO EN LA EXTENSIÓN TERRITORIAL Y EL TAMAÑO CORPORAL.....	8
FIGURA 3. CAMBIOS DEL TAMAÑO CORPORAL A TRAVÉS DEL TIEMPO A) CAMBIO DE MAYOR A MENOR, B) SIN CAMBIOS A TRAVÉS DEL TIEMPO, Y C) CAMBIO DE MENOR A MAYOR. ....	9
FIGURA 4. A) SOLO UN CAMBIO EN UNA LOCALIDAD, PROBABLEMENTE CORRESPONDIENTE A LA REGLA INSULAR, B) CLINA NORTE A SUR DEL TAMAÑO CORPORAL (REGLA DE BERGMANN).....	10
FIGURA 5. LOCALIDADES Y SITIOS PALEONTOLÓGICOS REVISADOS PARA ESTE PROYECTO. SAN JOSECITO (NUEVO LEÓN), TLAPACOYA (ESTADO DE MÉXICO) Y GRUTAS DE LOLTÚN (CAMPECHE, YUCATÁN Y QUINTANA ROO). ....	11
FIGURA 6. CAVIDAD HUECHIL Y LAS UNIDADES EL TORO Y EL TÚNEL (TOMADA DE ARROYO-CABRALES Y ÁLVAREZ, 2003).....	13
FIGURA 7. COLUMNAS ESTRATIGRÁFICAS DE GRUTAS DE LOLTÚN. IZQUIERDA: UNIDAD EL TÚNEL. DERECHA: UNIDAD EL TORO (TOMADA DE ÁLVAREZ ET AL., 1972). ....	14
FIGURA 8. UBICACIÓN DE TLAPACOYA (TOMADA DE LORENZO ET AL., 1986).....	15
FIGURA 9. UBICACIÓN DE LA CUEVA DE SAN JOSECITO (TOMADA DE STEADMAN ET AL., 1994). ....	16
FIGURA 10. 1) MEDIDAS OBTENIDAS DEL TARSOMETATARSO: A: LARGO, B: EPÍFISIS (A Y B CYGNUS COLUMBIANUS) Y C: DIÁMETRO (BRANTA CANADENSIS) (GILBERT, 1996). 2) MEDIDAS DEL TARSO EN LAS PIELS DE ESTUDIO (PORPHYRIO SP.).. C-A: LARGO. A: EPÍFISIS PROXIMAL. B: DIÁMETRO .....	20
FIGURA 11. DIÁMETRO DEL TARSOMETATARSO (TMT) DE CYANOCORAX YNCAS DEL HOLOCENO Y PLEISTOCENO (RESTOS FÓSILES) Y EJEMPLARES ACTUALES DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN. LOS BIGOTES REPRESENTAN LOS VALORES MÁXIMOS Y MÍNIMOS PARA CADA MUESTRA. $P = 0.3012$ .....	25
FIGURA 12. DIÁMETRO DE TARSOMETATARSO (TMT) DE ORTALIS VETULA. (FÓSILES DE GRUTAS DE LOLTÚN CONTRA ACTUALES DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN (CAMPECHE) $P = 0.007$ OBTENIDO CON LA PRUEBA WMW. (TMT= TARSOMETATARSO). EL PUNTO EN NEGRO DE LA MUESTRA DE CAMPECHE ES UN VALOR ATÍPICO.....	26
FIGURA 13. DIÁMETRO DE TARSOMETATARSO (TMT) DE <i>ORTALIS VETULA</i> . LAS MUESTRAS SON DEL PLEISTOCENO TARDÍO Y HOLOCENO TEMPRANO DE GRUTAS DE LOLTÚN Y ACTUALES DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN. ( $P = 0.0075$ KRUSKAL-WALLIS).....	27
FIGURA 14. DIÁMETRO DE FÉMUR DE TYTO ALBA. MUESTRA DE FÓSILES DE GRUTAS DE LOLTÚN, SAN JOSECITO Y TLAPACOYA. $P = 0.06282$ .....	28
FIGURA 15. MASA (G) DE MOMOTUS MOMOTA. COMPARACIÓN CON LOCALIDADES DE LA REPÚBLICA MEXICANA Y POR REGIONES NATURALES. DE IZQUIERDA A DERECHA: SAN LUIS POTOSÍ $n = 6$ , HIDALGO $n = 5$ , VERACRUZ $n = 6$ , TABASCO $n = 3$ , CAMPECHE $n = 6$ , YUCATÁN $n = 6$ Y CHIAPAS $n = 6$ ) VALOR $P = 0.042$ . LOS PUNTOS NEGROS REPRESENTAN VALORES ATÍPICOS. COLORES: VERDE: KARST HUASTECO, AZUL: LLANURAS COSTERAS VERACRUZANAS, MORADO: LLANURAS Y PANTANOS TABASQUEÑOS, ANARANJADO: PENÍNSULA DE YUCATÁN Y ROSA: CHIAPAS. ....	29
FIGURA 16. MASA (G) DE <i>O. VETULA</i> . $P = 0.001$ (LOCALIDADES: TEXAS, TAMAULIPAS, SAN LUIS POTOSÍ Y CAMPECHE).....	30
FIGURA 17. CLINA NORTE-SUR DE <i>TYTO ALBA</i> , <i>CYANOCORAX YUCATANICUS</i> Y <i>CYANOCORAX YNCAS</i> . A) ANCHO DE LA EPÍFISIS PROXIMAL DEL TARSOMETATARSO EN NORTE, CENTRO Y SUR (SIN LA PENÍNSULA DE YUCATÁN) Y LOS SITIOS PALEONTOLÓGICOS. B) LARGO DEL TARSOMETATARSO EN NORTE, CENTRO, SUR Y SITIOS PALEONTOLÓGICOS INCLUYENDO A LAS ESPECIES FÓSILES DEL GÉNERO <i>TYTO</i> DE LAS ANTILLAS (SUÁREZ Y OLSON, 2015). C) MASA EN GRAMOS DE <i>C. YUCATANICUS</i> EN TABASCO, CAMPECHE Y YUCATÁN. D) MASA EN GRAMOS DE <i>C. YNCAS</i> EN EL GOLFO Y EL PACÍFICO.6. DISCUSIÓN.....	31

FIGURA 18. SE MUESTRA COMO LA REDUCCIÓN DE LA PLATAFORMA CONTINENTAL NO TIENE CORRESPONDENCIA CON LA RELACIÓN ÁREA-ESCALA. ....	33
FIGURA 19. LAS FLECHAS INDICAN LOS FACTORES QUE PROBABLEMENTE INFLUYERON EN EL AUMENTO DEL TAMAÑO CORPORAL DE <i>O. VETULA</i> . EL LADO IZQUIERDO MUESTRA UNA LÍNEA DEL TIEMPO CON LA DIRECCIÓN EN QUE PUDO OCURRIR EL CAMBIO DE TAMAÑO. ....	34
FIGURA 20. SE OBSERVA LA POSIBLE CAUSA DE LA VARIACIÓN DE TAMAÑO CORPORAL DE <i>T. ALBA</i> CON RELACIÓN AL ALIMENTO. A LA DERECHA SE MENCIONAN LOS SITIOS Y EL TIPO DE ALIMENTO. ....	35
FIGURA 21. LAS FLECHAS INDICAN COMO EL FINAL DEL ÚLTIMO MÁXIMO GLACIAL HA AFECTADO A OTROS FACTORES, LOS CUALES PROBABLEMENTE HAN INFLUIDO EN EL TAMAÑO CORPORAL DE DISTINTOS TAXONES. APARENTEMENTE, LA REGLA ECOGEOGRÁFICA QUE MEJOR SE AJUSTA ES LA REGLA DE BERGMANN. ....	36
FIGURA 22. SE OBSERVA COMO PUDO PROPICIARSE EL AISLAMIENTO ECOLÓGICO EN LA REGIÓN NORTE DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN. LA REGLA ECOGEOGRÁFICA QUE SE AJUSTA ES LA REGLA INSULAR. ....	38
FIGURA 23. SE MUESTRA EL CONJUNTO DE FACTORES QUE INFLUYEN E INFLUYERON EN EL CAMBIO DEL TAMAÑO CORPORAL DE LAS AVES DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN. ....	39

## **Resumen**

La plataforma de la península de Yucatán tuvo una extensión máxima de 457 650 km<sup>2</sup> durante el Pleistoceno. Después del último máximo glacial se redujo en área y actualmente su extensión es de 225 182 km<sup>2</sup>. El presente estudio busca entender la importancia relativa que los factores geológicos y ecológicos pudieron tener en la modificación de la talla corporal de distintas especies de aves de la península de Yucatán. Para ello, se consideraron los principios de la regla insular para evaluar la relación área-escala y determinar el cambio de talla a través del tiempo. Se compararon los esqueletos de aves recuperados en las grutas de Loltún, Yucatán, México (*ca.* 28 000-11 700 años) con aquellos alojados en colecciones de aves no fósiles y con los fósiles de Tlapacoya y San Josecito. Se tomaron medidas del fémur, tibiotarso y tarsometatarso y después se realizaron las pruebas estadísticas necesarias para evaluar la diferencia entre grupos. Los resultados no apoyan la relación área-escala. Además, los resultados no arrojaron diferencias significativas para el cambio entre Pleistoceno y Holoceno. Por lo tanto, el cambio fue más reciente. A partir de este resultado se recomienda hacer un estudio más detallado con las aves actuales de la península de Yucatán.

## **Abstract**

The Yucatan peninsula had a maximum extension of 457,650 km<sup>2</sup> during the Pleistocene. After the last glacial maximum, it reduced its area to 225,182 km<sup>2</sup>. This study aims to understand how geological and ecological factors could affect the body size of some birds of the Yucatan peninsula. To that end, I considered the principles of the “island rule” to assess area-scale ratio and to establish if the change occurred over time. The comparison was made with bird fossils from Loltun, Yucatan, Mexico (*ca.* 28,000-11,700 years) against non-fossils and fossils from Tlapacoya and San Josecito. Measurements were taken of the femur and tarsometatarsus, then statistical tests were performed to distinguish the difference among groups. The results do not support area-scale ratio. Furthermore, the results did support a recent change but not over time between Pleistocene and Holocene. Finally, I recommend a more detailed study with current birds from the Yucatan Peninsula.

## 1. Introducción

Durante la época Pleistocénica (2.5 millones de años - 11 260 años), la península de Yucatán sufrió cambios climáticos caracterizados por alternancia de periodos de glaciación y calentamiento. Al final del último máximo glacial (UMG), hace *ca.* 12 000 años, se dio un ascenso del nivel del mar, el cual cubrió y redujo la plataforma continental. La península de Yucatán tuvo una extensión máxima de 457 650 km<sup>2</sup> durante el UMG hace *ca.* 20 000 años; actualmente su extensión es de 225 182 km<sup>2</sup>, lo que representó una reducción de aproximadamente 23 468 km<sup>2</sup> (Figura 1) (Lugo-Hupb *et al*, 1992 Caballero, 2010).

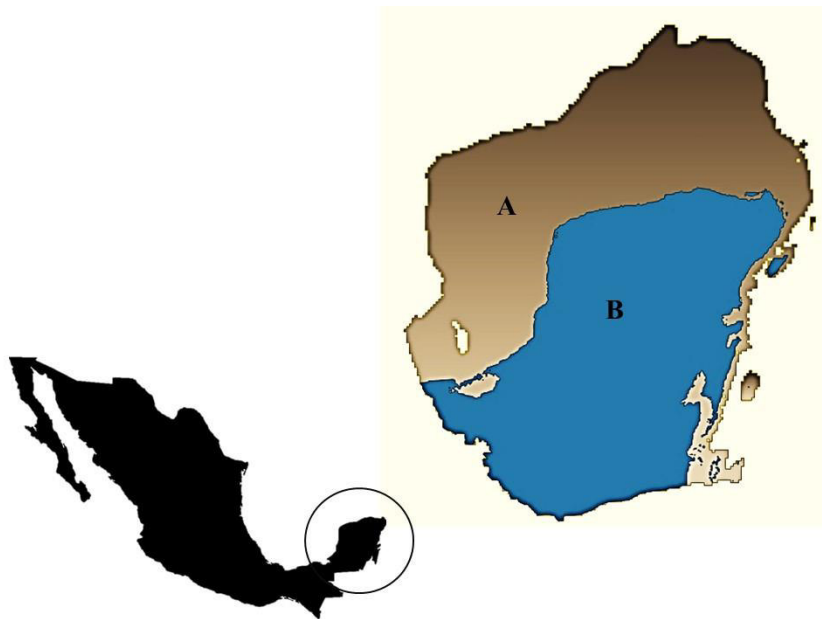


Figura 1. Comparación de la Península de Yucatán durante el UMG (A) y el presente (B). (Mapa elaborado por David Prieto-Torres, basado en los datos de Vázquez-Domínguez y Arita, 2010 (250 m.s.n.m. como el punto más alto al norte en la Sierrita de Ticul)).

La reducción de la superficie terrestre de la península de Yucatán después del UMG pudo haber tenido efectos en los organismos vivos. Por ejemplo, para el caso de las aves, de acuerdo con estudios morfométricos (Castro-Navarro, 2016), se ha observado que el tamaño corporal de los individuos de las poblaciones de aves que habitan en la península de Yucatán tiende a ser más pequeño que el de aquellas que se distribuyen en otras regiones de la República Mexicana, como por ejemplo en la Chara Pea (*Psilorhinus morio*). Asimismo, Emslie (1998) encontró que algunas especies de aves de la península de Florida cambiaron en tamaño corporal (a grandes y pequeñas) a partir de los cambios del nivel del mar durante la época Plio-Pleistocénica.

Lo anterior sugiere que el cambio en el tamaño corporal en condiciones peninsulares de algunas aves podría ser similar al que sucede en las islas. Entonces, las causas de la variación en el tamaño corporal de las aves de la península de Yucatán podrían describirse con ayuda de los principios de la regla insular (Foster, 1964), la cual puntualiza que distintos taxones en las islas presentan una reducción en tamaño si es que sobrepasan un umbral específico en el peso (~100 g en mamíferos), mientras que si se encuentran debajo de este, aumentan las dimensiones generales (Foster, 1964; Lomolino, 1985; Mieri, 2010). Además, la relación área-escala en islas supone que en aquellas más grandes debería haber especies con tamaños corporales mayores que en islas más pequeñas, y las especies más grandes se deberían encontrar en el continente (Boyer y Jetz, 2010).

Por otro lado, la regla de Bergmann podría describir el cambio del tamaño corporal en la península de Yucatán, ya que esta regla, indica que las poblaciones de una especie en climas templados y fríos (generalmente en latitudes más altas [clima norte-sur]), tienen un tamaño corporal promedio más grande que sus conespecíficos en climas cálidos (en latitudes más bajas) (Meiri y Dayan, 2003).

El estudio de la variación del tamaño corporal es fundamental para poder proponer sus posibles causas históricas y ecológicas, ya que en muchas especies tiene importancia ecológica y evolutiva (Kirby y MacFadden, 2005). Esta característica generalmente se relaciona con la disponibilidad de los recursos y también puede ser afectada por interacciones como la competencia y la depredación (Kirby y MacFadden, 2005). Del mismo modo, se relaciona con la adecuación, es decir, un tamaño corporal óptimo (100 g- 250 g en mamíferos en islas) será más eficiente para la supervivencia, reproducción y su descendencia (Brown *et al.*, 1993).

Como ejemplos de cambios en el tamaño corporal en penínsulas se tiene el del Oso pardo (*Ursus arctos*) de la península de Alaska y de Kenai y el mono Rhesus (*Macaca mulatta*) de la península de Malasia. Los osos pardos de la isla de Kodiak, de la península de Alaska y de la península de Kenai, presentan tamaños corporales más grandes que los osos pardos del interior de Alaska y Canadá. Esta disparidad en el tamaño corporal se ha explicado por las condiciones nutricionales: los osos que habitan en las costas, especialmente en las islas y en las penínsulas, obtienen más recursos alimentarios (Rauch, 1962; Glenn, 1980). Un

fenómeno similar es el del mono Rhesus (*Macaca mulatta*) en la península de Malasia. En las regiones interiores de China y Tailandia, los monos Rhesus son más grandes en comparación con los de la península; esta variación en tamaño podría ser descrita bajo los principios de la regla de Bergmann. También sugiere que durante el Pleistoceno hubo un aislamiento dentro de la península que probablemente propició el cambio en el tamaño corporal en estos monos (Hammada *et al.*, 2005).

### **1.1 El cambio en tamaño en mamíferos fósiles**

El cambio puede ser analizado también en fósiles, como lo sugiere un estudio sobre la variación de tamaño corporal de Kirby y MacFadden (2005), el cual examinó el cambio de tamaño en mamíferos terrestres de Panamá (Canidae, Equidae y Rhinocerotidae) por medio de los molares, con el fin de investigar si durante el Mioceno (23.03 – 5.333 millones de años), la región del Istmo de Panamá fue un archipiélago o una península. Los autores se basaron en la regla insular (Lomolino, 1985), y los criterios para determinar si la región del istmo de Panamá fue una península o una isla fueron los siguientes: 1) Península: si presenta poco o nulo aislamiento de los centros de población (flujo génico constante) y sin diferencias significativas en el tamaño corporal estimado a partir de los molares, y 2) Isla: si presenta aislamiento marcado y divergencia significativa en el tamaño corporal (reducción). Sus resultados mostraron que los mamíferos eran más pequeños y con ello concluyeron que, antes de que se formara el istmo de Panamá en el Plioceno, en esa región de Centro América existió un archipiélago durante el Mioceno medio, hace unos 15.97 millones de años.

### **1.2 La regla insular en aves**

Las investigaciones de Lomolino (1985) y de Kirby y MacFadden (2005) sobre la variación y modificación del tamaño corporal en mamíferos con relación a las condiciones geográficas como la insularidad, se tienen más claras que en otros grupos de vertebrados. Sin embargo, Foster (1964), afirmó que de forma general la regla insular en aves se expresa a través del aumento en tamaño corporal, pero existen excepciones donde algunas aves disminuyen en tamaño.

Los estudios de Grant (1965) con aves insulares en las islas Tres Marías, México, mostraron que algunos caracteres como el tamaño de las alas, cola y los tarsos, presentan dimensiones más grandes que sus similares del continente. Por otro lado, Clegg y Owens (2002) realizaron un estudio sobre las aves con tamaño corporal mediano en el que midieron la longitud del



pico y registraron el peso corporal a partir de la literatura, con el objetivo de probar si la variación en tamaño apoya el cumplimiento de la regla insular en aves. Aunque su estudio arrojó resultados negativos, los autores no excluyeron la idea de que dicha regla puede cumplirse en las aves, ya que se basaron en el estudio previo de Grant (1965), cuyos resultados apoyaron el cumplimiento de la regla insular en aves en una muestra amplia del orden Passeriformes. De manera similar, el trabajo de Boyer y Jetz (2010) mostró resultados significativos en el cambio del tamaño corporal de las aves fósiles en función del tamaño de la isla (efecto área-escala). Sin embargo, no hay cambios significativos actuales de las aves, esto pudo verse alterado por la presencia humana, principalmente por las extinciones mediadas por los humanos que han afectaron a las aves grandes y no voladoras. Por lo tanto, al hacer las evaluaciones no hay ninguna relación con el tamaño del área y el tamaño de las aves.

### **1.3 Causas de la variación de tamaño corporal en algunos vertebrados en islas**

Existen diversas propuestas sobre las causas de la variación en el tamaño corporal de distintos taxones que habitan en islas. Las interpretaciones ecológicas se basan principalmente en la limitación de los recursos en las islas. Un ejemplo de esto son los grandes herbívoros como los elefantes, que requieren grandes áreas para el forrajeo. Dado que en algunas islas pequeñas es imposible encontrar estos espacios, estos grandes herbívoros tienden a reducir su tamaño (Lomolino, 1985; Benton *et al.*, 2010). Estos cambios en tamaño dependen de la optimización de los rasgos de historias de vida en condiciones insulares, tales como las tasas metabólicas, tiempo de gestación, tamaño al nacer, tasas de nacimiento y mortalidad, niveles tróficos y densidad poblacional; Por ejemplo, que en las islas la edad y tamaño de madurez se dé en etapas anteriores de lo normal para la especie (Palkovacs, 2003). Por otra parte, si la competencia y otras presiones están relajadas, la energía capturada es maximizada, lo que puede reflejarse en el desplazamiento de caracteres. Esto ocurre cuando algunas especies fenotípicamente semejantes que coexisten en la misma región se ven afectadas por la competencia (Brown y Wilson, 1956; Kirby y McFadden, 2005).

Por otro lado, las propuestas históricas se basan en los cambios geológicos a través del tiempo, por ejemplo, las formaciones de archipiélagos y las respuestas área-escala (Kirby y McFadden, 2005; Boyer y Jetz, 2010). De igual forma, el poco o nulo flujo génico que existe entre las poblaciones continentales e insulares en distintas especies podría explicar las

diferencias en el tamaño corporal de aquellas poblaciones aisladas. Es decir, si existe mayor flujo génico entre poblaciones, no se esperaría encontrar diferencias marcadas en el tamaño (Boyer y Jetz, 2010). Aunque la regla insular ha sido identificada en mamíferos, su ocurrencia en lagartijas y otros grupos como las aves es equívoca. Meiri (2007) dejó claro que las lagartijas no siempre siguen la regla insular e incluso argumentó que existen tantas excepciones que el término “Regla Insular” debería abandonarse.

El presente estudio busca entender la importancia relativa que los factores históricos (geológicos y climáticos) y ecológicos pudieron tener en la modificación de la talla corporal de algunas especies de aves de la península de Yucatán. La comparación de los esqueletos de aves recuperados en las grutas de Loltún, Yucatán, México (ca. 28 000-11 700 años) con aquellos alojados en colecciones de aves (incluyendo ejemplares fósiles), permitirá conocer la importancia relativa de los factores que posiblemente han influido en esas modificaciones al tamaño.

## **2. Objetivos**

### **2.1 Objetivo general**

Establecer las probables causas históricas y ecológicas que han influido en la variación del tamaño corporal en algunas especies de aves de la península de Yucatán.

### **2.2 Objetivos particulares**

- Realizar la identificación de los restos fósiles de aves de grutas de Loltún, Yucatán y de Tlapacoya, Estado de México.
- Proponer si la variación del tamaño corporal se debe a causas históricas evaluando el cambio de tamaño a través del tiempo y con la relación área-escala.
- Analizar tendencias en una clina norte-sur y realizar pruebas estadísticas con la finalidad de conocer si existen cambios significativos en el tamaño corporal dependiendo de la región geográfica, y con ello determinar si el cambio se describe por reglas ecogeográficas (regla insular o regla de Bergmann).

## **3. Hipótesis**

Los cisnes gigantes (*Cygnus falconeri*) de la isla de Malta, el kakapo (*Strigops habroptilus*) de Nueva Zelanda, el cormorán no volador (*Phalacrocorax harrisi*) de las islas Galápagos y el marabú gigante (*Leptotilos robustus*) de la isla de Flores son algunos ejemplos de aves

que han incrementado su tamaño corporal en condiciones insulares en comparación con especies continentales. Todas aparentemente obedecen los principios de la regla insular, detallada por Foster (1964). También ocurre lo opuesto; existen ejemplos que sugieren que las aves tienden a reducir en tamaño corporal en comparación con las especies continentales, como el hocofaisán de Cozumel (*Crax rubra griscomi*) y la garza enana de las islas Galápagos (*Butorides sundevalli*).

Por lo tanto, partiendo de la reducción de la superficie de la plataforma continental de la península de Yucatán como un evento histórico-geológico y considerando los principios de la regla insular, se esperan hallar cambios en el tamaño corporal de las aves estudiadas (*Tyto alba*, *Cyanocorax yncas*, *Ortalis vetula* y *Momotus momota*).

### **3.1 Área-escala**

#### **3.1.1 Evaluación dentro de la península de Yucatán**

Aunque la península de Yucatán no es una isla, distintos estudios sugieren que los eventos geológicos y climáticos que cambian la extensión continental de una región (Emslie, 1998), pudieron haber influenciado la distribución y ecología para distintos taxones, probablemente modificando su tamaño corporal. Entonces, si para diferentes especies de aves distribuidas en la península de Yucatán desde el Pleistoceno tardío las medidas de los huesos fósiles son más grandes que las medidas de huesos de individuos actuales, podría cumplirse la relación área-escala. Es decir, la talla está correlacionada con la extensión territorial; por lo tanto, a mayor tamaño territorial, se esperaría un mayor tamaño corporal (Fig. 2). Dado que la península de Yucatán sufrió reducción de la plataforma continental, se espera hallar especies de aves más pequeñas en el reciente (Holoceno: 11,700 años a la actualidad), mientras que durante el Pleistoceno tardío se esperaría encontrar especies de aves con tallas mayores.

De no haber variación en el tamaño corporal entre los individuos fósiles y no fósiles (actuales), se puede sugerir que no hay relación entre el tamaño de la península y el tamaño corporal en estas especies.

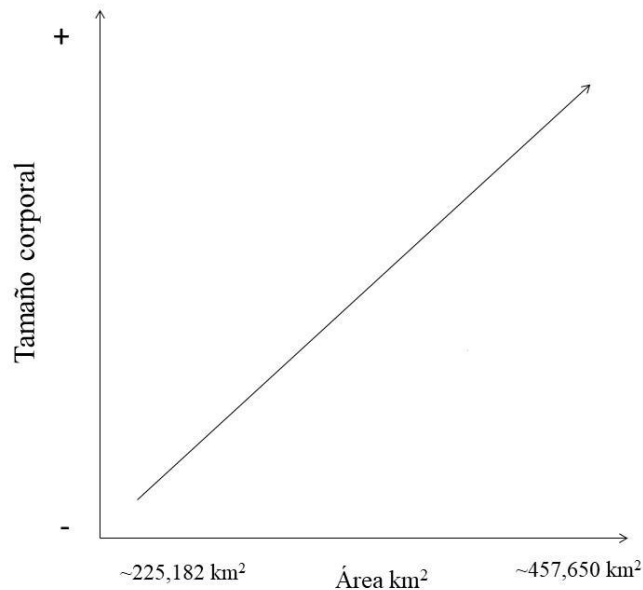


Figura 2. Modelo relación área-escala en la península de Yucatán. Se espera una correspondencia entre el aumento en la extensión territorial y el tamaño corporal.

### 3.2 Evaluación a través del tiempo

El efecto del tiempo por cambios geológicos y ambientales puede influenciar el tamaño de las especies (Benton *et al.*, 2010). Ciertas especies de aves de la época pleistocénica presentan dimensiones notoriamente más grandes que las actuales. Tal es el caso de los búhos y lechuzas, (Suárez *et al.*, 2015) de las águilas gigantes y registros de aves grandes en regiones donde actualmente no se distribuyen, como el cóndor hallado en las Antillas (Arredondo, 1976).

Entonces, si los fósiles de Loltún del Pleistoceno tardío son significativamente diferentes en tamaño corporal, comparados con aves actuales y el cambio en tamaño no está relacionado con el efecto área-escala, la talla de las poblaciones de distintas especies de aves estudiadas de la península de Yucatán, no está relacionada con la extensión territorial, sino con cambios generales que han ocurrido a través del tiempo (p. ej. la disponibilidad de agua) (Fig. 3).

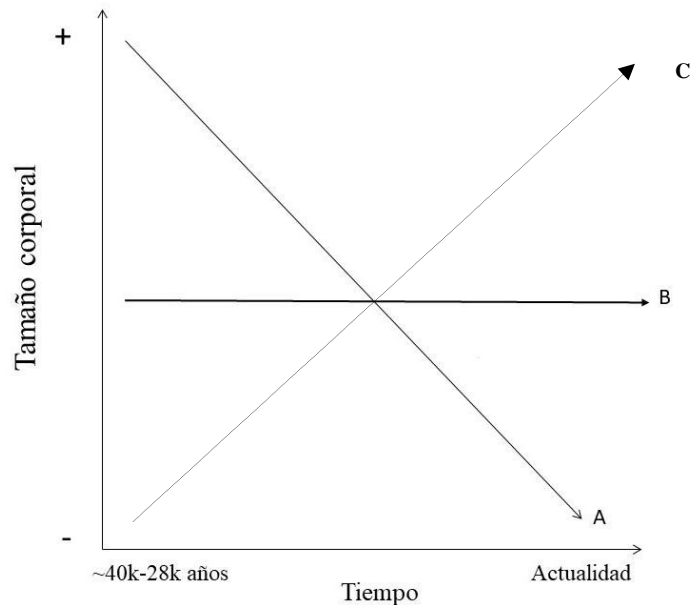


Figura 3. Cambios del tamaño corporal a través del tiempo A) cambio de mayor a menor, B) sin cambios a través del tiempo, y C) cambio de menor a mayor.

### 3.3 Clina norte-sur en el tamaño corporal

Si se observa que existe un gradiente de tamaños corporales norte a sur o viceversa, probablemente se esté cumpliendo con los principios de la regla de Bergmann, la cual explica que las poblaciones de una especie en climas templados- fríos (generalmente en latitudes más altas) tienen un tamaño corporal promedio más grande que los conespecíficos en climas más cálidos (en latitudes más bajas). Para probar si la regla de Bergmann describe esta variación, se emplearon fósiles de especies de aves de San Josecito (norte de México) y de Tlapacoya (centro de México). Entonces se esperaría que los fósiles de San Josecito presenten tallas más grandes que los de Tlapacoya, mientras que los fósiles de Loltún (península de Yucatán, sur) presentarían tallas más pequeñas que las otras dos regiones o viceversa (Fig. 4, línea **B**). Si se encuentra que los tamaños son constantes entonces la regla de Bergmann no se cumple (Fig. 4, línea **A**). En contraste, si el cambio de tamaño (más pequeños o más grandes) solamente ocurre en la península de Yucatán, entonces los principios de la regla insular estarían actuando.

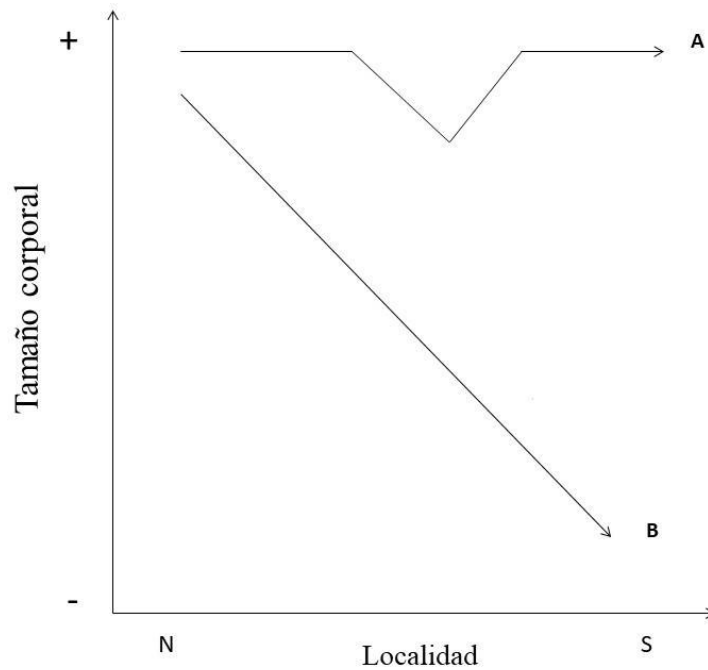


Figura 4. A) Solo un cambio en una localidad, probablemente correspondiente a la regla insular, B) Clina norte a sur del tamaño corporal (Regla de Bergmann)

## 4. Métodos

### 4.1 Área de estudio

El presente estudio incluyó la revisión de restos fósiles de distintas especies de aves de tres sitios paleontológicos (Fig. 5) de la época pleistocénica tardía fechada en aproximadamente 126 000 a 11 700 años (Cohen *et al.*, 2018). Para este proyecto, se restringió a 40 000 años, ya que el intervalo de la época pleistocénica tardía es muy amplio. Además, no hay disponibilidad de materiales fósiles tan antiguos para los sitios estudiados. Los sitios estudiados fueron: 1. Grutas de Loltún, Yucatán; 2. Tlapacoya, Ixtapaluca, Estado de México y 3. Cueva de San Josecito, Nuevo León. Estos sitios se vieron afectados por el clima general durante la época pleistocénica, que se caracterizó por tener fluctuaciones muy marcadas en ciclos de 100 000 años, durante los últimos 400 000 años. Dichos ciclos mostraron alternancia de etapas más frías que el clima actual, con promedios de 8 °C (ciclos glaciales) etapas en las que el clima era similar o un poco más cálido que el presente, correspondientes a ciclos interglaciares (Caballero *et al.*, 2010).

## Sitios paleontológicos



Figura 5. Localidades y sitios paleontológicos revisados para este proyecto. San Josecito (Nuevo León), Tlapacoya (Estado de México) y grutas de Loltún (Campeche, Yucatán y Quintana Roo).

### 4.1.1 Península de Yucatán

La península de Yucatán (*ca.* 225 182 km<sup>2</sup> actualmente) está conformada por los estados de Campeche, Yucatán y Quintana Roo, en México, y la porción norte de Guatemala y el norte de Belice (López-Ramos, 1973; Lugo-Hupb *et al.*, 1992). Más del 95 % de esta provincia yace por debajo de los 200 m de altitud. Mar adentro, su plataforma continental se extiende hacia el norte y oeste (Fig. 1). El clima predominante es AmW (tropical lluvioso con estación seca de corta duración durante el invierno) (Ferrusquía, 1993).

Durante el Pleistoceno, el clima en la península de Yucatán se vio afectado por las condiciones climáticas globales, lo que mantuvo condiciones generales más secas que en la actualidad. También, la alternancia de las épocas de glaciación y calentamiento corresponde a descensos y ascensos del nivel del mar. Al final del Pleistoceno se dio un ascenso del nivel de éste, el cual cubrió grandes extensiones de tierras emergidas y redujo su plataforma continental (Lugo-Hupb *et al.*, 1992). Hacia el Pleistoceno tardío, la vegetación estuvo constituida por selva perennifolia, bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo (Cruz-Silva *et al.*, 2016). Las condiciones climáticas generales de la península parecen no haber cambiado drásticamente desde el Pleistoceno tardío hasta el presente, pero sí hubo un aumento en la humedad hacia el presente (Arroyo-Cabrales y Álvarez, 2003).

La península de Yucatán se compone básicamente de una loza de caliza debido a que por más de 100 millones de años entre el Cretácico y el Pleistoceno, estuvo sumergida bajo el mar. En ese tiempo, el estrato de caliza fue formado por restos de corales y conchas marinas antiguos, posteriormente la plataforma continental emergió lentamente de sur a norte (Vázquez-Domínguez y Arita, 2010) y se revela en la línea costera actual (Ferrusquía, 1993). Debido a que la posición de los estratos de la plataforma continental de la península de Yucatán es casi horizontal y que la actividad tectónica es nula, los estratos no se modificaron durante todo el Cenozoico (Ferrusquía, 1993).

#### **4.1.2 Grutas de Loltún, Yucatán**

La península de Yucatán cuenta con varios sitios paleontológicos. Uno de ellos es las grutas de Loltún, un sitio importante por la presencia de fauna del Pleistoceno (Cruz-Silva *et al.*, 2016) y que cuenta con un amplio registro de aves fósiles, lo que permite hacer comparaciones en el tamaño corporal entre las poblaciones de algunas especies en el registro fósil y el reciente.

Las grutas se encuentran en las estribaciones de la serranía del Puuc (Sierrita de Ticul) ubicadas al sureste de Yucatán, en el municipio de Oxkutzcab (20°15' N y 89°28' O, 40 m.s.n.m.), en un área en la que abundan varios tipos de cavidades. Las Grutas de Loltún están compuestas por un complejo de galerías, cámaras y cavidades que comprenden un área de aproximadamente 17 hectáreas. Existen nueve cavidades abiertas, de las cuales dos, Loltún y Nahkab, son entradas al sistema de grutas con fines turísticos. La cavidad Huechil (armadillo en maya) es donde se realizaron las excavaciones paleontológicas y está ubicada al sur de la entrada Loltún y está protegida por dos abrigos rocosos situados al noreste y sureste de la gruta, conocidos como unidad El Túnel y unidad El Toro, respectivamente (Fig.6) (Arroyo-Cabrales y Álvarez, 1990).



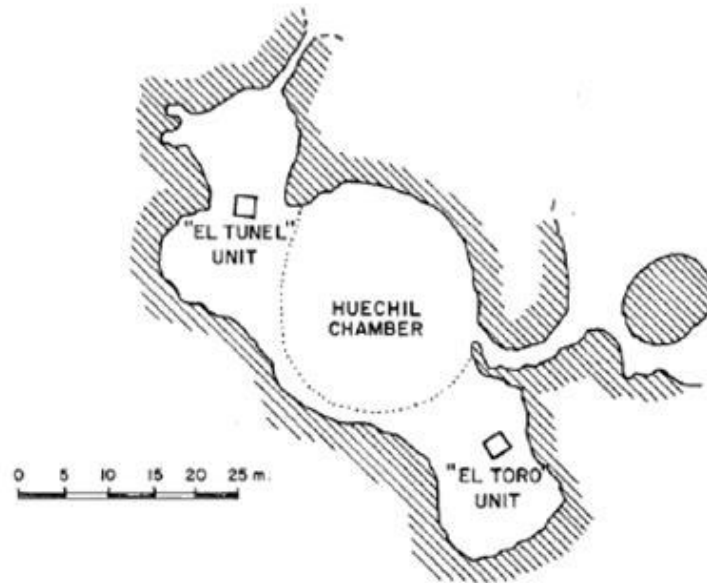


Figura 6. Caverna Huechil y las unidades El Toro y El Túnel (Tomada de Arroyo-Cabrales y Álvarez, 2003).

#### 4.1.3 Estratigrafía de Grutas de Loltún

La estratigrafía del sitio no es muy clara ni definida (Fig. 7), debido a que es notable la presencia de fauna pleistocénica extinta mezclada en capas con cerámica perteneciente al Holoceno, lo que torna difícil la datación relativa de los materiales paleontológicos (Álvarez, 1982), pero se ha concluido lo siguiente (Arroyo-Cabrales y Álvarez, 1990):

- 1.- Las capas I a VII corresponden a la etapa cerámica y en la capa VII existen restos de fauna extinta (límite entre Pleistoceno y Holoceno).
- 2.- Las capas VII a X corresponden a la etapa precerámica y tienen fauna pleistocénica.
- 3.- La capa XI, de ceniza volcánica, probablemente corresponde a la tefra Roseau, fechada por radiocarbono en 28 400 años antes de nuestra era.
- 4.- De la capa XII hacia abajo se presentan faunas extintas, probablemente anteriores a los 28 400 años antes de nuestra era.

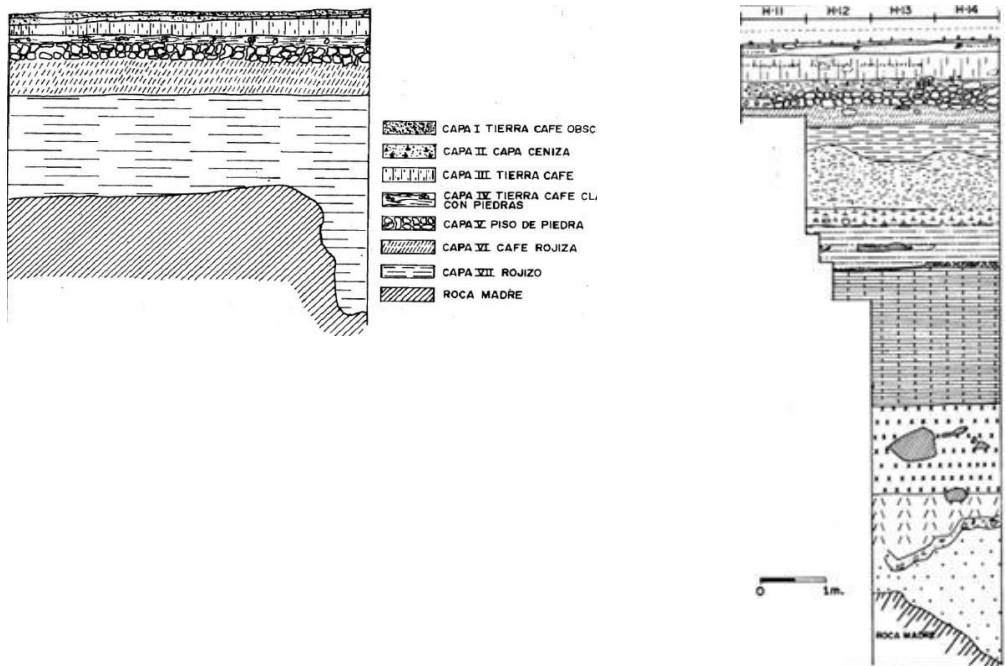


Figura 7. Columnas estratigráficas de grutas de Loltún. Izquierda: Unidad El Túnel. Derecha: Unidad El Toro (Tomada de Álvarez *et al.*, 1972).

## 4.2 Cuenca de México

La Cuenca de México (19°02' y 20°12' N, 98°28' y 99°32' O) constituye el extremo sur de la Altiplanicie Mexicana. Su longitud mayor, desde el volcán Ajusco hasta la sierra de Pachuca, es de unos 130 km y su mayor anchura es de aproximadamente 90 km. Presenta una superficie de cerca de 7500 km<sup>2</sup> y una altura sobre el nivel del mar de 2235 m en su parte más baja (Del Río, 1962; Rzedowski, 1979). La Cuenca posee una forma triangulada, inclinada en dirección noroeste, limitada por varias sierras o cerros pertenecientes en su mayor parte a la Faja Volcánica Transmexicana (Rzedowski, 1979).

### 4.2.1 Tlapacoya, Ixtapaluca, Estado de México

Tlapacoya se ubica en Ixtapaluca, Estado de México (19°18'06''N y 98°54'47''O) y es uno de los sitios más importantes para conocer la fauna pleistocénica del centro de México (Fig. 8). Las excavaciones en este sitio fueron realizadas por el personal del Departamento de Prehistoria del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH).

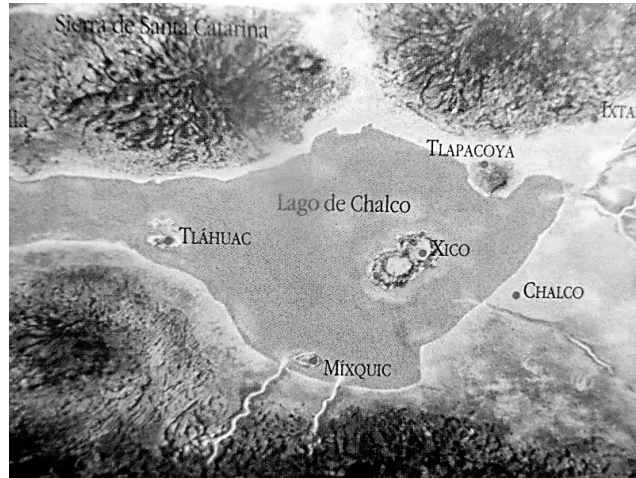


Figura 8. Ubicación de Tlapacoya

A finales de 1966, algunos fósiles hallados en Tlapacoya fueron datados mediante el método de Carbono 14 (C-14) en la Universidad de Arizona (Haynes, 1967), con resultados de 22 200 años  $\pm$  2 600 años, 24 200 años  $\pm$  500 años y 24 000 años  $\pm$  4 000 años (Lorenzo y Mirambell, 1986), pero la secuencia completa del sitio, tiene temporalidades amplias que van de Pleistoceno tardío (24 200 años) al Holoceno temprano (4 000 años) y Holoceno medio (790 años). Son dos estratos paleontológicos importantes, porque en ellos se encontraron la mayor parte de los restos óseos. El más temprano se encontró en la trinchera *alfa* y se supone haya sido hogar del hombre prehistórico por la gran acumulación de huesos. El otro estrato en que se encontraron gran número de huesos es ceniza volcánica en contacto con la roca del cerro (Álvarez, 1969).

La fauna hallada en el sitio incluye especies de vertebrados terrestres y acuáticos, así como mastofauna extinta. En el caso de las aves, el trabajo de Corona (2008) basado en el estudio de Brodkorb y Philips (1986), señala la existencia de restos de aves del Pleistoceno.

#### **4.3 Provincia morfotectónica de la Sierra Madre Oriental**

Esta provincia incluye las cordilleras y tierras bajas asociadas de las zonas centro y septentrional de México, así como de su prolongación occidental a partir del área de Monterrey-Salttillo. La provincia así definida tiene un sector norte a sur, llamado Sector Oriental y otro este a oeste llamado Sector Transversal. El Sector Oriental tiene un área que cubre cerca de 77 000 km<sup>2</sup>. Este sector abarca partes del norte de Querétaro e Hidalgo, oriente

de San Luis Potosí, occidente de Tamaulipas, sur de Nuevo León y el rincón suroriental de Coahuila (Ferrusquía, 1993).

#### 4.3.1 San Josecito, Nuevo León

La cueva de San Josecito es una localidad paleontológica excavada entre los años 1935 y 1941 bajo la dirección de Chester Stock, del California Institute of Technology. Este sitio ha demostrado un gran potencial para un registro detallado del Pleistoceno superior. La cueva está localizada en el este de la Sierra Madre Oriental al sur de Nuevo León, en la vertiente oeste de la Sierra Madre Oriental (23°57'21''N y 99°54'45''O) (Fig. 9).



Figura 9. Ubicación de la cueva de San Josecito (Tomada de Steadman *et al.*, 1994).

De este sitio paleontológico se han rescatado por lo menos 120 taxones de fauna pleistocénica, que comprende moluscos y vertebrados terrestres; además se han identificado 14 taxones nuevos, los cuales incluyen nuevos registros de aves para México, como: *Teratornis merriami*, *Neophrontops americanus*, *Neogyps errans*, *Wetmoregyps daggetti* y *Meleagris crassipes* (Arroyo-Cabrales y Johnson 1995; Robles *et al.*, 2002). Los fósiles se encuentran depositados en el Natural History Museum of Los Angeles County, así como en la colección del Laboratorio de Arqueozoología del INAH.

#### **4.4 Identificación de restos fósiles**

Para obtener un panorama general de las especies fósiles de aves de los tres sitios paleontológicos, se realizó la identificación taxonómica y revisiones previas de los restos hallados en las grutas de Loltún de la primera y segunda temporada de excavación (1977 y 1981) y de Tlapacoya. Por otro lado, para la obtención de los datos de los fósiles de aves de la cueva de San Josecito (resguardados en el Natural History Museum of Los Angeles County), se revisó el listado de Steadman *et al.*, (1994). Además, para todos los sitios se examinaron los catálogos de los fósiles que resguarda la colección de Paleontología de la Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico (SLAA) INAH.

La identificación se llevó a cabo en el Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticúl Álvarez Solórzano” del SLAA, INAH. Inicialmente se tomaron los datos básicos de los fósiles que corresponden a las unidades óseas de las aves, el conteo de ellos y la información de excavación (sitio, cuadro, capa y numeración), y se capturó la información en una hoja de cálculo. Después, con ayuda de guías osteológicas de aves (p. e. Gilbert, 1985) y la colección de referencia de esqueletos del Laboratorio de Arqueozoología del INAH, se llevó a cabo la identificación taxonómica de los restos.

#### **4.5 Selección de la muestra**

##### **4.5.1 Fósiles**

Para seleccionar la muestra se consideró la cantidad de restos que representan a una sola especie. Se prefirieron huesos largos de las extremidades inferiores ya que según Campbell y Marcus (1992) estos huesos son los mejores indicadores de la masa corporal, así como su pertenencia a las capas asociadas al Pleistoceno. Para seleccionar las capas de Grutas de Loltún asociadas al Pleistoceno, se partió del criterio establecido por Arroyo-Cabrales y Álvarez (1990) sobre la estratigrafía de Loltún y además fue necesario hacer un registro de la megafauna de la época pleistocénica, debido a que la estratigrafía no es clara. Y después se buscaron las aves asociadas a diferentes capas. Se concluyó que las capas VII y X de El Túnel y las capas VII-B, C, E y G de El Toro, pertenecen al Pleistoceno, ya que se hallaron especies como *Equus* sp. *Canis dirus*, especies de la familia Camelidae y mastodontes (ver Apéndice G).

Para seleccionar las especies de aves fósiles del Pleistoceno de Tlapacoya, se revisaron los informes de Lorenzo y Mirambell (1986) que indican que, de todas las excavaciones realizadas, los restos de la zona 67-1 son provenientes del Pleistoceno, y algunos de las zonas contiguas a la cueva A-1 presentan a la especie extinta *Podiceps parvus*, la cual es indicadora del Pleistoceno. En el caso de la cueva de San Josecito, todos los restos pertenecen al Pleistoceno datado en Rancholabreano, ya que tienen una edad similar a los fósiles del sitio de Rancho la Brea en Los Ángeles, California (ca. 40 000 a 9 500 años).

#### 4.5.2 Muestras fósiles empleadas para este estudio

La muestra fue seleccionada a partir de la identificación taxonómica y consta de tres especies que, además de ser del Pleistoceno, también tienen un tamaño de muestra suficiente para la realización de las pruebas estadísticas (ver Apéndice F).

**Tabla 1. Especies de aves fósiles y sitios paleontológicos.** Indica el número de ejemplares usados (n=), la unidad ósea (Tmt: tarsometatarso y F: fémur), el museo donde se tomaron las medidas (CP.SLAA = Colección paleontológica de la Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico y NHMLA = Natural History Museum of Los Angeles County) y la temporalidad.

Especie	N	Unidad ósea	Museo/Referencia	Sitio	Temporalidad
<i>O. vetula</i>	7	Tmt	CP.SLAA	Loltún	Pleistoceno tardío
	6				Holoceno temprano
<i>T. alba</i>	4	F	CP.SLAA	Loltún	Pleistoceno tardío
	3	Tmt			
	3	F			
	2	Tmt		Tlapacoya	
	4	F	NHMLA	San Josecito	
	7	Tmt			
	8	Tmt	Suárez y Olson (2015)	Antillas	
<i>C. yncas</i>	3	Tmt	CP.SLAA	Loltún	Pleistoceno tardío
	3				Holoceno temprano

#### 4.5.3 Ejemplares no fósiles (Actuales)

A partir de la muestra de especies fósiles de aves en las grutas de Loltún, se seleccionaron los ejemplares no fósiles de las mismas especies de aves. Se eligieron esqueletos y pieles de estudio de individuos adultos para no tener sesgo de tamaños con individuos juveniles.

También se eligieron ejemplares con distribución dentro de la República Mexicana. Asimismo, se seleccionó la muestra para la clina norte- sur y evaluar la regla de Bergamann.

**Tabla 2 Muestra de especies de aves actuales.** Incluye la localidad dividida en península de Yucatán, Norte, Sur y Pacífico. Por cada localidad se especifica el número de ejemplares (n=), la medida usada (Tmt= tarsometatarso, ep= epífisis y M = masa), sitio (Cam = Campeche, Yuc = Yucatán, Tex = Texas, Tam = Tamaulipas, SLP = San Luis Potosí, Qrt = Querétaro, Hgo = Hidalgo, Tab = Tabasco, Gro = Guerrero, Oax = Oaxaca y Chis = Chiapas) y museo (MZALH = Museo de zoología Alfonso L. Herrera, CNIB = Colección Nacional del Instituto de Biología, NHMLA = Natural History Museum of Los Angeles County, MLZ = Moore Laboratory of Zoology, COUMSNH = Colección de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo y SLAA = Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico).

<b>Especie</b>	<b>n</b>	<b>Medida usada</b>	<b>Región</b>	<b>Sitio</b>	<b>Museo/Referencia</b>
<i>O. vetula</i>	3	M	PY	Cam	MZALH
	2			Tex	Dunning (2008)
	3		Norte	Tam	MZALH
	3			SLP	
	5	Tmt	PY	Cam	MZALH
<i>T. alba</i>	15	Tmt	Norte		MZALH, CNIB, NHMLA y MLZ
	7	Tmt ep.			
	13	Tmt			
	7	Tmt ep.	Centro	—	MZALH, CNIB, COUMSNH y SLAA
	6	Tmt			
	7	Tmt ep.	Sur		MZALH
<i>C. yncas</i>	4	M	PY	Yuc	MZALH y CNIB
	5			Cam	CNIB
	5		Norte	Tam	MZALH y CNIB
	6			SLP	MZALH
	5		Centro	Qrt	MZALH
	5			Hgo	
	5		Pacífico	Gro	MZALH
	5			Oax	
	3			Chis	
	3		Tmt	PY	Yuc
<i>C. yucatanicus</i>	7	M	PY	Yuc	MZALH
	7			Cam	MZALH y CNIB
	7		Sur	Tab	CNIB
	6		M	PY	Yuc
6	Cam	MZALH y CNIB			
6	Norte	SLP		MZALH	
5	Centro	Hgo		MZALH	
3	Sur	Tab		CNIB	
6	Pacífico	Chis		MZALH	

#### 4.6 Mediciones de los restos fósiles, esqueletos y pieles de estudio

Se midieron el diámetro, la longitud y la epífisis proximal del fémur, tibiotarso y tarsometatarso (Fig. 10), ya que, de acuerdo con distintos estudios, las medidas de estos huesos son los mejores indicadores para la estimación del peso y el tamaño corporal para las aves (Rising *et al.*, 1989; Vezzosi, 2012). Todas las medidas se tomaron con un calibrador electrónico marca Mitutoyo, modelo CD-6CSX, con exactitud de  $\pm 0.01$  mm y las medidas se reportaron en milímetros.

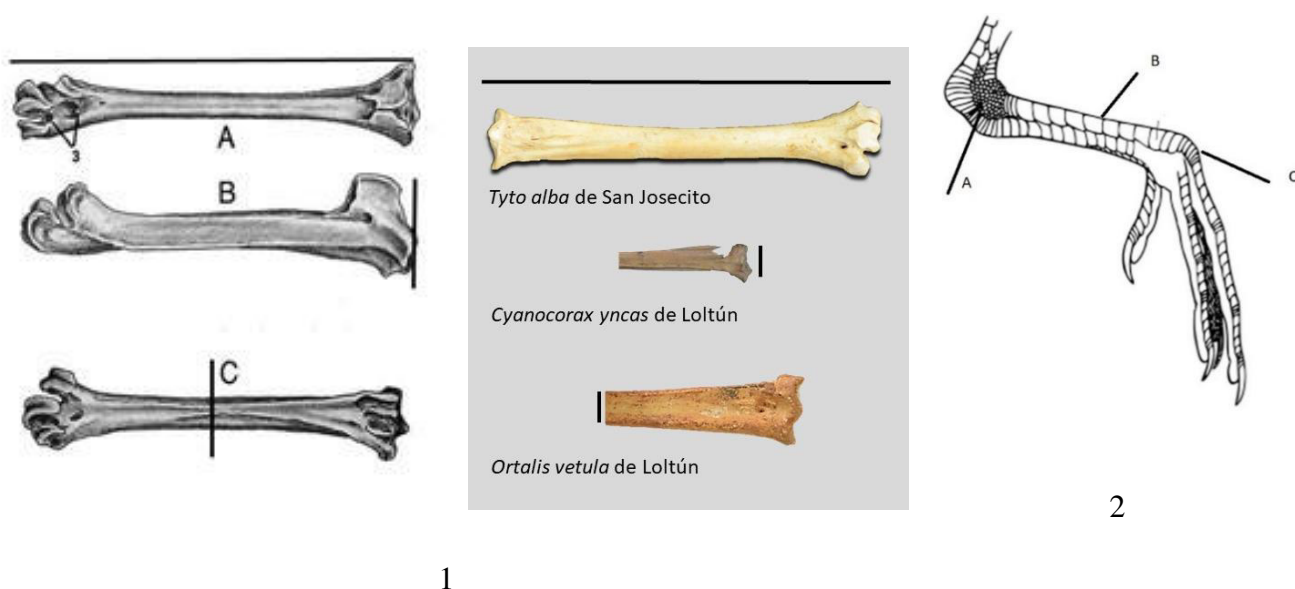


Figura 10. 1) Medidas obtenidas del Tarsometatarso: **A:** Largo, **B:** Epífisis (A y B *Cygnus columbianus*) y **C:** Diámetro (*Branta canadensis*) (Gilbert, 1996). 2) Medidas del tarso en las pieles de estudio (*Porphyrio* sp.). **C-A:** largo. **A:** Epífisis proximal. **B:** Diámetro

Antes de obtener las medidas para todos los ejemplares (fósiles y no fósiles), se evaluó el error de medición asociado mediante un análisis de correlación de Pearson (Spiegel *et al.*, 2013) a través del siguiente procedimiento: se midieron diez ejemplares tomados al azar de *Eumomota superciliosa* (Momoto de cejas turquesa) en pieles de estudio repitiendo las medidas aleatoriamente en los mismos ejemplares en tres días distintos; posteriormente, se realizó la prueba de correlación de Pearson. Se consideraron a los valores de  $R^2$  0.9 y 0.8 como buenos indicadores de un error de medición mínimo; en contraste, valores menores a 0.8 indicaron un error elevado de medición. La evaluación consistió en que, *a priori*, se sabe que las medidas están correlacionadas, ya que se miden los mismos individuos. Si el resultado



arroja valores bajos la medición es incorrecta y debe realizarse nuevamente el procedimiento hasta obtener correlaciones fuertes (valores entre 0.9 y 0.8) (ver Apéndice C).

Las medidas se tomaron de fósiles, esqueletos de aves y pieles de estudio de las siguientes colecciones:

- Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera”, Facultad de Ciencias, UNAM (Esqueletos y pieles de estudio).
- Colección Nacional de Aves del Instituto de Biología, UNAM (Esqueletos y pieles de estudio).
- Colección de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (Pieles de estudio).
- Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticúl Álvarez Solórzano” (Fósiles de Grutas de Loltún y Tlapacoya; y esqueletos no fósiles).
- Museo de Historia Natural del condado de Los Ángeles (Fósiles de San Josecito, esqueletos y pieles de estudio)
- Occidental College, Moore Laboratory of Zoology (Esqueletos y pieles de estudio).

Se midieron todas las unidades óseas de las extremidades inferiores de los fósiles y los esqueletos no fósiles de las tres especies (fémur y tarsometatarso). En el caso de las pieles de estudio, únicamente se tomaron la medida del tarsometatarso y el peso registrado en las etiquetas, para todos los casos se registró la localidad.

Para las pruebas estadísticas, en el caso de *Cyanocorax yncas* y *Ortalis vetula*, se tomó únicamente el diámetro de la diáfisis del tarsometatarso, ya que esta medida está relacionada con el peso (ver Apéndice D). Para el caso de *Tyto alba* y *O. vetula*, se usó el diámetro del fémur y del tibiotarso respectivamente, por lo que se consideró el efecto que tienen las medidas del fémur y tibiotarso con relación al peso que se especifica en la literatura (Rising *et al.*, 1989; Vezzosi, 2012). Campbell y Marcus (1992) explican que, debido a la posición bípeda de las aves, el centro de gravedad recae en las extremidades inferiores, por lo tanto, éstas tienen más relación con el peso que otras unidades óseas.

## 4.7 Análisis estadísticos

### 4.7.1 Pruebas de Wilcoxon-Mann-Whitney y Kruskal-Wallis

Para saber si las poblaciones de especies de aves del Pleistoceno en comparación con las actuales tienen diferencias significativas en el tamaño corporal, se realizaron las pruebas no paramétricas de Wilcoxon-Mann-Whitney (WMW) y Kruskal-Wallis.

Una de las particularidades del registro fósil es que es muy limitado, lo cual implica un reto al momento de realizar pruebas estadísticas. De todos los registros de aves determinados en las grutas de Loltún, solamente tres especies pudieron ser usadas para las pruebas, *Ortalis vetula*, *Tyto alba* y *Cyanocorax yncas*. Lo anterior debido a que el tamaño de muestra para estas especies es el mínimo suficiente para que las pruebas arrojen datos que permitan evaluar las hipótesis del presente estudio.

Debido a que el tamaño de muestra para todas las especies no superó a 30 o más individuos por población y no cumplen con distribución simétrica de los datos, se realizó para *O. vetula* una prueba de WMW en R (2019) (Apéndice A). La prueba de WMW es no paramétrica y es usada para decidir si dos muestras pertenecen o no a la misma población al comparar las medianas, las cuales se obtienen al combinar todos los valores muestrales en un arreglo creciente y a cada uno se le asigna un rango. Después se obtienen las sumas de los rangos para cada muestra y posteriormente se prueban las diferencias (Fagerland y Sandvik, 2009). Para el caso de *C. yncas* y *T. alba* se evaluó con la prueba de Kruskal-Wallis, la cual es una generalización de WMW y se utiliza para  $k$  muestras (Spiegel *et al.*, 2013). Para cada prueba de cada especie de ave se hizo una gráfica de caja con la finalidad de visualizar el comportamiento de los datos para cada localidad o temporalidad.

Con las muestras de *C. yncas* y *O. vetula*, se comparó el cambio del tamaño corporal del Pleistoceno tardío contra Holoceno temprano y la época actual, con ello se evaluó si hubo cambio a través del tiempo y si existe un efecto área-escala en la península de Yucatán. El caso de *T. alba* fue fundamental para evaluar el gradiente norte a sur durante el Pleistoceno superior. Para evaluar la clina norte a sur en la actualidad se tomó la medida de largo y ancho de la epífisis proximal del tarsometatarso (Fig. 10 A y B) y se hizo una gráfica de caja, pero por falta de datos, no se comparó con la península de Yucatán. Para buscar más tendencias,

se realizó el mismo procedimiento para las especies *C. yucatanicus* y *C. yncas*, en este caso se usó la masa en gramos registrada en las pieles de estudio de las diferentes colecciones consultadas.

Se incluyó también al Momoto diademado (*Momotus momota*) para evaluar los cambios recientes en el tamaño corporal en la península de Yucatán comparado con otras regiones de la República Mexicana, con el fin de probar la hipótesis área-escala dentro de la península y si existe un gradiente de tamaños. La muestra de esta especie solamente fue de pieles de estudio y no se consideraron los fósiles, ya que la muestra de estos fue insuficiente. Se elaboró una gráfica de caja para todos los sitios y se agruparon por regiones naturales (San Luis Potosí, Hidalgo, Veracruz, Tabasco, Campeche, Yucatán y Chiapas) y después se hizo una prueba ANOVA de un factor para evaluar diferencias significativas entre las medias de la masa (variable dependiente) por cada tratamiento (i.e. localidades, variable independiente). El análisis de varianza prueba que todas las medias son iguales (hipótesis nula); así como que por lo menos un par de medias son diferentes entre ellas (hipótesis alternativa) (ver Apéndice A).

Después se realizó una prueba *post-hoc* (Bonferroni), la cual permite comparar las medias de los tratamientos después de haber rechazado la hipótesis nula. Con esta prueba es posible conocer qué muestras son las que difieren en cada tratamiento (en este caso, cada localidad) realizando comparaciones por pares entre medias de los grupos y con la corrección del nivel de significancia. Del mismo modo se hizo para la muestra de pieles de estudio de *O. vetula*, se realizó una gráfica de caja de todos los sitios registrados (península de Yucatán [Campeche] y norte [San Luis Potosí, Tamaulipas y Texas]) la prueba de ANOVA y después la prueba Bonferroni.

## **5. Resultados**

### **5.1 Grutas de Loltún (segunda temporada, 1981)**

Para el presente estudio se identificaron 249 fósiles de la clase Aves, los cuales comprenden 11 órdenes, 17 familias, 22 géneros y 17 especies. La mayoría de las unidades óseas son elementos postcraneales. Las especies con mayor número de muestra (huesos) fueron *Ortalis vetula* con 64 huesos, seguida *Meleagris ocellata* con 48.

## **5.2 Tlapacoya**

Para el sitio de Tlapacoya se identificaron 505 fósiles de aves que corresponden a 10 órdenes, 12 familias, 16 géneros y 12 especies. Entre las especies identificadas, solamente una pertenece a una especie extinta del Pleistoceno, *Podiceps parvus*. La especie más abundante es *Phalacrocorax auritus* con un total de 349 huesos, de estos se registró un cráneo, un maxilar y una mandíbula. El resto son unidades postcraneales.

## **5.3 Cueva de San Josecito**

La diversidad de este sitio se obtuvo a partir del listado de Steadman *et al*, (1994). Cuenta con 17 órdenes, 24 familias, 49 géneros y 58 especies. Los listados de la identificación de las aves de los tres sitios paleontológicos están disponibles en el Apéndice E.

## **5.4 Resultados de las pruebas estadísticas**

### **5.4.1 Área-escala (evaluación dentro de la península de Yucatán)**

Los resultados de la prueba de Kruskal-Wallis para *C. yncas* indican que no hay diferencia significativa ( $p > \alpha = 0.05$ ), por lo tanto se mantuvo la hipótesis nula, la cual plantea que el tamaño de las aves de las diferentes temporalidades es semejante entre sí. Esto sugiere que la relación área-escala evaluada dentro de la península de Yucatán para esta especie no se cumple. Sin embargo, las muestras del Pleistoceno y Holoceno temprano tienen tamaños similares en contraste con las actuales que presentan una tendencia a tamaños más grandes (Fig. 11).

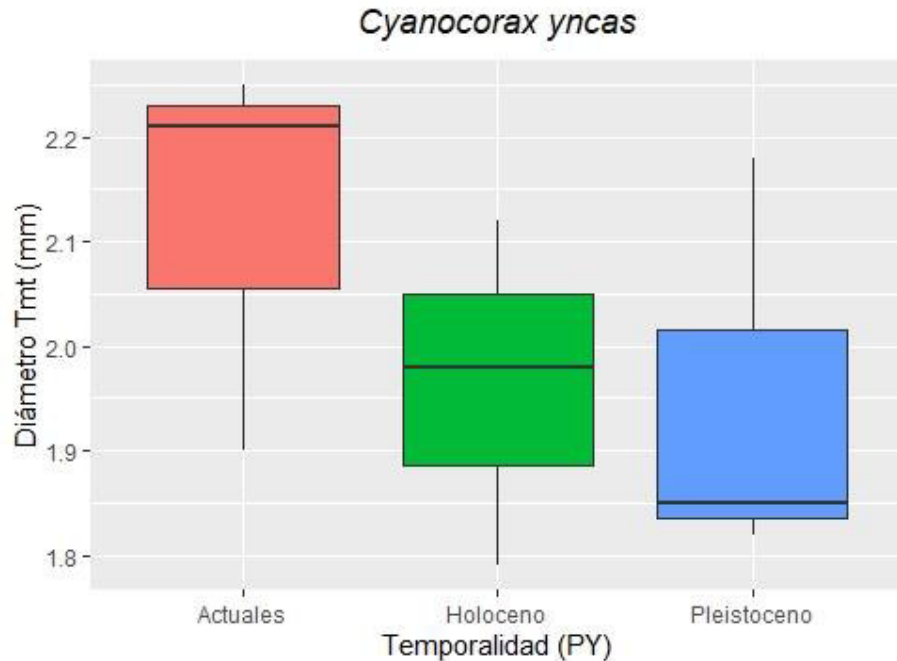


Figura 11. Diámetro del tarsometatarso (Tmt) de *Cyanocorax yncas* del Holoceno y Pleistoceno (restos fósiles) y ejemplares actuales de la península de Yucatán. Los bigotes representan los valores máximos y mínimos para cada muestra.  $p = 0.3012$ .

La prueba de WMW para *O. vetula*, donde se compararon muestras al interior de la península de Yucatán (Loltún - Campeche) (Fig. 12) arrojó diferencias significativas; lo que indica que la relación área-escala no se cumple, ya que se esperaba hallar aves con tamaños corporales mayores en áreas más grandes. En este caso, para el Pleistoceno son más pequeñas, y, en la actualidad, más grandes. Por lo tanto, este resultado es opuesto a lo esperado.

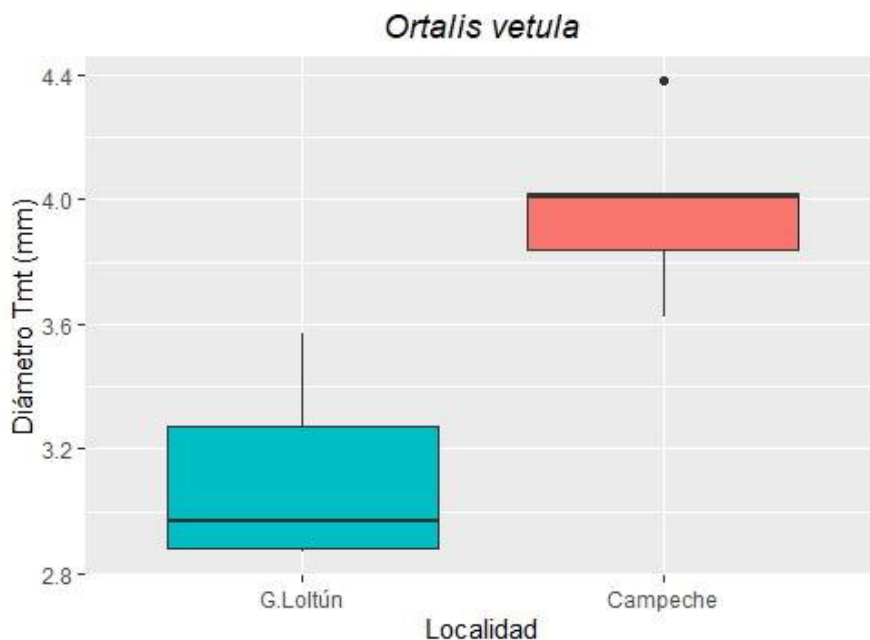


Figura 12. Diámetro de tarsometatarso (Tmt) de *Ortalis vetula*. (Fósiles de grutas de Loltún contra actuales de la península de Yucatán (Campeche)  $P=0.007$  obtenido con la prueba WMW. (Tmt= tarsometatarso). El punto en negro de la muestra de Campeche es un valor atípico.

#### 5.4.2 Evaluación a través del tiempo

La prueba WMW para *O. vetula* mostró que hubo diferencias significativas ( $p = 0.007$ ) en el tiempo cuando se compararon las muestras fósiles de las grutas de Loltún contra las muestras de aves actuales colectadas en Campeche (Fig. 12). Los individuos de Campeche (península de Yucatán) presentaron tamaños grandes, mientras que los de Loltún, presentaron tamaños pequeños.

Una comparación adicional, evaluó también el cambio a través del tiempo en *O. vetula*, la cual involucró muestras del Pleistoceno tardío y el Holoceno temprano de Loltún, así como muestras de aves actuales de la península de Yucatán (Campeche). En este caso, los resultados fueron significativos (Fig. 13), indicando diferencias entre las muestras de individuos actuales con respecto a las del Pleistoceno tardío y Holoceno temprano, las cuales no mostraron diferencias significativas entre sí. Por lo tanto, el cambio de *O. vetula* no es un cambio gradual en el tiempo (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano-Actual), sino que posiblemente el cambio ocurrió recientemente.

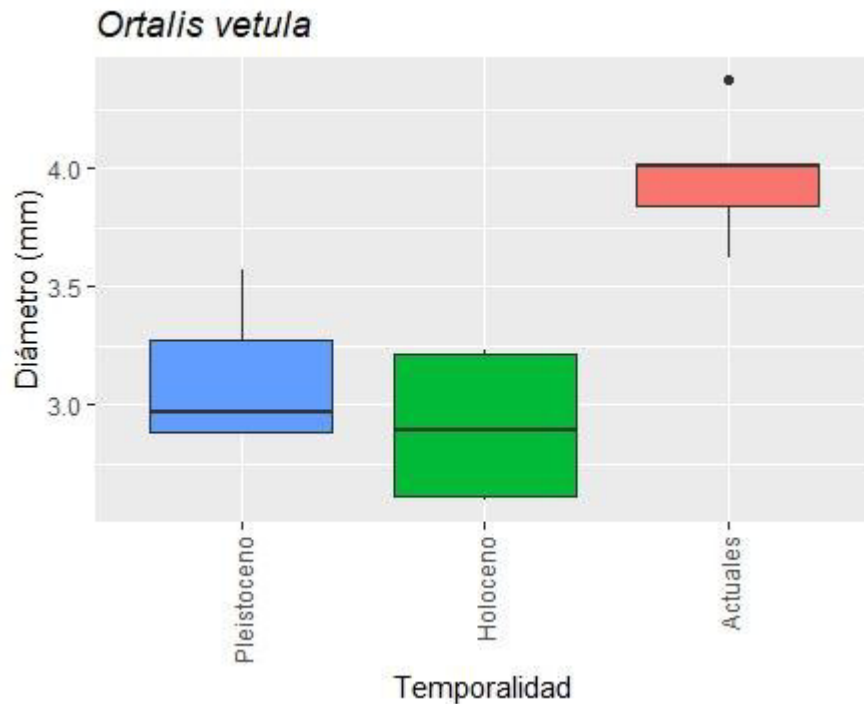


Figura 13. Diámetro de tarsometatarso (Tmt) de *Ortalis vetula*. Las muestras son del Pleistoceno tardío y Holoceno temprano de grutas de Loltún y actuales de la península de Yucatán. ( $p = 0.0075$  Kruskal-Wallis)

#### 5.4.3 Clina norte-sur en el tamaño corporal en el Pleistoceno tardío

En el caso de *T. alba*, la prueba de Kruskal-Wallis indicó que no hay diferencias significativas ( $p = 0.06282$ ), lo que sugiere que el gradiente latitudinal no se cumple, ya que las muestras de los tres sitios paleontológicos presentaron tamaños similares. Sin embargo, en la Figura 14 se observa una tendencia marcada a tamaños pequeños en la muestra de grutas de Loltún en comparación con las muestras de San Josecito y Tlapacoya, lo que sugiere que los principios de la regla insular pudieron haber actuado en la península durante el Pleistoceno.

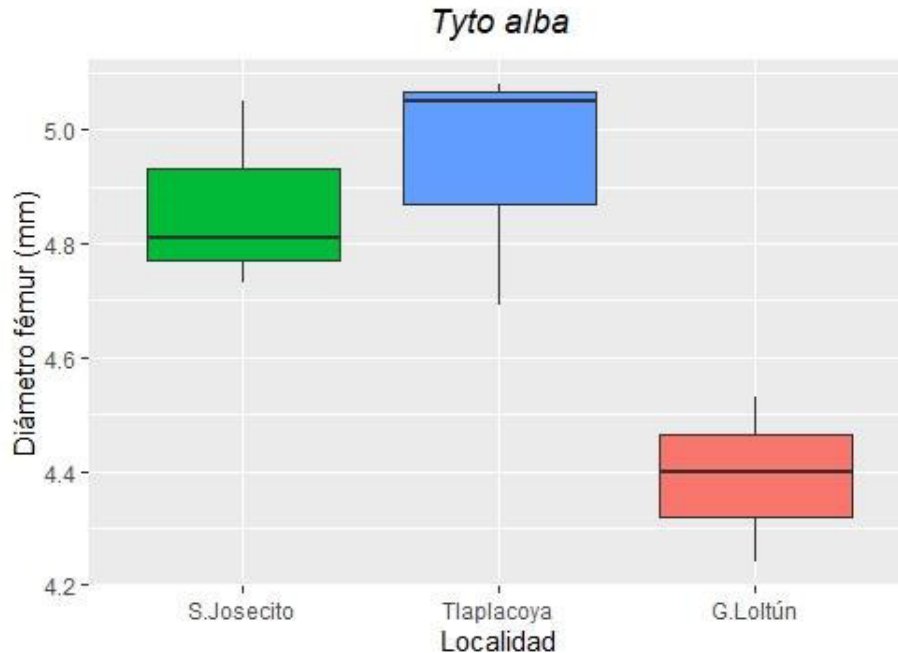


Figura 144. Diámetro de fémur de *Tyto alba*. Muestra de fósiles de grutas de Loltún, San Josecito y Tlapacoya.  $P = 0.06282$

#### 5.4.4 Clina norte-sur en el tamaño corporal en la actualidad

En la figura 15 se observa que los *M. momota* de la península de Yucatán (Campeche + Yucatán) son más pequeños que en las otras regiones naturales de México en términos de masa corporal (g). Además, es posible observar un gradiente de masa corporal que va de mayor en Veracruz (Llanura Costera Veracruzana) a menor en el estado de Yucatán.

La prueba ANOVA indicó que hubo diferencias significativas en la masa corporal ( $p = 0.042$ ) y la prueba *post hoc* Bonferroni (ver Apéndice B) mostró que las comparaciones entre Veracruz (Llanura Costera Veracruzana) y la península de Yucatán fueron significativamente diferentes ( $p = 0.0003$ ). Por otra parte, la comparación de los individuos de la península de Yucatán-Chiapas arrojó diferencias significativas ( $p = 0.022$ ). Las diferencias en tamaño de norte a sur, permiten determinar la existencia de dos clinas geográficas: 1) la primera clina se detectó desde el este de México (San Luis Potosí e Hidalgo) hacia Veracruz, que va de masa menor a mayor, correspondiendo con la regla de Bergmann; y 2) la segunda clina se detectó desde las Llanuras Costeras Veracruzanas hasta el estado de Yucatán, que va de masa mayor a menor, correspondiendo a la regla de Bergmann inversa.



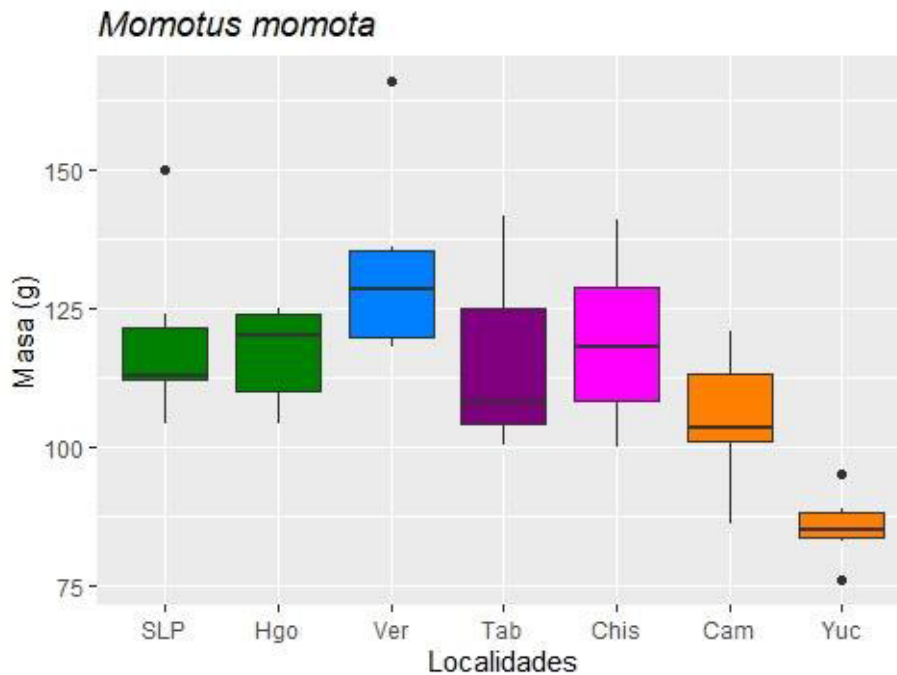


Figura 15. Masa (g) de *Momotus momota*. Comparación con localidades de la República Mexicana y por regiones naturales. De izquierda a derecha: San Luis Potosí n= 6, Hidalgo n= 5, Veracruz n= 6, Tabasco n= 3, Campeche n= 6, Yucatán n= 6 y Chiapas n= 6) Valor p = 0.042. Los puntos negros representan valores atípicos. Colores: Verde: Karst Huasteco, Azul: Llanuras Costeras Veracruzanas, Morado: Llanuras y pantanos tabasqueños, Anaranjado: península de Yucatán y Rosa: Chiapas.

En la comparación que involucra la masa en gramos de *O. vetula* de la península de Yucatán (Campeche) contra individuos de la región norte (Texas, Tamaulipas y San Luis Potosí, Fig. 16), se observa que los individuos de Campeche presentaron una masa (g) menor que los de las localidades en el norte. Además, la ANOVA indicó diferencias significativas ( $p = 0.001$ ) entre las muestras y con la prueba *post hoc* Bonferroni (Apéndice B), con lo que se determinó que la muestra de Campeche difiere significativamente de las muestras de Texas ( $p = 0.027$ ). Este resultado cumple con los principios de la regla insular, ya que las chachalacas continentales son más grandes que las de Campeche (península de Yucatán). Por otro lado, se observa un gradiente de tamaños, ya que las muestras de Tamaulipas y San Luis Potosí muestran reducción en tamaño en dirección norte a sur, lo cual se observa en las muestras de tamaño máximo (Texas) al norte y las muestras de tamaño mínimo (Campeche) al sur.

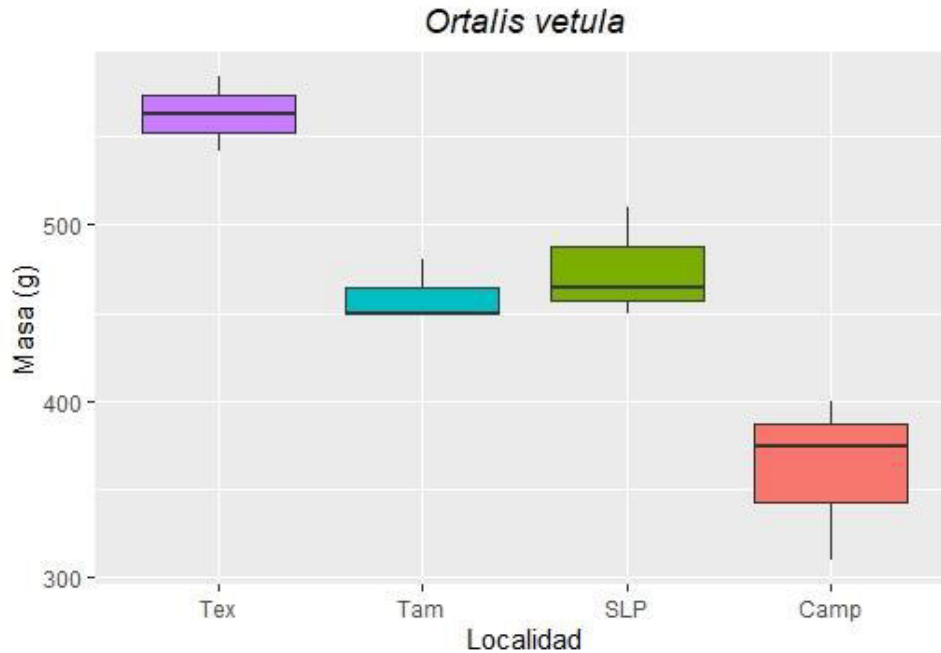


Figura 16. Masa (g) de *O. vetula*.  $P=0.001$  (Localidades: Texas, Tamaulipas, San Luis Potosí y Campeche)

#### 5.4.5 Tendencias en la clina norte-sur

No se detectó cambio clinal norte a sur para *Tyto alba* a partir de las medidas del tarsometatarso (Fig. 17), dado que las muestras de todos los sitios presentan tamaños constantes. Por otro lado, cuando se analizó el largo del tarsometatarso (Fig. 17 B), fue posible ver que la muestra de las Antillas (Suárez y Olson, 2015), que incluye especies del Pleistoceno presentan tamaños mucho más grandes que las lechuzas actuales. En el caso de Tlapacoya hay un registro con un valor similar al de las Antillas (103 mm).

El caso de *C. yucatanicus* (Fig. 17 C) presenta una clina inversa en masa (sur a norte). Se observa que en Campeche, Tabasco y Yucatán las poblaciones de *C. yucatanicus* tienen masas muy parecidas. Dado que esta especie ocurre de manera aislada en la península de Yucatán, la clina a la inversa es relativamente fácil de observar. La Figura 17 D, muestra que *C. yncas* presenta una diferencia marcada entre las poblaciones del Pacífico y las del Golfo, pero no se observa una variación clinal en la masa.

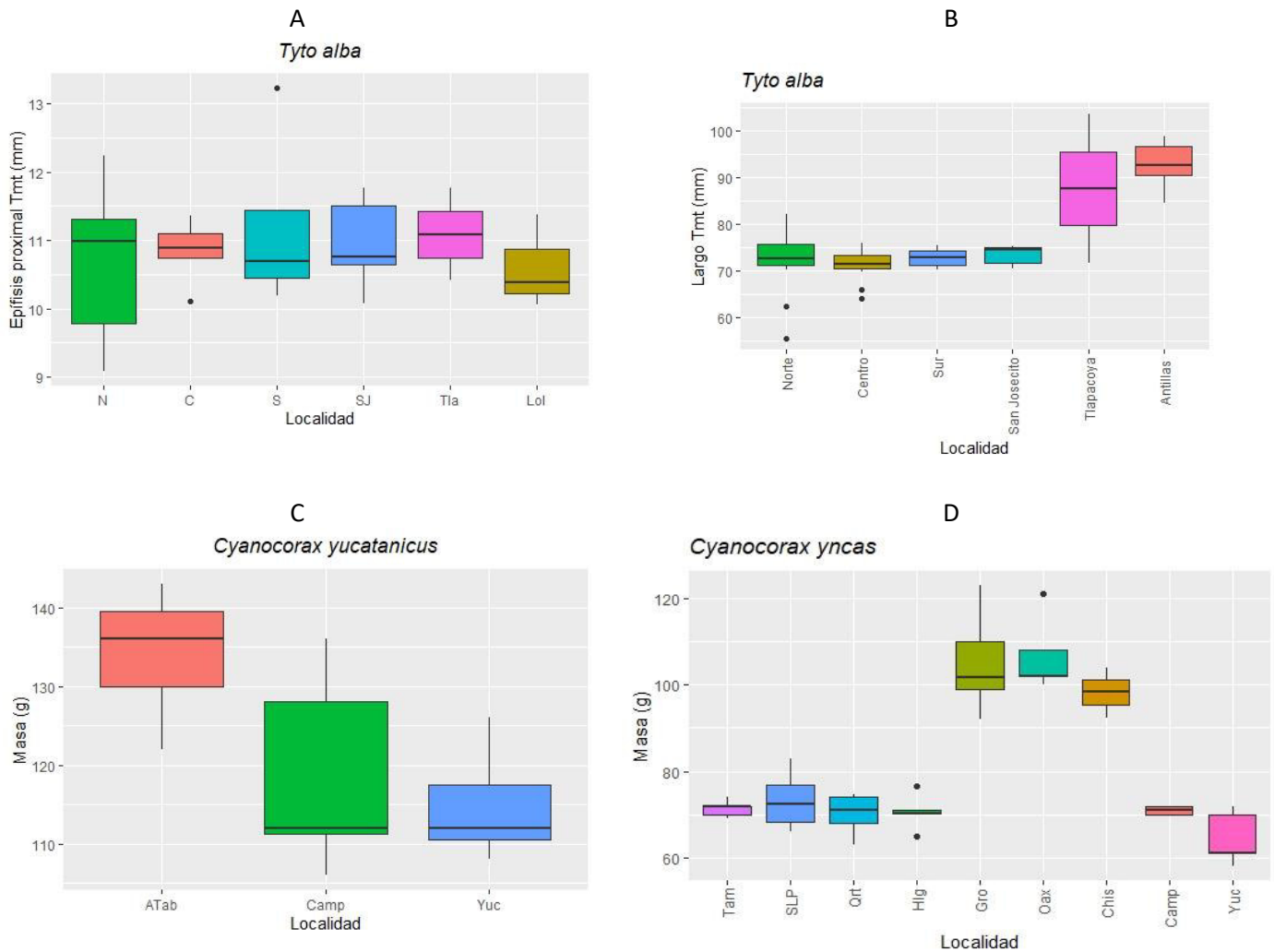


Figura 17. Clina norte-sur de *Tyto alba*, *Cyanocorax yucatanicus* y *Cyanocorax yncas*. **A)** Ancho de la epifisis proximal del tarsometatarso en norte, centro y sur (sin la península de Yucatán) y los sitios paleontológicos. **B)** Largo del tarsometatarso en norte, centro, sur y sitios paleontológicos incluyendo a las especies fósiles del género *Tyto* de las Antillas (Suárez y Olson, 2015). **C)** Masa en gramos de *C. yucatanicus* en Tabasco, Campeche y Yucatán. **D)** Masa en gramos de *C. yncas* en el Golfo y el Pacífico.

## **6. Discusión**

Muchas de las especies de aves (especialmente las carroñeras) de gran tamaño del Pleistoceno están extintas actualmente. Estas especies pudieron haber dependido de la megafauna, por lo que es probable que se extinguieran junto con ella (Steadman y Martin, 1984). África es un ejemplo actual de esta dependencia, ya que ahí habitan grandes mamíferos y es el continente que mantiene más especies de buitres del Viejo Mundo (Steadman y Martin, 1984). Por otro lado, se tienen ejemplos de distintos géneros de aves cuyas especies en el Pleistoceno eran más grandes que las actuales como *Podiceps parvus* o más pequeñas que las actuales como *Meleagris crassipes* y que se probablemente se extinguieron por cambios de clima y vegetación (Steadman, 1994; Corona, 2008). Estos datos indican que probablemente ocurrió selección general del tamaño corporal entre el Pleistoceno tardío y la actualidad. Pero ¿cuál es la tendencia del cambio de tamaño corporal desde el Pleistoceno tardío hasta la actualidad en poblaciones de aves de la península de Yucatán? A continuación, se discutirán los resultados presentados en la sección anterior que pueden responder a esta pregunta para distintas poblaciones de aves desde tres perspectivas: la relación área-escala; el cambio a través del tiempo, independiente del cambio en la superficie geográfica, y cambios debidos a las variaciones ambientales entre regiones geográficas (clina norte-sur).

### **6.1 Relación área-escala en la península de Yucatán**

Dentro de la península de Yucatán, para *C. yncas* se observó solamente una leve tendencia hacia tallas más grandes en la actualidad con respecto al Pleistoceno tardío y Holoceno temprano. Sin embargo, es probable que los datos sean insuficientes para conocer si las poblaciones de la muestra actual de esta especie son más grandes que las muestras fósiles.

Por otro lado, para *O. vetula* (chachalacas), los datos mostraron diferencias significativas en el tamaño corporal. Los resultados sugieren que, durante el Pleistoceno tardío en Loltún, el tamaño corporal de las poblaciones era menor que en la actualidad. Por lo tanto, no hay una correspondencia con el tamaño del área de la península y el tamaño de las chachalacas (Fig. 18), como sucede en otras regiones con otras especies (p .e., Heaney 1978).

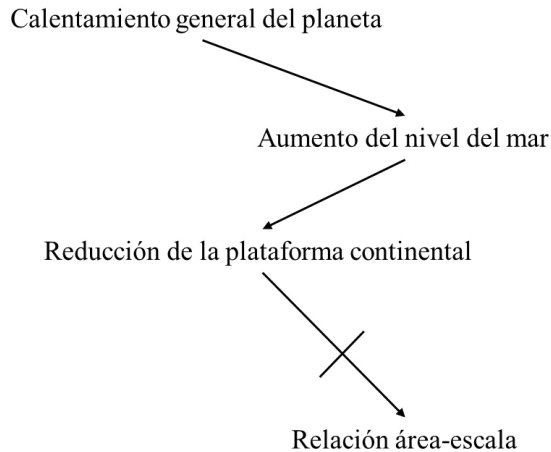


Figura 18. Se muestra como la reducción de la plataforma continental no tiene correspondencia con la relación área-escala.

## 6.2 Evaluación a través del tiempo

Sin duda, la hipótesis que evalúa la relación área-escala se integra con esta hipótesis que presupone cambios a través del tiempo, ya que la extensión territorial de la península se redujo a finales del Pleistoceno tardío (Vázquez-Domínguez y Arita, 2010). Sin embargo, en esta segunda hipótesis, la talla no está relacionada con el área, sino con otras causas que pudieron dar lugar al cambio en el tamaño corporal de las aves.

Se evaluó el cambio a través del tiempo dentro de la península de Yucatán con la especie *O. vetula*. Debido a que esta especie aumentó en tamaño corporal entre el Pleistoceno tardío y la actualidad se realizó una comparación con los datos de las capas estratigráficas de grutas de Loltún (Pleistoceno tardío y Holoceno temprano) para saber si el cambio fue gradual, pero no se encontraron diferencias significativas; es decir, la talla de las poblaciones de *O. vetula* se mantuvo constante en la región de Oxkutzcab en el estado de Yucatán durante esta temporalidad. Este resultado es interesante ya que el aumento en tamaño se dio durante el Holoceno temprano hasta la actualidad dentro de la península de Yucatán.

Entonces, dado que los resultados de *O. vetula* muestran un cambio reciente de tamaño pequeño a tamaño grande, podría sugerirse que la modificación en tamaño se debe a una limitación de recursos durante el Pleistoceno tardío (Burness *et al.*, 2001). En contraste, entre el Holoceno temprano y la actualidad hubo un aumento de tamaño, el cual puede ser resultado del incremento en el suministro de agua superficial, por un lado por el aumento del nivel del

mar y por otro por influencia humana en la región, en especial por la actividad agrícola, el riego y la formación de aguadas artificiales mayas (Matheny, 1976). Esta influencia ha sido reconocida previamente (Lee 1980) desde el periodo de formación maya hace *ca.* 2 500 años con el estudio de anfibios y reptiles (Fig. 19).

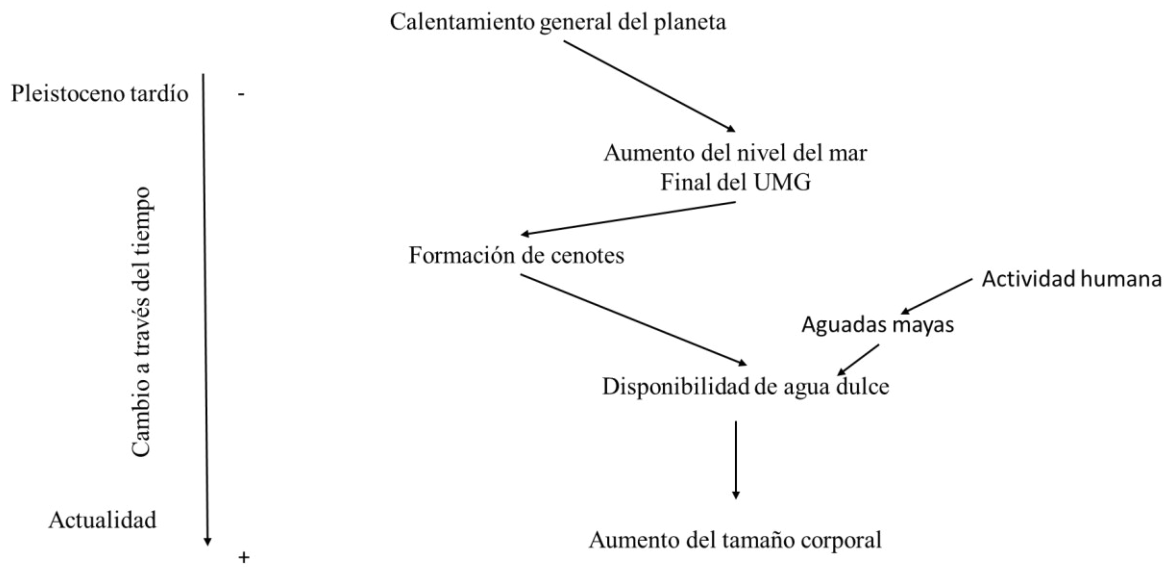


Figura 19. Las flechas indican los factores que probablemente influyeron en el aumento del tamaño corporal de *O. vetula*. El lado izquierdo muestra una línea del tiempo con la dirección en que pudo ocurrir el cambio de tamaño.

### 6.3 Clima norte-sur durante el Pleistoceno

La comparación de los fósiles de Loltún con aquellos de Tlapacoya y San Josecito tuvo la finalidad de determinar si los principios de la regla de Bergmann se cumplen. De no cumplirse, podría descartarse y sugerir que la regla insular puede describir de mejor manera el patrón observado. Desafortunadamente, solo se logró hacer la comparación usando a *Tyto alba*, la cual no arrojó diferencias significativas entre los fósiles de los tres sitios. No obstante, la tendencia observada indica que la muestra de Loltún tiende hacia tamaños más pequeños que en los otros sitios, lo que sugiere que los principios de la regla insular pudieron haber actuado en la península durante el Pleistoceno tardío. Sin embargo, la muestra de ejemplares del Pleistoceno del género *Tyto* de las Antillas indica que en islas estas lechuzas tienden a tamaños más grandes (gigantismo) que las continentales (Suárez y Olson, 2015). En este caso, el tamaño corporal podría estar relacionado con el tamaño de la presa, mientras

las especies del género *Tyto* de las Antillas comían monos y perezosos pequeños de la isla La Española (Steadmann y Hilgartner, 1999), en Loltún probablemente se alimentaban principalmente de roedores (Arroyo-Cabrales y Álvarez, 1990). En San Josecito y Tlapacoya *T. alba* también se alimentaba de roedores, pero posiblemente éstos fueran más grandes que los de Loltún, ya que, por lo menos en Tlapacoya, existen registros de tallas mayores del ratón del género *Neotoma* con respecto a los de Loltún y a los actuales (Álvarez y Hernández-Chávez, 1994) (Fig. 20).

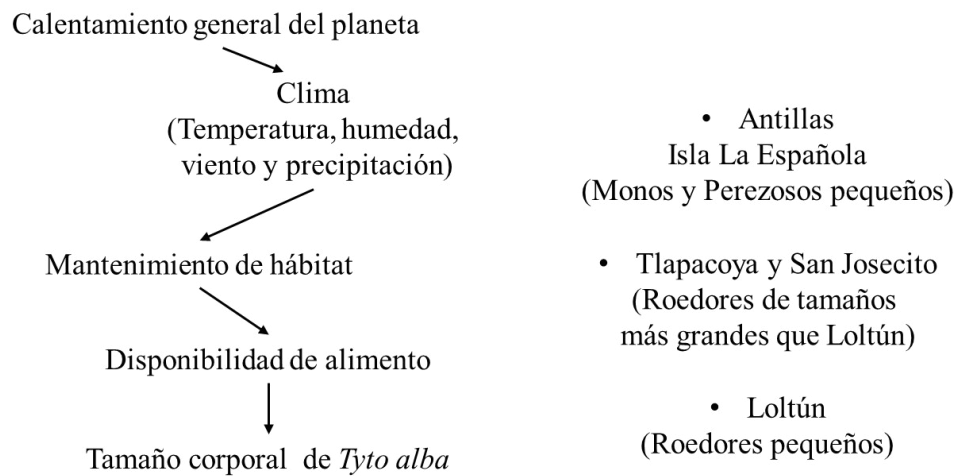


Figura 20. Se observa la posible causa de la variación de tamaño corporal de *T. alba* con relación al alimento. A la derecha se mencionan los sitios y el tipo de alimento.

#### 6.4 Clima norte-sur actual

El patrón observado en las poblaciones actuales de *O. vetula* de la península de Yucatán comparado con el de las poblaciones actuales continentales de la misma especie en Texas, Tamaulipas y San Luis Potosí, mostró que las poblaciones de la península tienden a un tamaño corporal menor, así como una tendencia a tamaños más grandes hacia el norte (Texas). Este efecto también es observado para *Psilorhinus morio*, para la que Castro-Navarro (2016) mostró que la subespecie de tono claro en la península de Yucatán es más pequeña que la que se encuentra en la zona de transición morfológica del istmo de Tehuantepec y más pequeña que la del norte (subespecie oscura). Algo semejante sucede con *C. yucatanicus* y *M. momota* pero a la inversa: para estas especies en la península de Yucatán las aves tienden a ser más pequeñas, mientras que en Tabasco y Veracruz son más grandes. En estas especies, los principios de la regla de Bergmann, donde se espera que a medida que

la temperatura incrementa, el tamaño corporal decrece (McNab, 1971), parecen cumplirse (Fig. 21).

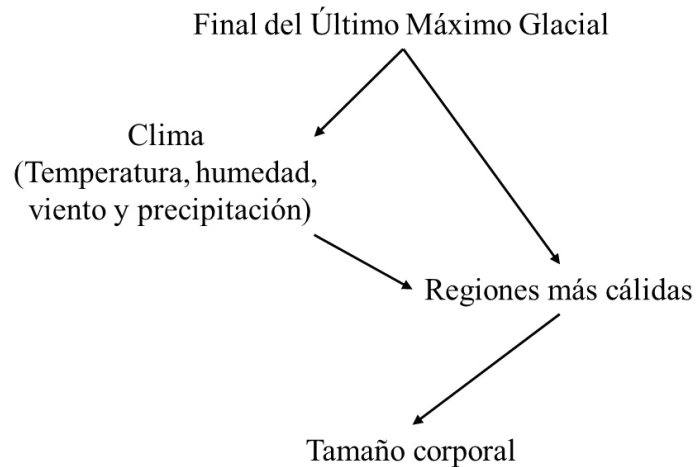


Figura 21. Las flechas indican como el final del Último Máximo Glacial ha afectado a otros factores, los cuales probablemente han influido en el tamaño corporal de distintos taxones. Aparentemente, la regla ecogeográfica que mejor se ajusta es la regla de Bergmann.

### 6.5 Posibles causas para la variación en tamaño en aves de la península de Yucatán

Las causas que posiblemente influyeron en la variación del tamaño corporal de algunas especies de aves de la península de Yucatán, corresponden a una combinación de factores históricos y ecológicos. Sin los datos históricos procedentes de los depósitos de Loltún y las evaluaciones de la relación área-escala y la variación a través del tiempo, sería difícil entender los posibles procesos que han influido en el tamaño de las especies de aves de la región, que actualmente, en general, tienen que ver con explicaciones ecológicas.

La evaluación del tamaño corporal de las aves dentro de la península de Yucatán proporcionó algunos resultados que sugieren que las poblaciones de algunas especies de aves eran más pequeñas durante el Pleistoceno tardío y Holoceno temprano que en la actualidad. Estos cambios podrían estar relacionados, por un lado, con la formación de la plataforma continental de la península que conllevó a la carencia de formaciones orogénicas y a la conformación de cenotes y cuevas (Schmitter-Soto, 2002) y por otro lado con los cambios climáticos que ocurrieron durante y hasta el final del último máximo glacial (UMG). Durante el UMG el suministro de agua en la porción norte era muy escaso, por lo que probablemente la diversidad biótica era reducida (Perry *et al.*, 2009). Después del UMG, hace aproximadamente 12 000 años, hubo un ascenso en el nivel del mar debido a que la



temperatura general del planeta aumentó. La elevación del nivel del mar y las lluvias favorecieron el suministro de agua dulce en la península, lo que benefició a la diversidad regional, ya que los animales dependían de la formación de aguadas durante la temporada de lluvias (Matheny, 1976). Además, la vegetación se encontraba en mosaico, con tres tipos de hábitat: bosque perennifolio estacional, bosque tropical caducifolio y matorral (Cruz-Silva *et al.*, 2016). Además, muchas de las especies de aves identificadas de este sitio en general se alimentaban de semillas e insectos (Muñoz y Kattan, 2007; Orejuela, 1980 y Zweers *et al.*, 1994). Todo este proceso sugiere que el tamaño más pequeño de algunas aves durante el Pleistoceno tardío pudo ser ocasionado por restricciones de los recursos provocadas por la historia geológica y el cambio climático. Así, por ejemplo, el agua dulce es un recurso restringido en la península, por lo que los tamaños pequeños podrían ser favorecidos en la región, como es el caso de *O. vetula*. Ejemplo de esto son los pericos granívoros de Australia, en los cuales las especies más pequeñas tienen mejor capacidad de regular el agua que los más grandes (MacMillen y Baudinette, 1993).

Emslie (1998) reportó un patrón similar en la península de Florida en el Pleistoceno, en especial con la especie *Ciconia maltha* (Cigüeña de La Brea), la cual aparentemente incrementó su tamaño corporal a través del tiempo. Esta variación probablemente se debió al aumento en el nivel del mar durante el Pleistoceno, que provocó una reducción de la superficie terrestre de la península de Florida, lo que pudo significar un aumento en su hábitat debido a una mayor afluencia de agua.

Actualmente, el patrón en el que algunas especies de aves tienden a tamaños más pequeños en la península de Yucatán con respecto a otras regiones del territorio mexicano, se observa en cuatro especies: *O. vetula*, *P. morio*, *C. yucatanicus* y *M. momota*. Estos cambios en el tamaño corporal son descritos en parte por la regla de Bergmann, probablemente debido al clima cálido, ya que se ha reportado una relación estrecha entre la temperatura y el tamaño (Yom-Tov y Geffen, 2010). Por otra parte, los fósiles de *T. alba* del Pleistoceno tardío, sugieren que algunos de esos cambios parecen ajustarse a la regla insular, los cuales estarían influenciados por aislamiento ecológico y geográfico.

Existe aislamiento ecológico y geográfico en el norte de la península de Yucatán (Fig. 22), el cual ha sido reconocido en trabajos avifaunísticos (Cortés-Ramírez *et al.*, 2012), donde se

mostraron cuatro áreas de similitud avifaunística: la primera se ubica al norte y está definida por zonas secas y se considera una isla climática; la segunda, por zonas menos secas; la tercera, al sur, y la última es la isla de Cozumel. De la misma forma, Lee (1980), quien trabajó con la herpetofauna de la península de Yucatán, reconoció la región norte como un área con endemismos, donde probablemente fueron aisladas algunas poblaciones durante el Pleistoceno debido a los cambios ambientales. Los endemismos y la riqueza en la punta de la península de Yucatán apoyan la idea de que la región norte es un área aislada (p .e., Cortés-Ramírez *et al.*, 2012).

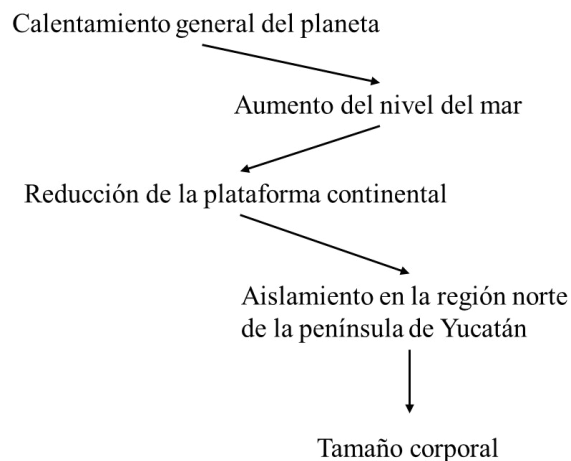


Figura 22. Se observa como pudo propiciarse el aislamiento ecológico en la región norte de la península de Yucatán. La regla ecogeográfica que se ajusta es la regla insular.

Por lo tanto, la región norte pudo actuar como una isla, debido principalmente a la formación de la península, y por ello algunas especies como *T. alba* han reducido en tamaño corporal en comparación con las poblaciones del resto de México. Por el contrario, la disminución de tamaños de *O. vetula* y *C. yucatanicus* podría estar más influenciada por las altas temperaturas de la región.

En el siguiente diagrama se proponen los diferentes factores que pueden influir en la variación del tamaño corporal de las aves de la península de Yucatán. También es posible observar dónde actúan los principios de la regla insular y dónde los de la regla de Bergmann (Fig. 23).

## Factores que influyen en el cambio de tamaño corporal de las aves de la península de Yucatán

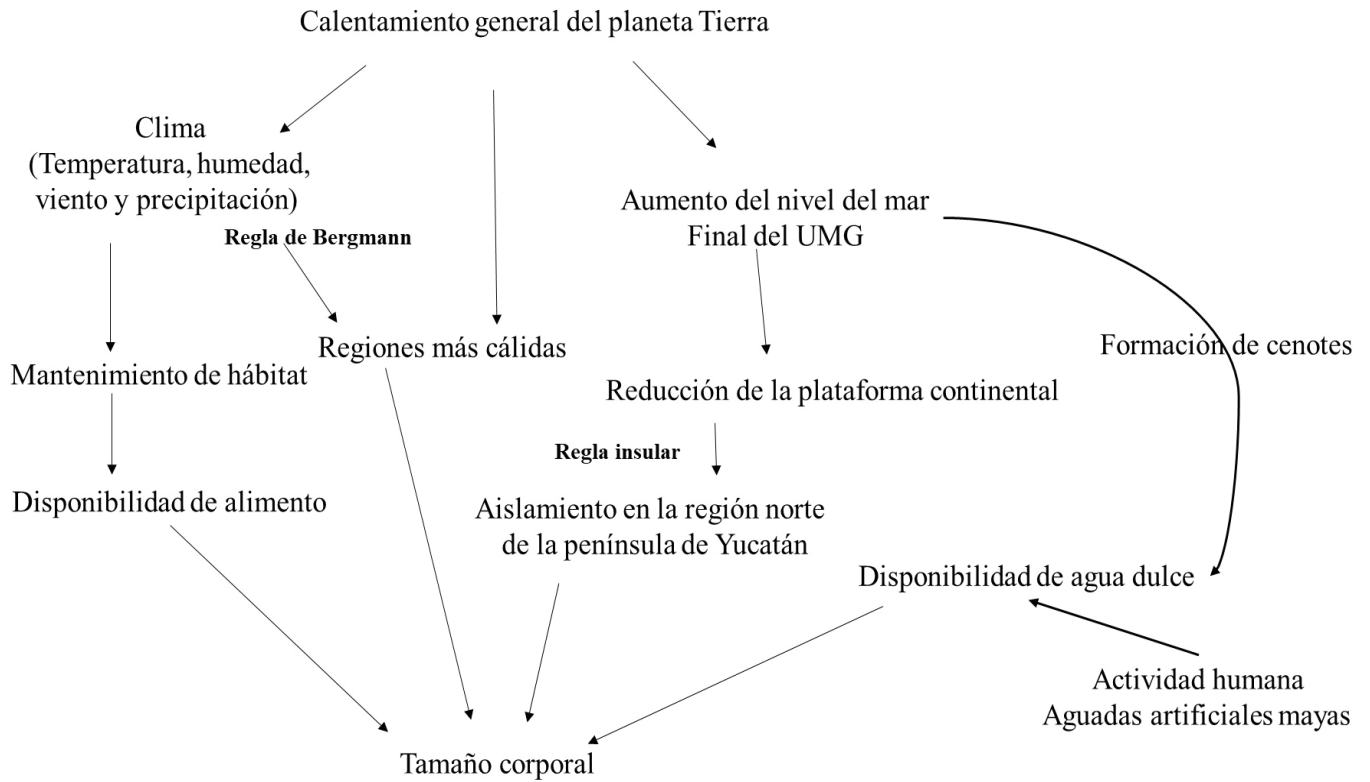


Figura 23. Se muestra el conjunto de factores que influyen e influyeron en el cambio del tamaño corporal de las aves de la península de Yucatán.

## 7. Conclusiones

El calentamiento general de la Tierra provocó cambios en la península de Yucatán, los cuales propiciaron que la región norte tuviera mayor disponibilidad de agua superficial que en el Pleistoceno tardío y, por otro lado, también que fuera un área cálida y aislada. Estos factores influyeron en la variación del tamaño corporal de las aves y se explican de la siguiente manera:

- El cambio de *O. vetula* que va de tamaño pequeño a más grande ocurrió desde el Pleistoceno tardío a la actualidad y se podría explicar por la restricción de agua superficial, la cual se modificó en el tiempo.
- La reducción del tamaño corporal de la población de *T. alba* de Loltún, en comparación con el de las poblaciones de la misma especie de San Josecito y Tlapacoya, pudo deberse a la relación con el alimento disponible y podría describirse también por los principios de la regla insular.
- Los patrones de la variación de tamaño corporal actuales de *O. vetula*, *M. momota* y *C. yucatanicus* se describen por la regla de Bergmann y se podrían explicar por las altas temperaturas de la región norte de la península.

### Trabajo a futuro

- Evaluar si existe una relación depredador/presa entre *T. alba* y los mamíferos pequeños de Loltún, Tlapacoya y San Josecito.
- A partir de los diagramas causales integrar los patrones de vegetación y regiones naturales del Pleistoceno y actuales.

## Referencias

1. Álvarez, T. (1969). Restos fósiles de mamíferos de Tlapacoya, Estado de México (Pleistoceno-Reciente). *Contributions in Mammalogy. A volumen honoring Prof. E. Raymond Hall (Jones, JK, Jr., ed.). Miscellaneous Publications, University of Kansas Museum of Natural History*, 51, 93-112.
2. Álvarez, T. (1982). Restos de mamíferos recientes y pleistocénicos procedentes de las grutas de Loltún, Yucatán, México. *Cuaderno de Trabajo, Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional Antropología e Historia*, 26, 7-35.
3. Alvarez, S. T., & Hernández-Chávez, J. J. (1994). Estudio de los restos de Neotoma (Rodentia; Cricetidae) del Pleistoceno-Holoceno de Tlapacoya, Estado de México, México con descripción de dos nuevos taxa. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología*, 7(2), 1-11.
4. Arredondo, O. (1971). Nuevo género y especie de ave fósil (Accipitriformes: Vulturidae) del Pleistoceno de Cuba. *Mem. Soc. Cienc. Nat. La Salle*, 31(90), 309-323.
5. Arredondo, O., & Olson, S. L. (1976). The great predatory birds of the Pleistocene of Cuba. *Collected papers in avian paleontology honoring the 90th birthday of Alexander Wetmore*.
6. Arroyo-Cabrales, J y T. Álvarez. (1990). Restos óseos de murciélagos procedentes de las excavaciones en las grutas de Loltún. *Instituto Nacional de Antropología e Historia*.
7. Arroyo-Cabrales, J. Y J. Eileen. (2003). Catálogo de los ejemplares tipo procedentes de la Cueva de San Josecito, Nuevo León, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, vol. 20, núm. 1, pp. 79-93.
8. Arroyo-Cabrales, J., & Alvarez, T. (2003). A preliminary report of the late Quaternary mammal fauna from Loltún Cave, Yucatán, México. *Ice age cave faunas of North America*, 262-272.

9. Arroyo-Cabrales, J., Johnson, E., Haas, H., De Los Ríos-Paredes, M., Ralph, R. W., & Hartwell, W. T. (1995). First radiocarbon dates for san josecito cave, nuevo león, méxico. *Quaternary Research*, 43(2), 255-258.
10. Barrera, A. (1962). La Península de Yucatán como provincia biótica. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 23:71-105.
11. Benton, M. J., Csiki, Z., Grigorescu, D., Redelstorff, R., Sander, P. M., Stein, K., & Weishampel, D. B. (2010). Dinosaurs and the island rule: The dwarfed dinosaurs from Hațeg Island. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 293(3-4), 438-454.
12. Boyer, A. G., & Jetz, W. (2010). Biogeography of body size in Pacific island birds. *Ecography*, 33(2), 369-379.
13. Brown, W. L., & Wilson, E. O. (1956). Character displacement. *Systematic zoology*, 5(2), 49-64.
14. Burness, G. P., Diamond, J., & Flannery, T. (2001). Dinosaurs, dragons, and dwarfs: the evolution of maximal body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(25), 14518-14523.
15. Caballero, M., S. Lozano-García, L. Vázquez-Selem y B. Ortega. (2010). Evidencias de cambio climático y ambiental en registros glaciales y en cuencas lacustres del centro de México durante el último máximo glacial. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, Vol 62, No 3, 359-377.
16. Campbell Jr, K. E., & Marcus, L. (1992). The relationship of hindlimb bone dimensions to body weight in birds. *Natural History Museum of Los Angeles County Science Series*, 36, 395-412.
17. Castro-Navarro, J. (2016). Variación fenotípica y genética de la urraca café psilorhinus morio (aves: corvidae) en una zona de transición. (Tesis de maestría) Universidad Nacional Autónoma de México, México.
18. Clegg, S. M., & Owens, P. F. (2002). The 'island rule' in birds: medium body size and its ecological explanation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1498), 1359-1365.

19. Cohen, K.M., Finng, S.C., Gibbard, P.L and Fan, J.X. (2013; Acutalizada agosto 2018). *The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes* 36:199-204.
20. Corona, M. E. (2008). Las aves en el Cenozoico tardío de México. *Madrid. Universidad Autónoma de Madrid. Nogueira De Queiroz. Albérico N. y Olivia A. De Carvalho.*
21. Cortés-Ramírez, G., A. Gordillo-Martínez y A.G. Navarro-Sigüenza. (2012). Patrones biogeográficos de las aves de la península de Yucatán. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 530-542.
22. Cruz-Silva, J.A., Arroyo-Cabrales, J., Reynoso, V.H., (2016). Reconstructing the paleoenvironment of Loltún Cave, Yucatán, Mexico, with Pleistocene amphibians and reptiles and their paleobiogeographic implications, *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, v. XX, núm.X.
23. Emslie, S. D. (1998). Avian community, climate, and sea-level changes in the Plio-Pleistocene of the Florida Peninsula. *Ornithological Monographs*, 1-113.
24. Fagerland, M. W., & Sandvik, L. (2009). The wilcoxon–mann–whitney test under scrutiny. *Statistics in medicine*, 28(10), 1487-1497.
25. Ferrusquía-Villafranca, I. (1993). Geology of Mexico: a sinopsis. Pp 3-107, in *Biological diversity of Mexico: origins and distribution* (T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, and J. Fa, editors). *Oxford University Press.*
26. Foster, J.B. (1964). Evolution of mammals on islands. *Nature*. 202, 234-235.
27. Gilbert, M.B., L.D. Martin and H.G. Savage. (1996). Avian osteology. *Missouri Archaeological Society*, U.S.A.
28. Glenn, L. P. (1980). Morphometric characteristics of brown bears on the central Alaska Peninsula. *Bears: Their Biology and Management*, 313-319.
29. Grant, P.R., (1965). The adaptive significance of some size trends in island birds. *Evolution*, vol.19, No.3, 355-367.
30. Grant, P.R., (1972). Convergent and divergent character displacement. *Department of zoology, South Parks Road, Oxford*, 4:39-68.

31. Hamada, Y., Urasopon, N., Hadi, I., & Malaivijitnond, S. (2006). Body size and proportions and pelage color of free-ranging *Macaca mulatta* from a zone of hybridization in northeastern Thailand. *International Journal of Primatology*, 27(2), 497-513.
32. Jonsson, K.A., Lessard, J.P., Ricklefs, R.E., (2015). The evolution of morphological diversity in continental assemblages of passerine birds. *International Journal of Organic Evolution*.
33. Kirby, M.K., MacFadden, B., (2005). Was southern Central America an archipelago or a peninsula in the middle Miocene? A test using land-mammal body size. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 228 (2005) 193-202, U.S.A.
34. Lee, J. C. (1980). An ecogeographic analysis of the herpetofauna of the Yucatan Peninsula (No. Y/597.9 L4).
35. Lomolino, M.V., (1985). Body size of mammals on islands: the island rule reexamined, *AM. Nat.* 125, 310-370.
36. López-Ramos, E. (1973). Estudio geológico de la Península de Yucatán. *Asociacion Mexicana de Geologos Petroleros, Boletin*, 25, 23-76.
37. Lorenzo, J.L. y L. Mirambell. (1986). Tlapacoya: 35 000 años de historia del Lago de Chalco. *Serie Prehistoria. INAH*.
38. Lugo-Hubp, J., J.F. Aceves-Quesada y R. Espinasa-Pereña. (1992). Rasgos geomorfológicos mayores de la península de Yucatán. Universidad Nacional Autónoma de México, *Instituto de Geología, Revista*. Vol 10, No. 2.
39. MacMillen, R. E., & Baudinette, R. V. (1993). Water economy of granivorous birds: Australian parrots. *Functional Ecology*, 704-712.
40. McNab, B. K. (1971). On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology*, 52(5), 845-854.
41. Mieri, S., N. Cooper and A. Purvis. (2007). The island rule: made to be broken? *Proceedings of the Royal Society*, 275, 141-148.
42. Miller, L., (1943). The Pleistocene birds of San Josecito cavern, Mexico: *University of California Publication, Zoology*, 47, 143-167.



42. Muñoz, M. C., & Kattan, G. H. (2007). Diets of cracids: how much do we know? *Ornitologia neotropical*, 18(1), 21-36.
43. Orejuela, J. E. (1980). Niche relationships between Turquoise-browed and Blue-crowned motmots in the Yucatan Peninsula, Mexico. *The Wilson Bulletin*, 229-244.
44. Palkovacs, E.P. (2003). Explaining adaptative shifts in body size on islands: a life history approach. *Oikos* 103, 37-44.
45. R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
46. Rausch, R. L. (1963). Geographic variation in size in North American brown bears, *Ursus arctos* L., as indicated by condylobasal length. *Canadian Journal of Zoology*, 41(1), 33-45.
47. Robles, J., Arroyo-Cabrales, J., Johnson, E., Allen, B. L., & Izquierdo, G. (2002). Blue bone analyses as a contribution to the study of bone taphonomy in San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. *Journal of Cave and Karst Studies*, 64(2), 145-149.
48. Rzedowski, J. (1979). Vegetación fanerogámica del Valle de México. *C.E.C.S.A. México* Vol. 1:11-41
49. Steadman, D. W., & Martin, P. S. (1984). Extinction of birds in the late Pleistocene of North America, p. 466–477. *Quaternary extinctions, a prehistoric revolution. The University of Arizona Press, Tucson.*
50. Steadman, D.W., Arroyo-Cabrales J., Johnson, E., Guzman, A.F., (1994). New information on the late pleistocene birds from San Josecito cave, Nuevo Leon, Mexico, *The Condor*, Vol 96 No. 3, 577-589.
51. Steadman, D. W., & Hilgartner, W. B. (1999). A new species of extinct barn owl (Aves: Tyto) from Barbuda, Lesser Antilles. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 89, 75-83.
52. Suárez, W. (2000). Contribución al conocimiento del estatus genérico del cóndor extinto (Ciconiiformes: Vulturidae) del Cuaternario cubano. *Ornitología Neotropical*, 11, 109-122.

53. Suárez, W., & Olson, S. L. (2015). Systematics and distribution of the giant fossil barn owls of the West Indies (Aves: Strigiformes: Tytonidae). *Zootaxa*.
54. Vázquez-Domínguez E. and H. T. Arita. (2010). The Yucatan península: biogeographical history 65 million years in the making. *Ecography*: 33,212-2019.
55. Vezzosi, R. I. (2012). Tamaño y estimación de la masa corporal en *Procariama simplex* Rovereto 1914 (Aves: Phorusrhacidae: Psilopterinae). *Asociación Paleontológica Argentina*. 49(3):401-408.
56. Yom-Tov, Y., & Geffen, E. (2011). Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls. *Biological Reviews*, 86(2), 531-541.
57. Zweers, G. A., Berkhoudt, H., & Berge, J. V. (1994). Behavioral mechanisms of avian feeding. In *Biomechanics of feeding in vertebrates* (pp. 241-279). Springer, Berlin, Heidelberg.

## Apéndices

### Apéndice A Código fuente

#### Wilcoxon-Mann-Whitney, Kruskal-Wallis, ANOVA y Bonferroni

Script para Prueba de Wilcoxon-Mann-Whitney en R

```
data <- read.table("Ov.txt",h=T)
attach(data)
names(data)
boxplot(Diam~Loc, data = data)

wilcox.test(Diam~Loc,mu=0,alt="two.sided",correct=TRUE,paired=FALSE, conf.int=TRUE, data =
dataMW)
```

<https://rstatisticsandresearch.weebly.com/nonmetric-multidimensional-scaling-nmnds.html>

#### Gráficas de caja (ggplot2)

Reorder the levels in order of first appearance

```
install.packages("forcats")

library(forcats)
```

```
title <- expression(paste("Gráfica de caja de ", italic("Ortalis vetula")))
bp <- ggplot(data = data, aes(x=fct_inorder(Loc), y=Diam, fill=Loc)) +
geom_boxplot() +
labs(title=title, x="Temporalidad", y="Diámetro Tmt (mm)")
bp + theme(plot.title = element_text(hjust = 0.5))
bp + ggpubr::rotate_x_text()
```

**Kruskal Wallis test** - Test if the k populations are equal

```
kruskal.test(Loc ~ Masa, data = data)
```

#### Análisis de varianza

Supuestos: Unidades experimentales independientes, seleccionados al azar, Medias de la muestra (variable dependiente) tiende a una distribución normal (masa) y varianzas iguales.

##### Homogeneity of variances

```
bartlett.test(Masa ~ Loc, data = data)
```

##### ANOVA Oneway

```
model1 = lm(Loc ~ Masa, data = data)
anova(model1)
```

##### Bonferroni

```
library(FSA)
dunnTest(Masa ~ Loc, data=data, method="bonferroni")
```

## Apéndice B ANOVA y Bonferroni

### *Ortalis vetula*

Bartlett test of homogeneity of variances

Bartlett's K-squared = 1.3921, df = 3, p-value = 0.7074

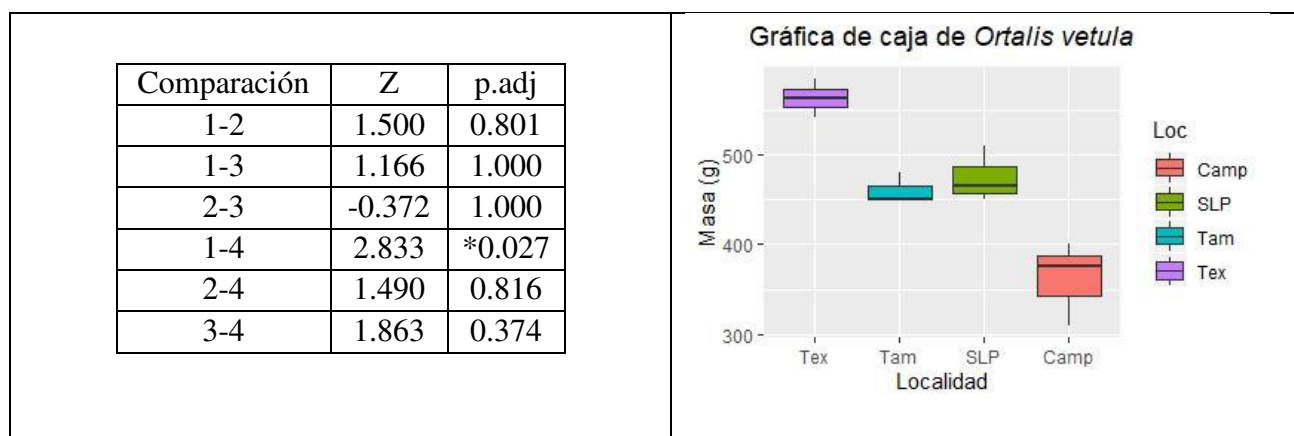
ANOVA Oneway: Analysis of Variance Table

Response: Loc

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Masa	1	8.9395	8.9395	22.312	0.001084 **
Residuals	9	3.6059	0.4007		

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

P-values adjusted with the Bonferroni method.



Los listados de las comparaciones de la prueba Bonferroni, la numeración corresponde al orden de los estados de la gráfica.

### *Momotus momota*

Bartlett test of homogeneity of variances

Bartlett's K-squared = 6.7069, df = 6, p-value = 0.3488

Analysis of Variance Table

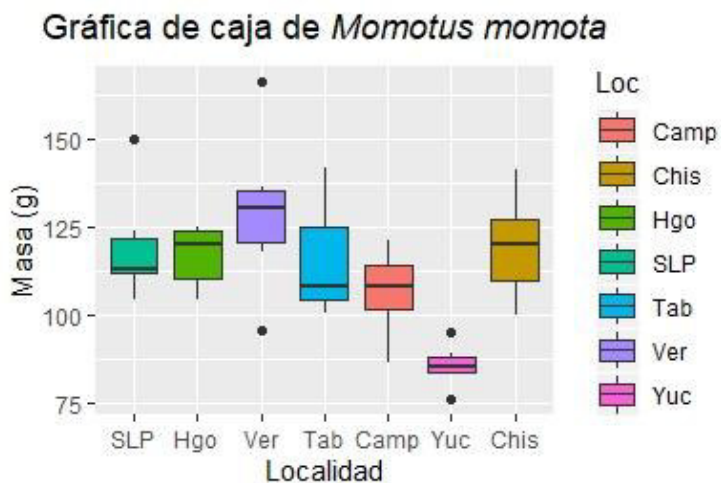
Response: Loc

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)
Masa	1	18.054	18.0540	4.3921	0.04248 *
Residuals	40	164.422	4.1106		

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

p-values adjusted with the Bonferroni method.

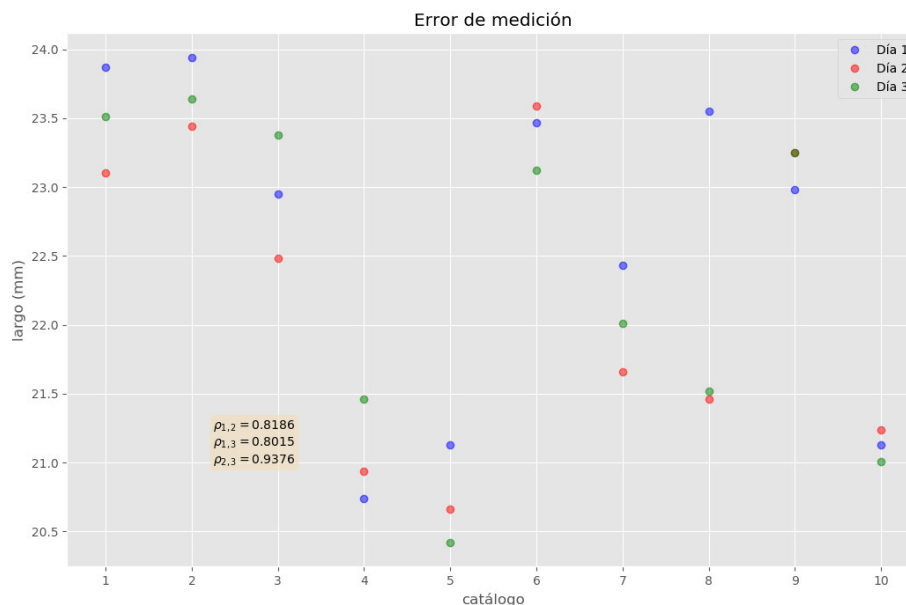
Comparación	Z	p.adj
1-2	0.074	1.000
1-3	-1.324	1.000
2-3	-1.335	1.000
1-4	0.336	1.000
2-4	0.264	1.000
3-4	1.412	1.000
1-5	1.146	1.000
2-5	1.012	1.000
3-5	2.572	0.212
4-5	0.579	1.000
1-6	2.884	0.082
2-6	2.675	0.156
3-6	4.317	*0.0003
4-6	2.018	0.914
5-6	1.846	1.000
1-7	-0.188	1.000
2-7	-0.257	1.000
3-7	1.226	1.000
4-7	-0.501	1.000
5-7	-1.429	1.000
6-7	-3.272	*0.022



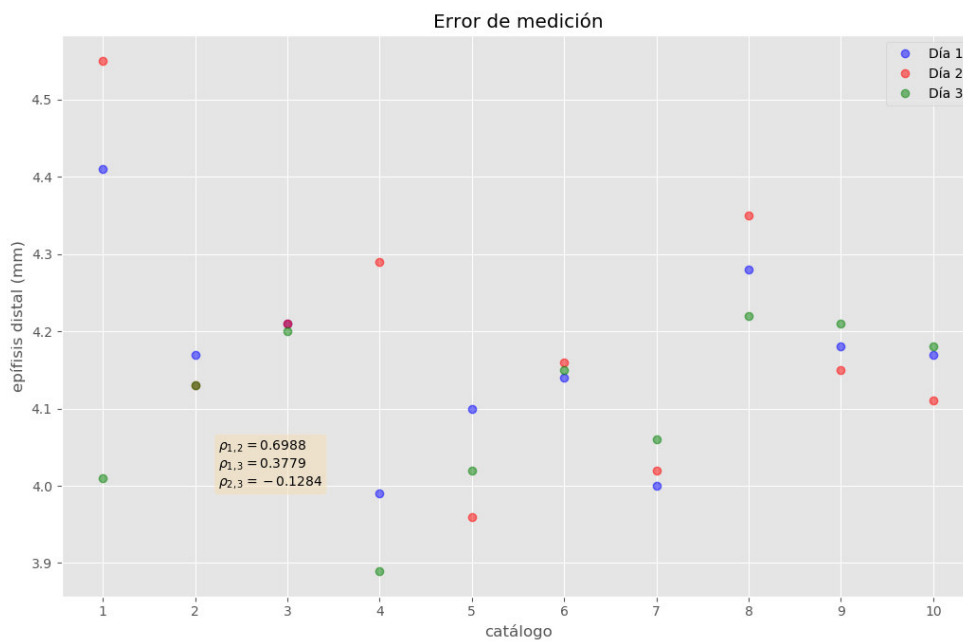
Los listados de las comparaciones de la prueba Bonferroni. La numeración corresponde al orden de los estados de la gráfica. El asterisco marca a las comparaciones donde sí hay diferencia estadísticamente significativa.

## Apéndice C

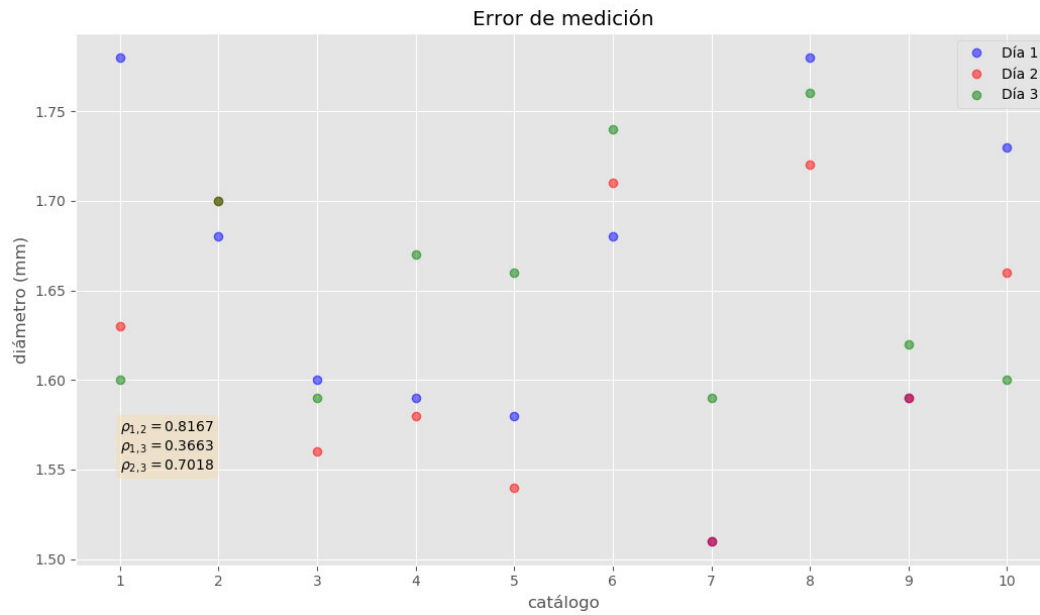
### Error de medición asociado



Error de medición asociada: el eje X es cada ejemplar de piel de estudio medida, mientras que el eje Y muestra la medida del largo del tarsometatarso. Cada punto en el eje Y corresponde a un día de medición y  $\rho$  es el valor de correlación de Pearson. Repetibilidad de 92%.



Error de medición asociada: el eje X es cada ejemplar de piel de estudio medida, mientras que el eje Y muestra la medida de la epífisis del tarsometatarso. Cada punto corresponde a un día de medición y  $\rho$  es el valor de correlación de Pearson.

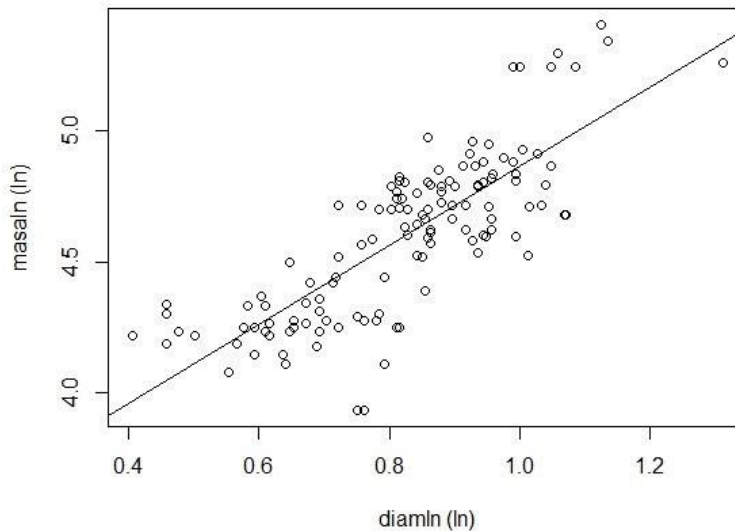


Error de medición asociada: el eje X es cada ejemplar de piel de estudio medida, mientras que el eje Y muestra la medida del diámetro de la diáfisis del tarsometatarso. Cada punto corresponde a un día de medición y  $\rho$  es el valor de correlación de Pearson.

## Apéndice D

### Regresión lineal simple

Se realizó una regresión lineal simple con el objetivo de encontrar la relación entre las medidas del tarsometatarso y la masa corporal en gramos de las pieles de estudio. Para el presente estudio se eligió el diámetro ya que hay una correlación entre ambas variables.



### *Cyanocorax yncas*

#### Diámetro/Masa

##### Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.57185	-0.11190	0.01807	0.13065	0.39677

##### Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	3.35089	0.08457	39.62	<2e-16 ***
diamln	1.51521	0.10084	15.03	<2e-16 ***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.1849 on 128 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.6382, Adjusted R-squared: 0.6354

F-statistic: 225.8 on 1 and 128 DF, p-value: < 2.2e-16



**Apéndice E** Listados de especies de aves de grutas de Loltún, Tlapacoya y San Josecito

**Tabla 3. Listado taxonómico de aves fósiles de grutas de Loltún de la segunda temporada**

Orden	Familia	Género	Especie	No.Huesos
Anseriformes	Anatidae	<i>Anas</i>	sp.	1
Galliformes	Cracidae	<i>Ortalis</i>	<i>vetula</i>	64
Galliformes	Odontophoridae	<i>Colinus</i>	<i>virginianus</i>	18
Galliformes	Phasianidae	<i>Meleagris</i>	<i>ocellata</i>	47 (1 J)
Columbiformes	Columbidae	Taxa	1	6
Columbiformes	Columbidae	<i>Geotrygon</i>	<i>montana</i>	6
Columbiformes	Columbidae	<i>Leptotila</i>	<i>verreauxi</i>	13
Cathartiformes	Cathartidae	<i>Coragyps</i>	<i>atratus</i>	5
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Leucopternis</i>	sp.	2
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Rupornis</i>	<i>magnirostris</i>	2
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Buteo</i>	<i>nitidus</i>	2
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Buteo</i>	<i>jamaicensis</i>	3
Strigiformes	Tytonidae	<i>Tyto</i>	<i>alba</i>	16
Strigiformes	Strigidae	<i>Megascops</i>	sp.	4
Strigiformes	Strigidae	<i>Asio</i>	<i>otus</i>	3
Coraciiformes	Momotidae	<i>Momotus</i>	<i>momota</i>	11 (5 J)
Coraciiformes	Momotidae	<i>Eumomota</i>	<i>superciliosa</i>	18 (1 J)
Piciformes	Picidae	Taxa	2	2
Piciformes	Picidae	<i>Melanerpes</i>	<i>aurifrons</i>	1
Falconiformes	Falconidae	<i>Caracara</i>	<i>plancus</i>	1
Falconiformes	Falconidae	<i>Falco</i>	sp.	3
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Aratinga</i>	sp.	1
Psittaciformes	Psittacidae	<i>Amazona</i>	<i>albifrons</i>	2
Passeriformes	Corvidae	<i>Cyanocorax</i>	<i>yncas</i>	7
Passeriformes	Fringillidae	Taxa	3	2
Passeriformes	Icteridae	Taxa	4	1
Passeriformes	Cardinalidae	<i>Pheucticus</i>	sp.	1

**Tabla 4. Listado taxonómico de aves fósiles de Tlapacoya**

Orden	Familia	Género	Especie	No.Huesos
Anseriformes	Anatidae	<i>Anser</i>	sp.	6
Anseriformes	Anatidae	<i>Branta</i>	sp.	1
Anseriformes	Anatidae	<i>Anas</i>	sp.	62
Podicipediformes	Podicipedidae	<i>Podilymbus</i>	podiceps	5
Podicipediformes	Podicipedidae	<i>Podiceps</i>	<i>parvus</i>	43†
Podicipediformes	Podicipedidae	<i>Aechmophorus</i>	sp.	4
Gruiformes	Rallidae	<i>Fulica</i>	<i>americana</i>	12
Charadriiformes	Charadriidae	<i>Charadrius</i>	sp.	6
Pelecaniformes	Phalacrocoracidae	<i>Phalacrocorax</i>	<i>brasilianus</i>	7
Pelecaniformes	Phalacrocoracidae	<i>Phalacrocorax</i>	<i>auritus</i>	348(1J)
Pelecaniformes	Pelecanidae	<i>Pelecanus</i>	<i>erythrorhynchos</i>	2
Pelecaniformes	Ardeidae	<i>Ardea</i>	<i>herodias</i>	1
Pelecaniformes	Ardeidae	<i>Ardea</i>	<i>alba</i>	6 (2 J)
Cathartiformes	Cathartidae	<i>Cathartes</i>	<i>aura</i>	1
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Buteo</i>	<i>jamaicensis</i>	8
Strigiformes	Tytonidae	<i>Tyto</i>	<i>alba</i>	16 (1 J)
Strigiformes	Strigidae	<i>Bubo</i>	<i>virginianus</i>	1
Falconiformes	Falconidae	<i>Falco</i>	sp.	1
Passeriformes				S/d

Tabla 5. Listado taxonómico de aves fósiles de San Josecito (Steadman et al., 1994)

<b>Orden</b>	<b>Familia</b>	<b>Género</b>	<b>Especie</b>
Anseriformes	Anatidae	<i>Anas</i>	<i>sp.</i>
Anseriformes	Anatidae	<i>Oxyura</i>	<i>jamaicensis</i>
Galliformes	Phasianidae	<i>Cyrtonyx</i>	<i>montezumae</i>
Galliformes	Phasianidae	<i>Dendrortyx</i>	<i>sp.</i>
Galliformes	Phasianidae	<i>Meleagris</i>	<i>crassipes</i>
Podicipediformes	Podicipedidae	<i>Podilymbus</i>	<i>podiceps</i>
Columbiformes	Columbidae	<i>Columba</i>	<i>fasciata</i>
Cuculiformes	Cuculidae	<i>Geococcyx</i>	<i>californianus</i>
Caprimulgiformes	Caprimulgidae	<i>Phalaenoptilus</i>	<i>nuttallii</i>
Gruiformes	Rallidae	<i>Rallus</i>	<i>limicola</i>
Gruiformes	Rallidae	<i>Rallus</i>	<i>elegans</i>
Gruiformes	Rallidae	<i>Rallus</i>	<i>longirostris</i>
Gruiformes	Rallidae	<i>Fulica</i>	<i>americana</i>
Charadriiformes	Charadriidae	<i>Pluvialis</i>	<i>sp.</i>
Charadriiformes	Scolopacidae	<i>Scolopax</i>	<i>minor</i>
Charadriiformes	Scolopacidae	<i>Numenius</i>	<i>americanus</i>
Charadriiformes	Burhinidae	<i>Burhinus</i>	<i>bistriatus</i>
Ciconiiformes	Ciconiidae	<i>Ciconia</i>	<i>sp.</i>
Ciconiiformes	Ciconiidae	<i>Mycteria</i>	<i>sp.</i>
Pelecaniformes	Ardeidae	<i>Nycticorax</i>	<i>nycticorax</i>
Cathartiformes	Teratornithidae	<i>Teratornis</i>	<i>merriami</i>
Cathartiformes	Vulturidae	<i>Gymnogyps</i>	<i>californianus</i>
Cathartiformes	Vulturidae	<i>Coragyps</i>	<i>atratus</i>
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Elanus</i>	<i>leucurus</i>
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Buteo</i>	<i>nitidus</i>
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Buteo</i>	<i>regalis</i>
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Buteo</i>	<i>jamaicensis</i>
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Aquila</i>	<i>chrysaetos</i>
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Spizaetus</i>	<i>grinnelli</i>
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Wetmoregyps</i>	<i>daggetti</i>
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Neogyps</i>	<i>errans</i>
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Neophrontops</i>	<i>americanus</i>
Accipitriformes	Accipitridae	<i>Circus</i>	<i>cyaneus</i>
Strigiformes	Tytonidae	<i>Tyto</i>	<i>alba</i>
Strigiformes	Strigidae	<i>Otus</i>	<i>asio</i>
Strigiformes	Strigidae	<i>Otus</i>	<i>flammeolus</i>
Strigiformes	Strigidae	<i>Otus</i>	<i>trichopsis</i>
Strigiformes	Strigidae	<i>Bubo</i>	<i>virginianus</i>
Strigiformes	Strigidae	<i>Glaucidium</i>	<i>gnoma</i>
Strigiformes	Strigidae	<i>Micrathene</i>	<i>whitneyi</i>
Strigiformes	Strigidae	<i>Strix</i>	<i>occidentalis</i>
Strigiformes	Strigidae	<i>Aegolius</i>	<i>acadicus</i>
Strigiformes	Strigidae	<i>Asio</i>	<i>otus</i>
Strigiformes	Strigidae	<i>Asio</i>	<i>flammeolus</i>
Strigiformes	Strigidae	<i>Ciccaba</i>	<i>virgata</i>
Piciformes	Picidae	<i>Colaptes</i>	<i>auratus</i>
Falconiformes	Falconidae	<i>Caracara</i>	<i>plancus</i>
Falconiformes	Falconidae	<i>Falco</i>	<i>sp.</i>
Psittaciforme	Psittacidae	<i>Rhynchopsitta</i>	<i>pachyrhyncha</i>
Psittaciforme	Psittacidae	<i>Rhynchopsitta</i>	<i>terrisi</i>
Passeriformes	Hirundinidae	<i>Hirundo</i>	<i>pyrrhonotus</i>
Passeriformes	Corvidae	<i>Gymnorhinus</i>	<i>cianocephalus</i>
Passeriformes	Corvidae	<i>Aphelocoma</i>	<i>coerulescens</i>
Passeriformes	Corvidae	<i>Corvus</i>	<i>corax</i>
Passeriformes	Muscicapidae	<i>Turdus</i>	<i>migratorius</i>
Passeriformes	Icteridae	<i>Sturnella</i>	<i>sp.</i>



Fósiles de aves pleistocénicas halladas en Loltún y San Josecito.

## Apéndice F Medidas

Las medidas que se muestran a continuación fueron usadas para la prueba de Wilcoxon Mann Whitney (Comparación entre dos muestras) y Kruskal-Wallis (Comparación de tres muestras). Se presenta la especie, localidad, temporalidad y el hueso que se midió. Para todos los casos se escogió el diámetro de la epífisis.

Sp.	Temporalidad	Sitio	Hueso	Diám (mm)		
<i>C. yncas</i>	Pleistoceno	Loltún	Tmt	2.18		
				1.85		
				1.82		
	Holoceno	Loltún		2.12		
				1.79		
				1.98		
	Actual	Yucatán		2.21		
				1.9		
				2.25		
<i>O. vetula</i>	Pleistoceno	Loltún	Tmt	3.58		
				3.57		
				2.85		
				3.2		
				2.87		
				2.78		
	Holoceno	Loltún		2.88		
				3.23		
				3.58		
				3.21		
				2.59		
				2.61		
	Actual	Campeche		3.23		
				2.89		
				3.62		
				4.38		
				4.02		
				3.84		
<i>T. alba</i>	Pleistoceno	Loltún	Fémur	4.24		
		Tlapacoya		4.53		
				4.4		
				5.05		
		San Josecito		5.08		
				4.69		
				4.72		
						4.81
						5.05

## Apéndice G Megafauna Loltún

Este cuadro fue hecho para poder seleccionar las capas estratigráficas pertenecientes al Pleistoceno tardío en las grutas de Loltún. Se logró asociando a la Megafauna por cada capa. La tabla presenta cuadro, capa, unidad, género, especie y hueso.

Cuadro	Capa	Unidad	Extra	Género	especie	Hueso
S/cuadro	VII-K	EL TUNEL		<i>Bison</i>		molar
Cuadro	Capa	Unidad	Extra	Familia		Hueso
S-22	VII-G	EL TUNEL	PROF.217cm	<i>Camelidae</i>		falange
Cuadro	Capa	Unidad	Extra	Género	especie	Hueso
G-13	VIII	EL TORO		<i>Canis</i>	<i>dirus</i>	molar
R-22	VII-E	EL TUNEL		<i>Canis</i>	<i>dirus</i>	molares
S/cuadro	VII-D	EL TUNEL		<i>Canis</i>	<i>dirus</i>	astrágalo
S/cuadro	VII-G	EL TUNEL		<i>Canis</i>	<i>dirus</i>	calcáneo
S-21	VII-E	EL TUNEL		<i>Canis</i>	<i>dirus</i>	canino
S-22	VII-E	EL TUNEL		<i>Canis</i>	<i>dirus</i>	molar
F-14	II	EL TORO		<i>Equus</i>		
F-12	III-A	EL TORO		<i>Equus</i>		molar, hueso, escafoides, fémur, falange, húmero, lunar
G-13	V	EL TORO		<i>Equus</i>		molar
F-13	VI	EL TORO		<i>Equus</i>		molares
F-11	VII	EL TORO		<i>Equus</i>		molares
G-12	VII	EL TORO		<i>Equus</i>		tibia, falange, molares
G-14	VII	EL TORO		<i>Equus</i>		molar
G-14	VIII	EL TORO		<i>Equus</i>		metatarso, molares
F-14	XII	EL TORO		<i>Equus</i>		molar
G-14	XIV	EL TORO		<i>Equus</i>		molar
G-14	XV	EL TORO		<i>Equus</i>		tarso, molar
G-14	XVI	EL TORO		<i>Equus</i>		molar
S-20	VII	EL TUNEL		<i>Equus</i>		Tibia, falange
R-19	VII-B	EL TUNEL		<i>Equus</i>		Falange
R-21	VII-B	EL TUNEL		<i>Equus</i>		magnum
R-20	VII-C	EL TUNEL		<i>Equus</i>		patela
S/cuadro (R-19)	VII-C	EL TUNEL		<i>Equus</i>		PM
R-19	VII-D	EL TUNEL	PROF.198cm	<i>Equus</i>		falange (1°), novicular, piromidal, molar superior, molar
R-21	VII-D	EL TUNEL		<i>Equus</i>		molar superior
R-22	VII-D	EL TUNEL		<i>Equus</i>		6, mol.sup

S/cuadro	VII-D	EL TUNEL		<i>Equus</i>		falange, cuboide
S-19	VII-D	EL TUNEL		<i>Equus</i>		falanges, ectocuneiforme
S-22	VII-D	EL TUNEL		<i>Equus</i>		metacarpo, metatarso, falange (1°)
T-22	VII-D	EL TUNEL	PROF.184cm	<i>Equus</i>		falange (1°)
R-20	VII-E	EL TUNEL		<i>Equus</i>		metacarpo
R-20	VII-E	EL TUNEL		<i>Equus</i>		molar inferior juvenil
R-20	VII-E	EL TUNEL		<i>Equus</i>		molar inferior
R-21	VII-E	EL TUNEL		<i>Equus</i>		Falange
R-21	VII-E	EL TUNEL		<i>Equus</i>		molar inferior
R-22	VII-E	EL TUNEL		<i>Equus</i>		calcaneo
R-22	VII-E	EL TUNEL		<i>Equus</i>		magnum
R-22	VII-E	EL TUNEL		<i>Equus</i>		molar inferior
R-22	VII-E	EL TUNEL		<i>Equus</i>		molar inferior
R-22	VII-E	EL TUNEL		<i>Equus</i>		molar superior
S/cuadro (R-21)	VII-E	EL TUNEL		<i>Equus</i>		cuboides
S-19	VII-E	EL TUNEL		<i>Equus</i>		1°falange, 2° falange
S-19	VII-E	EL TUNEL		<i>Equus</i>		molar superior
S-19	VII-E	EL TUNEL		<i>Equus</i>		molar
S-20	VII-E	EL TUNEL		<i>Equus</i>		astragalo, falange
S-21	VII-E	EL TUNEL		<i>Equus</i>		falange
S-21	VII-E	EL TUNEL		<i>Equus</i>		frag.max 1cp3-4ml.2
S-22	VII-E	EL TUNEL	PROF.195cm	<i>Equus</i>		astragalo, ectocuneiforme, molar
S-22	VII-E	EL TUNEL		<i>Equus</i>		lunar
T-21	VII-E	EL TUNEL	PROF.193cm	<i>Equus</i>		falange (1°)
T-22	VII-E	EL TUNEL	PROF.184cm	<i>Equus</i>		ectocineiforme
R-19	VII-F	EL TUNEL	PROF.208cm	<i>Equus</i>		falanges
R-22	VII-F	EL TUNEL		<i>Equus</i>		molar inferior
S/cuadro	VII-F	EL TUNEL		<i>Equus</i>		2° falange, cuboides
S-19	VII-F	EL TUNEL		<i>Equus</i>		molar inferior, navicular
S-21	VII-F	EL TUNEL		<i>Equus</i>		falange, molar, lunar, molar inferior, ectocuniforme

T-21	VII-F	EL TUNEL	PROF.206cm	<i>Equus</i>		metatarso, falange, lunar, molar
T-22	VII-F	EL TUNEL		<i>Equus</i>		ectocuneiforme
S/cuadro	VII-G	EL TUNEL		<i>Equus</i>		falange, molar inferior
S-19	VII-G	EL TUNEL	PROF.225cm	<i>Equus</i>		metatarso
S-21	VII-G	EL TUNEL		<i>Equus</i>		molares
S-22	VII-G	EL TUNEL		<i>Equus</i>		metatarso, falanges, magnum, molar juvenil
T-12	VII-G	EL TUNEL	PROF.222cm	<i>Equus</i>		patela, falange
T-20	VII-G	EL TUNEL	PROF.200cm	<i>Equus</i>		patela
T-22	VII-G	EL TUNEL	PROF.218cm	<i>Equus</i>		metacarpo, falange
T-22	VII-G	EL TUNEL		<i>Equus</i>		calcaneo, falange, magnum, molar
S/cuadro	VII-H	EL TUNEL		<i>Equus</i>		PM2
T-20	VII-H	EL TUNEL	PROF.232cm	<i>Equus</i>		metatarso
T-22	VII-H	EL TUNEL	PROF.233cm	<i>Equus</i>		patela
S/cuadro	VII-J	EL TUNEL		<i>Equus</i>		ectocuneiforme
S-21	XII	EL TUNEL	PROF.145-158cm	<i>Equus</i>		molar
<b>Cuadro</b>	<b>Capa</b>	<b>Unidad</b>	<b>Extra</b>	<b>Familia</b>		<b>Hueso</b>
G-11,12	X	EL TORO		<i>Mastodonte</i>		molar
G-12	X-A	EL TORO		<i>Mastodonte</i>		molar
G-12	X-B	EL TORO		<i>Mastodonte</i>		esmalte molar
G-12,13	X-A	EL TORO		<i>Mastodonte</i>		Molar

