



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS
DE HIDALGO**



**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN CIENCIAS DE LA TIERRA
MAESTRÍA EN GEOCIENCIAS Y PLANIFICACIÓN DEL TERRITORIO**

**MULTI-ANÁLISIS DEL ESQUELETO POSTCRANEAL DEL RUMIANTE
BASAL NANOTRAGULUS (ARTIODACTYLA: HYPERTRAGULIDAE) DEL
OLIGOCENO TEMPRANO EN SANTIAGO YOLOMÉCATL, OAXACA,
MÉXICO**

TESIS
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN GEOCIENCIAS Y PLANIFICACIÓN DEL TERRITORIO

PRESENTA:
BIOL. PERLA GUADALUPE BUTRÓN XANCOPINCA

ASESORES:
DRA. ISABEL ISRADE ALCÁNTARA
DR. EDUARDO JIMÉNEZ HIDALGO

Morelia, Michoacán, México; Febrero 2020.



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN
NICOLÁS DE HIDALGO**



INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN CIENCIAS DE LA TIERRA

MAESTRIA EN GEOCIENCIAS Y PLANIFICACIÓN DEL TERRITORIO

**MULTI-ANÁLISIS DEL ESQUELETO POSTCRANEAL DEL RUMIANTE BASAL
NANOTRAGULUS (ARTIODACTYLA: HYPERTRAGULIDAE) DEL OLIGOCENO
TEMPRANO EN SANTIAGO YOLOMÉCATL, OAXACA, MÉXICO.**

COMITÉ ASESOR:

DRA. ISABEL ISRADE ALCÁNTARA

Directora de Tesis

DR. EDUARDO JIMÉNEZ HIDALGO

Co-director de Tesis

COMITÉ REVISOR:

DR. ÁNGEL FIGUEROA SOTO

DRA. M. LOURDES GONZÁLEZ ARQUEROS

DR. GABRIEL VÁZQUEZ CASTRO

DR. PEDRO CORONA CHÁVEZ

DEDICATORIA

La presente tesis es dedicada a mis padres y mi hermano Luis.
Su apoyo, sacrificio y perseverancia me han enseñado que todo es posible con dedicación, coraje y corazón. Estamos llegando tan lejos como siempre hemos querido, cheers to many more accomplishments!

Thank you brother, having you nearby to constantly remind me to stay strong and not worry about the little things has really kept me moving forward.

*“Lo que se conoce se quiere y lo
que se quiere se cuida”*

- Dr. Juan Luis Cifuentes Lemus

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Tierra, de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo por permitirme formar parte de la maestría en Geociencias y Planificación del Territorio.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, le agradezco la beca recibida durante la maestría.

Expreso mi profundo agradecimiento a mis directores de tesis, el Dr. Eduardo Jiménez Hidalgo y la Dra. Isabel Israde Alcántara, por la oportunidad, confianza y colaboración durante el desarrollo de esta investigación. Gracias por recibirme y brindarme lo necesario para sacar el mayor provecho del presente trabajo. También, a la Dra. Rosalía Guerrero, por el apoyo en campo y durante las estancias. Gracias!

A los miembros de mi comité sinodal por su tiempo y dedicación para la corrección de la tesis y fungir como miembros del jurado evaluador: al Dr. Ángel Figueroa Soto por su asistencia en la estadística; a la Dra. Lourdes González Arqueros, por sus enseñanzas en clase y sugerencias en cuanto a la redacción; al Dr. Gabriel Vázquez Castro por sus valiosos aportes, sugerencias y consideraciones en la parte final de la tesis; y al Dr. Pedro Corona Chávez por su tiempo y participación. Gracias!

También, quiero expresar mi agradecimiento al Dr. Orlando Hernández de la Universidad Nacional Autónoma de México campus Morelia por permitirme realizar los análisis de la microscopía electrónica de barrido, y su asistencia durante las sesiones, de donde se obtuvieron imágenes increíbles! Gracias!

Gracias al personal de los servicios de laboratorio del Instituto de Investigaciones Metalúrgicas: A la Sra. Vicki por su asistencia en los análisis de difracción de rayos X; a la Química Remedios por su ayuda en la espectroscopía infrarroja; y a la Dra. Ena Athenea Aguilar Reyes y al técnico Alejandro Casillas por permitirme realizar los análisis de fluorescencia de rayos X. Gracias!

Gracias a mis compañeros de maestría y campo que me abrieron su amistad desde el comienzo de esta aventura: Wen, Neli Saide, Berenice, Pablo, Erick, Evelyn, Natalie, Nelly, Sonia, Atenea, Monse, Lalo, Elizabeth y Balbina.

En especial a aquellas que pasaron a ser grandes amigas: Bere, Soni y Eve. Gracias por todas esas pláticas, enseñanzas sobre temas de geología, momentos gratos y convivencias que hicieron mi tiempo en Morelia increíble. Mis geólogas favoritas les deseo mucho éxito!

Un enorme agradecimiento a la familia Ruiz-Plata, por recibirme y formar parte de mi estancia en Morelia. Gracias por todas esas sonrisas y ayuda, me dio mucho gusto conocerlos y ver crecer a Sarita, Josh y Nelly.

FINANCIAMIENTO

La presente tesis se realizó gracias a la beca recibida por parte del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), N° de becario 633198, durante el periodo de maestría 2017-2019.

El financiamiento para la investigación del presente trabajo, el cual incluyó salidas a campo y varios estudios de laboratorio, se debe al apoyo económico brindado por el proyecto CONACYT Ciencia Básica 2015, N° 255883, “Asociaciones faunísticas y ambientes de depósito de las localidades fosilíferas continentales del Eoceno tardío de la Mixteca alta oaxaqueña”, dirigido por el Dr. Eduardo Jiménez Hidalgo de la Universidad del Mar, Campus Puerto Escondido.

TABLA DE CONTENIDOS

Dedicatoria.....	ii
Agradecimientos	iii
Financiamiento.....	iv
Índice de figuras.....	x
Índice de tablas	xiii
Resumen.....	xiv
Abstract.....	xv
 CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Problemática	2
1.2 Orden Artiodactyla	3
1.3 Suborden Ruminantia	4
1.4 Familia Hypertragulidae	6
1.5 Género <i>Nanotragulus</i> Lull, 1922	7
 CAPÍTULO 2. FUNDAMENTOS DE INVESTIGACIÓN	9
2.1 Justificación	9
2.2 Hipótesis de trabajo	9
2.3 Objetivos.....	9
2.4 Objetivos específicos	9
 CAPÍTULO 3. ANTECEDENTES.....	11
3.1 Oligoceno temprano.....	11
3.2 Paleontología en México	13
Lomas Las Tetas de Cabra, Baja California Norte	14
Fauna local el Marfil, Guanajuato.....	15
Fauna local Rancho Gaitán, Formación Prietos, Chihuahua	15
Fauna Local Iniyoo en Santiago Yolomécatl.....	16
3.3 Paleodistribución del género <i>Nanotragulus</i>	19
3.4 Paleohábitats durante el Oligoceno temprano en Norteamérica	21

CAPÍTULO 4. ÁREA DE ESTUDIO	23
4.1 Localización y acceso	23
4.2 Fisiografía	26
4.3 Hidrología	27
4.4 Clima y biota.....	28
CAPÍTULO 5. MARCO GEOLÓGICO	29
5.1 Geología general	29
Sierra Madre del Sur	29
Mixteca Alta.....	30
5.2 Geología regional.....	31
5.2.1 Mesozoico	31
Jurásico y Cretácico	31
Grupo Tecocoyunca	31
Caliza Teposcolula.....	32
5.2.2 Cenozoico.....	33
Paleógeno	33
Formación Tamazulapan.....	33
Grupo Nduayaco	33
Unidad Yolomécatl y piroepiclásticos Tayata	33
Andesita Cañada María.....	36
Formación Chilapa.....	36
Cuaternario.....	37
CAPÍTULO 6. MARCO TEÓRICO	38
6.1 Tafonomía.....	38
6.2. Análisis estadísticos en la Paleontología	39
6.3 Modificaciones tafonómicas	40
6.3.1 Modificaciones por medio físicos	40
Abrasión-Pulido	40
Agrietamiento.....	41
Descamación	41
Fragmentación.....	42
Hoyos y perforaciones	43
Intemperismo	44

Óxido de manganeso	44
Marcas lineales en forma de V formadas por rocas y sedimentos	45
Decoloración	45
Pisoteos	45
Reemplazamiento	46
6.3.2 Modificaciones por medio físicos	46
Digestión	46
Marcas lineales en forma de U formadas por mordidas de roedor	46
Marcas lineales en forma de U formadas por raíces de plantas	47
CAPÍTULO 7. MÉTODOS Y TÉCNICAS ANALÍTICAS	48
7.1 Trabajo de campo	48
7.2 Trabajo de gabinete	49
7.3 Trabajo de laboratorio	50
Análisis de Difracción de Rayos X	51
Análisis de Florescencia de Rayos X	51
Análisis de Espectroscopia Infrarroja	51
Análisis de Microscopía Electrónica de Barrido	52
CAPÍTULO 8. RESULTADOS	53
8.1 Estratigrafía del área fosilífera de Santiago Yolomécatl	53
Conejo de Lucy	53
Jesus Bones	56
La Cruda	61
8.2 Registro del material postcraneal de <i>Nanotragulus</i> en Santiago Yolomécatl	67
8.3 Osteología del material postcraneal de <i>Nanotragulus</i>	70
Axis	70
Vértebras cervicales	70
Vértebras torácicas	71
Costillas	72
Radio-ulnas	73
Huesos radiales (esfenoides)	74
Metacarpiano	75
Húmero	76

Tibias.....	77
Calcáneos	78
Astrágalos.....	79
Metatarsianos	82
Falanges	83
8.4 Merística del material postcraneal de <i>Nanotragulus</i>	85
Axis	85
Costillas.....	85
Vértebras	86
Radio-ulnas	87
Huesos radiales (esfenoides).....	88
Calcáneos	88
Metacarpiano.....	89
Húmero.....	90
Tibias.....	91
Astrágalos.....	92
Metatarsianos	93
Falanges	94
8.5 Análisis estadísticos.....	95
8.5.1 Análisis Univariados.....	95
Prueba de normalidad de Shapiro-Wilk.....	95
Disparidad entre morfotipos.....	96
Análisis de Kurtosis	97
8.5.2 Análisis Multivariados.....	98
Análisis de componentes principales	98
Análisis discriminante.....	101
8.6 Tafonomía observada en el material postcraneal de <i>Nanotragulus</i>	103
8.6.1 Modificaciones por medio físicos.....	104
Abrasión	104
Agrietamiento.....	105
Depósitos de óxido de manganeso	106
Fragmentación.....	107
Hoyos y perforaciones	110
Intemperismo	111

Marcas lineales en forma de V formadas por rocas y sedimentos	112
Descamación	113
Decoloración	114
Pisoteos	114
Reemplazamiento por cristales de calcita	115
8.6.2 Modificaciones por medio físicos	117
Digestión	117
Marcas lineales en forma de U formadas por mordidas de roedor	119
Marcas lineales en forma de U formadas por raíces de plantas	121
8.7 Resultados de la Difracción de Rayos X	124
8.8 Resultados de la Espectroscopia Infrarroja.....	127
8.9 Resultados de la Fluorescencia de Rayos X	130
8.10 Resultados de la Microscopía Electrónica de Barrido	131
CAPÍTULO 9. DISCUSIÓN	134
9.1 Comparación morfológica entre el género <i>Nanotragulus</i>	134
Comparación con Loomis (1933)	135
9.2 Enfoque multivariante en relación con el tamaño de <i>Nanotragulus</i>	137
Tipo de hábitat	140
9.3 Biogeografía del género <i>Nanotragulus</i> : dispersión hacia el sur de México	141
9.4 Procedencia de los fósiles de <i>Nanotragulus</i>	145
Representación esquelética	145
Tafonomía observada en las tres localidades	145
Conejo de Lucy	149
Jesus Bones y La Cruda	150
9.5 Análisis mineralógicos.....	151
Mineralogía	151
Geoquímica	153
9.6 Reconstrucción Paleoambiental	155
Fauna asociada durante el Oligoceno temprano en la fauna local Iniyoo.....	155
Vegetación asociada y dieta	158
Factores abióticos.....	159
Paleoclima	161
Interpretación general	161

CAPÍTULO 10. CONCLUSIONES	163
BIBLIOGRAFÍA	165
ANEXOS.....	180

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Astrágalo y pie de los artiodáctilos primitivos	3
Figura 2. Filogenia de los artiodáctilos.....	4
Figura 3. Tres características morfológicas de Ruminantia.....	5
Figura 4. Dentadura inferior de <i>Nanotragulus</i>	6
Figura 5. Rango cronológico de la Familia Hypertragulidae.....	7
Figura 6. Rango cronológico de <i>Nanotragulus</i>	7
Figura 7. Reconstrucción de <i>Nanotragulus</i>	8
Figura 8. Las edades de los mamíferos terrestres de Norteamérica.....	11
Figura 9. Rango cronológico de las faunas continentales del Paleógeno	13
Figura 10. Mapa de ubicación de las faunas continentales del Paleógeno	14
Figura 11. Mamíferos identificados en la Fauna Local Iniyoo.....	16
Figura 12. Icnofósiles del área fosilífera de Santiago Yolomécatl	18
Figura 13. Serie de dientes del geómido <i>Gregorymys veloxikua</i>	18
Figura 14. Distribución paleogeográfica del género <i>Nanotragulus</i>	19
Figura 15: Localización del área fosilífera de Santiago Yolomécatl	23
Figura 16. Localidades muestreadas dentro el área fosilífera de Santiago Yolomécatl	24
Figura 17. Vista de las unidades litológicas en la localidad Jesus Bones.....	25
Figura 18. Vista de las unidades litológicas de la localidad La Cruda	25
Figura 19. Vista de las unidades litológicas de la localidad La Cruda	26
Figura 20. Mapa hidrográfico de Santiago Yolomécatl, Oaxaca, México.....	27
Figura 21. Paisaje actual con vista al pastizal inducido y el bosque al fondo	28
Figura 22. Restos del cráneo, la mandíbula superior y vertebras de un conejo	28
Figura 23. Mapa geológico del sur de México, distribución de rocas magmáticas terciarias	29
Figura 24. Mapa de la región sur de México con contexto y los límites de terrenos.	31
Figura 25. Columna estratigráfica de las unidades Mesozoicas en el área de estudio.....	32
Figura 26. Mapa geológico y plano estructural del área Yolomécatl-Tlaxiaco	34
Figura 27. Mapa geológico propuesto para el área de Yolomécatl-Tamazulapam	35
Figura 28. Posición de fracturas en cuatro elementos esqueléticos principales	43
Figura 29. Levantamiento de la columna.....	48
Figura 30. Limpieza y medición del material postcraneal	50
Figura 31. Utilización de muestras en los análisis mineralógicos	50
Figura 32. Columna estratigráfica de la localidad Conejo de Lucy.....	54
Figura 33. Afloramiento de niveles de la localidad Conejo de Lucy.....	55
Figura 34. Rizolitos observados en la localidad Conejo de Lucy.....	55
Figura 35. Fósiles de vertebrados observados en el estrato arcillo limoso	56
Figura 36. Columna estratigráfica de la localidad Jesus Bones.....	58
Figura 37. Vista de las cuatro unidades en la localidad Jesus Bones	37

Figura 38. Rizolitos observados en la localidad de Jesus Bones	37
Figura 39. Madriguera y fósiles de vertebrados en la localidad Jesus Bones.....	38
Figura 40. Observaciones en la localidad Jesus Bones.....	38
Figura 41. Columna estratigráfica de la localidad La Cruda	63
Figura 42. Vista de las seis unidades de la localidad La Cruda.....	64
Figura 43. Vetas y clastos de limos observadas en la localidad La Cruda	65
Figura 44. Niveles de silcretas observados en la localidad La Cruda.....	65
Figura 45. Rizolitos y madriguera observados en la localidad La Cruda	66
Figura 46. Icnofósiles observados en la localidad de La Cruda	66
Figura 47. Axis	70
Figura 48. Vérttebras	71
Figura 49. Costillas	72
Figura 50. Radio-ulnas.....	73
Figura 51. Huesos radiales.....	74
Figura 52. Metacarpianos	75
Figura 53. Húmero	76
Figura 54. Tibias.....	77
Figura 55. Calcáneos.....	78
Figura 56. Astrágalos pequeños.....	80
Figura 57. Astrágalos grandes	81
Figura 58. Metatarsianos.....	82
Figura 59. Falanges proximales	84
Figura 60. Falanges mediales y el distal	84
Figura 61. Medidas axis.....	85
Figura 62. Medidas costillas	85
Figura 63. Medidas vértebras.....	86
Figura 64. Medidas radio-ulnas	87
Figura 65. Medidas huesos radiales.....	88
Figura 66. Medidas calcáneo	88
Figura 67. Medidas metacarpianos	89
Figura 68. Medidas húmero	90
Figura 69. Medidas tibias.....	91
Figura 70. Medidas astrágalos	92
Figura 71. Medidas metatarsianos	93
Figura 72. Medidas falanges.....	94
Figura 73. Distribución bimodal de las medidas Pmm, Ai y Lmm en los astrágalos.....	95
Figura 74. Comparación en promedios entre ejemplares del morfotipo pequeño y grande	96
Figura 75. Gráfica de la distribución entre ejemplares del morfotipo pequeño y grande.....	97
Figura 76. Gráficas de las cargas positivas y negativos de los primeros tres componentes	99
Figura 77. Gráfica bivariada de los componentes principales 1 y 2	100
Figura 78. Material postcraneal de <i>Nanotragulus</i> con efectos de la abrasión	104
Figura 79. Microfotografía de MEB de una tibia con efectos de abrasión	105
Figura 80. Microfotografía de MEB de un metatarsiano con grietas	106
Figura 81. Material postcraneal con depósitos de óxido de manganeso.....	106
Figura 82. Ubicación de las fracturas en los elementos postcraneales de <i>Nanotragulus</i>	108
Figura 83. Patrones de fracturas en los elementos postcraneales de <i>Nanotragulus</i>	108
Figura 84. Patrones de fracturas y ángulos observados en 55 ejemplares	109

Figura 85. Patrones de rotura de los 68 ejemplares	109
Figura 86. Microfotografía de MEB de una falange en excelente estado de preservación	110
Figura 87. Microfotografía de MEB de dos tibias con hoyos y perforaciones	111
Figura 88. Material postcraneal de <i>Nanotragulus</i> con efectos de intemperismo.....	112
Figura 89. Material postcraneal de <i>Nanotragulus</i> con marcas lineales en forma de V	113
Figura 90. Material postcraneal de <i>Nanotragulus</i> con evidencia de descamación	113
Figura 91. Material postcraneal de <i>Nanotragulus</i> decoloración.....	114
Figura 92. Material postcraneal de <i>Nanotragulus</i> con evidencia de pisoteo parte 1	115
Figura 93. Material postcraneal de <i>Nanotragulus</i> con evidencia de pisoteo parte 2	115
Figura 94. Material postcraneal de <i>Nanotragulus</i> con evidencia de reemplazamiento	116
Figura 95. Microfotografía de MEB del relleno de cristales de calcita	116
Figura 96. Material postcraneal de <i>Nanotragulus</i> con evidencia de digestión.....	117
Figura 97. Microfotografía de MEB mostrando la digestión.....	118
Figura 98. Microfotografía de MEB del acercamiento a la corrosión de la diáfisis.....	118
Figura 99. Microfotografía de MEB de una tibia altamente perforada y corroída	119
Figura 100. Marcas lineales en U formadas por mordidas de roedor	120
Figura 101. Marcas lineales en forma de U hechas por roedor en astrágalo	120
Figura 102. Microfotografía de MEB de grietas dentro de las marcas de masticación	120
Figura 103. Fragmentos de tibias con marcas lineales U formadas por raíces de plantas	122
Figura 104. Microfotografía de MEB de marcas lineales formadas por raíces	122
Figura 105. Microfotografía de MEB de la corrosión por marcas de raíces.....	123
Figura 106. Microfotografía de MEB de corrosión por marcas de raíces con agrietamiento..	123
Figura 107. Material postcraneal de <i>Nanotragulus</i> con marcas lineales U ramificadas.....	123
Figura 108. DRX de los sedimentos asociados a huesos de <i>Nanotragulus</i>	124
Figura 109. DRX de una tibia de <i>Nanotragulus</i>	125
Figura 110. DRX de una vértebra de <i>Nanotragulus</i>	126
Figura 111. IR de los sedimentos asociados a huesos de <i>Nanotragulus</i>	127
Figura 112. IR de una tibia de <i>Nanotragulus</i>	128
Figura 113. IR de una vértebra de <i>Nanotragulus</i>	129
Figura 114. Gráfica de elementos de <i>Nanotragulus</i> con reemplazamiento	131
Figura 115. Gráfica de elementos de la superficie de una tibia de <i>Nanotragulus</i>	132
Figura 116. Gráfica de elementos de una falange de <i>Nanotragulus</i>	132
Figura 117. Gráfica de elementos de una tibia de <i>Nanotragulus</i> con corrosión.....	133
Figura 118. Gráfica de elementos de una vértebra de <i>Nanotragulus</i>	133
Figura 119. Comparación entre elementos postcraneales de <i>Nanotragulus</i>	137
Figura 120. Elementos postcraneales donde fue posible observar los dos morfotipos.....	138
Figura 121. Diferencia en el tamaño de los astrágalos del morfotipo grande y el pequeño	138
Figura 122. Reconstrucción de la pata delantera y trasera de <i>Nanotragulus</i> (MP)	141
Figura 123. Regiones geográficas durante el Oligoceno en Norteamérica.....	144

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Conjunto faunístico del área fosilífera del Oligoceno temprano en Oaxaca	17
Tabla 2. Restos fragmentarios de <i>Nanotragulus</i>	20
Tabla 3. Etapas de meteorización para mamíferos pequeños (Andrews, 1990)	41
Tabla 4. Agentes que crean roturas en elementos esqueléticos	42
Tabla 5. Localización y profundidad de hoyos y perforaciones en huesos	44
Tabla 6. Número total de ejemplares, y su estado actual.....	67
Tabla 7. Registro del material postcraneal de <i>Nanotragulus</i> Santiago Yolomécatl	68
Tabla 8. Abreviaturas y nombre completo de las medidas tomadas de los astrágalos	93
Tabla 9. Abreviaturas y nombre completo de las medidas tomadas de las falanges	94
Tabla 10. Prueba de normalidad de Shapiro-Wilk en la muestra de astrágalos.....	95
Tabla 11. Disparidad entre astrágalos de morfotipo pequeño y grande.....	96
Tabla 12. Primeros tres componentes principales de los astrágalos	99
Tabla 13. Clasificación y jackknife de los valores perteneciente a los astrágalos.....	101
Tabla 14. Grupo, clasificación dada y jackknife de los datos del análisis discriminante	102
Tabla 15. Modificaciones tafonómicas generales observadas en el material postcraneal	103
Tabla 16. Nivel de fragmentación en los 68 ejemplares.....	107
Tabla 17. Porcentaje en peso de los elementos mayoritarios.....	130
Tabla 18. Porcentaje en peso de los elementos traza	131
Tabla 19. Comparación entre <i>Nanotragulus</i> de Estados Unidos	135
Tabla 20. Comparación entre <i>Nanotragulus</i> de Loomis (1933) y la Fauna Local Iniyoo	136
Tabla 21. Base de datos de los morfotipos sin clasificar, pequeños y grandes.....	180
Tabla 22. Modificaciones tafonómicas y agentes productores en el material postcraneal	181

RESUMEN

Los elementos postcraneales de *Nanotragulus* se han recolectado de sedimentos fluvio-lacustres del Oligoceno temprano en Santiago Yolomécatl, al noroeste de Oaxaca. La fauna del sitio ha recibido el nombre de la Fauna local Iniyoo, y se localiza en el margen de un cuerpo de agua lacustre que frecuentemente recibía aporte sedimentario de lugares cercanos.

Los elementos postcraneales incluyen vértebras, radio-ulnas, huesos radiales, metapodiales, un húmero, tibias, calcáneos, astrágalos, falanges y costillas fragmentadas, los cuales mostraron diferencia de tamaño y sugirieron la presencia de dos morfotipos en la muestra. A través de análisis univariados y multivariados, los astrágalos rechazaron la posibilidad de un solo morfotipo de *Nanotragulus*, demostrando que el cambio de tamaño está relacionado a la preferencia de hábitat. Se sugiere que el morfotipo más grande estuvo mejor adaptado a zonas abiertas mientras que el pequeño prefería zonas cerradas.

Los resultados de los análisis mineralógicos junto con la fauna asociada, permitieron inferir dos hábitats que cubren desde áreas abiertas en su mayoría representadas por árboles y arbustos y el otro representado por áreas boscosas cerradas con dominio de árboles. El clima era semi-árido y subhúmedo con lapsos de sequía e inundación.

Los análisis tafonómicos sugieren que existieron etapas de inundación donde los restos fueron dispersados y transportados a corta distancia por flujos hidráulicos de baja energía hacia su sitio de entierro final. El transporte se considera escaso y de baja energía debido a la excelente conservación de los fósiles, en gran parte debido a la estructura resistente e impermeable de la montmorillonita. Las modificaciones físicas incluyeron agrietamientos, descamación, fragmentación, hoyos y perforaciones, óxido de manganeso, marcas en forma de “V” por arrastre, marcas de raíces de plantas, reemplazamiento por cristales de calcita y digestión. En menor cantidad, las modificaciones biológicas incluyen mordeduras de roedor, decoloración ósea, intemperismo, fracturas por pisoteo y abrasión.

En cuanto a la comparación en el tamaño con especímenes de Estados Unidos, *Nanotragulus* de la Fauna Local Iniyoo era mucho más grande que sus contemporáneos. Además, su distribución geográfica se expande 1,400 km al sur constituyendo el registro más sureño del género en Norteamérica.

Palabras claves: Fósiles, Paleógeno, Arikareano, Paleoambiente, Tafonomía.

ABSTRACT

Nanotragulus postcranial elements have been collected from early Oligocene fluvio-lacustrine sediments in Santiago Yolomécatl, northwest of Oaxaca. The fauna of the site has received the name Iniyoo Local Fauna, and is located on the margin of a body of water that frequently received sedimentary input from nearby places.

Postcranial elements include vertebrae, radio-ulnae, radial bones, metapodials, a humerus, tibiae, calcaneus, astragalus, phalanges and fragmented ribs, which showed size difference and thus suggested the presence of two morphotypes in the sample. Through univariate and multivariate analyzes, the astragalus rejected the possibility of a single *Nanotragulus* morphotype, demonstrating that the change in size is related to habitat preference. It is suggested that the larger morphotype was better adapted to open areas while the smaller one preferred closed areas.

The results of the mineralogical analyzes together with the associated fauna, allowed to infer two habitats, one included an open area mostly represented by trees and shrubs and the other represented closed forested areas with tree dominance. The weather was semi-arid and subhumid with periods of droughts and floods.

Taphonomic analyzes suggest that there were flood stages where the remains were dispersed and transported in a short distance by low-energy hydraulic flows until their final burial. Transport is considered low due to the excellent preservation of fossils, largely due to the resistant and impermeable structure of the montmorillonite. Physical modifications included cracking, fragmentation, holes and perforations, manganese oxide, "V" marks, plant root marks, replacement by calcite crystals and digestion. To a lesser extent, biological modifications include peeling, rodent bites, bone discoloration, weathering, trampling fractures and abrasion.

As for the comparison in size with specimens from the United States, *Nanotragulus* of the Iniyoo Local Fauna was much larger than its contemporaries. In addition, its geographical distribution expands 1,400 km down south, constituting the southernmost record of the genus in North America.

Keywords: Fossils, Paleogene, Arikareean, Paleoenvironment, Taphonomy.

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN

El registro fósil además de ser una documentación numérica y descriptiva de especímenes proporciona una vista al pasado a través del estudio del cambio faunístico y las modificaciones climáticas y ambientales (Benton y Pearson, 2001; Benton y Harper, 2009). Por esta razón, en estudios previos, se utilizaron fósiles de vertebrados con el fin de realizar reconstrucciones paleoambientales.

La tafonomía es la subdisciplina de la paleontología dedicada al estudio de procesos que operan en los restos orgánicos después de la muerte para formar un depósito fósil (Gifford, 1981; Arroyo-Cabrales, 1994). La mayoría de veces, las reconstrucciones paleoambientales se realizan en ausencia de datos tafonómicos y sedimentológicos. Behrensmeyer (1991) sostiene que para obtener una correcta interpretación, es necesario combinar los caracteres ecomórficos de los taxones con la evidencia tafonómica y sedimentológica para una acertada interpretación de los habitats y comunidades originales. De forma similar, Arroyo-Cabrales (1994) menciona que el método más utilizado en la reconstrucción de comunidades implica la identificación de restos esqueléticos (Graham y Semken, 1987; Arroyo-Cabrales, 1994), un análisis tafonómico integral, y la comparación con comunidades fósiles y actuales.

La importancia de los estudios tafonómicos en vertebrados radica en la obtención de pautas sobre el uso de datos paleontológicos con el fin de abordar preguntas evolutivas y paleoecológicas (Olson, 1980; Behrensmeyer y Kidwell, 1985; Behrensmeyer, 1991). Cada acumulación de vertebrados proporciona evidencia sobre una amplia gama de variables que se relacionan con la historia tafonómica, y esta historia, a menudo compleja, involucra numerosas y diferentes fases en su transición de la biosfera a la litosfera (Behrensmeyer, 1991).

México cuenta con localidades fosilíferas que abarcan desde el Precámbrico (aprox. 560 millones de años) hasta el Holoceno (aprox. 5,000 años) (Arroyo-Cabrales *et al.* 2008). Debido a la historia geológica del país y a la naturaleza del registro fósil, existen periodos que están mejor representados, ambientes que aparecen con mayor frecuencia que otros y grupos biológicos con un registro muy abundante, mientras que en otros es escaso o nulo (Arroyo-Cabrales *et al.* 2008). Para el caso del Oligoceno, existe una localidad en México, recientemente descrita, esta es la fauna local Iniyoo en Santiago Yolomécatl, Oaxaca (Oligoceno temprano).

Los mamíferos son el grupo zoológico que ha sido más estudiado, tanto en el presente como en el pasado, incluyendo aspectos de su biología y ecología (Arroyo-Cabrales *et al.* 2008).

Debido a su historia geológica y posición geográfica, México tiene una gran diversidad de condiciones ambientales, que se refleja en su alta biodiversidad de mamíferos, y jugó un papel importante en la evolución de varios grupos de mamíferos durante el Cenozoico (Montellano-Ballesteros y Jiménez-Hidalgo, 2006). Sin embargo, a pesar de la gran cantidad de información que los fósiles proporcionan sobre el ambiente y los procesos posteriores al enterramiento, en México son escasos los estudios en mamíferos que realicen multi-análisis, enfocados en tafonomía y sedimentología.

Las investigaciones en esqueletos postcraneales proveen información valiosa en la reconstrucción de los paleoambientes debido a la historia que se obtiene a través de la observación de las características morfológicas. Por ejemplo, es posible detectar variaciones métricas en un ensamblaje fósil con individuos pertenecientes a la misma especie. Estas variaciones, llamadas morfotipos nos proporcionan datos importantes en cuanto a la alimentación, dimorfismo sexual, o si hubo una mezcla de fósiles provenientes de diferentes períodos de tiempo, entre otros. Por lo que, un enfoque estadístico puede proporcionar información de circunstancias que pueden no estar representadas en los ecosistemas actuales.

En el presente trabajo, se presenta el esqueleto postcraneal del rumiante basal *Nanotragulus* (Artiodactyla: Hypertragulidae) y la aplicación de un multi-análisis enfocado en aspectos tafonómicos, sedimentológicos y estadísticos. Este estudio permitirá comprender los procesos y factores que predisponen a modificaciones físicas y biológicas entre el momento de la muerte y el entierro del esqueleto postcraneal, con el fin de proporcionar información sobre el paleoambiente durante el Oligoceno temprano en el sur de México.

1.1 Problemática

A pesar de que existen descripciones postcraneales y numerosos registros del género *Nanotragulus* en Norteamérica, una desventaja en el estudio del género radica en la carencia de información de hábitat.

En ninguna otra parte de México hay registro del género *Nanotragulus* sin embargo, esto no significa que no existan vestigios, ya que existen sitios dentro del país que se encuentran inexplorados y donde todavía hace falta información sedimentológica y paleontológica.

En cuanto a la reconstrucción paleoambiental, el área de Santiago Yolomécatl cuenta con evidencia e información geológica, así como también restos conservados de numerosos

especímenes. Los fósiles de *Nanotragulus* presentan evidencia tafonómica de los diversos agentes que actuaron sobre ellos durante el período postmortem y la fósil-diagénesis, los cuales a su vez nos proporciona información valiosa para la interpretación. Sin embargo, aquí como en otros sitios es inevitable el hecho que comúnmente los mismos procesos tafonómicos llevan a los fósiles ser desgastados por transporte, el intemperismo y consecuentemente su destrucción. Por lo anterior, es importante e indispensable tener en cuenta que el ensamblaje puede tener poco parecido a la comunidad animal que alguna vez existió (Olson, 1980).

1.2 Orden Artiodactyla

Los artiodáctilos son el grupo ungulado más diverso, con 79 géneros vivos y un registro fósil rico que se remonta al Eoceno temprano. Veintisiete familias son reconocidas durante el Cenozoico, de las cuales diez sobreviven en la fauna moderna (Carroll, 1988). Es habitual utilizar la forma del astrágalo especializado como base para definir el origen de los artiodáctilos (Carroll, 1988). La configuración de las superficies articuladas en forma de polea del astrágalo (Fig. 1), tanto proximales con la tibia como distales con el navicular y el cuboide, hacen un patrón que limita el movimiento del pie al plano vertical, permitiendo una conversión de fuerza mucho más efectiva a través de las articulaciones (Carroll, 1988).

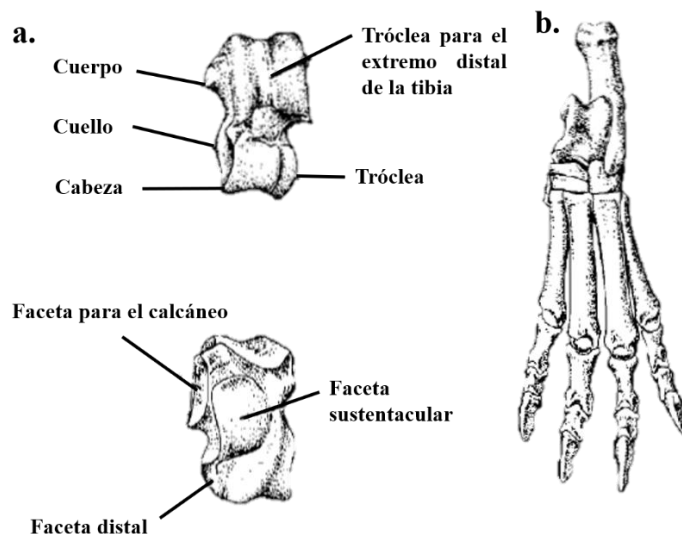


Figura 1. a. Astrágalo del artiodáctilo primitivo *Diacodexis*. Las superficies de articulación proximal y distal presentan la forma de una polea, lo que permite una flexión controlada en el plano vertical entre la pierna inferior y el pie; **b.** Pie de un artiodáctilo primitivo, el Agriocoérido *Agriochœrus*. Figura modificada de Carroll (1988).

Los artiodáctilos irradiaron ampliamente en todos los continentes del norte durante el Eoceno temprano y medio. Aproximadamente 20 familias aparecieron durante el Eoceno tardío. Al final del Eoceno, todos los grupos principales de artiodáctilos habían emergido (Fig. 2). Los miembros modernos del orden pueden clasificarse convenientemente en tres grupos principales: el suborden Suiformes, que incluye cerdos modernos, pecaríes y el hipopótamo; Tylopoda con camellos y llamas; y Ruminantia, que incluye tragulidos, jirafas, venados, antílopes y ganado (Carroll, 1988).

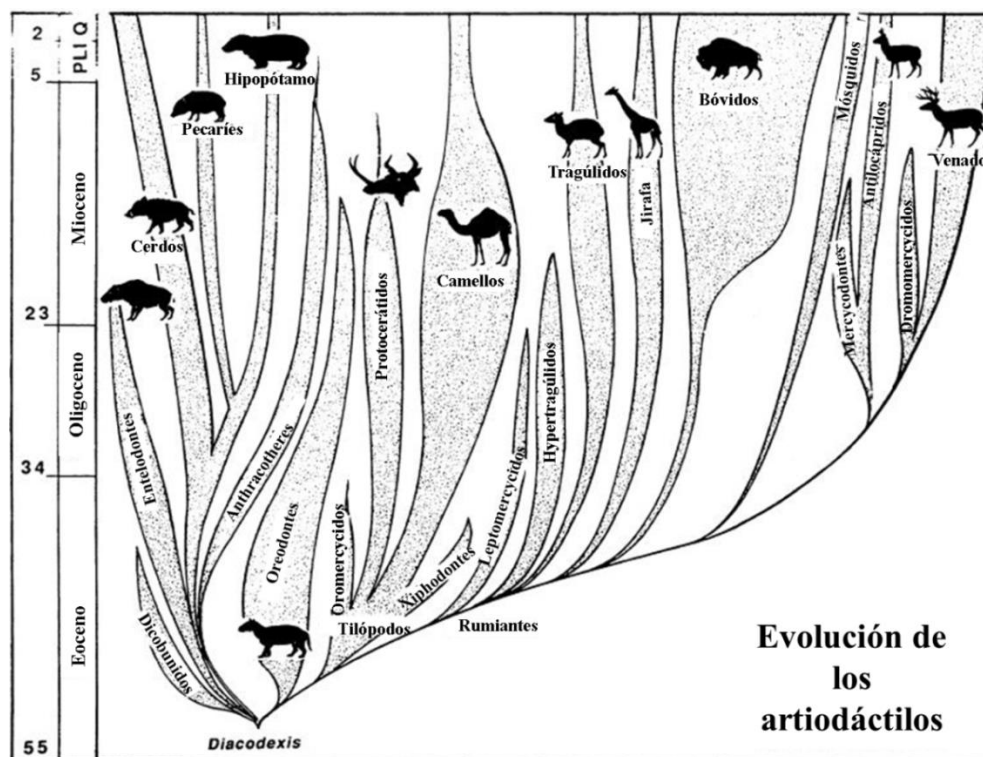


Figura 2. Filogenia de los artiodáctilos. Figura modificada de Prothero (1994).

1.3 Suborden Ruminantia

Los rumiantes emergieron como parte de la radiación de los artiodáctilos selenodontes que se diversificaron durante la segunda mitad del Eoceno medio en Norteamérica y Asia, con conocidos intercambios faunísticos producidos intermitentemente entre ellos durante el Eoceno (Métais y Vislobokova, 2007). Este fue un tiempo relativo de enfriamiento y aridez, siguiendo el “Óptimo Climático del Eoceno” (Janis y Theodor, 2014).

La evolución de los rumiantes, similar a la evolución de muchos otros mamíferos herbívoros, refleja bastante bien los cambios de los ambientes, ya que se caracterizan por presentar una buena adaptabilidad y una rápida especiación (Vislobokova 1997). Miembros de Ruminantia presentan tres características morfológicas: la fusión del cuboide-navicular en el hueso del tarso, caninos inferiores con forma de incisivo y la ausencia de incisivos superiores (Fig. 3) (Métais y Vislobokova, 2007).

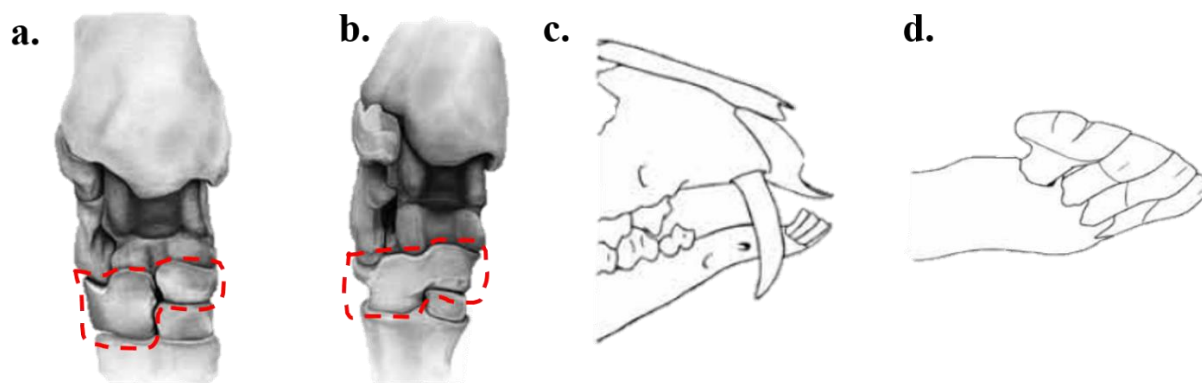


Figura 3. Tres características morfológicas de Ruminantia. **a.** Tarso derecho de una llama, con los huesos cuboides y navicular no fusionados; **b.** Tarso derecho de un alce con el hueso cuboide-navicular fusionado; **c.** Ausencia de incisivos superiores de *Tragulus meminna*; **d.** Caninos inferiores con forma de incisivo de *Giraffa camelopardalis*. Figuras modificadas de Janis y Theodor (2014).

La diversidad taxonómica y la distribución geográfica de los rumiantes modernos hacen que clásicamente se clasifiquen como el grupo más exitoso de mamíferos ungulados existentes (Métais y Vislobokova, 2007). Se distinguen principalmente de otros mamíferos ungulados en su capacidad de rumiar ("masticar") debido a su complejo sistema digestivo que incluye un estómago con múltiples cámaras y una asociación simbiótica con bacterias en el intestino para la fermentación de celulosa (Webb y Taylor, 1980; Métais y Vislobokova, 2007).

Los primeros rumiantes están entre los ungulados más pequeños jamás registrados. Su tamaño varía desde el de un pequeño conejo (*Hypisodus*) hasta el de un ciervo almizclero (*Prodremotherium*) (Métais y Vislobokova, 2007). La mayoría de ellos probablemente no eran fisiológicamente rumiantes, ya que el peso mínimo para que un animal desarrolle un proceso de rumiación viable es de alrededor de 5 kg (Van Soest, 1982; Métais y Vislobokova, 2007). La estructura del aparato de masticación, la articulación temporomandibular y la morfología de los dientes de los primeros rumiantes sugieren una dieta herbívora y ciertamente tenían un

importante componente frugívoro en sus hábitos alimenticios debido a su pequeño tamaño y su probable incapacidad para digerir una gran cantidad de la parte estructural de las plantas, que requiere fermentación (Janis, 1984; Nowak, 1999).

1.4 Familia Hypertragulidae

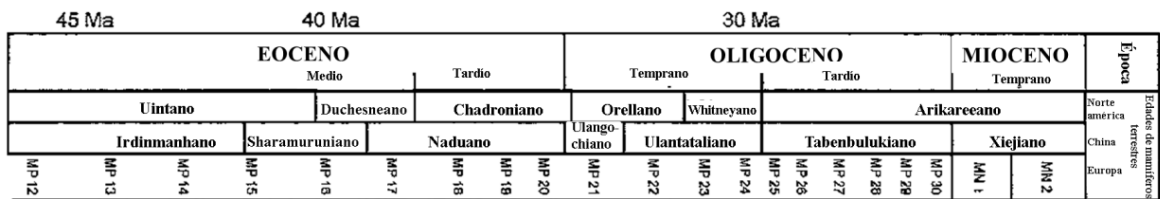
La Familia Hypertragulidae es una de las primeras familias de rumiantes y formó parte de la radiación de los selenodontes que comenzó en el Eoceno medio. El término selenodonte se refiere al desarrollo de cúspides en forma de luna en los molares y premolares molarizados (Fig. 4). La masticación de los selenodontes fue una adaptación clave que ayudó a desencadenar la radiación de familia (Gazin, 1955; Webb, 1998). La familia incluye cinco géneros: *Andegameryx*, *Hypertragulus*, *Hypisodus*, *Nanotragulus*, *Notomeryx*, *Parvitrágulus*, y *Simimeryx* (Webb y Taylor, 1980; Webb, 1998).



Figura 4. Vista superior y lateral (**a, b**) de la dentadura inferior de *Nanotragulus*, donde se aprecian las cúspides. Figuras obtenidas de Loomis (1933) y Jiménez-Hidalgo *et al.* (2015).

La aparición de Hypertragulidae coincidió con un enfriamiento adicional durante el Eoceno-tardío/Oligoceno-temprano, se considera que emigraron de Asia durante el Eoceno medio (Métais y Vislobokova, 2007). Excepto por un género del Eoceno de Mongolia, la familia es de distribución exclusivamente Norteamérica (Scott y Jepsen, 1940) y se extendió desde el Uintaniano tardío y Duchesneano (*Simimeryx*) hasta el Mioceno en el Arikareano tardío (*Hypertragulus* y *Nanotragulus*), aproximadamente 41-24 Ma (Fig. 5) (Vislobokova, 1998),

pero el período de mayor abundancia y diversificación fue durante el Oligoceno del Grupo geológico White River (Scott y Jepsen, 1940). Estos animales mostraron adaptaciones para una dieta folívora y un hábitat de bosque o matorral más abierto (Janis y Theodor, 2014).



Familia Hypertragulidae

Figura 5. Rango cronológico de la Familia Hypertragulidae. Figura modificada de Métais y Vislobokova (2007).

1.5 Género *Nanotragulus* Lull, 1922

El género *Nanotragulus* (Artiodactyla: Hypertragulidae) es un rumiante basal extinto con un rango cronológico desde el Oligoceno temprano hasta el Mioceno de Norteamérica (Whitneyano-Arikareano), y es un mamífero típico del Arikareano (Fig. 6). El nombre del género *Nanotragulus* se refiere a su tamaño pequeño, y fue nombrado por el profesor F.B. Loomis de Amherst College, en 1908, durante una expedición donde se recolectó (Lull, 1922). *Nanotragulus* es el único hipertragúlido desconocido para el Eoceno (Métais y Vislobokova, 2007) y apareció por última vez a finales del Arikareano (Hayes, 2000).

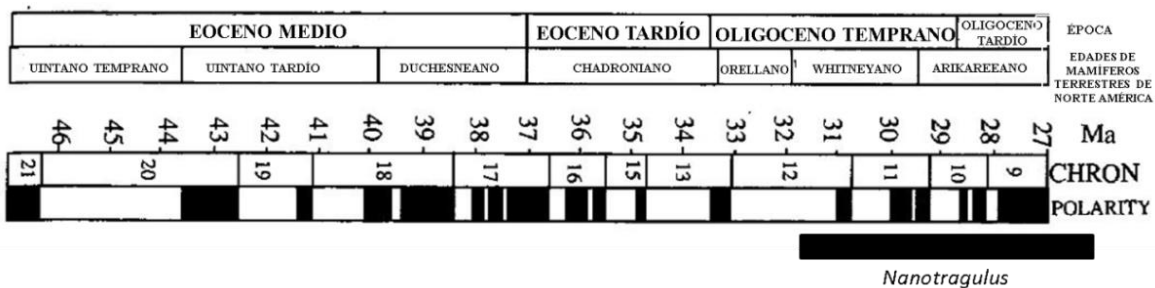


Figura 6. Rango cronológico de *Nanotragulus*. Figura modificada de Métais y Vislobokova (2007).

Parecidos a pequeños ciervos, no eran más grandes que un gato doméstico con dientes rectos y adaptados para comer hierba. Formaban parte de la comunidad de forrajeo, aunque comían hojas y vegetación suave. Se les llama "ciervos" debido a su similar forma a un ciervo

miniatura, sin embargo, las dos familias están relacionadas distantemente (MacDonald y MacDonald, 1980).

La presencia de dedos completos en las patas traseras (Fig. 7) es una característica distintiva fundamental del género *Nanotragulus*, que lo separa de otros hipertragúlidos (Loomis, 1933). Además, la altura y anchura de las coronas molares, el tamaño de la bulla y las diferencias constantes en los premolares también sirven para distinguir el género (Matthew, 1926).

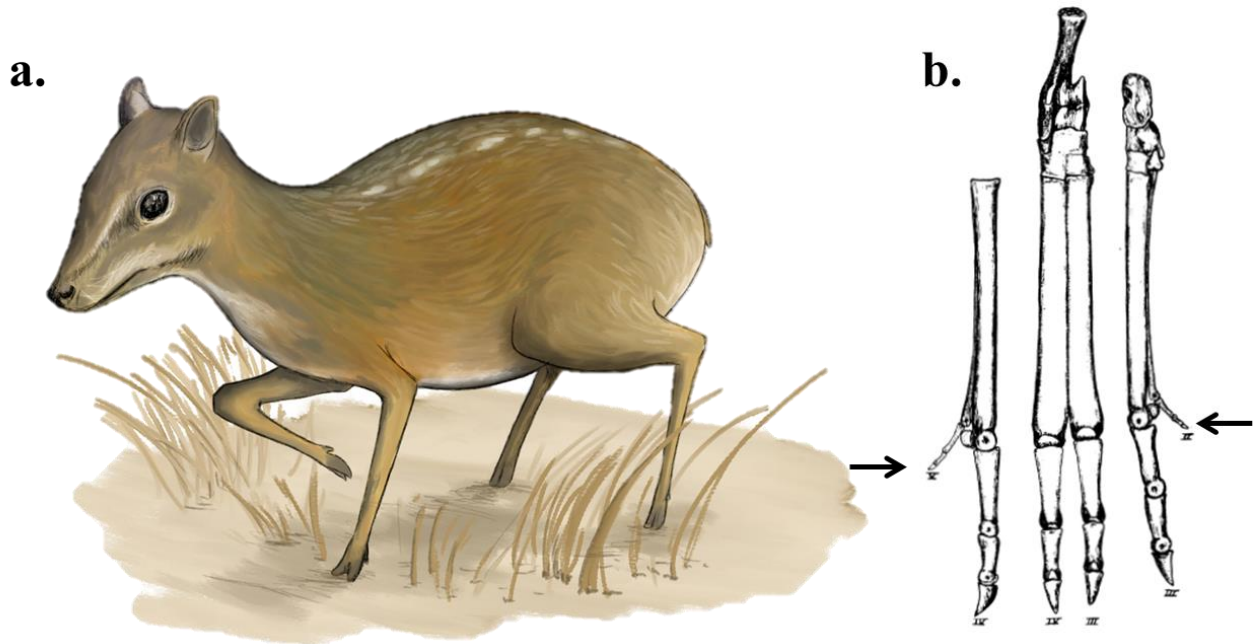


Figura 7. a. Reconstrucción de *Nanotragulus*. **b.** Dedos completos en las patas traseras de *Nanotragulus*. Figura **b** obtenida de Loomis (1933).

CAPÍTULO 2. FUNDAMENTOS DE INVESTIGACIÓN

2.1 Justificación

La literatura sobre estudios tafonómicos de mamíferos en México es prácticamente escasa para el tiempo del Oligoceno temprano. El presente estudio pretende contribuir al conocimiento del rumiante basal *Nanotragulus* perteneciente a la Familia Hypertragulidae, procedente de depósitos del Oligoceno temprano (30 Ma) del área fosilífera de Santiago Yolomécatl, Oaxaca, México. Los análisis tafonómicos llevados a cabo en los esqueletos postcraneales brindarán información valiosa acerca del paleoambiente donde habitaron, así como también los procesos que llevaron a su muerte durante el Oligoceno temprano en esta parte del sur de México.

2.2 Hipótesis de trabajo

El estudio tafonómico realizado en el material postcraneal del rumiante basal *Nanotragulus* del área fosilífera de Santiago Yolomécatl, permitirá observar modificaciones biológicas y físicas relacionadas a ambientes de inundación, donde el transporte es escaso y el tiempo de exposición a superficie es breve previo al entierro.

2.3 Objetivos

Realizar análisis tafonómicos y estadísticos en dos morfotipos de *Nanotragulus* con el fin de establecer una diferenciación taxonómica entre ellos, determinar la historia tafonómica de los restos, y su respectiva interpretación paleoambiental durante el Oligoceno temprano en Santiago Yolomécatl, Oaxaca, México.

2.4 Objetivos específicos

- Describir, caracterizar y foto-documentar el material postcraneal fósil de dos morfotipos del rumiante basal *Nanotragulus*.
- Realizar análisis multivariados y univariados en astrágalos de *Nanotragulus* con el fin de establecer una diferencia estadística entre los morfotipos.

- Identificar y describir los procesos que interactuaron antes, durante y después del depósito de los restos fósiles.
- Realizar un estudio mineralógico utilizando las técnicas analíticas modernas para caracterizar los minerales de los sedimentos asociados y de los fósiles de *Nanotragulus*: Difracción de Rayos X, Análisis de Fluorescencia de Rayos X, Microscopía Electrónica de Barrido, y Espectrometría Infrarroja.
- Realizar la caracterización estratigráfica de los estratos donde fueron hallados los ejemplares de *Nanotragulus*.
- Realizar la reconstrucción paleoambiental de acuerdo a los estudios tafonómicos y aumentar el conocimiento regional sobre los hábitats en los que vivió *Nanotragulus* durante el Oligoceno temprano.

CAPÍTULO 3. ANTECEDENTES

3.1 Oligoceno temprano

En Norteamérica, el único método práctico para correlacionar y fechar la mayoría de los depósitos terrestres del Cenozoico ha sido con los mamíferos terrestres, utilizando las edades de los mamíferos terrestres de Norteamérica (NALMA, por sus siglas en inglés) (Prothero, 1998). Hay tres edades de mamíferos terrestres durante el Oligoceno: el Orellano, el Whitneyano y el Arikareano (Fig. 8) (Métais y Vislobokova, 2007).

Ma	Época		Edades de mamíferos terrestres de Norteamérica
0.01	Pleistoceno	Tardío	Rancholabreano
0.25		Temprano	Irvingtoniano
1.8	Plioceno	Tardío	Blancano
4.8		Temprano	
5.3	Mioceno		Hemphilliano
8.8		Tardío	Clarendoniano
11.0		Medio	Barstoviano
15.8			Hemingfordiano
18.8		Temprano	Arikareano tardío
23.0	Oligoceno	Tardío	Arikareano temprano
29.4			Whitneyano
31.9		Temprano	Orellano
33.4	Eoceno	Tardío	Cladroniano
37.1			Duchesneano
39.5			Uintano
45.9		Medio	Bridgeriano
50.4			Wasatchiano
55.5		Temprano	

Figura 8. Edades de los mamíferos terrestres de Norteamérica (NALMA, por sus siglas en inglés). Figura modificada de Montellano-Ballesteros y Jiménez-Hidalgo (2006).

Las extinciones del Eoceno-Oligoceno duraron aproximadamente 10 millones de años, comenzando con una extinción importante de organismos tropicales al final del Eoceno medio (37-38 Ma), y seguido de un evento de enfriamiento global significativo y un evento de extinción menor en el Oligoceno temprano (33 Ma), con extinciones menores en el Eoceno tardío (35 Ma) y en el Oligoceno medio (30 Ma) (Prothero, 1994).

Los paleontólogos ubican el límite del Eoceno/Oligoceno por el cambio dramático en la fauna, conocido como el "Grande Coupure" (Oligoceno temprano). Este límite marcó la extinción de varios grupos de mamíferos endémicos del Eoceno y coincide con los eventos globales (cambios de circulación, glaciación de la Antártica, un evento de isótopos de oxígeno y la crisis floral terrestre) que se produjo durante este período (Prothero, 1998).

El evento glacial del Oligoceno temprano, con una duración de aproximadamente un millón de años, desencadenó cambios masivos en cuanto a la vegetación, así como también extinciones y migraciones significativas en gran parte del mundo (Prothero, 1998). Sin embargo, es posible observar los cambios de temperatura, durante el mismo periodo, en los fósiles de la fauna de Norteamérica. Un ejemplo claro son los caracoles terrestres del Chadroniano, que generalmente se encontraban en climas subtropicales (16.5°C) con precipitación estacional (450 mm). Cabe mencionar que fueron reemplazados durante el Orellano por pequeños taxones con caparazón tolerantes a la sequía, indicando un cambio de hábitat a bosques cálidos y templados, con una estación seca pronunciada (Prothero, 1998).

En cuanto a la paleogeografía, la Orogenia Laramide, que había dominado el oeste de Norteamérica a través de la mayor parte del Paleoceno y el Eoceno cesó durante el Eoceno tardío y en su lugar hubo un retorno de la subducción normal y volcanismo (Prothero, 1998).

De acuerdo con Trujillo-Candelaria (1977), el Eoceno-Oligoceno en México, de manera general, que está presente en numerosas localidades, está constituido por conglomerados conformados por fragmentos que incluyen calizas, riolitas, andesitas, rocas metamórficas, granitos, etc. Estos conglomerados están englobados comúnmente por materiales arcillosos o arcillo arenosos de color generalmente rojo. Intercalado con los conglomerados, se pueden encontrar capas de lutitas, areniscas, calizas lacustres, yeso y tobas de composición riolítica y andesítica. Algunas formaciones de este tipo se observan en Huajuapán, Oaxaca (Salas, 1949); Zacatecas, Guanajuato y Taxco (Edward, 1956); Morelos y Guerrero (Fries, 1960); Hidalgo y México (Bryan, 1948); y Coahuila, Zacatecas y Durango (Rogers *et al.* 1961).

3.2 Paleontología en México

En México, solo se conocían tres localidades continentales con mamíferos y otros vertebrados fósiles del Paleógeno: Lomas las Tetas de Cabra en Baja California Norte (Wasatchiano, Eoceno-temprano, c.a. 55 Ma); El Marfil en Guanajuato (Bridgeriana-Uintaniana, Eoceno-medio, c.a. 48 Ma); y Rancho Gaitán en Chihuahua (Chadroniana, Eoceno-tardío, c.a. 37 Ma) (Fig. 9 y 10) (Jiménez-Hidalgo y Guerrero-Arenas, 2015). Estas faunas de mamíferos eocénicos, no son coetáneas, sino sucesivas y registran parcialmente unos 18 Ma de evolución mastofaunística en un extenso territorio de 9° (21° y 30° Latitud Norte) latitudinales de amplitud, situado en Norteamérica Meridional (Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2002).

Anteriormente no se conocía ninguna localidad con fósiles continentales del Paleógeno en el sur de México (Montellano-Ballesteros y Jiménez-Hidalgo, 2006), y no fue hasta el año 2010, donde numerosos trabajos paleontológicos llevados a cabo en la Mixteca Alta de Oaxaca, permitieron el descubrimiento de las primeras localidades fosilíferas (Jiménez-Hidalgo y Guerrero-Arenas, 2015).

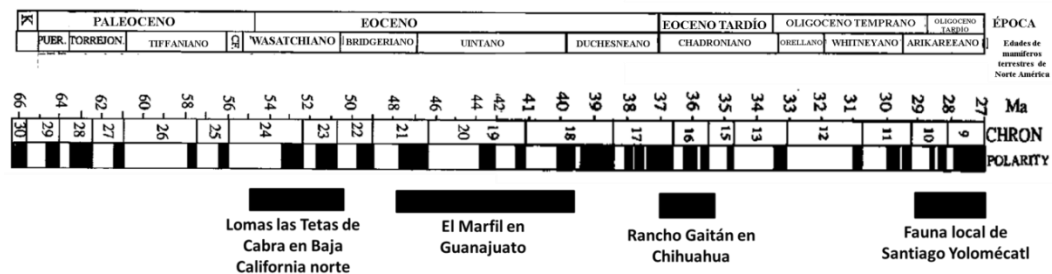


Figura 9. Rango cronológico de las faunas continentales del Paleógeno; Lomas las Tetas de Cabra en Baja California Norte, El Marfil en Guanajuato, Rancho Gaitán en Chihuahua y la fauna local Iniyoo de Santiago Yolomécatl. Figura modificada de Métais y Vislobokova (2007).



Figura 10. Mapa de ubicación de las faunas continentales del Paleógeno.

▪ **Loma Las Tetas de Cabra, Baja California Norte.**

En la formación Loma Las Tetas de Cabra, aflora una secuencia de capas rojas de 50 m de espesor las cuales consisten de limolitas y areniscas arkósicas de grano fino, muy deleznales, ocasionalmente intercaladas por conglomerados de composición similar, depositadas en un ambiente fluvio lacustre y dispuestas en capas delgadas (Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2002).

La composición taxonómica de la fauna incluye 11 órdenes, 15 familias y 16 géneros monotípicos y son característicamente Wasatchiana, consiste en una combinación de taxa arcaicos (Paleocénicos) como los Condylarthra, Mesonychia, Pantodonta y Tillodontia, con taxa modernos como los Carnivora, Perissodactyla, Artiodactyla y Rodentia (Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2002).

- **Fauna local el Marfil, Guanajuato**

El área presenta un relieve moderado que incluye unidades sedimentarias marinas y se encuentra discordantemente cubierto por una unidad calcárea intensamente plegada. Los conglomerados rojos de Guanajuato presentan 2,000 m de espesor y están constituidos por una intercalación de limolitas, areniscas y conglomerados polimícticos de composición filarenítica-calcilítica, moderadamente litificados, dispuestos en capas medianas a gruesas. Dentro del contexto de ambientes deposicionales del sistema fluvial se observan abanicos aluviales, canales y terrazas de inundación (Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2002).

La edad relativa de este conglomerado rojo de Guanajuato ha sido asignada al Eoceno y se asocia a un evento regional producto de la Orogénesis Laramide en México. La fauna local de esta región del Marfil incluye cinco órdenes, siete familias y varios géneros (Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2002).

- **Fauna local Rancho Gaitán, Formación Prietos, Chihuahua**

La fauna local de Rancho Gaitán se ubica en la Formación Prietos y tiene un espesor de 250 m. Está conformado por un conglomerado calcilitítico basal, una secuencia piroclástica tobácea asociada a un lahar parcialmente retrabajado, Este conglomerado hacia la cima muestra intercalaciones de areniscas y limolitas tobáceas, ambas portadoras de vertebrados fósiles (Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2002).

La fauna incluye 4 órdenes, 11 familias y 15 géneros, casi todos ellos monotípicos. Esta fauna es significativa ya que ha sido asignada al Eoceno y ayuda a establecer la edad del vulcanismo silicico explosivo en Chihuahua Nororiental, el cual podría estar relacionado con el que originó a la Sierra Madre Occidental (McDowell y Clabaugh, 1979; Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2002). Cabe mencionar que es la única fauna Chadroniana conocida en México y su correlativo meridional más próximo, se encuentra a unos 4,800 km al sur en Colombia. La afinidad de esta fauna es principalmente norteamericana y documenta la existencia de una comunidad subtropical de estacionalidad poco marcada en esta parte de México durante el Eoceno tardío, la cual contrasta con la comunidad xérica actual (Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2002).

Previo al descubrimiento de la localidad de Santiago Yolomécatl, en México solo existía un reporte para la familia Hypertragulidae, esto siendo en Rancho Gaitán para la especie extinta *Hypertragulus heikeni* (Ferrusquía-Villafranca, 1984).

▪ Fauna local Iniyoo en Santiago Yolomécatl

La fauna del área fosilífera de Yolomécatl, originalmente fue asignada como Chadroniana (Eoceno tardío) sin embargo, actualmente se considera de edad Arikareana (Ar1) temprana (Oligoceno temprano). Jiménez-Hidalgo y Guerrero-Arenas (2015), han llevado a cabo investigaciones paleontológicas en el área fosilífera de Yolomécatl desde el año 2010, y hasta la fecha han identificado tres taxones de reptiles, 20 de mamíferos y seis icnotaxones de escarabajo y abeja (Fig. 11; Tabla 1). La edad relativa de la Fauna Local Iniyoo es de 28–29 Ma, y está limitada por los datos de primera y última aparición durante el Arikareano de dos mamíferos que son fósiles índices. La edad absoluta está respaldada por una edad máxima de depósito de 30.6 Ma, fechada con uranio-plomo (U-Pb) en zircones para un estrato de arenisca que recubre la unidad fosilífera. La fauna Iniyoo representa el conjunto de mamíferos terrestres más sureño para el Arikareano temprano (Oligoceno temprano) en Norteamérica y el primero de esa edad en México. Se puede correlacionar con faunas de edad similar en las Grandes Planicies centrales y el centro-norte de Oregón en los Estados Unidos (Jiménez-Hidalgo *et al.* 2018).

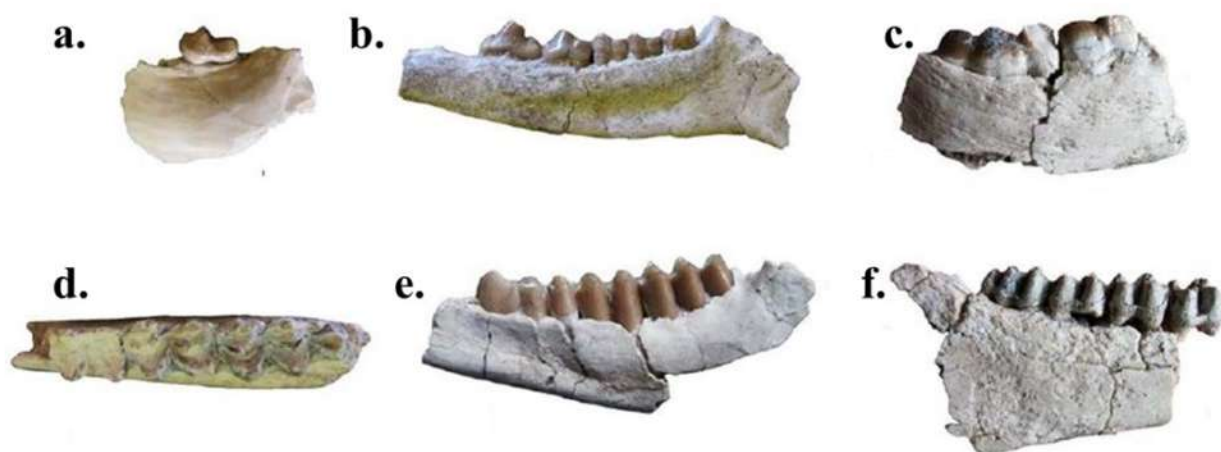


Figura 11. Mamíferos identificados en la Fauna Local Iniyoo. **a.** Caniforme indet.; **b.** *Leptochoerus* sp.; **c.** *Perchoerus probus*; **d.** *Poebrotherium* sp.; **e.** *Nanotragulus* sp.; **f.** *Miohippus assinoboensis*. Figuras obtenidas de Jiménez-Hidalgo y Guerrero-Arenas (2015).

Tabla 1. Conjunto faunístico del área fosilífera del Oligoceno temprano en el noroeste de Oaxaca, obtenido de Jiménez-Hidalgo y Guerrero-Arenas (2015) y Jiménez-Hidalgo *et al.* 2019.

Clase	Orden	Familia	Género/Especie
Reptilia	Testudines	Testudinidae	Aff. <i>Hadrianus</i> sp. <i>Stylemys</i> sp.
	Squamata	Rhineuridae	<i>Rhineura</i>
Mammalia	Carnivora	Canidae	<i>Cormocyon</i>
		Amphicyonidae	<i>Mammacyon</i> sp.
	Rodentia	Sciuridae	<i>Sciuridae</i> indet.
		Jimomyidae	Aff. <i>Jimomys</i> nov.
		Geomyidae	<i>Gregorymys veloxikua</i>
	Lagomorpha	Leporidae	<i>Archaeolagus</i> sp.
	Artiodactyla	Leptochoeridae	<i>Leptochoerus</i> sp.
		Tayassuidae	<i>Perchoerus probus</i>
		Merycoidodontidae	<i>Merycoidodon</i> sp. <i>Oreodontoides oregonensis</i>
		Protoceratidae	Protoceratidae indet.
		Camelidae	<i>Poebrotherium</i> sp. <i>Nothokemas</i> sp.
		Hypertragulidae	<i>Nanotragulus</i> sp.
	Perissodactyla	Equidae	<i>Miohippus assinoboensis</i>
		Chalicotheriidae	Chalicotheriidae indet.
		Superfamilia Tapiroidea	Tapiroideo indet.
		Amynodontidae	cf. <i>Amynodontopsis</i> sp.
		Rhinocerotidae	<i>Subhyracodon</i> sp. <i>Trigonias</i> sp.
Iconofósiles	Coleoptera	Pallichnidae	<i>Fictovichnus sciuttoi</i> <i>Fictovichnus gobiensis</i>
	Hymenoptera	Celliformidae	<i>Celliforma curvata</i> <i>Celliforma rosellii</i> <i>Celliforma germanica</i> <i>Celliforma isp</i>

Guerrero-Arenas *et al.* (2017), describieron los iconofósiles de escarabajo y abeja más antiguos de México en el área fosilífera de Santiago Yolomécatl. Los especímenes fueron recolectados en horizontes de paleosuelos en una sucesión fluvio-lacustre perteneciente al Oligoceno temprano. Entre los descritos están *Fictovichnus gobiensis*, *Celliforma curvata*, *Celliforma rosellii*, *Celliforma germanica* y *Celliforma isp* (Fig. 12).



Figura 12. Icnofósiles del área fosilífera de Santiago Yolomécatl. a. *Fictovichnus gobiensis*; b. *Celliforma* isp. Figuras obtenidas de Guerrero-Arenas *et al.* (2017).

Jiménez-Hidalgo *et al.* (2017), describieron una nueva especie de tuza, *Gregorymys veloxikua*, la cual comprende el registro más antiguo para un Entoptychinae y es contemporáneo a los registros más antiguos en Estados Unidos (Fig. 13). Los fósiles fueron hallados en los sedimentos fluvio-lacustres del Oligoceno temprano en Santiago Yolomécatl, Oaxaca, México. El registro de este geómido en el sur de México sugiere que la diversificación temprana de la superfamilia Geomyoidea comenzó antes del Oligoceno temprano.

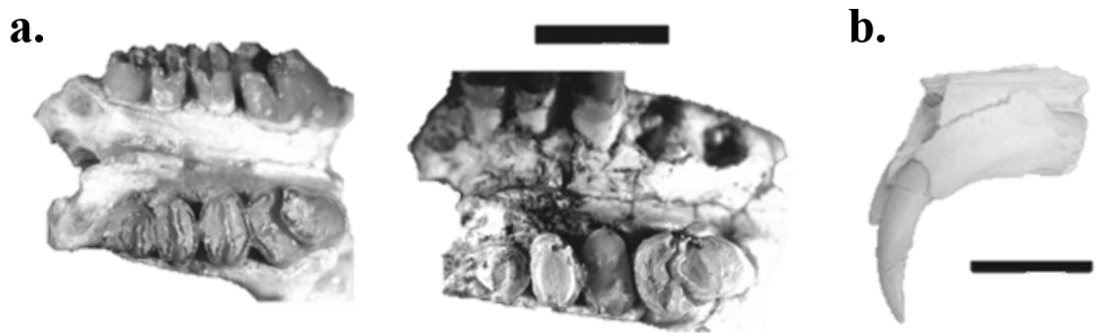


Figura 13. Serie de dientes superiores izquierdos e incisivo del geómido *Gregorymys veloxikua* (a y b, respectivamente). Figuras obtenidas de Jiménez-Hidalgo *et al.* (2017).

3.3 Paleodistribución del género *Nanotragulus*

El esqueleto del género fue descrito previamente por Loomis (1933) en los estratos de la formación Lower Rosebuds en Dakota del Sur, así como también restos fragmentarios hallados en los estados de Oregón, Nebraska, Texas, Wyoming, California, Dakota del norte y Florida (Tabla 2). Especies dentro del género incluyen: *Nanotragulus loomisi*, *N. fontanus*, *N. ordinatus*, *N. planiceps* y *N. albanensis* (Webb, 1998). La distribución geográfica del género en el área de Oaxaca amplía la distribución a unos 1,400 km hacia al sur y constituye el registro más meridional de Norteamérica del género *Nanotragulus* (Fig. 14).



Figura 14. Distribución paleogeográfica del género *Nanotragulus* en Estados Unidos y México durante el Eoceno-Mioceno.

Tabla 2. Restos fragmentarios de *Nanotragulus*. Datos obtenidos de Cook (1934); Stevens *et al.* (1969); MacDonald y MacDonald (1980); Coombs y Coombs (1997); Hayes (2000); Tedford *et al.* (2004); Hayes (2007); y Métais y Vislobokova (2007).

Faunas	Localización	Edad	Especie
Formación Sespe	Sur de California	Oligoceno tardío	<i>N. Ordinatus</i> <i>N. fontanus</i>
Fauna local Brooksville 2	Condado de Hernando, Florida	Oligoceno tardío	<i>N. loomisi</i>
Wagner Quarry local fauna	Nebraska	Oligoceno tardío	<i>N. loomisi</i>
Formación Arikaree	Dakota del norte	Oligoceno/Mioceno	<i>Nanotragulus</i> sp.
Morava Ranch Quarry local fauna	Noroeste de Nebraska	Oligoceno/Mioceno	<i>Nanotragulus</i> sp. <i>N. ordinatus</i>
Formación John Day	Oregón	Oligoceno/Mioceno	<i>N. planiceps</i>
Formación Harrison	Dakota del sur	Oligoceno medio	<i>N. ordinatus</i>
Formación Upper Harrison	Nebraska	Mioceno temprano	<i>N. loomisi</i>
Formación Lower Harrison	Nebraska	Mioceno temprano	<i>Nanotragulus</i> sp.
Estratos fósiles de Agate	Agate, Nebraska	Mioceno temprano	<i>Nanotragulus</i> sp.
Fauna local Toledo Bend	Texas	Mioceno temprano	<i>Nanotragulus</i> sp.
Parque nacional Big Bend	Condado de Brewster, Texas	Mioceno temprano	<i>N. ordinatus</i>
Formación Lower Rosebuds	Dakota del sur	Oligoceno medio	<i>N. loomisi</i>
Formación Sharps	Oeste de Dakota del sur	Oligoceno temprano	<i>N. loomisi</i>
Fauna local Buda	Condado de Alachua, Florida	Oligoceno tardío/Mioceno temprano	<i>N. loomisi</i> <i>N. albanensis</i>
Formación Monroe Creek	Nebraska	Oligoceno medio	<i>N. loomisi</i>
Big Muddy Creek	Este de Wyoming	Mioceno	<i>N. loomisi</i>
Formación Lower Harrison	Condado de Goshen, Wyoming	Mioceno temprano	<i>N. loomisi</i>

3.4 Paleohábitats durante el Oligoceno temprano en Norteamérica

Las localidades donde se han encontrado fragmentos del género *Nanotragulus* presentan en general dos distintos hábitats: sabanas y bosques. De acuerdo con Stevens *et al.* (1969), MacDonald y MacDonald (1980) y Retallack (2004), los hábitats donde el género *Nanotragulus* transitaba, solían estar dominados por sabanas y escasas áreas boscosas (esto en Oregón, Nebraska y Texas).

El clima según Stevens *et al.* (1969) y Retallack (2004) tendía hacia subhúmedo-semiárido. No obstante, Wang y Tedford (1999), reportan de la Formación Sespe en California, un área boscosa.

Durante el Paleoceno y el Eoceno, Europa y Norteamérica tuvieron áreas con climas húmedos y tropicales. El Eoceno tardío y el Oligoceno temprano marcan el comienzo de un fuerte aumento en la estacionalidad (Carroll, 1988). Varias investigaciones de Retallack, sugieren que los paleosuelos pueden ser de valiosa utilidad en cuestiones de información paleoclimática en el contexto de ambientes terrestres.

De acuerdo con Sheldon y Retallack (2004), los registros de paleoprecipitación continental a largo plazo de paleosuelos en los estados de Oregón, Nebraska y Montana indican una aridificación gradual a lo largo de la transición Eoceno-Oligoceno. Gran parte del establecimiento de condiciones áridas se produce después de la transición, con zonas climáticas semiáridas cubriendo gran parte del oeste y centro de los Estados Unidos hace 30 Ma. Según los autores, este gradual cambio climático hacia el Oligoceno temprano probablemente estuvo acompañado por la expansión de los ecosistemas de pastizales hacia nichos ecológicos previamente ocupados por bosques secos. Cronológicamente los pastizales se expandieron en Nebraska y Montana durante el Eoceno tardío (35–34 Ma) y en Oregón durante el Oligoceno temprano (30–27 Ma), con ambientes húmedos y cálidos (Retallack, 2007).

Cabe destacar que a lo largo del tiempo geológico el registro fósil de los mamíferos que se extinguen se relaciona directamente con variaciones climáticas observadas en paleosuelos. El posterior descenso de la temperatura y la precipitación hace 38-35 Ma se asocia con marcados incrementos en la relación del metatarsiano/fémur y, por lo tanto, en la zancada (cursorialidad) de los caballos. Sucesivamente esta baja precipitación y temperatura causó el reemplazo de bosques por pastizales hace 40-33 Ma, cuando aparecieron notables avances en la cursorialidad en camellos y protoceratidos (Retallack, 2007). El desarrollo de los abundantes pastizales hace

aproximadamente 35 Ma favoreció el aumento (de cinco veces) en la actividad catalítica de los rumiantes, por efecto a su adaptación a la digestión tanto de gramíneas más ricas en celulosa, así como otras hojas (Benner *et al.* 2002 y Retallack, 2007).

Esta aridez durante la transición Eoceno-Oligoceno repercutió en los gasterópodos de Wyoming. Estos invertebrados sugieren un cambio de un ambiente subtropical boscoso durante el Chadroniano, a bosques abiertos con una estación seca pronunciada, la cual eventualmente dio paso a matorrales (Evanoff *et al.* 1992).

El cambio gradual de hábitats boscosos durante el Eoceno tardío a hábitats de sabanas secas en el Oligoceno temprano, sin duda coincide con estudios anteriormente mencionados para las localidades con fragmentos de *Nanotragulus*.

CAPITULO 4. ÁREA DE ESTUDIO

4.1 Localización y acceso

El área de estudio se encuentra al sur de la República Mexicana, en el estado de Oaxaca dentro de la región de la Mixteca Alta, en las inmediaciones del municipio de Santiago Yolomécatl (Fig. 15).

La vía de acceso de la zona es a través de la carretera federal 125 Alfonso Pérez Gasga tramo Tlaxiaco-Oaxaca. Se recolectó material de tres localidades: Conejo de Lucy, Jesus Bones y La Cruda (Fig. 16-19). La localidad Conejo de Lucy se ubica enfrente de la unidad deportiva de Santiago Yolomécatl; Jesus Bones se localiza en las afueras de la Centro de Bachillerato Tecnológico Agropecuario (CBTa) en las afueras del poblado; y la localidad La Cruda se encuentra al interior del Rancho Aria.

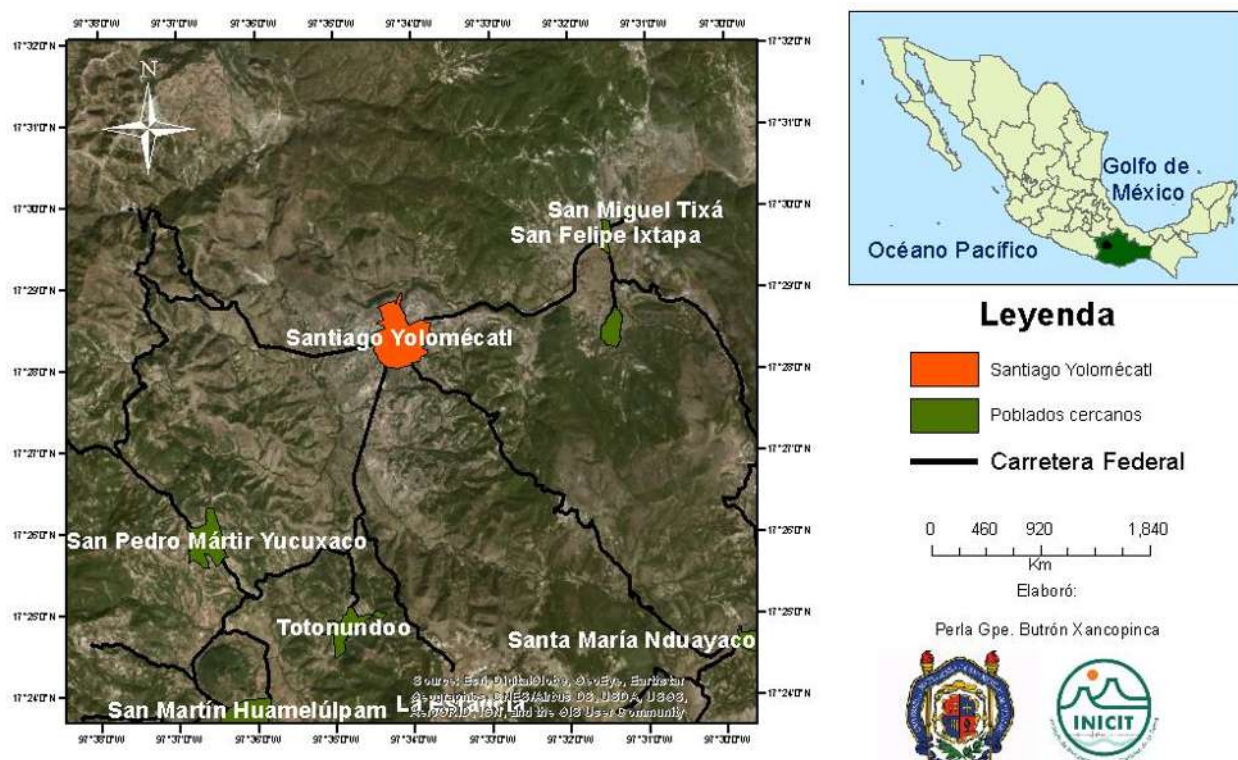


Figura 15: Localización de Santiago Yolomécatl, Oaxaca, México.

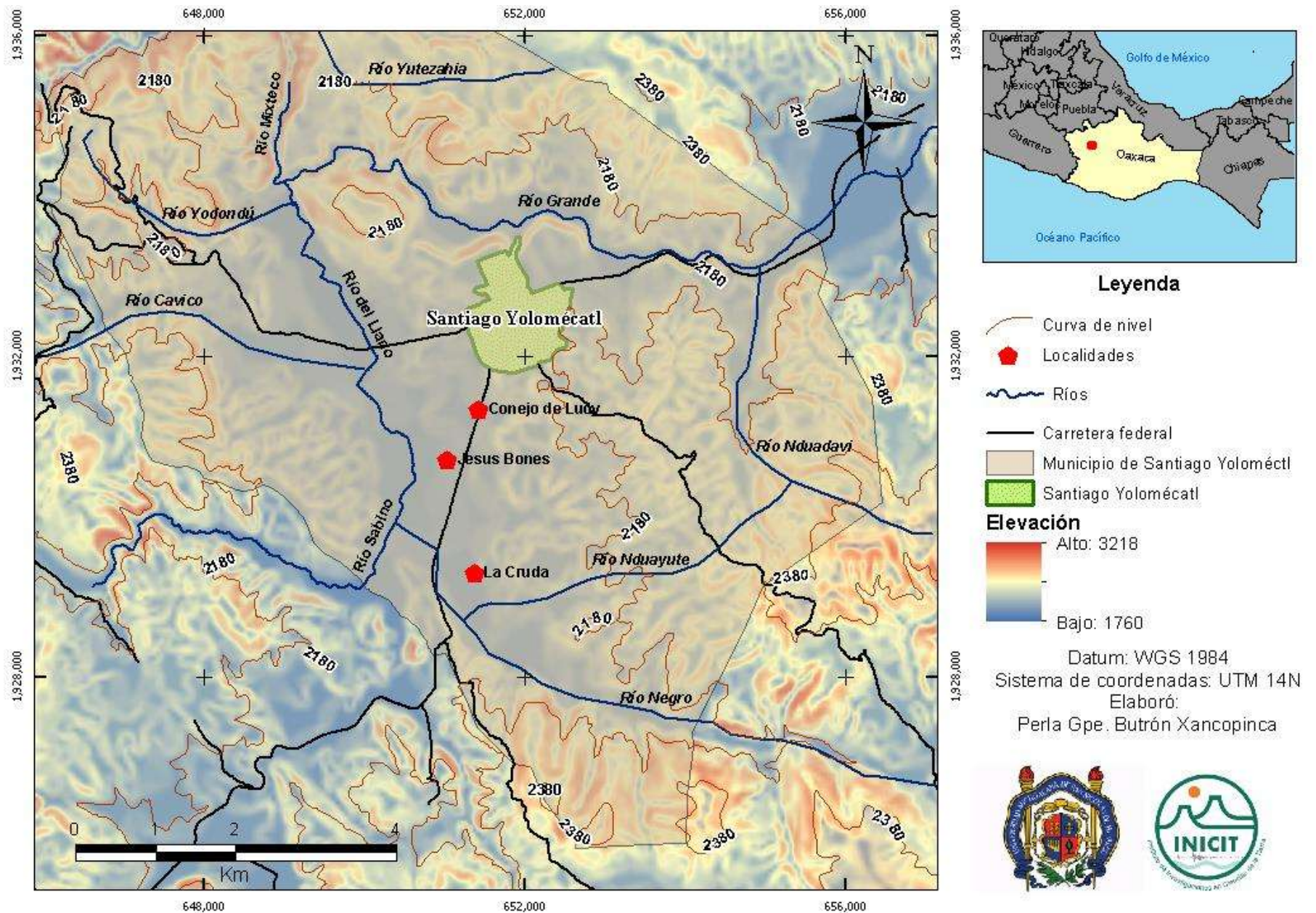


Figura 16. Localidades muestreadas dentro el área fosilífera de Santiago Yolomécatl.



Figura 17. Vista de la localidad Jesus Bones, destacando estratos de calcedonia de color claro (17° 27' 23" N; 97° 34' 36" W; 2,077 msnm).



Figura 18. Vista de la localidad La Cruda, conformada por lomeríos bajos (17° 26' 50" N; 97° 34' 32" W; 2,093 msnm).



Figura 19. Vista de la localidad Conejo de Lucy en Santiago Yolomécatl, destacando areniscas, limo arcillas y arcillas limosas hacia la cima.

4.2 Fisiografía

Santiago Yolomécatl pertenece a la provincia fisiográfica más compleja de México, la Sierra Madre del Sur (Ferrusquía-Villafranca, 1998). Esta provincia se extiende a lo largo de la costa del Pacífico con una dirección NO-SE con una altitud constante de poco más de 2,000 msnm. El levantamiento de esta sierra se debe al choque de las placas tectónicas, en particular de la de Cocos y la placa norteamericana (INEGI, 2008).

Al noroeste del estado de Oaxaca se localiza la región montañosa de la Mixteca Alta, una de las tres regiones pertenecientes a la Sierra Madre del Sur. Esta región se eleva por encima de los 1,700 metros y presenta un relieve abrupto y desigual, donde el 85% corresponde a lomeríos y pendientes mayores (López-Ramírez, 2010). Esta fisiografía ha provocado una variedad de microclimas y ecosistemas las cuales en su mayoría son secas y frías (Mindek, 2003).

El área de estudio presenta un relieve complejo de lomeríos con cañadas y valles de laderas amplias con altitudes que van de los 1,600 a los 2,400 msnm (Ortiz-Pérez *et al.* 2004; INEGI, 2008).

4.3 Hidrología

A nivel regional el noroeste de Oaxaca esta surcado por cuatro ríos: el río Grande, el río Sabino, el río de Yodondú y el río Poblano.

El río Poblano marca los límites entre los pueblos de Santiago Yolomécatl y San Marcos Monte de León. Por otra parte, el río Grande por formarse en la base del cerro de Yucudaa, recoge las aguas de los estados de Oaxaca, Puebla y Guerrero y es afluente del río Balsas que desemboca en el Océano Pacífico (Fig. 20) (INEGI, 2005). Tres drenajes secundarios se forman dentro de la zona de Yolomécatl, el río Negro, el río Yutezahia y el río Nduayute (INEGI, 2005).

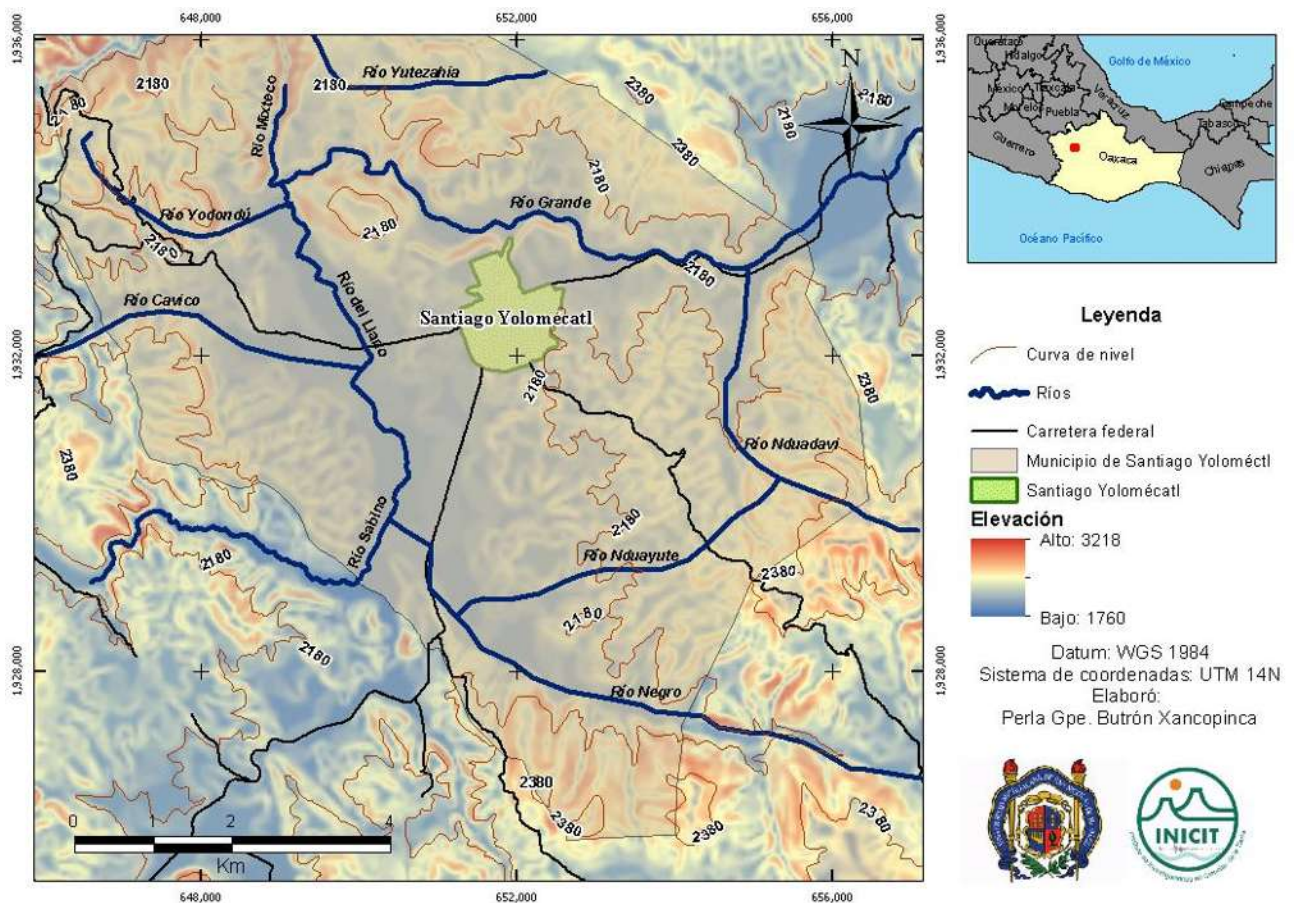


Figura 20. Mapa hidrográfico de Santiago Yolomécatl, Oaxaca, México.

4.4 Clima y biota

El clima actual en Santiago Yolomécatl es del tipo “BSk” (Templado subhúmedo con lluvias en verano), según la clasificación climática de Köppen, con precipitaciones escasas e irregulares (700-1000 mm). Los veranos son frescos y lluviosos con inviernos fríos y una fuerte amplitud térmica anual. Las temperaturas oscilan entre los 14 y 18°C.

De acuerdo con el INEGI (2005), la vegetación característica de Santiago Yolomécatl está conformada por pastizal inducido (62.68%) y bosque (20.54%) (Fig. 21). En los alrededores, entre las plantas que se cultivan son el maíz, frijol, alverjón, calabaza y chilacayote. En cuanto a la fauna, se encuentran diversos tipos de animales silvestres y domésticos. Animales silvestres incluyen zopilotes, coyotes, ardillas, conejos (Fig. 22), culebras y víboras ponzoñosas.



Figura 21. Paisaje actual con vista al pastizal inducido y el bosque al fondo en la localidad de Jesus Bones.



Figura 22. Restos del cráneo, la mandíbula superior y vertebras de un conejo hallado en la zona boscosa de la localidad La Cruda.

CAPITULO 5. MARCO GEOLÓGICO

5.1 Geología regional

▪ Sierra Madre del Sur

La Sierra Madre del Sur está formada por un numeroso registro de rocas plutónicas y volcánicas terciarias (Fig. 23) que se extiende hasta el Istmo de Tehuantepec, al oriente de Oaxaca (Morán-Zenteno *et al.* 2000).

El magmatismo Terciario del Paleoceno-Mioceno generó dos cinturones paralelos a la costa Pacífica, uno plutónico localizado cerca del margen continental, y otro volcánico, ambos representan las elevaciones más altas de la Sierra Madre del Sur (Martiny *et al.* 2000).

Las secuencias volcánicas más lejanas a la costa de edad Terciaria afloran al NO del estado de Oaxaca y se extienden en un área aproximada de 4000 km², en una región conocida como la Mixteca Alta (Martiny *et al.* 2000).

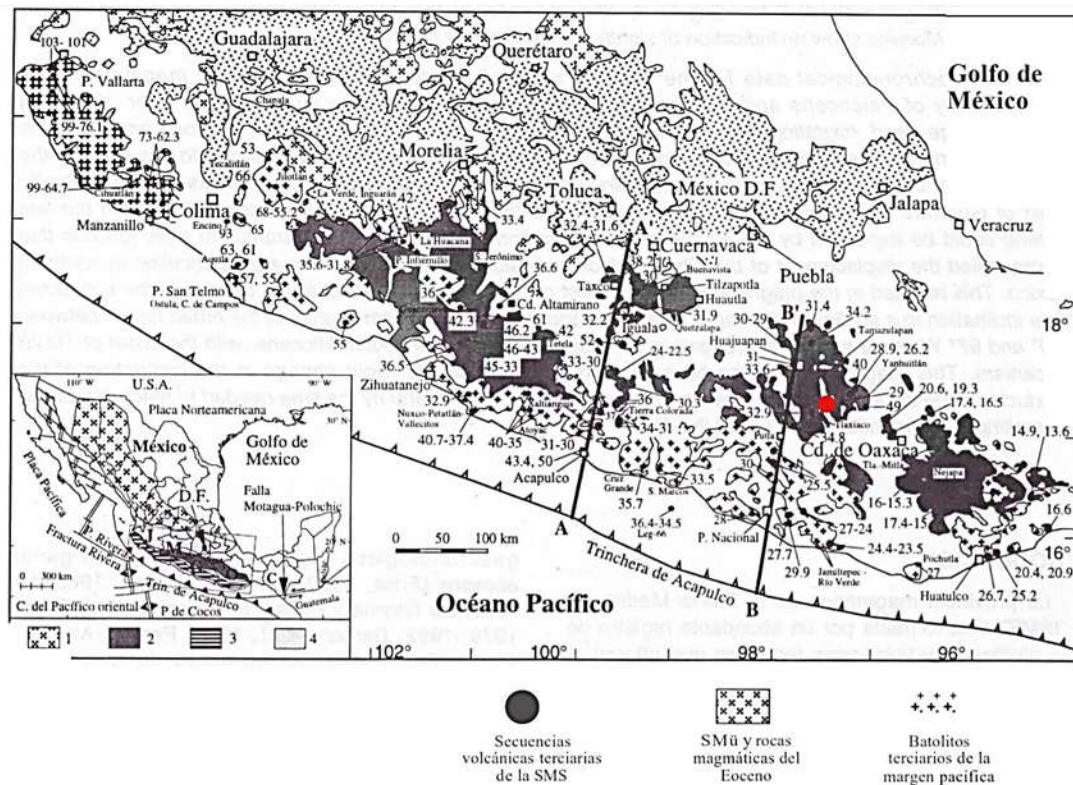


Figura 23. Mapa geológico del sur de México que muestra la distribución de las rocas magmáticas terciarias. El punto rojo representa la localización del área fosilífera de Santiago Yolomécatl. Figura modificada de Morán-Zenteno *et al.* (2000).

▪ **Mixteca Alta**

La Mixteca Alta es una región montañosa ubicada al noroeste del estado de Oaxaca, en el límite entre las provincias fisiográficas de la Sierra Madre del Sur y la Sierra Madre Oriental, en altitudes sobre los 2000 msnm, bajo clima templado estacional con lluvias en verano (Palacio-Prieto *et al.* 2016). En general es una región muy diversa en términos de su geología, formas del terreno y recursos bióticos, con una superficie aproximada de 40,000 km² (Bocco *et al.* 2019). Su topografía incluye montañas medias y valles amplios con laderas fuertemente erosionadas, las cuales aportan gran cantidad de sedimentos al fondo de valle (Solís-Castillo *et al.* 2018).

La región está integrada por rocas sedimentarias, ígneas y metamórficas cuyas edades van del Jurásico tardío al reciente, aunque se distinguen algunas de origen Paleozoico o del Precámbrico al NO del terreno Mixteco (Ferrusquía-Villafranca, 1976).

Las rocas volcánicas Terciarias de la Mixteca Alta se localizan en las zonas de Huajuapam, Zapotitlán, Monte Verde, Chilapa, Yanhuitlán, Tlaxiaco y Chalcatongo, y están caracterizadas por lavas de composición intermedia y brechas con intercalaciones de tobas. La base de las rocas volcánicas Terciarias del terreno Mixteco está representada por el complejo Acatlán de edad Paleozoica. Este complejo conforma un conjunto tectónico heterogéneo donde destacan rocas metamórficas que incluyen rocas verdes ofiolíticas, metagranitos y milonitas al norponiente de Oaxaca (Ortega-Gutiérrez, 1978; Martiny *et al.* 2000).

La unidad Yolomécatl está ubicada en un área influenciada tectónicamente por la dinámica de la falla Tamazulapam, una falla importante con una componente de tipo lateral izquierdo en la Región Mixteca, y considerada el límite entre los terrenos Mixteco y Oaxaca (Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2016) (Fig. 24).

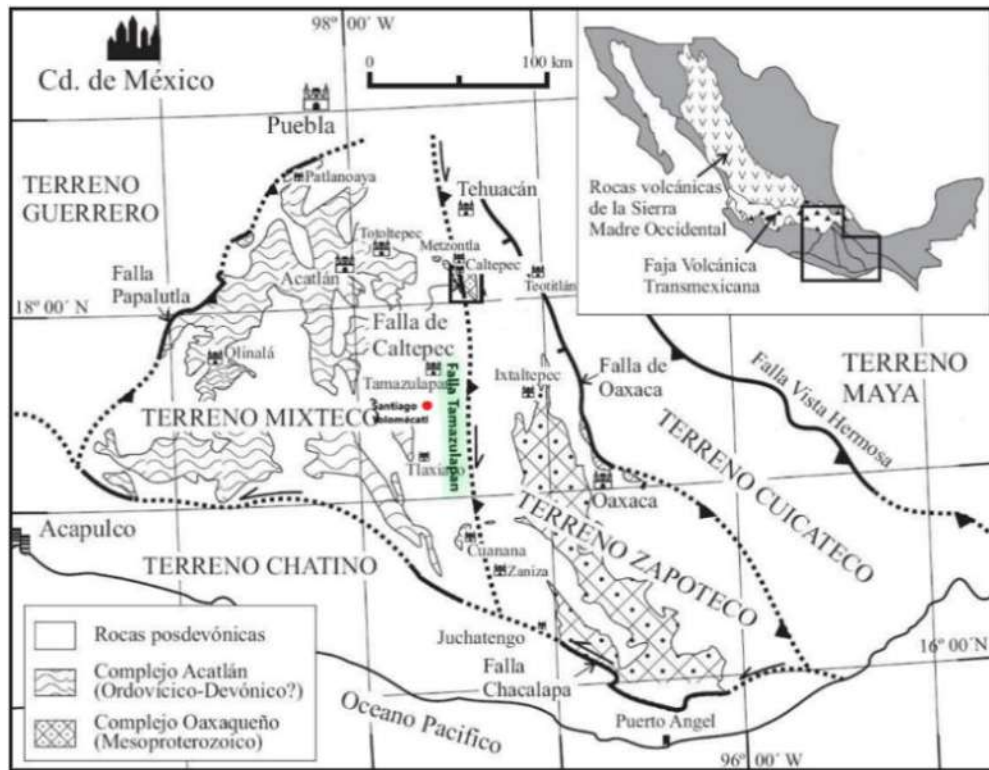


Figura 24. Mapa de la región sur de México donde se muestra el contexto y los límites de terrenos. El texto resaltado en verde representa la falla Tamazulapan y el punto rojo representa la localización del área fosilífera de Santiago Yolomécatl. Figura modificada de Elías-Herrera *et al.* (2005).

5.2 Geología local

El área de estudio conforma secuencia estratigráfica que incluye rocas del Mesozoico (Jurásico y Cretácico) y Cenozoico (Eoceno, Oligoceno y Cuaternarias).

5.2.1 Mesozoico

▪ Jurásico y Cretácico

Grupo Tecocoyunca

Al sur de Yolomécatl y durante el Jurásico medio, se depositó el Grupo Tecocoyunca el cual está compuesto de varias formaciones, entre ellas la Formación Zorillo-Taberna de edad Bajociano superior-Calloviano y que representa ambientes transicionales entre continental palustre-lagunar a marino (Santamaría-Díaz *et al.* 2008). Carrasco-Ramírez *et al.* (2016), hace

mención que dicho grupo está compuesto de una secuencia de areniscas, limolitas, lutitas carbonosas y calizas, las cuales afloran ampliamente en la Región Mixteca y donde se han encontrado plantas fósiles. A este grupo, le sobreyace la Caliza de San Juan, integrada por calizas gruesas de color oscuro las cuales se depositaron durante el Jurásico tardío (Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2016) (Fig. 25).

Caliza de Teposcolula

Sobreyaciendo a la formación anterior, se depositó la Caliza de Teposcolula cuyo desarrollo ha sido asignado al Cretácico Inferior. Aflora al oriente de Santiago Yolomécatl y está constituida por una serie de calizas masivas y calizas arcillosas, ambas presentan intercalaciones de dolomías. Este conjunto de rocas fue depositado en un ambiente de plataforma marina carbonatada (Fig. 26a). Las calizas clasificadas como wackstones son delgadas, con color gris claro y en ellas destacan diversos géneros de foraminíferos, tintínidos, gasterópodos y pelecípodos de edad Albiana-Cenomaniana (Ferrusquía-Villafranca, 1976). Esta unidad está fuertemente plegada conformando un conjunto de anticlinales y sinclinales con orientación Norte-Sur (Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2016).

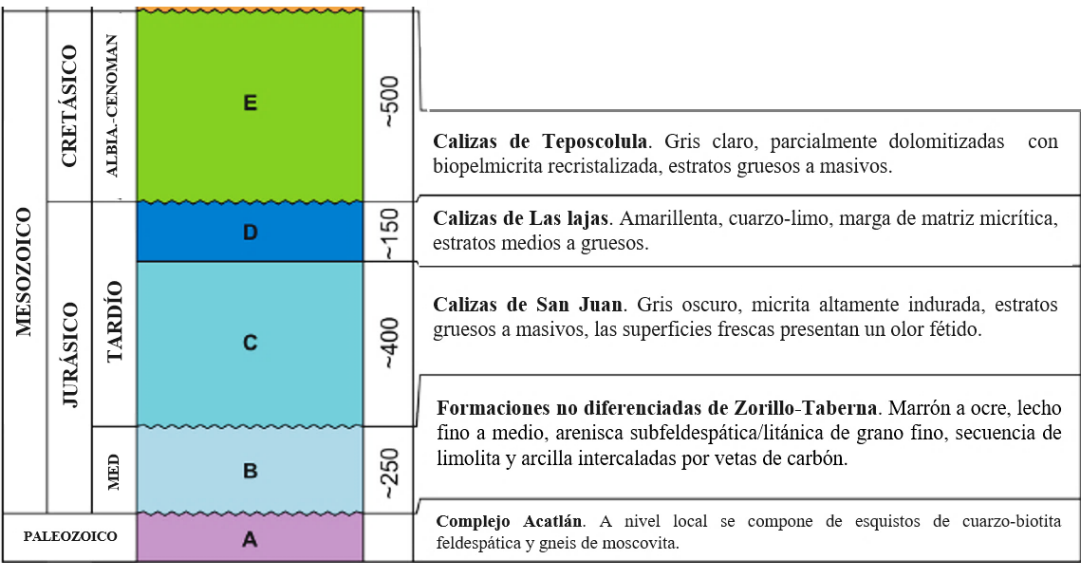


Figura 25. Columna estratigráfica de las unidades Mesozoicas en el área de estudio. Figura modificada de Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2016).

5.2.2 Cenozoico

- **Paleógeno**

Formación Tamazulapan

De acuerdo con Santamaría-Díaz *et al.* (2008), las rocas Cenozoicas más antiguas depositadas sobre el Mesozoico corresponden la unidad Tamazulapam y el Grupo Nduayaco. La primera unidad aflora únicamente en el borde norponiente del anticlinal de Teposcolula y sobre la Formación Teposcolula (Santamaría-Díaz *et al.* 2008). Ferrusquía-Villafranca (1976), la describe como un conglomerado compuesto por fragmentos de caliza en una matriz arenosa de color rojizo de edad Paleoceno-Eoceno. Este conglomerado subyace al Grupo Nduayaco, cabe señalar que los afloramientos están poco expuestos (Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2016).

Grupo Nduayaco

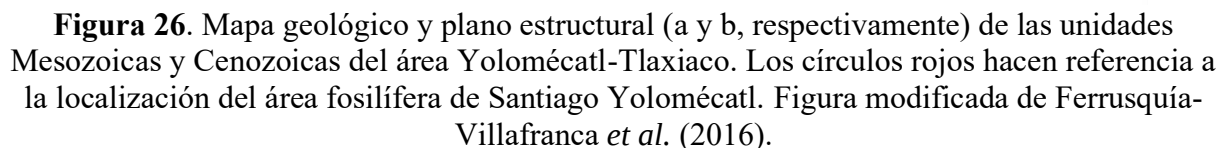
En el sector O, S y E de Santiago Yolomécatl, se encuentra el grupo Nduayaco quien Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2016), lo define como un conjunto de andesitas basálticas, brechas y depósitos de avalancha de edad Eoceno medio. De acuerdo con los mismos autores, el grupo subyace a la unidad Yolomécatl, sin embargo, es difícil establecer el contacto entre ambos debido a la similitud entre el conglomerado basal de la unidad Yolomécatl y los clastos de rocas del Grupo Nduayaco. Además, el grupo también se encuentra, en contacto discordante a través de una falla, con unidades del mesozoico (Fig. 26b).

Unidad Yolomécatl y piroepiclásticos Tayata

La unidad Yolomécatl ha sido descrita previamente en el sector oriente de la Formación Yanhuitlán, y cuenta con diferentes interpretaciones en cuanto a su caracterización y distribución areal. Una de los reportes más antiguos para de esta unidad proviene de Erben (1956), donde menciona que Yolomécatl es una unidad conformada por rocas ígneas que sobreyace estratos de margas y caliche con pedernales incluidos.

Santamaria-Díaz *et al.* (2008), incluye a la unidad Yolomécatl como parte de la Formación Chilapa.

Por otra parte, Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2016), clasifica a la unidad Yolomécatl como una Formación de origen continental, con un espesor de 250 m, de color rojo a rosado. Consta de una secuencia de areniscas cuarcítica-volcareníticas, de grano fino, areniscas arcillosas y arcillas limosas, Para estos autores, la “Formación” Yolomécatl se encuentra separada de la Formación Chilapa por medio de un contacto tectónico entre ambas secuencias.



Rodríguez-Caballero (2019), caracterizó a la unidad Yolomécatl como una secuencia que consiste de areniscas, limolitas arcillosas y arcillas limosas, dispuestas en estratos muy delgados, estas rocas han sido asignadas al Oligoceno temprano. Los estratos se encuentran intercalados con capas de paleosuelos y conglomerados de origen volcánico, que se disponen en capas continuas, lentes las cuales rellenan los paleocanales. Propone que la unidad Yolomécatl forma parte de la Formación Chilapa, debido a la presencia de niveles de calizas laminadas que se presentan en ambas secuencias. Por lo tanto, concluye que las facies laminadas de Chilapa corresponden a las facies profundas, mientras que la unidad Yolomécatl representa facies proximales de la misma unidad lacustre.

Además, su hipótesis es respaldada por los nuevos registros de taxones en Santiago Yolomécatl y una edad máxima de depósito sedimentario de 30.6 Ma en zircons detríticos, lo cual se encuentra dentro del rango de edad asignado a la Formación Chilapa (Fig. 27).

La estratigrafía detallada de la unidad Yolomécatl se describe en el capítulo ocho de resultados.

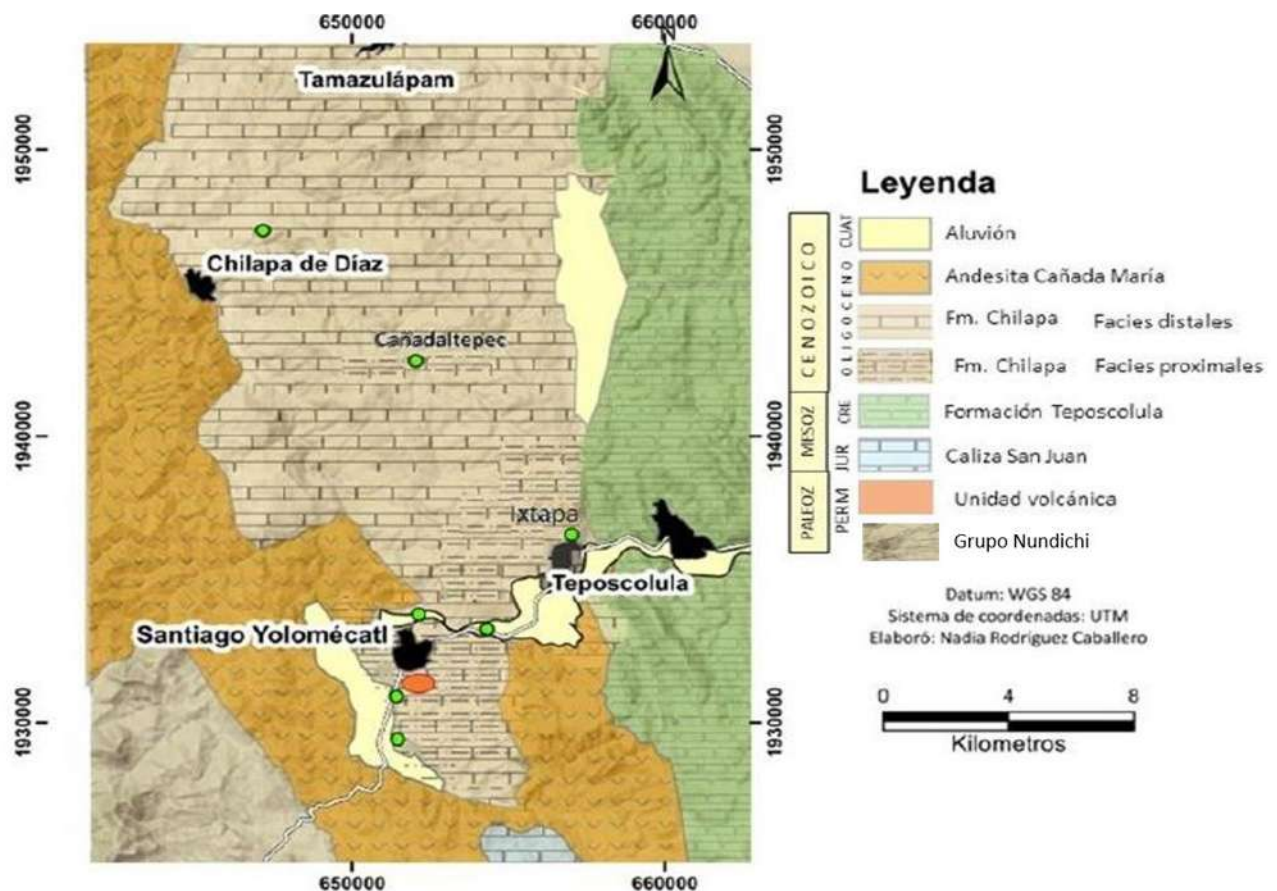


Figura 27. Mapa geológico propuesto para el área de Yolomécatl-Tamazulapam. Figura obtenida de Rodríguez-Caballero (2019).

Hacia el suroeste, del poblado de Yolomécatl se ha descrito una unidad de depósitos piroepiclásticos denominada Tayata, esta es contemporánea a la unidad Yolomécatl. Ambas unidades están separadas por el grupo Nduayaco. Aunque similar en apariencia con la unidad Yolomécatl, los piroepiclásticos de Tayata se diferencian por la ausencia de estratos compuestos de sílice así como también por la geomorfología de sus colinas las cuales conforman morfologías abruptas, en contraste con las colinas redondeadas de Yolomécatl (Ferrusquía-Villafranca *et al.* 2016).

De acuerdo a Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2016), la unidad Tayata está compuesta por 18 secuencias rítmicas constituidas por arcillas tobáceas, limos arcillosos, tobas vítreas, areniscas y lentes de conglomerados formados en un entorno lacustre donde se incorporaron productos piroclásticos. De acuerdo a los mismos autores, la falta de fósiles y datos radioisotópicos impide asignar una edad a la unidad. Sin embargo, se reconoce que subyace al Grupo Nicananduta, una sucesión de flujos de lava y brechas de composición andesítica-basáltica a alcalina-traquítica del Oligoceno tardío.

Andesita Cañada María

Santamaría-Díaz *et al.* (2008), designa a la andesita de Cañada María conformada por sierra alargada con orientación norte-sur, con un espesor de 400 m. Se emplaza con derrames y se distinguen también algunos pequeños aparatos volcánicos. Esta se encuentra ampliamente distribuida al oeste, sur y este de Santiago Yolomécatl, y se correlaciona con la secuencia volcánica del Oligoceno superior fechada por Martiny *et al.* (2000), en 33 Ma (Eoceno tardío).

Formación Chilapa

La Formación Chilapa se encuentra localizada al norte de Santiago Yolomécatl, y está compuesta por calizas silicificadas, areniscas y limonitas (Ferrusquía-Villafranca, 1976), depositadas en una cuenca endorreica limitada por dos fallas que son la falla Las Pilas y la falla Tamazulapam (Santamaría-Díaz *et al.* 2008). Esta sucesión sobre todo en la base está interrumpida por intercalaciones de conglomerados y varios niveles de paleosuelos (Jiménez-Hidalgo y Guerrero-Arenas, 2015). Esta formación está intrusionada por un cuerpo hipabisal fechado en 35.6-29 Ma (Santamaría-Díaz *et al.* 2008).

Santamaría-Díaz *et al.* (2008) y Ferrusquía-Villafranca (1976), hacen mención que la Formación Chilapa sobreyace de manera discordante a las Formaciones Tamazulapam y Yanhuitlán, y se interdigita con la andesita Cañada María.

Cuaternario

Durante este periodo, se hallan numerosos depósitos fluviales y aluviales los cuales se pueden encontrar a lo largo de los cauces de ríos, llanuras y canales. CONAGUA (2018), designa a estos en conjunto como depósitos de aluviones constituidos de arcillas y arenas con cristales de yeso y anhidrita. Se localizan al oeste y noreste de Santiago Yolomécatl.

CAPÍTULO 6. MARCO TEÓRICO

6.1 Tafonomía

García-Ibaibarriaga (2015), define a la Tafonomía (del griego *taphos* “enterramiento” y *nomos* “ley”) como la disciplina de la Paleontología que estudia los procesos de fosilización. La fosilización según Fernández-López (1999), es un proceso no-paleobiológico, experimentado por entidades tafonómicas, que no implica la pérdida o disminución de la información paleobiológica. Menciona que los factores tafonómicos no son necesariamente destructivos, con la fosilización siendo un proceso capaz de incrementar la información tafonómica, y por lo tanto, el registro fósil está constituido por las entidades conservadas que han tenido mayor eficacia durante la alteración tafonómica.

Si hablamos de factores tafonómicos, García-Ibaibarriaga (2015) señala los hábitos de caza de animales depredadores, la conservación diferencial, la exposición previa al enterramiento, los sedimentos y el transporte como algunos factores que pueden generar la modificación de la acumulación original. Reitera lo imprescindible que debe ser la identificación de los procesos tafonómicos para establecer posibles variaciones sufridas por la fauna entre la biocenosis original y la asociación fósil descubierta en el yacimiento.

Las modificaciones biológicas, químicas y físicas conservadas en los fósiles pueden identificarse e interpretarse a través de comparaciones con procesos producidos por agentes conocidos los cuales actúan sobre huesos no modificados en la actualidad (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016). La historia tafonómica de especímenes individuales o de conjuntos de fósiles de animales o plantas comienza cuando los organismos vivos mueren y se modifican por la descomposición, la exposición, el entierro y los efectos diagenéticos posteriores. La suma de las modificaciones observadas en los restos es la base para interpretar los procesos que afectan a los ensamblajes (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016). A pesar de la considerable literatura que existe sobre el tema, en México son pocos los estudios con análisis tafonómicos y por lo tanto no existe considerable información al respecto en el país.

6.2 Análisis estadísticos en la Paleontología

Hammer y Harper (2006), consideran la paleontología una ciencia cuantitativa, donde el paleontólogo debe conocer los procedimientos de métodos estadísticos debido a los diferentes tipos de datos utilizados, donde por ejemplo los análisis ecológicos, morfológicos y filogenéticos a menudo son diferentes en forma y calidad.

Los métodos estadísticos univariados se están empleando cada vez más en estudios paleontológicos descriptivos (Moore *et al.* 1968). En este método, las mediciones se realizan de acuerdo a una serie de muestras de diferentes localidades o especies (Hammer y Harper, 2006). Su uso permite determinar si, en dado nivel de probabilidad, las muestras de dos poblaciones son significativamente diferentes entre sí con respecto a características particulares (Moore *et al.* 1968). Un organismo, sin embargo, no consiste en un número o par de caracteres independientes, más bien, los caracteres están correlacionados en diversos grados. Por esta razón, aunque el método estadístico univariado tiene el mérito de ser fácilmente comprendido y visualizado, no es el medio más apropiado para examinar datos paleontológicos. Los datos paleontológicos son multivariados y deben tratarse como tales (Moore *et al.* 1968). Datos morfométricos multivariados, que involucran múltiples variables como la longitud, el ancho, el grosor y la distancia (Hammer y Harper, 2006) pueden codificarse numéricamente. Para tales datos, los métodos multivariados proporcionan una herramienta particularmente poderosa (Moore *et al.* 1968).

Entre los métodos multivariados morfométricos que más se observan en la literatura destacan: análisis de componentes principales, análisis discriminantes, análisis de correlación canónica, entre otros. El Análisis de Componentes Principales es una técnica utilizada para evaluar la distancia morfológica entre objetos en muestras que no necesitan tener distribuciones paramétricas (Jolliffe, 1986) y tiene por objetivo principal reducir la dimensión de un conjunto de variables, tratando de mantener la mayor cantidad de información que sea posible (Jolliffe, 2002). De acuerdo con Cameron (1991), una de las razones importante para elegir esta técnica analítica es porque tiene la capacidad de detectar componentes de variación no relacionados, ya que el primer componente refleja un conjunto de variables bastante diferente de la fuente de variación que se está recogiendo en los otros componentes. Cuanto mayor es la "carga", más importante es el taxón en ese componente principal en particular (Boulter y Hubbard, 1982). En cuanto al análisis de función discriminante, esta técnica es utilizada para evaluar diferencias

significativas de una clasificación basada en una clasificación obtenida por alguna otra prueba estadística (Chambers y Upchurch, 1979).

DeGusta y Vrba (2003), consideran que la morfología funcional de los fósiles postcraneales es el método más popular para reconstruir los paleoambientes, ya que es posible inferir por medio de sus adaptaciones locomotoras y asociación, sus preferencias de hábitat. Esto se debe, según los autores, a que la anatomía locomotora de un organismo debe poseer adaptaciones a un sustrato y/o entorno particular a través del cual se mueve, y por lo tanto debería ser posible predecir la preferencia de hábitat a partir de la morfología funcional. En este caso, la reconstrucción paleoambiente se centra en los caracteres morfológicos (mediciones). Las consideraciones tafonómicas sugieren que los astrágalos están casi siempre mejor representados que los fémures o metapodiales. Además, la morfología del astrágalo se adapta a la locomoción, dada su posición y función anatómicas (DeGusta y Vrba, 2003), por lo tanto, son excelentes muestras para realizar análisis estadísticos.

6.3 Modificaciones tafonómicas

6.3.1 Modificaciones tafonómicas por medios físicos

- **Abrasión-Pulido**

De acuerdo a Fernández-López (1999), la abrasión puede ser debida al impacto que ejercen sobre ellos las partículas transportadas por el agua o el viento, o bien el rozamiento entre los propios elementos que son removidos. De acuerdo a ellos, la superficie externa de los elementos conservados puede ser pulida y sus relieves positivos llegar a ser desgastados e obliterados. El grado de redondeo se clasifica como leve, moderado, y extremo. El nivel de abrasión con el intemperismo y la rotura puede ser informativo, en donde por ejemplo los huesos que presentan bordes rotos y redondeados revelan que la rotura ocurrió antes de la abrasión y el intemperismo, por otra parte, los bordes rotos no irradiados en un hueso desgastado muestran que la rotura se formó después de la abrasión (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016).

▪ Agrietamiento

Fernández-Jalvo y Andrews (2016), definen el agrietamiento como la apertura de fisuras y grietas que penetran por debajo de la superficie del hueso sin causar pérdida de tejido en la superficie. De acuerdo a los autores, estas son causadas por la contracción del hueso, que puede ser debido a la pérdida de agua y/o materia orgánica, y generalmente sigue la estructura de la fibra del hueso. Los huesos en condiciones de alta humedad presentan una característica de las grietas donde sus lados se muestran elevados y contorsionados. En algunos casos, las grietas pueden ser rellenadas por calcita (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016). Fernández-López (1999), menciona que otra causa común del agrietamiento en huesos es la exposición de los huesos en superficie a elementos del clima (sol, viento, humedad relativa, temperatura y lluvia). Ponen como ejemplo de temperatura, cuando los huesos se retraen por calentamiento y ocasiona fracturas perpendiculares a la dirección en que están preferentemente alineadas. La tabla 3 muestra las etapas de meteorización para mamíferos pequeños de acuerdo con la clasificación de Andrews (1990).

Tabla 3. Etapas de meteorización para mamíferos pequeños de acuerdo a la clasificación de Andrews (1990).

Ctg	Modificaciones en la superficie de los huesos pertenecientes a mamíferos pequeños
0	Sin modificación, los huesos todavía pueden estar conectados entre sí.
1	Agrietamiento leve y paralelo a la estructura de la fibra.
2	Extensas grietas, pero mínima descamación.
3	Profundización de grietas en el hueso.
4	Grietas profundas y cierta pérdida de segmentos de hueso.
5	Hueso partido y desintegrado.

▪ Descamación (Flaking)

Fernández-Jalvo y Andrews (2016), definen a la descamación (Flaking) como la pérdida de tejido de la superficie, exponiendo el hueso subyacente a profundidades variables (exfoliación). De acuerdo con los autores, la descamación generalmente se asocia con grietas en el hueso y a medida que las escamas aumentan de tamaño se puede perder la superficie del hueso. De igual manera, mencionan que el grado de modificación se ve afectado por el clima y el grado de protección ambiental (vegetación, sombra o humedad relativa).

▪ Fragmentación

Los patrones de fractura se definen por la morfología observada en las roturas, mientras que la fragmentación se define en términos de números y el tipo de fragmentos (Villa y Mahieu 1991; Fernández-Jalvo y Andrews, 2016). De acuerdo con Fernández-Jalvo y Andrews (2016), la extensión de la fragmentación se mide por la proporción de elementos esqueléticos que permanecen en relación con el hueso original. También mencionan que las roturas observadas en los fósiles deben distinguirse en el tiempo en que se formaron (Tabla 4). Destacan que los elementos esqueléticos completos al ser enterrados pueden fracturarse después del entierro, sin embargo, sus fragmentos permanecerán en posición anatómica hasta que se separan por exposición a la erosión reciente, por cribado de los sedimentos o por una excavación descuidada.

Tabla 4. Agentes que crean roturas en elementos esqueléticos, durante y después de la muerte del organismo. Información obtenida de Fernández-Jalvo y Andrews (2016).

Agentes	Tiempo de rotura
Depredación por carnívoros	Crea roturas durante la muerte
Barrido y pisoteo	Crea roturas poco después de la muerte
Compresión o la acción de sedimentos	Crea roturas tiempo después de la muerte
Erosión, colección y cribado	Crea roturas durante la exposición actual en superficie

Las características de un hueso roto dependen del tipo de hueso, el sustrato y de la presión impuesta por el agente involucrado (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016). Villa y Mahieu (1991), clasifican la morfología de una rotura por la forma, el ángulo, el borde de fractura, y la posición (Fig. 28) entre otros. Según los autores, la fractura puede ser oblicua con forma de curva o punta al eje longitudinal del cuerpo, transversal siendo esta perpendicular al eje longitudinal del hueso o mezcla entre ambas. Es común observar formas oblicuas y fracturas suaves en huesos frescos, mientras que formas transversales y fracturas irregulares en huesos enterrados/secos (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016).

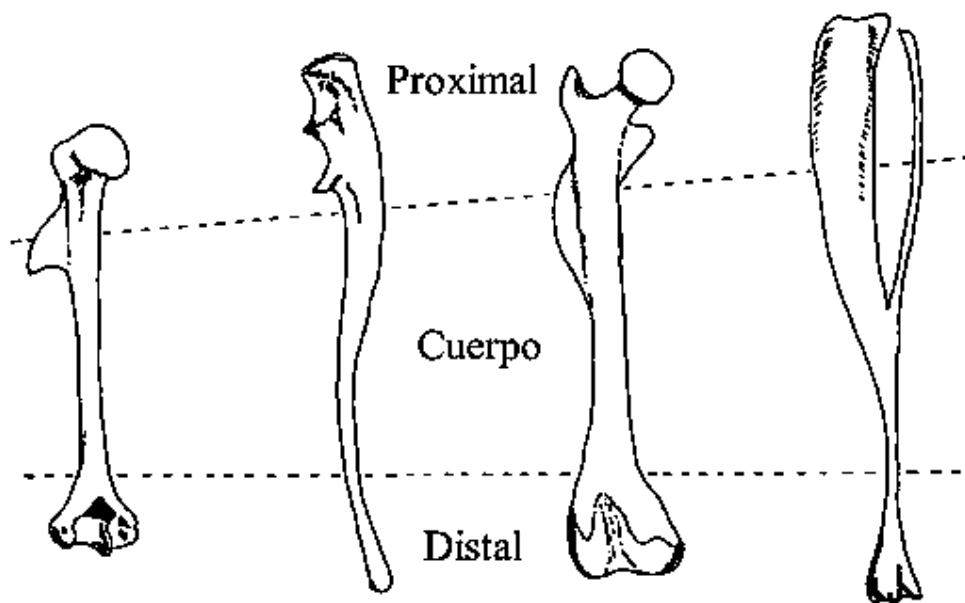


Figura 28. Posición de fracturas en cuatro elementos esqueléticos principales. Figura obtenida de Fernández-Jalvo y Andrews (2016).

▪ Hoyos y perforaciones

Los hoyos y las perforaciones se definen de acuerdo con Fernández-Jalvo y Andrews (2016), como marcas superficiales en las superficies de los huesos y marcas que penetran en el tejido subyacente de los huesos, respectivamente. Los hoyos y las perforaciones presentan longitudes menores a cuatro veces su ancho para distinguirlas de las marcas lineales y según los autores, varían en tamaño y profundidad de penetración según el agente que los produce. Mencionan que también pueden variar según el tipo de hueso, ya sea diáfisis, epífisis o superficie articular, de individuos jóvenes o viejos, o mamíferos y vertebrados (Tabla 5). De manera general concluyen que los hoyos no presentan una morfología consistente, y en cambio las perforaciones se pueden distinguir por presentar forma de cono o cuadradas de fondo.

Tabla 5. Localización y profundidad de hoyos y perforaciones en huesos de acuerdo con Fernández-Jalvo y Andrews (2016).

Letra	Localización y profundidad de hoyos y perforaciones
a	Hoyos poco profundos en diáfisis de huesos.
a1	Perforaciones profundas en diáfisis de huesos.
a2	Perforaciones en las diáfisis de huesos planos.
b	Marcas lineales en la superficie del hueso.
b 1	Marcas lineales en los extremos del hueso.
b 2	Marcas lineales en huesos articulados.
c	Perforaciones profundas en los extremos articulares de los huesos.
d	Perforaciones profundas en los bordes de las roturas espirales.
e	Perforaciones profundas en los bordes de las roturas transversales.
f	Perforaciones profundas a lo largo de los bordes de los huesos partidos.
g	Múltiples perforaciones en la superficie del hueso hechas por dientes.
h	Perforaciones profundas en los extremos o bordes de los huesos.
i	Marcas de pinchazos en arcos dobles sobre bordes crenulados.

▪ Intemperismo

Las etapas de meteorización pueden ser problemáticas en los fósiles porque la meteorización posterior al entierro, el agrietamiento diagenético y el daño posterior a la exposición en superficie pueden causar daños superficiales y oscurecer las características climáticas originales. (Behrensmeyer y Miller 2012). Behrensmeyer (1978), menciona que la protección contra la luz solar alenta el proceso de meteorización, mientras que la precipitación de sales de sustratos subyacentes puede acelerarla por lo tanto las etapas de meteorización secuencial basadas en criterios morfológicos simples pueden usarse para estimar los años transcurridos desde la muerte. Esto hace que las etapas de meteorización sean útiles en permitir que los ecologistas y conservacionistas evalúen el cambio durante años o décadas en las poblaciones animales (Behrensmeyer y Miller 2012).

▪ Óxido de Manganeso

Según Fernández-Jalvo y Andrews (2016), las concreciones de óxido de manganeso son una de las características más comunes en los conjuntos de huesos fósiles y pueden ser producidas por diferentes agentes y procesos. Por ejemplo, explican que la tinción total de la superficie negra podría indicar una inmersión total en agua o sedimento húmedo, pero más comúnmente

la tinción es irregular con formación de patrones dendríticos que se asemejan al crecimiento de las plantas. Además, la distribución de la tinción puede limitarse a un lado de un hueso, lo que probablemente se deba a que el hueso descansa sobre una superficie húmeda o húmeda y se sumerge periódicamente en agua (López-González *et al.* 2006; Fernández-Jalvo y Andrews, 2016).

- **Marcas lineales con sección transversal en forma de “V” formadas por rocas y sedimentos**

Fernández-Jalvo y Andrews (2016), definen a las marcas lineales como líneas largas con longitudes cuatro veces su anchura. De acuerdo con los autores, las marcas lineales con sección transversal en forma de V en huesos son producidas por rocas y sedimentos los cuales son más duros que el propio hueso. Mencionan que el agente puede ser por acción humana (herramienta), abrasión, pisoteo o transporte. Los patrones de tensión establecidos durante la incisión acumulan tejido delante del borde de corte, y este tejido se desplaza periódicamente para formar conos de fractura de Hertz a lo largo de ambos lados de la estriación. La formación de conos de fractura hertziana indica la dirección del corte. (Bromage y Boyde 1984; Fernández-Jalvo y Andrews, 2016).

- **Decoloración**

La tinción de los huesos a un color marrón rojizo puede ocurrir en suelos ricos en hierro y es característico de suelos oxigenados y biológicamente activos indicación las condiciones en el momento del entierro. Sin embargo, cuando se existe una exposición a agua por periodos prolongados, es posible observar un aclarado en del hueso (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016).

- **Pisoteos**

El pisoteo de los huesos que descansan sobre un sustrato rocoso puede producir imitaciones de marcas de corte a medida que los huesos se frotan contra piedras puntiagudas afiladas (Andrews y Cook 1985; Behrensmeyer *et al.* 1986; Olsen y Shipman, 1988; Fernández-Jalvo y Andrews, 2016), y puede ocurrir al azar en las superficies óseas expuestas, especialmente sobre superficies convexas del hueso (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016). De acuerdo con Fernández-Jalvo y Andrews (2016), las marcas de pisoteo son generalmente superficiales e irregulares, no

penetran tanto en el hueso y tienden a ser numerosas y dispersas sobre las superficies óseas. En ocasiones, de acuerdo con los autores, el movimiento de los animales ya sea en contacto directo o por fricción del sedimento puede producir una abrasión extrema en el hueso expuesto dando como resultado un hueso parcial o totalmente pulido.

- **Reemplazamiento**

El reemplazamiento en los restos óseos surge cuando existe una sustitución de un componente mineral por otro de distinta composición química. Fernández-López (1999), indican que el reemplazamiento de los elementos conservados en la mayoría de los casos está acompañado de cambios de porosidad y distorsiones mecánicas, como son la expansión, la compresión, el plegamiento y el agrietamiento.

6.3.2 Modificaciones por medios biológicos

- **Digestión**

Para Fernández-Jalvo y Andrews (2016), la principal característica de la digestión es el grabado de las superficies óseas por los ácidos del estómago y tiene dos efectos perceptibles: modificaciones en la superficie del hueso y modificaciones químicas en la estructura interna. También mencionan que la localización de la digestión tiende a estar correlacionada con el tipo de depredador, donde la digestión a lo largo de todo el hueso tiende a producirse en grandes depredadores mientras que los depredadores aviares que regurgitan los huesos de sus presas producen modificaciones digestivas que se concentran en epífisis y superficies articulares. En este caso, los efectos son pérdida de tejido, particularmente en los extremos del hueso, extremos y articulaciones rotos y se aplica particularmente a pequeños mamíferos que pueden ser ingeridos en su totalidad (Fisher 1981a, b; Fernández-Jalvo y Andrews, 2016).

- **Marcas lineales con sección transversal en forma de U formadas por mordidas de roedores.**

Las marcas lineales con sección transversal en forma de U se hacen comúnmente mediante la masticación de animales, y a menudo son consistentes en tamaño y morfología, y son más

abrasivas ya que sus filos de corte son menos afilados que los de rocas y sedimentos (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016). El incisivo de roedor generalmente está formado por los incisivos superiores, que presentan una forma plana al contrario de los incisivos inferiores los cuales son puntiagudos, por lo tanto, varían en longitud de largo a corto, y en general, cuanto más corta, más profunda es la marca (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016).

- **Marcas lineales con sección transversal en forma de U formadas por raíces de plantas**

Las marcas lineales en forma de U que se ven con más frecuencia en los huesos son el resultado de raíces de plantas vasculares que impactan en las superficies óseas (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016). Su forma en U implica que los contornos de las marcas son suavemente cóncavos, además las marcas de raíces rara vez son rectas por más de unos pocos milímetros, pueden llegar a ser únicas, pero comúnmente están ramificados. La abundancia en ocasiones tiene a ser densa al grado que la superficie del hueso aparece corroída (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016). De acuerdo a (Fernández-Jalvo y Andrews (2016), las marcas lineales hechas por las plantas son el resultado de la solución del hueso por productos químicos producidos directa o indirectamente en el crecimiento de las puntas de las raíces de las plantas, así como también la asociación simbiótica de hongos (micorriza) o bacterias (rizobios).

CAPITULO 7. MÉTODOS Y TÉCNICAS ANALÍTICAS

7.1 Trabajo de campo

Durante varias salidas al campo se obtuvieron muestras fósiles del esqueleto postcranial del rumiante basal *Nanotragulus* (astrágalos, tibias, radios-ulnas, etc.). El material de *Nanotragulus* fue recolectado en la superficie o recuperado *in situ* a lo largo de tres localidades dentro del área fosilífera de Santiago Yolomécatl: Conejo de Lucy, Jesus Bones y La Cruda. Posteriormente, el material fue envuelto con papel, sellado con cinta adhesiva y marcada de acuerdo a los datos de campo correspondientes a la localidad de recuperación. El material fue transportado al Laboratorio de Paleobiología, Instituto de Recursos, campus Puerto Escondido, Universidad del Mar en el estado de Oaxaca.

Durante una de las visitas al área de estudio, se realizó el reconocimiento de la zona y la identificación de las unidades dentro de cada localidad. Para cada unidad se ubicaron los mejores puntos para el levantamiento de las columnas estratigráficas donde se procedió a la limpieza del afloramiento con la ayuda de una pica y una brocha para eliminar las capas intemperizadas. Se tomó el color en fresco de cada estrato con la ayuda de una tabla Munsell. Las unidades que contaron con varios metros de espesor se levantaron con la ayuda de una vara de Jacob (Fig. 29).

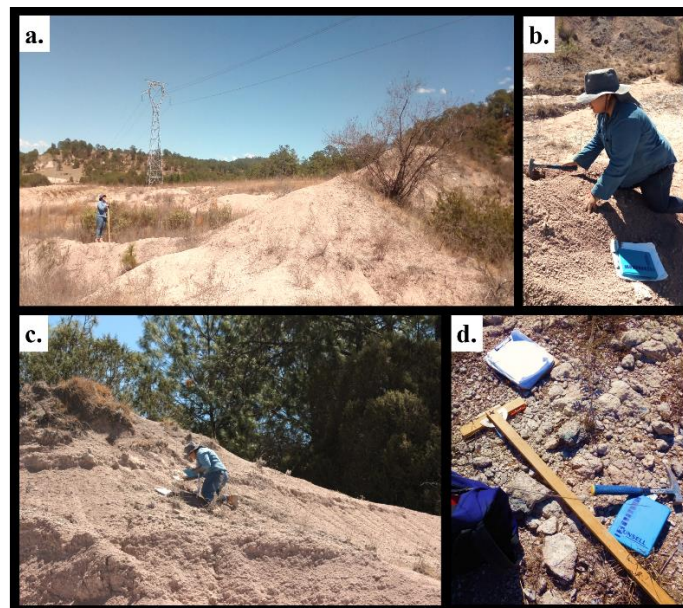


Figura 29. a. Levantamiento de la columna utilizando la vara de Jacob; b. limpieza del afloramiento con la ayuda de una pica; c. obteniendo datos de los estratos; d. vara de Jacob, pica y tabla Munsell utilizadas.

7.2 Trabajo de Gabinete

Se realizó una recopilación bibliográfica del área de estudio, del género *Nanotragulus*, y los aspectos tafonómicos y paleontológicos.

La determinación del material postcraneal de *Nanotragulus* se realizó mediante la comparación con el esqueleto completo de un venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) proporcionado por el laboratorio de Colecciones Biológicas de la Universidad del Mar, Campus Puerto Escondido y bibliografía especializada.

Por medio de cepillos de cerdas de nylon y un explorador dental se procedió a remover los sedimentos adheridos a los fósiles debajo de un microscopio estereoscopio para evitar el menor daño posible (Fig. 30a). Una vez limpio el material postcraneal de *Nanotragulus*, se procedió a realizar la descripción morfológica, la medición correspondiente y la foto-documentación.

Varios huesos se encontraban incompletos, por lo que solo se incluyeron medidas sin daños. Las mediciones fueron tomadas con un vernier digital (Fig. 30b) utilizando las medidas empleadas por Von Den Dreisch (1976) y DeGusta y Vrba (2003).

Debido a las diferencias en tamaño que se observa entre ejemplares de cada elemento postcraneal, se llevó a cabo el uso de análisis univariados y multivariados con el fin de diferenciar morfotipos de *Nanotragulus* recolectados en el sitio. Sin embargo, el número de muestra bajo entre partes postcraneales permitió que solamente se realizaran análisis en los astrágalos, los cuales representan el mayor número de ejemplares en la muestra.

Se realizaron análisis univariados con datos no transformados utilizando la prueba de Shapiro-Wilk para evaluar la distribución normal. El análisis multivariado requirió la suma de un dígito y la transformación de datos a log10 con el fin de incrementar la normalidad. El Análisis de Componentes principales se empleó para mostrar la diferencia en tamaño y forma de los morfotipos. El análisis discriminante fue utilizado con el fin de discriminar los astrágalos en dos morfotipos. Todos los análisis se realizaron en el software PAST versión 3.25.

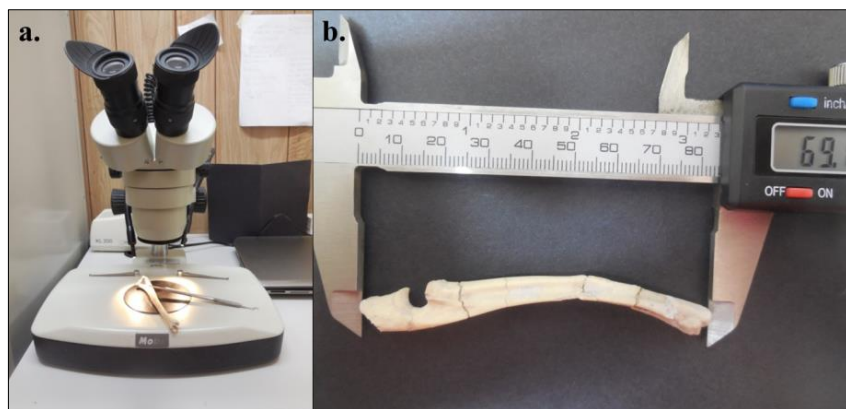


Figura 30. Limpieza y medición del material postcraneal. **a.** Rutina de limpieza de una tibia con la ayuda de un explorador dental bajo un microscopio estereoscópico; **b.** Vernier digital utilizado para la medición del material postcraneal.

7.3 Trabajo de laboratorio

Los sedimentos asociados a los fósiles, una vértebra, y una tibia de *Nanotragulus* fueron pulverizados en un mortero de ágata (Fig.31a) para su utilización en los análisis de Difracción de Rayos X (DRX) para la identificación de las fases minerales y Espectroscopía de Infrarrojo (IR) para la identificación de las fases minerales asociadas a los huesos y el suelo en el área de estudio. Fragmentos de huesos pertenecientes a falanges, metapodiales, tibias, y vértebras del material postcraneal de *Nanotragulus* fueron utilizados en la Microscopía Electrónica de Barrido (MEB) con el fin de observar los mecanismos de alteración tafonómica (rasgos físicos como rasguños, mordidas y rodamientos) que tuvieron lugar en el fósil durante y después de su enterramiento (Fig.31b).

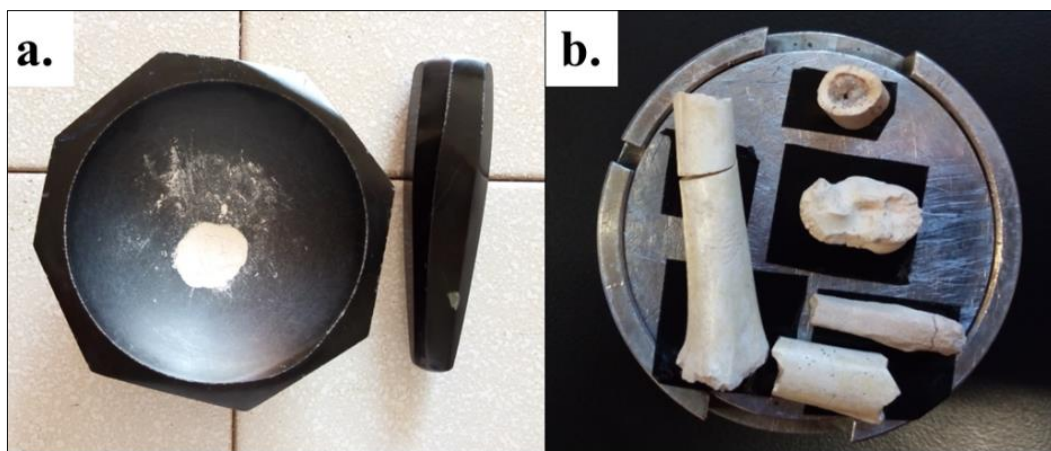


Figura 31. Utilización de muestras en los análisis mineralógicos. **a.** Mortero de ágata utilizado para moler las muestras analizadas bajo el DRX, FRX e IR; **b.** Preparación de las partes postcraneales de *Nanotragulus* para su análisis bajo el microscopio electrónico de Barrido.

▪ **Análisis de Difracción de Rayos X**

La Difracción de Rayos X permite obtener una información detallada sobre la cristaloquímica de los minerales, así como también sobre la composición de fases minerales en diferentes sustancias y formaciones naturales (Ostrooumov, 2009). El método consiste en la difracción de un haz de rayos X que inciden sobre cristales del material analizado.

Las muestras de sedimentos asociadas a los fósiles de *Nanotragulus*, fueron preparados mediante el método de polvo con tamaños de grano de entre 10 y 40 μm . De cada muestra, se pesó 0.5 gramos para su posterior colocación en tubos capilares de vidrio los cuales fueron introducidos al difractómetro D5000. Este análisis se llevó a cabo utilizando el equipo D2 Phaser, segunda generación de la marca Bruker ubicado en las instalaciones del Instituto de Investigaciones en Metalurgia de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

▪ **Análisis de Fluorescencia de Rayos**

En la fluorescencia de rayos X cada elemento presenta una “huella dactilar”, la cual es captada por detectores que muestran las medidas de intensidades que se utilizarán posteriormente para determinar las concentraciones elementales. La determinación de las concentraciones en porcentaje de los óxidos (SiO_2 , TiO_2 , Al_2O_3 , Fe_2O_3 , MnO , MgO , CaO , Na_2O , K_2O , P_2O_5), se obtendrán a través de un Espectrómetro previamente calibrado con muestras internacionales de referencia geoquímica, previo al análisis de elementos mayores (Ostrooumov, 2009).

Este análisis se llevó a cabo utilizando el equipo Espectrómetro de Rayos-x modelo S8 Tiger de marca Bruker dentro de las instalaciones del Instituto de Investigaciones en Metalurgia de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

▪ **Análisis de Espectroscopía Infrarroja**

El método se basa en el estudio de los espectros de vibración y rotación de las moléculas y pretende determinar los grupos funcionales que contiene un determinado mineral, a partir del estudio de los espectros de absorción/ transmisión/ reflexión en la región espectral determinada (Ostrooumov, 2009).

Las muestras de sedimentos asociados a los fósiles de *Nanotragulus* se pulverizaron en un mortero de ágata, hasta obtener un tamaño de grano de 35 μm . Cada muestra se colocó en un horno durante una hora con el fin de eliminar la humedad contenida. Posteriormente, se mezclaron con bromuro de potasio y se colocaron en un dado metálico prensado a una presión de 20 toneladas durante un minuto con el fin de formar una pastilla, la cual fue introducida en el espectrómetro de infrarrojo. Este análisis se llevó a cabo utilizando el equipo del Espectrómetro FT-IR, modelo Tensor 27 de la marca Bruker con serie T 27.0680.04 y Rango de 4000-400 cm^{-1} ubicado en las instalaciones de Instituto de investigaciones en Metalurgia de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

▪ **Análisis de Microscopía Electrónica de Barrido**

La Microscopía Electrónica de Barrido es una técnica del estudio topográfico de la superficie de los cuerpos sólidos (en particular, minerales y rocas), que sirve como soporte visual para otros análisis. En ese método, los electrones incidentes de algunas decenas de kV provocan la emisión de electrones secundarios y retrodispersados cuyo procesamiento permite la obtención de imágenes (Ostrooumov, 2009).

Se colocaron las muestras elegidas en un porta-muestras. Este análisis se llevó a cabo utilizando el equipo de Microscopía Electrónica de Barrido modelo JEOL JSM-7000FLV ubicado en las instalaciones de la Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia, Michoacán.

CAPÍTULO 8. RESULTADOS

8.1 Estratigrafía del área fosilífera de Santiago Yolomécatl

▪ Conejo de Lucy

Conejo de Lucy se ubica a 700 m al sur de la población Santiago Yolomécatl (17° 27' 47" N; 97° 34' 26" O; 2,097 msnm). El afloramiento tiene aproximadamente 60 m de longitud y 6.42 m de espesor (Fig. 32). Se identificaron 15 niveles que están conformados por una sucesión de sedimentos limosos en su base, con alternancia de estratos arcillo limosos, calcretas y una arenisca (Fig. 33). Los estratos de Conejo de Lucy se identifican como la parte basal de las tres localidades analizadas en el presente estudio.

La base del sitio, el nivel 0, está compuesto de sedimentos limosos consolidados con un espesor de 50 cm, y de coloración gris (5 YR 8/2). Sobreyaciendo en contacto transicional y con una composición similar, se presenta un estrato de 34 cm de espesor cuya característica distintiva es la presencia de numerosas madrigueras de roedores y rizolitos (Fig. 34). Le sobreyace en contacto transicional el nivel dos, que consiste de un estrato de sedimentos arcillo limosos de 45cm, cubiertos por una sucesión de arcillas marrones (N.3; 5 YR 4/1), limoarcillas (N.4) y limos consolidados grisáceos (N.5; 7.5 YR 8/1). Los espesores de las arcillas son de 16 cm, los limos arcillosos de 3 cm, mientras que los de los limos son de 17 cm. En conjunto este paquete limo arcilloso presenta un espesor total de 36 cm.

Hacia la cima y en contacto transicional, se observa el nivel seis compuesto por una capa delgada de arcillas limosas de color gris (7.5 YR 7/2) con presencia de rizolitos, seguida por 10 cm de calcretas (N.7), la cual subyace en contacto horizontal un estrato masivo de sedimentos arcillo limosos de 2 m de espesor y color grisáceo (N.8; 7.5 YR 7/2). Dentro de este nivel se han identificado numerosas madrigueras de roedores, rizolitos y fósiles de vertebrados.

Le sobreyace, en contacto erosivo el nivel nueve que incluye una arenisca de 66 cm de espesor, de color gris, tamaño de grano mediano con bordes redondeados. Este viene sobreyacido también en discordancia erosiva por un estrato delgado de arcillas limosas de color verde olivo (N.10; 7.5 YR 5/2), con líticos de rocas volcánicas medianas. Cabe destacar que la mayoría de fósiles de *Nanotragulus* provienen del presente nivel (Fig. 35). Dentro del mismo estrato, se observa en contacto transicional un lente de calcreta rosada, formando lo que es una

cuenca. A este último, le sigue una estrato delgado de limos consolidados de coloración gris (N.11; 7.5 YR 6/1).

El nivel, el 12, está conformado por 40 cm de sedimentos arcillo limosos de color marrón (7.5 YR 4/2) y en donde hay presencia de rizolitos e icnofósiles. Le sobreyace en contacto transicional, un estrato de limoarcillas (N.13), seguido por sedimentos arcillo limosos de color marrón-rojo (N.14; 7.5 YR 4/2). La secuencia está coronada por 50 cm de suelo.

Numerosos fragmentos y huesos completos de *Nanotragulus* han sido recolectados de los niveles 3, 9, 10 y 12, siendo la mayoría asociados al nivel 10.

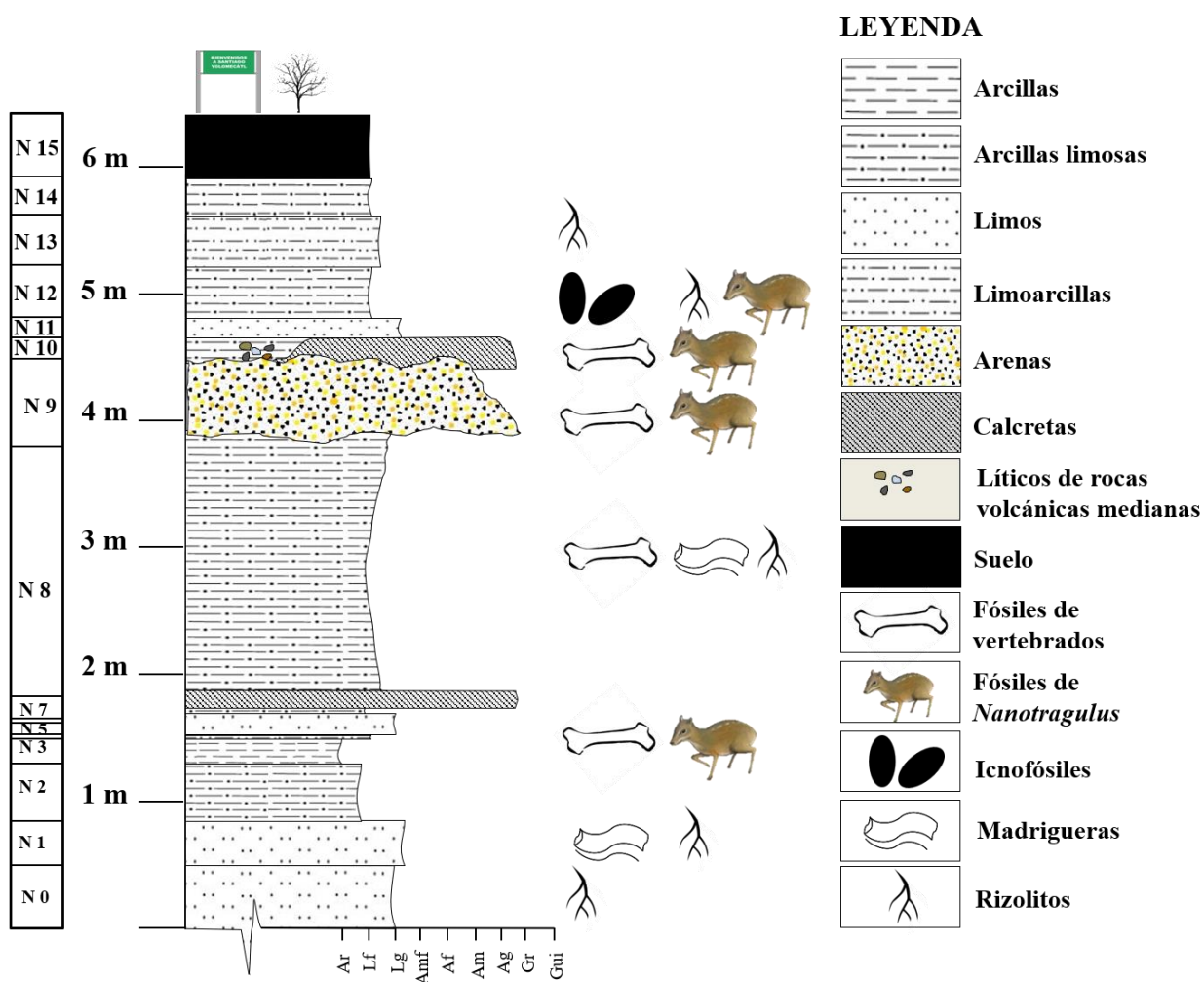


Figura 32. Columna estratigráfica de la localidad Conejo de Lucy en Santiago Yolomécatl.

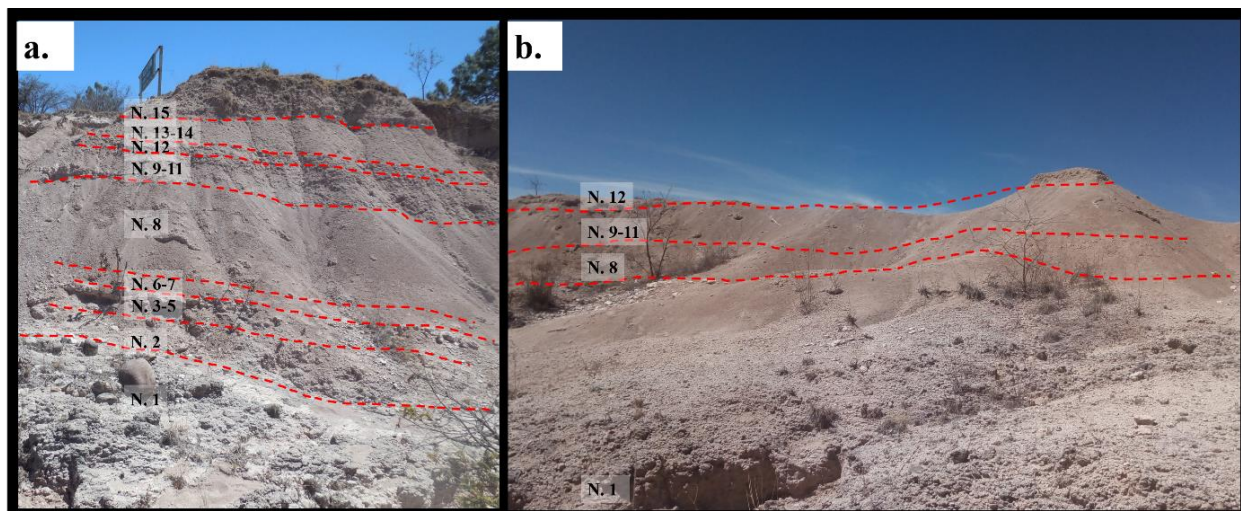


Figura 33. Afloramientos de la localidad Conejo de Lucy donde se distinguen los distintos niveles de sedimentación fluvio lacustre.

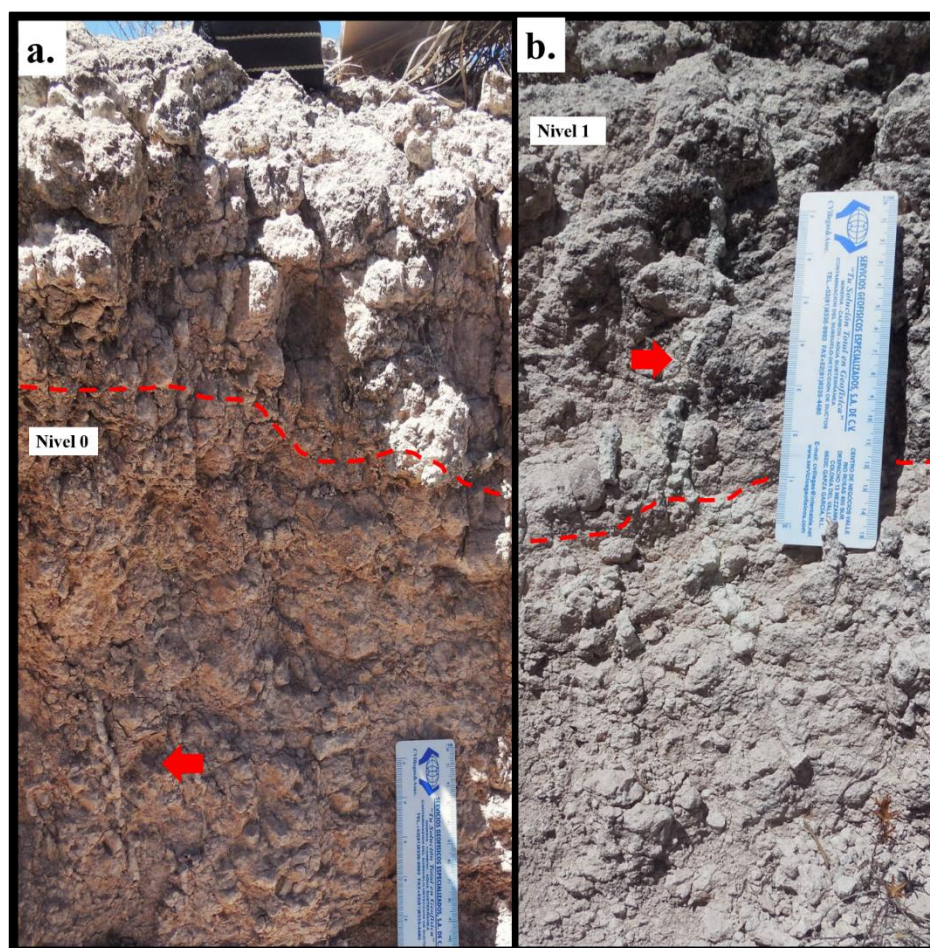


Figura 34. Rizolitos observados (flecha roja) en los limos consolidados de los niveles 0 y 1 (a y b, respectivamente).

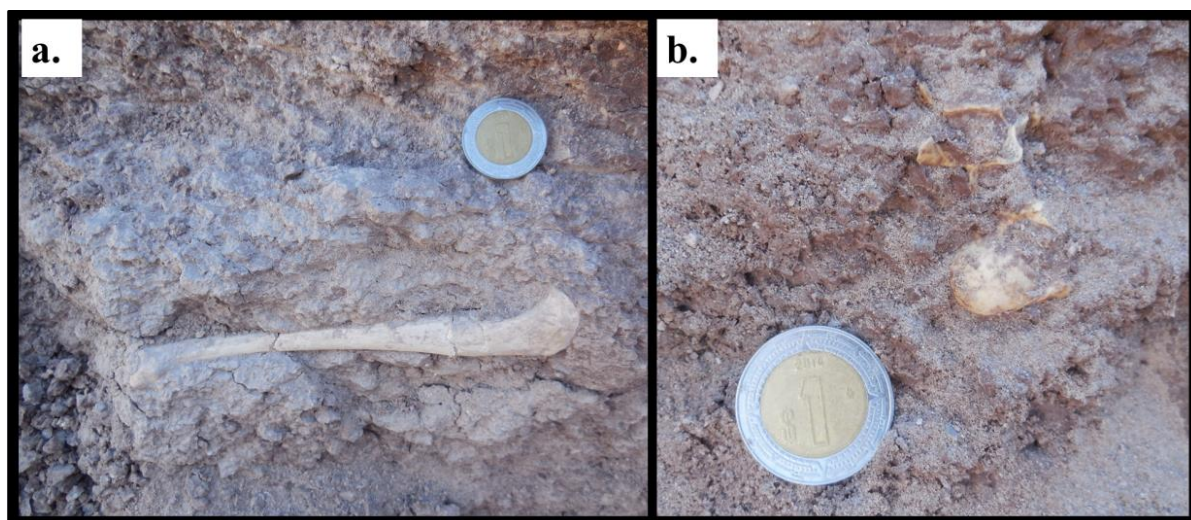


Figura 35. Fósiles de vertebrados observados en sedimentos arcillo limosos del nivel 10. **a.** tibia de *Nanotragulus*; **b.** vértebras de *Nanotragulus*.

▪ **Jesus Bones**

La localidad Jesus Bones se encuentra ($17^{\circ} 27' 23''$ N; $97^{\circ} 34' 36''$ W; 2,077 msnm) a 1.3 km del poblado de Santiago Yolomécatl. Se realizó una columna tipo de 18.31 m de espesor, que está compuesta por cuatro paquetes sedimentarios, donde se identificaron 15 niveles (Fig. 36) que consisten en una sucesión de sedimentos arcillo limosos y limo arcillosos con algunos niveles de conglomeráticos y calcáreos silificados (Fig. 37).

En los primeros dos paquetes, la base inicia con el nivel 0, tiene 95 cm de espesor y está conformado por arcillas limosas compactas de color verde (5YR 5/2). Le sobreyace en contacto discordante, el nivel 1, que consiste de un estrato de 40 cm compuesto de conglomerados soportados en una matriz de clastos gruesos y muy redondeados cuyos diámetros van de los 1-3 cm.

Le sobreyace un estrato de 2.40 m de espesor y constituido de limos arcillosos de color rojo (N.2; 4.5YR 7/1). Este estrato presenta numerosas estructuras primarias que incluyen icnofósiles y rizolitos en la parte superior. El estrato se interrumpe en discordancia erosiva por un lente de composición limo arenosa de 20 cm de espesor. El tamaño de las partículas de este lente va de 0.5-1 cm. Este estrato viene cubierto por el estrato 3, que está conformado de limos arcillosos compactos de coloración rosa-grisácea (5YR 5/2), su espesor es de 1.25 m. En el presente estrato se destacan numerosos rizolitos mineralizados de color rosado (Fig. 38 a-b). A este le sobreyace

un delgado lente de material volcánico (N.4) con numerosas concreciones de manganeso, el lente viene a su vez cubierto por un nivel volcánico arenoso fino de 20 cm de espesor y que presenta una coloración marrón-grisácea (N.5; 7.5YR 5/2).

El tercer paquete que se distingue en la sucesión estratigráfica inicia en su base con el nivel 6, compuesto de un estrato de 55 cm de espesor de composición limo arcillosa. Sucesivamente, inicia en contacto horizonte un estrato masivo (3.5 m) de arcillas limosas muy finas y de color marrón (N.7; 5YR 4/2), con presencia de fósiles de vertebrados, rizolitos, y madrigueras de roedor (Fig. 39a). También, presenta clastos de material volcánico muy deleznales cuyos diámetros van desde los 1-3cm (Fig. 40 b-c). La sucesión se interrumpe por un conglomerado que erosiona en la secuencia. Este conglomerado polimítico de matriz con clastos soportados, presenta diámetros muy variables que van de 1-20 cm (Fig. 40 a). La sucesión limoarcillosa continua con el nivel 8 presentando 2 m de espesor. Se siguen observando en la sucesión estratigráfica tonalidades rojizas. Este estrato viene de nuevo cubierto en discordancia erosiva por un conglomerado cuyos clastos están redondeados y van de 0.5-15 cm de diámetro, presentando una matriz muy deleznable compuesta por material volcánico. En este estrato también, se han reconocido numerosos fósiles de vertebrados, así como icnofacies que incluyen madrigueras de roedores y rizolitos. Por encima de esta unidad y en discordancia erosiva, destaca un conglomerado de matriz soportado con clastos subredondeados que presentan de 1-6 cm de diámetro y donde se observaron numerosas madrigueras de roedor (N.9). Este nivel se destaca por su disminución del espesor del estrato que inicia con 70 cm y se va paulatinamente acunando en dirección noreste suroeste, llegando a alcanzar 32 cm de espesor.

El cuarto paquete que se correlaciona con los tres anteriores se ubica al sur-oeste de la localidad, y comienza con un estrato de sedimentos arcillo limosos de color marrón-rojo (N.10; 7.5YR 4/2) de 2 m de espesor. En este estrato es observar algunos clastos de material volcánico. Se han recolectado numerosos fósiles de vertebrados (Fig. 39 c-e) en los niveles de rizolitos (Fig. 38 c-d). Por último, coronando la secuencia hay una alternancia entre niveles de carbonatos silificados y arcillas limosas (Fig. 40 d).

Fragmentos y huesos completos de *Nanotragulus* han sido recolectados de los niveles 7, 8 y 10, mayormente en estratos con sedimentos de composición arcillo limosas.

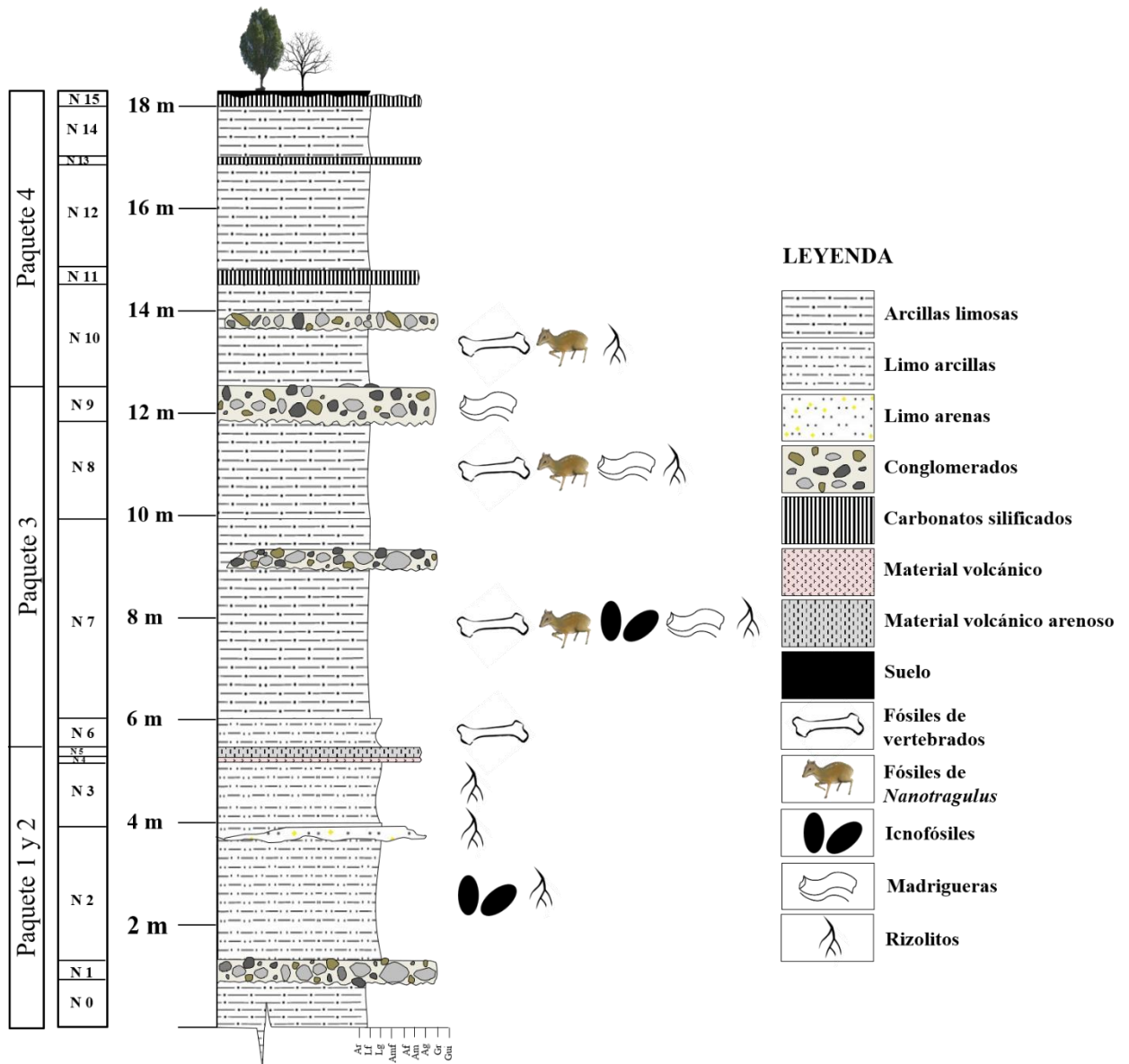


Figura 36. Columna estratigráfica de la localidad Jesus Bones en Santiago Yolomécatl.

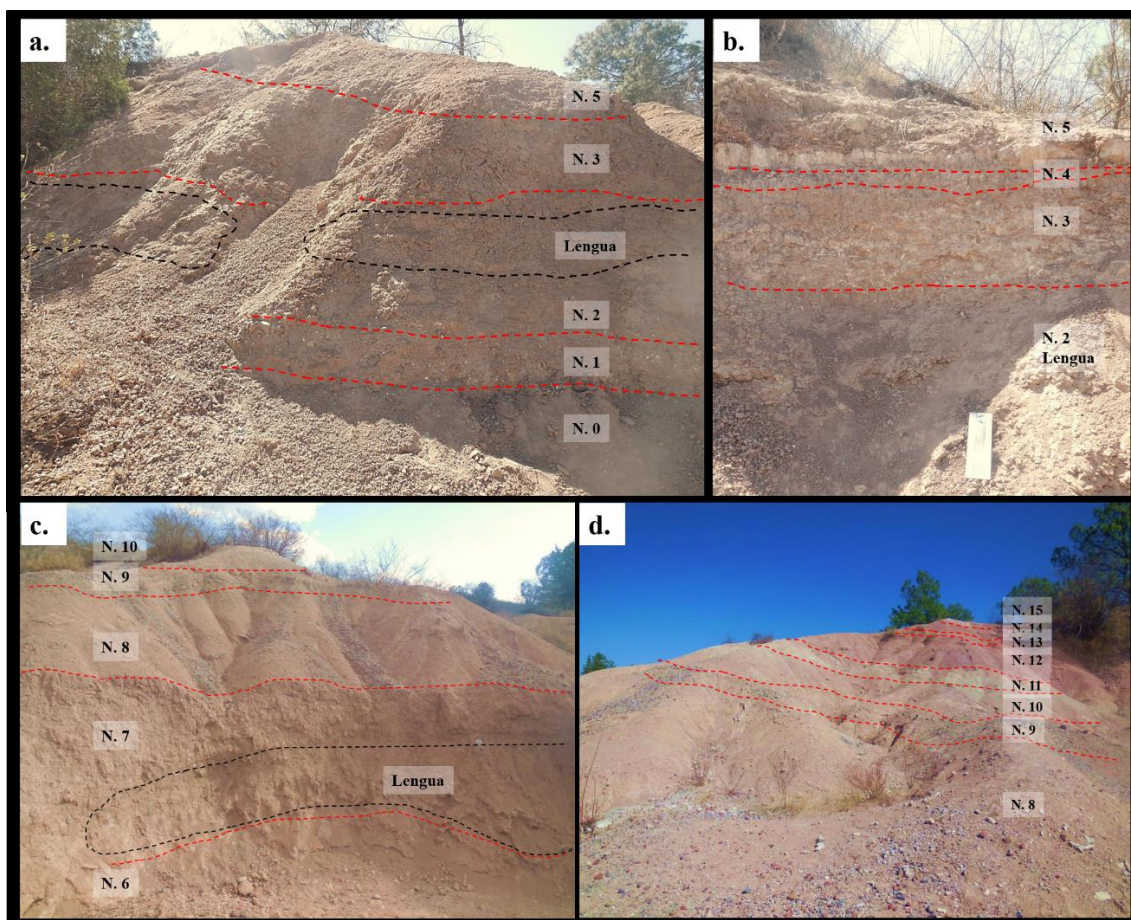


Figura 37. Vista de los cuatro paquetes (a-d) de donde se obtuvieron las columnas estratigráficas en la localidad Jesus Bones.

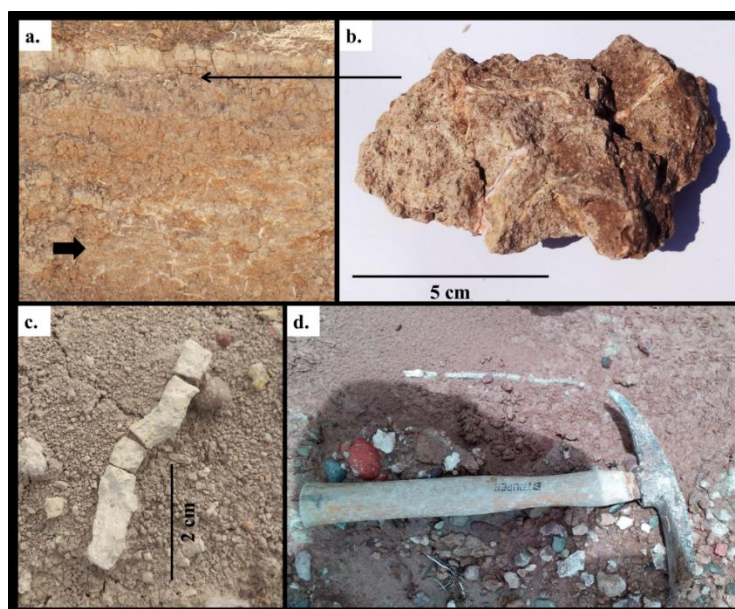


Figura 38. Rizolitos observados. a y b. rizolitos mineralizados de color rosado en el nivel 3; c y d. rizolitos blancos en superficie del nivel 10.

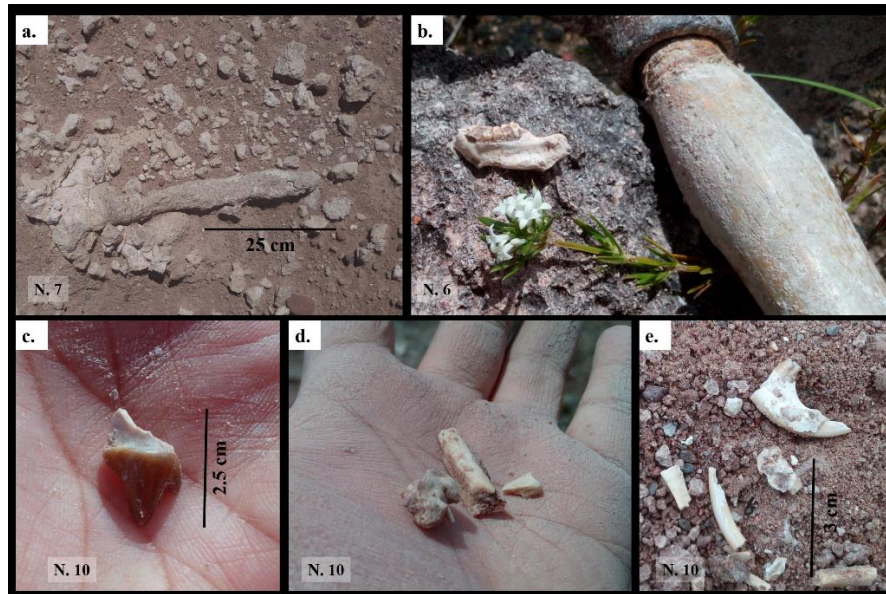


Figura 39. Madriguera y fósiles de vertebrados. **a.** madriguera de roedor; **b.** mandíbula inferior de un vertebrado; **c.** diente de algún carnívoro; **d.** fragmentos de huesos; **e.** incisivo de roedor.

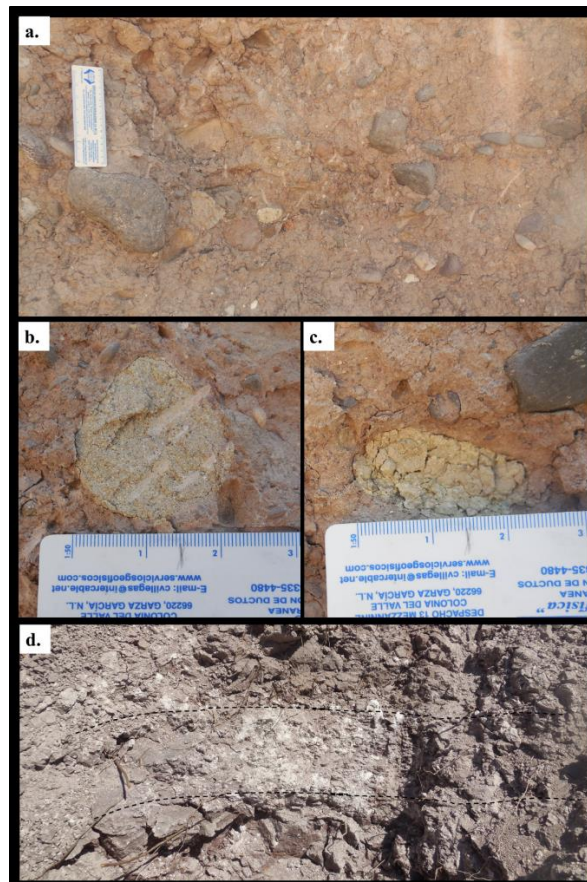


Figura 40. Observaciones en la localidad Jesus Bones. **a.** conglomerados matriz soportados; **b** y **c.** material volcánico deleznable; **d.** nivel 11 con carbonatos silificados entre sedimentos arcillo limosos.

▪ La Cruda

La siguiente localidad denominada La Cruda (17° 26' 50" N; 97° 34' 32" W; 2,093 msnm), se encuentra a 2.40 km del poblado de Santiago Yolomécatl y cuenta con una larga extensión de estratos predominantemente arcillosos color rojizo con alternancia de conglomerados, niveles de limos, y otros más endurecidos que resaltan en la morfología correspondientes a silcretas, etc. La columna tipo medida presenta 49 m de espesor y se logra correlacionar en tres distintos sectores distinguiéndose 37 estratos (Figs. 41-42).

En la parte sur de la localidad se encuentra el primer paquete más basal compuesto por 20 cm de limos consolidados de color blanco (nivel 0), y al cual le sobreyace en contacto transicional una capa delgada de caliza blanca-grisácea (nivel 1) (Fig. 42a). Debido a la influencia antrópica en el sitio, los siguientes 4.5 m se encuentran compuestos de sedimentos (Fig. 42b). El nivel dos es claramente diferenciado por su composición arcillosa y color marrón (5 YR 4/2) a lo largo de 3.5 m y en el cual se han encontrado fósiles de vertebrados. Cabe mencionar que en la parte superior son visibles numerosas vetas de limos de coloración verde olivo pertenecientes al nivel 3 (Fig. 43a). Le sobreyace en contacto erosivo el nivel 4, compuesto de limos consolidados grisáceos de 90 cm de espesor donde se distinguen manchas amarillas, así como también dendritas de manganeso y rizolitos (Fig. 45a). Sucesivamente, y en contacto transicional por los siguientes 12.5 m, se observa una alternancia de estratos de arcillas masivas con capas delgadas de limos de 4 cm, intercalados con niveles menores a 3 cm de arcillas limosas (N. 5-13). Conforme se asciende estratigráficamente, los estratos de arcillas se tornan de coloración más rojiza hacia llegar a la cima (inferior: 5YR 5/3; superior: 7.5 YR 4/2), y presentan numerosos rizolitos y fósiles de vertebrados.

En el segundo paquete afloran tres estratos de menos de 20 cm, constituidos de silcretas (Fig. 44 a), arcillas marrón moradas (7.5 YR 5/2) y limos (N.14-16). Los últimos dos estratos cuentan con rizolitos mineralizados de color rosa y blanco. Al anterior le sobreyace en contacto erosivo un estrato arcillosos que viene interrumpido por un estrato que se acuña, conglomerático con dos matriz soportada con clastos subredondeados de 1-5 cm de diámetro (N.17). Este nivel cuenta con fósiles de vertebrados y rizolitos blancos. Le sobreyace en contacto transicional una silcreta blanca-grisácea (N. 18) de 25 cm (Fig. 44b), que a su vez viene cubierta por una capa delgada de limos verdosos (N. 20), que se van haciendo transionalmente más arcillosos presentando un color marrón (N. 21; 7.5YR 4/2). Este último estrato de 1 m de espesor cuenta

con abundantes fósiles de vertebrados, icnofósiles y rizolitos (Fig. 45 b y 46). Al anterior le sobreyace en contacto horizontal, sedimentos de limos silificados de 30 cm de espesor, coloración grisácea y presencia de concreciones de manganeso (Fig. 43c). También, cuenta con numerosas madrigueras de roedor y fósiles de vertebrados (N. 22).

El tercer paquete está dominado por una sucesión masiva compuesta por sedimentos arcillosos de color marrón-rojizo (N. 23; 7.5YR 4/2), con un espesor de cuatro metros. El color del presente estrato se torna más rojizo hacia la cima. La parte superior presenta clastos de limos de 1-4 cm de diámetro, y al igual que el paquete anterior también cuenta con fósiles de vertebrados, madrigueras de roedor (Fig. 45c) y abundantes rizolitos. Este es sobreyacido en contacto transicional por un estrato de 32 cm de espesor de limos consolidados de coloración verde-grisáceo (N.24; 10 YR 7/2), y cubre transicionalmente a arcillas con clastos incluidos de limos (N.25). Este último estrato del paquete tres viene sobreyacido en contacto transicional por una silcreta de 25 cm de espesor la cual corona el paquete (Fig. 44c) (N. 26).

El último paquete que cubre a los tres anteriores inicia con el nivel 27, donde se observa sedimentos arcillosos color marrón (5Y 4/2), con un espesor de 1.8 m de altura. Resaltan nuevamente los clastos de limo inmersos en los estratos más arcillosos (Fig. 43 d). Viene seguido en contacto discordante por 30 cm de areniscas blancas (N. 28; 5YR 7/2), cuyos líticos medianos van de 1-3 cm de diámetro; y en contacto transicional se presenta un estrato de sedimentos arcillo limosos de 50 cm de espesor y de color rojizo (N. 29; 5YR 6/3). Este último cuenta con madrigueras de roedor y rizolitos. Este estrato viene cubierto por una cuarta silcreta de color blanca, conformando el nivel 30 (Fig. 44 d).

Le sobreyace en contacto concordante los últimos niveles (31-37), estratos de sedimentos arcillosos intercaladas por tres estratos conglomeráticos con matriz soportada en arenas con clastos volcánicos subredondeados de 1-25 cm de diámetro y donde es posible observar cristales de cuarzo; areniscas blancas con líticos finos y redondeados; y una delgada capa de limos arenosos finos. En algunos de los presentes niveles se han recolectado fósiles de vertebrados y icnofósiles así como también madrigueras de roedores.

Numerosos fragmentos y huesos completos de *Nanotragulus* han sido recolectados de los niveles 11, 22, 23, y 31, correspondientes a estratos de composición arcillosa.

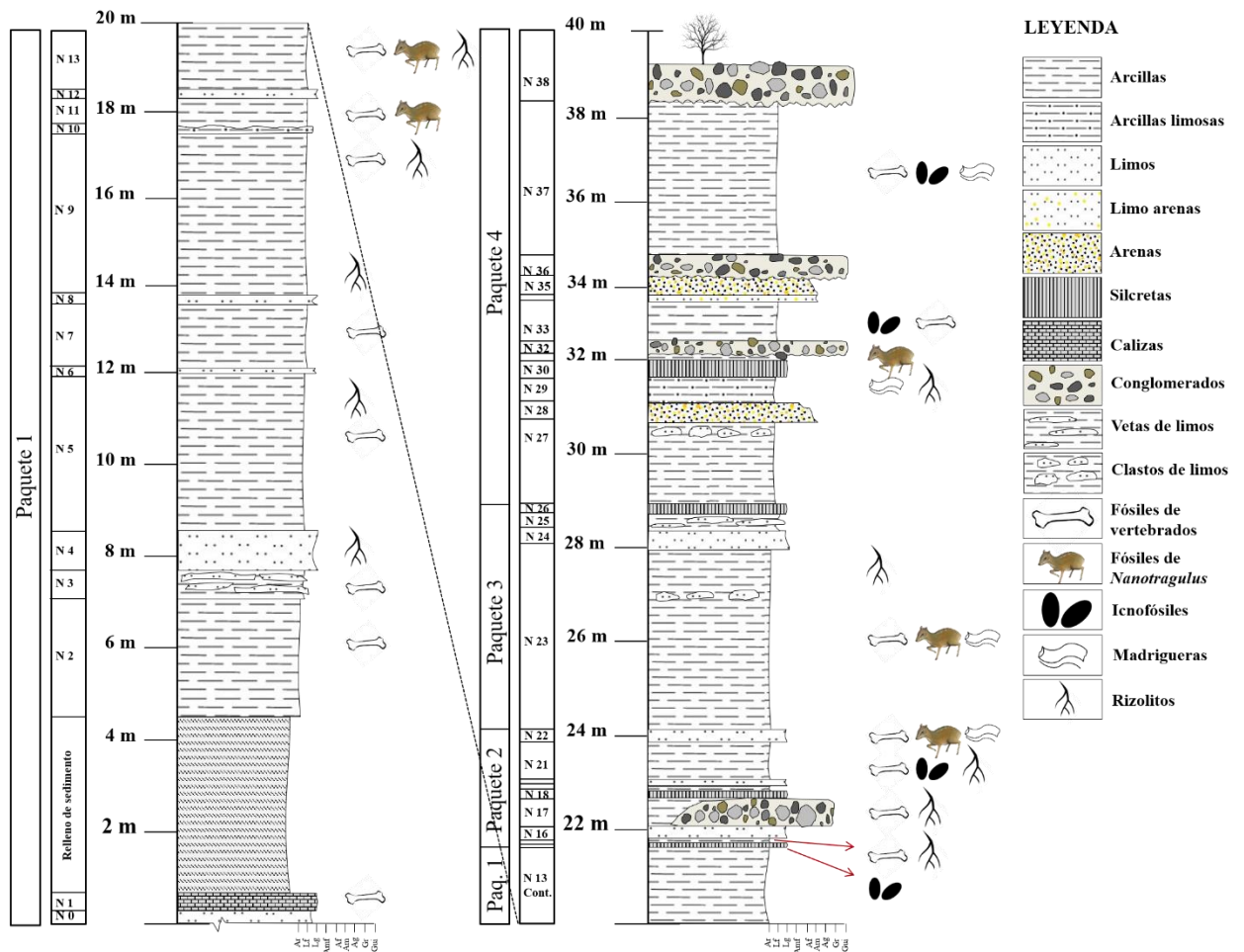


Figura 41. Columna estratigráfica de la localidad La Cruda en Santiago Yolomécatl.

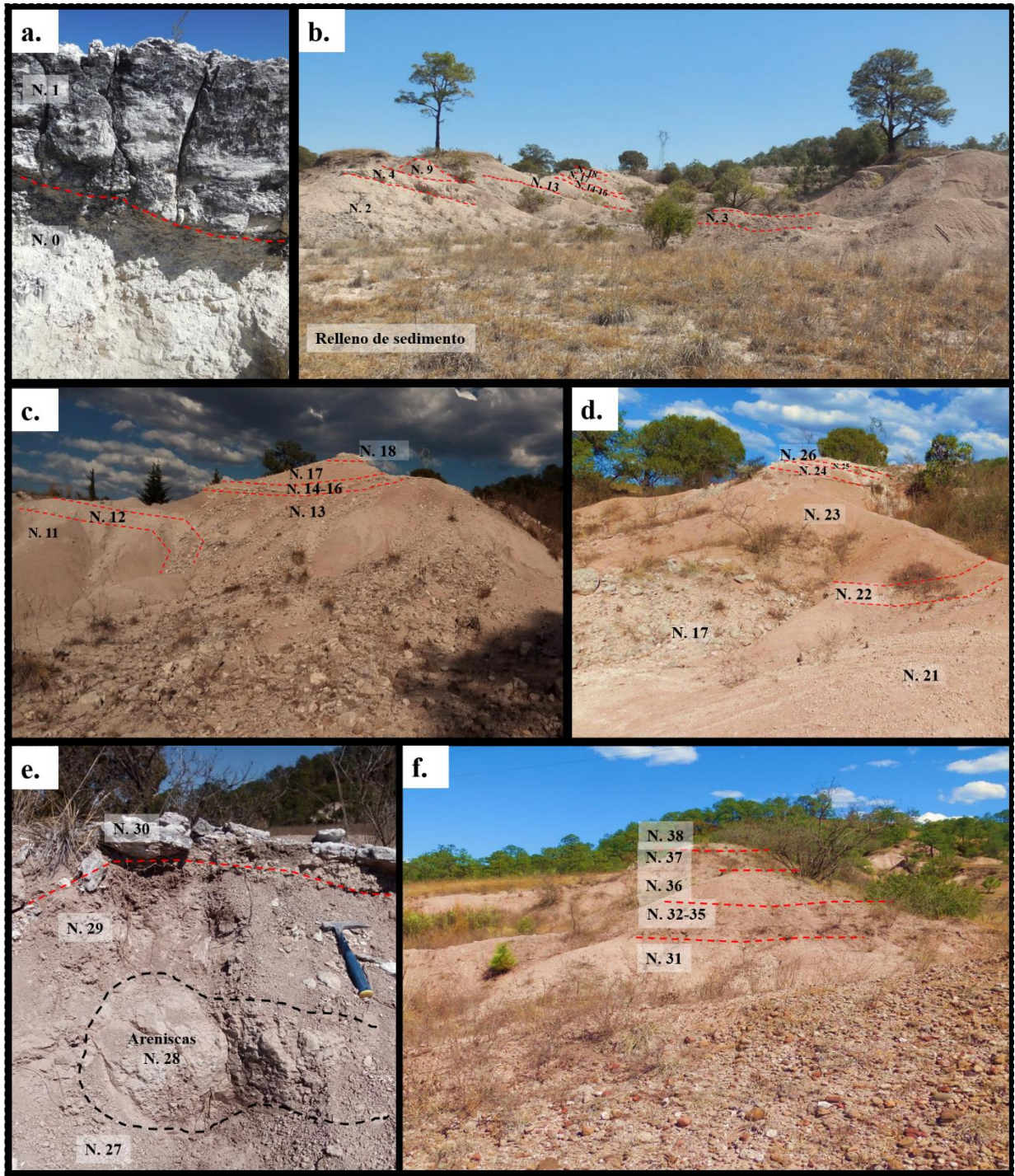


Figura 42. Vista de los cuatro paquetes (a-f) de donde se obtuvieron las columnas estratigráficas en la localidad La Cruda.

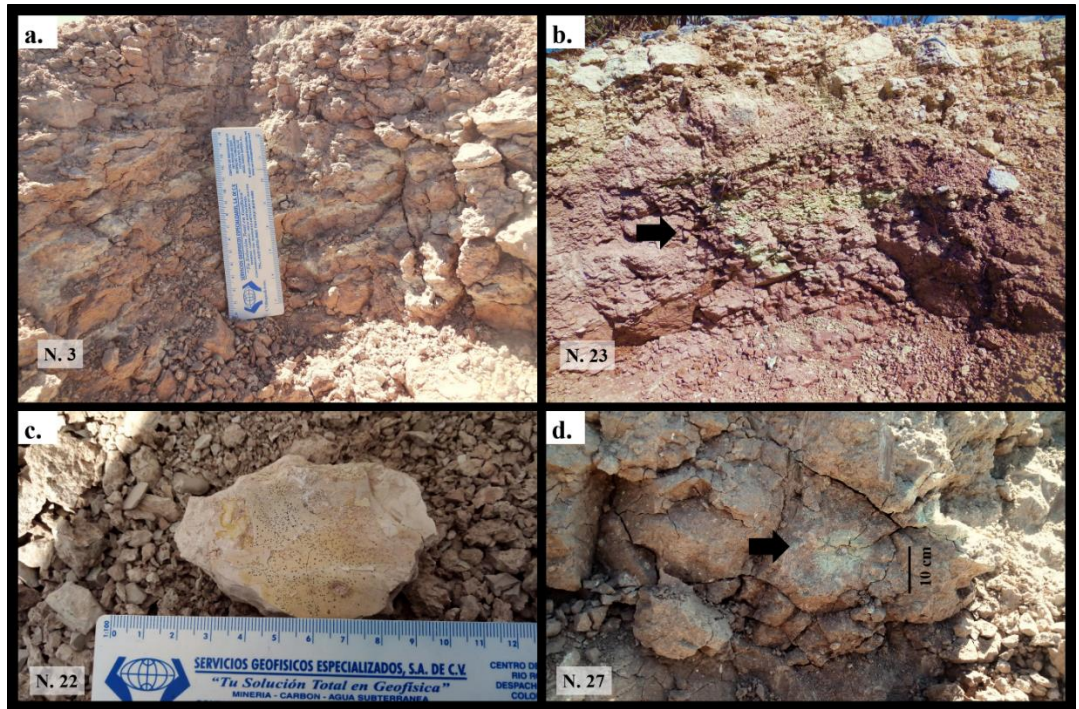


Figura 43. Vetas y clastos de limos. **a-b.** vetas de limos intercaladas con arcillas; **c.** limos consolidados con concreciones de manganeso; **d.** clastos de limos observados en las arcillas.

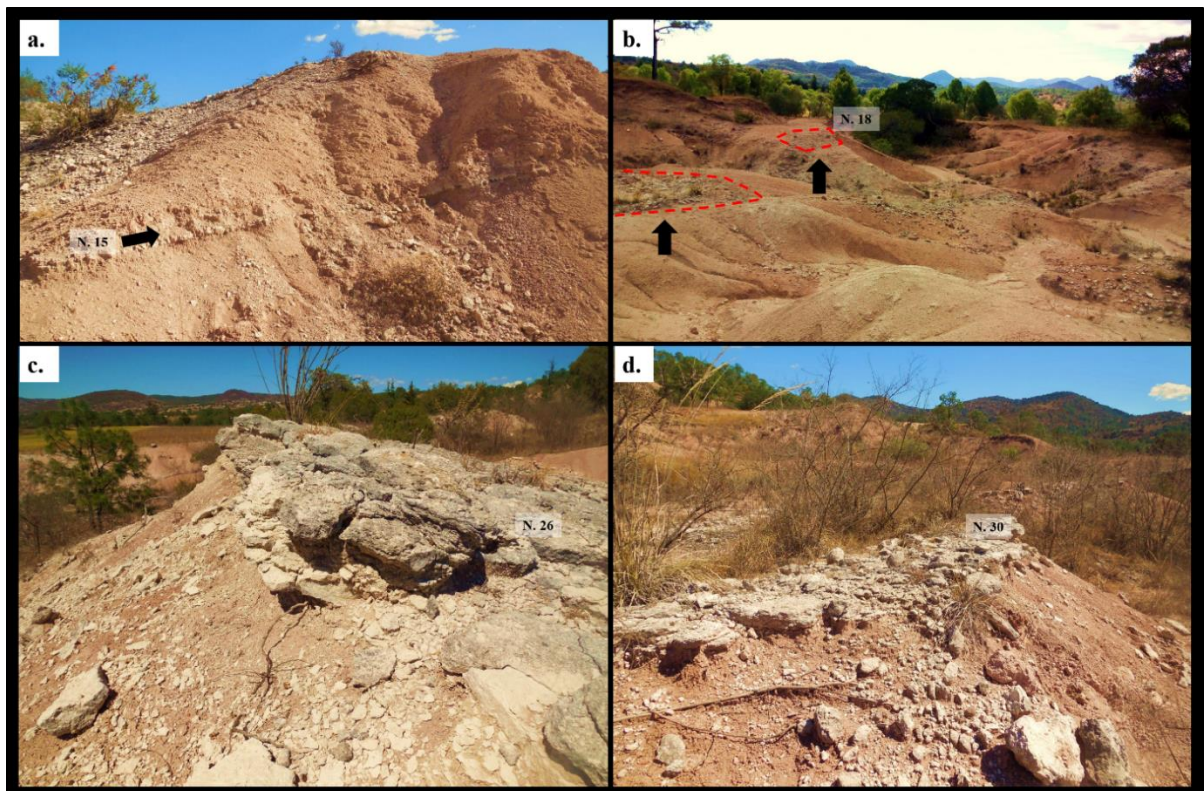


Figura 44. Niveles de silcretas observadas en la localidad La Cruda.

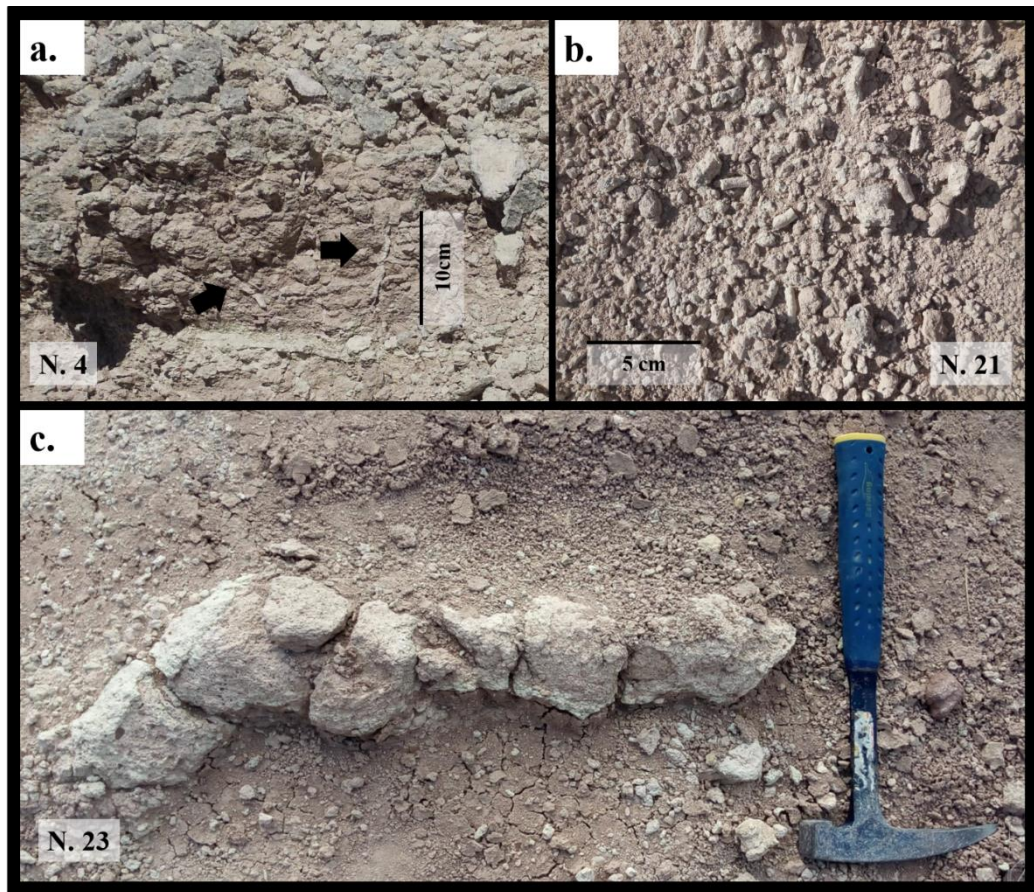


Figura 45. Rizolitos y madriguera observados en la localidad La Cruda. **a.** rizolitos blancos en limos consolidados; **b.** rizolitos blancos en sedimentos arcillosos; **c.** madriguera de roedor sobre sedimentos arcillosos.

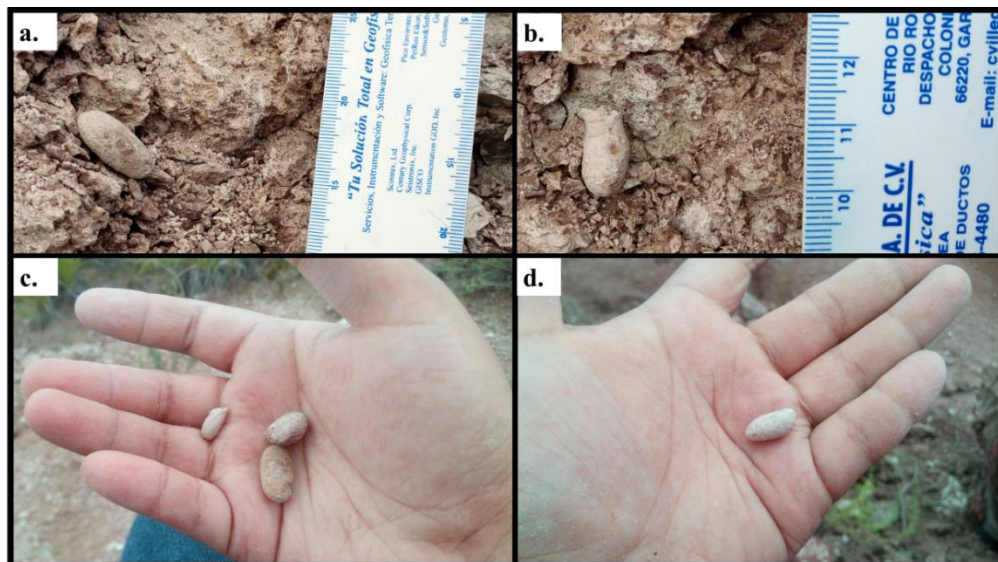


Figura 46. Icnofósiles observados en la localidad de La Cruda (**a-d**).

8.2 Registro del material postcraneal de *Nanotragulus* en Santiago Yolomécatl.

El material fósil del esqueleto postcraneal del rumiante basal *Nanotragulus*, recuperado del área fosilífera de Santiago Yolomécatl, hasta la fecha cuenta con 15 elementos postcraneales: Axis, vértebras cervicales, vértebras torácicas, costillas incompletas, un húmero, radio-ulnas, metacarpianos, tibias, calcáneos, astrágalos, metatarsianos, falanges proximales, falanges mediales y un solo ejemplar de una falange distal. De un total de 68 ejemplares, 40 huesos están completos mientras los restantes 28 se encuentran fracturados e incompletos (Tabla 6). Del material postcraneal de *Nanotragulus*, los astrágalos fueron los elementos mejor representados.

Tabla 6. Número total de ejemplares, y su estado actual, del material postcraneal de *Nanotragulus* del área fosilífera de Santiago Yolomécatl, Oaxaca, México.

Elemento postcraneal	Número total	Completo	Incompleto
Axis	1	0	1
Vértebra cervical	1	0	1
Vértebra torácica	4	0	4
Costilla	2	0	2
Húmero	1	1	0
Radio-ulna	5	2	3
Hueso radial	3	3	0
Metacarpiano	4	1	3
Tibia	5	4	1
Calcáneo	4	0	4
Astrágalo	22	15	7
Metatarsiano	5	3	2
Falange proximal	6	6	0
Falange medial	4	4	0
Falange distal	1	1	0
TOTAL	68	40	28

La localidad Conejo de Lucy representa la localidad con mayor abundancia de fósiles de *Nanotragulus*, los cuales incluyen el axis, vértebras, radio-ulnas, huesos radiales, metapodiales, el húmero, tibias, falanges, un calcáneo y cuatro astrágalos. Le sigue la localidad Jesus Bones, representado solamente por once astrágalos. Por último, la localidad de La Cruda presentó dos radio-ulnas, tres calcáneos, y seis astrágalos (Tabla 7).

Tabla 7. Registro del material postcraneal de *Nanotragulus* del área fosilífera de Santiago Yolomécatl, donde se presenta la localidad, posición y morfotipo al que pertenecen los 68 ejemplares hallados hasta la fecha.

Número de catalogo	Postcráneo	Localidad	Nivel	I/D	Morfotipo
UMPE-876	Axis	Conejo de Lucy	10	N/D	N/D
UMPE-880	Vértebra cervical	Conejo de Lucy	10	N/D	N/D
UMPE-881	Vertebra torácica	Conejo de Lucy	10	N/D	N/D
UMPE-885	Vertebra torácica	Conejo de Lucy	10	N/D	N/D
UMPE-886	Vertebra torácica	Conejo de Lucy	10	N/D	N/D
UMPE-888	Vertebra torácica	Conejo de Lucy	10	N/D	N/D
UMPE-887	Costilla	Conejo de Lucy	10	N/D	N/D
UMPE-890	Costilla	Conejo de Lucy	10	N/D	N/D
UMPE-875	Húmero	Conejo de Lucy	10	Izquierdo	Pequeño
UMPE-807	Radio-ulna	La Cruda	31	Derecho	Grande
UMPE-818	Radio-ulna	Conejo de Lucy	12	Izquierdo	Pequeño
UMPE-819	Radio-ulna	Conejo de Lucy	12	Derecho	Grande
UMPE-820	Radio-ulna	Conejo de Lucy	10	Derecho	Pequeño
UMPE-821	Radio-ulna	Conejo de Lucy	12	Izquierdo	Grande
UMPE-877	Hueso radial	Conejo de Lucy	10	Derecho	Grande
UMPE-878	Hueso radial	Conejo de Lucy	10	Izquierdo	Grande
UMPE-879	Hueso radial	Conejo de Lucy	10	Derecho	Pequeño
UMPE-865	Metacarpiano	Conejo de Lucy	10	Derecho	Pequeño
UMPE-866	Metacarpiano	Conejo de Lucy	10	Derecho	Pequeño
UMPE-867	Metacarpiano	Conejo de Lucy	10	Derecho	Pequeño
UMPE-868	Metacarpiano	Conejo de Lucy	10	Izquierdo	Pequeño
UMPE-869	Metatarsiano	Conejo de Lucy	10	Izquierdo	Pequeño
UMPE-870	Metatarsiano	Conejo de Lucy	10	Derecho	Pequeño
UMPE-871	Metatarsiano	Conejo de Lucy	10	Derecho	Pequeño
UMPE-872	Metatarsiano	Conejo de Lucy	10	Izquierdo	Pequeño
UMPE-873	Metatarsiano	Conejo de Lucy	10	Izquierdo	Pequeño
UMPE-824	Tibia	Conejo de Lucy	12	Izquierdo	Grande
UMPE-825	Tibia	Conejo de Lucy	10	Derecho	Grande
UMPE-826	Tibia	Conejo de Lucy	10	Izquierdo	Pequeño
UMPE-827	Tibia	Conejo de Lucy	10	Izquierdo	Grande
UMPE-828	Tibia	Conejo de Lucy	10	Izquierdo	Grande

Continuación...

Número de catalogo	Poscráneo	Localidad	Nivel	I/D	Morfotipo
UMPE-87	Calcáneo	La Cruda	11	Izquierdo	Grande
UMPE-107	Calcáneo	La Cruda	11	Derecho	Pequeño
UMPE-862	Calcáneo	La Cruda	31	izquierdo	Pequeño
UMPE-874	Calcáneo	Conejo de Lucy	10	Izquierdo	Pequeño
UMPE-49	Astrágalo	Jesus Bones	10	Izquierdo	Pequeño
UMPE-52	Astrágalo	Jesus Bones	10	Izquierdo	Pequeño
UMPE-194	Astrágalo	Jesus Bones	10	Derecho	Pequeño
UMPE-577	Astrágalo	Conejo de Lucy	3	Izquierdo	Pequeño
UMPE-578	Astrágalo	Jesus Bones	7	Izquierdo	Pequeño
UMPE-579	Astrágalo	Conejo de Lucy	3	Derecho	Pequeño
UMPE-804	Astrágalo	La Cruda	23	Izquierdo	Pequeño
UMPE-815	Astrágalo	La Cruda	11	Izquierdo	Pequeño
UMPE-816	Astrágalo	Jesus Bones	10	Derecho	Pequeño
UMPE-817	Astrágalo	La Cruda	22	Izquierdo	Pequeño
UMPE-857	Astrágalo	La Cruda	22	Derecho	Pequeño
UMPE-47	Astrágalo	Jesus Bones	10	Izquierdo	Grande
UMPE-87	Astrágalo	La Cruda	11	Izquierdo	Grande
UMPE-86	Astrágalo	La Cruda	11	Izquierdo	Grande
UMPE-145	Astrágalo	Jesus Bones	8	Derecho	Grande
UMPE-146	Astrágalo	Jesus Bones	8	Derecho	Grande
UMPE-210	Astrágalo	Jesus Bones	7	Izquierdo	Grande
UMPE-344	Astrágalo	Planta de luz	17	Izquierdo	Grande
UMPE-811	Astrágalo	Conejo de Lucy	10	Derecho	Grande
UMPE-812	Astrágalo	Conejo de Lucy	10	Izquierdo	Grande
UMPE-813	Astrágalo	Jesus Bones	10	Izquierdo	Grande
UMPE-814	Astrágalo	Jesus Bones	7	Izquierdo	Grande
UMPE-830	Falange proximal	Conejo de Lucy	10	N/D	Grande
UMPE-831	Falange proximal	Conejo de Lucy	10	Derecho	Grande
UMPE-832	Falange proximal	Conejo de Lucy	10	Izquierdo	Grande
UMPE-833	Falange proximal	Conejo de Lucy	10	Izquierdo	Grande
UMPE-834	Falange proximal	Conejo de Lucy	10	Derecho	Pequeño
UMPE-835	Falange proximal	Conejo de Lucy	10	Derecho	Pequeño
UMPE-836	Falange media	Conejo de Lucy	10	Izquierdo	Grande
UMPE-837	Falange media	Conejo de Lucy	10	Derecho	Grande
UMPE-838	Falange media	Conejo de Lucy	10	Izquierdo	Grande
UMPE-839	Falange media	Conejo de Lucy	10	Derecho	Pequeño
UMPE-840	Falange distal	Conejo de Lucy	10	Izquierdo	N/D

*N/D= No disponible

8.3 Osteología del material postcranial de *Nanotragulus*

▪ Axis

Número de Catálogo: UMPE 876

Es un único hueso el cual se encuentra incompleto debido a la ruptura de la porción anterior. La porción posterior de la apófisis está alada y poco curvada hacia abajo. La apófisis espinosa se eleva ligeramente hacia atrás, sin llegar a las dos carillas articulares posteriores.

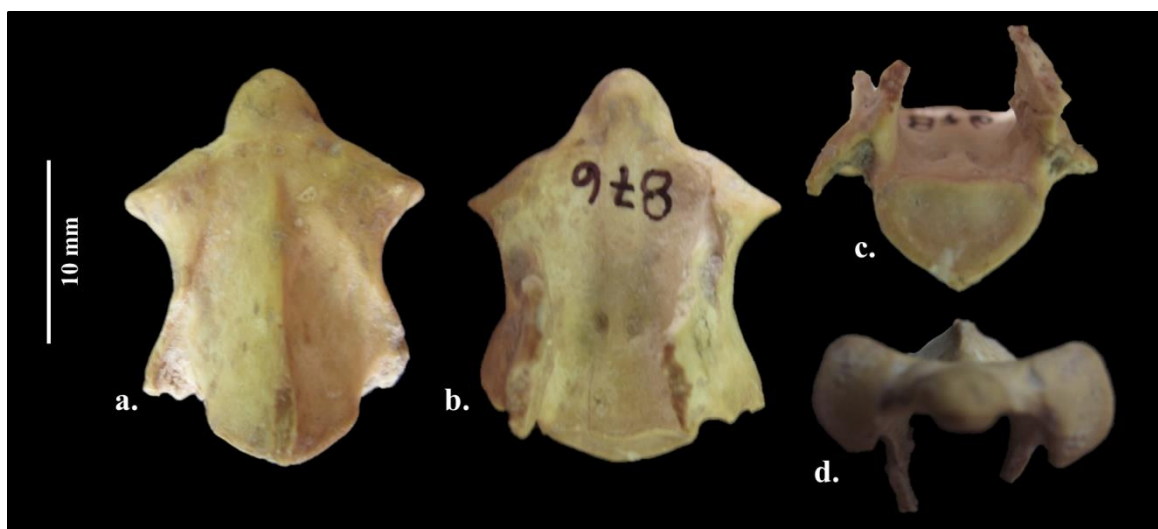


Figura 47. Vista ventral (a), dorsal (b), anterior (c) y posterior (d) del axis (UMPE-876) de *Nanotragulus*.

▪ Vértebras

Vértebras cervicales

Número de Catálogo: UMPE 881-888

Son tres ejemplares, los cuales todos se encuentran incompletos. Presentan una forma cuadrangular con un cuerpo corto. El agujero vertebral es grande y casi circular.

Las apófisis articulares caudales son pequeñas. La parte dorsal de las apófisis transversas son cortas, robustas y se proyectan caudalmente, mientras que la parte ventral se dirige ventralmente. No se logra apreciar la apófisis espinosa debido a rotura del hueso.

La superficie ventral presenta una cresta prominente que se hace más prominente de delante hacia atrás, separando dos áreas cóncavas.

Vertebras torácicas

Número de Catálogo: UMPE 885 y 886

Son dos ejemplares, los cuales todos se encuentran incompletos, sin embargo, solo se describirá a continuación el ejemplar UMPE-885. Este presenta un cuerpo semicircular. Ventralmente presenta una cresta engrosada. Por otra parte, la apófisis transversa es corta y gruesa con sus facetas costales craneal y caudal en forma de frijol. Presenta un agujero vertebral de mayor tamaño que el cuerpo, y sus escotaduras caudales son estrechas. Las apófisis articulares superiores son pequeñas. La apófisis espinosa es larga, dirigida dorsocaudalmente y está engrosada anteriormente con una disminución gradual hasta su punto posterior.

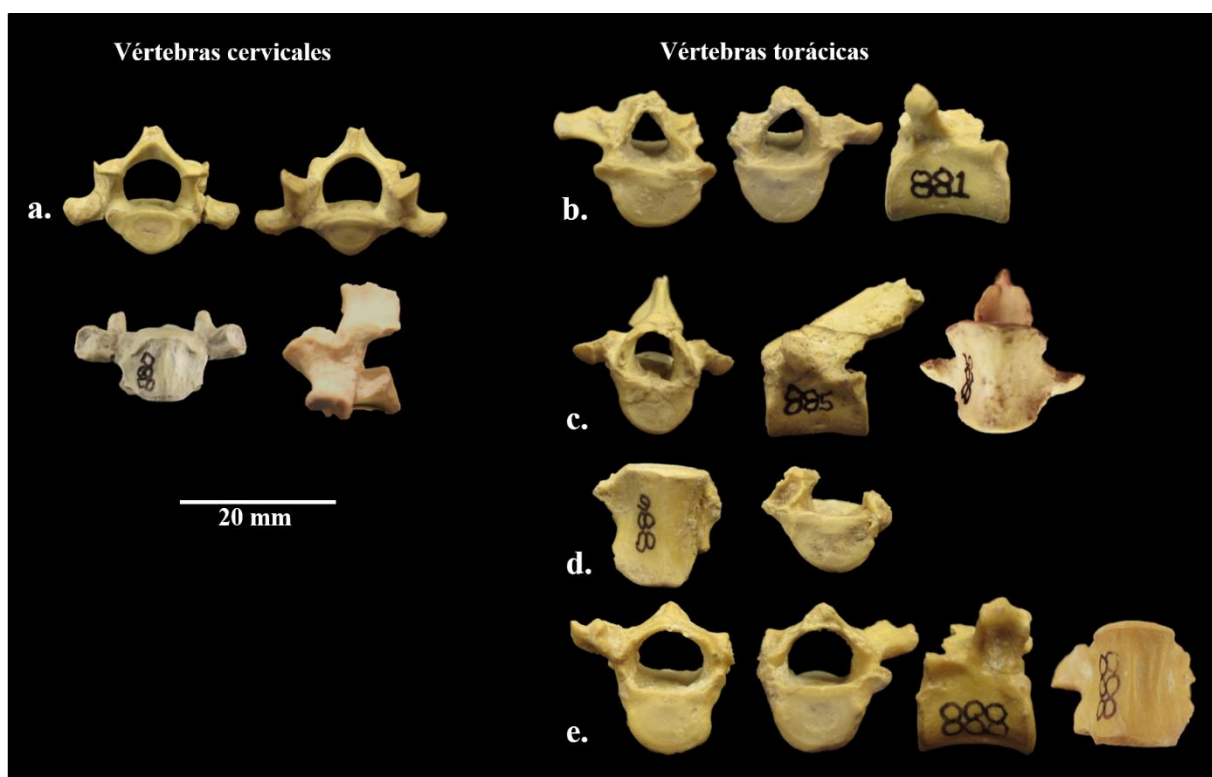


Figura 48. Vista anterior, posterior y lateral de las vértebras cervicales y torácicas de *Nanotragulus*: a. UMPE-880; b. UMPE-881; c. UMPE-885; d. UMPE-886; e. UMPE-888.

▪ Costillas

Número de Catálogo: UMPE 887, 890 y 891

Son cinco ejemplares, los cuales todos se encuentran incompletos, sin embargo, solo se describirá a continuación el ejemplar UMPE-887, debido a que es el más completo. Es un hueso curvo alargado donde no es posible observar la extremidad esternal debido a fracturas.

La cabeza es redondeada y presenta dos caras convexas (facies articularis capitis costae) para la articulación con los cuerpos de las dos vértebras torácicas adyacentes. El tubérculo se proyecta caudalmente en la unión del cuello y el cuerpo y tiene una cara (facies articularis tuberculi costae) para la articulación con la apófisis transversa de la vértebra caudal.

La superficie articular del tubérculo es cóncava transversalmente. El borde craneal es delgado y fino solo en la cercanía de la extremidad vertebral, después de la cual se torna redondeada. El borde caudal es redondeado.



Figura 49. Vista anterior, posterior y tubérculo de las costillas de *Nanotragulus*. **a.** UMPE-887; **b.** UMPE-891; **c.** UMPE-890; **d.** sin registro; **e.** sin registro.

▪ Radio ulnas

Número de Catálogo: UMPE 107, 818-821

Son cinco ejemplares, donde solo dos de ellos se encuentran completos y constituidos por un cuerpo y dos extremidades. Son huesos largos con dirección casi vertical y se encuentran fusionados. El conjunto se muestra comprimido antero-posteriormente.

El extremo proximal del radio está ligeramente cóncavo. Proximalmente, la superficie articular para el húmero consta de dos carillas, siendo ligeramente mayor, profundo y alto el lado lateral con respecto a la medial. El borde anterior, presenta dos elevaciones axiales. Distalmente en su cara anterior, presenta dos crestas cortas y paralelas, siendo mayor la lateral. La curvatura de la muesca semilunar forma un labio delgado. El olécranon es grande y bien desarrollado con una depresión profunda. Se presentan dos crestas prominentes al acercarse a la parte distal del radio. Las superficies articulares para el carpo constan de tres facetas, la faceta medial es más corta y ancha que la faceta lateral, ambas facetas son de mayor grosor que la central.

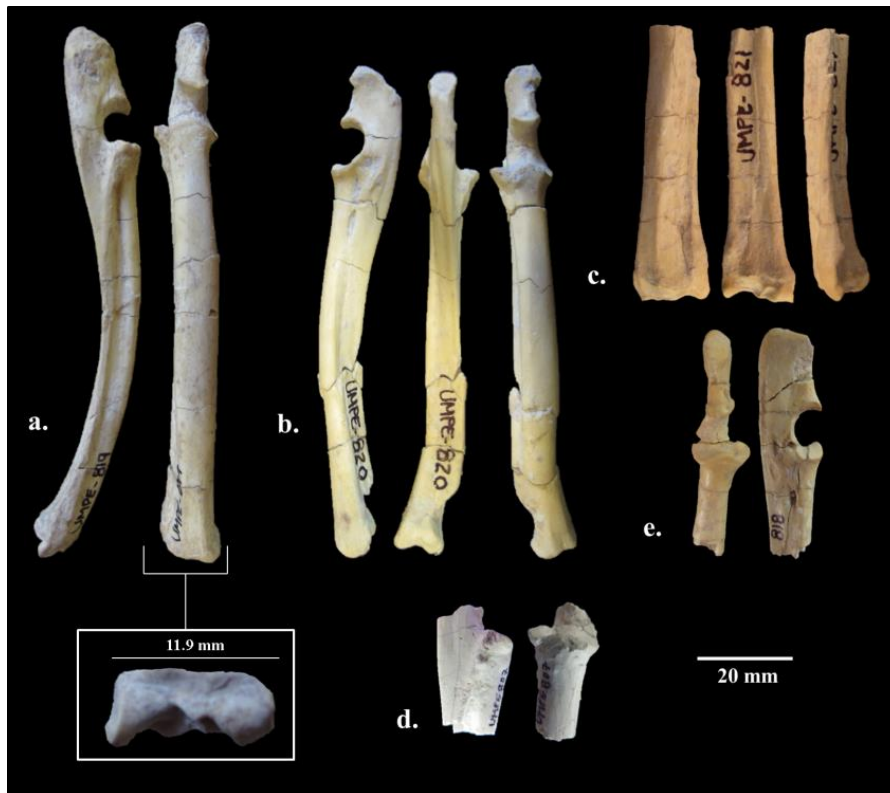


Figura 50. Vista lateral, anterior, posterior y distal de las radio-ulnas de *Nanotragulus*. a. UMPE-819; b. UMPE-820; c. UMPE-821; d. UMPE-107; e. UMPE-818.

▪ **Huesos radiales (esfenoides)**

Número de Catálogo: UMPE 877-879

Son tres ejemplares, cada uno de ellos presenta un cuerpo semi-rectangular con una distintiva característica en la parte media que parece un pellizco.

La superficie articular magnum trapezoidal cubre la mayor parte de la superficie ventral y exhibe cuatro facetas. La superficie articular radial distal cubre toda la superficie dorsal y muestra una apariencia de silla de montar.

En el lado lateral, se pueden apreciar dos facetas articulares, las cuales atraviesan horizontalmente y las cuales están separadas por un surco profundo. Por otra parte, el lado medial presenta una superficie rectangular sin facetas articulares.

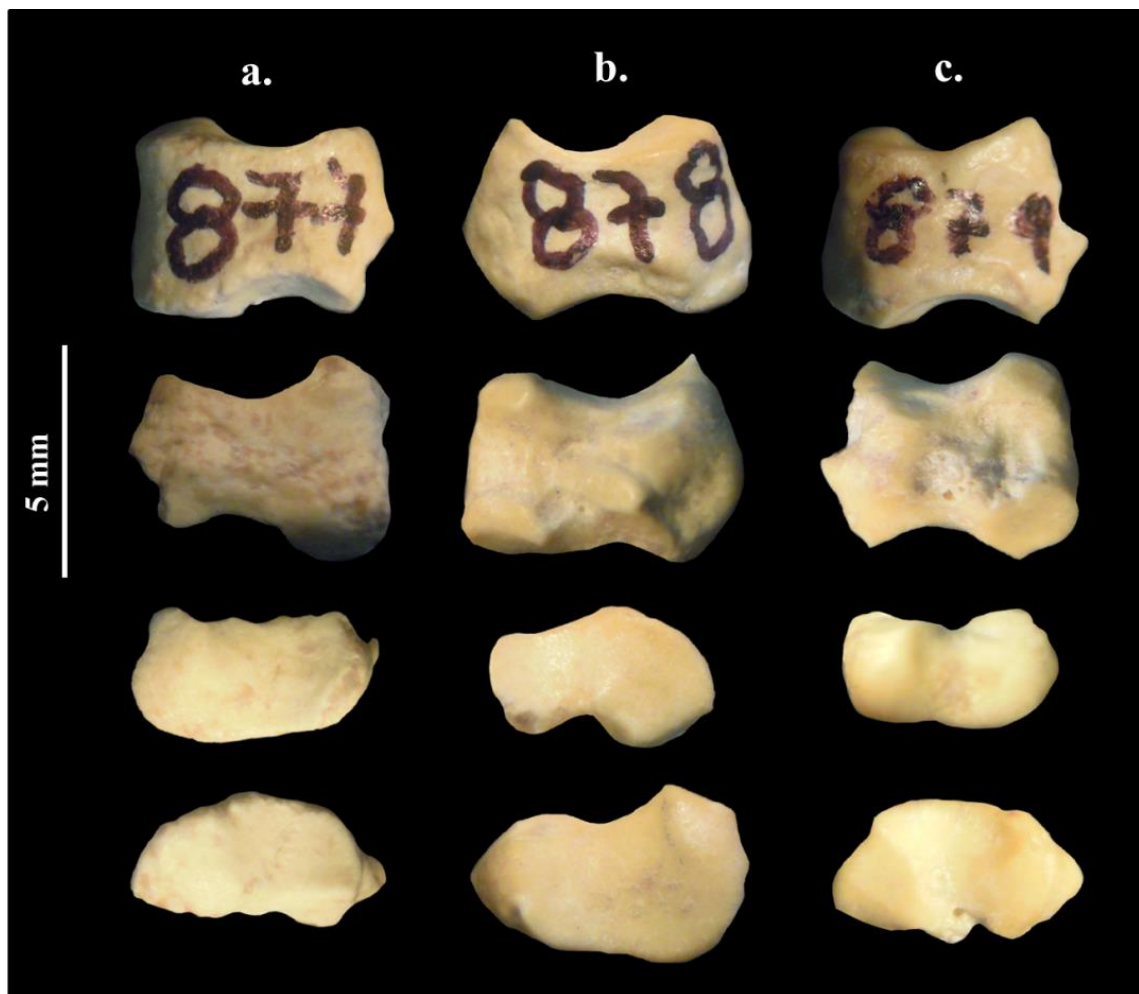


Figura 51. Vista medial, lateral, ventral y dorsal de los huesos radiales de *Nanotragulus*. **a.** UMPE-877; **b.** UMPE-878; **c.** UMPE-879.

▪ Metacarpianos

Número de Catálogo: UMPE 865-868

Son cuatro ejemplares, donde solo uno de ellos se encuentra completo. En general es un hueso largo comprimido antero-posteriormente con un cuerpo cuya parte ventral presenta un surco profundo con bordes paralelos.

En los ejemplares con presencia del extremo proximal, se presenta una base que consta de dos facetas articulares. La faceta superior es alargada horizontalmente, mientras la posterior es cóncava y cae hacia la superficie palmar. En cuanto al extremo distal, hay presencia de dos cóndilos articulares separados por una cresta sagital.



Figura 52. Vista anterior, posterior, lateral, proximal y distal de los metacarpianos de *Nanotragulus*. **a.** UMPE-867; **b.** UMPE-868; **c.** UMPE-866; **d.** UMPE-865.

▪ Húmero

Número de Catálogo: UMPE 875

Es un solo ejemplar, el cual se encuentra completo y constituido por un cuerpo y dos extremidades. Su cuerpo es comprimido lateralmente en su parte proximal, siendo irregularmente cilíndrico en el extremo distal. El contorno del extremo proximal visto de arriba presenta forma de lengua.

En su cara medial se aprecia el tubérculo mayor mientras que la cara lateral porta el tubérculo menor, ambas están paralelos, ligeramente por encima de la cabeza del húmero y separadas por un tubérculo. La tuberosidad deltoides se proyecta poco.

Distalmente el borde lateral de la fosa del olécranon es más saliente y grueso que su opuesto. El cóndilo lateral es ligeramente mayor que el cóndilo medial y presenta una curvatura puntiaguda. Por otra parte, el epicóndilo medial, es más grueso que el epicóndilo lateral.



Figura 53. Vista anterior (a), lateral (b), proximal (c) y distal (d) del húmero (UMPE-875) de *Nanotragulus*.

■ Tibias

Número de Catálogo: UMPE 824-828

Son cinco ejemplares, donde solo uno se encuentra incompleto, los demás están constituidos por un cuerpo y dos extremidades. Son huesos alargados ligeramente curvados. La forma del cuerpo, excepto la cresta, está comprimida antero-posteriormente.

La superficie proximal, vista de arriba, presenta una forma corazonada y los ángulos posteriores corresponden al cóndilo medial y el cóndilo lateral. En el extremo anterior hay una tuberosidad prominente con forma corazonada también, que posteriormente se une a una cresta fina. Los cóndilos forman, cada uno, una faceta articular, siendo la lateral más alargada. El cóndilo medial que se muestra en la meseta de la tibia tiene una ligera hendidura. Proximal y anteriormente, el cuerpo presenta una cresta, cuyo lado medio es muy cóncavo, formando una fosa.



Figura 54. Vista anterior, posterior, lateral, superior y distal de las tibias de *Nanotragulus*. a. UMPE-824; b. UMPE-825; c. UMPE-826; d. UMPE-827; e. UMPE-828.

▪ Calcáneo

Número de Catálogo: UMPE 87, 107, 862 y 874

Son cuatro ejemplares incompletos, cortos e irregulares. A continuación, se describirá el ejemplar UMPE-874, debido a que es el más completo. El lado superior del ejemplar presenta una superficie convexa transversalmente. Por delante, se aprecia una gran fosa con dos facetas articulares, siendo la posterior ancha, oblonga y cóncava, y la anterior pequeña y semi cuadrada. Hay un pequeño paso entre el borde del sustentaculum tali y la faceta articular del cuerpo del calcáneo. Las dos están separadas por una ranura para inserción de ligamentos y se articulan con el astrágalo.

El lado inferior está rugoso. En la parte anterior presenta dos tuberosidades de desigual tamaño, la medial mayor que la lateral, y las cuales forman el calcañar. Posteriormente, las tuberosidades lateral y medial están separadas por el surco plantar vertical, que se desvanece rápidamente en el cuerpo. El cuerpo está más comprimido lateralmente y es menos robusto, con el borde anterior muy estrecho.

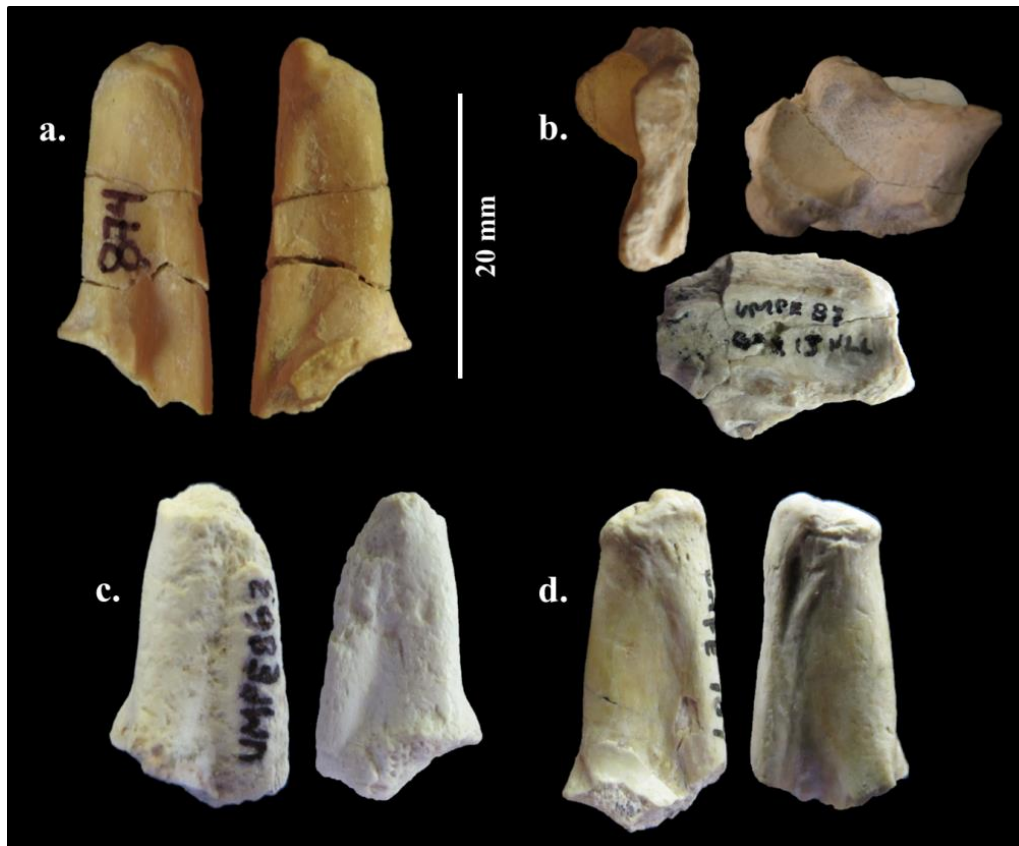


Figura 55. Vista anterior, posterior y la excavación con dos facetas articulares de los calcáneos de *Nanotragulus*. **a.** UMPE-874; **b.** UMPE-87; **c.** UMPE-862; **d.** UMPE 107.

- **Astrágalos**

Número de Catálogo: UMPE-47, 49, 52, 86-87, 145-146, 194, 210, 344, 577-579, 804, 811-817, y 857.

Son diecinueve huesos estrechos con forma rectangular, once de ellos pertenecen al morfotipo pequeño de *Nanotragulus*. A continuación, se describirá a los astrágalos de forma general.

En la vista dorsal, el borde lateral de la tróclea es notablemente más alto, recto y grueso que el borde medial. La fosa central es profunda y la tróclea está ligeramente torcida lateralmente en relación con la cabeza. El surco de la tróclea es profundo. Hay una protuberancia puntiaguda sobresaliente en la superficie medial del collum tali, y el collum tali lateral es semi-plano.

El borde proximal de la superficie articular de la cabeza es plano con una ligera depresión central, tiene un borde vertical medial y una inclinación lateral profunda. El borde lateral del astrágalo se ubica entre la tróclea y la cabeza. En vista ventral, el surco interarticular es estrecho y notablemente profundo, y se continúa lateralmente con una profunda fosa proximal triangular. La superficie ventral tiene un reborde medial que se dirige verticalmente hacia la tróclea proximal medial, creando una superficie articular de forma cuadrada. La muesca intratrocLEAR es estrecha y profunda. Hay una scala medial débil, y la fosa intracefálica distal se compone de un área distinta. En vista medial, el surco proximal de la tibia es poco profundo.

La superficie medial está separada de la superficie articular ventral por un canal poco profundo. En vista lateral, la faceta próximo-ventral para el calcáneo es de tamaño intermedio. La faceta distal del calcáneo está bien desarrollada.

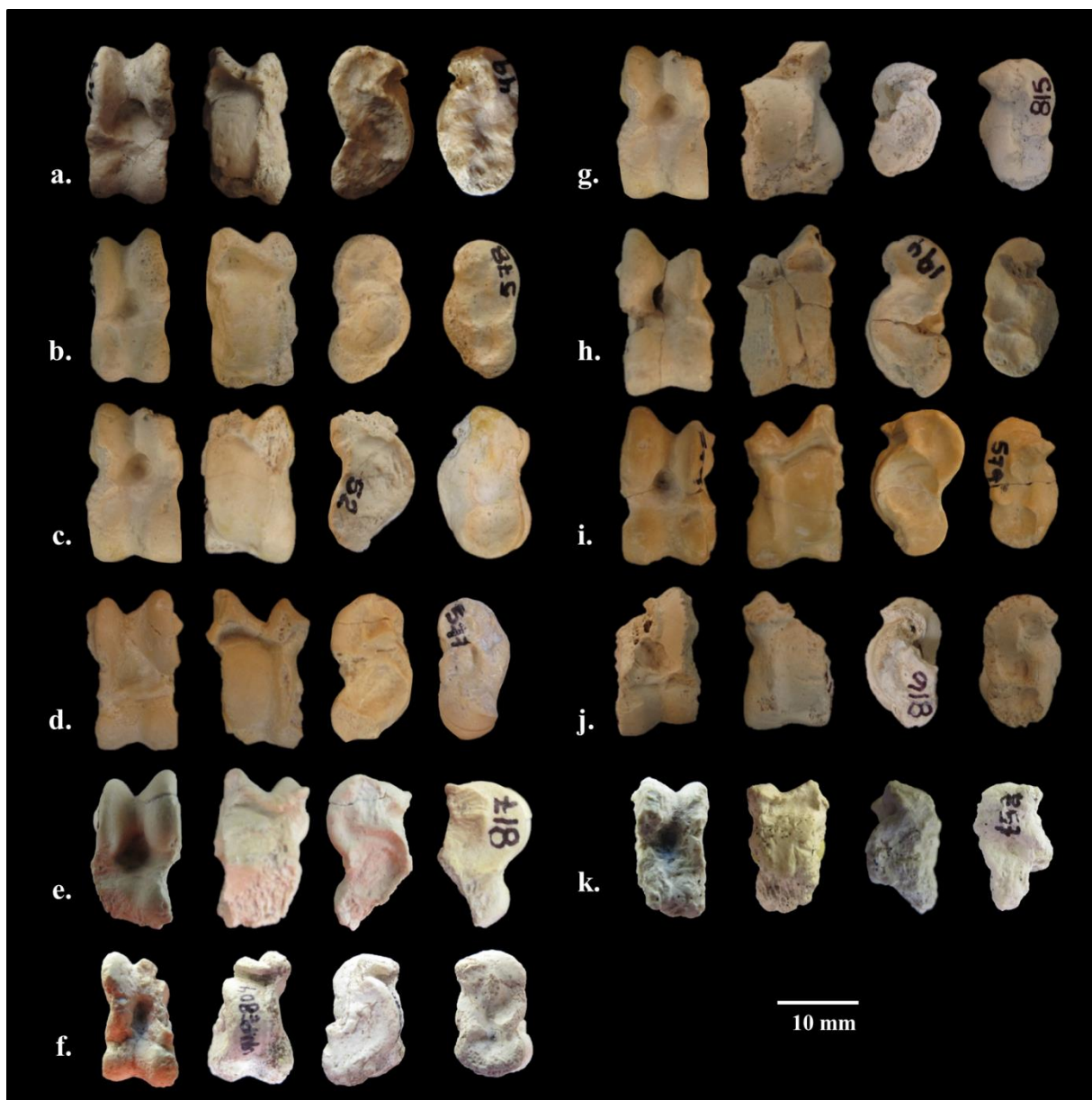


Figura 56. Vista dorsal, ventral, lateral y medial de los astrágalos morfotipo pequeño de *Nanotragulus*. a. UMPE-49; b. UMPE-578; c. UMPE-52; d. UMPE-577; e. UMPE-817; f. UMPE-804; g. UMPE-815; h. UMPE-194; i. UMPE-579; j. UMPE-816; k. UMPE-857.



Figura 57. Vista dorsal, ventral, lateral y medial de los astrágalos morfotipo grande de *Nanotragulus*. **a.** UMPE-47; **b.** UMPE-87; **c.** UMPE-86; **d.** UMPE-210; **e.** UMPE-344; **f.** UMPE-146; **g.** UMPE-813; **h.** UMPE-812; **i.** UMPE-814; **j.** UMPE-145; **k.** UMPE-811.

▪ Metatarsianos

Número de Catálogo: UMPE-87, 869, 871-873.

Son cinco ejemplares, donde solo dos se encuentran incompletos, los demás están constituidos por un cuerpo y dos extremidades. Son huesos con una superficie antero-dorsal casi plana y convexos en la superficie distal-dorsal. Presentan una depresión superficial profunda a lo largo de la superficie ventral.

La superficie proximal, visto de arriba, cuenta con cuatro elementos articulares. De ellos una es una prolongación elevada posterior y tres son facetas articulares, siendo las dos más anteriores, de mayor tamaño y de forma semicircular. La tercera faceta es medial y de tamaño pequeño.

En la superficie dorsal distal hay un surco, el cual es más agudo y prominente que el ventral. El extremo distal, consta de dos cóndilos articulares con una cresta sagital. El cóndilo lateral es de menor tamaño que el medial.



Figura 58. Vista anterior, posterior, lateral, proximal y distal de los metatarsianos de *Nanotragulus*. a. UMPE-869; b. UMPE-872; c. UMPE-87; d. UMPE-871; e. UMPE-873.

- **Falanges**

Falanges proximales

Número de Catálogo: UMPE 830-835

Son seis ejemplares, todos se encuentra completos y constituidos por un cuerpo y dos extremidades. Es el hueso de mayor tamaño presenta una forma robusta y corta.

En la superficie dorsal posterior muestra una ligera muesca. La superficie articular proximal llamada fosa articular, es semejante a una fosa semi-cóncava, y presenta un pequeño surco posterior central que corresponde a la fosa de articulación con el metacarpiano. La superficie articular distal, es un cóndilo con su borde anterior situado a un nivel más bajo que el borde posterior.

Falanges mediales

Número de Catálogo: UMPE 836-839

Son cuatro ejemplares, todos se encuentra completos y constituidos por un cuerpo y dos extremidades. El hueso es de menor tamaño que la falange proximal, y se puede diferenciar de este último por presentar en su superficie dorsal posterior una cresta prominente en vez de una muesca.

Estas falanges poseen el cuerpo anterior más grueso que el posterior. La superficie articular proximal es ancha y dividida por una cresta que atraviesa por enmedio de la superficie. El borde posterior de la superficie articular es más largo que el borde anterior y cuya vista de arriba es triangular.

Falange distal

Número de Catálogo: UMPE-840

Solo un solo ejemplar encontrado hasta la fecha. Es la falange más pequeña, y se compone de tres caras. El hueso es corto con forma piramidal y con una superficie articular posterior cóncava. Ventralmente es aplanada mientras que dorsalmente es una arista curva. La parte anterior es más gruesa que en su posterior.

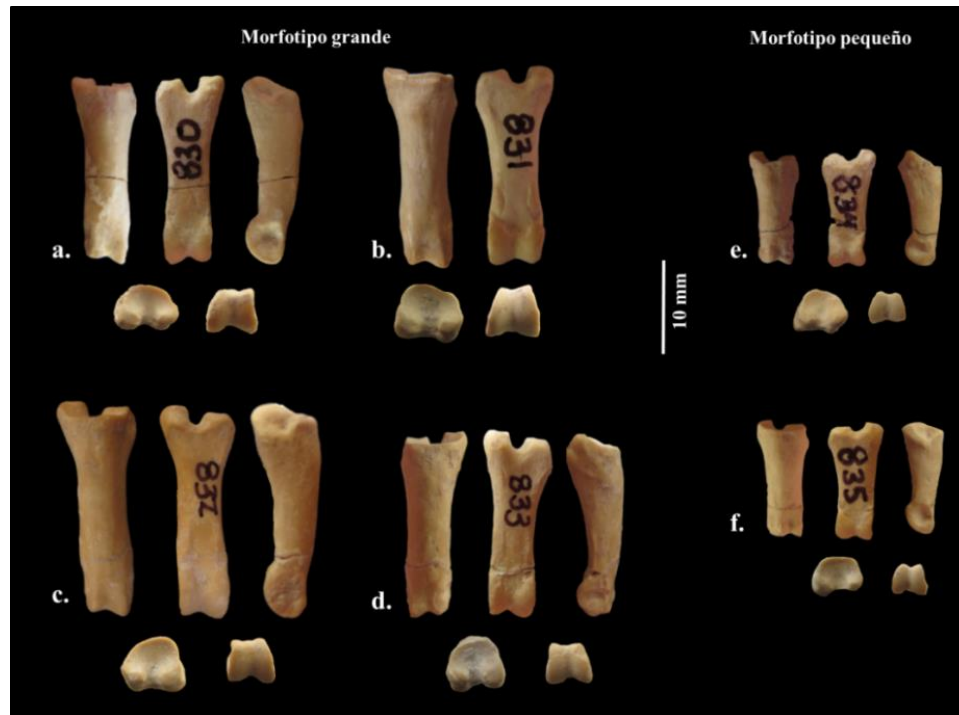


Figura 59. Vista dorsal, ventral, medial, proximal y distal de las falanges proximales de *Nanotragulus*. **a.** UMPE-830; **b.** UMPE-831; **c.** UMPE-832; **d.** UMPE-833; **e.** UMPE- 834; **f.** UMPE-835.

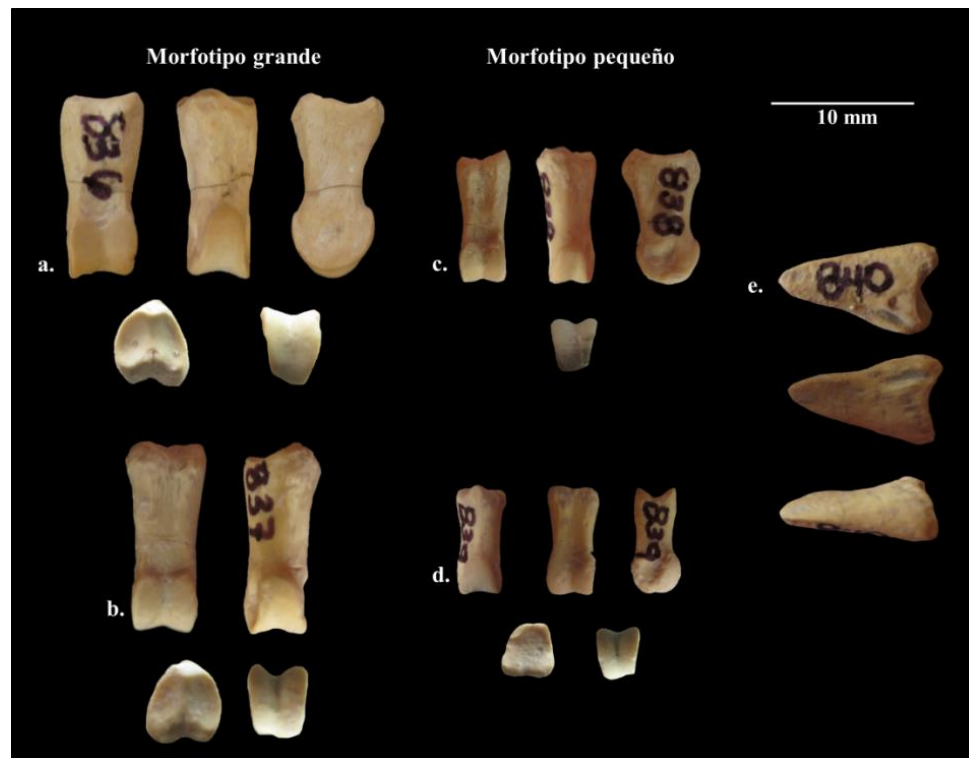
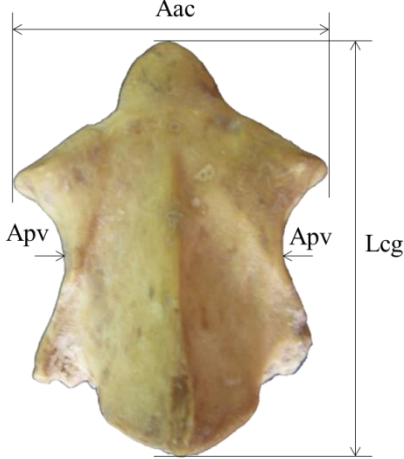


Figura 60. Vista dorsal, ventral, medial, proximal y distal de las falanges mediales y distal de *Nanotragulus*. **a.** UMPE-836; **b.** UMPE-837; **c.** UMPE-838; **d.** UMPE-839; **e.** UMPE-840.

8.4 Merística del material postcraneal de *Nanotragulus*

▪ Axis

Abreviaturas y nombre completo de medidas (mm)		UMPE
		876
Aac	Anchura de la superficie articular del cráneo	17.12
Apv	Anchura más pequeña de la vértebra	12.29
Lcg	Longitud en la región del cuerpo incluyendo las guaridas	21.61



El diagrama muestra la cara ventral de un hueso de axis. Se indican tres medidas: Aac (anchura de la superficie articular del cráneo) en la parte superior, Apv (anchura más pequeña de la vértebra) en los lados, y Lcg (longitud en la región del cuerpo incluyendo las guaridas) a lo largo del eje vertical.

Figura 61. Medidas tomadas de la cara ventral del axis

▪ Costillas

Abreviaturas y nombre completo de medidas (mm)		UMPE	
		887	890
Lml	Longitud máxima lateral	33.69	19.86
Amd	Anchura máxima de la diáfisis	2.5	2.16



El diagrama muestra una costilla incompleta. Se indican dos medidas: Lml (longitud máxima lateral) a lo largo del eje vertical y Amd (anchura máxima de la diáfisis) en la parte inferior.

Figura 62. Medidas tomadas de las costillas incompletas.

▪ Vértèbras

Abreviaturas y nombre completo de medidas (mm)		UMPE				
		VC	VT			
		880	881	885	886	888
Apacr	Anchura a través del Proceso Articular Craneal.	13.55	x	x	x	x
Lmpac	Longitud máxima desde el Processus Articulares Craniales al Processus Articulares Caudales.	13.07	x	x	x	x
Apac	Anchura a través del Processus Articulares Caudales.	15.99	x	x	x	x
Anftc	Anchura de las facies Terminalis Cranealis.	10.91	8.23	8.74	9.99	8.47
Alftc	Altura de las facies Terminalis Craneal.	6.87	7.45	10.25	x	x
Lm	Longitud máxima.	23.39	20.1	16.98	x	x
Apt	Anchura a través del Proceso Transverso.	x	x	19.7	x	x
Lf	Longitud fisiológica del cuerpo.	x	x	11.45	12.78	11.22

Figura 63. Medidas tomadas de las vértebras cervicales, vista anterior y vértebras torácicas. **a.** vista anterior; **b.** vista lateral.

▪ Radio-ulnas

Abreviaturas y nombre completo de medidas (mm)		UMPE				
		807	819	820	818	821
Lm	Longitud máxima	x	91.65	82.93	x	x
Lml	Longitud máxima lateral	x	89.9	81.68	x	x
Ll	Longitud lateral	x	71.7	66.43	x	x
Apd	Anchura más pequeña de la diáfisis	x	2.1	2.33	x	x
Cd	Circunferencia de la diáfisis	x	6.81	6.17	x	x
Lf	Longitud fisiológica	x	72.26	64.7	x	x
Lo	Longitud del olécranon	x	14.74	11.15	15.7	x
Pmo	Profundidad menor del olécranon	x	10.07	9.16	9.78	x
Ppa	Profundidad a través del Proceso Anconaeus	x	11.73	10.83	11.4	x
Afap	Anchura de las facies Articularis Proximalis	x	5.57	X	7.49	x
Ap	Anchura del extremo proximal	x	8.08	9.6	9.2	x
Amp	Anchura máxima de la epífisis proximal	x	4.7	4.58	5.94	x
Ad	Anchura del extremo distal	x	11.9	8.6	x	11.61
Amsap	Anchura máxima de la superficie articular proximal	11.02	10.43	9.63	10.38	x
Pmdd	Profundidad máxima de la diáfisis distal	x	7.2	7.07	x	9.7

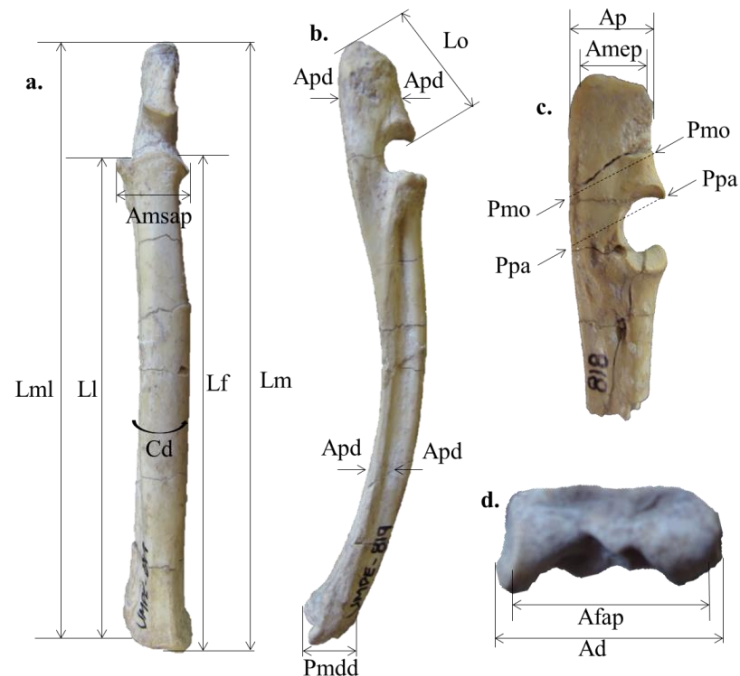


Figura 64. Medidas tomadas de las radio-ulnas. **a.** vista anterior; **b.** vista lateral; **c.** epífisis proximal; **d.** vista distal.

▪ **Huesos radiales**

Abreviaturas y nombre completo de medidas (mm)		UMPE		
		877	878	879
Aa	Altura anterior.	3.81	4.95	4.69
Ap	Altura posterior.	3.92	4.33	4.61
Lcd	Longitud de la vista dorsal.	5.27	5.55	5.01
Lcv	Longitud de la vista ventral.	4.96	5.4	5.26
Acd	Anchura de la vista dorsal.	3.13	3.75	3.32
Acv	Anchura de la vista ventral.	2.77	3.6	3.3

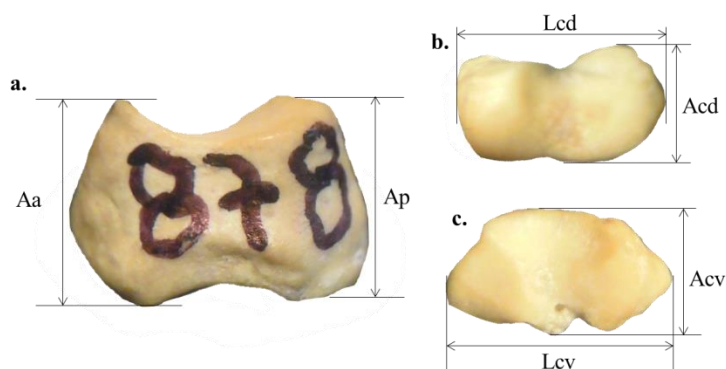


Figura 65. Medidas tomadas de los huesos radiales (escafoides). **a.** vista medial; **b.** vista dorsal; **c.** vista ventral.

▪ **Calcáneos**

Abreviaturas y nombre completo de medidas (mm)		UMPE			
		87	107	863	874
Lm	Longitud máxima	x	21.15	18.97	25.31
Am	Anchura máxima	13.31	9.62	10.18	10.06

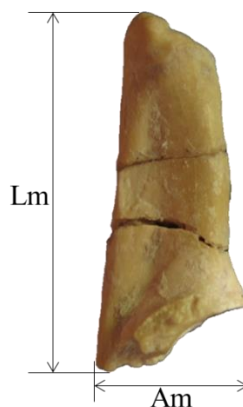


Figura 66. Medidas tomadas de los calcáneos, vista posterior.

▪ **Metacarpianos**

Abreviaturas y nombre completo de medidas (mm)		UMPE			
		865	866	867	868
Lm	Longitud máxima	x	x	33.98	x
Lml	Longitud máxima de la parte lateral.	x	x	32.58	x
Apd	Anchura más pequeña de la diáfisis.	x	x	33.45	x
Amp	Anchura máxima del extremo proximal.	3.18	4.5	2.89	x
Amd	Anchura máxima del extremo distal.	x	5.45	4.36	x
Pp	Profundidad del extremo proximal.	3.63	x	3.91	3.05
Almcd	Altura máxima del cóndilo distal no fusionado.	4.37	x	4.54	4.63
Anmcd	Anchura máxima del cóndilo distal.	3.02	x	3.45	2.95

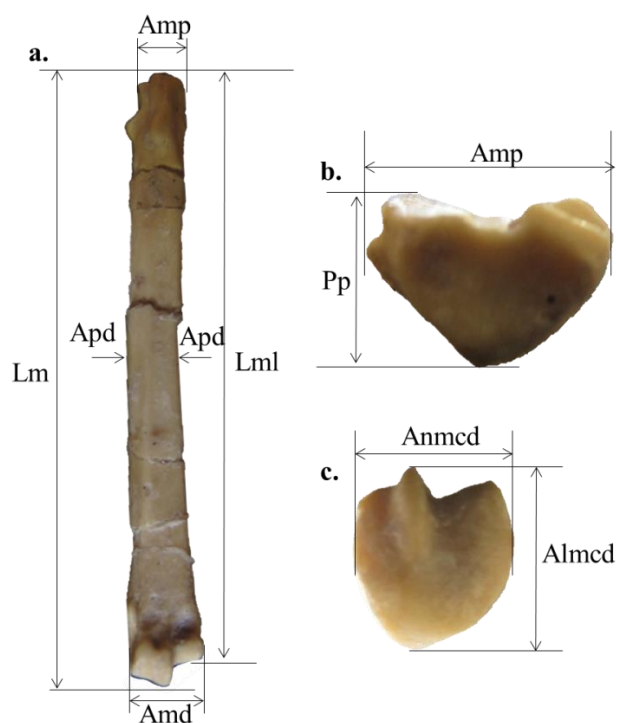


Figura 67. Medidas tomadas de los metacarpianos. **a.** vista anterior; **b.** vista proximal; **c.** vista distal.

▪ Húmero

Abreviaturas y nombre completo de medidas (mm)		UMPE
		865
Lml	Longitud máxima de la parte lateral.	89.47
Lmc	Longitud máxima del cuput (cabeza).	83.2
Apd	Anchura más pequeña de la diáfisis.	6.45
At	Anchura de la tróclea.	10.2
Ap	Anchura del extremo proximal.	16.22
Ad	Anchura del extremo distal.	13.07
Pp	Profundidad del extremo proximal.	19.07
Pmdd	Profundidad máxima de la diáfisis distal.	9.58
Amt	Altura máxima de la tróclea.	7.77

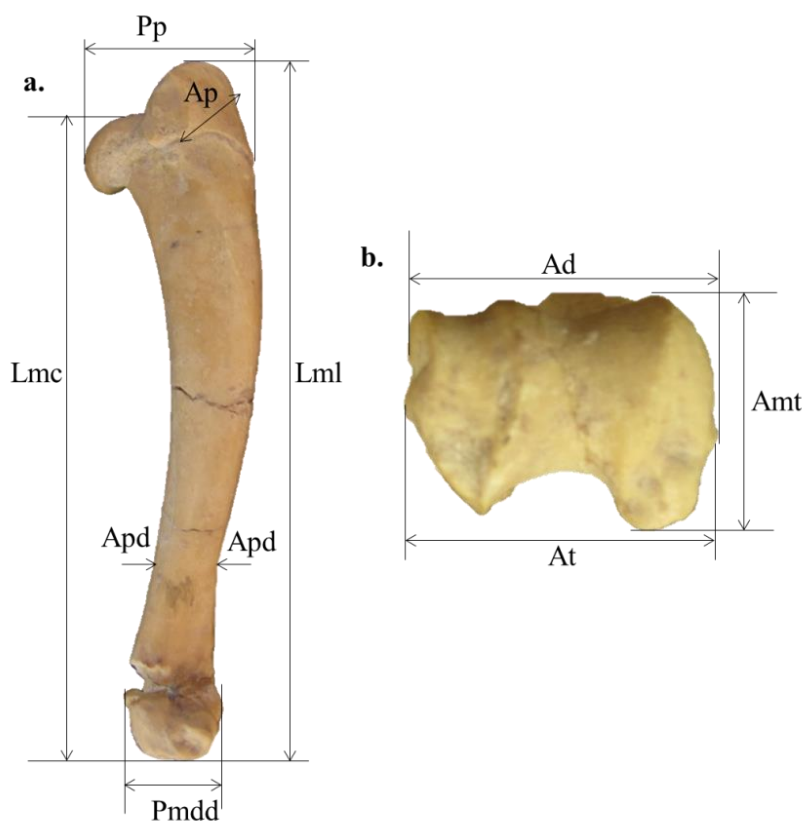
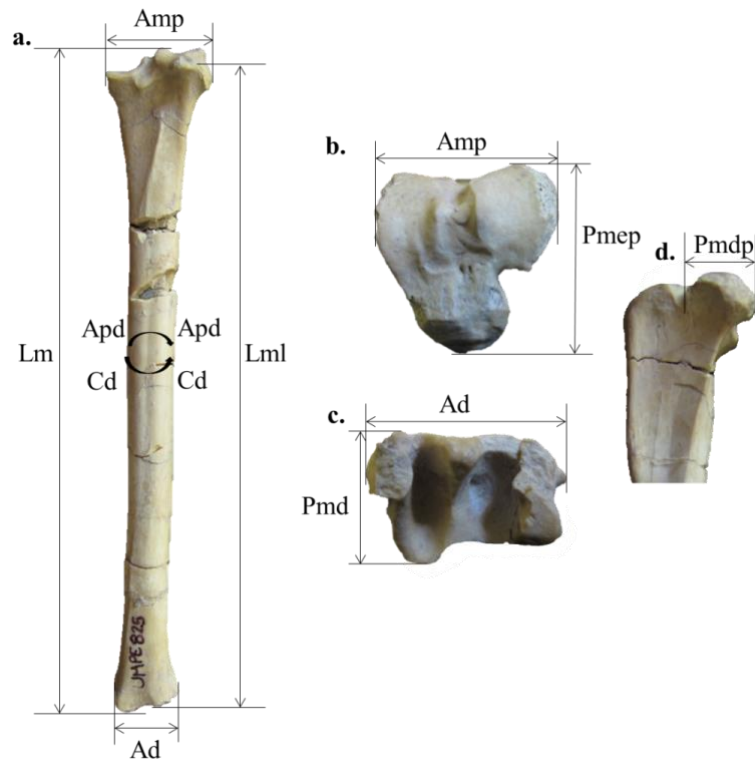


Figura 68. Medidas tomadas del húmero. **a.** vista anterior; **b.** vista distal.

▪ Tibias

Abreviaturas y nombre completo de medidas (mm)		UMPE				
		824	825	826	827	828
Lm	Longitud máxima	123	113	121	115	x
Lml	Longitud máxima de la parte lateral.	125	114	125	123	x
Amp	Anchura máxima del extremo proximal	19.95	18.33	19.87	19.26	x
Apd	Anchura más pequeña de la diáfisis.	5	5.5	4.9	5.77	x
Cd	Circunferencia de la diáfisis.	7.63	7.71	8.28	8.15	x
Ad	Anchura del extremo distal.	13.41	15.8	13.03	13.54	15.52
Pmd	Profundidad máxima del extremo distal.	9.17	9.71	9.43	8.74	8.91
Pmdp	Profundidad máxima de la diáfisis proximal.	11.5	10.69	12.66	12.68	x
Pmep	Profundidad máxima de la epífisis proximal no fusionada.	19.36	18.6	17.76	18.7	x



. **Figura 69.** Medidas tomadas de las tibias. **a.** vista posterior; **b.** vista proximal; **c.** vista distal; **d.** epífisis proximal lateral.

▪ Astrágalos

Medidas (mm)	Número de catálogo (UMPE)										
Morfotipo pequeño											
	49	52	194	577	578	579	804	815	816	817	857
Pmm	8.45	6.67	7.83	8.12	7.8	8.84	8.75	9.9	10.0	8.4	x
Lmm	15.3	14.5	x	14.2	13.6	13.4	14.6	15.3	15.1	x	x
Lml	15.8	x	15.9	14.5	14.3	14.8	x	x	x	x	x
Amd	6.29	8.03	8.12	7.32	7.14	7.53	8.07	8.16	8.7	x	x
Pml	8.28	x	8.04	9.02	7.52	7.76	x	x	x	7.8	8.6
Gp	5.19	x	5.6	6	4.64	5.7	x	x	x	4.2	5.85
Gi	7	7.82	x	6.87	6.76	7	x	7.8	x	x	6.28
Gd	5.63	5.3	5.36	4.97	5.43	6.28	6.37	5.6	5.87	x	x
Ai	8.63	8.78	x	7.1	7.3	8.71	x	9.57	x	6	7.33
Li	13.3	12.7	12.3	11.4	12.0	11.9	13	x	x	x	x
Morfotipo grande											
	47	86	87	145	146	210	344	811	812	813	814
Pmm	9.78	9.28	9.93	8.78	9.85	15.0	10.3	9.13	9.27	9.26	9.94
Lmm	17.52	15.4	15.9	15.6	15.5	15.6	16.3	14.6	15.3	15.2	14.6
Lml	x	15.5	16.45	16.17	17.7	17.25	17.39	15.45	16.3	15.6	15.4
Amd	8.74	9.02	9.04	8.94	8.5	9.08	8.57	8.1	8.88	8.83	7.75
Pml	9.21	8.61	9.25	8.68	9.57	10.21	9.74	8.85	9.35	8.58	8.66
Gp	x	5.95	6.71	6.33	6.64	6.68	5.53	6	5.88	x	5.77
Gi	9.13	7.6	8.14	7.77	7.75	7.85	7.38	7.38	7.5	7.17	7.22
Gd	5.4	5.06	5.41	5.49	5.9	5.64	5.2	5.55	5.68	5.16	5.58
Ai	8.64	8.85	10.05	8.41	8.82	9.67	8.56	8.73	9.13	8.77	9.11
Li	15.95	13.05	15	13.86	14.07	14.34	14.24	12.85	14	13.28	12.45

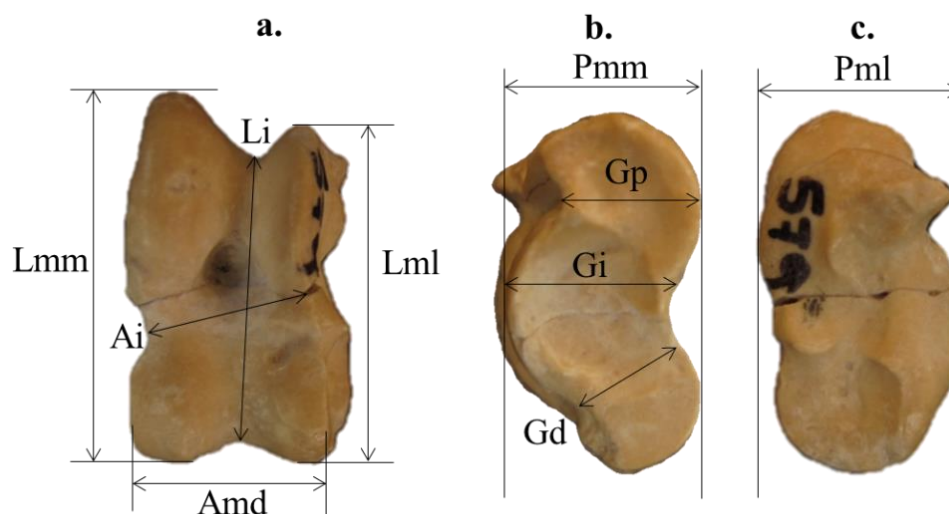


Figura 70. Medidas tomadas de los astrágalos: **a.** vista dorsal; **b.** vista lateral; **c.** vista medial.

Tabla 8. Abreviaturas y nombre completo de las medidas tomadas de los astrágalos. Medidas basadas en Von Den Dreisch (1976) y DeGusta y Vrba (2003).

Pmm	Profundidad máxima de la mitad medial.
Lmm	Longitud máxima de la mitad medial.
Lml	Longitud máxima de la mitad lateral.
Amd	Anchura máxima del extremo distal.
Pml	Profundidad máxima de la mitad lateral.
Gp	Grosor proximal.
Gi	Grosor intermedio.
Gd	Grosor distal.
Ai	Anchura intermedia.
Li	Longitud intermedia.

▪ **Metatarsianos**

Abreviaturas y nombre completo de medidas (mm)		UMPE				
		824	825	826	827	828
Lm	Longitud máxima	40.91	38.41	x	41.27	x
Lml	Longitud máxima de la parte lateral.	40.52	38.3	x	39.68	x
Cd	Circunferencia de la diáfisis.	39.08	36.69	x	39.18	x
Amp	Anchura máxima del extremo proximal.	4.8	4.69	4.72	4.62	x
Amd	Anchura máxima del extremo distal.	5.68	5.72	x	5.33	x
Pd	Profundidad de la diáfisis.	5.77	5.43	5.23	5.46	4.41
Lep	Longitud exceptuando la proyección plantar.	3.86	4.35	3.28	3.4	3.42
Almcd	Altura máxima del cóndilo distal no fusionado.	4.86	4.75	x	x	x
Anmcd	Anchura máxima del cóndilo distal.	3.84	4.3	4.19	3.5	5.02

Figura 71. Medidas tomadas de los metatarsianos. **a.** vista anterior; **b.** vista proximal; **c.** vista distal; **d.** epífisis distal lateral.

▪ Falanges

Medidas (mm)	Número de catálogo (UMPE)										
	Proximales						mediales				Distal
	830	831	832	833	834	835	836	837	838	839	840
Lm	19.26	20.09	21.68	20.17	11.55	12.2	11.78	11.87	9.46	7.14	10.9
Amp	6.67	7.31	6.9	6.8	5.38	5.26	4.96	5.2	4.5	4.38	x
Aap	6.56	6.78	6.7	6.51	4.8	5.09	5	4.57	4.35	4.01	x
Pp	6	6.36	6.8	6.05	4.44	4.88	5.94	6	4.73	4.8	4.62
Apd	4.52	4.51	4.44	4.4	3.36	3.9	4.02	3.73	3.4	4	x
Amd	4.92	5.27	5.2	5.03	3.66	4.15	3.6	4.06	3.7	3.97	x
Aad	4.14	4.75	4.16	4.33	3.29	3.27	x	x	x	x	x
Ld	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	6.36

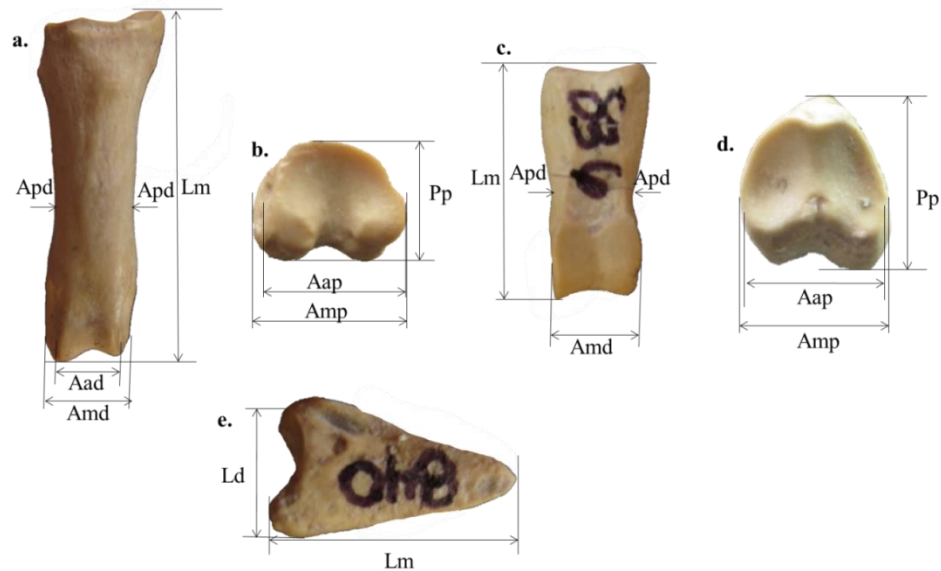


Figura 72. Medidas tomadas de las falanges. **a.** vista dorsal (fp); **b.** vista proximal (fp); **c.** vista dorsal (fm); **d.** vista proximal (fm); **e.** vista dorsal (d).

Tabla 9. Abreviaturas y nombre completo de las medidas tomadas de las falanges. Medidas basadas en Von Den Dreisch (1976).

Lm	Longitud máxima.
Amp	Anchura máxima del extremo proximal.
Aap	Anchura de la superficie articular proximal.
Pp	Profundidad del extremo proximal.
Apd	Anchura más pequeña de la diáfisis.
Amd	Anchura máxima del extremo distal.
Aad	Anchura de la superficie articular distal.
Ld	Longitud de la superficie dorsal.

8.5 Análisis estadísticos

8.5.1 Análisis Univariados

▪ Prueba de normalidad de Shapiro-Wilk

De acuerdo a la prueba de normalidad de Shapiro-Wilk, de las diez medidas analizadas, solamente la profundidad máxima de la mitad medial (Pmm) ($p=0.00033$) y la anchura intermedia (Ai) ($p=0.0188$) se desvían de una distribución normal (Tabla 10). La bimodalidad en la distribución de las medidas Pmm y Ai de los astrágalos no puede rechazar la hipótesis de dos morfotipos en el área fosilífera de Santiago Yolomécatl, estas medidas se compararon con la distribución normal de la longitud máxima medial (Lmm) (Fig. 73).

Tabla 10. Prueba de normalidad de Shapiro-Wilk en la muestra de astrágalos pertenecientes a *Nanotragulus*

	Pmm	Lmm	Lml	Amd	Pml	Gp	Gi	Gd	Ai	Li
N	22	20	16	21	19	17	19	21	20	19
W	0.7888	0.954	0.954	0.9182	0.977	0.917	0.945	0.943	0.8815	0.970
P(normal)	0.00033	0.443	0.566	0.0798	0.910	0.135	0.332	0.250	0.0188	0.780

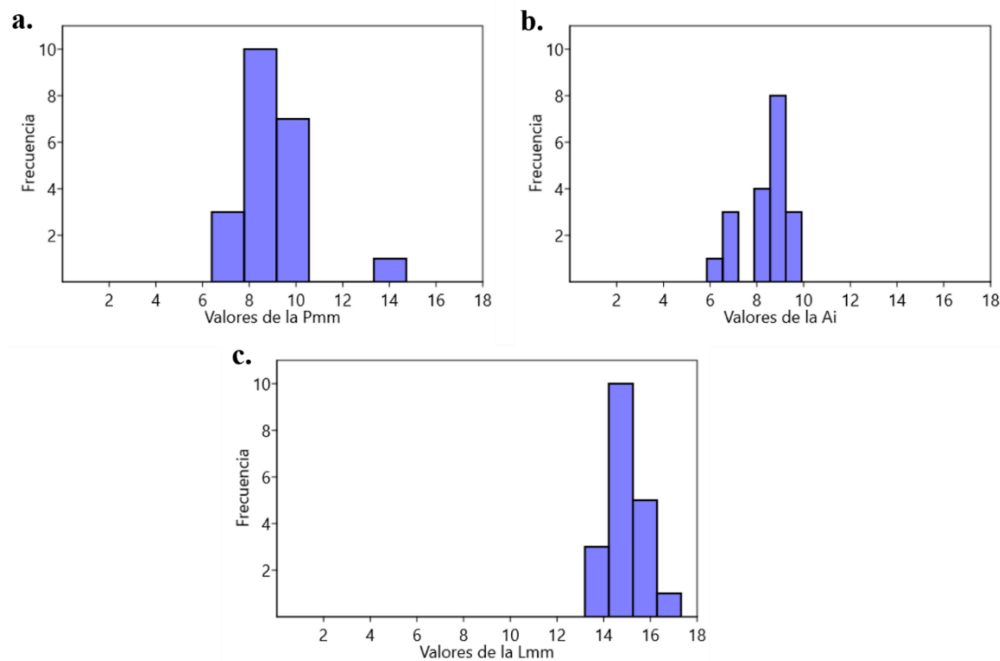


Figura 73. Distribución bimodal de las medidas Pmm, Ai y Lmm en los astrágalos.

▪ Disparidad entre morfotipos

En general, la disparidad promedio para cada medida entre los astrágalos de morfotipo pequeño y grande fue de 7-12%, siendo la excepción la profundidad máxima de la mitad medial (Pmm) la cual presentó una disparidad máxima de 1.58 mm (14%) (Tabla 11). Los astrágalos del morfotipo grande sufrieron una disminución en el grosor distal (Gd) en comparación con los morfotipos pequeños, sin embargo, es importante tomar en cuenta que muchos ejemplares presentaban esta área desgastada e irregular.

En cuanto al promedio de todas las variables (medidas) juntas, existe una diferencia de un milímetro entre los ejemplares clasificados como morfotipo pequeño y grande (Fig. 74).

Tabla 11. Disparidad entre astrágalos de morfotipo pequeño y grande.

Medida	Diferencia (mm)	Diferencia (%)
Pmm	1.58	14%
Lmm	1.1	7%
Lml	1.25	7%
Amd	0.97	10%
Pml	1.01	10%
Gp	0.85	12%
Gi	0.64	7%
Gd	-0.18	-3%
Ai	1.05	11%
Li	1.53	10%

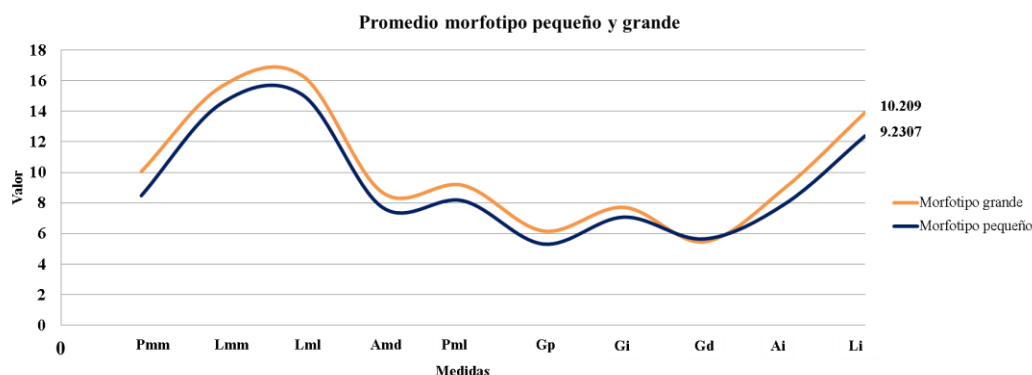


Figura 74. Comparación en promedios entre ejemplares del morfotipo pequeño y grande.

▪ Análisis de kurtosis

Al comparar datos de los morfotipos pequeños, grandes y sin clasificar (ambos morfotipos, tanto pequeños como grandes) (Anexo 1), el análisis de kurtosis muestra que en su mayoría las variables que componen esta base de datos son leptokurticas (Fig. 75).

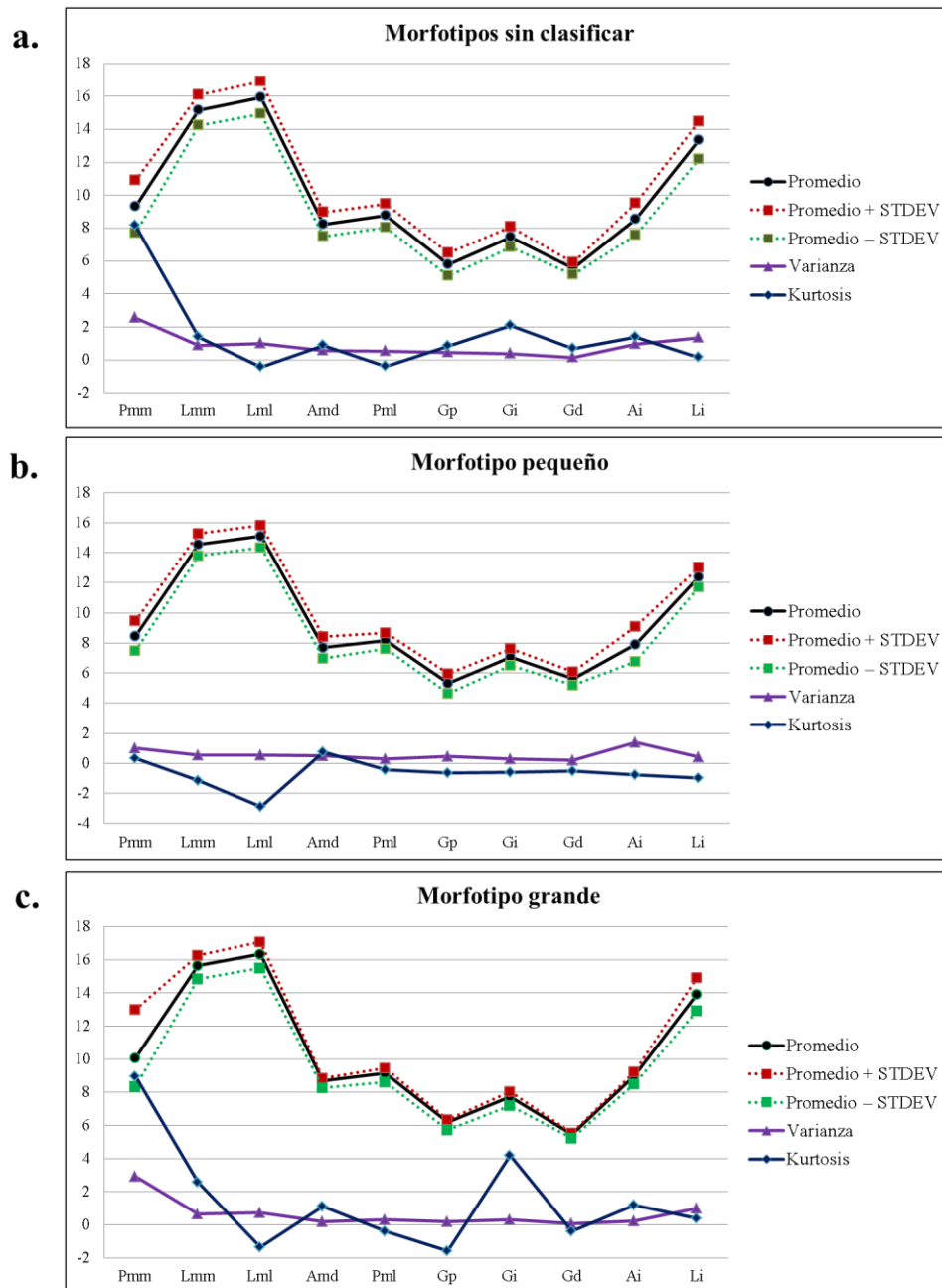


Figura 75. Gráfica de la distribución entre ejemplares del morfotipo pequeño y grande.

8.5.2 Análisis Multivariados

▪ Análisis de componentes principales

El primer componente principal (PC1) representa el 56% de la varianza total de una matriz de covarianza centrada basada en datos de astrágalos transformados con $+1 \log_{10}$. Todas las medidas están positivamente correlacionadas en este componente, lo que sugiere que parte de la variación de la muestra está relacionada con el tamaño. Ocho de las diez medidas presentan una proporción relativamente uniforme donde sus vectores propios presentan un rango de 0.17992 a 0.38065 (Tabla 12). La carga positiva más alta se muestra en la profundidad máxima de la mitad medial (Pmm) y pertenece a las dimensiones de grosor, lo que indica que los astrágalos más grandes (morfotipo grande) están ligeramente más engrosados en la dirección dorsal-ventral del lado medial. El grosor distal (Gd) presenta la carga positiva más baja y se encuentra menor asociación con las demás medidas (Fig. 76a), sin embargo, se debe de tomar en cuenta que varios ejemplares presentaron desgaste en esta área.

La distinción entre ambos morfotipos también se puede observar en el segundo y tercer componente principal, quien de acuerdo a Hammer y Harper (2006), discriminan la variación de la forma independiente del tamaño, eso en caso que exista dicha variación (Mauk *et al.* 1999). El componente principal dos representa un 14% adicional de la varianza total de la muestra y se caracteriza por tener una carga positiva alta (aumento) en la anchura intermedia (Ai), y una carga negativa (disminución) para la profundidad máxima de la mitad medial (Pmm), longitud máxima de la mitad lateral (Lml), longitud máxima de la mitad medial (Lmm) y la longitud intermedia (Li) (Fig. 76b). En general, el segundo componente del análisis contrasta astrágalos menos altos, gruesos dorsalmente, pero delgados dorsoventralmente contra astrágalos altos y dorsoventralmente gruesos.

Para el componente principal 3, la longitud intermedia (Li) presentan una carga positiva alta mientras que la profundidad máxima de la mitad medial (Pmm), grosor proximal (Gp), y anchura intermedia (Ai), tienen una carga negativa alta (Fig. 76c). En este componente, se contrastan astrágalos ligeramente más altos y delgados contra astrágalos pequeños de centros y dorsoventralmente más gruesos.

Tabla 12. Primeros tres componentes principales de los astrágalos morfotipos grandes y pequeños.

	CP1	CP2	CP3
Eigenvalor	0.00658897	0.00161473	0.144041
Porcentaje	55.974%	13.717%	12.236%
Eigenvectores			
Pmm	0.61847*	-0.64235	-0.36613
Lmm	0.17992	-0.04032	0.38022
Lml	0.18087	-0.03529	0.1423
Amd	0.29117	0.008404	0.38187
Pml	0.29485	0.031491	0.053838
Gp	0.34851	0.44208	-0.23109
Gi	0.19653	0.18499	0.41067
Gd	0.021301	-0.02883	-0.21502
Ai	0.38065	0.59133*	-0.29474
Li	0.27432	-0.05731	0.44413*

* Cargas positivas más altas.

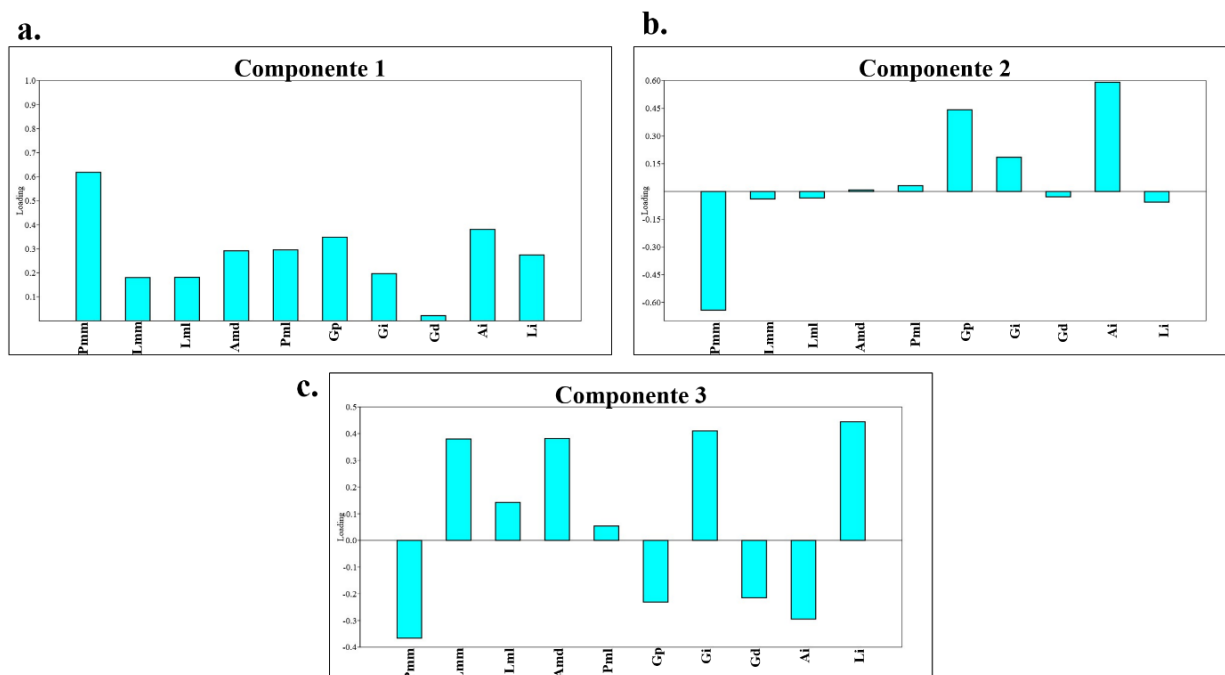


Figura 76. Gráficas de las cargas positivas y negativos de los primeros tres componentes observados en los astrágalos de *Nanotragulus*.

El análisis de componentes principales indica que existen dos grupos ligeramente definidos entre las muestras de astrágalos (Fig. 77), esto es debido a que el tamaño de muestra es pequeño por lo tanto tienden a saturarse cerca de las coordenadas (0, 0). Los morfotipos pequeños comprende los ejemplares UMPE: 49, 52, 194, 577, 578, 579, 804, 816, 817 y 857. El morfotipo grande comprende a ejemplares UMPE: 47, 87, 146, 210, 344 y 812. Los ejemplares restantes están dispuestos dentro de ambos morfotipos y son los siguientes UMPE: 86, 145, 811, 813, 814, y 815. Es importante considerar que los ejemplares UMPE 817 y 210 se encuentran alejados de sus grupos y pueden ser considerados valores atípicos. Los individuos menos gruesos se encuentran agrupados a la izquierda, representados por el morfotipo pequeño. Los ejemplares con tamaños de muestra más grandes, los pertenecientes al morfotipo grande, caen a la derecha de las coordenadas (0, 0).

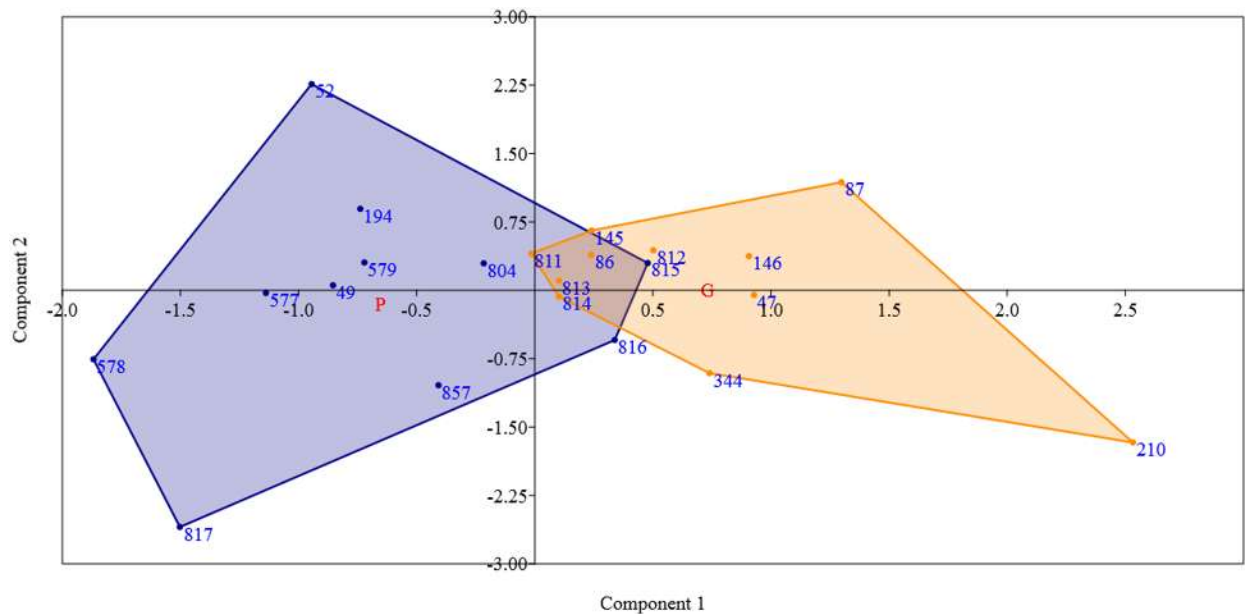


Figura 77. Gráfica bivariada de los componentes principales 1 y 2, donde vemos la separación del morfotipo pequeño y grande en los astrágalos de *Nanotragulus*.

▪ **Análisis discriminante**

El análisis discriminante aplicado a los dos morfotipos observados en los astrágalos de *Nanotragulus*, discriminó correctamente el 90.91% de los ejemplares (Tabla 13a). Un ejemplar de los 11 astrágalos para cada morfotipo fue clasificado incorrectamente. Este fue el caso de los ejemplares UMPE 815 y UMPE 814 pertenecientes al morfotipo pequeño y grande, respectivamente (Tabla 14). Cuando se aplicó el Jackknife a los datos, este produjo un resultado con ocho ejemplares (36.36%) mal clasificados y una tasa de éxito del 63.64% (Tabla 13b). El análisis clasificó a tres ejemplares de los morfotipos pequeños a los grandes, mientras que cinco ejemplares de los morfotipos grandes fueron desplazados a los pequeños. Los ejemplares mal clasificados para el morfotipo pequeño incluyen UMPE 146, 811 y 814, mientras que para el morfotipo grande son los ejemplares UMPE 52, 577, 815, 816, y 857.

Tablas 13. Clasificación y Jackknife de los valores perteneciente a los astrágalos.

a. Datos de clasificación

	P	G	Total
P	10	1	11
G	1	10	11
Total	11	11	22
Clasificados correctamente 90.91%			

b. Datos de clasificación con el Jackknife

	P	G	Total
P	6	5	11
G	3	8	11
Total	9	13	22
Clasificados correctamente 63.64%			

Tabla 14. Grupo, clasificación dada y jackknife de los datos del análisis discriminante.

Ejemplar	Grupo	Clasificación	Jackknifed
49	P	P	P
52	P	P	G
194	P	P	P
577	P	P	G
578	P	P	P
579	P	P	P
804	P	P	P
815	P	G*	G
816	P	P	G
817	P	P	P
857	P	P	G
47	G	G	G
86	G	G	G
87	G	G	G
145	G	G	G
146	G	G	P
210	G	G	G
344	G	G	G
811	G	G	P
812	G	G	G
813	G	G	G
814	G	P*	P

8.6 Tafonomía observada en el material postcraneal de *Nanotragulus*

Tabla 15. Modificaciones tafonómicas observadas en el material postcraneal de *Nanotragulus*, basado en información de Bromage y Boyde (1984), Fernández-López (1999) y Fernández-Jalvo y Andrews (2016).

Causa	Modificaciones tafonómicas	Agente	%
Medios físicos	Abrasión	Impacto de partículas transportadas por el agua o el viento y rozamientos.	<4%
	Agrietamiento	Contracción del hueso debido a la pérdida de agua y/o materia orgánica.	90%
	Descamación	Intemperismo.	11%
	Fragmentación	Pérdida de agua y/o materia orgánica; pisoteos.	80%
	Hoyos y Perforaciones	Procesos orgánicos y rocas puntiagudas.	62%
	Intemperismo	Exposición al ambiente y digestión.	6%
	Manganeso	Óxido de manganeso.	38%
	Marcas lineales V formadas por rocas y sedimentos	Acción humana, movimiento de roca contra hueso o movimiento del hueso contra un objeto duro.	30%
	Decoloración	Agua estancada u oxidación.	14%
	Pisoteo	Animales.	8%
	Reemplazamiento	Sustitución de un componente mineral por otro de distinta composición química.	26%
Medios biológicos	Digestión	Ácidos del estómago.	26%
	Marcas lineales U formadas por mordidas de roedores	Masticación producida por roedores.	6%
	Marcas lineales U formadas por raíces de plantas	Raíces de plantas vasculares que impactan en las superficies óseas y actividad bacteriana.	29%

8.6.1 Modificaciones por medios físicos

▪ Abrasión

De manera general, menos del 4%, del material postcraneal de *Nanotragulus* presenta señales de abrasión. En los casos donde se documentó esta modificación, los ejemplares presentaron bordes redondeados y lisos a causa de haber sido impactados por sedimentos y/o transportados (Fig. 78a). Cabe mencionar, este porcentaje no hace referencia a los numerosos fragmentos incompletos de *Nanotragulus*, los cuales fueron omitidos en este trabajo por constituir menos del 15% de su hueso original (Fig. 78b). En estos últimos, el porcentaje de abrasión es mayor a los huesos completos o semicompletos, indicando que fueron más vulnerables durante el transporte fluvial. El nivel de abrasión para el material postcraneal de *Nanotragulus*, es considerada de acuerdo a la clasificación por Fernández-Jalvo y Andrews (2016), como leve a moderada.



Figura 78. Material postcraneal de *Nanotragulus* con evidencia de abrasión. **a.** astrágalo con marcas de arrastre (flecha roja) y bordes redondeados; **b.** fragmentos fósiles de *Nanotragulus*, los cuales fueron omitidos en el presente estudio.

A continuación, se muestra el cuerpo roto de una tibia (Fig. 79), con evidencia de abrasión por el impacto de partículas de sedimentos en movimiento. Sin embargo, se puede denotar que el redondeo está casi ausente, por lo tanto, se le considera de grado leve, con una ligera abrasión que afecta los ángulos puntiagudos. La superficie también presenta diminutas perforaciones. En la superficie próxima a la rotura comienza a formarse una grieta profunda con lados paralelos entre sí. De acuerdo a la clasificación propuesta por Andrews y Fernández-Jalvo (1997), las perforaciones corresponden a hoyos poco profundos en la diáfisis del hueso, mientras que de

acuerdo a la clasificación de meteorización de Andrews (1990), la tibia pertenece al nivel 1: agrietamiento leve.

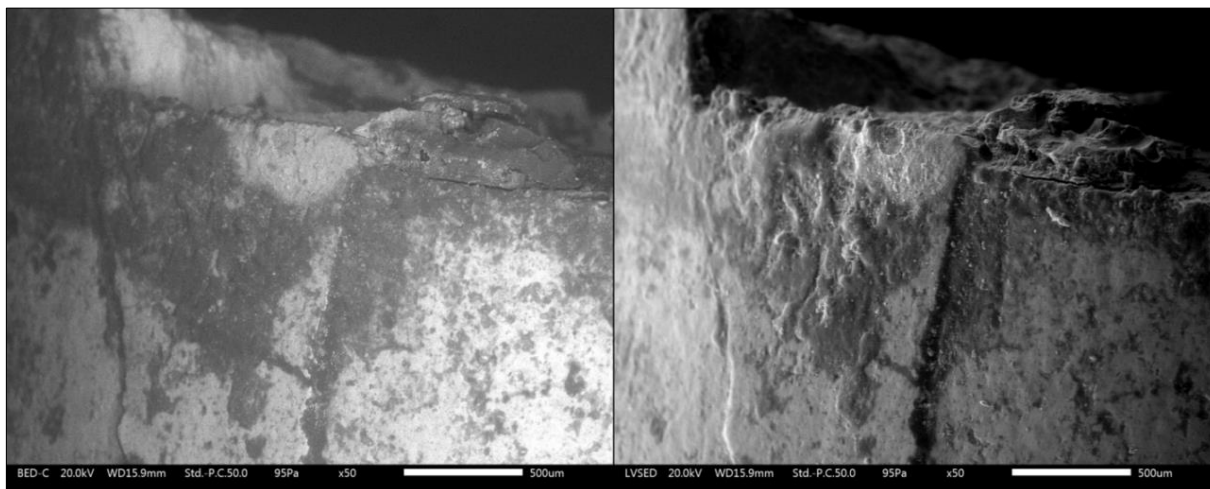


Figura 79. Microfotografía de MEB de la superficie de una tibia de los efectos de la abrasión y el comienzo de fracturación por exposición a la intemperie.

▪ Agrietamientos

De los 68 ejemplares, 61 (90%) fósiles presentaron agrietamientos. De acuerdo a la clasificación de Andrews (1990), estas pertenecen al nivel 1 de meteorización, siendo consideradas grietas leves. Las grietas se clasificaron en perpendiculares o paralelas a las fibras del hueso. Las grietas perpendiculares fueron más frecuentes que las paralelas. Se encontró que el 90% de los 61 ejemplares, presentaron grietas perpendiculares, mientras que las grietas paralelas solo se observaron en el 38%. Esto no quiere decir que algunos ejemplares no hayan presentado ambas grietas en su superficie. Los ejemplares afectados presentaron, con mayor incidencia, las fracturas en la parte del cuerpo.

En la figura 80a, se observa agrietamientos tanto paralelos como perpendiculares a las fibras del hueso de un metatarsiano, la causa más común sería la exposición a cambios de temperatura. El hueso tiene divisiones profundas con bordes enroscados a lo largo de las grietas paralelas. Tanto en la figura 80 b-c, las grietas nos indican que, al pasar por un periodo húmedo, los huesos sufrieron una retracción en sus fibras de colágeno. Por otra parte, la figura 80c muestra un fragmento de tibia con evidencia de grietas paralelas, indicando que paso cierto tiempo en superficie donde sufrió intemperismo nivel 2 (extensas grietas), según la clasificación de Andrews (1990).

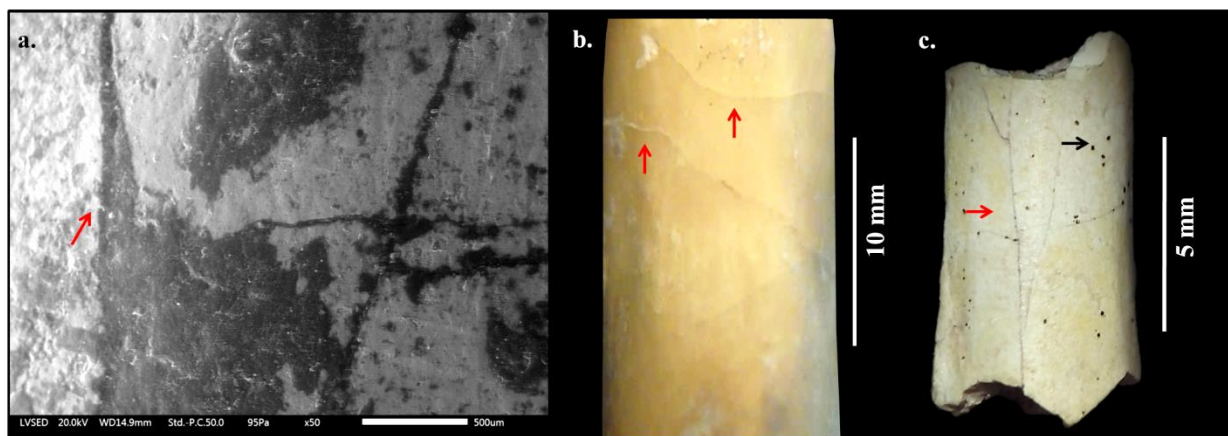


Figura 80. **a.** Microfotografía de MEB de la superficie de un metatarsiano con grietas paralelas y perpendiculares formadas por su exposición a cambios de temperatura; **b.** superficie de un metapodial con grietas perpendiculares formadas por su exposición a cambios de temperatura; **c.** fragmento de una tibia con evidencia de intemperismo con grietas paralelas y perpendiculares y depósitos de óxido de manganeso (MnO) (flecha negra).

▪ Depósitos de óxido de Manganeso

Solo 26 ejemplares (38%) del material postcraneal de *Nanotragulus* presentó pequeñas concreciones oscuras identificadas como óxido de manganeso (MnO), específicamente pirolusita por el característico patrón detritico. Estos depósitos de manganeso se reparten de manera aleatoria en la parte proximal, el cuerpo y distal de los ejemplares afectados (Fig. 81).

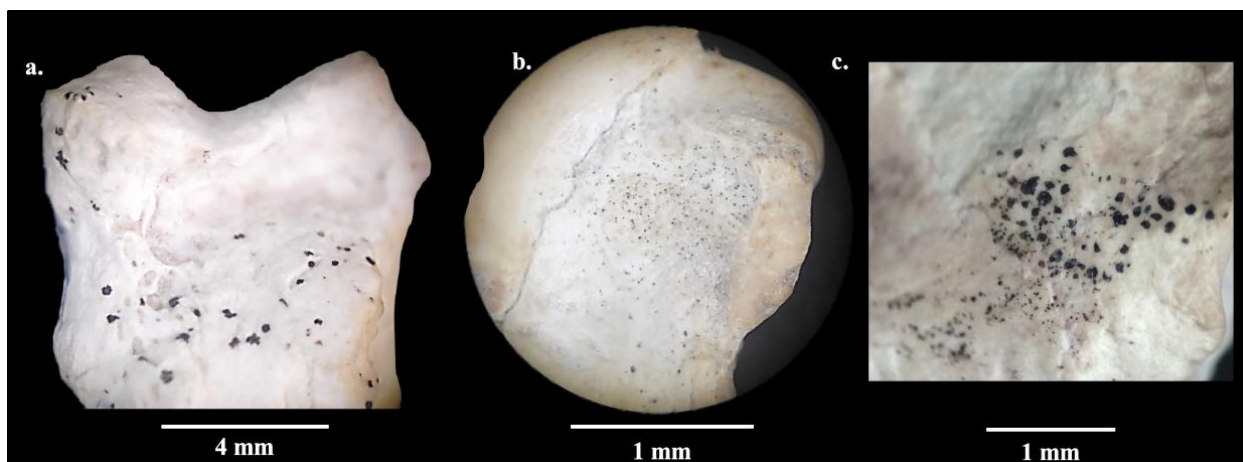


Figura 81. Material postcraneal de *Nanotragulus* con depósitos de óxido de manganeso. **a.** parte proximal de un astrágalo (UMPE-857); **b.** calcáneo (UMPE-87) con diminutos depósitos llenando los poros del cuerpo; y **c.** acercamiento de las concreciones de manganeso, donde se aprecia el patrón dendrítico, en la parte del cuerpo de un astrágalo (UMPE-344).

▪ Fragmentación

El nivel de fragmentación observado en el material postcraneal de *Nanotragulus* fue representado en su mayoría por estar en perfecto estado, con 48 ejemplares (70%) presentando su estructura ósea completa a casi completa, y siendo mínima la fragmentación observada (Tabla 16). En total, solamente 20 ejemplares presentaron menos del 90% de su hueso original. Los datos evidencian la buena preservación que se tuvo lugar en el área fosilífera de Santiago Yolomécatl durante el entierro de los ejemplares, y en donde hubo pocos a nulos eventos de transporte. Entre los huesos con mayor preservación están los astrágalos, representado la mayoría en el nivel de fragmentación, “completo/casi completo (100-90%)”. Por otra parte, los huesos menos preservados incluyen a las vértebras y costillas, donde predominó la preservación del cuerpo solamente.

Tabla 16. Nivel de fragmentación en los 68 ejemplares pertenecientes al material postcraneal de *Nanotragulus*.

Nivel de fragmentación	Número de ejemplares	Porcentaje
Completo/casi completo (100-90%)	48	70%
Casi completo/ medio completo (90-50%)	6	9%
Medio/ un cuarto completo (50-25%)	6	9%
Menos de un cuarto completo (<25%)	8	12%
TOTAL	68	100%

En cuanto a fracturas observadas a lo largo de los 68 ejemplares del material postcraneal de *Nanotragulus*, estas se consideran abundantes. Un total de 55 ejemplares (80%) fueron afectados presentando, e independiente el elemento postcraneal, múltiples fracturas a lo largo de la parte proximal, cuerpo, y distal de su estructura ósea. Los astrágalos afectados presentaron con mayor frecuencia fracturas en la parte del cuerpo, seguido por fracturas en la parte proximal y distal (Fig. 82). Las falanges muestran fracturas de manera equitativa en el cuerpo y la parte distal. En cuanto a los huesos largos como los metapodiales, radio-ulnas y tibias, estos fueron afectados en las tres zonas (Fig. 83).

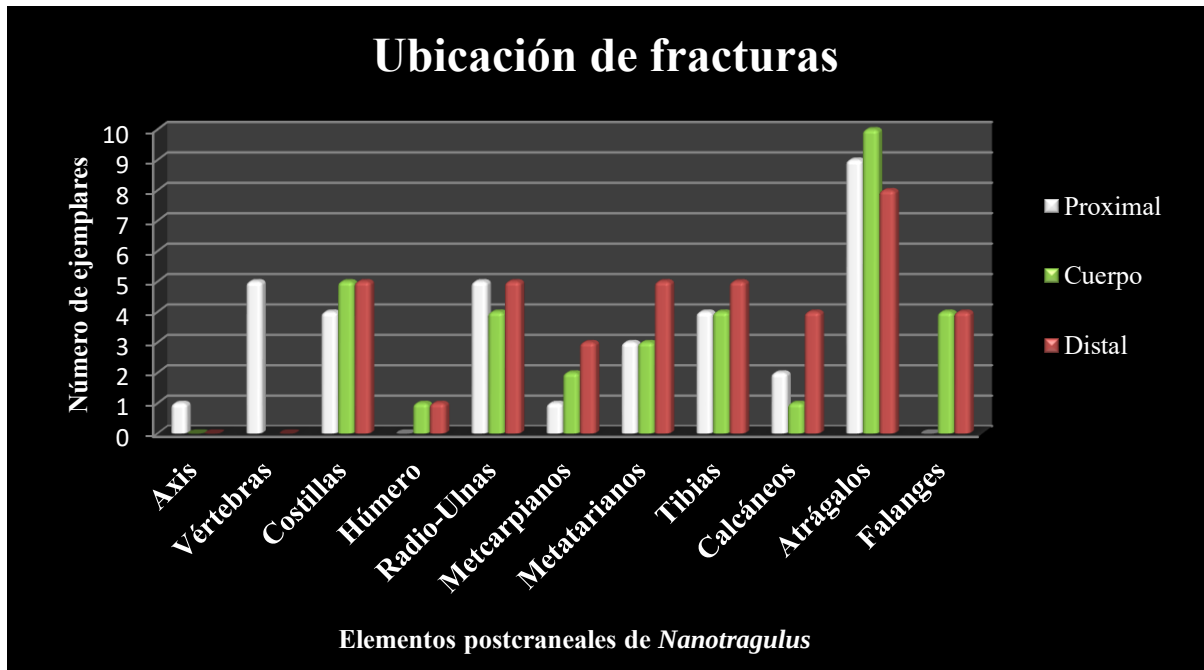


Figura 82. Ubicación de las fracturas a lo largo de la parte proximal, el cuerpo, y distal de los elementos postcraneales de *Nanotragulus*.

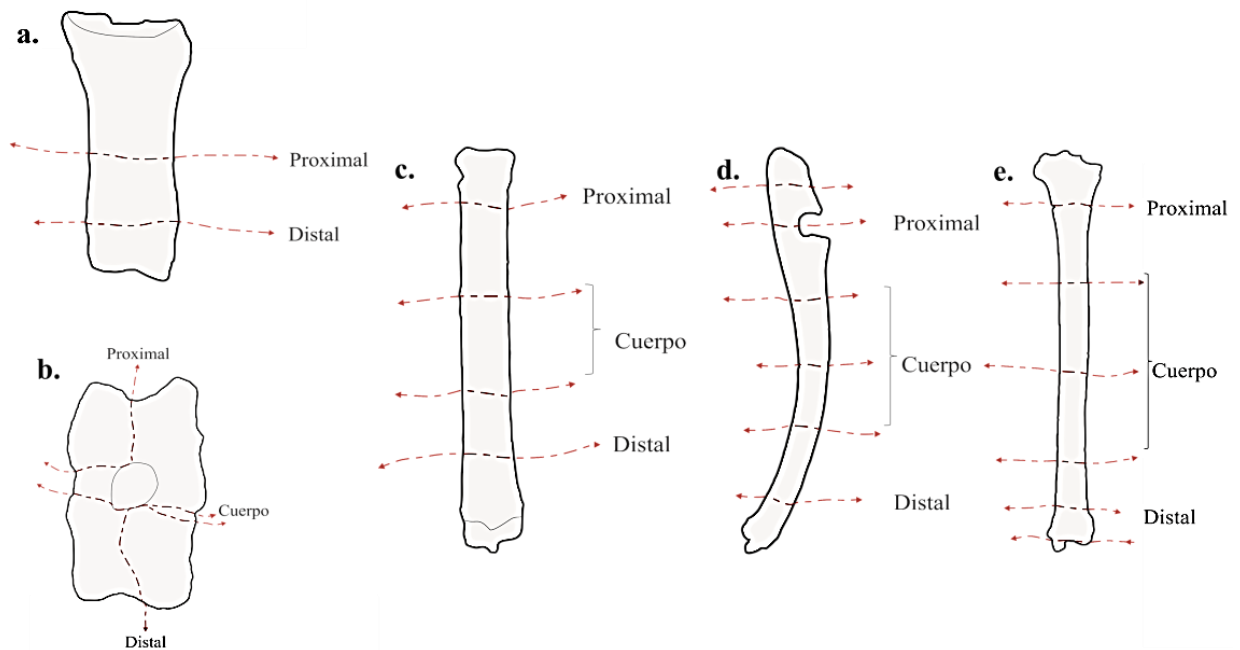


Figura 83. Patrones de fracturas observadas a lo largo de la parte proximal, el cuerpo, y distal de los elementos postcraneales de *Nanotragulus*. **a.** falanges; **b.** astrágalos; **c.** metapodiales; **d.** radio-ulnas; y **e.** tibias.

De los 55 ejemplares con fracturas, el 80% presentaron fracturas transversales mientras que el restante se reparte entre fracturas oblicuas (7%) y un intermedio entre los últimos dos (13%). El ángulo más dominante entre el material, con 66%, fue de noventa grados (90°) (Fig. 84).

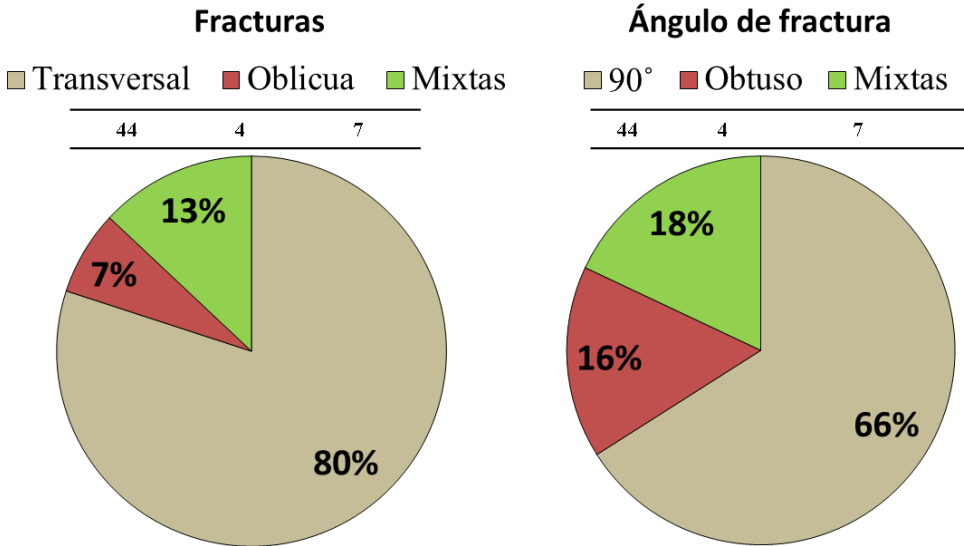


Figura 84. Patrones de fracturas y ángulos observados en 55 ejemplares pertenecientes al material postcraneal de *Nanotragulus*.

Aparte de fracturas, también se observaron roturas (breakage) en 44 ejemplares, es decir solo el 36% (24 elementos) se encontraron completos. El restante 64% presentaron roturas entre la parte proximal (24%), el cuerpo (12%), la parte distal (20%), y en ciertos elementos proximal y distalmente (8%) (Fig. 85).

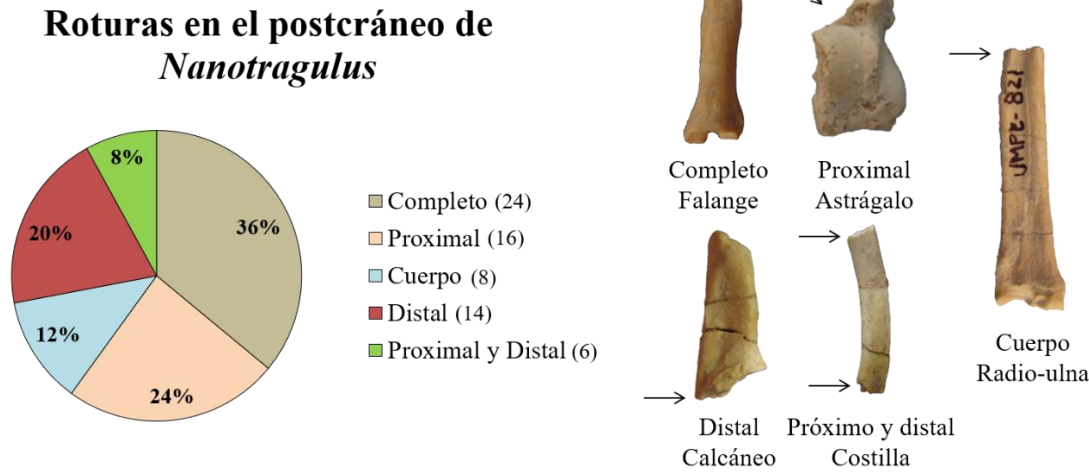


Figura 85. Patrones de rotura de los 68 ejemplares pertenecientes al material postcraneal de *Nanotragulus* y representación de cada categoría.

▪ Hoyos y perforaciones

Una gran parte del material postcraneal de *Nanotragulus* cuenta con un buen estado de preservación (Fig. 86), sin embargo, 42 ejemplares (62%) cuenta con hoyos y perforaciones diminutas. De los 42 ejemplares, 30 ejemplares corresponden a hoyos y 14 ejemplares a diminutas perforaciones por rocas. Por lo menos un ejemplar de cada elemento postcraneal presentó esta modificación tafonómica.

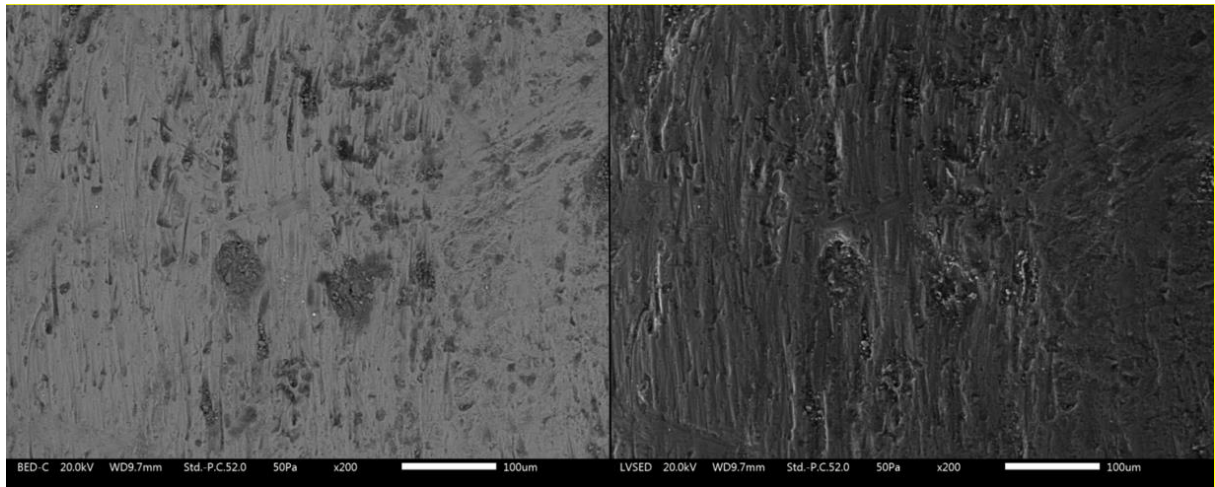


Figura 86. Microfotografía de MEB de la superficie de una falange, donde se aprecia el excelente estado de preservación de la estructura ósea. Sobre ella, se observan tubos y orificios de origen orgánico (UMPE-830).

En la superficie del cuerpo de una tibia (Figura 87a-b), y de acuerdo a la clasificación de Fernández-Jalvo y Andrews (2016), se observa un nivel a: con hoyos poco profundos en el hueso. En la diáfisis de ambas imágenes se aprecian numerosas perforaciones con forma de conos. Son escasas las marcas lineales con sección transversal en forma de V, sugiriendo que los huesos pasaron por eventos de abrasión donde hubo rozamiento por movimiento de sedimentos. En la parte izquierda sur de la figura 87b, se aprecia una marca lineal hecha por una raíz de planta, esta presenta la distintiva forma en U. También, se observa una fractura en la base de la fotografía con dirección perpendicular a las fibras del hueso.

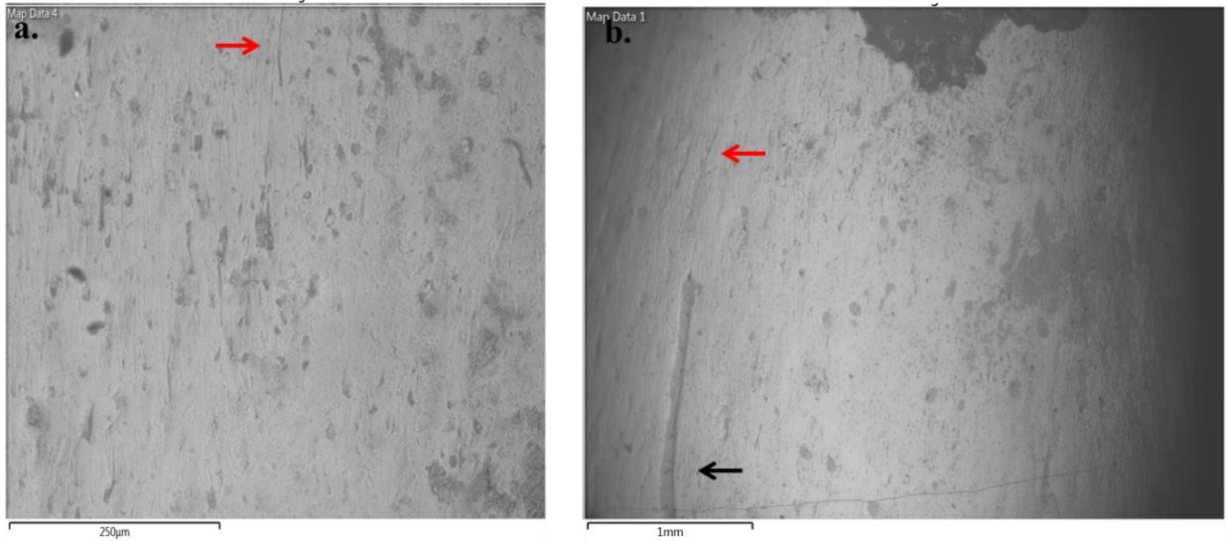


Figura 87. Microfotografía de MEB de la superficie de dos tibias (**a** y **b**) con hoyos y perforaciones poco profundas, y marcas líneas V por arrastre (flechas rojas) y una marca lineal U formada por la raíz de una planta (flecha negra).

▪ Intemperismo

Menos del 6% del material postcraneal de *Nanotragulus* presenta evidencias de intemperismo, donde son claras las numerosas grietas paralelas a la estructura fibrosa del hueso. De acuerdo con la clasificación de Behrensmeyer *et al.* (1979), los ejemplares afectados pertenecen a la etapa 1 de intemperismo donde la mayoría presenta agrietamientos en mosaico y cierta pérdida de capas superficiales (Fig. 88). En general, la gran mayoría de los ejemplares presentan excelente preservación. No debe confundirse ni asociar el intemperismo con las fracturas que presentan varios ejemplares, ya que estas son creadas durante la fósil-diagénesis y no en superficie. Gran cantidad de los fragmentos omitidos en el presente estudio presentaron evidencias de intemperismo.

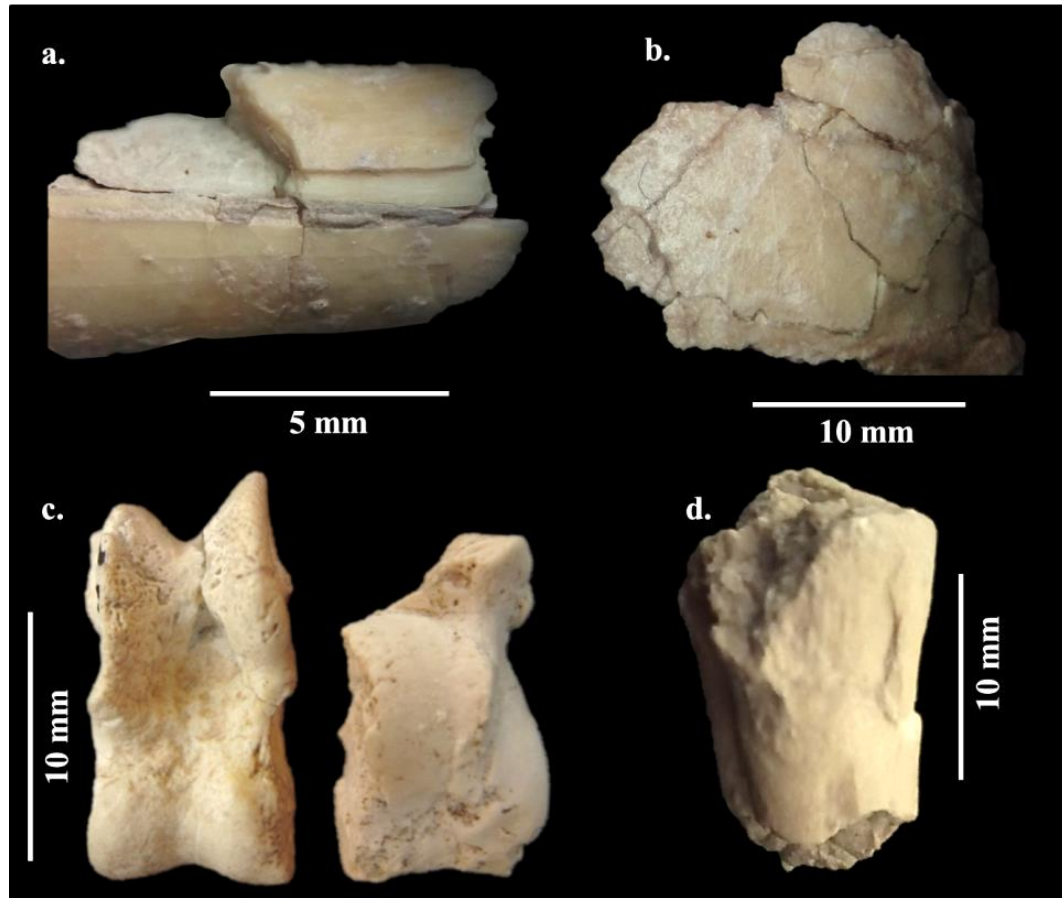


Figura 88. Material postcraneal de *Nanotragulus* con efectos de intemperismo: **a.** fragmento de cuerpo de una tibia con pérdida de la capa superficial y grietas paralelas a la estructura fibrosa del hueso; **b.** fragmento craneal de *Nanotragulus* con agrietamientos en mosaico; **c.** astrágalos con intemperismo (UMPE-344 y 815); y **d.** parte distal de una tibia fragmentada con pérdida de la capa superficial.

▪ **Marcas lineales en forma de V por rocas y sedimentos**

Fueron pocos los ejemplares con evidencia de arrastre y transporte, con solo 21 ejemplares (30%) presentando marcas lineales en forma de V. Las marcas presentan una morfología profunda y estriada que recorre grandes partes del hueso (Fig. 89). Se presentaron tanto en la parte proximal, el cuerpo y la parte distal de los ejemplares afectados. Los astrágalos fueron los elementos postcraneales más afectados.



Figura 89. Material postcraneal de *Nanotragulus* con marcas lineales en forma de V (flechas rojas): **a.** astrágalo con marcas de arrastre a lo largo de su parte medial (UMPE-344); y **b.** astrágalo (UMPE-194) con marcas lineales de arrastre en la parte distal.

▪ Descamación

Solamente ocho (11%), de los 68 ejemplares del material postcraneal de *Nanotragulus*, mostraron evidencia de descamación, en su mayoría eran astrágalos. La descamación en los ejemplares está vinculada a intemperismo y haber sido digeridos por algún depredador. De acuerdo a la clasificación por Behrensmeyer (1978), presentan en general la etapa 1 de intemperismo, donde se observa descamación, y en ocasiones en forma de mosaico (Fig. 90a). Sin embargo, en un astrágalo (Fig. 90b), se observa una etapa 2 de la clasificación por Behrensmeyer (1978), donde hay pérdida de la capa superficial de hueso.

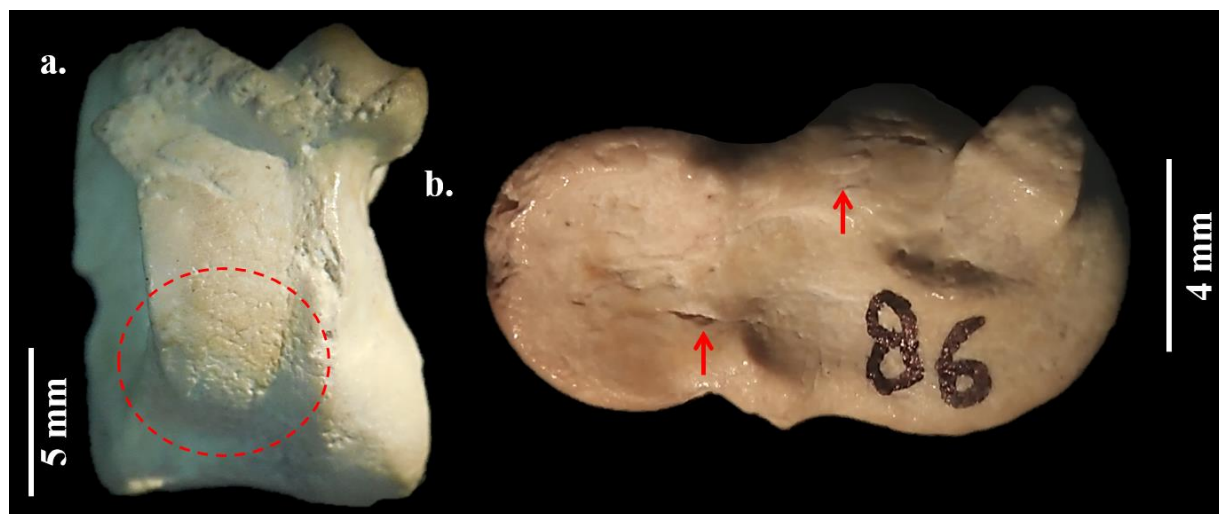


Figura 90. Material postcraneal de *Nanotragulus* con evidencia de descamación: **a.** astrágalo con descamación en mosaico en su cuerpo; **b.** vista medial de un astrágalo con pérdida de la capa externa en algunas áreas (flechas rojas).

▪ Decoloración

Solamente diez ejemplares presentaron decoloración en su cuerpo (14%), todos fueron astrágalos. Uno de los ejemplares presentó una decoloración blanca que abarcaba desde el surco de la tróclea, pasa por la fosa central, se orienta hacia los lados a la altura del collum tali, y sigue hasta la parte distal del surco (Fig. 91a). Para que se llevara a cabo esta decoloración, el área en específico debió haber presentado y/o almacenado agua por un largo periodo. Los restantes dos astrágalos muestran manchas de coloración anaranjada debido al entierro diferencial que sufrieron en algún momento (Fig. 91b). Además de los astrágalos, un fragmento de una tibia, omitido en el presente estudio, también presentó decoloración naranja (Fig. 91c).

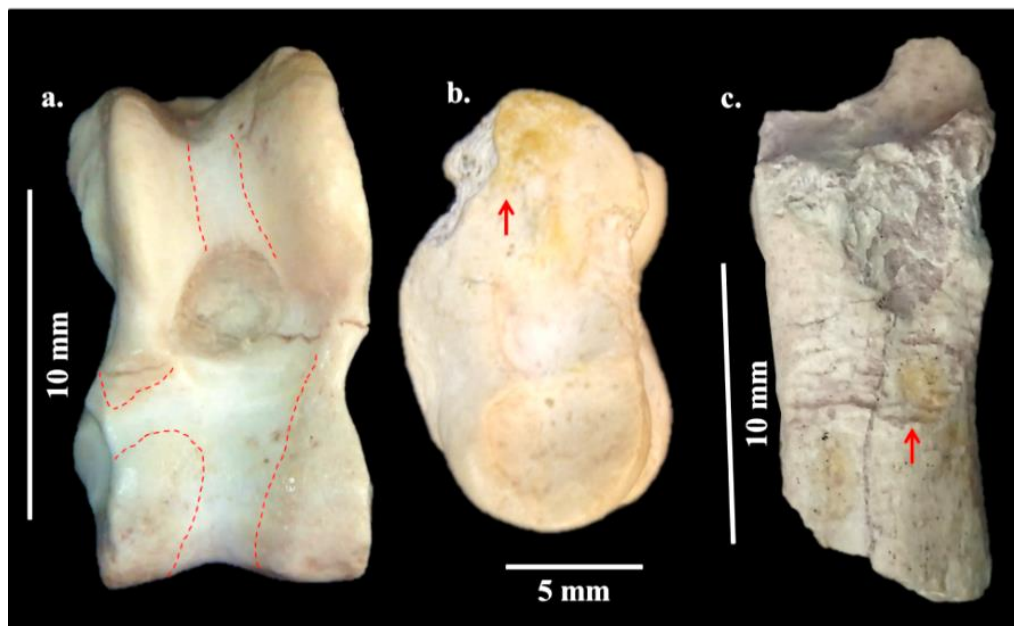


Figura 91. Material postcraneal de *Nanotragulus* decoloración: **a.** astrágalo con decoloración blanca (UMPE-812); y **b.** astrágalo con decoloración naranja (UMPE-52); y **c.** fragmento de una tibia con decoloración naranja.

▪ Pisoteo

Seis ejemplares presentaron evidencia de pisoteo (8%). Estas numerosas perforaciones presentan una morfología profunda e irregular (Fig. 92 y 93). Se encuentran al azar en partes proximales, distales y el cuerpo de los ejemplares. En el caso de la tibia (Fig. 93a), la fricción de los sedimentos produjo un orificio en el cuerpo cerca de la parte distal, así como también una abrasión en la epífisis distal, dándole una apariencia pulida.

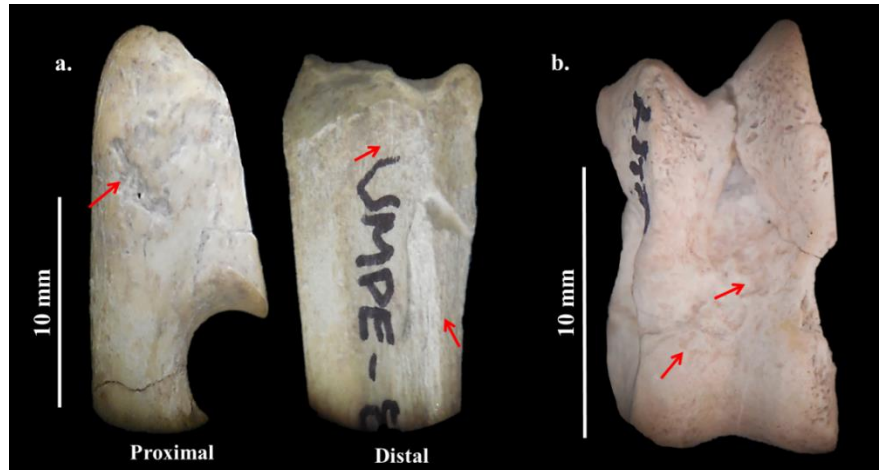


Figura 92. Material postcraneal de *Nanotragulus* con evidencia de pisoteo parte 1. **a.** parte proximal y distal de una tibia; **b.** astrágalo. Las flechas rojas muestran la evidencia de pisoteo.

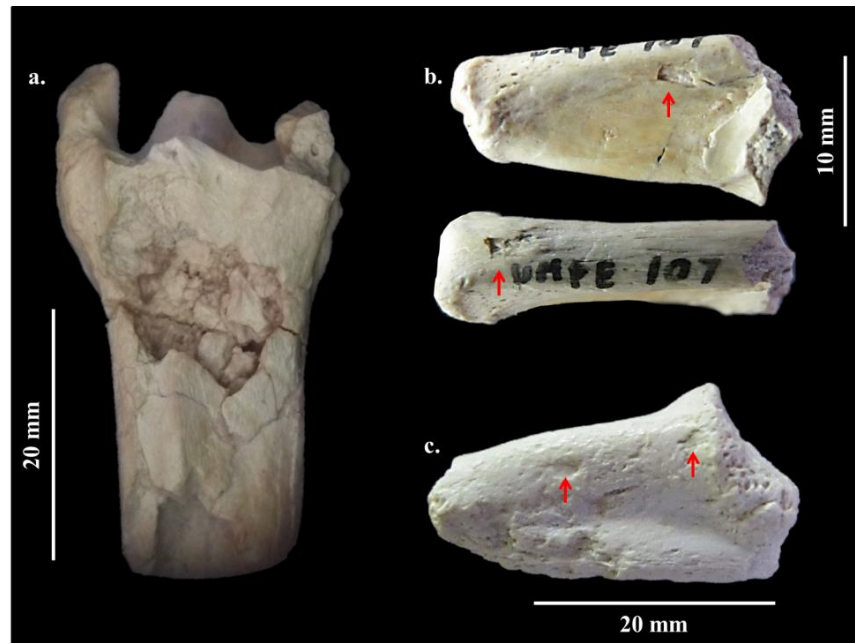


Figura 93. Material postcraneal de *Nanotragulus* con evidencia de pisoteo parte 2. **a.** parte distal de una tibia; **b-c.** parte proximal de calcáneo. Las flechas rojas muestran la evidencia de pisoteo.

- **Reemplazamiento por cristales de calcita**

De los 68 ejemplares del material postcraneal de *Nanotragulus*, solo 16 ejemplares (23%) mostraron evidencia de reemplazamiento por calcita. La gran mayoría de los ejemplares y además numerosos fragmentos, se encuentran en su interior relleno de cristales de calcita en forma de mosaico (Fig. 94), lo cual sugiere que hubo un previo período húmedo con abundante

precipitación de carbonatos, seguido gradualmente por condiciones de sequía. Sin embargo, hubo ejemplares con reemplazamiento en su parte proximal y/o distal. En el caso del fragmento de un húmero (Fig. 95), este presentó reemplazamiento por calcita en el interior de su cavidad medular.

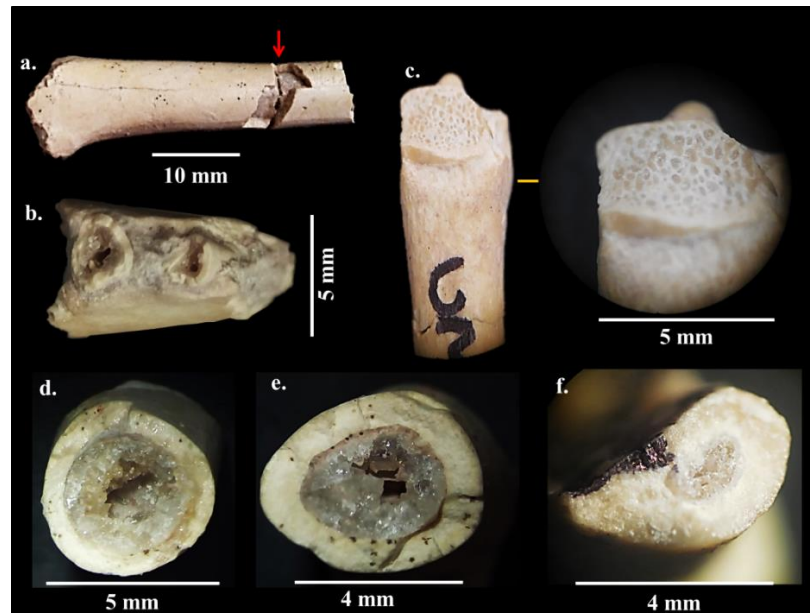


Figura 94. Material postcraneal de *Nanotragulus* con evidencia de reemplazamiento: **a.** extremo distal de una tibia; **b.** fragmento de mandíbula inferior con la raíz de los premolares; **c.** extremo distal de un metapodial (UMPE-872); **d** y **e.** fragmentos de una tibia; y **f.** metatarsiano. Relleno de cristales de calcita (flecha roja).



Figura 95. Microfotografía de MEB del relleno de cristales de calcita al interior de la cavidad medular de un húmero.

8.6.2 Modificaciones por medios biológicos

▪ Digestión

Una pequeña parte del material postcraneal de *Nanotragulus* presenta evidencia de haber sido digeridos, en específico fueron 18 ejemplares (26%). Las diáfisis de los huesos fueron más susceptibles a esta modificación, siendo las partes más comunes en el material. La digestión en todos los ejemplares presenta un cambio en la morfología original del hueso debido a la acción de los jugos gástricos, con bordes lisos, hoyos esparcidos, y en ocasiones perforaciones con un patrón de panal (Fig. 96).

Un fragmento de hueso que quedó de un metapodial (Fig. 97), se distingue por estar en su totalidad modificado a causa de haber sido digerido por otro organismo. La descamación produjo la pérdida total, con la excepción de una sola escama, de la capa superficial del hueso. Esta escama sobrante con forma irregular presenta un borde redondeado.

También, se muestra la diáfisis de dos fragmentos de tibias digeridas con superficies altamente perforadas y corroídas por la acción de jugos gástricos, esto visible por el patrón característico de panal que caracteriza la corrosión (Fig. 98 y 99).

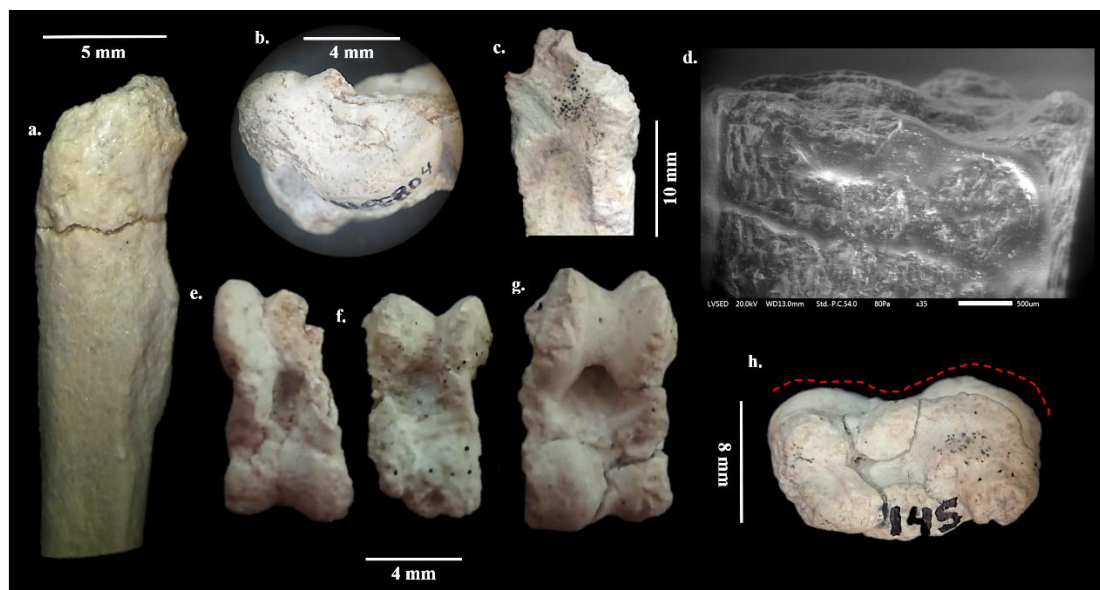


Figura 96. Material postcraneal de *Nanotragulus* con evidencia de digestión: **a.** metapodial con parte distal afectada; **b.** astrágalo con hoyos en su superficie por digestión; **c.** modificación del extremo distal de una tibia afectada; **d.** Microfotografía de MEB de un metapodial digerido donde el borde de su fractura ha quedado redondeado y liso; **e-h.** astrágalos digeridos con bordes redondeados (línea roja).

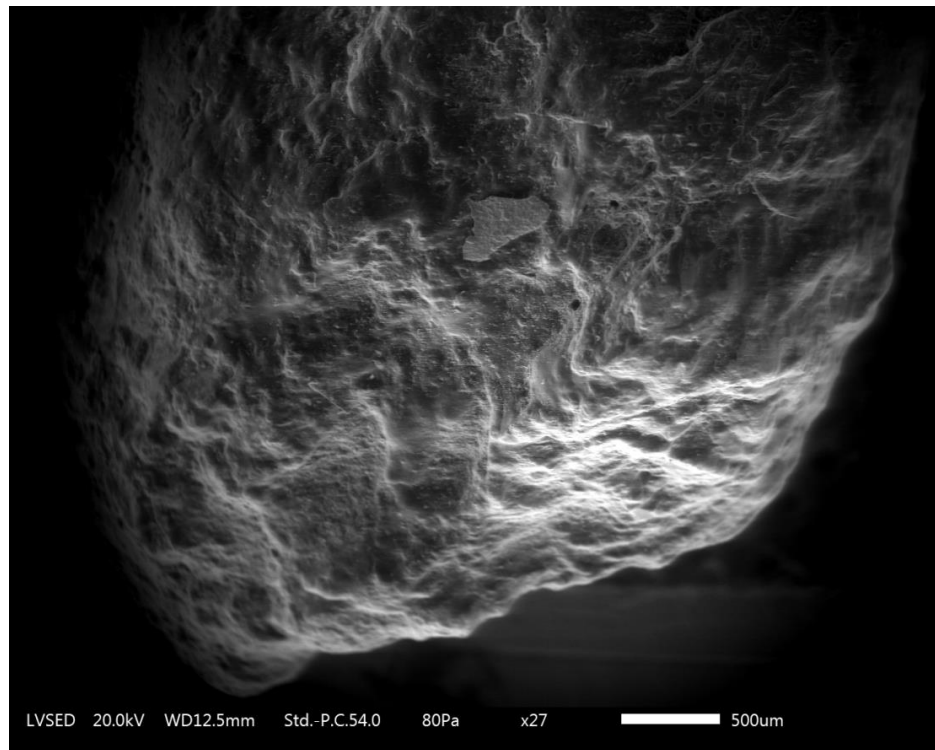


Figura 97. Microfotografía de MEB mostrando la digestión en la superficie articular de un metapodial con descamación.

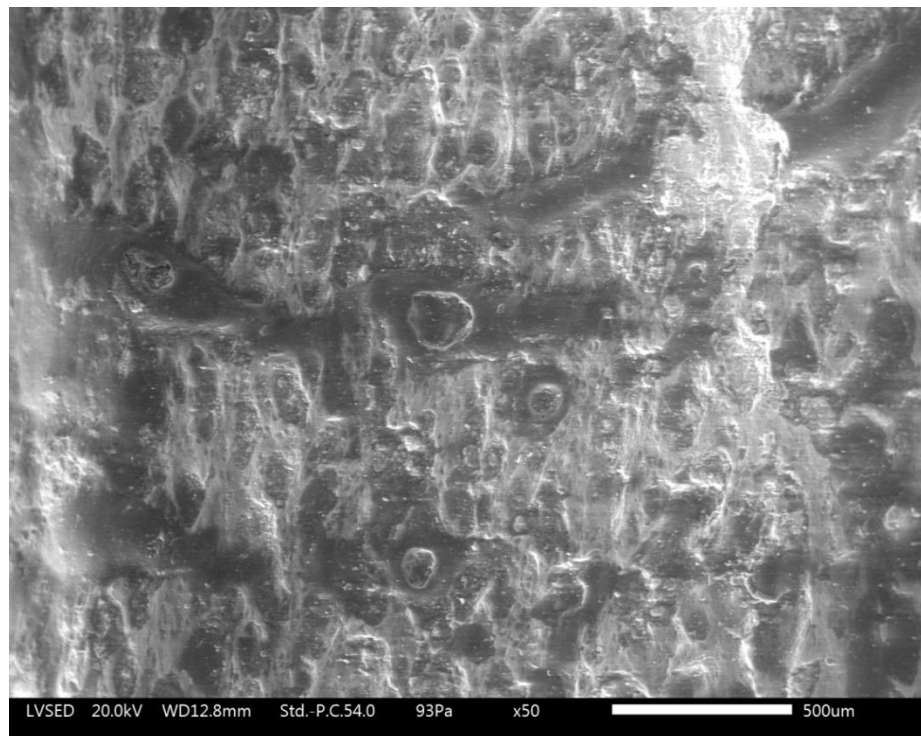


Figura 98. Microfotografía de MEB del acercamiento a la corrosión de la diáfisis, de una tibia, producida por la acción de jugos gástricos.

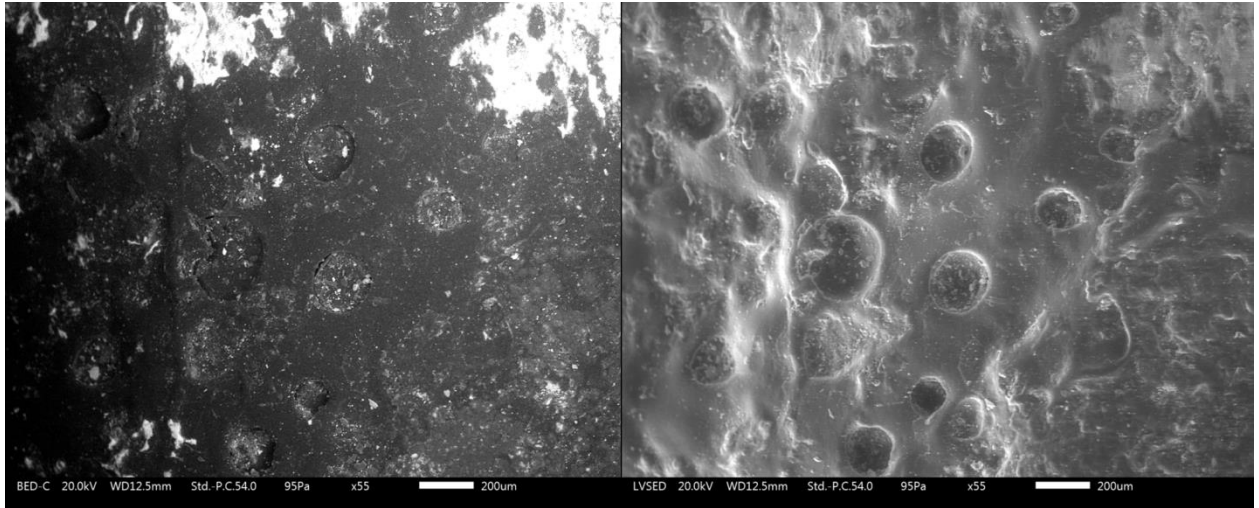


Figura 99. Microfotografía de MEB de la superficie de una tibia altamente perforada y corroída por la acción de jugos gástricos.

- **Marcas lineales U formadas por mordidas de roedores**

Solamente 4 astrágalos (6%) presentaron mordidas de roedor, todas en los bordes del hueso. La morfología de las mordidas presenta lados paralelos y fondos ligeramente redondeados y profundos (Fig. 100). En la figura 101, se observa a lo largo del borde de la parte posterior de un astrágalo, marcas lineales en forma de U dejadas por los incisivos de un roedor. Las marcas de mordidas se superponen unas sobre otras y cuentan con aproximadamente 500 micras de ancho en la parte superior. Los bordes de las mordidas presentan conos de Hertz, característicos de esta modificación, y nos muestra la dirección de la mordida. Al interior de las marcas, se aprecian grietas en mosaico producidas por el intemperismo que sufrió el astrágalo al paso del tiempo después de la masticación (Fig. 102). De acuerdo con la clasificación de meteorización de Andrews (1990), el astrágalo pertenece al nivel 1: agrietamiento leve.

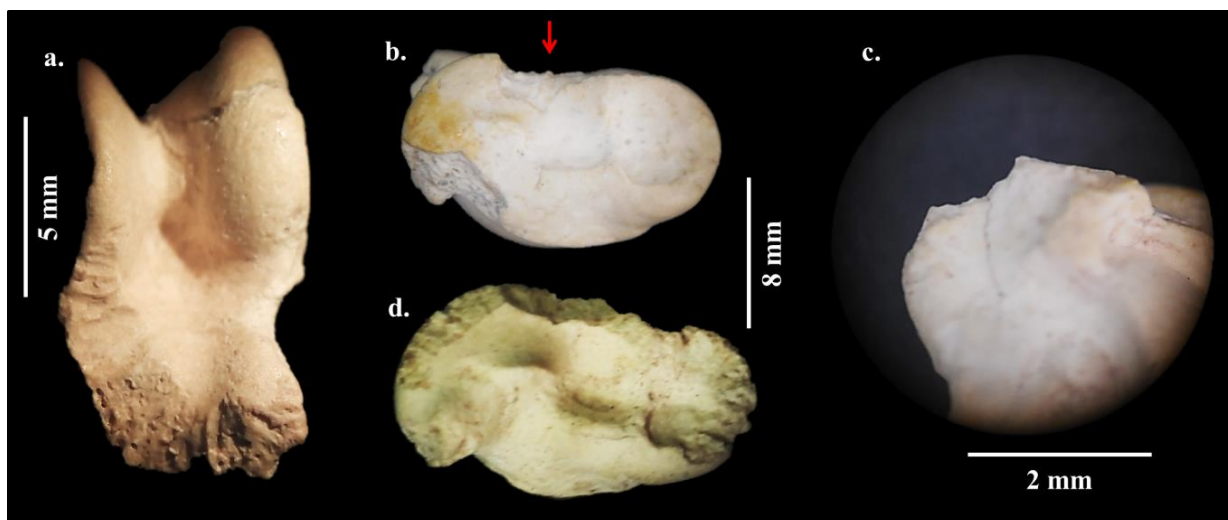


Figura 100. Material postcraneal de *Nanotragulus* con marcas lineales en U formadas por mordidas de roedor: **a.** astrágalo con mordidas en el collum tali y parte distal; **b y d.** astrágalos con mordidas en los bordes del hueso; y **c.** acercamiento de un astrágalo con mordidas en el borde proximal.

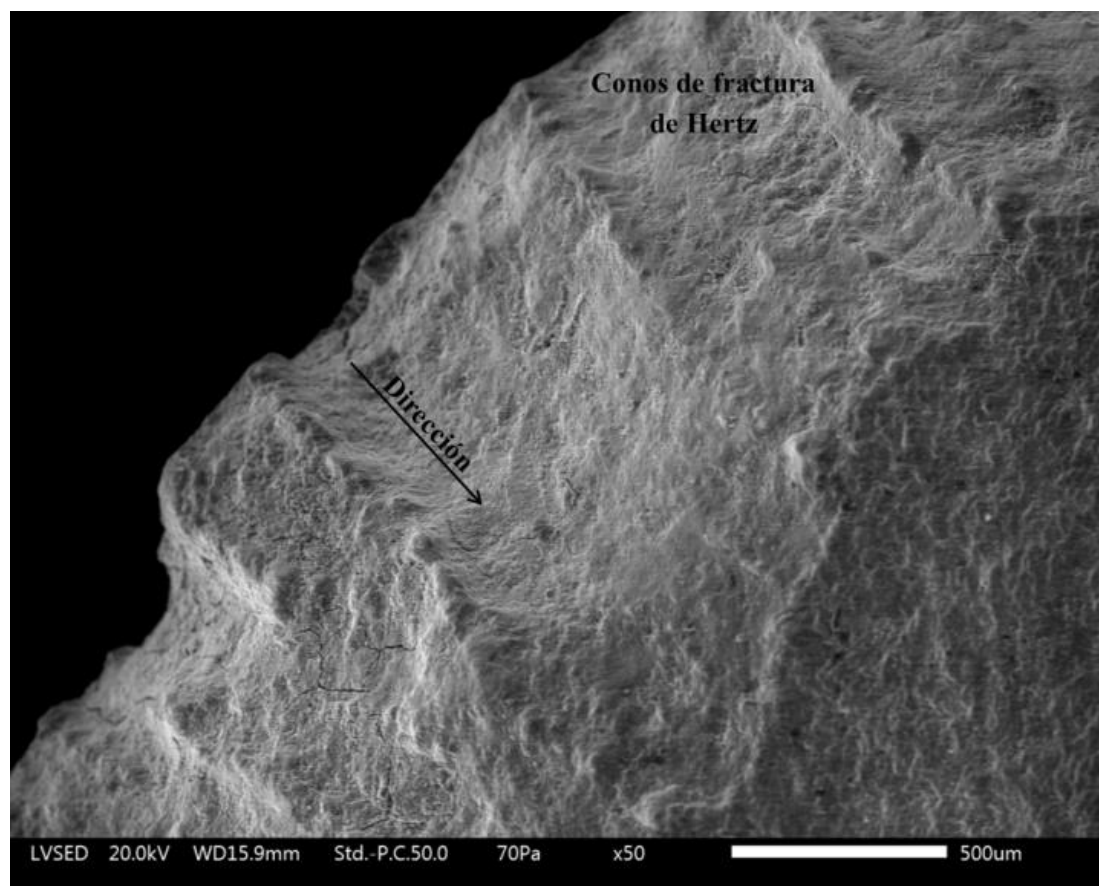


Figura 101. Microfotografía de MEB de la superficie de un astrágalo con marcas lineales en forma de U hechas por la acción de masticación de un roedor.

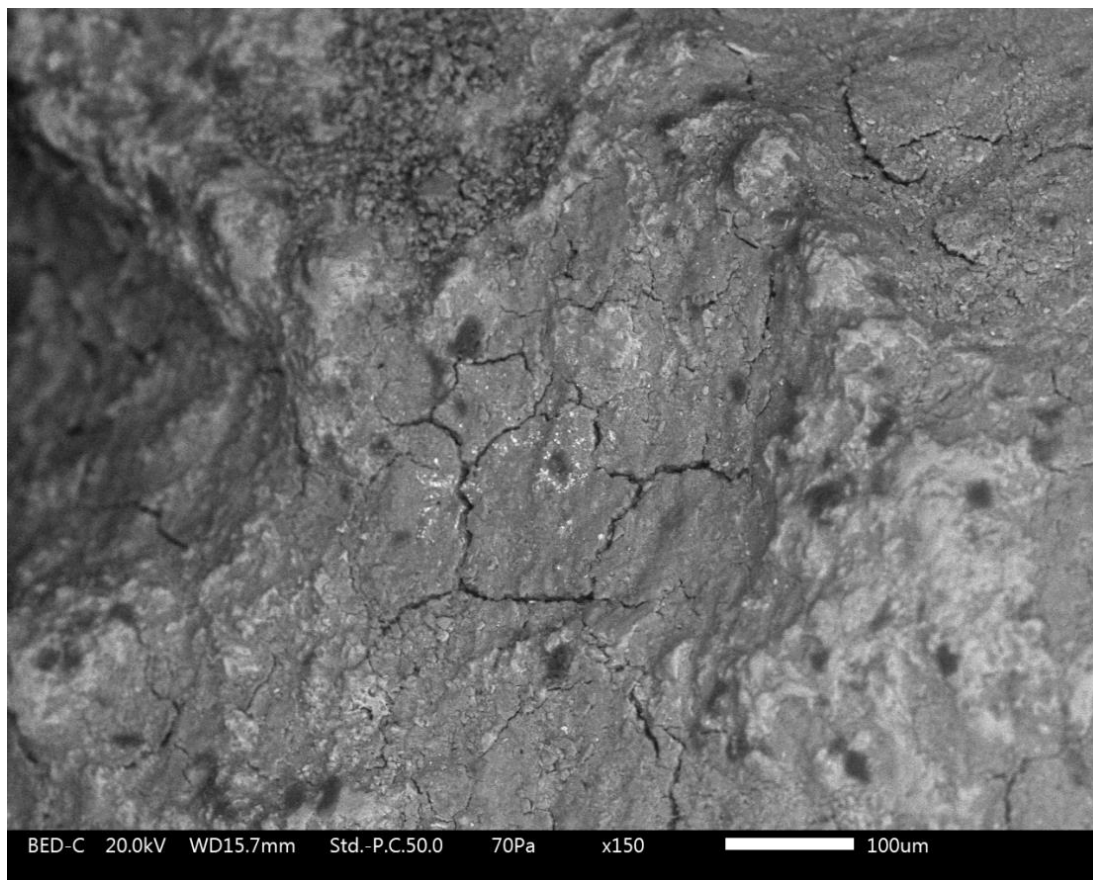


Fig. 102. Microfotografía de MEB del acercamiento de las grietas formadas dentro de los fondos de las marcas de masticación del astrágalo.

- **Marcas lineales U formadas por raíces de plantas**

Se observaron marcas lineales en forma de U a partir del crecimiento de las raíces de plantas en 20 (29%) ejemplares del material postcraneal de *Nanotragulus*. Cada marca presenta una superficie cóncava ligeramente profunda con varias ramificaciones. La forma de las marcas puede imitar marcas de dientes, sin embargo la falta de conos de fractura de Hertz y la evidencia de corrosión química en el interior de la superficie puede confirmar su verdadero origen. Hubo numerosos fragmentos de *Nanotragulus*, omitidos en el presente estudio, con esta modificación tafonómica (Fig. 103). Las marcas de las raíces en el primer fragmento (Fig. 103a) son del mismo color que la superficie del hueso, por lo cual se deduce que estas se formaron poco después del enterramiento que sufrió el hueso. Sin embargo, a una inspección más cercana, se puede observar que las marcas de raíces que acompañan los siguientes fragmentos (103b-c)

muestran cierta decoloración blanquecina, por lo tanto, indicando que su formación se realizó durante la fósil-diagénesis.

En la superficie de un fragmento de una tibia (Fig. 104), se aprecian marcas lineales en forma de U como resultado del crecimiento de raíces de plantas. La fotografía de MEB nos detalla la superficie de la marca y el cambio en coloración por corrosión. Por otra parte, la superficie de la diáfisis de una tibia distinta (Fig. 105), igualmente se presenta corroída. También, es común ver grietas en el interior de las marcas de raíces, como es el caso de la superficie de una tibia (Fig. 106). Algunos ejemplares contaron con manchas blancas acompañando las marcas de raíces, indicando cierta actividad bacteriana en los fósiles (Fig. 107).

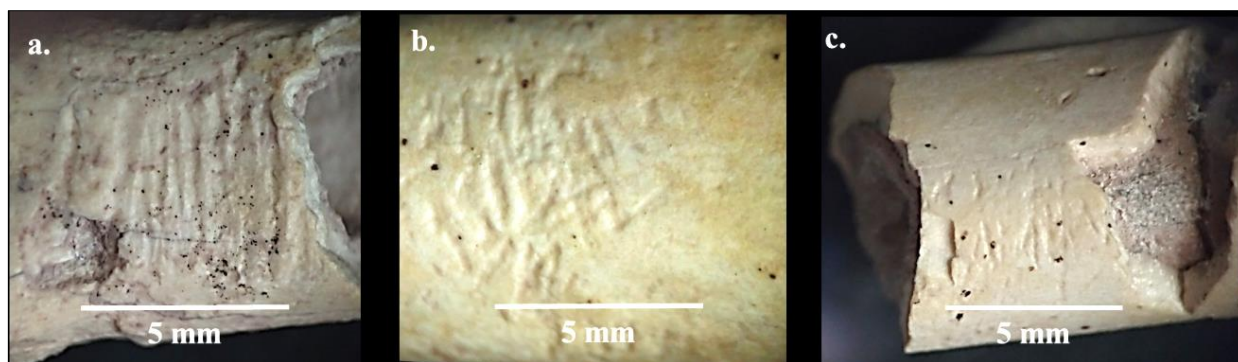


Figura 103. Fragmentos de tibias pertenecientes al género *Nanotragulus*, con marcas lineales U formadas por raíces de plantas.

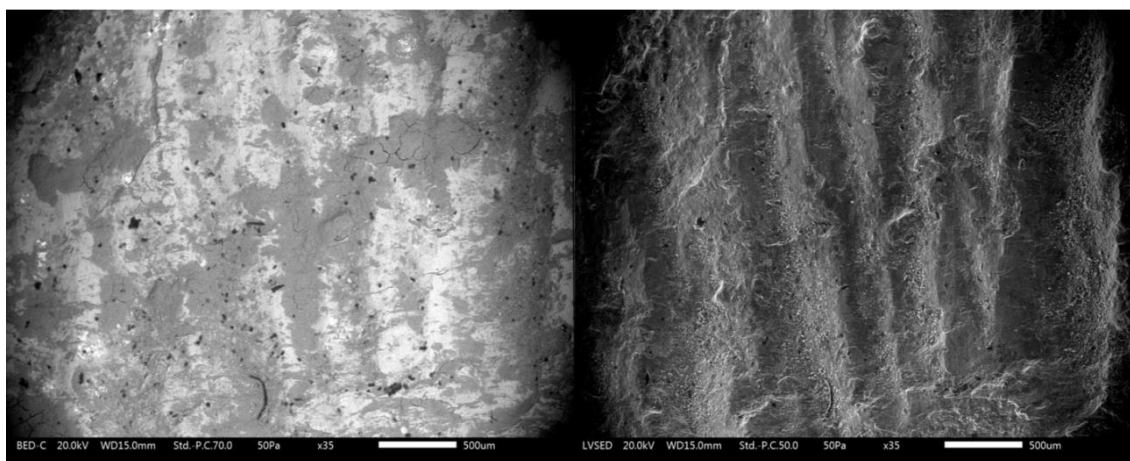


Figura 104. Microfotografía de MEB de la superficie de una tibia con marcas lineales en forma de U hechas por raíces de plantas con agrietamiento en los fondos.

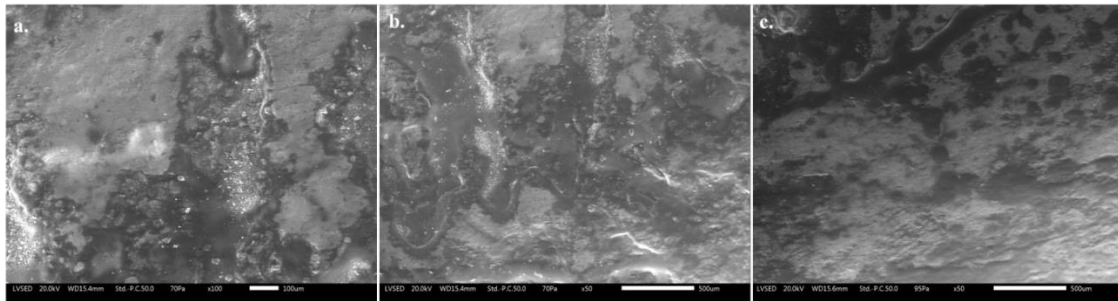


Figura 105. Microfotografía de MEB de la superficie de una tibia (**a**, **b**, y **c**) con corrosión por marcas de raíces.

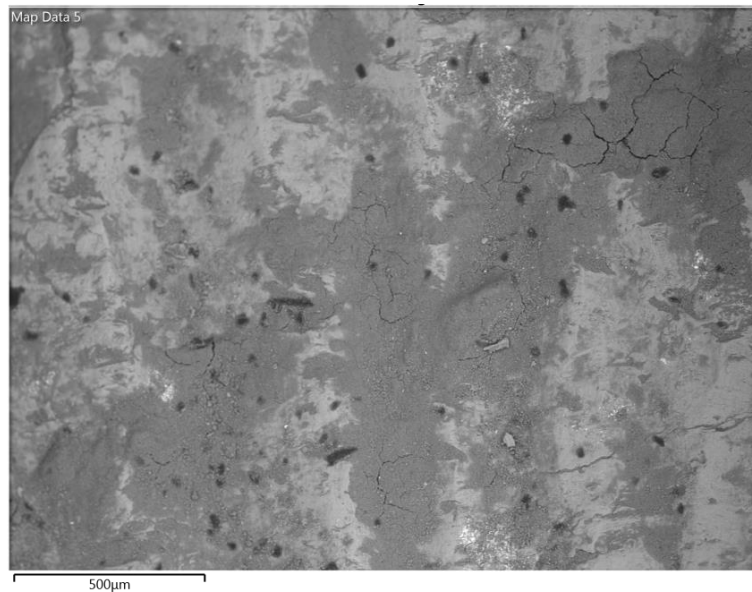


Figura 106. Microfotografía de MEB de la superficie de una tibia con corrosión por marcas de raíces con agrietamiento en los fondos.

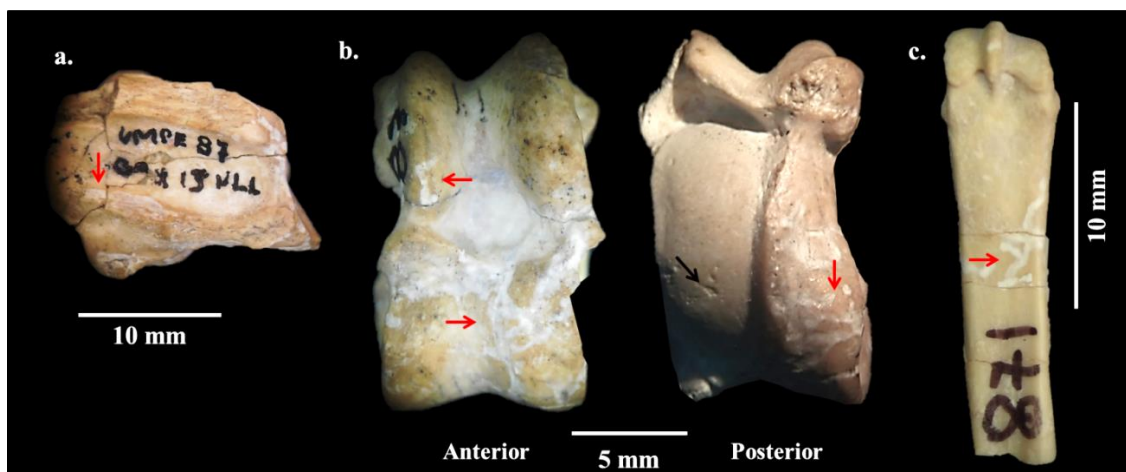


Figura 107. Material postcranial de *Nanotragulus* con marcas lineales U ramificadas formadas por raíces de plantas y actividad bacteriana (flechas rojas): **a**. calcáneo con manchas blancas acompañando las marcas de raíces (UMPE-87); **b**. astrágalo afectado con evidencia de pisoteo (flecha negra) (UMPE-87); **c**. metatarsiano afectado (UMPE-871).

8.7 Resultados de la Difracción de Rayos X

La muestra correspondiente a los sedimentos asociados a los huesos de *Nanotragulus* (Conejo de Lucy nivel 10) (Fig. 108) muestra la abundancia de silicatos como el cuarzo (SiO_2), en forma de tridimita y en menor cantidad la cristobalita seguido por la presencia de carbonatos y carbono representados por calcita (CaCO_3) y grafito (2H), respectivamente.

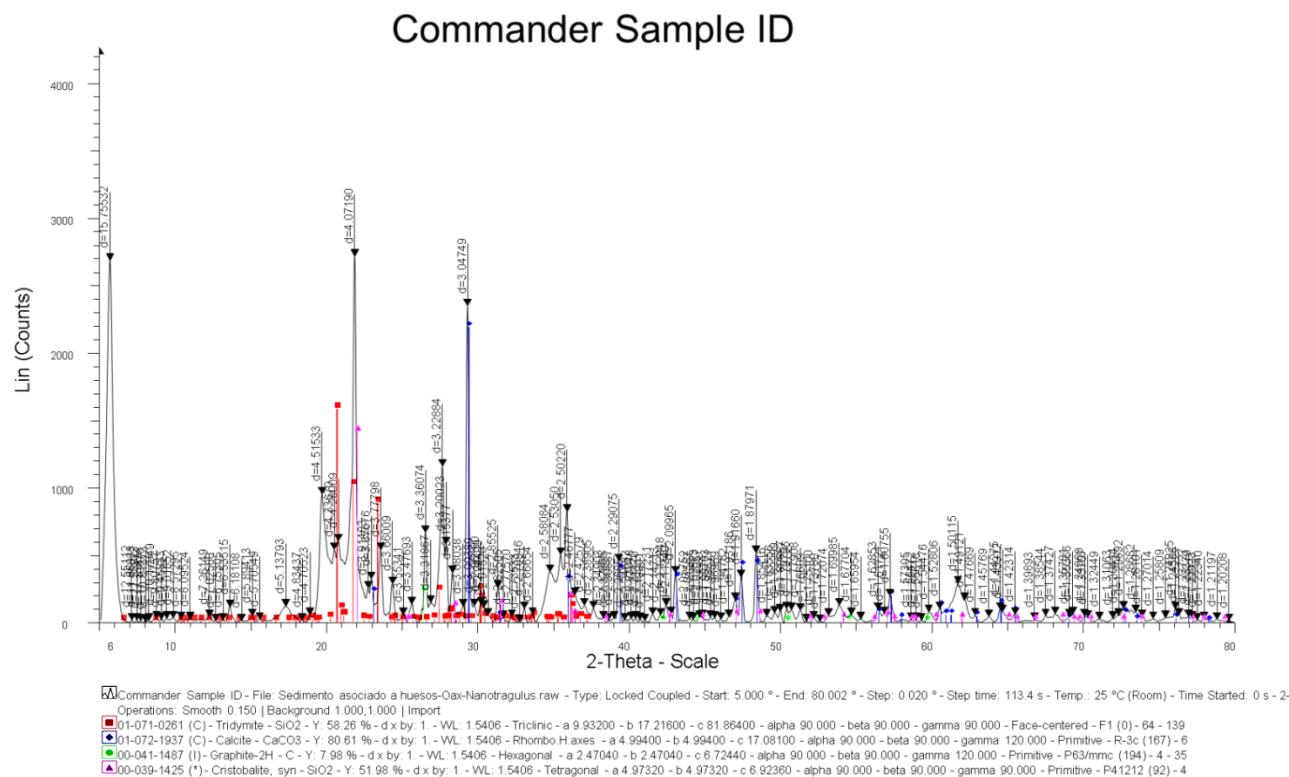


Figura 108. DRX de los sedimentos asociados a huesos de *Nanotragulus*, donde se observa la abundancia de tridimita, calcita, grafito y cristobalita.

Dentro de la muestra perteneciente a una tibia de *Nanotragulus* (Conejo de Lucy nivel 10), sobresale la presencia del carbonato calcita (CaCO_3) como el mineral más abundante (Fig. 109). En menores cantidades se observa filosilicatos del tipo montmorillonita.

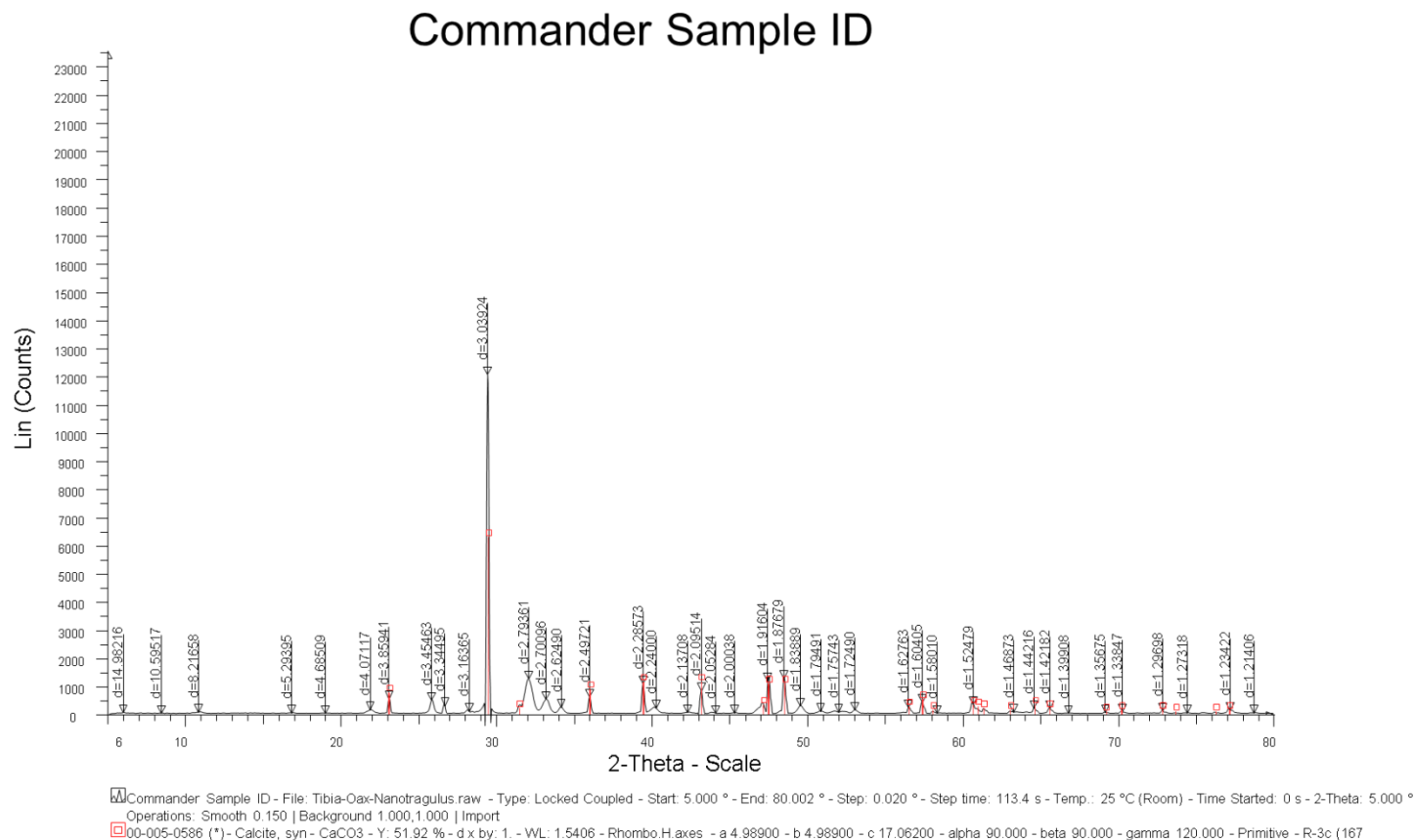


Figura 109. DRX de una tibia de *Nanotragulus*, donde se observa la abundancia de calcita.

La muestra perteneciente a una vértebra de *Nanotragulus* (Conejo de Lucy nivel 10), exhibe los mayores picos de abundancia en fosfatos representados por la hidroxilapatita (Figura 110). Este se encuentra representado en mayor cantidad por la impureza cloroapatita ($\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3(\text{OH}, \text{Cl}, \text{F})$) y en menor cantidad por sodio (Na^+ , (CO_3)).

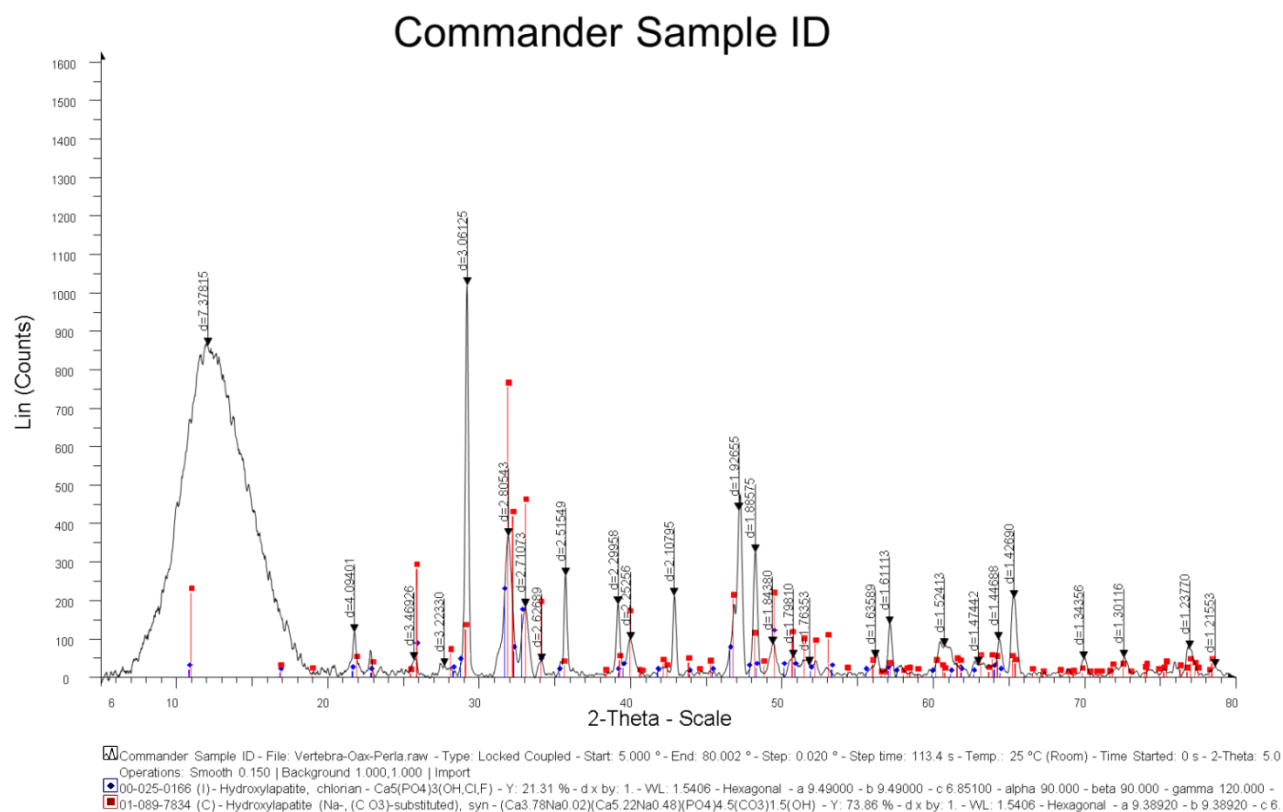


Figura 110. DRX de una vértebra de *Nanotragulus*, donde se observa la abundancia de hidroxilapatita.

8.8 Resultados de la Espectroscopía Infrarroja

El espectrograma, de la muestra de los sedimentos arcillo limosos asociados a los huesos de *Nanotragulus* (Fig. 111), muestra la presencia de illita y montmorillonita, minerales pertenecientes al grupo de las arcillas (3442-3624 cm^{-1}). La vibración más intensa (1034 cm^{-1}) pertenece a la zona de sílice-óxido, típico de montmorillonita.

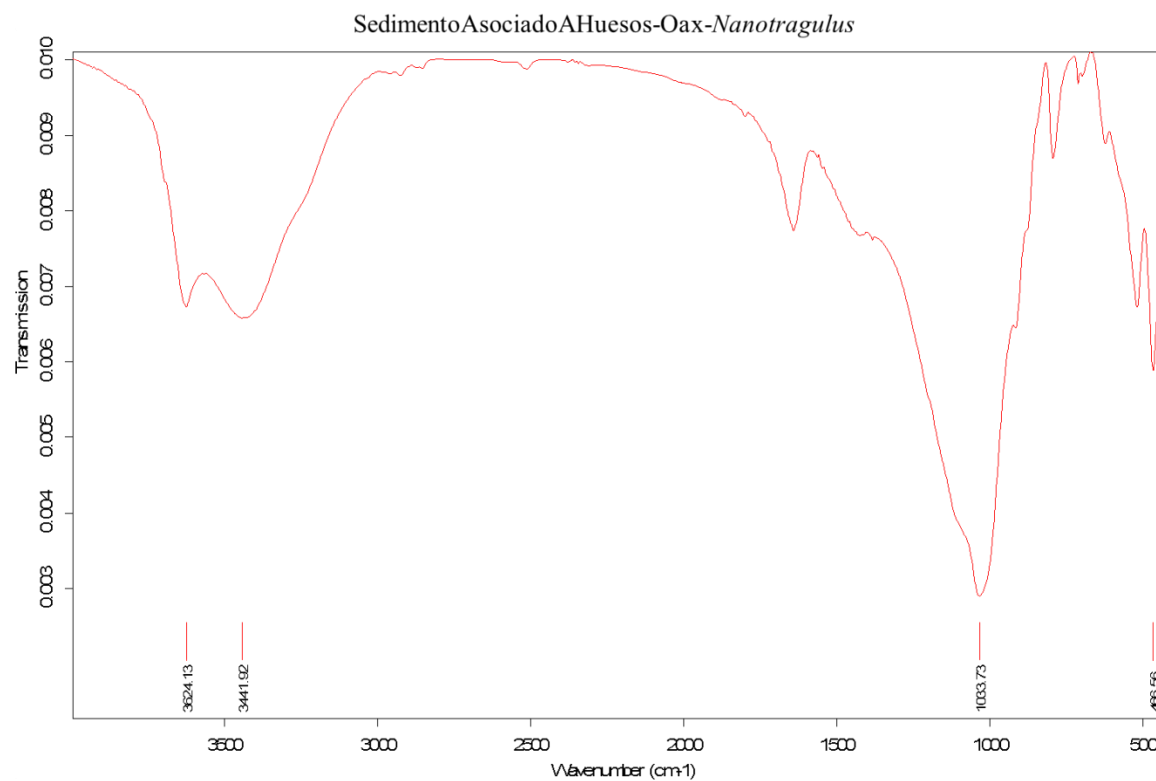


Figura 111. IR de los sedimentos asociados a huesos de *Nanotragulus*. Los espectros indican illita y Montmorillonita en toda la secuencia.

En el espectrograma de la muestra correspondiente a una tibia de *Nanotragulus* (Fig. 112), se puede observar la mezcla de dos fases, carbonatos y silicatos. Hay dominancia de carbonatos (CO_3), representados por calcita (CaCO_3) y siderita (FeCO_3) y presentan las vibraciones más intensas ($1042\text{-}1424\text{ cm}^{-1}$). El filosilicato es del tipo montmorillonita y se puede observar en la vibración (3421 cm^{-1}).

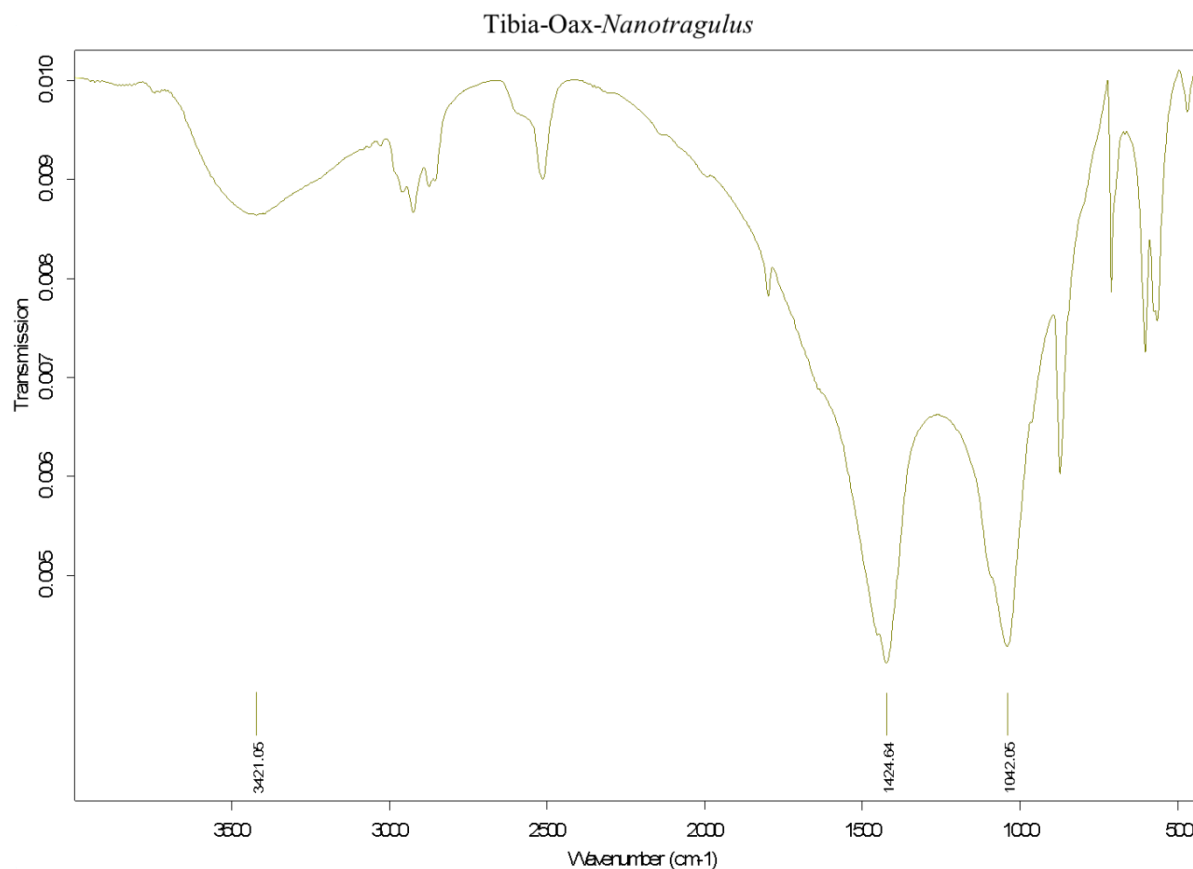


Figura 112. IR de una tibia de *Nanotragulus*. Los espectros indican dos fases, con dominancia de carbonatos sobre silicatos.

En el espectrograma de la muestra correspondiente a una vértebra de *Nanotragulus* (Fig. 113), se puede observar la mezcla de tres fases: fosfatos, carbonatos y silicatos, con dominancia de sodio (Na). De los silicatos, el grupo de las zeolitas está representado por heulandita. También, se puede observar agua molecular (3425 cm^{-1}) y estructura (1039 cm^{-1}) de montmorillonita. En cuanto a los carbonatos (CO_3), hay presencia de calcita (CaCO_3) (1425 cm^{-1}).

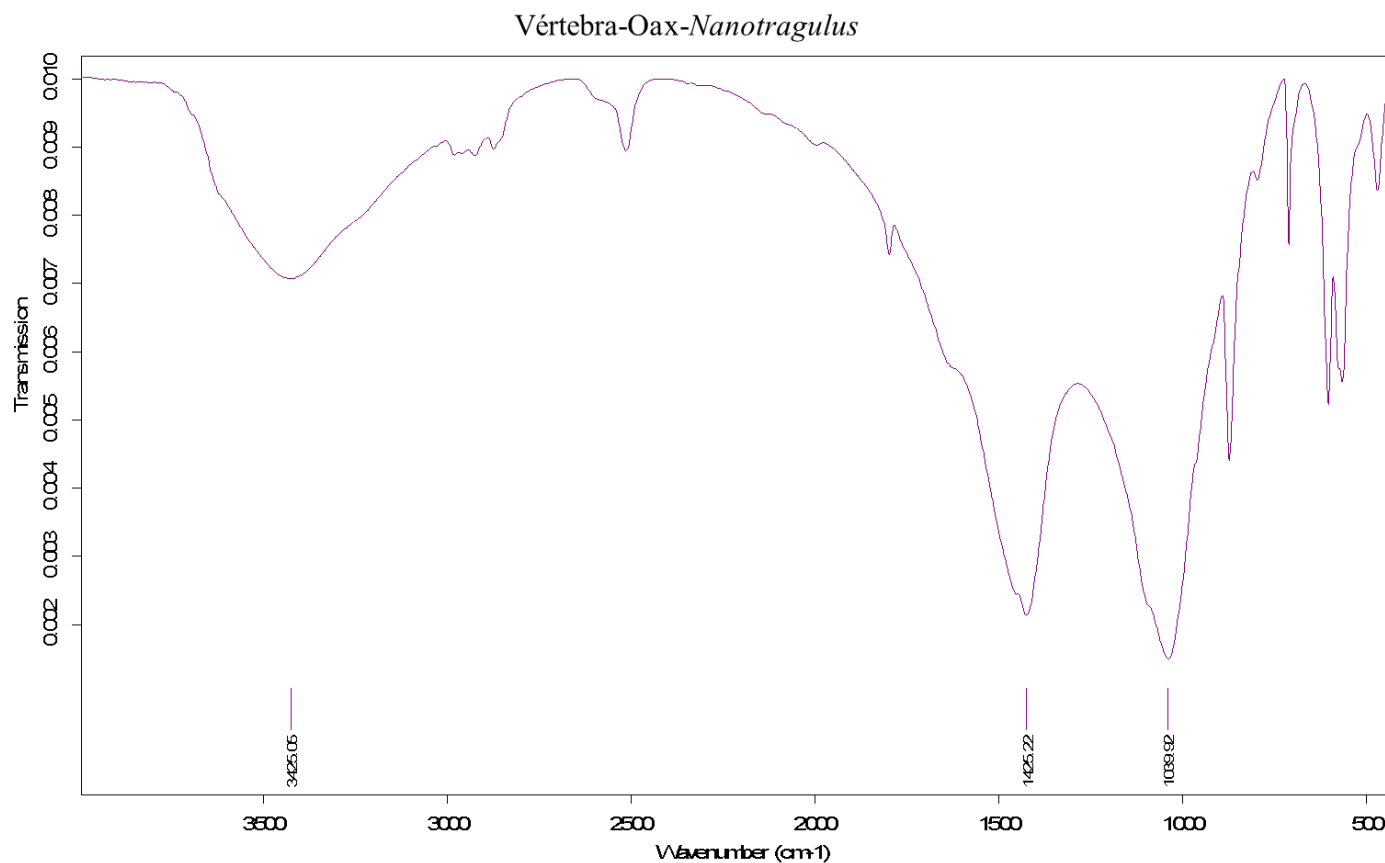


Figura 113. IR de una vértebra de *Nanotragulus*. Los espectros indican tres fases, con dominancia de fosfatos.

8.9 Resultados de la Fluorescencia de Rayos X

De acuerdo con los análisis químicos de las tres muestras (sedimentos asociados a los fósiles, una tibia y una vértebra), se han determinado un total de 21 elementos: Sílice, calcio, hierro, potasio, aluminio, titanio y magnesio (elementos mayoritarios) y Bario, estroncio, manganeso, cerio, neodimio, lantano, azufre, cinc, rubidio, cloro, bromo, arsénico, y niobio (elementos traza).

Se encontraron ocho elementos mayoritarios (Tabla 17): Sílice, calcio, fósforo, hierro, potasio, aluminio, titanio y magnesio (>1%, con la excepción de K en las muestras de la tibia y vértebra).

De acuerdo con las tres muestras analizadas, se obtuvo que los elementos calcio y sílice son los más abundantes, representando más del 60% del porcentaje en peso de cada muestra. Estos elementos fueron seguidos por P, Fe, y K, cantidades menores al 33% del porcentaje en peso. Los elementos Al, Ti y Mg, solo se presentaron en la muestra de los sedimentos asociados a los fósiles.

Tabla 17. Composición química obtenida mediante FRX, con el porcentaje en peso de los elementos mayoritarios de las muestras asociadas a *Nanotragulus*.

Elemento	Muestra		
	Sedimentos	Tibia	Vértebra
Si	40.90%	3.99%	4.22%
Ca	25.70%	80.50%	83.60%
P	0.91%	8.93%	8.18%
Fe	16.10%	1.57%	1.01%
K	3.48%	0.25%	0.20%
Al	9.58%	x	x
Ti	1.68%	x	x
Mg	1.08%	x	

Por otra parte, se identificaron 13 elementos traza (Tabla 18): Bario, estroncio, manganeso, cerio, neodimio, lantano, azufre, cinc, rubidio, cloro, bromo, arsénico, y niobio (<0.1%, con la excepción de bario para el caso de la tibia). Los elementos con mayor concentración fueron el bario, estroncio, y el manganeso.

Tabla 18. Composición química obtenida mediante FRX, con el porcentaje en peso de los elementos traza de las muestras asociadas a *Nanotragulus*.

Elementos	Muestra		
	Sedimentos	Tibia	Vértebra
Ba	0.29%	1.71%	0.22%
Sr	0.19%	0.33%	0.36%
Mn	0.12%	0.24%	0.29%
Ce	x	0.54%	0.64%
Nd	x	0.52%	0.33%
La	x	0.32%	0.27%
S	x	0.27%	0.12%
Zn	418 PPM	x	x
Rb	259 PPM	x	x
Cl	x	747 PPM	x
Br	x	693 PPM	215 PPM
As	x	842 PPM	696 PPM
Nb	x	x	150M

8.10 Resultado de la Microscopía Electrónica de Barrido

El espectro EDS de la cavidad medular de una tibia con reemplazamiento de calcita (Fig. 114), muestra la dominancia de los elementos calcio, oxígeno y silicio.

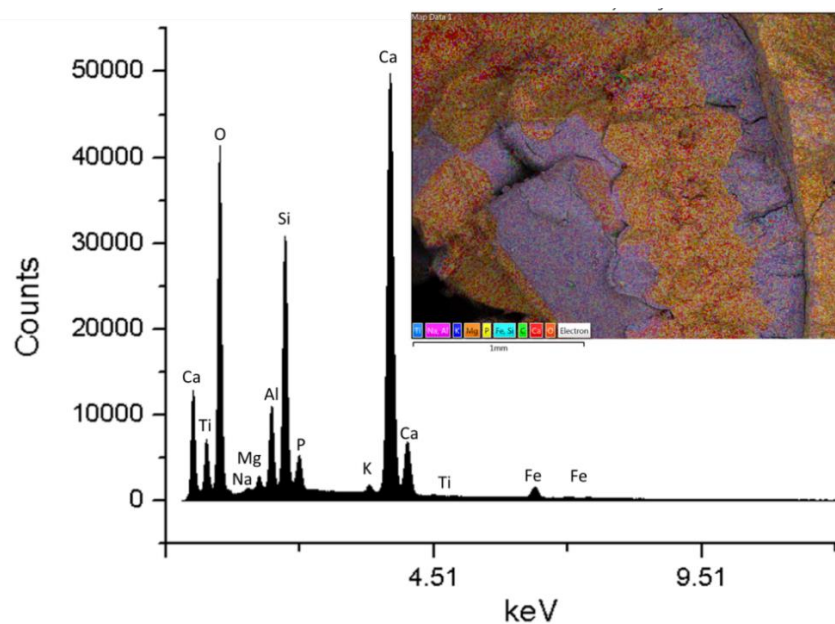


Figura 114. Gráfica de elementos de *Nanotragulus* con reemplazamiento.

El espectro EDS de la superficie de una tibia muestra la dominancia de los elementos calcio y fósforo (Fig. 115).

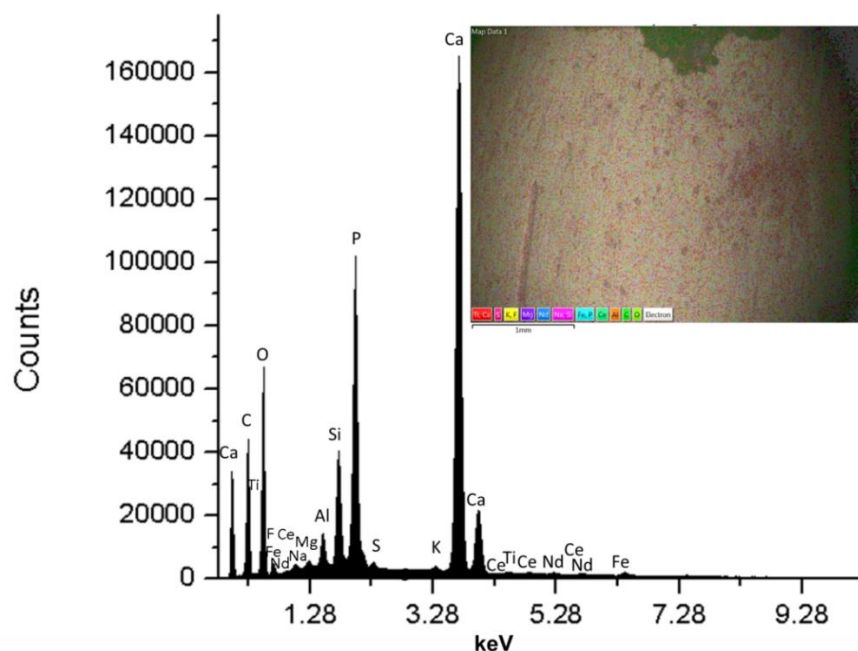


Figura 115. Gráfica de elementos de la superficie de una tibia de *Nanotragulus*.

El espectro EDS de la superficie de una falange muestra la dominancia de los elementos calcio, fósforo y oxígeno (Fig. 116).

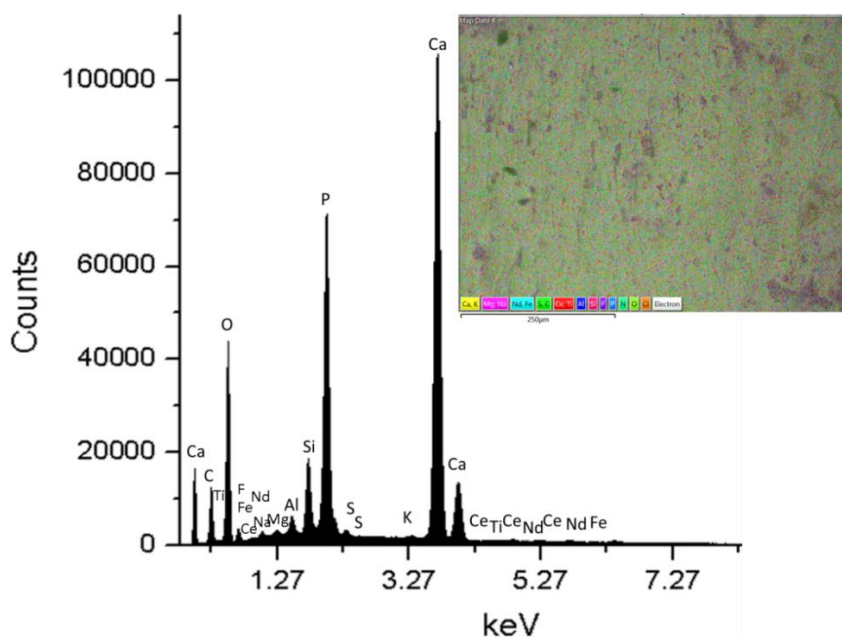


Figura 116. Gráfica de elementos de una falange de *Nanotragulus*.

El espectro EDS de la superficie de una tibia con corrosión por raíces de plantas (Fig. 117), muestra la dominancia de los elementos silicio, vanadio, oxígeno y calcio.

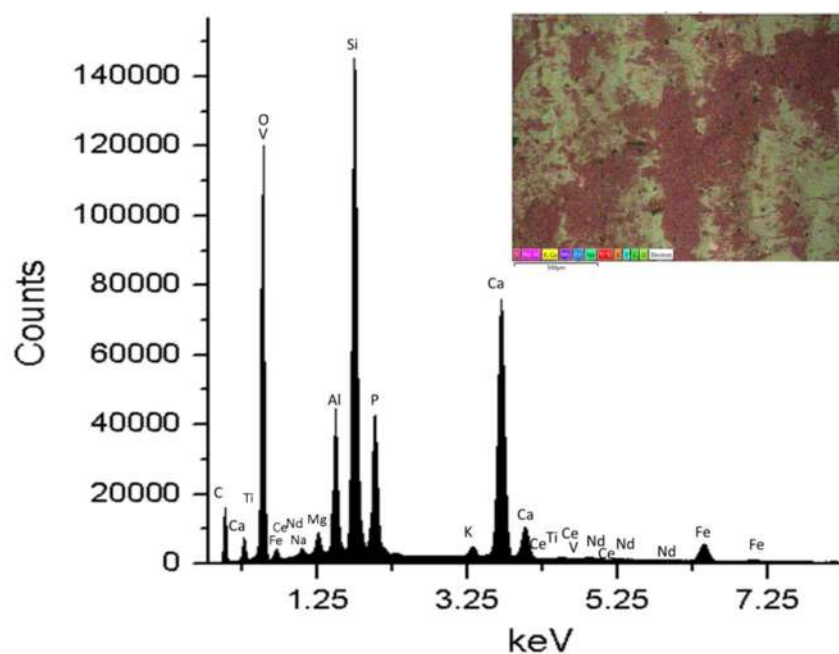


Figura 117. Gráfica de elementos de una tibia de *Nanotragulus* con corrosión por raíces de plantas.

El espectro EDS de la superficie de una vértebra muestra la dominancia de los elementos silicio, vanadio y oxígeno (Fig. 118).

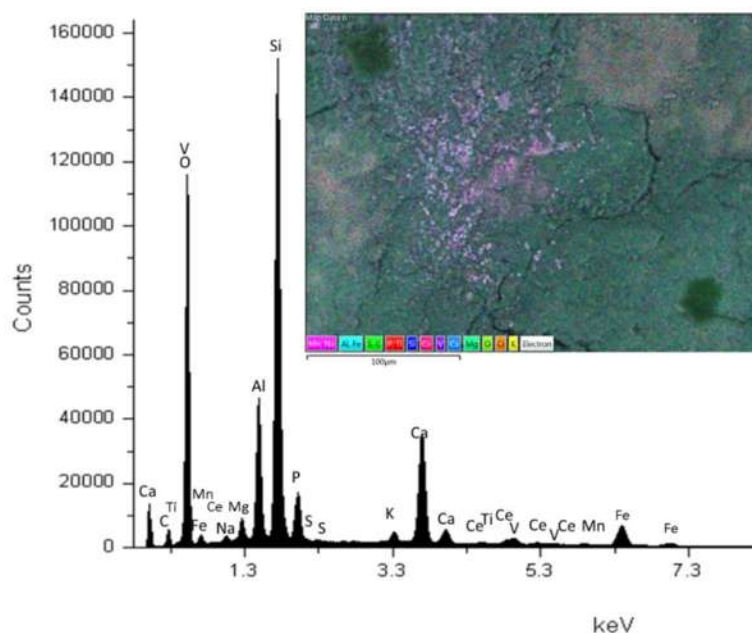


Figura 118. Gráfica de elementos de una vértebra de *Nanotragulus*.

CAPÍTULO 9. DISCUSIÓN

9.1 Comparación morfológica entre el género *Nanotragulus*

Los primeros rumiantes evolucionaron hace 50 Ma en el Eoceno medio de Norteamérica y Europa (Gentry, 1994; Métais y Vislobokova, 2007; DeMiguel *et al.* 2014), y se encuentran entre los ungulados más pequeños jamás registrados (con un tamaño similar al de un conejo, <5 kg) (DeMiguel *et al.* 2014). Probablemente eran omnívoros que habitaban en el bosque, debido a que el tamaño corporal mínimo previsto para llevar a cabo la digestión fibrosa por herbívoros con fermentación intestinal anterior es de 9.4 kg (Demment y Van Soest, 1985; DeMiguel *et al.* 2014). También tenían morfologías postcraneales con modificaciones importantes hacia una locomoción cursorial (DeMiguel *et al.* 2014).

Como sugiere el nombre de la familia Hypertragulidae, el género *Nanotragulus* está estrechamente relacionados con Tragulidae, los modernos ciervos ratones de Java o "chevrotains" (Webb y Taylor, 1980) del sudeste asiático. De acuerdo con diversos autores (Webb y Taylor, 1980; Meehan y Martin, 2004), *Nanotragulus* posee la misma morfología básica que los tragulidos debido a que han presentado una distribución aislada haciendo que su físico permanezca primitivo, y cumplen los criterios para ser designados como fósiles vivientes (Janis, 1984; Thenius, 2000; Prothero y Foss, 2007).

Aunque hay pocos artículos que tratan sobre el esqueleto postcraneal de *Nanotragulus*, la mayoría solamente mencionan aspectos craneales y dentales. Tales trabajos incluyen: Schlaikjer (1935) de *N. intermedius* en Wyoming; Frailey (1979) y Hayes (2000) de *N. loomisi* de la Fauna Local Buda y Fauna Local Brooksville 2 en Florida, respectivamente; Frick (1937) de *N. albanensis* en Nebraska, entre otros.

Según Frailey (1979), Albright (1999), Hayes (2000) y Czaplewski y Morgan (2015), durante el transcurso del Arikareano, hubo dos distintos tamaños de *Nanotragulus*. Llegaron a esta conclusión al comparar especímenes de *Nanotragulus* de las Faunas Locales de Buda y Brooksville en Florida con las de Toledo Bend en Texas. *N. loomis*, del Arikareano temprano en Florida fueron comparativamente más pequeños que *N. ordinatus* del Arikareano tardío en Texas. Por lo tanto, se deduce que el tamaño de *Nanotragulus* mostró evidencias de aumento de tamaño con el paso del tiempo durante su apogeo en el Arikareano.

Notablemente importante, Frailey (1979), Hayes (2000), y Czaplewski y Morgan, (2015), mencionan que especímenes de *N. loomisi* de Florida son similares a especímenes de *N. loomisi* del Arikareano temprano de las Grandes Planicies del norte (Tabla 19). Resumiendo los hallazgos de Frailey (1979), las mediciones molares de *Nanotragulus* del Arikareano tardío tienden a ser 50-25% más grande que *Nanotragulus* del Arikareano temprano. En el presente estudio, solo se centró en elementos postcraneales de *Nanotragulus*, y no se tomaron en cuenta mediciones molares. Al comparar *Nanotragulus* de Dakota del Sur, con *Nanotragulus* de la FL Iniyoo, este último era más grande que sus contemporáneos del Arikareano temprano de las Grandes Planicies y por lo tanto, también era más grande que los especímenes de Florida.

Tabla 19. Comparación entre *Nanotragulus* del Arikareano temprano y tardío en Estados Unidos.

Arikareano temprano <i>Nanotragulus</i> de menor tamaño			Arikareano tardío <i>Nanotragulus</i> de mayor tamaño		
Especie	Localidad	Autor	Especie	Localidad	Autor
<i>N. loomisi</i>	Florida	Frick (1937)	<i>N. ordinatus</i>	Texas	(Matthew 1907)
<i>N. lluli</i>	Florida	Frick (1937)	<i>N. ordinatus</i>	Texas	Cook (1934)
<i>N. intermedius</i>	Wyoming	Schlaikjer (1935)	<i>N. albanensis</i>		Frick (1937)
<i>N. loomisi</i>	Florida	Hayes (2000)			
<i>N. loomisi</i>	Dakota del Sur	Loomis (1933)			

▪ Comparación con Loomis (1933)

La publicación más completa en cuanto a la descripción postcraneal del género *Nanotragulus* proviene de Loomis (1933), de Porcupine Creek en el estado de Dakota del Sur, Estados Unidos. Loomis (1933) presenta mediciones craneales y postcraneales de cuatro individuos de *Nanotragulus*, con excepción de las vértebras y el húmero. Para la presente comparación entre *Nanotragulus* de Loomis (1933) y *Nanotragulus* de la FL Iniyoo, solamente se tomarán en cuenta mediciones de los elementos postcraneales.

La similitud entre especímenes de *Nanotragulus* en ambas localidades se centra en los huesos de las extremidades, donde ambos presentan metapodiales no fusionados y un pequeño osículo en el antepié. Este último hueso se clasifica de acuerdo a Loomis (1933), como un vestigio del mesocuneiforme y normalmente se puede encontrar en el segundo metatarsiano. A

pesar de haber sido hallado entre fragmentos óseos de *Nanotragulus*, hasta el día de hoy no se han encontrado metatarsianos laterales completos (II y V).

En cuanto a las medidas de los huesos, en la tabla 20 se presentan los tamaños entre *Nanotragulus* de ambos sitios e incluye: ulnas, metacarpianos, tibias y falanges proximales, mediales y distales. Es importante mencionar que Loomis (1933), identificó y separó las falanges de las patas delanteras y traseras, sin embargo, en el presente estudio todas las falanges se agruparon en una sola categoría debido a la baja abundancia de dicho elemento.

En términos generales, *Nanotragulus* de la FL Iniyoo es considerablemente más grande que los especímenes de Dakota del Sur. Esto se observa especialmente en la longitud de falanges proximales y mediales, donde independientemente del número y/o extremidad perteneciente, eran de mayor proporción. Por otra parte, hay discrepancias en el tamaño de las extremidades, donde *Nanotragulus* de la FL Iniyoo tiene patas traseras más altas y antepiés mucho más cortos que los especímenes de Dakota del Sur (Fig.119). Al comparar los morfotipos con los especímenes de Dakota del Sur, observamos que el morfotipo pequeño se parece un poco al *Nanotragulus* de Estados Unidos en cuanto a la longitud del pie trasero. En cambio, el morfotipo grande alcanza 5 cm más de longitud que los especímenes de Estados Unidos. Se observa una diferencia aún más clara en la altura de la ulna donde, tanto en especímenes del morfotipo grande como los del morfotipo pequeño, es mucho más corta que en especímenes de Dakota del Sur. Estos cambios en la longitud del antepié más que nada tienen que ver con la preferencia de hábitat entre morfotipos y el tema se tratará en el siguiente subcapítulo. En general, *Nanotragulus* morfotipo grande tendía a ser aproximadamente 10-15% más grande que los especímenes del mismo género durante el Arikareano temprano en Estados Unidos, mientras que el morfotipo pequeño solía llegar a ser 5% más grande.

Tabla 20. Comparación de medidas del esqueleto postcraneal de *Nanotragulus*, entre ejemplares de Loomis (1933) y la Fauna Local Iniyoo.

Poscráneo	Loomis (1933)	Fauna local Iniyoo
Ulna	94 mm.	82-91 mm.
Metacarpo	41, 32 mm.	33.9 mm.
Falange proximal	5, 7, 11, y 16 mm.	11-21 mm.
Falange media	2, 3, 6, y 9 mm.	7-11 mm.
Falange distal	1.5, 2, 5, y 7 mm.	10.9 mm
Tibia	118 mm.	115-123 mm.
Metatarsiano	47, 56 mm.	38-41 mm.

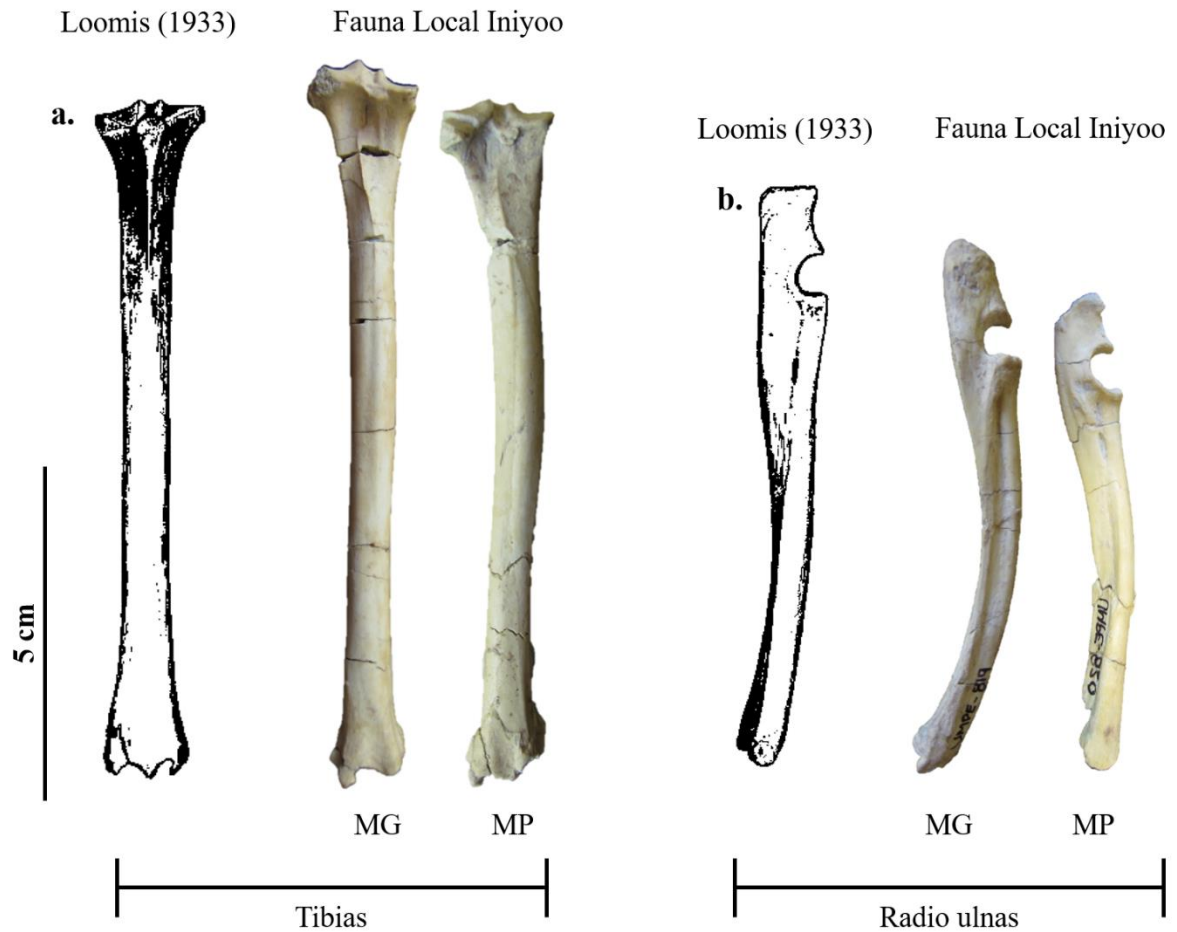


Figura 119. Comparación entre elementos postcraneales de *Nanotragulus* de la Fauna Local Iniyoo y especímenes de Loomis (1933). **a.** tibias; **b.** radio-ulnas.

9.2 Enfoque multivariante en relación con el tamaño de *Nanotragulus*

Al comenzar la agrupación de los elementos postcraneales, se observó que, aunque morfológicamente se veían igual los elementos presentaban dos tamaños. Debido a la baja abundancia en algunos elementos postcraneales, solo fue posible observar la distinción de dos tamaños en las tibias, radio-ulnas, astrágalos y falanges (Fig. 120).

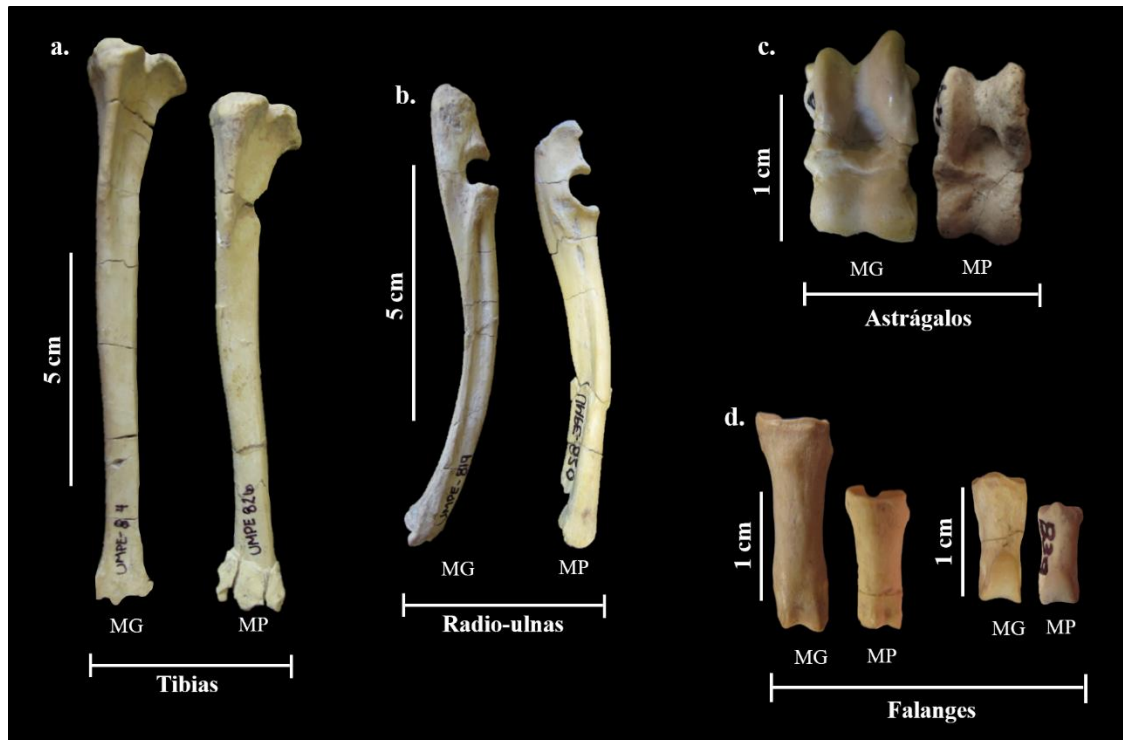


Figura 120. Elementos postcraneales donde fue posible observar los dos morfotipos. **a.** tibias; **b.** radio-ulnas; **c.** astrágalos; **d.** falanges.

Se consideró la posibilidad de dos morfotipos o tal vez algún tipo de dimorfismo sexual entre especímenes de *Nanotragulus*, por lo cual se procedió a realizar análisis estadísticos en los astrágalos el cual distinguió dos grupos/morfotipos. En general, las diferencias entre ambos morfotipos, el morfotipo pequeño y el morfotipo grande, se pueden observar fuertemente en el grosor y la altura, específicamente en la dirección dorsal-ventral del lado medial del astrágalo, donde el morfotipo grande tiende a ser más ancho y alto que el morfotipo pequeño (Fig. 121). En cuanto a porcentaje, el morfotipo grande es 9.5% más grande que el morfotipo pequeño.

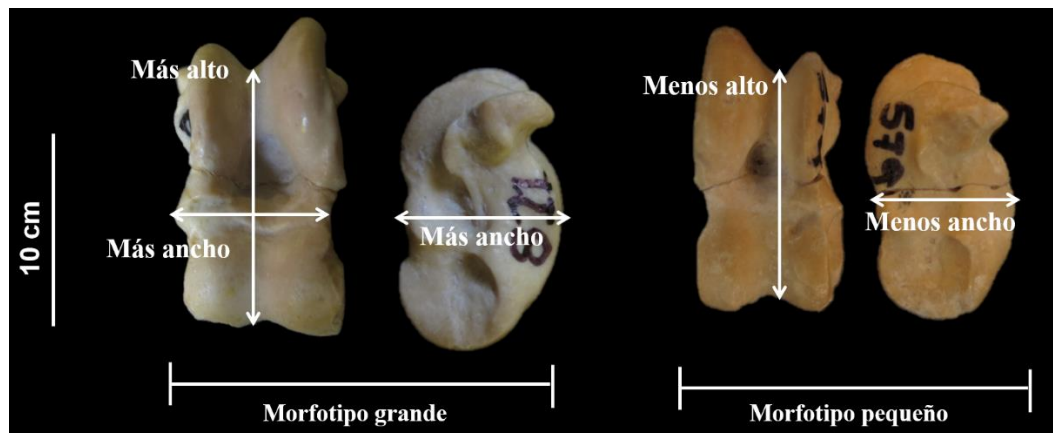


Figura 121. Diferencia en el tamaño de los astrágalos del morfotipo grande y el pequeño.

Tras una revisión de la literatura, son pocos los autores que han trabajado con análisis multivariados en astrágalos de artiodáctilos. Por ejemplo, Davis y Caledo (2012) realizaron análisis morfométricos multivariados en astrágalos de antilocápridos, no para la separación de morfotipos sino, para identificarlos a nivel de especie. Antemano ya habían diagnosticado las diferentes especies por sus cuernos, y como era de esperarse, el experimento rechazó la noción de una sola especie. En la FL Iniyoo, *Nanotragulus* parece representar una sola especie debido a la falta de caracteres diagnósticos en los elementos postcraneales, por lo tanto, no seguimos el método de Davis y Caledo (2012) en las muestras Oaxaqueñas.

En otro estudio, DeGusta y Vrba (2003), usaron astrágalos de antílopes bóvidos para inferir paleo-hábitats. Según ellos, el uso de elementos de morfología funcional como el astrágalo puede inferir con éxito paleoambientes sobre métodos actuales que utilizan fémures y metapodiales para predecir preferencias de hábitat y cuya conservación a menudo es limitada. Se decidió no aplicar este método después de la recomendación de Davis y Caledo (2012), donde afirman que la función discriminante de DeGusta y Vrba (2003) aparentemente solo es característica del antílope bóvido y no debe aplicarse directamente a los antilocápridos o, potencialmente, cualquier otra familia de artiodáctilos, debido a errores potenciales.

DeGusta y Vrba (2005), utilizaron falanges de bóvidos africanos (proximales, intermedias y distales) para predecir paleo-hábitats. Las medidas y preferencia de hábitat se establecieron por medio de bóvidos modernos, para así poder determinar el grado de predicción del hábitat de los fósiles, sin embargo, esto no fue posible en el presente estudio debido a la falta de medidas pertenecientes a los tragúlidos modernos. Los autores también analizaron por separado las falanges de las extremidades anteriores y posteriores, algo que sería difícil replicar con las falanges de la FL Iniyoo debido a la baja cantidad del elemento.

En los tres estudios, los autores utilizaron un número elevado de elementos postcraneales, en un caso hasta 290 astrágalos, por lo que sus predicciones serían más acertadas. Las diferencias entre los astrágalos de la FL Iniyoo son suficientemente diferentes, por lo tanto, se deberá tomar en cuenta para futuros estudios multivariados a los demás elementos postcraneales relacionados a la locomoción, como son las falanges, los metapodiales y los calcáneos. Esto proporcionaría evidencia adicional acerca de los dos morfotipos, y una comprensión más clara en cuanto a la diferencia en la locomoción.

No menos importante, debe mencionarse que, aunque los tragulidos modernos exhiben dimorfismo sexual, donde los machos son más pequeños (Janis, 1984), este rasgo se puede negar en la FL Iniyoo debido a dos razones. La primera consiste en la distribución bimodal de las medidas Pmm y Ai de los astrágulos (Fig. 73), donde las proporciones desiguales de las campanas de gauss rechazan la posibilidad de algún tipo de dimorfismo sexual, al contrario si se tuvieran campanas iguales se consideraría el dimorfismo sexual entre los ejemplares de *Nanotragulus*. Por otra parte, la segunda razón se infiere debido a que *Nanotragulus* no es el único mamífero al presentar dos morfotipos. También se han observado dos tamaños en fósiles de roedores, lo que demuestra alguna tendencia del fenómeno en el área. En el siguiente segmento, se presentan algunas consideraciones como posible explicación de dicha tendencia, sin embargo, se desconocen los cambios relativos de tamaño observados en las muestras de *Nanotragulus* y demás especímenes, y por lo tanto solo se especula que pudo deberse a causas ambientales.

▪ Tipo de hábitat

A diferencia de los rumiantes recientes que poseen extremidades alargadas que indican adaptaciones a un hábitat abierto, los primeros rumiantes según Janis y Theodor (2014), eran de tamaño corporal pequeño, con las extremidades anteriores más cortas que las posteriores, lo que indica un hábitat cerrado. Esto es cierto para el género *Nanotragulus*, sin embargo, el espécimen de Oaxaca presenta extremidades posteriores aún más largas que las observada en Loomis (1933). Janis y Theodor (2014) mencionan que los miembros de la familia Hypertragulidae con patas traseras largas mostraron adaptaciones para un hábitat de bosque abierto o matorral, por lo tanto la preferencia de hábitat podría ser una de las razones de la diferencia métrica de *Nanotragulus* entre los dos países. De la misma manera, la longitud de las patas traseras también indicaría una posible explicación del fenómeno de dos morfotipos en el área, donde el morfotipo grande estaría adaptado a habitar zonas abiertas, mientras que el morfotipo pequeño se quedaría cerca de bosques cerrados (Fig. 122)

Vislobokova (2001) menciona que los espacios abiertos posibilitan que los animales alcancen mayor tamaño, y el alargamiento de la tibia lleva a la suposición de que los rumiantes primitivos poseían un paso de salto. Todas estas cualidades, que la autora menciona de los

hipertragúlidos, apoyan la idea de que el morfotipo grande de *Nanotragulus* podría haber habitado fácilmente zonas abiertas y en cierto grado relativamente áridas.



Figura 122. Reconstrucción de la pata delantera y trasera del morfotipo pequeño de *Nanotragulus*, recolectado en Santiago Yolomécatl.

9.3 Paleobiogeografía del género *Nanotragulus*: dispersión hacia el sur de México

Como se había mencionado en antecedentes, *Nanotragulus* tenía una distribución principalmente en las Grandes Planicies en Estados Unidos, así como también en otros sitios al oeste (Basin y Range) y sureste (Llanura Costera del Golfo y la Cuenca del Atlántico). Es necesario comprender las regiones donde se distribuía *Nanotragulus* para entender el camino que pudo tomar en su dispersión hacia el sur de México.

Casi todos los sitios con fósiles de *Nanotragulus* se encuentran dentro del área de las Grandes Planicies, una región geográfica en el centro de los Estados Unidos que se extiende sobre gran parte de 10 estados (Epstein-Popper y Popper, 1987). Durante el Oligoceno, las Grandes Planicies atravesaron un período de elevación y vulcanismo en las montañas (Trimble, 1980), por lo que *Nanotragulus* tuvo un extenso campo abierto donde habitó los estados de Nebraska, Wyoming y Dakota del Norte. Sin embargo, según Trimble (1980), el margen de las

Grandes Planicies durante el Oligoceno solo llegó a la parte norte del estado de Colorado, dejando sitios al oeste y sureste aislados.

Al oeste de las Grandes Planicies, pasando las montañas Rocosas formadas durante la Orogenia Laramide de Norteamérica (Trimble, 1980), llegamos a la provincia del Basin y Range, caracterizada por cordilleras paralelas espaciadas uniformemente y cuencas desérticas intermedias que ocupan aproximadamente 800,000 km² de área en ocho estados del oeste (Eaton, 1982), y región donde se encuentran tres sitios donde habitó *Nanotragulus*, siendo estos Oregón, California y Texas. En el extremo sureste, *Nanotragulus* se abrió paso a través de Texas y atravesó la región de la Llanura Costera del Golfo hacia al estado de Florida.

Dentro de la región que corresponde al dominio del Basin y Range como tal, se reconocen tres subprovincias clasificadas como Norte, Centro y Sur, de las cuales una parte de México se ubica dentro de la zona sur (Peredo Mancilla, 2015). Esta región extendida en México está limitada al este por la Sierra Madre Oriental, al oeste, por la Sierra Madre Occidental y hasta el sur por el estado de Oaxaca (Henry y Aranda Gómez, 1992). La extensión del Basin y Range en el norte de México, conforman zonas de sierras y valles paralelos en la región occidental del norte y centro de México en estados como Sonora, Chihuahua, Durango y Guanajuato (Peredo-Mancilla, 2015) (Fig. 123).

Después de analizar los datos anteriores sobre el relieve topográfico en Norteamérica, se sugiere que el estado de Texas fue un punto clave en la dispersión de *Nanotragulus* hacia México. El hecho de que la FL Toledo Bend alberga fósiles de *Nanotragulus*, significa que la ruta de entrada a México ocurrió en los alrededores de esta área. El rumiante pudo haber pasado a través de la extensión del Basin y Range en Chihuahua, Durango y Zacatecas.

De acuerdo con Trujillo-Candelaria (1977), al término de la Orogenia Laramide y, como consecuencia de ella, se había formado una gran cuenca cerrada, limitada al oeste por la Península de Baja California (unida al continente) y la Sierra Madre Occidental, al sur por la Sierra Madre del Sur y al este por la Sierra Madre Oriental. Según el mismo autor, hacia el Norte, esta Cuenca Terciaria se prolonga hasta la Sierra Nevada y las Montañas Rocosas, en territorio estadounidense, siendo esta interpretación similar a la documentada para el Basin y Range de Henry y Aranda Gomez (1992), años mas tarde. En ambos casos concuerdan que existió una gran cuenca que atravesó Estados Unidos y México durante el Oligoceno temprano.

En consecuencia, la extensión del Basin y Range y la Cuenca Terciaria creó la facilidad, con la cual el género *Nanotragulus* atravesó la parte norte y centro del territorio mexicano. Debido a que el Cinturón Volcánico Transmexicano aún no existía, el centro del país continuó siendo parte del extenso corredor, permitiendo el desplazamiento del rumiante por los estados de Guanajuato, México y Puebla hasta topar con la Sierra Madre del Sur. Es así como el género *Nanotragulus* llegó a la FL Iniyoo durante el Oligoceno temprano en Santiago Yolomécatl, Oaxaca, México (Fig. 123).

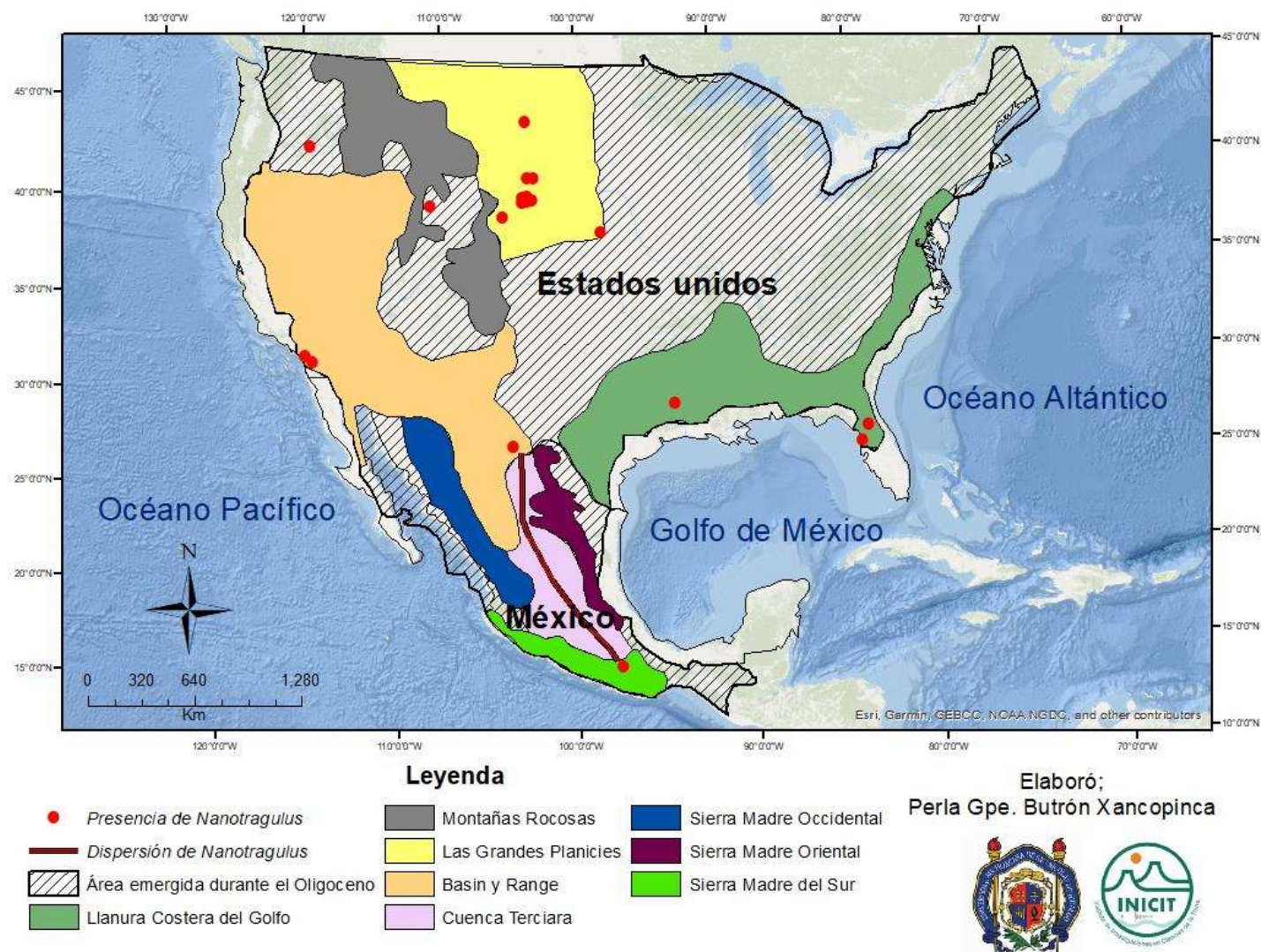


Figura 123. Regiones geográficas durante el Oligoceno en Norteamérica, y la posible distribución de *Nanotragulus* a México. Regiones de acuerdo a Trimble (1980), Eaton (1982), Henry y Aranda Gomez (1992), y Trujillo-Candelaria (1977). Información del área emergida durante el Oligoceno, obtenida de Srivastava y Mehrota (2014).

9.4 Procedencia de los fósiles de *Nanotragulus*

▪ Representación esquelética

La mayoría de los ejemplares completos de *Nanotragulus* están representados por elementos esqueléticos de alta densidad estructural como son las tibias, el húmero, las radio-ulnas, los metapodiales, los astrágalos y las falanges, estas últimas probablemente debido a que las extremidades distales (patas) quedan protegidas por las garras, la piel y el pelo (Mondini, 2000). Los huesos que están compuestos principalmente por tejido óseo compacto tendrán más resistencia a los agentes físicoquímicos o biológicos que actúan sobre ellos, a diferencia de los que presentan mayor cantidad de tejido óseo esponjoso (Baud, 1982; López-González *et al.* 1997). Los elementos postcraneales más afectados fueron los de baja densidad estructural como son las vértebras y las costillas, ya que son más susceptibles a la destrucción debido a su fragilidad.

En el sitio, solo se han encontrado restos adultos de *Nanotragulus*, probablemente debido a la fragilidad y baja densidad que presentan los especímenes inmaduros/juveniles. También puede ser debido a que los huesos adultos están fuertemente mineralizados, y por lo tanto resistirán mejor que los juveniles. De un total de 68 elementos postcraneales de *Nanotragulus*, el 58% estaban completos, lo que indica que la mayoría de los huesos no sufrieron procesos tafonómicos después del entierro. Casi todos los huesos largos presentan sus epífisis y diáfisis intactas, con excepción de algunas radio-ulnas, metapodiales y una tibia.

▪ Tafonomía observada en las tres localidades

El material postcraneal de *Nanotragulus* muestra evidencia de modificación por medios físicos y biológicos, los más comunes son: agrietamientos, fragmentación, hoyos y perforaciones, óxido de manganeso, marcas en forma de “V” por arrastre, marcas de raíces de plantas, reemplazamiento por cristales de calcita y digestión. En menor cantidad se observó descamación, mordeduras de roedor, decoloración ósea, intemperismo, fracturas por pisoteo y abrasión.

Las tres localidades presentan elementos postcraneales de *Nanotragulus* con evidencia tafonómica de transporte (marcas lineales en forma de “V”) y generalmente hay ausencia de restos articulados (excepto por UMPE-87). La ausencia de especímenes articulados podría estar

relacionada con la energía de los flujos hidráulicos en el margen lacustre, debido a su capacidad para desarticular, transportar y dispersar los restos (Tomassini y Montalvo, 2013). Cabe mencionar que a pesar de que el sistema fluvial que suministraba agua a las tres localidades transportaba sedimentos medianos a finos (arcillas y limos), este fue lo suficientemente fuerte en algunas ocasiones para mover huesos más grandes como mandíbulas y cráneos, lo que explica la presencia de elementos craneales y postcraneales en el área. Esto produjo a su vez marcas de transporte (arrastre) en forma de “V” en los pocos ejemplares afectados, donde estas marcas se presentaron tanto en la parte proximal, el cuerpo y la parte distal del hueso, y se debe a la presencia de agua en los sedimentos finos y/o el transporte sufrido.

En general, la gran mayoría de los fósiles se encuentran en excelente estado de conservación con escasa o nula evidencia de transporte lo que significa que la mayoría de los elementos fueron transportados al margen lacustre, después de haber sido desarticulados por la energía moderada de los flujos hidráulicos, en un lapso de distancia razonablemente corto ya que fueron sepultados rápidamente, evitando así que ocurrieran otros procesos tafonómicos. Según Behrensmeyer (1978), las dimensiones diminutas de los mamíferos pequeños provocan un entierro rápido, el cual es esencial para la preservación, lo que explica en gran parte la conservación de los restos postcraneales de *Nanotragulus*. La excelente conservación de los elementos fue tal, que fue posible observar en las fotografías de la MEB, osteones, orificios naturales del hueso (Fig. 97), que a menudo se conservan en los huesos fósiles (Hare, 1980). Normalmente cuando se preservan los osteones, es común observar los sistemas de Havers en tomas transversales, sin embargo, en el presente estudio solo los ejes largos de las osteones son visibles ya que se encuentran a lo largo del eje del mismo hueso. Los restos que han sufrido poco o ningún transporte son consistentes con las observaciones vistas para ambientes de inundación (Bridge, 2003; Tomassini y Montalvo, 2013), y coincide con el ambiente fluvial durante el Oligoceno en el área

Los elementos también mostraron poco, mínimo o ningún desgaste, por lo tanto, la abrasión física no dominó en el área, apoyando una vez más la idea de un viaje de distancia corta. Tal parece que, al momento de ser transportados los elementos postcraneales fueron enterrados entre sedimentos, provocando una resistencia al movimiento del agua (Spencer *et al.* 2003). Sin embargo, no se puede decir lo mismo sobre los fragmentos parciales no incluidos en el presente estudio, donde quizás debido a su menor densidad ósea sufrieron redondeo durante el transporte.

Aquellos elementos con evidencia de pulido y desgaste fueron producto de la abrasión biológica por medio de la digestión. La superficie en algunos ejemplares presentó diminutas perforaciones, lo que sugiere una abrasión por el viento e impacto por las areniscas limosas del área. Por otra parte, varios ejemplares presentaron hoyos por actividad de arrastre o digestión, la mayoría debido a la presión hidrostática de los sedimentos que actuaron sobre ellos durante la fósil-diagénesis.

El entierro rápido que sufrieron la mayoría de los fósiles también se puede observar en el dominio de las fracturas transversales en 55 elementos postcraneales, quienes según Alcalá y Martín Escorza (1988), sugieren que ocurren después de la etapa de entierro. Las fracturas probablemente fueron producidas por la carga litostática generada por sedimentos y no por intemperismo o carnívoros.

La mayoría de los fósiles presentan reemplazamiento por cristales de calcita en su interior, el cual está directamente relacionado con un ambiente húmedo estacional (López-González *et al.* 1997), lo que implica que el margen lacustre pasó por condiciones húmedas con abundante precipitación de carbonatos, seguido gradualmente por condiciones de sequía. En el caso del fragmento de un húmero (Fig. 95), la sustitución por cristales de calcita se formó dentro de la cavidad medular después de que este fue enterrado a corta profundidad y al estar rodeado por agua vadosa. Rodríguez-Caballero (2019), coincidió en que hubo varios periodos de sequía en el margen lacustre debido a la presencia de paleosuelos, cuya pedogénesis toma un periodo largo de formación. Estas fluctuaciones de humedad y de temperatura, en las tres localidades, causaron cambios continuos en el contenido de agua en los sedimentos, haciendo que las fibras de colágeno de los restos se retrajeran una y otra vez formando así las numerosas grietas con bordes enroscados que se observan en la superficie de los huesos. En varios ejemplares fue común observar agrietamientos tanto paralelos como perpendiculares a las fibras del hueso. En total fueron 61 elementos postcraneales con agrietamiento nivel 1 de meteorización (el más bajo), de acuerdo con la clasificación de Andrews (1990). Arribas (1995) y López-González *et al.* (1997), mencionan que el agrietamiento se produce al variar condiciones en yacimientos que presentan sedimentos detríticos arcillosos, ya que en estas zonas los fósiles están bajo un nivel de humedad más homogéneo que en otras donde la proporción de arenas sea mayor y por tanto, más permeables. Por lo tanto, coincide con las grietas observadas en los elementos postcraneales, ya que la recolección de restos de *Nanotragulus* proviene de estratos de arcillas,

arcillas limosas y arena. En algunos ejemplares, se formaron grietas con lados paralelos entre sí, motivo por el cual se conoce que fue la acción del intemperismo y no la humedad.

En los tiempos cuando el margen lacustre se secaba, algunos elementos postcraneales quedaban expuestos a la superficie en donde las condiciones ambientales en un clima subhúmedo a sub-árido (Jiménez-Hidalgo y Guerrero-Arenas, 2015), provocaron un intemperismo leve (etapa 1 de acuerdo a la clasificación de Behrensmeyer (1979)) en su superficie, a lo mucho causando la pérdida de capas superficiales. Sin embargo, el dominio de los especímenes con superficies intactas y la ausencia de las etapas más extremas de intemperismo sugieren que el tiempo de exposición no fue muy largo, con Rodríguez-Caballero (2019) proponiendo un período de tiempo de no más de seis años, según evidencias llevados a cabo por Behrensmeyer (1979). Al estar en superficie, los elementos digeridos y no digeridos fueron expuestos a descamación y masticación por roedores. También, durante este tiempo hubo ocasiones donde el agua superficial presentaba óxido de manganeso (pirolusita), el cual manchaba con su característica forma detrítica la superficie de los huesos.

Las tres localidades también mostraron elementos con evidencia de marcas de raíz en su superficie, indicando que después de las transgresiones fluviales o el tiempo de sequía, el área era bastante estable permitiendo el crecimiento de la vegetación. También se observan en el sitio numerosos rizolitos, madrigueras de roedor e insectos, lo que habla de un tiempo estable durante el drenaje de agua en el área.

En cuanto a la digestión, Mondini (2000), explica que los fragmentos afectados pueden llegar a ser demasiado frágiles con mínimas posibilidades de sobrevivencia ante procesos tafonómicos posteriores, sin embargo, se puede esperar que sobrevivan los elementos más identificables anatómicamente, como es el caso de los numerosos astrágalos digeridos en el presente estudio. Esto también se debe a que los astrágalos son huesos compactos y muy resistentes. Debido al grado avanzando de modificación en varios ejemplares, se puede descartar la regurgitación por un depredador aviar. La digestión se distingue de la abrasión fluvial por la distintiva característica de presentar en su superficie escamas, como podemos observar en algunos ejemplares. El predador específico de *Nanotragulus* en la FL Iniyoo no ha sido identificado claramente, aunque podría estar asociado con algún carnívoro. Andrés y Evans (1983), mencionan que los cánidos causan un daño intenso en los huesos, y es precisamente el mismo nivel de intensidad que se observa en los elementos postcraneales afectados de

Nanotragulus. Interesantemente, dentro de las localidades se han recolectado restos fósiles de un cánido, *Cormocyon*, lo que lo convierte en un posible candidato, junto a el anficiónido, *Mammacyon*.

En general, el ambiente deposicional de las tres localidades corresponde a un margen lacustre poco profundo, de energía baja-moderada y acumulaciones regulares de huesos provenientes de lugares aledaños los cuales fueron rápidamente enterrados por el lodo durante las etapas de inundación. La proporción entre elementos postcraneales de tamaño pequeño (falanges, vértebras, huesos radiales) y de tamaño grande (huesos largos) es estable, indicando que existió un flujo superficial de pocos centímetros de espesor antes de que se produjera la pérdida parcial del esqueleto completo, similar al observado por López-González *et al.* (1997). Los datos sedimentológicos indican corrientes de baja energía, excepto cuando el área sufría de sequías periódicas. Los restos preservados en llanuras de inundación presentan una alta probabilidad de ser parte del conjunto original y reflejan una buena aproximación de las condiciones reales (Badgley, 1986), por lo tanto, se infiere que los especímenes de *Nanotragulus* son autóctonos y debieron haber muerto cerca de sus deposiciones finales.

▪ Conejo de Lucy

De las tres localidades, Conejo de Lucy presenta la mayor cantidad de restos de *Nanotragulus* en un área de 900 m², donde casi todos los restos desarticulados se han encontrado en el nivel 10. Es probable que la concentración de restos en Conejo de Lucy se originara debido a un coluvión, propio de materiales arcillo limosos, arenosos y conglomeráticos que constituyen parte del relleno. Esto explicaría las líneas en forma de V que algunos elementos presentan al haber sido transportados y rozados por partículas de sedimentos. Este evento de baja energía probablemente presentó una desaceleración de flujo debido a la obstrucción por otros materiales. La mayor parte del material recolectado in situ de la localidad muestra orientaciones preferenciales con un ángulo muy bajo, lo que revela que la posición horizontal original no se cambió una vez que se quedó estable en su lugar de entierro. Aquellos huesos que estaban más cerca de la superficie tuvieron un mayor tiempo de exposición a diferentes procesos tafonómicos destructivos como pisoteo por animales, decoloración por cambios en los niveles de agua, e intemperismo leve. Los elementos digeridos coleccionados in situ presentan descamación debido al tiempo de exposición antes de ser transportados y finalmente enterrados. Tal es el caso

del astrágalo (Fig. 90b), el cual presenta una etapa 2 de la clasificación por Behrensmeyer (1978), donde hay pérdida de la capa superficial de hueso, debido a una prolongada exposición en superficie. Por otra parte, debido a que no hay mordeduras de roedor en los elementos postcraneales, los roedores no tuvieron una influencia relevante en el conjunto conservado de CDL. Las marcas de raíces en la superficie de los elementos postcraneales sugiere un entierro superficial temporal en un sustrato soportado por vegetación (Lyman 1994; Montalvo, 2002) durante las sequías, algunos fueron enterrados parcial o completamente pero aún cerca de la superficie del suelo sufriendo bioturbación por raíces. Varios ejemplares con marcas en forma de “U” por marcas de raíces presentaron corrosión en sus superficies, probablemente debido a las soluciones que suceden en el hueso al entrar en contacto con el producto químico liberado durante el crecimiento de las puntas de las raíces. En ocasiones fue común observar el interior de estas marcas, varias grietas como respuesta del hueso a daño químico producido por la raíz.

▪ **Jesus Bones (JB) y La Cruda (LC)**

Por otro lado, localidades como Jesus Bones y La Cruda presentan restos de *Nanotragulus* en diferentes niveles y no concentrados en uno solo como en Conejo de Lucy. Los restos se encontraron aislados y dispersos, lo que indica que la persistencia en superficie fue suficiente para desarticularlos y separarlos. El transporte de igual manera fue corto ya que el bajo nivel energético del agua no fue suficiente para separar o alejar los elementos postcraneales de los restos más pesados como son los cráneos y las mandíbulas.

Tomassini y Montalvo (2013), afirman que la abundancia de elementos esqueléticos está relacionada con la baja energía y el escaso potencial de transporte inferido para los flujos de agua. En la localidad de Jesús Bones sucedió lo contrario, donde la abundancia de los elementos esqueléticos es baja, por lo que se infiere un flujo de agua regular. Esto se ve en la mayoría de los elementos postcraneales, donde sus superficies presentan líneas en forma de “V” por transporte. Ninguno de los elementos presenta evidencia de intemperismo ya que la mayoría quedaron enterrados durante el transporte, y se ve respaldado por la falta hasta ahora del proceso tafonómico de descamación. Una vez enterrados, la baja abundancia de elementos con marcas de raíces nos dice que muchos huesos fueron enterrados por debajo del desarrollo de las plantas, sin embargo, hay restos con marcas de raíces recientes. Los huesos digeridos son los elementos con más mordeduras por roedores, lo que significa que fueron roídos antes de ser transportados

y enterrados. En general, la mínima exposición a la superficie que sufrieron algunos ejemplares se debe al lavado de los sedimentos que sucede cada año en el área después de eventos de lluvia, y en donde es posible observar un alto número de elementos con decoloración por entierro indiferencial.

En la localidad de La Cruda, el transporte debió de ser poco energético, especialmente en el nivel 11 donde se encontró un calcáneo y un astrágalo aún en conexión anatómica (UMPE-87). Este nivel compuesto en su totalidad por sedimentos arcillosos habría facilitado un entierro rápido (Hill y Behrensmeyer, 1984; Tomassini y Montalvo, 2013) y por lo tanto se considera que todos los elementos encontrados en ese nivel son autóctonos. De las tres localidades, La Cruda presentó el menor transporte de elementos postcraneales debido al bajo número de restos con líneas en forma de V. La abundancia en general es baja, al igual que en Jesus Bones, sin embargo, existe intemperismo leve en algunos ejemplares los cuales sufrieron descamación, pisoteo y marcas de raíces de plantas.

9.5 Análisis mineralógicos

▪ Mineralogía

Los análisis mineralógicos realizados en el presente estudio hacen énfasis solamente para la localidad de Conejo de Lucy, lugar proveniente de las tres muestras. En cuanto a las dos localidades restantes (Jesus Bones y La Cruda), se harán breves comentarios de los resultados obtenidos por Rodríguez-Caballero (2019).

La muestra de los sedimentos arcillo limosos asociados a los fósiles de *Nanotragulus*, cuentan con una superficie de meteorización de color verde olivo. Su composición mineral consiste en mayor cantidad por cuarzo en forma de tridimita y cristobalita, seguido por calcita, grafito y los minerales arcillosos, illita y montmorillonita. De acuerdo con Thiry *et al.* (2013), cristobalita y tridimita presentan una estructura cristalina en forma laminar similar a la de los minerales arcillosos, comúnmente se asocian con el volcanismo silíceo y, en entornos supergénicos a menudo están relacionados a depósitos evaporíticos. En cuanto a las arcillas, Zacarias *et al.* (2013), hace mención de que las altas concentraciones de arcillas montmorillonitas e illitas evidencian condiciones climáticas con lapsos semiáridos y estaciones bien marcadas, así como también, lapsos de climas húmedos y templados. Por lo tanto, se infiere

que, durante el Oligoceno temprano, el área presentó climas semi-áridos y húmedos con lapsos de evaporación, incluso llegándose a secar completamente. Además, se detectó la presencia de grafito en la DRX, y el cual es común observar cuando hay materia orgánica carbonizada.

La muestra del fragmento de tibia con reemplazamiento por calcita presentó en su mineralogía un dominio de calcita y en menor cantidad siderita. También fue posible observar montmorillonita, esta última es muy común en los pequeños fragmentos de sedimentos arcillo limosos adheridos a la pared del hueso. Como ya se había hecho mención anteriormente, el reemplazamiento por calcita se debe a la precipitación de carbonatos seguido por condiciones de sequía, siempre asociado a un clima tipo semiárido a subhúmedo, normalmente en zonas inundables como son los márgenes lacustres (Alonso-Zarza, 2003). Tomando en cuenta que subyaciendo el nivel 10 hay una calcreta, esta pudo haber pasado por periodos de lixiviación durante los constantes flujos de agua, y por lo tanto ser la fuente del reemplazamiento observado en los elementos.

Por otra parte, la presencia de siderita en sedimentos lacustres se ha utilizado como indicador de condiciones paleoambientales, en el caso de la siderita detectada en la DRX, esta nos indica un ambiente del sitio de tipo reductor, siendo un indicador útil de condiciones en el sistema lacustre (Last y De Deckker 1990; Sapota *et al.* 2006). Cabe mencionar que la siderita es un carbonato de fierro que también es común en ambientes deltaicos e incluso en ambientes hidrotermales. En esta tesis no se identificaron minerales característicos asociados a la siderita que indiquen condiciones hidrotermales. El grafito asociado a la presencia de siderita indica que los fósiles fueron depositados en un ambiente lacustre con una cantidad relativamente alta de materia orgánica en un sistema lacustre marginal en donde las condiciones húmedas se presentaban con episodios de anoxia y la sucesiva fluctuación del nivel en periodos secos pudo precipitar calcita bajo condiciones de evaporación.

En cuanto al hueso fósil como tal, el tejido duro y los dientes están compuestos en considerable cantidad de hidroxilapatita (también conocida como hidroxiapatita). Cuando un hueso fresco es sometido a DRX, la hidroxilapatita exhibe un patrón de línea abultada, por otro lado, los huesos arqueológicos y fósiles presentan hidroxilapatita con patrones de picos relativamente afilados (Person *et al.* 1995). Esta última afirmación se puede colaborar con los análisis de DRX de una vértebra de *Nanotragulus*, donde el dominio de la hidroxilapatita se puede ver a través de los numerosos picos de abundancia. Los principales componentes

químicos de la hidroxiapatita son el calcio y el fosfato, en este caso vemos porcentajes mínimos de sodio y cloro, lo cuales juegan un papel en la función remodeladora del hueso. Aparte de la hidroxiapatita, también se hallaron zeolitas heulandita, montmorillonita y calcita. La presencia de las zeolitas puede originarse por el propio intemperismo de la montmorillonita en climas áridos (Velde, 1977; Rodríguez-Caballero, 2019).

Algo en común que comparten las tres muestras llevadas a cabo en el presente estudio, es la presencia del mineral arcilloso montmorillonita. La presencia de dichas arcillas se observa en las tres localidades (CDL, JB y LC), donde Rodríguez-Caballero (2109), hace mención que las localidades de Jesus Bones y La Cruda presentan dominancia de las arcillas tipo esméctica (illita, montmorillonita). De acuerdo con la autora, estas son el producto del intemperismo de rocas volcánicas aledañas que fueron transportados hacia la cuenca y depositados bajo un medio subacuático.

Las tres localidades, aunque separados por algunos metros presentan el mismo medio sedimentario, por lo tanto, es de esperarse que el aspecto mineralógico coincida con los procesos tafonómicos observados en los elementos postcraneales de *Nanotragulus* mencionados anteriormente. Esto es debido a la excelente preservación de los restos en la montmorillonita, ya que estas son muy plásticas y se contraen al secarse, lo que causa un mejoramiento en su resistencia y las torna impermeables (Duque y Escobar, 2002), por lo tanto, la fosilización en dichas arcillas favoreció la conservación de los fósiles en las tres localidades.

▪ Geoquímica

Después del entierro, los esqueletos experimentan una variedad de cambios químicos, cuya magnitud es la función del entorno químico en el sitio del entierro, las propiedades de los sedimentos que los envuelve y las propiedades del propio tejido duro (Parker y Toots, 1976). Las tasas de cambio diagenético difieren enormemente de un lugar a otro y de un tipo de tejido a otro, de modo que cualquier intento de relacionar la composición del fósil con su edad está condenado al fracaso (Parker y Toots, 1976), sin embargo, todavía hay elementos que comúnmente ocurren en huesos fósiles, como son el Al, Si, S, V, Mn, Fe, Se, Ba, Pb, y el U, donde estos minerales secundarios se depositan en espacios porosos (Parker y Hoots, 1980). De manera similar, vemos la mayoría de los mismos elementos en cuatro fragmentos postcraneales que fueron analizados a través de la microscopía electrónica de barrido (MEB). En la superficie

de los fragmentos de dos tibias y una falange (Fig. 83-87), se observan proporciones dominantes de Ca, P, O y Si y como elementos minoritarios Al, Ti, Ce, Mg, Na, K, Fe, y F. En cambio, para el fragmento con corrosión por raíces y un vertebra (Fig. 84), la mayor proporción es para el Si, O, V, y el Al. En menor cantidad se encuentran el Ca, P, C, Ti, Ce, Mg, Na, K, Nd, Fe, y Mn. Estas concentraciones de minerales son constituyentes de la materia ósea de los propios huesos y ocupantes de los espacios porosos, y en caso del V, este elemento sugiere condiciones reductoras en un ambiente poco profundo (Sadiq, 1988). Esto es consistente con la presencia de siderita y en general con las facies sedimentarias características de regresión que incluyen el aporte de conglomerados hacia el antiguo lago con la formación de paleocanales.

Los análisis geoquímicos se realizaron en las mismas muestras que se sometieron a análisis por difracción de rayos x y espectroscopia infrarroja (sedimentos asociados, tibia y vértebra). Los elementos mayoritarios más representados en las tres muestras fueron el calcio, sílice, fósforo, hierro y el potasio, elementos abundantes en depósitos de lagos.

Para la muestra de los sedimentos asociados a los fósiles de *Nanotragulus*, el enriquecimiento general de los elementos mayoritarios significa eventos de lixiviación y meteorización de rocas aledañas influenciadas principalmente por la precipitación y la temperatura. Rodríguez-Caballero (2019), rechaza la teoría de diatomeas como el principal aporte de sílice en área fosilífera de Santiago Yolomécatl, ya que no se observaron en ningún portaobjetos y en cambio sugiere un aporte inorgánico posiblemente por depósitos volcanoclásticos. También están presentes, aunque solo en la muestra de los sedimentos, los elementos aluminio, titanio y magnesio. Lo más probable es que el sílice y el aluminio permanecieron en el suelo, mientras que otros elementos que fácilmente se disuelven fueron lavados (P, K, Sr y Mg). En el caso del titanio, este elemento se usa generalmente como un indicador de flujos detríticos en los sedimentos de lagos y por lo tanto refleja el suministro de clastos ribereños (Jouve *et al.* 2013).

Una razón por la que podemos observar bario en los huesos puede ser debido a que la edad y la remodelación de los osteones causa un aumento de dicho elemento (Manea-Kritchen *et al.* 1991; Trueman y Tuross, 2002), tomado del hecho de que todos los huesos analizados pertenecían a especímenes adultos de *Nanotragulus*. En cuanto al manganeso, este elemento infiere ambiente húmedos, ligeramente alcalinos y oxidantes con periodos de inundación prolongada (Fernández-Jalvo y Andrews, 2016) y está relacionado con las concreciones de

óxido de manganeso observadas en diversos fragmentos y elementos postcraneales de *Nanotragulus*.

En general, hay dos fuentes principales a partir de las cuales los elementos ingresan al animal durante la vida, y es a través de los alimentos y el agua (MacDonald *et al.* 1996; Parker y Hoots, 1980). Durante la fosilización, se pueden agregar o eliminar elementos traza del hueso, dependiendo de la concentración del elemento en cuestión en el hueso fresco (Trueman y Tuross, 2002). En el caso del estroncio, este elemento no se elimina fácilmente del fósil (Tuross *et al.* 1989), y está relacionado con la dieta del animal vivo (Person 1995). Dosis altas de este elemento se puede encontrar en forraje frondoso, por lo tanto, proporciona un método distinguible para identificar animales que pastan (Parker y Hoots, 1980). Este elemento también puede indicar periodos de sequía (Flügel, 2004).

Los datos presentados aquí coinciden con los hallazgos de Rodríguez-Caballero (2019), para la localidad de La Cruda, donde los elementos calcio, sílice, y hierro se encontraban entre los más dominantes en ambas áreas, demostrando las mismas condiciones en toda el área fosilífera. Se pueden ver pequeñas diferencias en la ausencia de Zr, Nb, Mo, Pd, Ag, Cd, Sn y W, quien Rodríguez-Caballero (2019), explica, están presentes de manera natural y llegan a los lagos por el intemperismo de las rocas, adsorbidos principalmente en partículas de oxi-hidróxidos de Fe y Mn y en la materia orgánica.

En general, los datos geoquímicos indican una deposición cuya composición se basa en la meteorización y lixiviación de las unidades de rocas cercanas y a través de transgresiones y regresiones que están bien marcadas en los antiguos bordes del paleolago.

9.6 Reconstrucción Paleoambiental

▪ Fauna asociada durante el Oligoceno temprano en la Fauna Local Iniyoo

La fauna local Iniyoo en Santiago Yolomécatl presenta mayor similitud taxonómica con el ensamble faunístico de la Formación John Day en Oregón y, en menor medida con el ensamble de la Formación de Upper Sharps de Dakota del Sur (Grandes Planicies) (Jiménez -Hidalgo *et al.* 2019), así como también con Faunas Locales de la Llanura Costera del Golfo (Texas) y las provincias de la Cuenca del Atlántico (Florida).

Hasta la fecha, la FL Iniyoo incluye tres taxones de reptiles, 20 de mamíferos y seis icnotaxones de escarabajos y abejas. Las afinidades faunísticas sugieren una edad del Arikareano temprano y, como la mayoría de los conjuntos faunísticos de esa edad, tiene una gran abundancia de organismos folívoros y ramoneadores, que incluye ocho artiodáctilos y seis perisodáctilos. Este número de organismos podría aumentar cada año con la recolección de más fósiles en las tres localidades.

La mayoría de los artiodáctilos y perisodáctilos que se encuentran en Yolomécatl se pueden encontrar en los estratos fósiles de John Day en Oregón, así como en algunas áreas de las Grandes Planicies. Estos incluyen *Leptochoerus*, un artiodáctilo pequeño ramoneador similar en tamaño a *Nanotragulus* pero diferente en los aspectos de los dientes. Otro artiodáctilo en la fauna, *Oreodontoides oregonensis*, era un herbívoro de tamaño mediano ampliamente considerado como habitante de sabanas o llanuras (Thorpe, 1937). En el caso del artiodáctilo *Perchoerus probus*, y al igual que los pecaríes modernos, también era herbívoro.

En la FL Iniyoo, también hay dos carnívoros, *Cormocyon* y *Mammacyon*, previamente conocidos en sitios de Oregón y Florida. Es muy posible que estos animales se depredaran de varios mamíferos en el área, incluyendo a *Leptochoerus* y *Nanotragulus*.

Solo se han descubierto dos camélidos en el área de Yolomécatl, *Poebrotherium* y *Nothokemas*, los cuales eran pequeños herbívoros y ramoneadores, respectivamente. Los fósiles de *Poebrotherium* se pueden encontrar en las Grandes Planicies, mientras que *Nothokemas* se encuentra en las faunas de Texas y Florida, hasta el punto de ser reconocido como el artiodáctilo más común en el Arikareano de Florida (Hayes, 2000). Por otra parte, la mayoría de los huesos que se encuentran cada año en el área de estudio pertenecen a tres taxones de roedores, entre los cuales incluye la nueva especie *Gregorymys veloxikua*. La mayoría tiene distribuciones conocidas durante el Arikareano en las Grandes Planicies.

El único lagomorfo presente en la fauna es *Archaeolagus*, que también se ha encontrado en la Formación John Day en Oregón, la Formación Sespe en California y la FL Big Bend en Texas. Este conejo pastaba en vegetación baja, con sus patas no bien adaptadas para correr, lo que refleja un entorno boscoso (NPS, 2017). En cuanto a los reptiles, hay dos tortugas, donde una de ellas, *Hadrianus*, nos habla de una tortuga semiacuática capaz de resistir las estaciones secas si la situación lo requiriera. Durante las estaciones secas, habría sido común que, *Rhineura*, una

lagartija excavadora con apariencia de gusano, se enterrara entre los sedimentos suaves a lo largo del margen del lago.

Además de la edad propuesta a través de la datación con zircones U-Pb (30.6 Ma), también fue posible para Jiménez-Hidalgo *et al.* (2018), fechar la FL Iniyoo entre 28–29 Ma a través de los datums de primera y última aparición de los taxones. Según los autores, los datums de primera aparición del Arikareano incluyen el lagomorfo *Archaeolagus*, los roedores *Gregorymys* y *Jimomyidae*, el cánido *Mammacyon* y los camellos "Nothokematinae", mientras que los taxones con última aparición en el Arikareano comprenden *Perchoerus probus*, *Leptochoerus*, *Nanotragulus* y *Subhyracodon*.

Al igual que *Nanotragulus*, el registro de distribución geográfica de varios géneros de la FL Iniyoo se expande considerablemente hacia el noroeste de Oaxaca. Estos incluyen los reptiles *Stylemys* y *Rhineura*, los artiodáctilos *Leptochoerus*, *Perchoerus*, *Poebrotherium*, *Merycoidodon* y el Perisodáctilo *Trigonias* (Jiménez-Hidalgo *et al.* 2015). Como se había mencionado antes, *Nanotragulus* de la FL Iniyoo es más grande que especímenes encontrados en Estados Unidos, por lo tanto, es muy probable que suceda lo mismo con los demás taxones de la fauna. Por lo tanto, es fundamental el estudio comparativo entre taxones norteamericanos con el fin de entender las comunidades biológicas y los posibles factores abióticos durante el Oligoceno temprano en el sur de México.

En cuanto al paleoambiente, Jiménez-Hidalgo *et al.* (2015), hacen mención que en el área fosilífera de Santiago Yolomécatl existieron diversos hábitats los cuales cambiaron a lo largo del tiempo. Esto dado principalmente por la presencia del camello *Poebrotherium*, el artiodáctilo *Nanotragulus*, el équido, *Miohippus*, y el calicoterio, los cuales sugieren zonas relativamente abiertas con pocos árboles y arbustos, pero también sugieren zonas cerradas con abundancia de arbustos y árboles debido a la presencia del tapiroideo. Wall y Hauptman (2001), hacen mención que *Poebrotherium* frecuentaba una variedad de hábitats que incluían llanuras abiertas y/o bosques cercanos a arroyos, por lo que no habría tenido problemas para vivir en Yolomécatl durante el Oligoceno. Similarmente, Guerrero-Arenas *et al.* (2017) llega a la conclusión de un ambiente tipo matorral/bosque, en condiciones subhúmedas a subáridas debido a numerosos estratos con icnofósiles.

▪ Vegetación asociada y dieta

Los estudios palinológicos están siempre de la mano de las barreras geológicas, y en México las zonas paleofitogeográficas corresponden con la evolución del relieve de la República Mexicana, siendo estos la Sierra Madre Occidental y la Sierra Madre Oriental (Ramírez y Cevallos-Ferriz 2000). Un claro ejemplo de la flora entre estas dos sierras es la similitud de vegetación establecida entre los estados de Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas, con las del este de los Estados Unidos durante el Paleoceno-Eoceno (Cevallos Ferriz y Ramírez, 1998), los cuales comprenden parte de la extensión del Basin y Range anteriormente mencionada. Hacia el centro del país, específicamente en el estado de Puebla hay macro y microfósiles del Oligoceno que atestiguan la expansión de las floras de altas latitudes hacia las bajas latitudes de Norteamérica (Cevallos Ferriz y Ramírez, 1998). De acuerdo con los mismos autores, estas plantas presentan registros en el Eoceno de Oregón y las Grandes Planicies y muestran desplazamiento hacia el sur incluso llegando al estado de Chiapas, y por lo tanto debieron estar presentes en esta zona antes del surgimiento del Eje Neovolcánico Transversal.

Durante el Eoceno hubo varios órdenes de artiodáctilos omnívoros/herbívoros que, con la disminución de las temperaturas durante el Paleógeno, se fueron extinguiendo, dejando solo a los ungulados con denticiones especializadas para la folívora (Eronen *et al.* 2015). Fue durante el Oligoceno temprano, que todos los rumiantes tenían dientes selenodontes, indicativos de una herbivoría especializada y probablemente eran ramoneadores (Janis y Theodor, 2014). Según Bodmer y Ward (2006), el pasto es un tipo de recurso alimentario relativamente reciente que surgió durante el Cenozoico tardío (25 Ma), por lo tanto, las áreas de hábitats abiertas, denominadas sabanas boscosas, durante el Oligoceno no estaban dominadas por pastos haciendo que la dieta primitiva de los rumiantes fuera necesariamente mediante la incorporación de hojas y frutas.

No se conoce con exactitud el género de plantas de las que se alimentaba *Nanotragulus* dentro de las tres localidades debido a que no se han hecho estudios palinológicos de los niveles donde se han encontrado los fósiles. Sin embargo, existe una publicación por Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2017), donde exponen la vegetación de una cierta área dentro del área fosilífera de Santiago Yolomécatl por medio de un estudio de isótopos estables con el fin de establecer la dieta de *Leptomeryx*, un rumiante pequeño. Los sitios de recolección estuvieron retirados de las tres localidades del presente estudio. Dado que *Leptomeryx* es un rumiante

contemporáneo del Oligoceno, se deduce que la vegetación mencionada por los últimos autores es la misma para los niveles donde se han hallado restos de *Nanotragulus* en el área de estudio. Los resultados obtenidos por su estudio indican la presencia de cubierta vegetal arbórea y herbácea. La mayoría de las plantas obtenidas en el registro eran C3, lo que sugiere que *Leptomeryx* habitaba en un ecotono de bosque/sabana. Los *Nanotragulus*, como los tragúlidos modernos, eran alimentadores mixtos que habitaban en el bosque y que, según Vislobokova (2001), se alimentaban de follaje y brotes más gruesos (plantas C3), por lo tanto, son consistentes con los hallazgos de Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2017).

Nanotragulus no fue el único mamífero que ramoneaba en el área de fosilífera de Santiago Yolomécatl, los estudios de la morfología craneal de *Leptochoerus* y del camélido *Poebrotherium*, sugieren una dieta de alimentación mixta y de ramoneo, donde también se alimentaba principalmente de frutas, brotes tiernos y arbustos (Edwards, 1976; Wall y Hauptman, 2001). Por lo tanto, se puede afirmar que la abundancia de ramoneadores en la FL Iniyoo y su supervivencia dependieron de la presencia de áreas boscosas secas con suficiente alimento no fibroso, que consistía principalmente de hojas, frutas y arbustos. En el caso de *Nanotragulus*, la razón por la que pudieron mantenerse con una dieta selectiva de ramoneo se debió principalmente a su sistema digestivo del intestino anterior. Janis (2008), menciona que esta cualidad limitaba su ingesta diaria (debido al paso digestivo tardado), lo que los obligaba alimentarse de una manera más selectiva (sin fibra). Para cuando comenzó el deterioro climático del Eoceno-Oligoceno, los factores climáticos restringieron la disponibilidad de vegetación no fibrosa de la que se alimentaba y en consecuencia surgió la disminución de *Nanotragulus* en Santiago Yolomécatl.

▪ Factores abióticos

La preservación de los restos está controlada en su mayor parte por procesos sedimentológicos donde los factores abióticos pueden incluir la estructura del agregado sedimentario, el pH, el transporte y el reemplazamiento. Geomorfológicamente hablando, el área fosilífera de Santiago Yolomécatl se encuentra dentro de una cuenca perteneciente al margen de un cuerpo de agua, aquí recibía constantes aportes detríticos, entre ellos de composición montmorillonita la cual transportaba restos fósiles. La impermeabilidad de las arcillas fue un factor abiótico de gran importancia ya que proporcionó la excelente preservación

de los restos. Por otra parte, varios estudios concluyen que los ambientes ligeramente alcalinos son los mejores para la supervivencia ósea, siendo esto lo que halló Rodríguez-Caballero (2019), donde sus datos de pH de las localidades La Cruda y Jesus Bones coinciden con valores de pH básico que variaron de 7.5-7.9. El reemplazamiento mineralógico en huesos también se ve afectado por las condiciones abióticas tanto físicas como químicas del suelo (Paine, 1937), donde los minerales comúnmente agregados al hueso durante la fosilización incluyen calcita, hierro, manganeso y flúor (Trueman *et al.* 2002), lo que brinda mejores posibilidades de preservación debido a la estabilidad que le proporcionan a los huesos.

Cuando se trata de factores bióticos, Fagerstrom (1964) sugiere que estos son más significativos que los criterios abióticos para determinar el modo de formación de los conjuntos fósiles. En la FL Iniyoo, la alteración biótica más común sería la digestión por depredadores. En el caso de los lagos, la micro y macrofauna también puede ayudar a documentar la influencia de los factores climáticos abióticos. Por ejemplo, Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2017) registra la presencia de algas verdes de aguas eutróficas en la formación Yolomécatl. El género encontrado, *Botryococcus* sp. próspera en climas cálidos, facies de lagos semi-profundos y ambientes reductores de baja energía. Estas observaciones coinciden con los procesos tafonómicos observados en el material postcranial de *Nanotragulus*.

Los cambios abióticos en los niveles de dióxido de carbono atmosférico también pueden proporcionar una mejor comprensión de la presencia de *Nanotragulus* en la FL Iniyoo. A mediados del Eoceno, los niveles de CO₂ atmosférico eran mucho más altos que hoy (4.000 ppm en comparación con 200 ppm en la atmósfera preindustrial) (Pearson y Palmer, 2000; Janis, 2007), con temperaturas relativamente más cálidas también. A través de varios estudios, Janis (2007), descubrió que las plantas sobrevivientes durante los niveles altos de CO₂ tendieron a producir gran cantidad de plantas (más crecimiento) pero de baja calidad (menos proteínas), favoreciendo así los fermentadores del intestino posterior (perisodáctilos) sobre los rumiantes. La misma autora continúa explicando que la disminución de los niveles de CO₂ al final del Eoceno y al comienzo del Oligoceno dio como resultado una vegetación de menor cantidad, pero de mayor calidad, que ahora favoreció a los artiodáctilos rumiantes sobre los perisodáctilos. Como resultado, la disminución de los niveles de CO₂ en Norteamérica se convirtió en un factor de control en el dominio de los artiodáctilos en la FL Iniyoo durante el Oligoceno temprano.

▪ Paleoclima

Desde un punto de vista climático, el comienzo y el declive de la FL Iniyoo pueden haber sido influenciado por el evento y secuelas del enfriamiento global, conocido como la transición Eoceno-Oligoceno (33 Ma). Al comienzo, en el Eoceno medio, existió una conexión entre Norteamérica y Asia que, junto con condiciones climáticas más frías y cierta aridez, sentaron las bases para la migración de los mamíferos asiáticos a Norteamérica. Entre este intercambio se encontraban los antepasados de *Nanotragulus*. La diversificación entre los grupos de mamíferos prosperó en el clima subtropical que caracterizó a Norteamérica. Esta temperatura ideal durante el Eoceno tardío-Oligoceno temprano y la abundancia de plantas C3 produjeron hábitos de alimentación selectiva que caracterizó la digestión intestinal anterior de *Nanotragulus*, como se había explicado anteriormente.

El Paleoclima se puede inferir no solo por la composición vegetal, sino también por la composición isotópica de oxígeno en esmalte dental, como es el caso de muchos estudios en todo Estados Unidos durante el Oligoceno. En Santiago Yolomécatl, hay un estudio sobre la composición isotópica de oxígeno del esmalte dental de *Leptomeryx*, por los autores Ferrusquía-Villafranca *et al.* (2017), sin embargo, solo mencionan resultados relacionados a la dieta y tipo de hábitat. Se recomienda realizar futuros estudios sobre la composición isotópica de oxígeno en relación con el Paleoclima en el área de estudio para obtener una visión más clara de las variaciones climáticas en Norteamérica durante el Oligoceno temprano.

Con respecto a la transición E-O, el agua fría del fondo marino provocó un cambio radical en la flora de latitudes altas en el norte, y consiguó el reemplazo de elementos subtropicales por otros más templados, lo que refleja no solo el enfriamiento sino también un aumento en la temperatura media anual (Hubbard y Boulter, 1983; Janis 1993). En consecuencia, a principios del Oligoceno tardío, y debido a este enfriamiento continuó, miembros de la FL Iniyoo se fueron extinguiendo.

▪ Interpretación general

La posición dominante que los artiodáctilos y perisodáctilos tenían en la FL Iniyoo coincide con faunas de Estados Unidos, lo que refuerza la idea de una migración sureña a través de la Cuenca Terciaria desde las faunas locales del sur de los Estados Unidos. En general, muchos de

los taxones en Santiago Yolomécatl reflejan una variedad de hábitats que incluye áreas abiertas con árboles y arbustos, donde habría sido común ver a los camélidos y roedores excavadores. En las áreas cerradas con dominancia de bosques, habría sido hogar de *Archaeolagus* y algunos perisodáctilos. Con base en la morfología de los dientes de *Nanotragulus* y el dominio de las plantas C3 en el área, se puede inferir que estos rumiantes se alimentan de hojas, arbustos y frutos. Su adaptación tanto para áreas abiertas como para cerradas se habría basado en la longitud de sus extremidades posteriores, donde el morfotipo grande habría habitado áreas abiertas y el morfotipo pequeño estaría más inclinado a vivir en áreas cerradas y boscosas.

En general, los hábitats inferidos por los mamíferos ramoneadores en el área de estudio, junto con los aspectos tafonómicos, denotan períodos relativos de sequedad y humedad durante el Oligoceno temprano. La gran abundancia de los mamíferos ramoneadores es atribuida principalmente a la variación en temperatura y precipitación sobre la calidad del forraje, que a su vez fue controlada por los niveles atmosféricos de dióxido de carbono. Con el paso del tiempo, el clima se volvió más frío hasta que los cambios drásticos en la vegetación causaron la declinación de *Nanotragulus* en Norteamérica.

CAPITULO 10. CONCLUSIONES

El estudio de los astrágalos a través de análisis estadísticos rechazó la posibilidad de un solo morfotipo de *Nanotragulus* en la Fauna Local Iniyoo. La distinción entre morfotipos es más prominente en el grosor y la altura, específicamente en la dirección dorsal-ventral del lado medial, donde el morfotipo grande tiende a ser más ancho y alto que el morfotipo pequeño. En general el morfotipo grande es 9% más grande que el morfotipo pequeño, y puede ser también observado en las partes postcraneales correspondientes a tibias, radio-ulnas, y falanges.

Nanotragulus y la fauna asociada en Santiago Yolomécatl, hace referencia a hábitats que van desde áreas abiertas, en su mayoría representadas por árboles y arbustos, y hacia áreas boscosas cerradas con dominio de árboles. Los cambios de longitud de las patas traseras entre los morfotipos y en general el tamaño pueden estar relacionados a la preferencia de hábitat, donde el morfotipo grande estuviera mejor adaptado a habitar zonas abiertas mientras que el morfotipo pequeño se refugiaría en zonas más cerradas. En cuanto a la comparación de tamaño con especímenes de Estados Unidos, se puede decir que *Nanotragulus* morfotipo grande de la Fauna Local Iniyoo era aproximadamente 10-15% más grande que sus contemporáneos de las Grandes Planicies y del estado de Florida, mientras que el morfotipo pequeño tendía a ser aproximadamente 5% más grande.

Las tres localidades fosilíferas (Conejo de Lucy, Jesus Bones y La Cruda) forman parte un ambiente deposicional correspondiente al margen de un cuerpo de agua lacustre poco profundo, el cual recibía regulares aportes sedimentarios con periodos de cesamiento. Los análisis de difracción de rayos X y espectroscopía infrarroja de los sedimentos asociado a los restos de *Nanotragulus* indican la presencia de arcillas montmorillonita e illitas como las más comunes para la localidad Conejo de Lucy, localidad de donde provienen la gran mayoría de restos postcraneales del presente estudio. Por medio del estudio de Rodríguez-Caballero (2019), se conoce que hay una misma dominancia de arcillas para las localidades de La Cruda y Jesus Bones. El análisis geoquímico y la presencia de estas arcillas indican una procedencia por medio del intemperismo de rocas volcánicas aledañas, las cuales fueron transportadas hacia la cuenca. En general los análisis mineralógicos permiten inferir un clima semi-árido y húmedo con lapsos de sequía e inundación durante el tiempo de radicación de *Nanotragulus* en el área.

La mayoría de los restos de *Nanotragulus* provinieron de estratos con composición arcillo limosas y arcillosas. Al morir quedaban expuestos a superficie por poco tiempo donde sufrieron lavados superficiales en un medio subacuático, el cual produjo una pérdida parcial del esqueleto completo. Durante las etapas de inundación los restos fueron dispersados y transportados a corta distancia por flujos hidráulicos de baja energía hacia su sitio de entierro final. La estructura resistente e impermeable de la montmorillonita en la cual fueron transportados favoreció la excelente conservación de los fósiles y terminó por cubrirlos completamente, previniendo que fueran afectados en su mayoría por procesos tafonómicos. El transporte se considera leve debido a la excelente conservación de los fósiles, donde es posible observar orificios de origen orgánico.

Antes de morir, algunos especímenes de *Nanotragulus* fueron depredados por algún carnívoro, cuya identidad puede estar relacionada a los restos de *Cormocyon* y *Mammacyon* también hallados en el área fosilífera de Santiago Yolomécatl. La mayoría de estos huesos digeridos son los elementos con mordeduras por roedores, lo que significa que fueron roídos antes de ser transportados y enterrados. La abrasión leve y las escasas líneas en forma de V por transporte nos dice que los restos no fueron arrastrados por mucho tiempo antes de ser enterrados. Cabe mencionar que, en algunos ejemplares, la exposición a la superficie provocó un intemperismo leve causando pérdida de las capas superficiales y descamación. La presencia de marcas de raíz en la superficie de varios elementos indica el crecimiento de vegetación durante los periodos de estabilidad en las localidades.

Las sequías e inundaciones bajo el clima subhúmedo permitieron la precipitación de carbonatos lo que causo el reemplazamiento por cristales de calcita en el interior de los elementos postcraneales, así como también grietas y fragmentación debido a que los huesos sufrieron contracciones por pérdida de agua y/o humedad.

En la localidad de Conejo de Lucy ocurrió el depósito de un coluvión, explicando la gran abundancia restos fósiles desarticulados. Al recibir periódicamente aportes de sedimentos, las localidades de Jesus Bones y La Cruda recibieron restos desarticulados de *Nanotragulus* en distintos niveles. De las tres localidades, La Cruda mostró mayor estabilidad debido a la evidencia de elementos postcraneales articulados. En general, las circunstancias fluvio-lacustres en las que se encontraron los elementos postcraneales de *Nanotragulus* nos permiten inferir que son autóctonos y debieron haber muerto cerca de sus deposiciones finales.

BIBLIOGRAFÍA

- Albright LB. 1998. The Arikareean land mammal age in Texas and Florida: southern extension of Great Plains faunas and Gulf Coastal Plain endemism. En: Terry, D.O., LaGarry, H.E. y Hunt, R.M. 1998. (Eds). Depositional environments, lithostratigraphy, and biostratigraphy of the White River and Arikaree Groups (late Eocene to early Miocene, North America). Geological Society of America special papers. N. 323. Pp. 167–183.
- Albright LB. 1999. Ungulates of the Toledo Bend LF (late Arikareean, early Miocene), Texas coastal plain. Bulletin of the Florida Museum of Natural History. Vol. 42. Pp. 1-80.
- Alcalá, L. y Martín Escorza, C. 1988. Fracturación en los metápodos de Hipparion. Geogaceta. Vol. 5. Pp. 41-44.
- Alonzo Zarza, A. 2003. Los carbonatos palustres: petrografía y parámetros geológicos que controlan su formación. En: Valero Garcés, B. (Ed). Limnogeología en España: un tributo a Kerry Kelts. CSIC. Madrid. 403 p. Pp. 73-98.
- Andrews, P. y Evans, E.M.N. 1983. Small mammal bone accumulations produced by mammalian carnivores. Paleobiology. Vol. 9. Pp. 289-307.
- Andrews, P. y Cook, J. 1985. Natural modifications to bones in a temperate setting. Man. Vol. 20. Pp. 675–691.
- Andrews, P. 1990. Owls, caves and fossils. Natural History Museum. London y University of Chicago Press. Chicago.
- Arroyo Cabrales, J. 1994. Taphonomy and paleoecology of San Josecito cave, Nuevo Leon, Mexico. Lubbock, Texas Tech University. Department of Biological Sciences. Tesis doctoral. 216 p.
- Arroyo Cabrales, J., Carreño, A.L., Lozano García, S., Montellano Ballesteros, M. 2008. La diversidad en el pasado. En: Capital natural de México. Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO. México. Vol. 1. Pp. 227-262.
- Badgley, C. 1986. Counting individuals in mammalian fossil assemblages from fluvial environments. Palaios. Vol. 1. Pp. 328-338.
- Baud, C.A. 1982. La taphonomie. Histoire et Archaeologie. Vol. 66. Pp. 5-33.
- Benton, M.J. y Pearson, P. 2001. Speciation in the fossil record. Trends in Ecology and Evolution. Vol. 16. No. 7. Pp. 405-411.

- Benton, M.J. y Harper, D.A.T. 2009. Introduction to paleobiology and the fossil record. Chichester, West Sussex. UK. Wiley-Blackwell
- Behrensmeyer, A.K. 1978. Taphonomic and ecological information from bone weathering. *Paleobiology*. Vol. 4. Pp. 150–162.
- Behrensmeyer, A.K., Western, D. y Dechant Boaz, D.E. 1979. New Perspectives in Vertebrate Paleoecology from a Recent Bone Assemblage. *Paleobiology*. Vol. 5. No. 1. Pp. 12-21.
- Behrensmeyer, A.K. y Kidwell, S.M. 1985. Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleontological Society*. Vol. 11. No. 1. Pp. 103-147.
- Behrensmeyer, A.K., Gordon, K.D. y Yanagi, G.T. 1986. Trampling as a cause of bone surface damage and pseudo-cutmarks. *Nature*. Vol. 319. Pp. 768–771.
- Behrensmeyer, A.K. 1991. Terrestrial Vertebrate Accumulations. En: Allison, P. y Briggs, D. E. G. *Taphonomy: Releasing the Data Locked in the Fossil Record*. New York. Plenum. Pp. 291-335.
- Behrensmeyer, A.K. y Miller, J.H. 2012. Building Links Between Ecology and Paleontology Using Taphonomic Studies of Recent Vertebrate Communities. En: Louys, J. (Eds). *Paleontology in Ecology and Conservation*. Springer Earth System Sciences. Berlín. Pp. 69-91.
- Benner, S.A., Caraco, M.D., Thomson, J.M. y Gaucher, E.A. 2002. Planetary biology: paleontological, geological and molecular histories of life. *Science*. Vol. 296. Pp. 864–868.
- Bocco, G., Solis Castillo, S., Orozco Ramirez, Q. y Ortega Iturriaga, A. 2019. La agricultura en terrazas en la adaptacion a la variabilidad climatica en la Mixteca Alta, Oaxaca, Mexico. *Journal of Latin American Geography*. Vol. 18. N. 1. Pp. 141-168.
- Bodmer, R.E. y Ward, D. 2006. Frugivory in large mammalian herbivores. En: Danell, K. (Ed). *The impact of large mammalian herbivores on biodiversity, ecosystem structure and function*. University of Cambridge Press. Cambridge
- Boulter, M.C. y Hubbard, R.N.L.B. 1982. Objective paleoecological and biostratigraphic interpretation of tertiary palynological data by multivariate statistical analysis. *Palynology*, Vol. 6. No.1. Pp. 55–68.
- Bridge, J.S. 2003. *Rivers and Floodplains*. Oxford, UK. Blackwell Publishing. 608 p.

- Bromage, T.G. y Boyde, A. 1984. Microscopic criteria for the determination of directionality of cutmarks on bone. *American Journal of Physical Anthropology*. Vol. 65. Pp. 359–366.
- Bryan, K. 1948. Los suelos complejos y fósiles de la altiplanicie de México, en relación a los cambios climáticos. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. Vol. 13. Pp. 1-20.
- Cameron, D.W. 1991. Sexual dimorphism in the early Miocene species of *Proconsul* from the Kisingiri Formation of east Africa: A morphometric examination using multivariate statistics. *Primates*. Vol. 32. No. 3. Pp. 329–343.
- Carroll, R.L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W. H. Freeman y Company. New York. Pp. 1-698.
- Cevallos Ferriz, S.R.S. y Ramírez, J.L. 1998. Las plantas con flores en el registro fósil. *Ciencias*. Vol. 52. Pp. 46-57.
- Chambers, R.L. y Upchurch, S.B. 1979. Multivariate analysis of sedimentary environments using grain-size frequency distributions. *Journal of the International Association for Mathematical Geology*. Vol. 11. No. 1. Pp. 27–43.
- Cerca, M., Ferrari, L., López, M., Martiny, B. y Iriondo, A. 2007. Late Cretaceous shortening and early Tertiary shearing in the central Sierra Madre del Sur, southern Mexico: Insights into the evolution of the Caribbean North American plate interaction. *Tectonics*. Vol. 26.
- Cook, H. J. 1934. New artiodactyls from the Oligocene and Lower Miocene of Nebraska. *American Midland Naturalist*. Vol. 15. No. 2. Pp. 148-165.
- Coombs, M.C. y Coombs, W.P. 1997. Analysis of the geology, fauna and taphonomy of Morava Ranch Quarry, Early Miocene of Northwest Nebraska. *Palaos*. Vol. 12. No. 2. Pp. 165-187.
- Czaplewski, N.J. y Morgan, G.S. 2015. A late-surviving apatemyid (Mammalia: Apatotheria) from the latest Oligocene of Florida. *PeerJ*. Vol. 3.
- Davis, E.B., and Caledo, J. 2012. Extending the utility of artiodactyl postcrania for species-level identifications using multivariate morphometric analyses *Paleontologia Electronica*
- DeGusta, D. y Vrba, E.S. 2003. A method for inferring paleohabitats from the functional morphology of bovid astragali. *Journal of Archaeology Science*. Vol. 30. Pp. 1009–1022.

- DeGusta, D. y Vrba, E.S. 2005. Methods for inferring paleohabitats from the functional morphology of bovid phalanges *Journal of Archaeology Science*. Vol. 32. Pp. 1099–1113.
- DeMiguel, D., Azanza, B. y Morales, J. 2014. Key innovations in ruminant evolution: a paleontological Perspective. *Integrative Zoology*. Vol. 9. Pp. 412–433.
- Demment M.W. y van Soest, P.J. 1985. A nutritional explanation for body size patterns of ruminant and non-ruminant herbivores. *The American Naturalist*. Vol. 125. Pp. 641–72.
- Eaton, G.P. 1982. The Basin and Range Province: Origin and Tectonic Significance. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*. Vol. 10. No. 1. Pp. 409–440.
- Elías Herrera, M., Ortega Gutierrez, F., Sanchez Zavala, J.L., Macias Romo, C., Ortega Rivera, A. y Iriondo, A. 2005. La falla de Caltepec: raíces expuestas de una frontera tectónica de larga vida entre dos terrenos continentales del sur de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. Vol. 57. Num. 1. Pp. 83-109.
- Eronen, J.T., Janis, C.M., Chamberlain, C.P. y Mulch, A. 2015 Mountain uplift explains differences in Palaeogene patterns of mammalian evolution and extinction between North America and Europe. *Proceedings British Royal Society Publishing*. No. 282.
- Duque, G. y Escobar, C.E. 2002. *Mecánica de los Suelos. Texto para la asignatura mecánica de los suelos I. Programa de Ingeniería Civil. Universidad Nacional de Colombia Sede Manizales.*
- Evanoff, E., Prothero, D.R. y Lander, R.H. 1992. Eocene-Oligocene climatic change in North America: The White River Formation near Douglas, east-central Wyoming. En: Prothero, D.R. y Berggren, W.A. (Eds). *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. Pp. 116-130.
- H. J. Cook. 1934. New artiodactyls from the Oligocene and Lower Miocene of Nebraska. *American Midland Naturalist*. Vol. 15. No. 2. Pp. 148–165.
- Edwards, J.D. 1955. Studies of some early Tertiary red conglomerates of Central Mexico. *United States Geological Survey Professional Paper*. No. 264-H. Pp. 153-185.
- Edwards, P. 1976. Fossil sharks (Pisces, Selachii) from the Codell Sandstone, Pueblo County, Colorado. *The Mountain Geologist*. Vol. 13. No. 6. Pp. 67-70.
- Epstein Popper, D. y Popper, F.J. 1987. The Great Plains: from dust to dust. *Planning*. Pp. 12.

- Fagerstrom, J.A. 1964. Fossil communities in Paleoecology: their recognition and significance. Bulletin of the Geological Society of America. Vol. 75. No. 12. Pp. 1197-1216.
- Ferrusquía Villafranca, I. 1976, Estudios geológico-paleontológicos en la Región Mixteca. Parte 1. Geología del Área Tamazulapam-TeposcolulaYanhuitlán, Mixteca Alta, Estado de Oaxaca. Universidad Nacional Autónoma de México. Boletín del Instituto de Geología. No. 97. 160 pp.
- Ferrusquía Villafranca, I. 1984, A review of the early and middle Tertiary mammal faunas of Mexico. Journal of Vertebrate Paleontology. Vol. 4. Pp. 187-198.
- Ferrusquía Villafranca I., Jiménez Hidalgo, E., Ortiz Mendieta, J.A. y Bravo Cuevas, V.M. 2002. El registro paleogénico de mamíferos de México y su significación geológica-paleontológica. En: Montellano Ballesteros, M. y Arroyo Cabrales J. 2002. Avances en los estudios mastopaleozoológicos en México. INAH. México. Pp. 25-46.
- Ferrusquía Villafranca I., Ruíz González, J.E., Torres Hernández, J.R., Anderson, T. H., Urrutia Fucugauchi, J., Martínez Hernández, E. y García Villegas, F. 2016. Cenozoic geology of the Yolomécatl-Tlaxiaco area, Northwestern Oaxaca, Southeastern Mexico. Stratigraphy, structure and regional significance. Journal of South American Earth Sciences. Vol.72. Pp. 191-226.
- Ferrusquía Villafranca I., Pérez Crespo, A., Ruiz González, J.E., Martínez Hernández, E. y Morales Puente, P. 2017. The diet of *Leptomeryx* sp. from the Late Eocene Yolomécatl Formation, NW Oaxaca, Sierra Madre del Sur Morphotectonic Province, SE México and its palaeoecological significance. Geological Magazine. Cambridge University Press. Pp. 1-6.
- Fernández-Jalvo, Y. y Andrews, P. 2016. Atlas of Taphonomic Identifications. 1001+ Images of Fossil and Recent Mammal Bone Modification. Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series. 359 p. DOI 10.1007/978-94-017-7432-1.
- Fernández López, S.R. 1999. Tafonomía y fosilización. En: B. Meléndez. 1998. (Ed). Tratado de Paleontología. Tomo I. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid. 441 p. Pp. 51-107.
- Flügel, E. 2004. Microfacies of Carbonate Rocks. Analysis, Interpretation and Application. Segunda edición. Springer. 1006 p.

- Frailey, D. 1979. The large mammals of the Buda Local Fauna (Arikareean: Alachua County, Florida). *Bulletin Florida State Museum. Biological Sciences*. Vol. 24. Pp. 123-173.
- Frick, C. 1937. Horned ruminants of North America. *Bulletin American Museum of Natural History*. Vol. 69. 669 p.
- Fries, E. 1960. Geología del estado de Morelos y de partes adyacentes de México y Guerrero, Región Central Meridional. *Boletín No. 60. Instituto de Geología. UNAM*. 236 p.
- García Ibaibarriaga, N. 2015. Los microvertebrados en el registro arqueopaleontológico Del País Vasco: cambios climáticos y evolución paleoambiental durante el Pleistoceno Superior. Tesis para obtener el grado de Doctor. Universidad Del País Vasco. 339 p.
- Gentry, A.W. 1994. The Miocene differentiation of Old World Pecora (Mammalia). *Historical Biology*. Vol. 7. Pp. 115-158.
- Gifford, D.P. 1981. Taphonomy and Paleoecology: A Critical Review of Archaeology's Sister Disciplines. En: Schiffer, M. (Ed). *Advances in Archaeological Method and Theory*. New York Academic Press. Vol. 4. Pp. 365-438.
- Gómez Espinosa, C. y Gío Argaez, R. 2009. La tafonomía. una ciencia nueva que estudia el pasado geológico. *Ciencias*. Vol. 96. Pp. 16-22.
- Graham, R.W. 1987. Late Quaternary mammalian faunas and paleoenvironments of the southwestern plains of the United States. *Illinois State Museum. Scientific papers*. Vol. 22. Springfield, Illinois.
- Guerrero Arenas, R., Jiménez Hidalgo, E. y Genise, J.F. 2017. The Oldest Beetle and Bee Ichnofossils from Mexico and their Paleoenvironmental Implications. *Ichnos*. DOI: 10.1080/10420940.2017.1386184.
- Hammer, Ø. Y Harper, D. 2006. *Paleontological Data Analysis*. Blackwell Publishing. Oxford. 351p.
- Hare, P. E. 1980. Organic geochemistry of bone and its relation to the survival of bone in the natural environment. En: Behrensmeyer, A.K. y Hill, A.P. (Eds). *Fossils in the making, Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*. University of Chicago Press. Chicago. Pp. 208-219.
- Hayes, F.G. 2000. The Brooksville 2 Local Fauna (Arikareean, latest Oligocene): Hernando County, Florida. *Florida Museum of Natural History Bulletin*. Vol. 43. Pp. 1-47.

- Hayes, F. G. 2007. Magnetostratigraphy and paleontology of Wagner Quarry (Late Oligocene, Early Arikareean) basal Arikareean Group of the Pine Ridge region, Dawes County, Nebraska. *Florida Museum of Natural History Bulletin*. Vol. 47. Pp. 1–48.
- Henry, C. D., Aranda-Gómez, J. J., 1992. The real southern Basin and Range: mid-to late Cenozoic extension in Mexico: *Geology*, v. 20, p. 701-704.
- Hill, A., & Behrensmeyer, A. K. (1984). Disarticulation patterns of some modern East African mammals. *Paleobiology*, 10, 366–376.
- Hoganson, J.W., Murphy, E.C. y Forsman, N.F. 1998. Chadron, Brule, and Arikaree Formations, North Dakota. En: Terry, D.O., LaGarry, H.E. y Hunt, R.M. (Eds.). *Depositional Environments, Lithostratigraphy, and Biostratigraphy of the White River and Arikaree Groups (Late Eocene to Early Miocene, North America)*. Geological Society of America Special Paper. No. 325. Pp. 185-196.
- Hubbard, R.N.L.B. y Boulter, M.C. 1983. Reconstruction of Palaeogene climate from palynological evidence. *Nature*. Vol. 301. Pp. 147-150.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. 2005. Censo de población y vivienda 2005. INEGI. México.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. 2008. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos Santiago Yolomécatl, Oaxaca.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. 2008. Características edafológicas, fisiográficas, climáticas e hidrográficas de México. INEGI. México.
- Janis, C.M. 1984. Tragulids as living fossils. En: Eldredge, N. y Stanley, S. (Eds). *Living fossils*. Springer. New York. Pp. 87-94.
- Janis, C.M. 1988. An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preferences. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*. Paris. Vol. 5. Pp. 367–387.
- Janis, C.M. 1993. Tertiary Mammal Evolution in the context of changing climates, vegetation, and tectonic events. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. Vol. 24. Pp. 467-500.
- Janis, C.M. 2007. Evolutionary patterns and paleobiology. En: Prothero, D.R. y Foss, S.E. (Eds). *The Evolution of Artiodactyls*. The Johns Hopkins Press. Baltimore. Pp. 292–302.

- Janis, C.M. 2008. An evolutionary history of browsing and grazing ungulates. En: Gordon, I.J. y Prins, H.H.T. (Eds). The ecology of browsing and grazing. Springer. Heidelberg. Pp. 21-45.
- Janis, C.M. y Theodor, J.M. 2014. *Cranial and postcranial morphological data in ruminant phylogenetics*. Zitteliana. Vol. 32. Pp. 15-31.
- Jiménez Hidalgo, E. y Guerrero Arenas, R. 2015. La Fauna Local Iniyoo, el primer conjunto faunístico del Paleógeno continental en el sur de México y Norteamérica. En: Ortiz Escamilla, R. (Comp.) El pasado lejano de la Mixteca. Universidad Tecnológica de la Mixteca. Pp. 15-24.
- Jiménez Hidalgo, E., Guerrero Arenas, R. y Smith, K.T. 2017. *Gregorymys veloxikua*, the oldest pocket gopher (Rodentia: Geomyidae), and the early diversification of Geomyoidea. Journal of Mammalian Evolution. Vol. 25. Pp. 427-439.
- Jiménez Hidalgo, E., Smith, K.T., Guerrero Arenas, R. y Alvarado-Ortega, J. 2015. The first Late Eocene continental faunal assemblage from tropical North America. Journal of South American Earth Sciences. Vol. 57. Pp. 39-48.
- Jiménez-Hidalgo E., Lander, E.B. y Guerrero-Arenas, R. 2018. A revised (Early Arikareean) age for the Late Paleogene Iniyoo Local Fauna of Oaxaca State, Southern Mexico. 1st Paleontological Virtual Congress.
- Jiménez Hidalgo, E., Guerrero Arenas, R., Lander, B., Israde Alcántara, I. y Rodríguez-Caballero, N.W. 2019. The Early Oligocene Iniyoo Local Fauna of Northwestern Oaxaca, southern Mexico. PaleoBios. Vol. 36. Supplement 1. Pp. 188-189.
- Jolliffe, I.T. 1986. Principal component analysis. Springer. New York.
- Jolliffe, I.T. 2002. Principal component analysis. Segunda edición. Springer series in statistics. New York.
- Jouve, G., Francus, P., Lamoureux, S., Provencher Nolet, L., Hahn, A., Haberzettl, T., Fortin, D. y Nuttin, L. 2013. Microsedimentological characterization using image analysis and μ -XRF as indicators of sedimentary processes and climate changes during Lateglacial at Laguna Potrok Aike, Santa Cruz, Argentina. Quaternary Science Reviews. Vol. 71. Pp. 191-204.
- Last, W.M. y De Deckker, P. 1990. Modern and Holocene carbonate sedimentology of two saline volcanic maar lakes, southern Australia. Sedimentology. Vol. 37. Pp. 967-981.

- Loomis, F.B. 1933. The skeleton of *Nanotragulus*. American Journal of Science. Vol. 25. Pp. 390-398.
- López González, F., Grandal D'Angalde, A. y Vidal Romaní, J.R. 1997. Análisis tafonómico de la muestra sea de Linares sur (Lugo, Galicia). Corunna. Vol. 22.
- Lyman, R.L. 1994. Vertebrate Taphonomy. Cambridge Manuals in Archaeology, Cambridge University Press.
- McDowell, F.W. y Clabaugh, S.E., 1979. Ignimbrites of the Sierra Madre Occidental and their relation to the tectonic history of western Mexico. Geological Society of America Special Paper. Vol. 180. Pp. 113-124.
- Macdonald, J.R. y Macdonald, L.J. 1980. A landscape rich with life. En: National Park Service. Agate Fossil Beds. Handbook No. 107. U.S. National Park Service publications and Papers.
- Manea Kritchen, M., Patterson, C., Miller, G., Settle, D. y Erel, Y. 1991. Comparative increases of lead and barium with age in human tooth enamel, rib and ulna. Science of the Total Environment. Vol. 107. Pp. 179-203.
- Martiny, B., Martínez Serrano, R.G., Morán Zenteno, D.J., Macías Romo, C. y Ayuso, R.A. 2000. Stratigraphy, geochemistry and tectonic Significance of the Oligocene magmatic rocks of western Oaxaca, southern Mexico. Tectonophysics. Vol. 318. Pp. 71-98.
- Matthew, W.D. 1905. Notice of two new genera of mammals from the Oligocene of South Dakota. Bulletin of the American Museum of Natural History. Vol. 21. Pp. 21-26.
- Matthew, W.D. 1907. A lower Miocene fauna from South Dakota. Bulletin of the American Museum of Natural History. Vol. 23. Pp. 169-219.
- Matthew, W.D. 1926. On a new primitive deer and two traguloid genera from the Lower Miocene of Nebraska. American Museum Novitates. Vol. 215. Pp. 1-8.
- MacDonald, D.D., Scott, R., Calder, F., Long, E.R. y Ingersoll, G. 1996. Development and evaluation of sediment quality guidelines for Florida coastal waters. Ecotoxicology. Vol. 5. Pp. 253-278.
- Mauk, C.L., Houck, M.A. y Bradley, R.D. 1999. Morphometric analysis of seven species of pocket gophers (*Geomys*). Journal of Mammalogy. Vol. 80. Pp. 499-511.
- Meehan, T.J. y Martin, L.D. 2004. Emended genus description and a new species of *Hypisodus* (Artiodactyla: Ruminantia: Hypertragulidae). En: Lucas, S.G., Zeigler, K.E. y

- Kondrashov, P.E. (Eds.). *Paleogene Mammals*. New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin. Vol. 26. Pp. 137-143.
- Métais, G. y Vislobokova, I.A. 2007. *Basal Ruminants*. En: Prothero, D.R. y Foss, S.E. (Eds.). *The evolution of artiodactyls*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore. Pp. 189-212.
- Mondini, M. 2000. Formación del registro arqueofaunístico en el NOA: hacia un modelo de la acción de carnívoros en abrigos rocosos de la Puna y su borde. *Actas del XIII Congreso Nacional de Arqueología Argentina*. Córdoba. 1999. Tomo II. Pp. 489-496.
- Montalvo, C.I. 2002. Root traces in fossil bones from the Huayquerian (Late Miocene) faunal assemblage of Telen, La Pampa, Argentina. *Acta Geológica Hispana*. Vol. 37. Pp. 37-42.
- Montellano Ballesteros, M. y Jiménez Hidalgo, E. 2006. Mexican fossil mammals, who, where and when?. En: Vega Vera, F., Torrey, G.N., Perrillat, M.C., Montellano Ballesteros, M., Cevallos Ferriz, S.R.S. y Quiroz Barroso, S. (Eds.). *Studies on Mexican Paleontology. Topics in Geobiology*. Vol. 24. Springer, Dordrecht, Holanda. Pp. 249-273.
- Moore, R.C., Ager, D.V., Axelrod, D.I., Banks, H.P., Benson, R.H., Boardman, R.S., Bulman, O.M., Carpenter, F.M., Cheetham, A.H., Colbert, E.H., Cooper, G.A., Delevoryas, T., Dorf, E., C.O. Dunbar, J.T. Dutro, M.F. Glaessner, R.F. Hecker, Gunnar Henningsmoen, Dorothy Hill, R.M. Jeffords, R.L. Kaesler, E.G. Kauffman, A.M. Keen, R.V. Kesling, Teiichi Kobayashi, Bernhard Kummel, A.R. Loeblich, Jr., K.E. Lohman, D.B. Macurda, D.J. McLaren, S.H. Mamay, N.D. Newell, E.C. Olson, C.R. C. Paul, D.M. Raup, R. E.H. Reid, R.A. Reymont, F.H.T. Rhodes, A.S. Romer, A.J. Rowell, Bobb Schaeffer, O.H. Schindewolf, G.G. Simpson, N.F. Sohl, F.G. Stehli, C.J. Stubblefield, Helen Tappan, Curt Teichert, Georges Ubaghs, J. W. Wells, H. B. Whittington, L.R. Wilson and E.L. Yochelson. 1968. *Developments, Trends, and Outlooks in Paleontology*. *Journal of Paleontology*. Vol. 42, No. 6. Pp. 1327-1377.
- National Park Service. 2017. Upper John Day Assemblage. John Day Fossil Beds. <https://www.nps.gov/joda/learn/nature/upper-john-day-assemblage.htm>
- Olson, E.C. 1980. Taphonomy: it's history and role in community evolution. En: Behrensmeyer, A.K. y Hills, A. (Eds.). *Fossils in the making*. University of Chicago Press. Chicago.

- Olsen, S.L. y Shipman, P. 1988. Surface modification on bone: Trampling vs. butchery. *Journal of Archaeological Science*. Vol. 15. Pp. 535–553.
- Ostrooumov, M. 2009. *Mineralogía Analítica Avanzada*. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo y Sociedad Mexicana de Mineralogía.
- Ortíz Pérez, M.A., Hernández Santana, J.R. y Figueroa, J.M. 2004. Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico. En: García Mendoza, A.J., Ordoñez, M.J. y Briones Salas, M. (Eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM. Fondo Oaxaqueño para la conservación de la Naturaleza. World Wildlife Foundation. México. Pp. 43-54.
- Parker, R.B., y Hoots, T. 1976. A Final Kick at the Fluorine Dating Method. *Arizona Academy of Sciences Journal. Proceedings*. Vol. 11. Pp. 9–10.
- Parker, R.B., y Toots, H. 1980. Trace Elements in Bones as Paleobiological Indicators. En: Behrensmeyer, A.K. y Hill, A.P. (Eds). *Fossils in the Making*. University of Chicago Press. Chicago. Pp. 197–207.
- Pearson, P.N. y Palmer, M.R. 2000. Atmospheric carbon dioxide over the past 60 million years. *Nature*. Vol. 406. Pp. 695-699.
- Peredo Mancilla, C.R. 2015. Análisis geológico-estructural de la Zona del Silencio, noreste de México a través de métodos geofísicos potenciales. Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica. Tesis para obtener el grado de Maestra. San Luis Potosí. México.
- Person, A., Bocherus, H., Saliege, J.F., Paris, F., Zeitoun, V. y Gerard, M. 1995. Early Diagenetic Evolution of Bone Phosphate: An X-ray Diffractometry Analysis. *Journal of Archaeological Science*. Vol. 22. Pp. 211–221.
- Prothero, D.R. 1994. The Late Eocene-Oligocene extinctions. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*. Vol.22. Pp. 145-165.
- Prothero, D.R. y Emry, R.J. 2004. The Chadronian, Orellan, and Whitneyan North American land mammal ages. En: Woodburne, M.O. (Ed.). *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America*. Columbia University Press. New York. Pp. 156-168.
- Prothero, D.R. y Foss, S.E. 2007. *The Evolution of Artiodactyls*. John Hopkins Unibiversity Press. Baltimore.
- Ramirez, J.L. y Cevallos Ferriz, S.R.S. 2000. Consideraciones sobre las angiospermas (plantas con flor) fosiles de Mexico. *Geos*. Vol. 20. No. 4. Pp. 433-444.

- Retallack, G.J., Orr, W.J., Prother, D.R., Duncan, R.A., Kester, P.A. y Ambers, C.P. 2004. Eocene-Oligocene extinction and paleoclimatic change near Eugene, Oregon. *Geological Society of America Bulletin*. Vol. 116. Pp. 817-839.
- Retallack, G.J. 2007. Cenozoic paleoclimate on land in North America. *Journal of Geology*. Vol. 115. Pp. 271-94.
- Rodríguez Caballero, N.W. 2019. Interpretación paleoambiental y tafonomía en yacimientos fosilíferos paleogenicos del noroeste de Oaxaca, México. Universidad Michoacana de San Nicolas de Hidalgo. Instituto de Investigaciones en Ciencias de la Tierra. Tesis para obtener el grado de Maestría
- Rogers, C.L., de Cserna, Z., Van Vloten, R., Tavera Amezcua, E. y Ojeda Rivera, J. 1961. Reconocimiento Geológico del Norte de Zacatecas y Áreas Adyacentes en Coahuila, Nuevo León y San Luis Potosí. Consejo de Recursos Naturales no Renovables. Boletín 56. 322 p.
- Solís Castillo, B., Fernandez, G., Vazquez Castro, G., Garcia Ayala, G.B. y Ortiz, M.A. 2018. Paisaje cultural y evidencias estratigráficas del antropoceno en la Mixteca alta, Oaxaca. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. Vol. 70. No. 1. Pp. 147-171.
- Sadiq, M. 1988. Thermodynamic solubility relationships of inorganic vanadium in the marine environment. *Marine Chemistry*. Vol. 23. Pp. 87-96.
- Salas, G.P. 1949, Bosquejo geológico de la Cuenca Sedimentaria de Oaxaca. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*. Vol. 1. No. 1. Pp. 79-156.
- Sapota, T., Aldahan, A. y Al-Aasm, I.S. 2006. Sedimentary facies and climate control on formation of vivianite and siderite microconcretions in sediments of Lake Baikal, Siberia. *Journal of Paleolimnology*. Vol. 36. Pp. 245-257.
- Santamaría Díaz, A., Alaniz Álvarez, S.A. y Nieto Samaniego, A.F. 2008. Cenozoic deformations in the Caltepec fault cover, Tamazulapam region, southern Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. Vol. 25. Pp. 494-516.
- Schlaikjer, E.M. 1935. Contributions to the stratigraphy and paleontology of the Goshen Hole Area, Wyoming. IV. New vertebrates and the stratigraphy of the Oligocene and early Miocene. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. No. 7644. Pp. 97-189.

- Scott, W.B. y Jepsen G.I. 1990. The mammalian fauna of the White River Oligocene: part IV- Artiodactyla. Transactions of the American Philosophical Society. Philadelphia (new series). Vol. 28. Pp. 363-746.
- Sheldon, N.D. y Retallack, G.J. 2004. Regional paleoprecipitation records from the Late Eocene and Oligocene of North America. The Journal of Geology. Vol. 112. Pp. 487-494.
- Spencer, L.M., Van Valkenburgh, B. y Harris, J.M. 2003. Taphonomic analysis of large mammals recovered from the Pleistocene Rancho La Brea tar seeps. Paleobiology. Vol. 29. Pp. 561-575.
- Srivastava, G. y Mehrotra, R.C. 2014. Phytogeographical Implication of *Bridelia* Will. (Phyllanthaceae) Fossil Leaf from the Late Oligocene of India. PLoS ONE. Vol. 9. No. 10. doi:[10.1371/journal.pone.0111140](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0111140).
- Stevens, M.S., Stevens, J.B., y Dawson, M.R. 1969. New early Miocene formation and vertebrate local fauna, Big Bend National Park, Brewster County, Texas. Pearce-Sellards. Series 15. Pp. 1-53.
- Tedford, R.H., Albright III, L.B., Barnosky, A.D., Ferrusquia Villafranca, I., Hunt, R.M., Storer, J.E., Swisher III, C.C., Voorhies, M.R., Webb, S.D. y Whistler, D.P. 2004. Mammalian biochronology of the Arikareean through Hemphillian interval (late Oligocene through earliest Pliocene epochs). En: Woodburne, M.O. (Ed.). Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America, Biostratigraphy and Biochronology. Columbia University Press. New York. Pp. 169-231
- Thenius, E. 2000. Lebende fossilien. Oldtimer der tier. Und Pflanzenwelt. Zeugen der Vorzeit. Verlag Dr. Fried. Rich Pfiel. Munich. Germany.
- Thiry M., Carrillo N., Franke C. y Martineau N. 2013. Technique de préparation des minéraux argileux en vue de l'analyse par diffraction des Rayons X et introduction à l'interprétation des diagrammes. Rapport Technique N° RT131010MTHI. Centre de Géosciences, Ecole des Mines de Paris. Fontainebleau. France. 34 p.
- Thorpe, M.R. 1937. The Merycoidodontidae, an extinct group of ruminant mammals. Memoirs of the Peabody Museum of Natural History. No. 3. Pp. 1-428.
- Tomassini, R.L. y Montalvo, C.I. 2013. Taphonomic modes on fluvial deposits of the Monte Hermoso Formation (early Pliocene), Buenos Aires province, Argentina. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. Vol. 369. Pp. 282-294.

- Trimble D.E. 1980. The Geologic Story of the Great Plains. Geologic Survey Bulletin 1493. Government Printing Office. Washington DC.
- Trueman, C.N. y Turoos, N. 20002. Trace elements in recent and fossil bone apatite. Phosphates: Geochemical, geobiological, and materials importance. Reviews in Mineralogy and Geochemistry. American Mineralogical Society. Vol. 48. 742 p.
- Trujillo Candelaria, J.A. 1977. Posibilidades acuíferas en sedimentos continentales terciarios de la República Mexicana. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana. Tomo XXXVIII. Número 2. Pp. 34-51.
- Van Soest, P.J. 1982. Nutritional Ecology of the Ruminant. O and B Brooks. Inc. Corvallis, Oregon.
- Velde, B. 1977. Clays and clay minerals in natural and synthetic systems. Elsevier. 213 p.
- Villa, P. y Mahieu, E. 1991. Breakage patterns of human long bones. Journal of Human Evolution. Vol. 21. Pp. 27–48.
- Vislobokova, I.A. 1997. Eocene-early Miocene Ruminants in Asia. En: Aguilar, J.P., Lengendre, S. y Michaux, J. (Eds.). Actes du Congrès BiochroM'97. Mémoires et Travaux de l'E.P.H.E. Insitut de Montpellier. Vol. 21. Pp. 213-215.
- Vislobokova, I.A. 2001. Evolution and Classification of Tragulina (Ruminantia, Artiodactyla). Journal of Vertebrate Paleontology. Vol. 35. Pp. 69–145.
- Vislobokova. I.A. 2007. New Data on Late Miocene Mammals of Kohfidisch, Austria. Paleontological Journal. Vol. 41. No. 4. Pp. 451–460.
- Vislobokova, I. 1998. A new representative of the Hypertraguloidea (Tragulina, Ruminantia) from the Khoer-Dzan locality in Mongolia, with remarks on the relationship of the Hypertragulidae. American Museum Novitates. Vol. 3225. Pp. 1-24.
- Von den Dreisch, A. 1976. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. Peabody Museum of Archaeology and Ethnology. Cambridge.
- Wall, W.P. y Hauptman, J.A. 2001. A craniodental interpretation of the dietary habits of *Poebrotherium wilsoni* (Camelidae) from the Oligocene of Badlands National Park, South Dakota. Proceedings of the 6th Fossil Resources Conference. Pp. 76–82.
- Wang, X., Tedford, R.H. y Taylor, B.E. 1999. Phylogenetic systematics of the Borophaginae (Carnivora: Canidae). Bulletin of the American Museum of Natural History. Vol. 243. Pp. 1–391.

- Webb, S.D. y Taylor, B.E. 1980. The Phylogeny of Hornless Ruminants and a Description of the Cranium of *Archaeomeryx*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. Vol. 167. Pp. 117-158.
- Webb, S. D. 1998. Hornless Ruminants. En: Janis, C.M., Scott, K.M. y Jacobs, L.L. (Eds). *Evolution of Tertiary Mammals of North America, Volume I—Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals*. New York. Cambridge University Press. Pp. 463-476.
- Whistler, D.P. y Lander, E.B. 2003. New Late Uintan to early Hemingfordian land mammal assemblages from the undifferentiated Sespe and Vaqueros formation, Orange County, and from the Sespe and equivalent marine formations in Los Angeles, Santa Barbara, and Ventura Counties, southern California. En: Flynn, L.J. (Ed). *Vertebrate fossils and their context. Contributions in honor of Richard H. Tedford*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. Vol. 13. No. 279. Pp. 231-268.
- Zacarias, G.G., de la Fuente, M.S., Fernández, M.S. y Zurita, A.E. 2013. Nueva especie de tortuga gigante del género *Chelonoidis* Fitzinger, del Miembro inferior de la Formación Toropí/ Yupoí (Pleistoceno tardío/Lujanense), Bella Vista, Corrientes, Argentina. *Ameghiniana*. Vol. 50. Pp. 287-297.

ANEXOS

ANEXO 1. DATOS DE MEDICIÓN DE LOS ASTRAGALOS

Tabla 21. Base de datos de los morfotipos sin clasificar, pequeños y grandes, donde se obtuvieron promedios, promedio menos y más la desviación estándar, varianza y kurtosis

Mt	Operación	Pmm	Lmm	Lml	Amd	Pml	Gp	Gi	Gd	Ai	Li	
S/C	$\bar{X}$	9.305238	15.171	15.919	8.2405	8.762	5.791	7.4677	5.544	8.5347	13.32	9.806*
	$\bar{X} + \sigma$	10.90490	16.103	16.914	8.9858	9.485	6.479	8.0935	5.904	9.5123	14.47	
	$\bar{X} - \sigma$	7.705570	14.238	14.924	7.4951	8.039	5.103	6.8420	5.183	7.5571	12.16	
	Varianza	2.558936	0.8697	0.9900	0.5555	0.522	0.473	0.3915	0.130	0.9557	1.333	
	Kurtosis	8.149469	1.4023	-0.4531	0.8837	-0.385	0.851	2.0608	0.685	1.3797	0.137	
Mp	$\bar{X}$	8.48	14.536	15.088	7.7066	8.145	5.311	7.0757	5.645	7.9275	12.39	9.230*
	$\bar{X} + \sigma$	9.477240	15.267	15.819	8.4232	8.671	5.982	7.6332	6.104	9.1035	13.05	
	$\bar{X} - \sigma$	7.482759	13.804	14.356	6.9900	7.619	4.640	6.5181	5.186	6.7514	11.72	
	Varianza	0.994488	0.5348	0.5354	0.5135	0.276	0.449	0.3108	0.210	1.3830	0.435	
	Kurtosis	0.328613	-1.1543	-2.8789	0.7379	-0.417	-0.631	-0.5961	-0.512	-0.7809	-0.989	
Mg	$\bar{X}$	10.05545	15.632	16.335	8.6772	9.1555	6.1655	7.7172	5.4609	8.9763	13.917	10.20*
	$\bar{X} + \sigma$	12.97816	16.266	17.0611	8.8557	9.4423	6.3566	8.0203	5.5230	9.2189	14.924	
	$\bar{X} - \sigma$	8.345861	14.836	15.4828	8.2548	8.6198	5.7283	7.1667	5.2116	8.4837	12.913	
	Varianza	2.922707	0.6346	0.72613	0.1784	0.2868	0.1911	0.3031	0.0621	0.2426	1.0070	
	Kurtosis	8.9681103	2.56010	-1.3315	1.10569	-0.373	-1.590	4.20282	-0.395	1.16874	0.3802	

* Valor promedio del $\bar{X}$ de las diez medidas utilizadas en los astrágalos.

ANEXO 2: MODIFICACIONES TAFONÓMICAS

Tabla 22. Modificaciones tafonómicas observados en los ejemplares del material postcraneal de *Nanotragulus*

UMPE	Postcráneo	Localidad/Nivel	Modificaciones tafonómicas
876	Axis	CDL 10	Descamación, marcas de raíces y grietas perpendiculares.
880	Vértebra cervical	CDL 10	Grietas paralelas y perpendiculares.
881	Vertebra torácica	CDL 10	Grietas paralelas y perpendiculares, y concreciones de manganeso.
885	Vertebra torácica	CDL 10	Grietas paralelas y perpendiculares, descamación y concreciones de manganeso.
886	Vertebra torácica	CDL 10	Grietas perpendiculares, concreciones de manganeso, y reemplazo por cristales de calcita.
888	Vertebra torácica	CDL 10	Grietas paralelas.
887	Costilla	CDL 10	Grietas perpendiculares, concreciones de manganeso, y marcas lineales en forma V.
890	Costilla	CDL 10	Grietas perpendiculares y reemplazo por cristales de calcita.
875	Húmero	CDL 10	Profundas grietas perpendiculares, grietas paralelas y pocos hoyos.
807	Radio-ulna	LC 31	Profundas grietas paralelas, hoyos en el cuerpo, concreciones de manganeso y líneas en forma de V por arrastre.
818	Radio-ulna	CDL 12	Profundas grietas paralelas y perpendiculares, y reemplazo por cristales de calcita.
819	Radio-ulna	CDL 12	Profundas grietas perpendiculares, pisoteo, y hoyos en epífisis.
820	Radio-ulna	CDL 10	Profundas grietas perpendiculares, grietas paralelas y pocos hoyos.
821	Radio-ulna	CDL 12	Profundas grietas perpendiculares, grietas paralelas y pocos hoyos.
877	Hueso radial	CDL 10	Digestión y pocos hoyos.
878	Hueso radial	CDL 10	Ninguna.
879	Hueso radial	CDL 10	Escasas perforaciones.

865	Metacarpiano	CDL 10	Profundas grietas perpendiculares, marcas de raíces ramificadas, y pocos hoyos.
866	Metacarpiano	CDL 10	Grietas perpendiculares y reemplazo por cristales de calcita.
867	Metacarpiano	CDL 10	Profundas grietas perpendiculares, y concreciones de manganeso.
868	Metacarpiano	CDL 10	Digestión, reemplazo por cristales de calcita en cavidad medular y pocos hoyos.
869	Metatarsiano	CDL 10	Profundas grietas perpendiculares, marcas lineales en forma V, y marcas de raíces.
870	Metatarsiano	CDL 10	Profundas grietas perpendiculares y marcas de raíces.
871	Metatarsiano	CDL 10	Profundas grietas perpendiculares, digestión solo en parte distal, concreciones de manganeso, reemplazo por cristales de calcita, y marcas de raíces.
872	Metatarsiano	CDL 10	Digestión en epífisis, profundas grietas perpendiculares, y reemplazo por cristales de calcita.
873	Metatarsiano	CDL 10	Digestión completa y grietas perpendiculares.
824	Tibia	CDL 12	Profundas grietas perpendiculares, grietas paralelas, líneas en forma de V, y pocos hoyos.
825	Tibia	CDL 10	Profundas grietas perpendiculares, grietas paralelas, y líneas en forma de V.
826	Tibia	CDL 10	Profundas grietas perpendiculares, hoyos y concreciones de manganeso.
827	Tibia	CDL 10	Profundas grietas perpendiculares, extensas grietas paralelas y pocos hoyos.
828	Tibia	CDL 10	Profundas grietas perpendiculares, grietas paralelas, digestión, pisoteo y descamación.
87	Calcáneo	LC 11	Profundas grietas perpendiculares, pocos hoyos, concreciones de manganeso, líneas en forma de U por raíces y marcas lineales de forma de V por arrastre.
107	Calcáneo	LC 11	Grietas paralelas y perpendiculares, líneas en forma de U por raíces, pisoteo, líneas en forma de V por arrastre, descamación, y hoyos en el cuerpo.
862	Calcáneo	LC 31	Digerido completamente, perforaciones profundas en el cuerpo, pisoteo, y concreciones de manganeso.
874	Calcáneo	CDL 10	Profundas grietas perpendiculares, grietas paralelas, y líneas en forma de V.
49	Astrágalo	JB 10	Digestión completa, grietas perpendiculares, una profunda grieta paralela, concreciones de manganeso, pocos hoyos profundos, y líneas en forma de V.
52	Astrágalo	JB 10	Grietas perpendiculares, escasas perforaciones profundas por arrastre, líneas en forma de V por transporte, marcas de raíces y una coloración naranja en epífisis proximal.
194	Astrágalo	JB 10	Digestión en epífisis, profundas grietas paralelas en la mitad del cuerpo, una profunda grieta perpendicular en la parte media del lado lateral, perforaciones profundas en epífisis, y concreciones de manganeso.
577	Astrágalo	CDL 3	Digestión en epífisis, profundas grietas perpendiculares en la parte distal del lado lateral, perforaciones profundas en todo, reemplazo por cristales de calcita, y concreciones de manganeso.

578	Astrágalo	JB 7	Digestión completa, reemplazo por cristales de calcita en epífisis, perforaciones profundas en todo el cuerpo, profundas grietas perpendiculares, líneas en forma de V por arrastre, y hay un cambio de coloración en cuerpo que se torna blanco.
579	Astrágalo	CDL 3	Profundas grietas perpendiculares a la mitad de cuerpo, perforaciones profundas en cuerpo, líneas en forma de V por posible pisoteo, y concreciones de manganeso.
815	Astrágalo	LC 11	Digestión completa, reemplazo por cristales de calcita en epífisis, perforaciones profundas en todo el cuerpo, grietas perpendiculares, líneas en forma de V por arrastre, y concreciones de manganeso.
816	Astrágalo	JB 10	Grietas paralelas, reemplazo por cristales de calcita, líneas en forma de U por mordeduras de roedores, y concreciones de manganeso.
817	Astrágalo	LC 22	Digestión completa, profunda grieta perpendicular en la parte proximal lateral, perforaciones profundas en todo el cuerpo, y líneas en forma de U por mordeduras de roedores y raíces.
47	Astrágalo	JB 10	Hoyos y perforaciones profundas en todo el cuerpo, concreciones de manganeso, y líneas en forma de V por posible arrastre.
87	Astrágalo	LC 11	Profunda grieta perpendicular a la mitad de cuerpo, perforaciones profundas, hoyos en el cuerpo, concreciones de manganeso, reemplazo por cristales de calcita en epífisis, y marcas de raíces.
86	Astrágalo	LC 11	Extensas grietas paralelas por intemperismo y algunas grietas perpendiculares, descamación severa a lo largo del cuerpo, línea en forma de U por raíz de planta, y hoyos en el cuerpo.
145	Astrágalo	JB 8	Digestión completa, profundas grietas perpendiculares y paralelas, hoyos en todo el cuerpo, concreciones de manganeso, líneas en forma de U por mordeduras de roedores, y en forma V por posible arrastre.
146	Astrágalo	JB 8	Profundas grietas perpendiculares, hoyos en cuerpo, coloración del cuerpo cambia a blanco en ciertos lugares, concreciones de manganeso, líneas en forma de U por raíces, reemplazo por cristales de calcita en epífisis, y líneas en forma de V por arrastre.
210	Astrágalo	JB 7	Profunda grieta perpendicular a la mitad del cuerpo, hoyos en el cuerpo, coloración del cuerpo cambia a blanco en ciertos lugares, concreciones de manganeso, reemplazo por cristales de calcita en epífisis, y líneas en forma de V por arrastre.
344	Astrágalo	CDL 10	Digestión completa, grietas perpendiculares y una profunda grieta paralela en la parte ventral lateral proximal, perforaciones profundas, pisoteo, decoloración naranja, líneas en forma de V, y concreciones de manganeso.
804	Astrágalo	LC 23	Completamente digerido, reemplazo por cristales de calcita, perforaciones profundas en todo el cuerpo, ligeras grietas paralelas, y descamación.
811	Astrágalo	CDL 10	Se encuentra en perfecto estado con la excepción de algunas ligeras grietas perpendiculares

812	Astrágalo	CDL 10	Grietas paralelas y perpendiculares, comienzo de descamación, hoyos en el cuerpo, decoloración blanca y concreciones de manganeso.
813	Astrágalo	JB 10	Profunda grieta perpendicular a la mitad del cuerpo, hoyos en el cuerpo, y cambio de coloración a blanco en ciertas partes del cuerpo.
814	Astrágalo	JB 7	Extensas grietas paralelas, decoloración amarillo-naranja, concreciones de manganeso, hoyos en el cuerpo, líneas en forma de U por raíces y mordeduras de roedor, líneas en forma de V por arrastre, y reemplazo por cristales de calcita en epífisis.
857	Astrágalo	LC 22	Completamente digerido, una grieta paralela, concreciones de manganeso, perforaciones profundas, y líneas en forma de V por arrastre.
830	Falange proximal	CDL 10	Líneas en forma de U por raíces y concreciones de manganeso.
831	Falange proximal	CDL 10	Grietas perpendiculares, intemperismo, líneas en forma de U por raíces, hoyos en el cuerpo, y cambio de color a más blanco.
832	Falange proximal	CDL 10	Extensas grietas perpendiculares, y líneas en forma de U por raíces de plantas.
833	Falange proximal	CDL 10	Profunda grieta perpendicular cerca de la epífisis distal además de otras ligeras grietas perpendiculares, hoyos en el cuerpo, descamación, y líneas en forma de U por raíces.
834	Falange proximal	CDL 10	Digestión en epífisis, profunda grieta perpendicular cerca de la epífisis distal, ligeras grietas perpendiculares, hoyos en el cuerpo, líneas en forma de U por raíces, y pérdida de coloración de cuerpo.
835	Falange proximal	CDL 10	Profunda grieta perpendicular cerca de la epífisis distal, ligeras grietas perpendiculares y paralelas, líneas en forma de U por raíces y hoyos en el cuerpo.
836	Falange media	CDL 10	Profunda grieta perpendicular en la parte media del hueso, ligeras grietas perpendiculares, hoyos en el cuerpo, e intemperismo.
837	Falange media	CDL 10	Extensas grietas perpendiculares, líneas en forma de U por raíces, e intemperismo.
838	Falange media	CDL 10	Grietas perpendiculares, hoyos en el cuerpo, e intemperismo.
839	Falange media	CDL 10	Ligeras grietas perpendiculares, líneas en forma de V por arrastre, y hoyos en el cuerpo.
840	Falange distal	CDL 10	Grieta perpendicular.

*CDL= Conejo de Lucy; JB = Jesus Bones; LC = La Cruda.