



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

**Taxonomía y Ecología alimentaria
de camélidos del Pleistoceno
tardío de Hidalgo, Puebla y
Tlaxcala**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN

P R E S E N T A:
MARIANA CONTRERAS LÓPEZ

DIRECTOR DE TESIS:
DR. VICTOR MANUEL BRAVO CUEVAS

MINERAL DE LA REFORMA, HGO., 2018



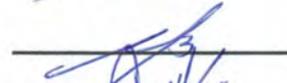
Mineral de la Reforma, Hgo., a 25 de septiembre de 2018

Número de control: ICBI-D/783/2018
Asunto: Autorización de impresión de tesis.

M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR

Por este conducto le comunico que el comité revisor asignado a la C. Mariana Contreras López, alumna de la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación con número de cuenta 364371, autoriza la impresión del proyecto de tesis titulado "Taxonomía y Ecología alimentaria de camélidos del Pleistoceno tardío de Hidalgo, Puebla y Tlaxcala" en virtud de que se han efectuado las revisiones y correcciones pertinentes.

A continuación se registran las firmas de conformidad de los integrantes del comité revisor.

PRESIDENTE	Dra. Katia Adriana González Rodríguez	
SECRETARIO	Dr. Florent Rivals	
VOCAL	Dr. Víctor Manuel Bravo Cuevas	
SUPLENTE	M. en C. Miguel Ángel Cabral Perdomo	

Sin otro particular reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.

Atentamente
 "Amor, Orden y Progreso"

Dr. Óscar Rodolfo Suárez Castillo
 Director del ICBI



ORSC/LVCL

Ciudad del Conocimiento
 Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5 Colonia
 Carboneras, Mineral de la Reforma, Hidalgo,
 México. C.P. 42184
 Teléfono: +52 (771) 71 720 00 ext. 2231
 Fax 2109
 direccion_icbi@uaeh.edu.mx



CONFÍA EN TUS INSTINTOS, DOVAHKIIN.
TU SANGRE TE MOSTRARÁ EL CAMINO.
PAARTHURNAX

—Utúlie'n aurë! Aiya Eldalie ar Atanatári, utúlie'n aurë!

—Auta i lómë!

J.R.R. Tolkien

*He aprendido a mirar hacia atrás y apreciar mis momentos de prueba
que me hicieron lo que soy.*

V

Agradecimientos

A **mi familia**, en especial a mis padres **Jesús** y **Ana María** por darme su apoyo incondicional y su confianza en todo momento, por siempre impulsarme y nunca dejarme vencer, por todo el cariño, los consejos y los cuidados que me dan, también a mis **angelitos de cuatro patas** por animarme, soportarme y hacerme pasar buenos momentos, por eso y mucho más, gracias, **¡los adoro y amo muchísimo!**

Al **Dr. Victor Manuel Bravo Cuevas** por haberme aceptado como su tesista noctámbula, por compartirme sus conocimientos paleontológicos, por su paciencia y apoyo durante estos dos años de estancia.

A los miembros del comité tutorial: **Dr. Florent Rivals**, quien a pesar de la distancia y de no conocerme accedió con gusto ser parte de este proyecto, a la **Dra. Katia Rodríguez** y al **M. en C. Miguel Ángel Cabral**, gracias a todos por tomarse el tiempo de revisar y mejorar esta tesis.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (**CONACYT**) por el apoyo económico brindado durante la realización de este proyecto.

A mis profesores de la **Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo** por contribuir en mi formación académica, así como también al personal que labora en el área académica de Biología por su ayuda en los procesos administrativos.

Al **Dr. Joaquín Arroyo Cabrales** y al personal del Laboratorio de Arqueozoología “M. en C. Ticul Álvarez Solórzano”, Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico (SLAA) del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH) por haberme permitido revisar el material de *Camelidae* que tienen alojado en el laboratorio.

A **Солнышко**, que a pesar de la distancia y de los años en los que no supimos el uno del otro decidiste estar a mi lado dándome tu apoyo e incondicional cariño, gracias por estar ahí, por soportarme en todos mis moods, por aguantar mis problemas, por

enseñarme juegos adictivos, por los bailes en las maquinitas, por los ánimos y muchas cosas más, siempre serás mi *Sin'dorei* favorito, **te amo mucho clic~**

A mis *Dras. Preciosas de Paleo*: **Eli** (unnie mayor), **Chio** Elizabrh y **Citis** por los **maravillosos meses** de diversión que nunca olvidaré, por apoyarme siempre **que se requería**, por haber hecho amena mi estancia en Paleo, por aquellas pláticas mundanas o serias que llegamos a tener, por ser parte de mi Magic shop y sobre todo gracias por haber sido como mis hermanas mayores. **¡Las quiero mucho mucho mucho!**

A mis **camaradas del posgrado**: Dr. Pepe, Jesús, Adri, Lucero, Víctor, Erika, Génesis y Claudia, gracias por los momentos de diversión y por soportar mis quejas, también a todos los compañeros con los que llegué a convivir en algún momento, de todos me llevo buenos recuerdos y enseñanzas.

A mis **amigos Buapos, Escolapios y Netizen (Twitter y LM)** por el apoyo, consejos y cariño que me han brindado desde el primer momento en el que los conocí, gracias por todo, **se les quiere**.

A la **fauna pleistocénica**, ya que sin su presencia este trabajo no habría existido.

A **todos gracias totales** por haberse cruzado en mi vida y espero que sigan conmigo por un largo rato más.

Walk with me, fly with me to the end of the sky~

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
ANTECEDENTES	4
Características de la familia Camelidae	4
Caracterización del hábito alimentario	8
HIPÓTESIS	9
JUSTIFICACIÓN	10
OBJETIVOS	10
ÁREA DE ESTUDIO	11
MARCO GEOLÓGICO	12
Hidalgo	13
Puebla	16
Tlaxcala	17
MATERIAL Y MÉTODOS	18
Trabajo de gabinete	18
Microdesgaste dental	19
RESULTADOS	24
Paleontología sistemática	24
RESULTADOS DEL ANÁLISIS DE MICRODESGASTE	69
DISCUSIÓN	74
Hábito alimentario	77
CONCLUSIONES	83
BIBLIOGRAFÍA	84
ANEXO	95
Toma de medidas	95

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de <i>Camelops hesternus</i> durante el Pleistoceno tardío en México	6
Figura 2. Distribución de <i>Hemiauchenia gracilis</i> durante el Pleistoceno tardío en México	6
Figura 3. Distribución de <i>Hemiauchenia macrocephala</i> durante el Pleistoceno tardío en México7	
Figura 4. Distribución de <i>Palaeolama mirifica</i> durante el Pleistoceno tardío en México.....	7
Figura 5. Mapa las áreas de estudio y las localidades que se trabajaron.....	12
Figura 6. Carta geológica de las localidades Las Cajas (HGO-46) y El Barrio (HGO-47).....	14
Figura 7. Carta geológica de la localidad La Moneda (HGO-14)	14
Figura 8. Carta geológica de las localidades Barranca del Berrendo (HGO-28) y Barranca de San Agustín (HGO-29).....	15
Figura 9. Carta geológica de la localidad San Gabriel Azteca (HGO-49).....	15
Figura 10. Carta geológica del área de las localidades Hormigas (PUE-5), Dos Cruces (PUE-3), Barranca Xocoa (PUE-7) y Tres Caminos (PUE-13).....	17
Figura 11. Carta geológica de la localidad Atlahuetzía (TLAX-1).....	18
Figura 12. Banda de esmalte con una sección dañada y una muestreable	20
Figura 13. Esquema de un m3 en donde se señalan las estructuras que lo conforman	20
Figura 14. Material de alta y baja resolución sobre las bandas de esmalte	21
Figura 15. Variables cuantificadas en el microdesgaste observadas en el ejemplar UAHMP-1142 (<i>Hemiauchenia gracilis</i>) a un aumento de x35.....	23
Figura 16. UAHMP-281, <i>Camelops hesternus</i> , fragmento de mandíbula en vistas lingual (A) y oclusal (B).....	27
Figura 17. UAHMP-1524, <i>Camelops hesternus</i> , primer molar inferior derecho (m1) en vista oclusal	29
Figura 18. UAHMP-260, <i>Camelops hesternus</i> , segundo molar inferior derecho (m2) en vista oclusal	30
Figura 19. UAHMP-302, <i>Camelops hesternus</i> , tercer molar inferior derecho (m3) en vista oclusal	32
Figura 20. UAHMP-4184, <i>Camelops hesternus</i> , 3a o 4a vertebra cervical en vistas anterior (A) y posterior (B).....	34

Figura 21. UAHMP-1008, <i>Camelops hesternus</i> , 6a vértebra cervical en vistas anterior (A) y posterior (B).....	36
Figura 22. UAHMP-4155, <i>Camelops hesternus</i> , vértebra torácica en vistas anterior (A) y posterior (B).....	38
Figura 23. UAHMP-1137, <i>Camelops hesternus</i> , radioulna en vistas anterior (A), posterior (B) y ventral (C).....	40
Figura 24. UAHMP-272, <i>Camelops hesternus</i> , escafoides en vistas ventral (A) y lateral (B).....	42
Figura 25. UAHMP-4158, <i>Camelops hesternus</i> , fragmento de fémur en vistas ventral (A), lateral (B) y posterior (C).....	44
Figura 26. UAHMP-1140, <i>Camelops hesternus</i> , astrágalo en vistas anterior (A), posterior (B), lateral (C) y medial (D).....	46
Figura 27. UAHMP-336 (A, B) y UAHMP-217 (C), <i>Camelops hesternus</i> , falanges proximales en vistas anterior (B) y posterior (A y C).....	48
Figura 28. UAHMP-1102, <i>Hemiauchenia gracilis</i> , vértebra torácica en vistas anterior (A) y posterior (B).....	52
Figura 29. UAHMP-4138, <i>Hemiauchenia gracilis</i> , húmero en vistas anterior (A), posterior (B) y ventral (C).....	55
Figura 30. UAHMP-4137, <i>Hemiauchenia gracilis</i> , radioulna en vista anterior (A), medial (B), dorsal (C), detalle de la epífisis distal en vista medial (D) y ventral (E).....	59
Figura 31. UAHMP-4181, <i>Hemiauchenia gracilis</i> y OCMP 024, <i>Lama glama</i> , cinturas pélvicas en vistas dorsal (A y C) y lateral (B y D).....	61
Figura 32. UAHMP-925, <i>Hemiauchenia macrocephala</i> , fragmento de mandibular con m1-m3 en vistas bucal (A) y oclusal (B).....	64
Figura 33. UAHMP-4174, <i>Palaeolama mirifica</i> , escápula izquierda en vistas ventral (A) y lateral (B).....	68
Figura 34. Microfotografías del desgaste observado en: A) <i>Hemiauchenia gracilis</i> de la Barranca del Berrendo, B) <i>Hemiauchenia macrocephala</i> de Tres caminos, C) <i>Palaeolama mirifica</i> de la Barranca Xocoa y D) <i>Camelops hesternus</i> de Atlihuetzía.....	72
Figura 35. Gráfica bivariable de los promedios de las estrías y las fosas de ungulados actuales y los individuos fósiles estudiados.....	73
Figura 36. Medidas tomadas en los molares.....	95
Figura 37. Mediciones realizadas en las vértebras.....	96

Figura 38. Mediciones realizadas en las escápulas	97
Figura 39. Medidas tomadas en el húmero	98
Figura 40. Mediciones realizadas en las radioulnas	99
Figura 41. Medidas realizadas en el escafoides.....	100
Figura 42. Mediciones realizadas en la cintura pélvica.....	100
Figura 43. Mediciones realizadas en el fémur	101
Figura 44. Mediciones tomadas en el astrágalo	102
Figura 45. Mediciones tomadas en las falanges.....	103

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Cuadro comparativo de las diferencias de las variables que se cuantificaron.....	22
Tabla 2. Medidas del ejemplar UAHMP-4184	33
Tabla 3. Medidas del ejemplar UAHMP-1108	35
Tabla 4. Medidas del ejemplar UAHMP-4155	37
Tabla 5. Medidas del ejemplar UAHMP-1137	39
Tabla 6. Medidas del ejemplar UAHMP-272	41
Tabla 7. Medidas del ejemplar UAHMP-4158	43
Tabla 8. Medidas del ejemplar UAHMP-1140	45
Tabla 9. Medidas de los ejemplares UAHMP-336 y UAHMP-217	48
Tabla 10. Medidas del ejemplar UAHMP-1102.....	51
Tabla 11. Medidas del ejemplar UAHMP-4138.....	54
Tabla 12. Medidas del ejemplar UAHMP-4137.....	58
Tabla 13. Medidas del ejemplar UAHMP-4181.....	61
Tabla 14. Medidas del ejemplar UAHMP-4174.....	68
Tabla 15. Variables del microdesgaste realizado en los individuos de <i>Hemiauchenia gracilis</i> (HGO-28: Epazoyucan III, Barranca del Berrendo), <i>Hemiauchenia macrocephala</i> (PUE-13: Tres Caminos), <i>Palaeolama mirifica</i> (PUE-7: Barranca Xocoa) y <i>Camelops hesternus</i> (TLAX-1: Atlahuetzía).....	74
Tabla 16. Medidas de los ejemplares UAHMP-260, UAHMP-281, UAHMP-302, UAHMP-1524 y UAHMP-925.....	104

RESUMEN

La familia Camelidae apareció en Norteamérica a mediados del Eoceno y se extinguió a finales del Pleistoceno habitando actualmente en África, Asia y Sudamérica. Este grupo incluye a las tribus Camelini (camellos) y Lamini (llamas). En México, los restos pertenecientes a este grupo son relativamente diversos y abundantes en depósitos del Pleistoceno tardío. El material fósil perteneciente a estos artiodáctilos incluye cráneos, mandíbulas, dientes aislados y diversos elementos postcraneales. A pesar de que la presencia de los camélidos en los depósitos del Pleistoceno tardío es común, se carecen de estudios que aborden el papel ecológico que tuvieron. En este trabajo se determinó la identidad taxonómica de los camélidos del Pleistoceno tardío que habitaron en los estados de Hidalgo, Puebla y Tlaxcala mediante una revisión bibliográfica y del material alojado en el Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, así como también se obtuvieron los patrones de desgaste de algunos de los individuos de camélidos que habitaron en tales estados a través de la técnica de microdesgaste de baja magnificación con el fin de poder determinar la causa del desgaste del esmalte y el hábito alimentario de los mismos. Se identificó a *Hemiauchenia gracilis* en el estado de Hidalgo, a *Hemiauchenia macrocephala* y *Palaeolama mirifica* en Puebla y a *Camelops hesternus* en Hidalgo y Tlaxcala. En *H. gracilis* (A), *H. macrocephala* (B) y *P. mirifica* (C) el desgaste fue provocado tanto por la atrición y la abrasión siendo la atrición un poco más dominante, en *P. mirifica* (D) el desgaste fue provocado a partir del efecto de la atrición y en *C. hesternus* (E y F) el desgaste ocurrió por la abrasión. Posiblemente el desgaste ocasionado por la atrición ocurrió a partir de la ingesta de los recursos bióticos y/o abióticos que había en el lugar en donde habitaban ya que la masticación en todos los camélidos es la misma. En cuanto al hábito alimentario, *H. gracilis* (A) y *H. macrocephala* (B) presentaron un hábito alimentario ramoneador, *P. mirifica* (C y D) y *C. hesternus* (F) tuvieron hábitos mixtos que dependían de la temporada y la región y *C. hesternus* (E) tuvo hábitos mixtos del tipo alimento por alimento (meal-to-meal).

INTRODUCCIÓN

La época del Pleistoceno conocida como la Edad de hielo, inició hace 2.6 millones de años (m.a.) y terminó hace 11,000 años aproximadamente. Una de las características del Pleistoceno es la fluctuación climática que ocurría, es decir, los periodos de glaciación y de interglaciación que hubo, dichos cambios afectaron a la flora y la fauna y fueron más notorios a finales del Pleistoceno (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2002; Bell *et al.*, 2004).

Por ejemplo, en México el clima frío de las glaciaciones pleistocénicas permitió que la flora templada como los pinos (*Pinus*) y encinos (*Quercus*) se expandiera en las regiones montañosas (las Sierras, la Faja Volcánica Transmexicana y las zonas elevadas del Sur), mientras que la vegetación subtropical se encontraba en zonas costeras. Asimismo, se ha sugerido que hace 18,000 años el clima era ligeramente más frío que ahora con pastizales más secos y 4,000 años después hubo un cambio en donde los pastizales disminuyeron, mientras que los bosques aumentaron, lo que generó un aumento en la humedad en la parte central del país (Moreno-Letelier, 2009).

Es también durante el Pleistoceno en donde la megafauna (mamíferos que pesan más de 45 kg) dominaba el planeta. Actualmente, la mayoría de esas especies están extintas, algunas de las especies que sobrevivieron a esta extinción son *Antilocapra americana* (berrendo) y *Odocoileus virginianus* (venado cola blanca), entre otros (Arroyo-Cabrales *et al.*, 2002; Lange, 2002).

En México, la mayoría de las localidades fosilíferas que se conocen pertenecen al Pleistoceno tardío (126,000 – 11,000 años), siendo las más estudiadas la Cueva de San Josecito, Nuevo León y Valsequillo, Puebla (Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010). El registro de mamíferos fósiles que se encuentran en las localidades del Pleistoceno tardío se compone de carnívoros (tigres dientes de sable, lobos, osos), roedores, lagomorfos (conejos), xenartros (armadillos, gliptodontes, perezosos gigantes), perisodáctilos (caballos), proboscídeos (mastodontes, gonfoterios, mamutes) y artiodáctilos (tapires, bisontes, antilocápridos y camélidos) (Jiménez-Hidalgo *et al.*, 2015).

Dentro del orden Artiodactyla se encuentra a la familia Camelidae, este grupo se caracteriza por tener incisivos espatulados, molares con costillas bien desarrolladas, metapodiales III y IV funcionales y metapodiales II y V reducidos o ausentes. El grupo es originario de Norteamérica, donde apareció a mediados del Eoceno y se extinguió del mismo a finales del Pleistoceno habitando actualmente en Sudamérica, Asia y África (Honey *et al.*, 1998).

Se han encontrado restos fósiles de camélidos en diferentes localidades alrededor del mundo, por mencionar a algunos están registrados en los E.U.A., Canadá, México, Argentina, Bolivia, Brasil, Rusia, Ucrania, España, Italia, Afganistán (Paleobiology database, 2016). En México se tienen registros de camélidos del Pleistoceno tardío en estados como Hidalgo, Puebla y Tlaxcala (Bravo-Cuevas *et al.*, 2012; Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo, 2015; Sánchez-Salinas *et al.*, 2016).

Algunas de las especies de camélidos que se han reportado en México son *Camelops hesternus*, *Hemiauchenia gracilis*, *Hemiauchenia macrocephala* y *Palaeolama mirifica*. Con relación a este registro, se ha reportado la presencia de una sola especie en una misma localidad o la convivencia de dos especies en una misma localidad (ej., *Camelops hesternus* y *Hemiauchenia macrocephala*) (Bravo-Cuevas *et al.*, 2016).

El hecho de que dos especies de camélidos pudieran habitar en un mismo sitio se debe a que existían los recursos biológicos necesarios para poder mantenerlos. El poder conocer los hábitos alimentarios de los organismos extintos puede proveer información valiosa acerca de diversos aspectos ecológicos, tales como la repartición de recursos, preferencias alimentarias, estructura de las comunidades antiguas y evidencia indirecta del ambiente (Rodríguez-Flores, 2010; Rivals *et al.*, 2015).

La caracterización del hábito alimentario en formas fósiles puede realizarse por medio de diversas técnicas, las cuales en su mayoría emplean a los elementos dentales. Una de las razones por las cuales dichos elementos son tan utilizados en diversos estudios se debe a que son abundantes, su identificación es rápida y a su resistencia a la diagénesis (Calandra y Merceron, 2016). De igual forma, los elementos dentales pueden

analizarse de distintas maneras, uno de los métodos empleados es el microdesgaste (Solounias y Semperebon, 2002).

El microdesgaste se ha utilizado para determinar los patrones de microdesgaste de los dientes de animales actuales y extintos, recientemente su uso se ha expandido en menor medida en carnívoros como cánidos, félidos y úrsidos, al igual que en la microfauna como en roedores y en mayor cantidad se ha usado en perisodáctilos y artiodáctilos como son los camélidos, dicho patrón refleja las posibles condiciones que había en el hábitat así como también se pueden hacer reconstrucciones de la dieta que tuvieron los individuos (DeSantis, 2016; Ungar *et al.*, 2006; Xia *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2016).

Por lo tanto, la finalidad de este proyecto fue determinar la identidad taxonómica de los camélidos del Pleistoceno tardío que habitaron en los estados de Hidalgo, Puebla y Tlaxcala, así como también se obtuvieron los patrones de desgaste de algunos de los individuos de camélidos que habitaron en tales estados con el fin de poder determinar la causa del desgaste del esmalte y el hábito alimentario de los mismos.

ANTECEDENTES

Características de la familia Camelidae

A mediados del Eoceno (46 m.a.) aparece en América del Norte la familia Camelidae, la cual durante el Mioceno tardío (17.5-16 m.a.) se diversificó dando origen a dos tribus: Camelini que surge a partir del género *Procamelus* y Lamini que apareció del género *Aepycamelus*. A pesar de que esta familia desapareció de Norteamérica a finales del Pleistoceno, aún es posible encontrar representantes de ambas tribus en América del Sur, África y Asia, tales como vicuñas, guanacos, alpacas, llamas, camellos y dromedarios, esto se debe a las migraciones que ocurrieron durante el Mioceno tardío con la llegada de la tribu Camelini a Eurasia y tal vez a África y la migración de la tribu Lamini a América del Sur durante el Pleistoceno temprano (Bravo-Cuevas *et al.*, 2012; Heintzman *et al.*, 2015; Honey *et al.*, 1998; Marshall, 1988; Scherer, 2012).

Esta familia se diferencia de otros artiodáctilos por varios aspectos, el cráneo carece de armamentos como cuernos y también presenta una cresta sagital, la sínfisis mandibular está fusionada; en la mayoría de los camélidos los incisivos superiores 1-2 (I1-2) están ausentes o reducidos, el I3 usualmente es caniniforme y los incisivos inferiores son espatulados; los molares superiores están comprimidos transversalmente, con cuatro cúspides y sin paracono e hipocono, de igual forma, los molares tienen unas estructuras llamadas costillas; los metapodiales III y IV son funcionales, su superficie dorsal está aplanada y pueden estar completamente fusionados; sin embargo, los metapodiales II y V están reducidos o ausentes (Honey *et al.*, 1998).

Los géneros *Blancocamelus*, *Camelops*, *Hemiauchenia*, *Paleolama* y *Titanotylopus* se han reportado y estudiado en varios estados de la República mexicana, tales como Aguascalientes, Baja California Sur, Chihuahua, la Cuenca de México, Guanajuato, Jalisco, Nuevo León, Oaxaca, Sonora, Hidalgo, Puebla y Tlaxcala, los cuales se hallaron desde sedimentos Blancanos hasta Rancholabreanos respectivamente (Bravo-Cuevas *et al.*, 2012; Ferrusquía-Villafranca *et al.*, 2010; Jiménez-Hidalgo, 2005; Jiménez-Hidalgo y Carranza-Castañeda, 2010; Sánchez-Salinas *et al.*, 2016). A nivel específico, se ha reportado la presencia de *Camelops hesternus*, *Hemiauchenia gracilis*, *Hemiauchenia macrocephala* y *Palaeolama mirifica*, siendo *C. hesternus* y *H. macrocephala* las más reportadas en distintas localidades del país (Figs. 1-4) (Bravo-Cuevas *et al.*, 2016).



Figura 1. Distribución de *Camelops hesternus* durante el Pleistoceno tardío en México. Los estados en donde se ha reportado dicha especie son: Aguascalientes, Baja California Sur, Edo. de México, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nuevo León, Puebla, San Luis Potosí, Sonora y Tlaxcala (modificado de Bravo-Cuevas *et al.*, 2016).



Figura 2. La presencia de *Hemiauchenia gracilis* durante el Pleistoceno tardío en México está limitada a los estados de Hidalgo y Michoacán (Bravo-Cuevas *et al.*, 2012; Plata-Ramírez, 2012).

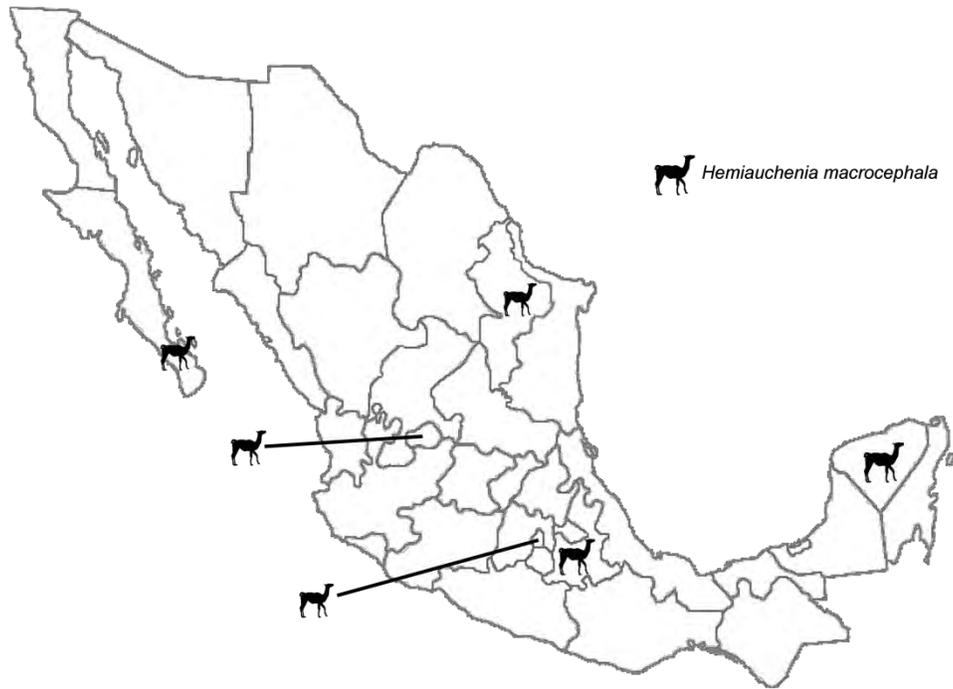


Figura 3. *Hemiauchenia macrocephala* durante el Pleistoceno tardío se ha registrado en: Aguascalientes, Baja California Sur, Ciudad de México, Nuevo León, Puebla y Yucatán (modificado de Bravo-Cuevas *et al.*, 2016).



Figura 4. La presencia de *Palaeolama mirifica* durante el Pleistoceno tardío en México está limitada al estado de Puebla.

Cabe señalar que la descripción y caracterización taxonómica de muchos de los hallazgos es prácticamente inexistente y son pocos los trabajos que se conocen al respecto (e.g. Bravo-Cuevas *et al.*, 2012; Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo, 2015).

Caracterización del hábito alimentario

Uno de los objetivos de la paleoecología es reconstruir el ambiente y para poder lograrlo se ayuda de elementos emergentes en donde se encuentra incluida la caracterización del hábito alimentario. Esta caracterización puede realizarse de diferentes maneras, ya sea por medio de marcadores biogeoquímicos, mesodesgaste o microdesgaste (MacFadden, 2000; Marín-Leyva *et al.*, 2013).

En México se han realizado estudios utilizando las tres formas de marcadores siendo los isótopos estables el método más utilizado para poder realizar interpretaciones ambientales. Por ejemplo, Pérez-Crespo *et al.* (2014) hicieron un estudio con isótopos en algunas especies de la fauna pleistocénica de Valsequillo (*Equus sp.*, *Mammuthus columbi*, *Neochoerus sp.*, *Paramylodon harlani* y *Stegomastodon sp.*), sus resultados indican que Valsequillo fue una zona predominantemente abierta y había presencia de algunos árboles y en su mayoría los organismos que analizaron tuvieron una dieta pacedora.

Por su parte, el microdesgaste permite identificar los patrones de desgaste de los molares ocasionados por los recursos bióticos y/o abióticos que ingirió un organismo en un periodo de tiempo corto (días) por lo que es posible conocer el hábito alimentario del mismo antes de morir. Este tipo de técnica se ha utilizado tanto en trabajos de paleontología como de bioarqueología y arroja resultados más fiables que la comparación de la forma de los dientes que no siempre es correcta como ha ocurrido con otros organismos (e.g. Haynes y Klimowicz, 2003; Pérez-Crespo, 2013; Prado *et al.*, 2012; Rodríguez-Flores, 2010) (Solounias y Semprebon, 2002; Teaford, 1994).

La técnica de microdesgaste, al igual que la hipsodoncia, pruebas con isótopos estables y mesodesgaste, se han usado para inferir la dieta de los camélidos, varias de las

interpretaciones de los hábitos alimentarios suelen ser similares, un ejemplo de esto se ve reflejado en *Camelops*, que por medio de las técnicas mencionadas previamente se encontró que el hábito alimentario del género era del tipo mixto. Cabe mencionar que cada tipo de análisis genera información distinta que puede complementarse entre sí debido a que algunas arrojan información de periodos de tiempo largos (mesodesgaste) o cortos (microdesgaste) (Pérez-Crespo, 2013; Yann, 2014).

Semprebon y Rivals (2010) hacen un estudio sobre los cambios en la dieta de la familia Camelidae desde sus formas primitivas en el Eoceno (*Poebrotherium*) hasta los camélidos del Pleistoceno (*Camelops*, *Hemiauchenia* y *Paleolama*) de Norte América, por medio del índice de hipsodoncia, el análisis de mesodesgaste y el de microdesgaste, llegando a la conclusión de que en un principio su dieta era ramoneadora, pero conforme el clima fue volviéndose más seco, éstos cambiaron su dieta al tipo mixto.

Bravo-Cuevas *et al.* (2016) identifican y describen distintos elementos óseos de camélidos rancholabreanos de la Cuenca de Valsequillo en Puebla, encontrando la presencia de *Hemiauchenia macrocephala* y de *Camelops hesternus* en el sitio, de igual forma, determinaron la dieta de ambas especies por medio de microdesgaste de baja magnificación (35x), encontrando que *H. macrocephala* tenía una dieta ramoneadora, mientras que *C. hesternus* poseía una dieta mixta, por lo que en la Cuenca de Valsequillo durante el Pleistoceno tardío, había áreas boscosas y abiertas.

HIPÓTESIS

Al revisar el material de camélidos de los estados de Hidalgo, Puebla y Tlaxcala alojado en la Sección de Macrovertebrados del Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo se encontrarán a las cuatro especies de camélidos que han sido reportadas previamente en los estados ya mencionados.

Al caracterizar el hábito alimentario de los individuos estudiados los resultados obtenidos serán consistentes con los resultados de estudios de microdesgaste, mesodesgaste o isótopos estables previos.

JUSTIFICACIÓN

La importancia de estudiar a los camélidos recae en que la familia Camelidae fue parte esencial de la fauna pleistocénica puesto que en distintas localidades de Norteamérica que datan de esta época se tienen registros de la presencia de al menos una especie de camélido, e.g. Gertzen Pit, Edmonton; Rancho La Brea, Los Ángeles; El Cedral, San Luis Potosí, entre otros.

Los géneros de camélidos más reportados para el Pleistoceno tardío son *Camelops*, *Hemiauchenia* y *Palaeolama*, siendo este último el que menos registros tiene, a pesar de que la familia Camelidae ha sido reportada en varios trabajos aún hacen falta realizar estudios taxonómicos de manera formal en donde se haga una identificación y descripción adecuada del material que se ha reportado como Camelidae para comprobar de esta manera si dicho material tiene una clasificación correcta, de lo contrario se estaría perdiendo información valiosa acerca de la presencia de dicha familia en el país.

A raíz de esto surge la inquietud de querer conocer sobre la ecología que tuvieron los individuos de camélidos del Pleistoceno tardío que habitaron en algunos estados del centro de México, ya que a pesar de que fueron un componente importante del Pleistoceno tardío, no se han realizado suficientes estudios que aborden este tema.

OBJETIVOS

Describir el material fósil de camélidos de algunas localidades pleistocénicas de Hidalgo, Puebla y Tlaxcala por medio de literatura especializada para obtener la identidad taxonómica a nivel de especie de los elementos craneales y postcraneales de la muestra.

Analizar el patrón de microdesgaste de los molares de camélidos por medio de un análisis de microdesgaste de baja magnificación para conocer el hábito alimentario de algunos de los individuos del Pleistoceno tardío de Hidalgo, Puebla y Tlaxcala.

ÁREA DE ESTUDIO

El material fósil proviene de 11 localidades del Pleistoceno tardío que se encuentran en tres estados del centro del país: Hidalgo, Puebla y Tlaxcala (Fig. 5).

El área de estudio del estado de Hidalgo se encuentra en la región sureste y se conforma por 6 localidades: Las Cajas (HGO-46; 20° 07' 31.7" N – 98° 58' 07.7" O), El Barrio (HGO-47; 20° 07' 41" N – 98° 56' 02.7" O), La Moneda (HGO-14; 20° 03' 44.0" N – 98° 45' 29.0" O), Barranca del Berrendo (HGO-28; 20° 01' 20.7" N – 98° 37' 37.9" O), Barranca San Agustín (HGO-29; 20° 00' 27.7" N – 98° 37' 59.9" O) y San Gabriel Azteca (HGO-49; 19° 52' 43.0" N – 98° 36' 39.8" O).

En Puebla, el área de estudio está en la región centro-oeste del estado y en ella se hallan 4 localidades: Hormigas (PUE-5; 18° 55' 54" N – 98° 10' 14" O), Dos Cruces (PUE-3; 18° 55' 00" N – 98° 10' 00.0" O), Barranca Xococa (PUE-7; 18° 57' 39.7" N – 97° 59' 55.2" O) y Tres Caminos (PUE-13; 18° 58' N – 98° 12' O).

En la región central del estado de Tlaxcala se ubica el área de estudio que contiene a la localidad de Atlhuetzía (TLAX-1; 19° 57' N – 84° 80' O).

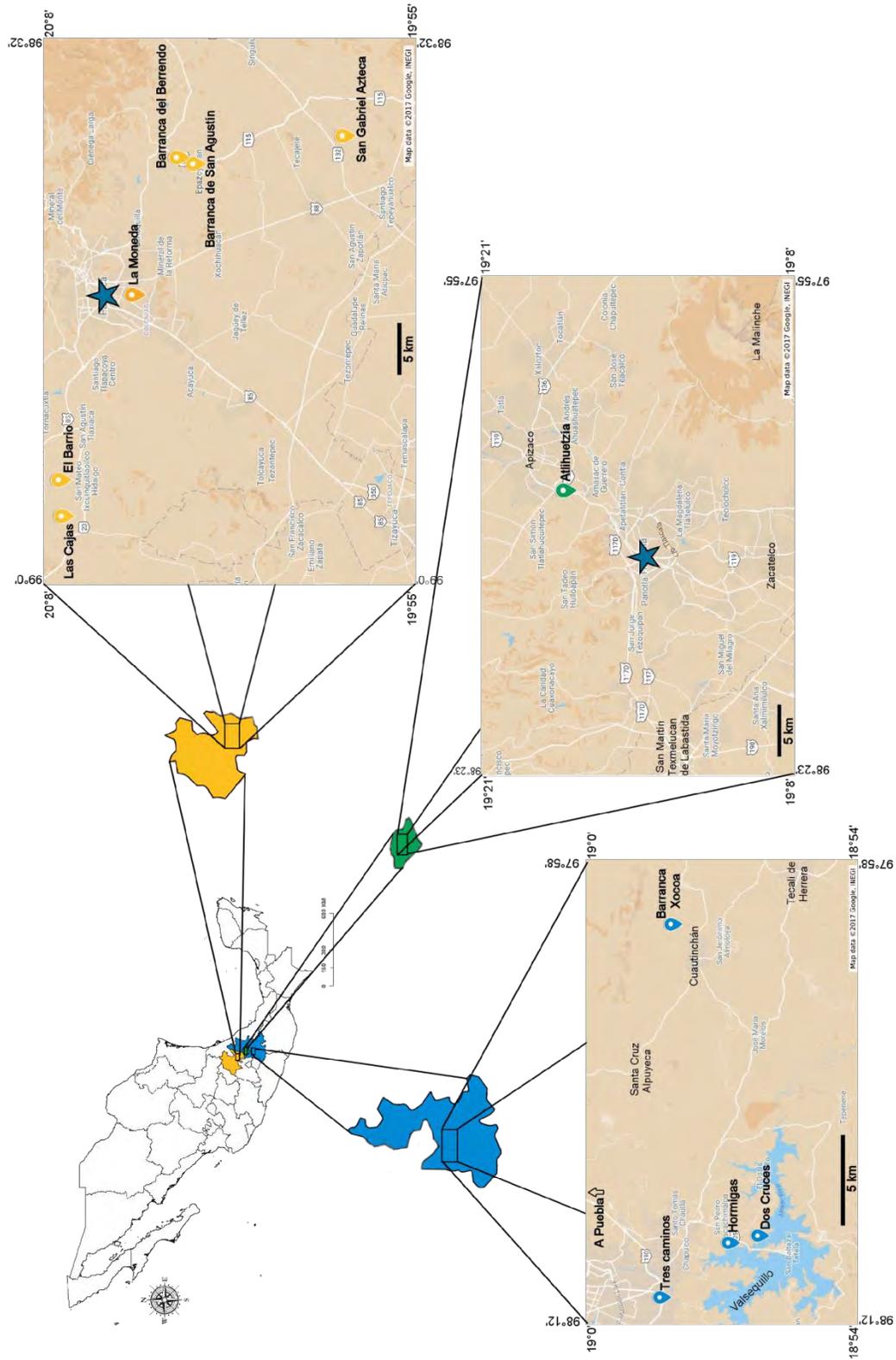


Figura 5. Mapa que muestra las áreas de estudio y las localidades que se trabajaron.

MARCO GEOLÓGICO

Hidalgo

Las localidades que se encuentran en la región sureste de Hidalgo se caracterizan por la presencia de distintos estratos que van desde el Oligoceno hasta el Holoceno (Figs. 6-9, las pisadas indican la ubicación de las localidades). El material de estudio se rescató de los depósitos del Cuaternario.

Las rocas más antiguas componen al Grupo Pachuca son oligocénicas y son derrames de composición andesítica con intercalaciones de brecha volcánica andesítica (ToA-BvA). El Plioceno se representa por la Formación Andesita El Peñón y son secuencias de derrames y tobas de composición andesítica-dacítica (TplA-Da3 y TplTA-A2), basaltos piroclásticos con derrames de lava, capas clásticas, bloques, bombas y niveles de escorias (TplQptB-Pc) a la que le sobreyacen tobas riolíticas-riolitas pleistocénicas (QptTR-R) con flujos de lava, domos, depósitos de caída y flujos piroclásticos de composición riolítica que tienen vidrio volcánico. En algunos sitios hay tobas, aglomerados, grava volcánica de origen fluvial y capas delgadas de pómez y diatomita pliocénicas-pleistocénicas (TplQptla2) (De la Treja-Segura *et al.*, 2002; Sánchez-Rojas *et al.*, 2007; Ramírez-Tello *et al.*, 2016).

Para el Pleistoceno se hallan depósitos pumicíticos porosos, poco endurecidos y sin matriz con ceniza y lapilli bien clasificados (QpthoPu y QpthoPc), al igual que hay presencia de andesitas-basaltos (QptA-B5) que contiene rocas que provienen de emisiones de lava y conos cineríticos. En estos sobreyacen basaltos con intercalaciones de toba basáltica (QhoB-TB), depósitos clásticos no consolidados constituidos por grava-arena (Qhogv-ar) y aluviones conformados por arena, limo y arcilla (Qhoal), todas pertenecientes al Holoceno (De la Treja-Segura *et al.*, 2002; Sánchez-Rojas *et al.*, 2007; Ramírez-Tello *et al.*, 2016).

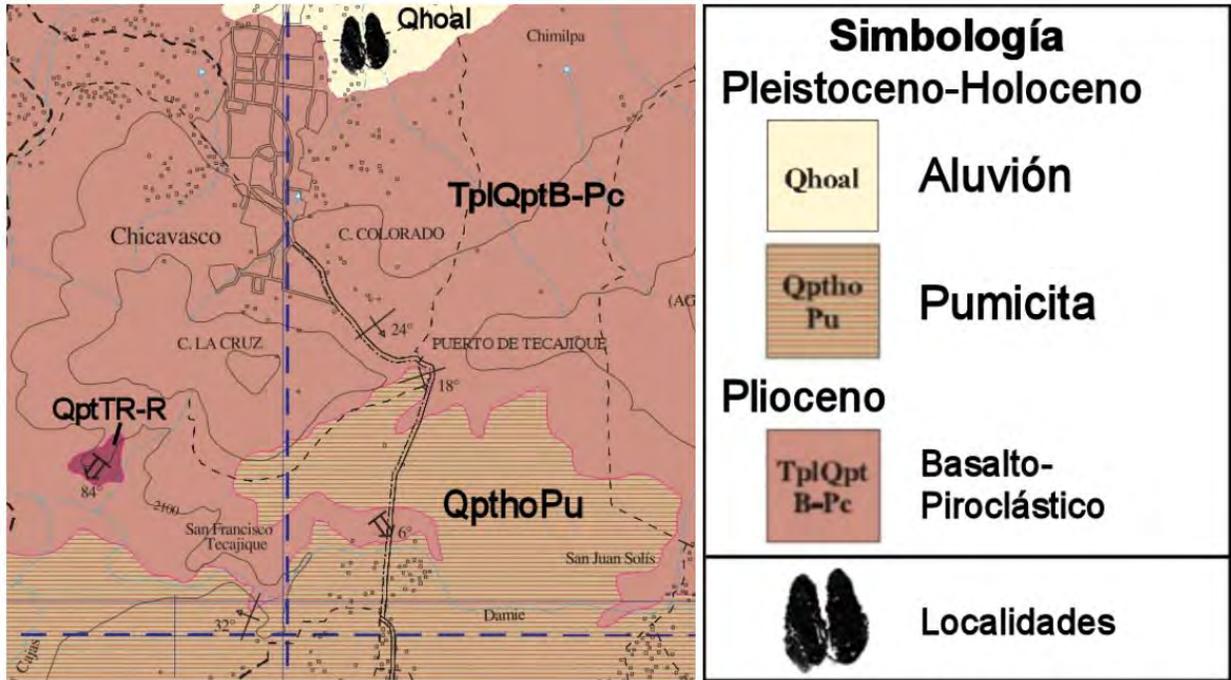


Figura 6. Carta geológica de las localidades Las Cajas (HGO-46) y El Barrio (HGO-47) (modificado de Sánchez-Rojas *et al.*, 2007).

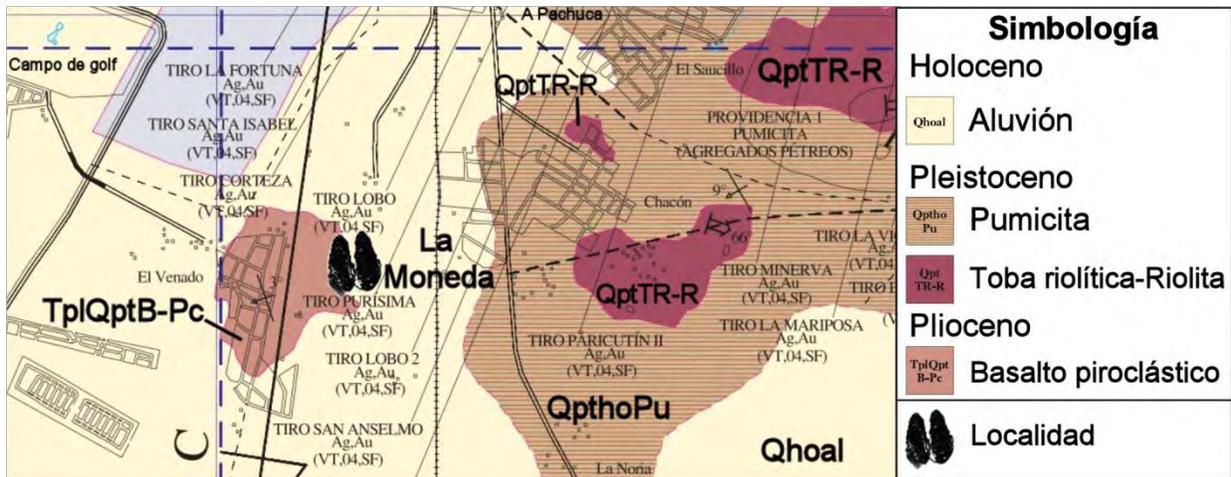


Figura 7. Carta geológica de La Moneda (HGO-14) (modificado de Sánchez-Rojas *et al.*, 2007).

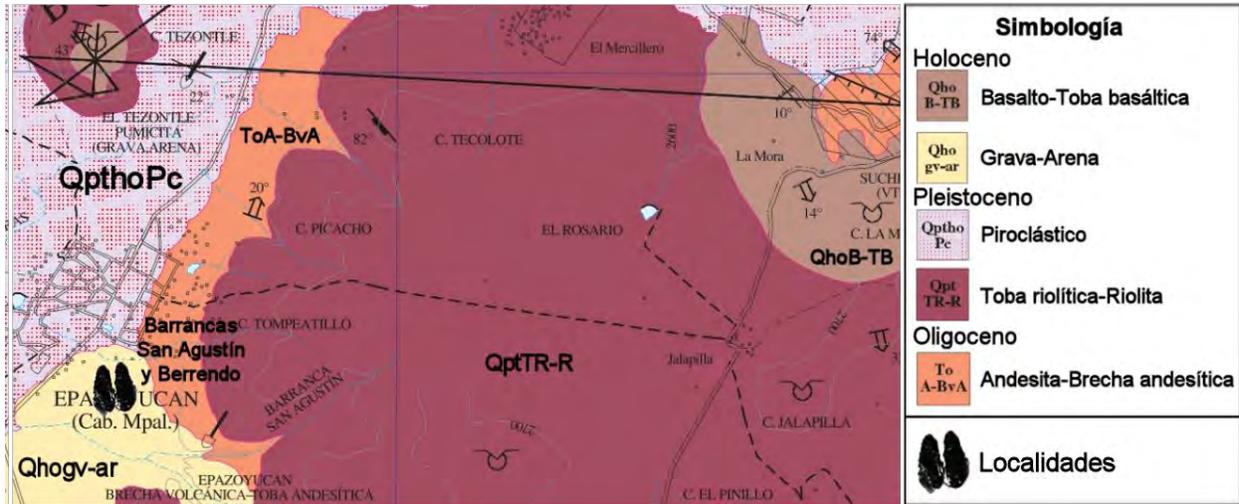


Figura 8. Carta geológica de las localidades Barranca del Berrendo (HGO-28) y Barranca de San Agustín (HGO-29) (modificado de Ramírez-Tello *et al.*, 2016).

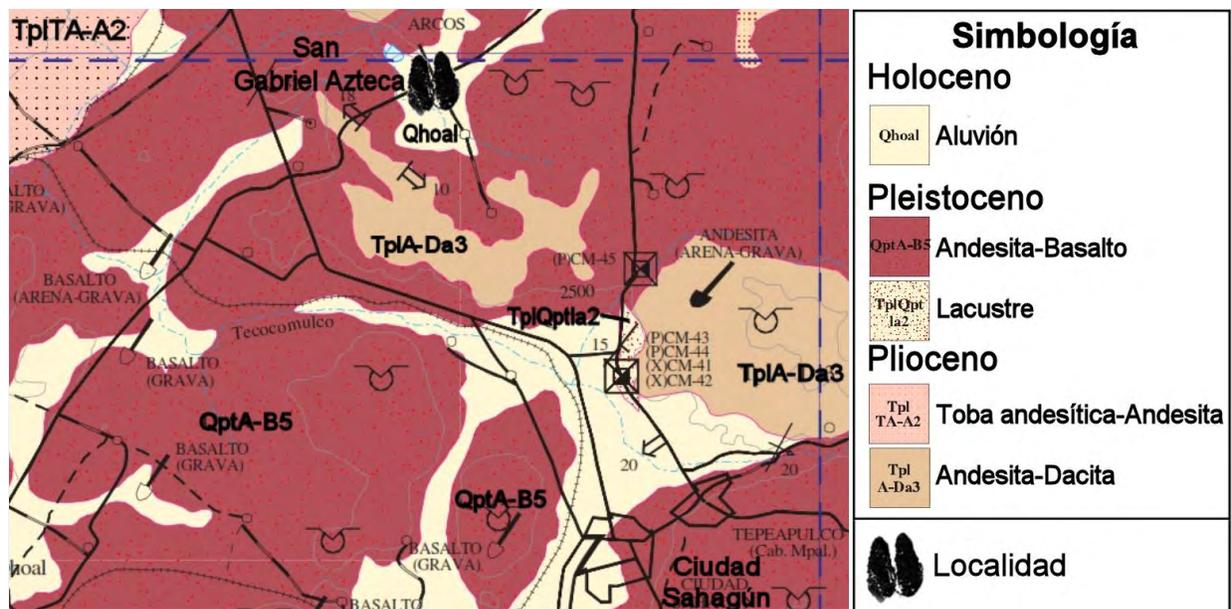


Figura 9. Carta geológica de San Gabriel Azteca (HGO-49) (modificado de De la Treja-Segura *et al.*, 2002).

Puebla

La región centro-oeste tiene como basamento al Complejo Metamórfico Acatlán (Paleozoico temprano) que presenta cuatro unidades: metandesitas y metatobas; cuarcitas, pizarras y filitas deformadas; plutones deformados (Granitoide Esperanza) y metacalizas (Formación Tecomate). En el área de estudio hay poca presencia de calizas (KapceCz) de estratos delgados con intercalaciones de bandas y nódulos de pedernal, seguida de capas potentes de calizas fosilíferas, denominado Formación Morelos y que pertenece al Albiano-Cenomaniano. Hay una gran presencia de conglomerados oligomícticos (TeoCgo) del Eoceno-Oligoceno (Formación Balsas) que cubre al Terreno Mixteco. De igual forma, es posible encontrar andesitas del Mioceno-Plioceno alrededor de la presa Manuel Ávila Camacho (TmplA) (Rivera-Carranza *et al.*, 1998).

El Plioceno se representa por la Formación Cuernavaca compuesto de lahares cubiertos por derrames basálticos (TplLh) y lahares recientes de la Formación Chichinautzín, mientras que el Pleistoceno está poco representado con parches de basalto (QptB) (Rivera-Carranza *et al.*, 1998) (Fig. 10).

Malde en 1968 indica que hay seis unidades de origen lacustre en la Cuenca de Valsequillo, en la unidad conocida como Gravas Valsequillo (sedimentos aluviales de arena fina a arcilla) se reportaron fósiles y artefactos humanos del Pleistoceno tardío (Stevens *et al.*, 2012).

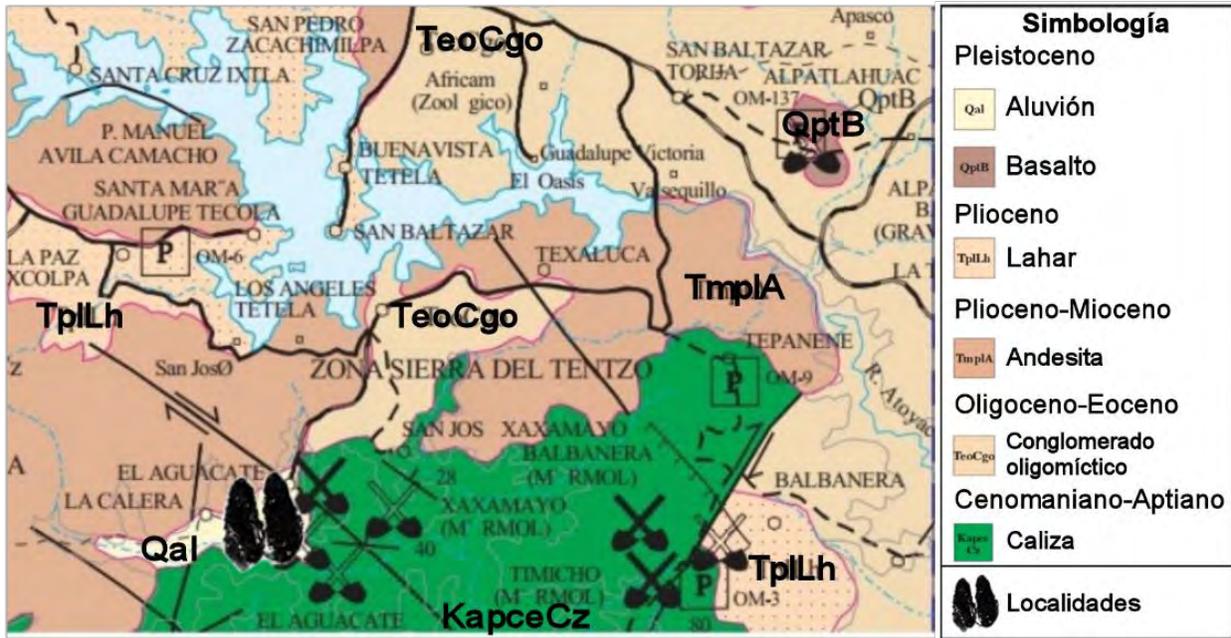


Figura 10. Carta geológica del área de estudio del estado de Puebla. Localidades Hormigas (PUE-5), Dos Cruces (PUE-3), Barranca Xocoa (PUE-7) y Tres Caminos (PUE-13) (modificado de Rivera-Carranza *et al.*, 1998).

Tlaxcala

La región central de Tlaxcala se constituye en su mayoría por sedimentos del Cuaternario, que es de donde se obtuvo el material fósil. En dicha región afloran andesitas no diferenciadas del Plioceno tardío (TptA-A2) y del Pleistoceno (QptTA-A). Cerca de Atlhuetzía hay sedimentos lacustres (TptQptla2) pertenecientes a la Formación Calpulalpan y consiste en una secuencia de tobas, aglomerados, grava volcánica de origen fluvial y capas delgadas de pómez y diatomita del Pleistoceno tardío al Holoceno (46,000 a 1,420 años antes del presente). Igualmente hay presencia de sedimentos holocénicos, uno de estos se trata de aluviones (Qhoal) consolidados por gravas, arenas, cenizas y arcillas, es posible encontrar tobas dacíticas (TpthoTDa) que son depósitos piroclásticos y domos de La Malinche (De la Treja-Segura *et al.*, 2002) (Fig. 11).

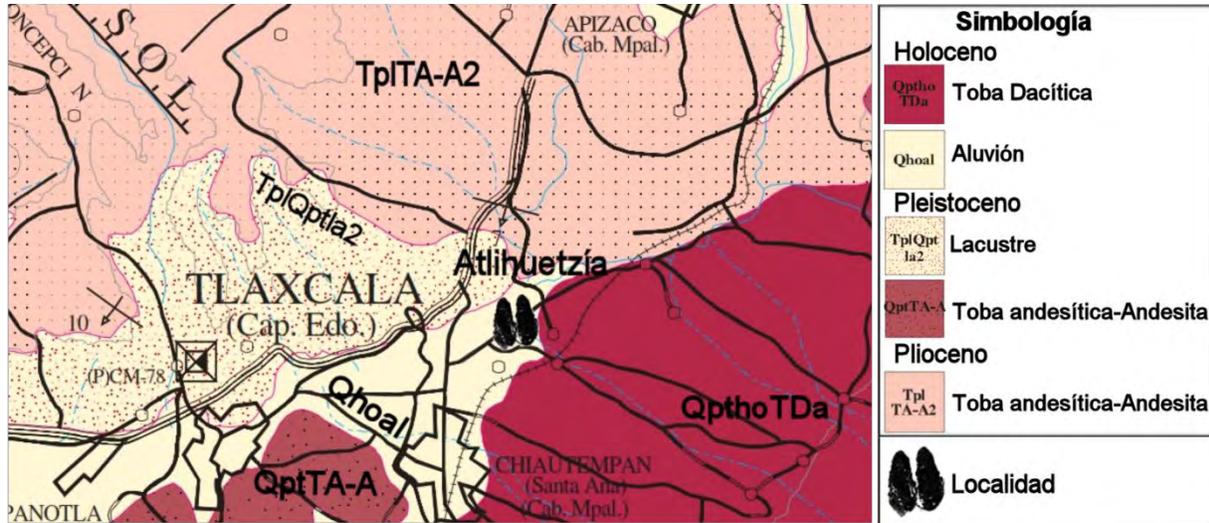


Figura 11. Carta geológica del área de estudio en Tlaxcala, localidad Atlihuetzía (TLAX-1) (modificado de De la Treja-Segura *et al.*, 2002).

MATERIAL Y MÉTODOS

El trabajo se realizó en dos partes, la primera consiste en el trabajo de gabinete y la segunda en el análisis de microdesgaste.

Trabajo de gabinete

El material de trabajo que está catalogado como Camelidae proviene de los estados de Hidalgo, Puebla y Tlaxcala, los cuales están alojados en la Sección de Macrovertebrados del Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, Hidalgo, México (UAHMP).

La muestra consistió en un total de 10 elementos craneales, tres de ellos proceden de localidades en el estado de Hidalgo (fragmento de cráneo, un paladar y una rama mandibular), tres de Puebla (un M3, un fragmento de mandibular con m1-m3 y un m3) y cuatro de Tlaxcala (un m2, un m1, un m3 y una rama mandibular con p4-m3).

De igual forma se revisaron 16 elementos poscraneales donde 13 proceden de localidades en el estado de Hidalgo (cuatro fragmentos de vértebras cervicales, dos

escápulas, un húmero, dos radioulna, una falange, una cintura pélvica, un fémur, un astrágalo), uno del estado de Puebla (una escápula) y dos elementos de Tlaxcala (un escafoides y una falange).

La identificación y nomenclatura de los elementos craneales y poscraneales se basó en Webb (1965), Honey *et al.* (1998) y Meachen (2005). Las medidas tomadas se basaron en Bravo-Cuevas *et al.* (2012) para los dientes, von den Driesch (1976) para los elementos poscraneales y para la cintura pélvica en Kaufmann y L'heureux (2009) (Figs. 36-45). Las medidas se reportan en mm y se tomaron con un vernier digital de la marca General MG a partir del 0, en el caso de ejemplares o estructuras grandes se usó una cinta métrica sin marca de 150 cm, las medidas obtenidas se compararon con algunas de las reportadas en literatura especializada indicadas en cada tabla.

Microdesgaste dental

Para la realización del microdesgaste de baja magnificación (35x) se siguió el método de Solounias y Semprebon (2002) primero se evaluó el estado de conservación de las bandas de esmalte de los molares M1/m1, M2/m2 y M3/m3 a través de un microscopio Zeiss Stemi DV4 con cámara digital acoplada (Moticam5) (Fig. 12). Los molares con los que se trabajó fueron de individuos de *Hemiauchenia gracilis* (HGO-28: Epazoyucan III, Barranca del Berrendo), *Hemiauchenia macrocephala* (PUE-13: Tres Caminos), *Palaeolama mirifica* (PUE-7: Barranca Xocoa) y *Camelops hesternus* (TLAX-1: Atlhuetzía). La muestra consistió de un M1, un M2, dos M3, un m1, un m2 y tres m3, en ellos se muestrearon la segunda y/o tercera banda de esmalte de las fosetas/fosétidas del entocono/entocónido en su mayoría y en algunas ocasiones con el metacono/metacónido y el hipocónido (Fig. 13).



Figura 12. En rojo se señala la sección de la banda de esmalte dañada y en negro otra sección que se puede muestrear.

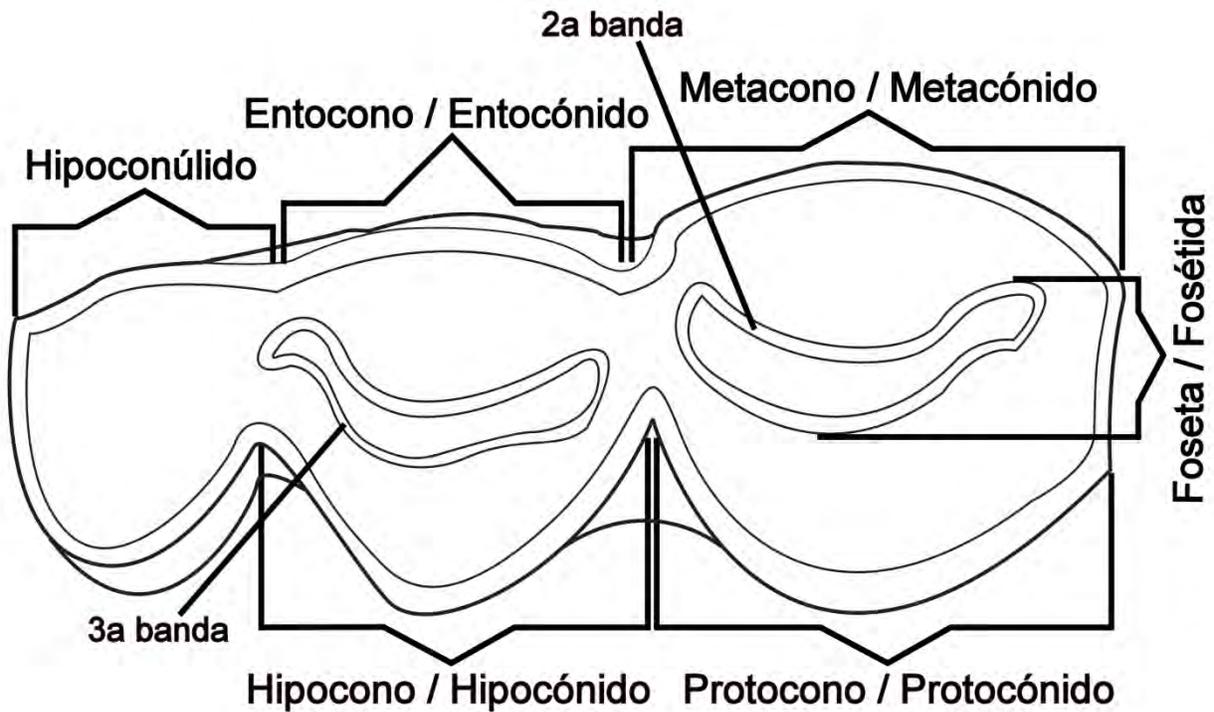


Figura 13. Esquema de un m3 en donde se señalan las estructuras que lo conforman, en los molares superiores las estructuras tienen la terminación “-ono” y en los molares inferiores las estructuras tienen la terminación “-ido” o “-ida”.

Una vez evaluadas las bandas de esmalte potenciales para el registro del desgaste microscópico éstas se limpiaron con acetona pura y algodón y con un poco de polisiloxano (Zhermack zetaplus) para eliminar los posibles agentes contaminantes que pudieran tener las bandas e.g. restos de adhesivos que pudieron haberse usado durante el proceso de restauración de los fósiles. Posteriormente, se crearon los moldes con material de impresión dental de silicona (vinilpolisiloxano) de la marca Provil® novo, primero se colocó la silicona de alta resolución sobre las bandas de esmalte para registrar el desgaste microscópico que se encuentra en las bandas y sobre la silicona de alta resolución se colocó la silicona de baja resolución para capturar la forma del diente y así poder crear el molde (Fig. 14).



Figura 14. En el ejemplar de *Hemiauchenia gracilis* (UAHMP-1142) se observa a la izquierda el material de alta resolución sobre las bandas de esmalte y en el lado derecho el de baja resolución.

Los duplicados se hicieron con resina epóxica transparente, primero se mezcló la resina con endurecedor de la marca EpoKwick™ en proporción 4:2 hasta tener una mezcla homogénea y después se centrifugó a 4000 revoluciones por minuto durante 2 minutos para eliminar las burbujas que se hayan formado durante el proceso de mezclado.

En los duplicados se escogieron tres áreas de 0.16mm² en las 2as y/o 3as bandas de esmalte de cada duplicado y a través de un microscopio estereoscópico a una magnificación de 35x se hizo el conteo de las variables, éstas son: fosas pequeñas y grandes, estrías finas, gruesas y cruzadas, así como gubias.

Las fosas pequeñas se distinguen por tener bordes bien definidos y por poseer poca profundidad lo que genera una alta refractividad, las fosas grandes tienen el doble de diámetro que las fosas pequeñas, bordes definidos, contorno circular y tienen poca refractividad debido a que son profundas. Las estrías finas son estrechas y tienen una baja refractividad, las estrías gruesas tienen una alta refractividad y son anchas, las estrías cruzadas son perpendiculares a la mayoría de las estrías y se tomaron en cuenta cuando había más de cuatro. Las gubias tienen borde irregular, tienen poca refractividad y son más grandes que las fosas grandes (Tabla 1, Fig. 15).

Tabla 1. Cuadro comparativo de las diferencias de cada una de las variables que se cuantificaron.

Variable	Profundidad	Refractividad (brillo)	Tamaño	Orientación	Bordes
Fosas pequeñas	Poca	Alta	-	-	Definidos
Fosas grandes	Mucha	Baja	Doble de diámetro que las fosas pequeñas	-	Definidos
Estrías finas	-	Baja	Estrecho	-	-
Estrías gruesas	-	Alta	Ancho	-	-
Estrías cruzadas	-	-	-	Perpendicular	-
Gubias	Mucha	Baja	2-3 veces más grandes que las fosas grandes	-	Irregulares

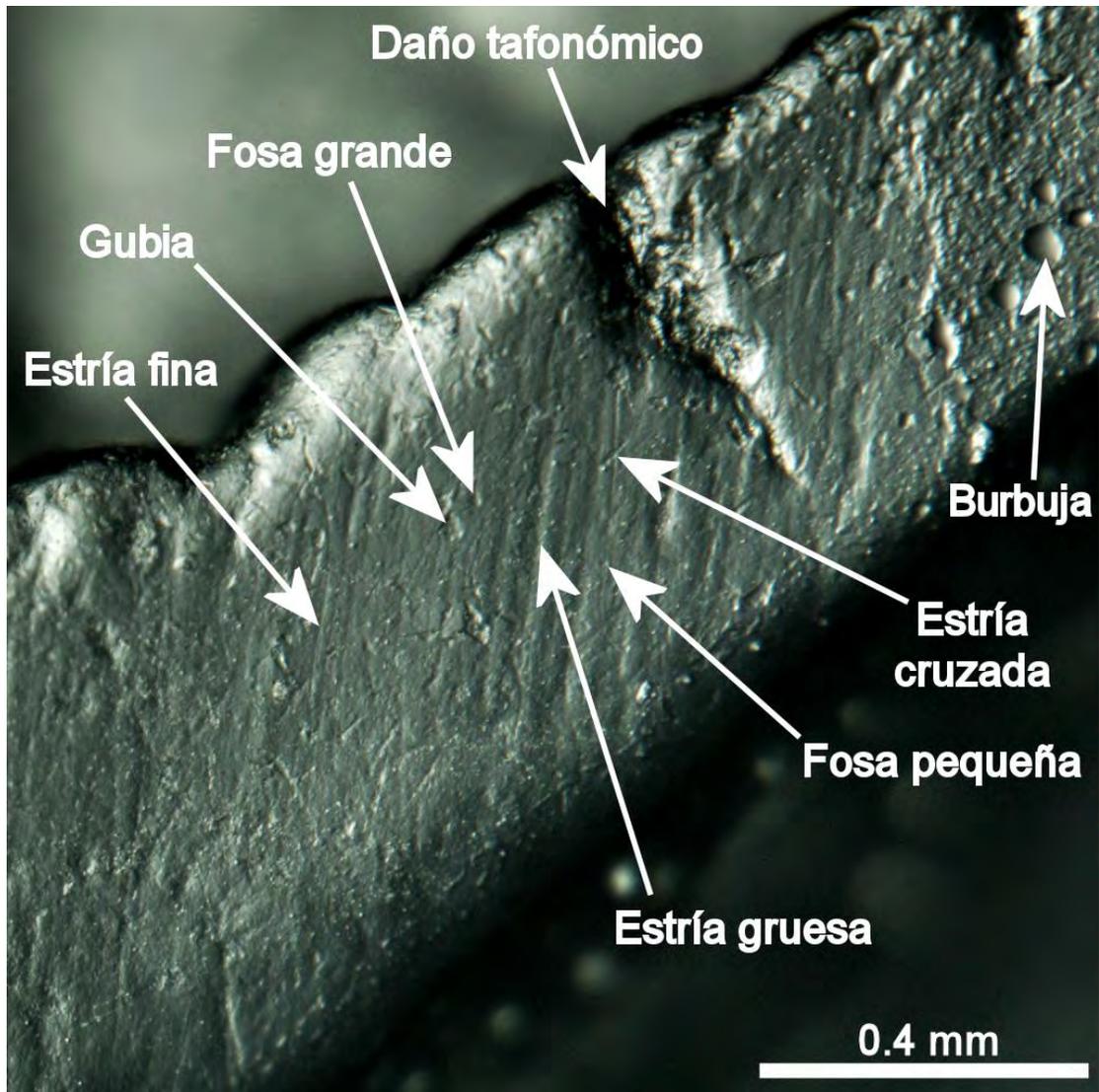


Figura 15. Variables cuantificadas en el microdesgaste observadas en el ejemplar UAHMP-1142 (*Hemiauchenia gracilis*) a un aumento de x35.

El conteo fue realizado de manera directa por un solo observador (Mariana Contreras López) utilizando un microscopio marca Zeiss Stemi DV4 con cámara digital acoplada (Moticam5) utilizando el programa Motic Images Plus 2.0 por medio del modo Motic Live Imaging Module.

El conteo se realizó tres veces en total para cada duplicado usando siempre las mismas áreas, el duplicado se escogió de manera aleatoria a través del blind system propuesto por Muhlbachler *et al.* (2012) para disminuir el error intra-observador.

Con los datos obtenidos de los conteos en el programa Microsoft Office Excel ver. 2007 se sacaron los promedios de estrías y fosas totales por cada individuo y por cada especie, posteriormente se obtuvo la frecuencia en porcentajes de las estrías finas, estrías gruesas, estrías cruzadas, fosas pequeñas y fosas grandes.

Los resultados obtenidos se compararon con los datos de ungulados actuales presentados por Solounias y Semprebon (2002) por medio de una gráfica bivariante entre el promedio de fosas y de estrías por individuo, dicha gráfica se realizó con el software estadístico Past3 ver. 3.18 (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

Las descripciones se presentan por género y en orden anatómico iniciando con los elementos craneales.

Paleontología sistemática

Orden	Artiodactyla Owen, 1848
Familia	Camelidae Gray, 1821
Tribu	Camelini Webb, 1965
Género	<i>Camelops</i> Leidy, 1854
Especie	<i>Camelops hesternus</i> Leidy, 1873

Distribución geográfica: Canadá (Alberta, Yukon), Estados Unidos (California, Nuevo México, Texas), México (Aguascalientes, San Luis Potosí, Puebla, Tlaxcala), (Baskin y Thomas, 2016; Bravo-Cuevas *et al.*, 2016; Jass y Allan, 2016; Morgan y Rinehart, 2007;

Pérez-Crespo *et al.*, 2012; Sánchez-Salinas *et al.*, 2016; Tomiya *et al.*, 2011; Zazula *et al.*, 2011).

Alcance geocronológico: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Material referido.- Localidad Barranca del Berrendo (HGO-28): UAHMP-4184, 3a o 4a vértebra cervical. **Localidad Barranca San Agustín (HGO-29):** UAHMP-336, falange proximal; UAHMP-1140, astrágalo derecho. **Localidad El Barrio (HGO-47):** UAHMP-1108, 6a vértebra cervical; UAHMP-1137, fragmento distal de radioulna. **Localidad San Gabriel Azteca (HGO-49):** UAHMP-4155, vértebra torácica; UAHMP-4158, fragmento distal de fémur izquierdo. **Localidad Atlihuetzía (TLAX-1):** UAHMP-281, fragmento mandibular izquierdo con p4-m3; UAHMP-260, m2 izquierdo; UAHMP-1524, m1 derecho; UAHMP-302, m3 derecho; UAHMP-217, falange proximal; UAHMP-272, escafoides izquierdo.

Diagnosis: de acuerdo con Honey *et al.* (1998) y Webb (1965) la especie *Camelops hesternus* tiene el p4 reducido, molares inferiores estrechos, el estilo anteroexterno (*llama buttress*) está poco desarrollado o ausente. En las vértebras cervicales el canal vertebroarterial termina en el canal neural a la mitad de la vértebra, la espina neural es larga y baja y va creciendo sucesivamente en cada vértebra, la última vértebra cervical (séptima) es similar a una vértebra torácica. El escafoides anteroposteriormente es largo y delgado, en la superficie proximal hay dos facetas convexas alineadas transversalmente y están separadas por una faceta cóncava que no está inclinada lateralmente como en el género *Lama* (Honey *et al.*, 1998; Webb, 1965).

La radioulna tiene forámenes distales que cruzan de la cara anterior a la posterior y se encuentran lateralmente. El fémur distolateralmente tiene una fosa larga que es la cicatriz del músculo aductor, el cóndilo medial es bajo, la fosa intercondiloidea es casi cuadrada en la base, la superficie patelar es convexa proximodistalmente y ligeramente cóncava lateralmente, en la terminación proximal de la tróclea patelar hay un área profunda que está hueca. El cóndilo lateral del astrágalo es alto y estrecho a comparación del cóndilo medial, tiene un arreglo en "S" o "Z" lateral y medialmente, faceta paracuboide separada

por un surco. Las falanges se caracterizan por tener en la superficie posterior la cicatriz de la inserción de los ligamentos suspensorios que cubre al menos la mitad del largo de la falange (Honey *et al.*, 1998; Webb, 1965).

Fragmento mandibular izquierdo p4-m3

Descripción: el cuerpo mandibular del ejemplar UAHMP-281 es plano y ancho mesialmente (anteriormente) es más angosto que distalmente. Los molares 1, 2 y 3 son simétricos, con forma rectangular en su parte lingual y con forma de “B” o media luna bucalmente, los estilidos están poco desarrollados, las costillas no están desarrolladas y no se observa el llama buttress en ninguno de ellos (Fig. 16 A).

El p4 es angosto mesialmente, no se observa la fosétida y sobresale el mesostílido. El m1 al igual que el p4 está muy desgastado y la prefosétida está perdida. El m2 es más ancho que el m1, carece de parastílido, el endostílido está bien marcado y el hipocónido está más pronunciado que el protocónido. Del m3 solo se conserva parte del protocónido y parte de su fosétida, el parastílido está poco desarrollado. Posiblemente el organismo era un adulto ya que el m3 está eruptado y por el desgaste de los dientes (Fig. 16 B).

La carencia de llama buttress en los molares coincide con lo indicado por Honey *et al.* (1998), Jass y Allan (2016) y Pasenko y Agenbroad (2012), quienes mencionan que una característica que distingue a *Camelini* de *Lamini* es el escaso desarrollo del estilo anteroexterno (llama buttress), otras características diagnósticas halladas en el ejemplar estudiado son el p4 reducido y que los molares 1, 2 y 3 están aplanados en su cara lingual mientras que en la cara bucal los lófos están separados por valles profundos (Zazula *et al.*, 2016).

Las medidas del largo y ancho del p4, m1, m2 y el ancho del m3 del ejemplar UAHMP-281 similares a las del ejemplar de *Camelops hesternus* del Pleistoceno tardío de Rancho La Brea (LACM Z263, Webb, 1965) y rebasan a las medidas de largo, ancho y altura de la corona del p4 y del m2, el largo y ancho del m1 y el ancho del m3 de *Hemiauchenia*

macrocephala de Valsequillo (64-R-12-5-20, Pleistoceno tardío, Bravo-Cuevas *et al.*, 2016) y también rebasan a las medidas del largo y ancho del m1 y m2 y a la profundidad máxima de *H. macrocephala* de Rancho La Brea (LACM (CIT) 138/7, Pleistoceno tardío). De igual forma, rebasa al largo y ancho del m1 y a la profundidad máxima de *Palaeolama* sp. de Chile (S3-E3-2, Pleistoceno tardío, López-Mendoza, 2008) (Tabla 16 en anexos).

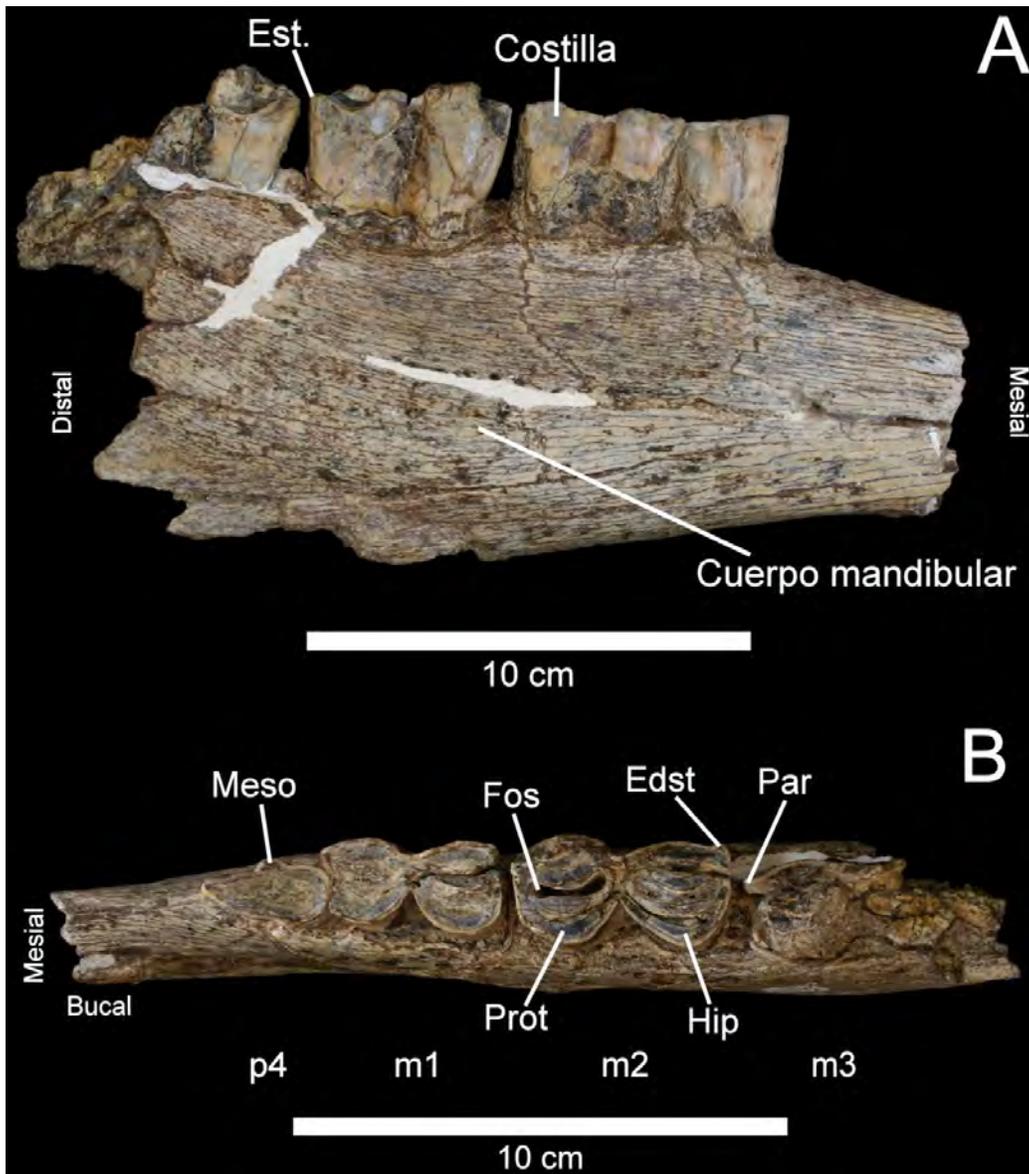


Figura 16. UAHMP-281, *Camelops hesternus*, fragmento de mandíbula en vistas lingual (A) y oclusal (B). Abreviaciones: Edst, endostílido; Fos, fosétida; Hip, hipocónido; m1, molar 1; m2, molar 2; m3, molar 3; Meso, mesostílido; p4, premolar 4; Par, parastílido; Prot, protocónido.

Primer molar inferior derecho (m1)

Descripción: el ejemplar UAHMP-1524 está completo y es ancho. Oclusalmente carece de prefosétida y el protocónido es pequeño y circular a comparación del hipocónido, la fosétida del protocónido está comprimida y alargada anteroposteriormente, el endostílido es visible. La escotadura que hay entre el protocónido y el hipocónido es profunda. Mesialmente es cuadrado y el parastílido está poco desarrollado. Lingualmente está casi aplanado y bucalmente tiene forma de “B”. Las costillas y los estílicos no están desarrollados, con excepción del endostílido. Las raíces están muy desarrolladas, la del hipocónido se curva ligeramente hacia adentro y la del protocónido está en diagonal. No se observó el llama buttress siendo ésta una característica diagnóstica de *Camelops hesternus* (Honey *et al.*, 1998; Jass y Allan, 2016; Pasenko y Agenbroad, 2012; Zazula *et al.*, 2016) (Fig. 17).

El largo y ancho del ejemplar UAHMP-1524 son similares a las de los ejemplares de *Camelops hesternus* de Rancho La Brea (LACM Z263, Pleistoceno tardío, Webb, 1965) y de Valsequillo (66-1 B-2 240, Pleistoceno tardío, Bravo-Cuevas *et al.*, 2016) y rebasan al largo y ancho de los lamines del Pleistoceno tardío de Valsequillo (*Hemiauchenia macrocephala*, 64-R-12-5-20, Bravo-Cuevas *et al.*, 2016), Rancho La Brea (*H. macrocephala*, LACM (CIT) 138/7) y de Chile (*Palaeolama* sp., S3-E3-2, López-Mendoza, 2008) (Tabla 16).

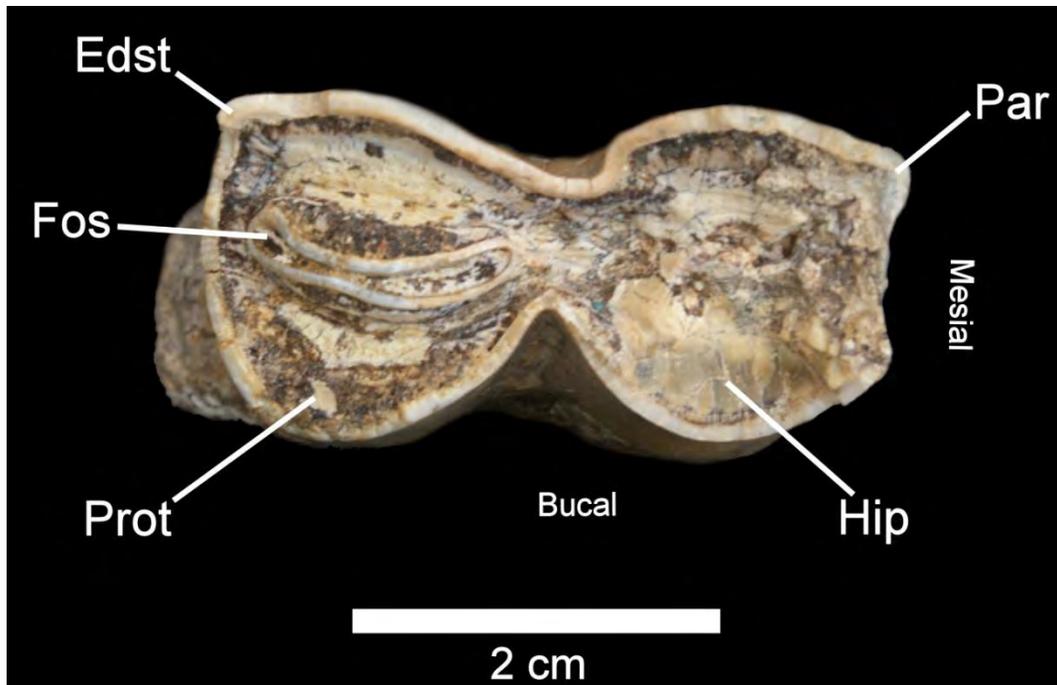


Figura 17. UAHMP-1524, *Camelops hesternus*, primer molar inferior derecho (m1) en vista oclusal. Abreviaciones: Edst, endostílido; Fos, fosétida; Hip, hipocónido; Par, parastílido; Prot, protocónido.

Segundo molar inferior derecho (m2)

Descripción: UAHMP-260 está aplanado y ancho, el hipocónido y parte del metacónido están rotos, la escotadura en donde ambos se unen es profunda y casi llega al metastílido. El metacónido y el entocónido están levemente aguzados, las fosétidas están comprimidas y alargadas anteroposteriormente alcanzando el parastílido y el endostílido respectivamente. Mesialmente es cuadrado y bucalmente tiene una pequeña saliente (parastílido), mientras que el endostílido es estrecho y semicircular. En vista lingual los molares son levemente cóncavos con estílicos visibles, pero poco desarrollados y sin costillas desarrolladas (Fig. 18).

Se determinó como un molar inferior de *Camelops hesternus* porque al igual que con los ejemplares anteriores el ejemplar UAHMP-260 está plano lingualmente, los lofos están

separados por un valle profundo en vista bucal y carece de llama buttress (Honey *et al.*, 1998; Jass y Allan, 2016; Pasenko y Agenbroad, 2012; Zazula *et al.*, 2016).

El largo del ejemplar UAHMP-260 es menor que en los ejemplares de *Camelops hesternus* de Valsequillo (66-1 B-2 240, Pleistoceno tardío, Bravo-Cuevas *et al.*, 2016) y de Rancho La Brea (LACM Z263, Pleistoceno tardío, Webb, 1965), sin embargo, la medida del ancho del molar aquí estudiado y el de los ejemplares de Valsequillo y Rancho La Brea ya mencionados es similar. Por otra parte, las medidas del largo y ancho de UAHMP-260 son mayores que las de *Hemiauchenia macrocephala* de Valsequillo (64-R-12-5-20, Pleistoceno tardío, Bravo-Cuevas *et al.*, 2016) y Rancho La Brea (*H. macrocephala*, LACM (CIT) 138/7) (Tabla 16).

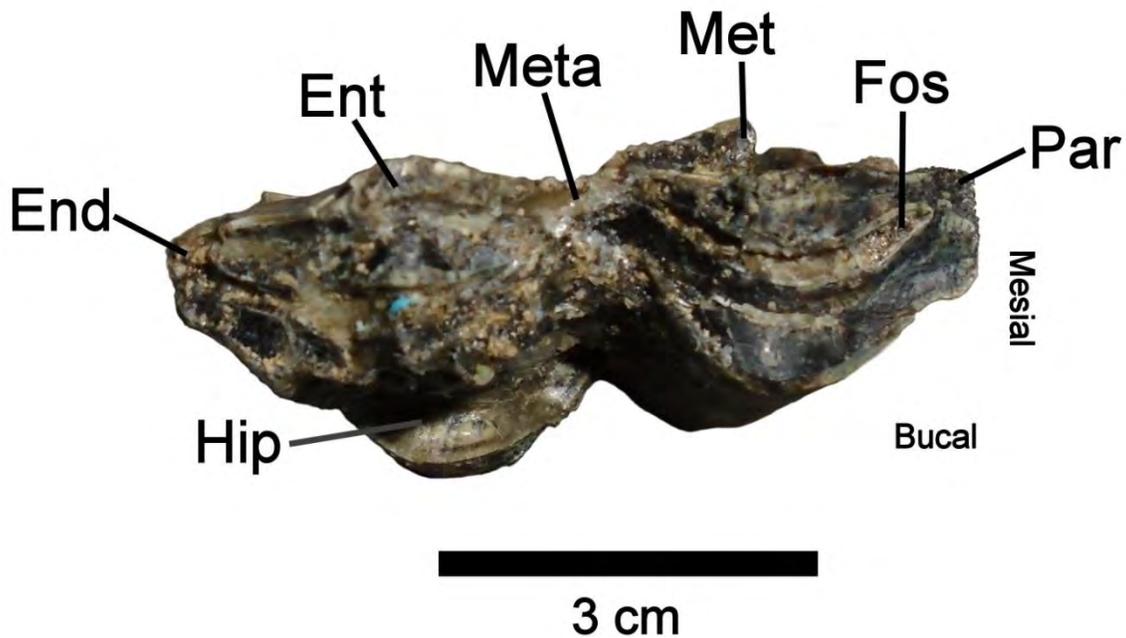


Figura 18. UAHMP-260, *Camelops hesternus*, segundo molar inferior derecho (m2) en vista oclusal. Abreviaciones: End, endocónido; Ent, entocónido; Fos, fosétida; Hip, hipocónido; Met, metacónido; Meta, metastílido; Par, parastílido.

Tercer molar inferior derecho (m3)

Descripción: el fósil UAHMP-302 tiene cemento, es ancho y bucalmente es cóncavo. El metacónido y el hipoconúlido están rotos. El protocónido es redondeado, la fosétida está comprimida y alargada anteroposteriormente dando forma de una media luna. El hipocónido tiene forma de “V”, la fosétida tiene forma de “S” y se alarga hasta el inicio del hipoconúlido. Los estilidos están poco desarrollados. Mesialmente está aplanado (Fig. 19).

Se determinó como un m3 debido a que en el tercer molar inferior hay un hipoconúlido que no se encuentra en el tercer molar superior ni en los molares 1 y 2 y se determinó como un molar de *Camelops hesternus* porque al igual que con los ejemplares UAHMP-260, UAHMP-281 y UAHMP-1524, la cara lingual es plana, los lófos se separan por valles profundos y el llama buttress no se observa (Honey *et al.*, 1998; Jass y Allan, 2016; Pasenko y Agenbroad, 2012; Zazula *et al.*, 2016).

Las medidas del largo y ancho de UAHMP-302 son menores que las de los ejemplares de *Camelops hesternus* de Valsequillo (66-1 B-2 240, Pleistoceno tardío, Bravo-Cuevas *et al.*, 2016), Rancho La Brea (LACM Z263, Pleistoceno tardío, Webb, 1965) y Edmonton, Canadá (P.98.8.40, Pleistoceno tardío, Jass y Allan, 2016) y a su vez el largo del molar estudiado sobrepasa al largo del m3 de los ejemplares de *Hemiauchenia macrocephala* del Pleistoceno tardío de Valsequillo (64-R-12-5-20, Bravo-Cuevas *et al.*, 2016) y de Rancho La Brea (LAC M (CIT) 138/7) (Tabla 16).

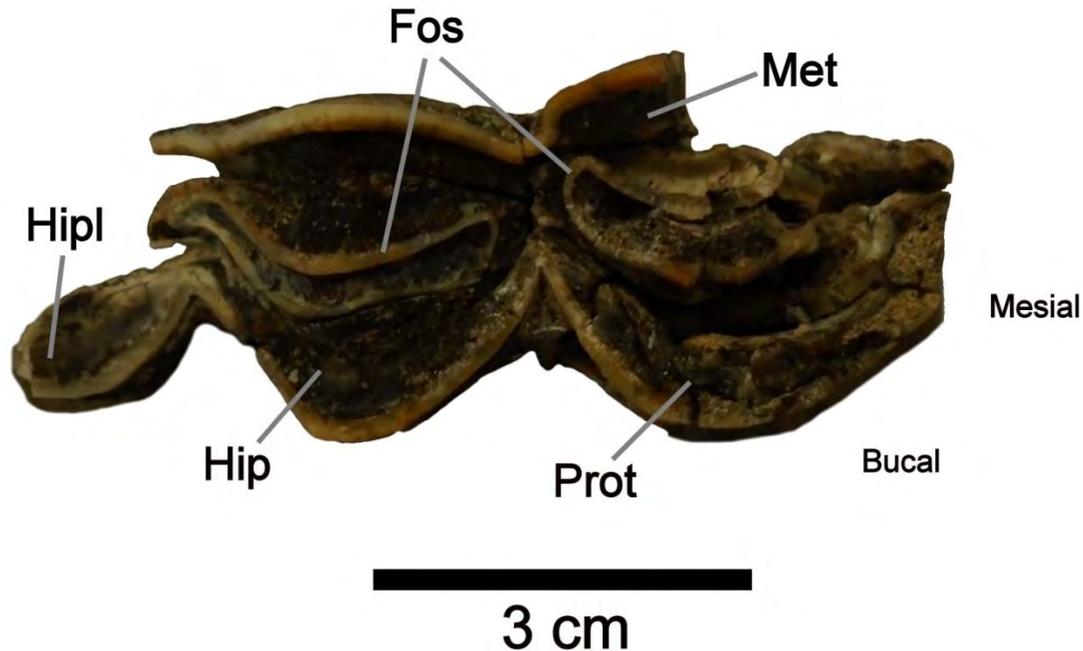


Figura 19. UAHMP-302, *Camelops hesternus*, tercer molar inferior derecho (m3) en vista oclusal. Abreviaciones: Fos, fosétida; Hip, hipocónido; Hipl, hipoconúlido; Met, metacónido; Prot, protocónido.

3a o 4a vértebra cervical

Descripción: en el ejemplar UAHMP-4184 los procesos costelares ubicados anteroventralmente están rotos al igual que los procesos transversos. El arco neural es estrecho y alto.

En vista anterior, los pedículos del arco neural tienen una muesca corta y poco profunda, detrás de ellos se observan los canales vertebroarteriales, ambos canales terminan dentro del arco neural, cerca de la mitad del cuerpo vertebral. Las prezigapófisis que están a los lados del arco neural son más largas que las postzigapófisis y sus superficies articulares están hacia arriba (Fig. 20 A).

La hipapófisis es una cresta muy baja y corta que se observa posteroventralmente. La espina neural es larga y baja, está más pronunciada anteriormente y cuando llega a la cara posterior sobresale levemente, hacia los lados de la espina neural se encuentran

las postzigapófisis que son más anchas y cortas que las prezigapófisis, están inclinadas hacia abajo y giran un poco hacia afuera. En la cara posterior el centro está aplanado (Fig. 20 B).

El ejemplar UAHMP-4184 tiene las medidas del ancho de los procesos articulares craneales (BPacr) y la longitud desde los procesos articulares craneales hasta los caudales (GLPa) similares a las del ejemplar de *Camelops hesternus* del Pleistoceno tardío de Salt Fork Brazos River, Texas (31041-159), mientras que el ancho de los procesos articulares caudales (BPacd) es mayor en el ejemplar estudiado que en el ejemplar 31041-159, así como también la longitud fisiológica del cuerpo (PL) del ejemplar no se encuentra dentro de los rangos de medidas de las vértebras cervicales 3 y 4 de *Camelops hesternus* del Pleistoceno tardío de Rancho La Brea mencionados por Webb (1965) siendo mayor la medida del ejemplar UAHMP-4184 (Tabla 2).

De acuerdo con Webb (1965), la característica diagnóstica de *Camelops hesternus* son el arreglo de los canales vertebroarteriales de las vértebras cervicales, los cuales se observan en el ejemplar, también coincide al presentar las superficies articulares de las postzigapófisis hacia abajo y levemente inclinadas y en la larga y baja espina neural.

Tabla 2. Medidas del ejemplar en mm UAHMP-4184 comparadas con las medidas de los ejemplares UAHMP-4184, Rancho La Brea (Webb, 1965) y el ejemplar 31041-159 de Salt Fork Brazos River, Texas, las medidas del ejemplar de Texas se obtuvieron con el programa ImageJ. Abreviaturas: BFcr, anchura de la superficie articular; BPacd, anchura de los procesos articulares caudales; BPacr, anchura de los procesos articulares craneales; GLPa, longitud desde los procesos articulares craneales hasta los caudales; HFcr, altura de la superficie articular; PL, longitud fisiológica del cuerpo. (*) medida aproximada; (-) medida no encontrada.

Asignación taxonómica	Ejemplar	BFcr	BPacd	BPacr	GLPa	HFcr	PL
<i>Camelops hesternus</i>	UAHMP-4184	57.6	100.7	113.1	234.0	46.8	249.0
<i>Camelops hesternus</i>	31041-159	-	79.0	114.0 *	235.7	-	-
<i>Camelops hesternus</i>	s/e (Webb, 1965. C-3)	-	-	-	-	-	204-218
<i>Camelops hesternus</i>	s/e (Webb, 1965. C-4)	-	-	-	-	-	198-204

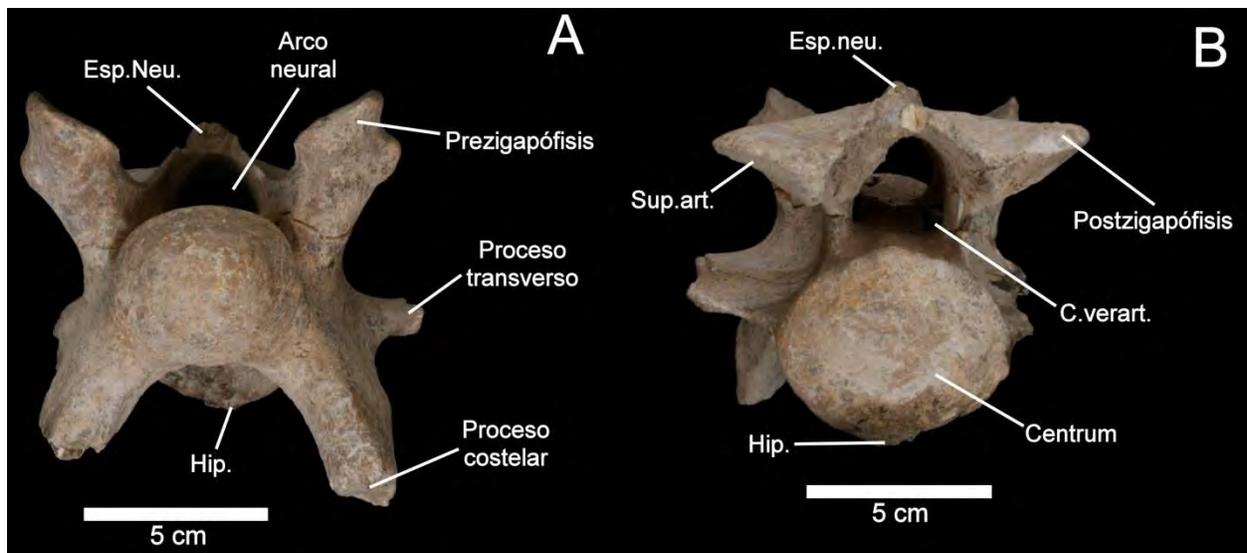


Figura 20. UAHMP-4184, *Camelops hesternus*, 3a o 4a vértebra cervical en vistas anterior (A) y posterior (B). Abreviaciones: C.verart., Canal vertebral; Esp.Neu., espina neural; Hip., hipapófisis; Sup.art., superficie articular.

6a vértebra cervical

Descripción: el ejemplar UAHMP-1108 (Fig. 21 A y B) tiene un cuerpo vertebral aplanado con centros ovalados, en el centro posterior ventralmente presenta un tubérculo que desaparece al llegar al centro anterior, el cual carece de cóndilo. Los procesos transversos son cortos y delgados, ventralmente presentan una depresión en forma de “U” que conecta con los procesos espinosos que de igual manera son cortos. Sobre estos se encuentran las prezigapófisis que están elevadas y presenta superficies articulares ovoides, al lado de tales superficies hay una hendidura poco profunda. Por debajo de las prezigapófisis se encuentran los canales vertebral que terminan en la mitad del cuerpo vertebral, esto puede observarse a través del canal neural, el cual es amplio y tiene forma triangular.

Los procesos costelares son anchos y con terminaciones rugosas que sobresalen más lateralmente. La espina neural es baja en la parte posterior y alta en la anterior y se bifurca hacia la cara posterior formando las postzigapófisis que son anchas, sus

superficies articulares son ovoides y más anchas que las de las prezigapófisis, una de dichas superficies está rota. Los pedículos que unen a cada una de las postzigapófisis con el disco vertebral o centrum posterior son delgados y bajos, el disco vertebral está hundido y en el centro presenta una pequeña muesca.

UAHMP-1108 fue comparado con el ejemplar 31041-159 (Salt Fork Brazos River, Texas, Pleistoceno tardío), cabe mencionar que el ejemplar 31041-159 es de las primeras vértebras cervicales y posiblemente por tal motivo las medidas del ancho de los procesos articulares craneales y caudales (BPacr y BPacd) y la longitud desde los procesos articulares craneales hasta los caudales (GLPa) del ejemplar de este trabajo no coinciden con las del ejemplar 31041-159; sin embargo, la longitud de las vértebras va disminuyendo progresivamente, por lo que la sexta vértebra es corta a comparación de las vértebras anteriores (Webb, 1965). Es posible que por esta condición la longitud desde los procesos articulares craneales hasta los caudales (GLPa) de UAHMP-1108 sea menor que la del ejemplar 31041-159 (Tabla 3).

El ejemplar aquí estudiado tiene los procesos costelares bien desarrollados, el canal vertebroarterial termina adentro del canal neural aproximadamente a la mitad del cuerpo vertebral y la espina neural es larga, estas características coinciden con las de la especie *Camelops hesternus* que menciona Webb (1965).

Tabla 3. Medidas en mm del ejemplar UAHMP-1108 comparadas con las medidas de *Camelops hesternus* de Rancho La Brea (Webb, 1965) y con las de *C. hesternus* de Texas (31041-159) las cuales se obtuvieron con el programa ImageJ. Abreviaturas: BFcr, anchura de la superficie articular; BPacd, anchura de los procesos articulares caudales; BPacr, anchura de los procesos articulares craneales; GLPa, longitud desde los procesos articulares craneales hasta los caudales; HFcr, altura de la superficie articular; PL, longitud fisiológica del cuerpo. (*) medida aproximada; (-) medida no encontrada.

Asignación taxonómica	Ejemplar	BFcr	BPacd	BPacr	GLPa	HFcr	PL
<i>Camelops hesternus</i>	UAHMP-1108	66.3	122.5	108.8	189.0	43.6	134.8
<i>Camelops hesternus</i>	31041-159	-	79.0	114.0 *	235.7	-	-
<i>Camelops hesternus</i>	s/e (Webb, 1965. C-6)	-	-	-	-	-	159-171

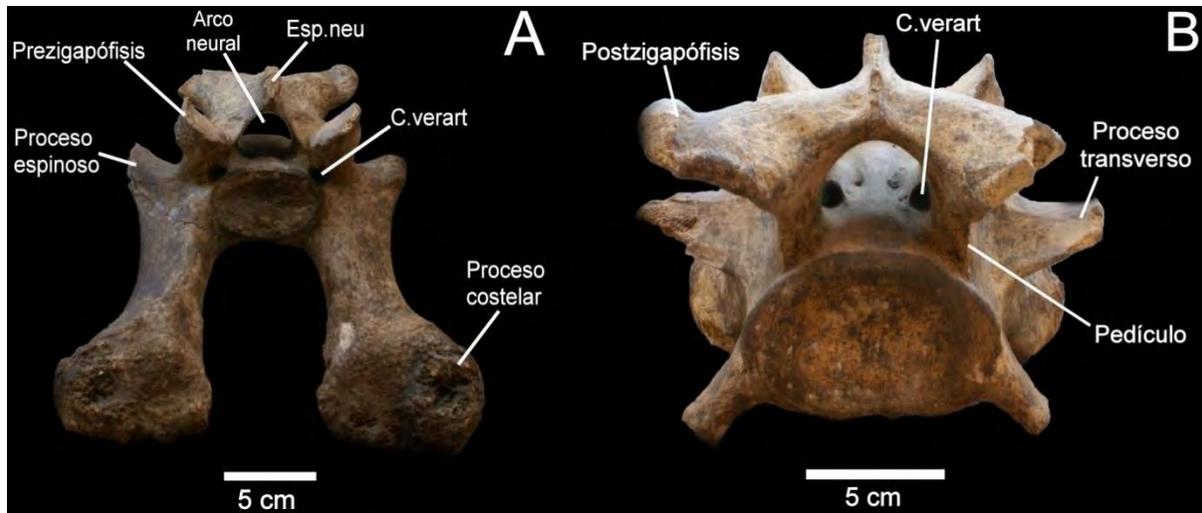


Figura 21. UAHMP-1008, *Camelops hesternus*, 6a vértebra cervical en vistas anterior (A) y posterior (B). Abreviaciones: C.verart., Canal vertebral; Esp.Neu., espina neural.

Vértebra torácica

Descripción: en UAHMP-4155 (Fig. 22 A y B) la espina neural está rota, es casi recta y aplanada anteriormente, mientras que en su cara posterior es ancha. El cuerpo vertebral o centrum es corto, ancho, opistocélico y tiene forma subtriangular, los pedículos en la cara posterior están muy marcados y separados del cuerpo vertebral, el arco neural es triangular y ancho.

El proceso transversal está reducido y es poco visible. Las prezigapófisis son más altas que las postzigapófisis, sus superficies articulares son ovoides y están inclinadas hacia atrás, se asemejan a aquellas de las vértebras cervicales. Las postzigapófisis están ubicadas posteriormente, sus superficies articulares están inclinadas ventralmente, son angostas y cóncavas y una muesca bien marcada las separa del disco vertebral.

Las superficies articulares donde se unen las costillas casi no son perceptibles en la cara anterior del disco vertebral. En la cara posterior las superficies articulares están bien marcadas.

UAHMP-4155 se determinó como una vértebra torácica debido a que el centrum es corto y ancho y es diferente al centrum de las vértebras cervicales, las postzigapófisis son anchas y están separadas del centrum y por el tamaño del proceso transversal (Webb, 1965).

La medida de la longitud fisiológica del cuerpo (PL) de UAHMP-4155 es menor que el rango de medidas de la primera vértebra torácica de *Camelops hesternus* del Pleistoceno tardío de Rancho La Brea mencionado por Webb (1965) el cual va desde los 87 mm hasta los 99 mm, sin embargo, la medida obtenida se encuentra dentro del rango de medidas de las primeras vértebras torácicas (PT) de *C. hesternus* del Pleistoceno tardío de Rancho La Brea que menciona Webb (1965).

Tabla 4. Las medidas en mm del ejemplar UAHMP-4155 se compararon con las medidas de vértebras torácicas de Rancho La Brea (Webb, 1965). Abreviaturas: 1a T., primera torácica; BFcr, anchura de la superficie articular; BPacd, anchura de los procesos articulares caudales; BPacr, anchura de los procesos articulares craneales; GLPa, longitud desde los procesos articulares craneales hasta los caudales; HFcr, altura de la superficie articular; PL, longitud fisiológica del cuerpo; PT., primeras torácicas; TF., torácicas finales. (*) medida aproximada; (-) medida no encontrada.

Asignación taxonómica	Ejemplar	BFcr	BPacd	BPacr	GLPa	HFcr	PL
<i>Camelops hesternus</i>	UAHMP-4155	87.4	139.1	116.3	77.6	54.3	81.7
<i>Camelops hesternus</i>	s/e (Webb, 1965. 1a T)	-	-	-	-	-	87-99
<i>Camelops hesternus</i>	s/e (Webb, 1965. PT)	-	-	-	-	-	75-97
<i>Camelops hesternus</i>	s/e (Webb, 1965. TF)	-	-	-	-	-	72-75

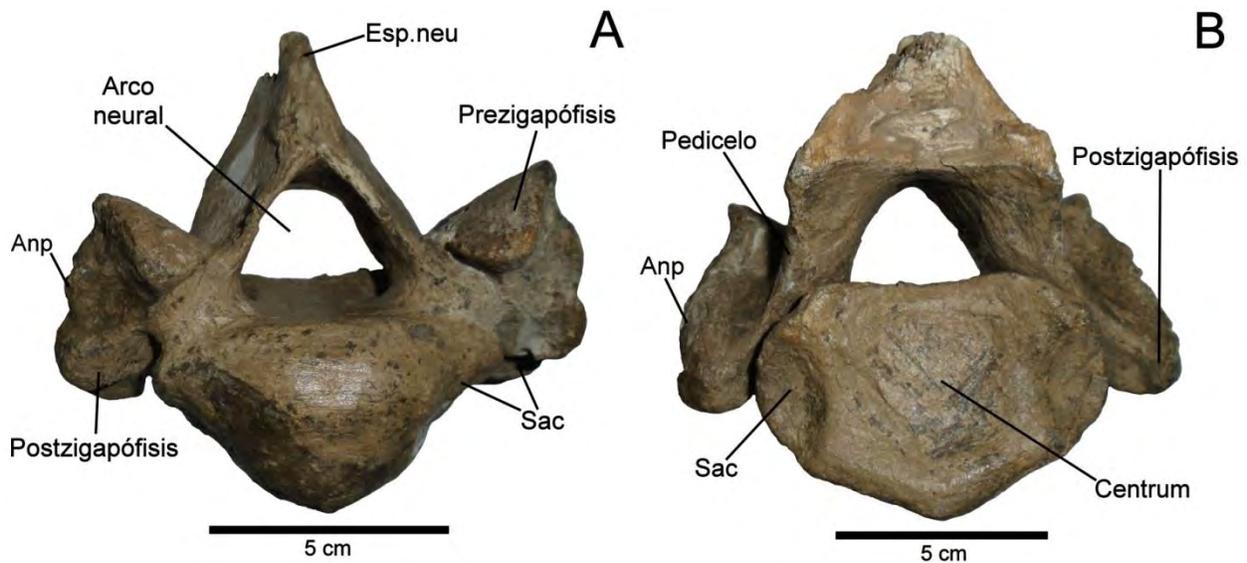


Figura 22. UAHMP-4155, *Camelops hesternus*, vértebra torácica en vistas anterior (A) y posterior (B). Abreviaciones: Anp, anapófisis; Esp.neu, espina neural; Sac, superficie articular para las costillas.

Radioulna

Descripción: la diáfisis del fragmento derecho de radioulna (UAHMP-1137) es plana posteriormente y convexa en la cara anterior donde hay dos crestas cercanas a la superficie articular distal, una está en el centro y la otra cerca del borde lateral, también cercana a este borde hay dos forámenes interóseos, uno es profundo y grande y cruza desde la cara anterior hasta la cara posterior en donde se estrecha y otro foramen distal que es pequeño y estrecho. En la cara posterior hay una saliente y cercano al borde lateral hay un pliegue. La epífisis es ancha debido a dos salientes que hay en cada lado, lateralmente la epífisis es recta (Fig. 23 A y B).

La superficie articular distal está conformada por tres cóndilos divididos entre sí por salientes. El cóndilo que está en el borde medial (escafoides) es el más sobresaliente de los tres y medialmente es cóncavo, el siguiente cóndilo (lunar) es el más angosto y pequeño de los tres y el cóndilo lateral (cuneiforme) es ancho lateralmente y angosto

medialmente, lateralmente es plano. Sobre los cóndilos hay depresiones, tres en la cara anterior y dos en la posterior (Fig. 23 C).

En el ejemplar se observan características que Webb (1965) describe para *Camelops hesternus* como son los forámenes distales que cruzan de la cara anterior a la posterior y se encuentran lateralmente, de igual forma menciona que el foramen que está más distal es cerrado. La superficie distal también está dividida en tres secciones que están separadas por crestas y el cóndilo escafoides es el más grande mientras que el cóndilo lunar es estrecho.

La medida del ancho de la terminación distal (Bd) del ejemplar UAHMP-1137 se encuentra dentro del rango de medidas de *Camelops hesternus* del Pleistoceno tardío de Rancho La Brea de acuerdo con Webb (1965), de igual forma sobrepasa levemente al Bd del ejemplar de *Camelops hesternus* de Edmonton, Canadá (P94.12.24, Pleistoceno tardío, Jass y Allan, 2016) (Tabla 5).

Tabla 5. Medidas del ejemplar UAHMP-1137 comparadas con las medidas de los ejemplares de Edmonton, Canadá de Jass y Allan, 2016 (P94.12.24) y de Rancho La Brea (Webb, 1965). Abreviaturas: Bd, anchura de la terminación distal; Bp, anchura de la terminación proximal; DPA, profundidad a través del proceso anconeal; LO, longitud del olecranon.

Asignación taxonómica	Ejemplar	Bd	Bp	DPA	LO
<i>Camelops hesternus</i>	UAHMP-1137	86.9	-	-	-
<i>Camelops hesternus</i>	P94.12.24	84.5	86.1	76.4	87.2
<i>Camelops hesternus</i>	s/e (Webb, 1965)	79-93	92-99	-	77-84

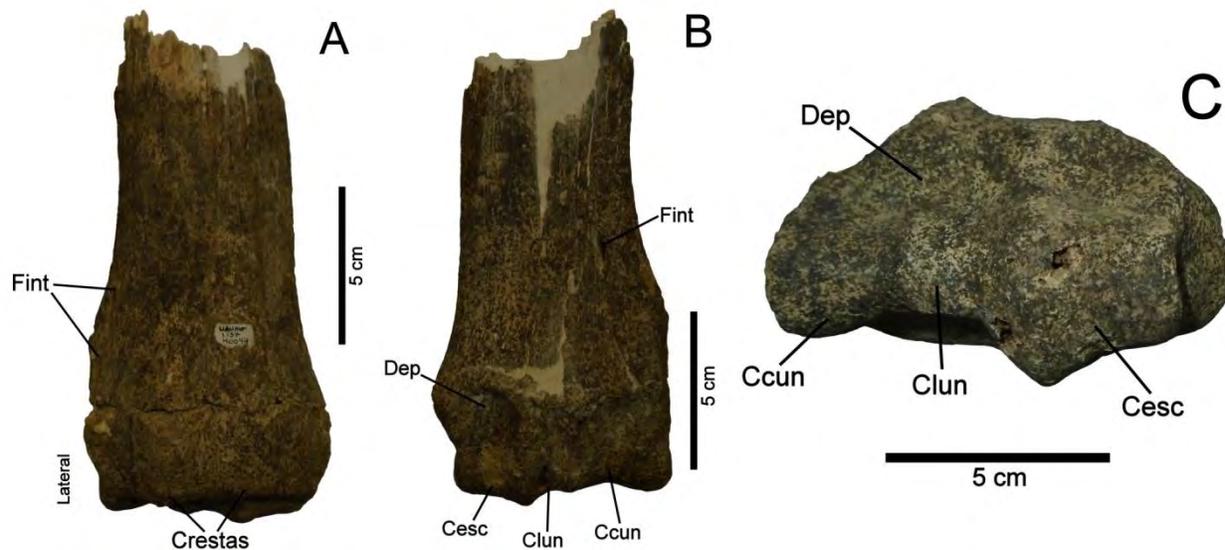


Figura 23. UAHMP-1137, *Camelops hesternus*, radioulna en vistas anterior (A), posterior (B) y ventral (C). Abreviaciones: Ccun, cóndilo cuneiforme; Cesc, cóndilo escafoides; Clun, cóndilo lunar; Dep, depresión; Fint, foramen interóseo.

Escafoides

Descripción: el ejemplar UAHMP-272 se trata de un escafoides izquierdo completo y delgado. En la cara medial hay un pequeño tubérculo, esta cara es ligeramente convexa pronunciándose más en el tubérculo de la cara anterior que es grande, cuadrado y se inclina hacia la cara lateral.

En la cara dorsal se encuentra la faceta en donde articula el cóndilo del radio, ésta es cóncava y está levemente inclinada lateralmente, en la porción anterior se encuentra una faceta plana que se inclina un poco medialmente (Fig. 24 B). La mitad de la superficie ventral es cóncava (faceta del trapezoide) y junto está una faceta plana con forma de triángulo isósceles (faceta magnum) (Fig. 24 A).

La superficie lateral está un poco hundida y anteriormente tiene un pequeño pliegue, en esta superficie se presentan las tres facetas lunares, una posterior que es ovalada y dos anteriores, la anterodorsal que se alarga hacia la cara posterior y la faceta anteroventral que es triangular (Fig. 24 B).

Se determinó que el ejemplar UAHMP-272 pertenece a *Camelops hesternus* debido a que las facetas del ejemplar coinciden con lo descrito por Webb (1965), las facetas en donde se articula el radio se encuentran separadas por una faceta cóncava. De acuerdo con Webb (1965) la extensión de la faceta anterodorsal en la cara lateral está bien marcada, la faceta anteroventral está alargada verticalmente y la faceta más grande es la faceta magnum, éstas características son distintivas de *C. hesternus*.

De igual manera, el ancho proximal (Ap) y la longitud total (Lt) de UAHMP-272 están dentro del rango de medidas de *Camelops hesternus* del Pleistoceno tardío de Rancho La Brea mencionado por Webb (1965) (Tabla 6).

Tabla 6. Medidas del ejemplar UAHMP-272 comparadas con las medidas de *Camelops hesternus* de Rancho La Brea (Webb, 1965) y con las medidas del ejemplar CFM-3097 (Laurito y Valerio, 2016) que fueron obtenidas con el software ImageJ. Abreviaciones: Ap, anchura proximal, Lt, longitud total, s/e, sin especificar. (*) medida estimada, (-) medida no encontrada.

Asignación taxonómica	Ejemplar	Ap	Lt
<i>Camelops hesternus</i>	UAHMP-272	30.2 *	53.5
<i>Camelops hesternus</i>	s/e (Webb, 1965)	29.7-38	48.3-57
<i>Hemiauchenia vera</i>	CFM-3097	19.6	28.2

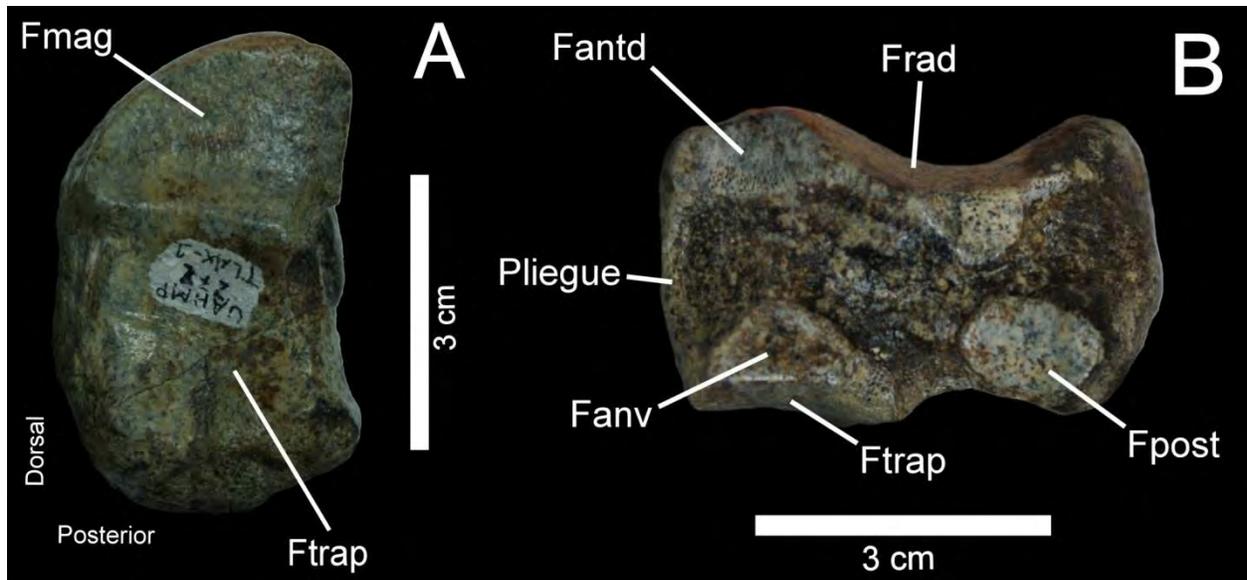


Figura 24. UAHMP-272, *Camelops hesternus*, escafoides en vistas ventral (A) y lateral (B). Abreviaturas: Fantd, faceta anterodorsal; Fanv, faceta anteroventral, Fmag, faceta magnum; Fpost, faceta posterior; Frad, faceta del radio; Ftrap, faceta del trapezoide.

Fémur

Descripción: el ejemplar UAHMP-4158 pertenece a un fragmento distal de un fémur izquierdo.

El cóndilo lateral sobresale de gran manera en comparación al cóndilo medial, en su cara ventral el cóndilo medial tiene una forma semejante a una media luna al poseer una ligera depresión en el lado interno, este cóndilo no está separado de la diáfisis; así mismo entre la unión de dicho cóndilo con la superficie patelar se encuentra la cicatriz del músculo aductor que es una fosa bien definida. Ambos cóndilos se curvan ligeramente hacia la fosa intercondiloidea que es cuadrada en la base de la superficie patelar (Fig. 25 A).

El cóndilo lateral es rectangular, lateralmente entre la unión del cóndilo con la superficie patelar se encuentra una fosa bien definida. Posteriormente, hay una escotadura entre el cóndilo lateral y la diáfisis, por lo que no están completamente unidos como en el caso del cóndilo medial (Fig. 25 B y C).

La superficie patelar es corta, más pequeña que los cóndilos, de forma rectangular y lateralmente está un poco cóncava, al observarla en vista medial la superficie patelar es corta mientras que el cóndilo medial sobresale levemente (Fig. 25 A). La diáfisis es plana y está ligeramente hundida en todas sus caras.

El ejemplar UAHMP-4158 se determinó como *Camelops hesternus* debido a que el ancho de la superficie patelar (Asp) de UAHMP-4158 está dentro del rango de medida de *Camelops hesternus* del Pleistoceno tardío de Rancho La Brea (Webb, 1965) (Tabla 7). De igual forma la característica morfológica más visible es que el cóndilo lateral es más grande que el medial, la forma cóncava de la superficie patelar se aprecia al ver al ejemplar lateralmente y la forma de la fosa intercondiloidea en la base de la superficie patelar es cuadrada, estas características mencionadas por Webb (1965) se encontraron en el ejemplar estudiado.

Tabla 7. Medidas en mm del ejemplar UAHMP-4158 comparadas con las medidas de *Camelops hesternus* (tabla 11, Webb, 1965) y *Hemiauchenia vera* (CFM-1706, Laurito y Valerio, 2016). Abreviaciones: Acl, anchura máxima cóndilo lateral; Acm, anchura máxima cóndilo medial; Asp, anchura superficie patelar; Bd, anchura distal; Lcl, longitud cóndilo lateral; Lcm, longitud cóndilo medial; Lsp, longitud superficie patelar; s/e, sin especificar. (*) medida estimada, (-) medida no hallada, (ª) medidas obtenidas con ImageJ.

Asignación taxonómica	Ejemplar	Acl	Acm	Asp	Bd	Lcl	Lcm	Lsp
<i>Camelops hesternus</i>	UAHMP-4158	53.9	49.8	45.8	121.6 *	81.9	74.6	76.1
<i>Camelops hesternus</i>	s/e (Webb, 1965)	-	-	43-63	138-148	-	-	-
<i>Hemiauchenia vera</i>	CFM-1706	28.7 ^a	31.2 ^a	35.2 ^a	87.7	47.4 ^a	40.4 ^a	44.6 ^a

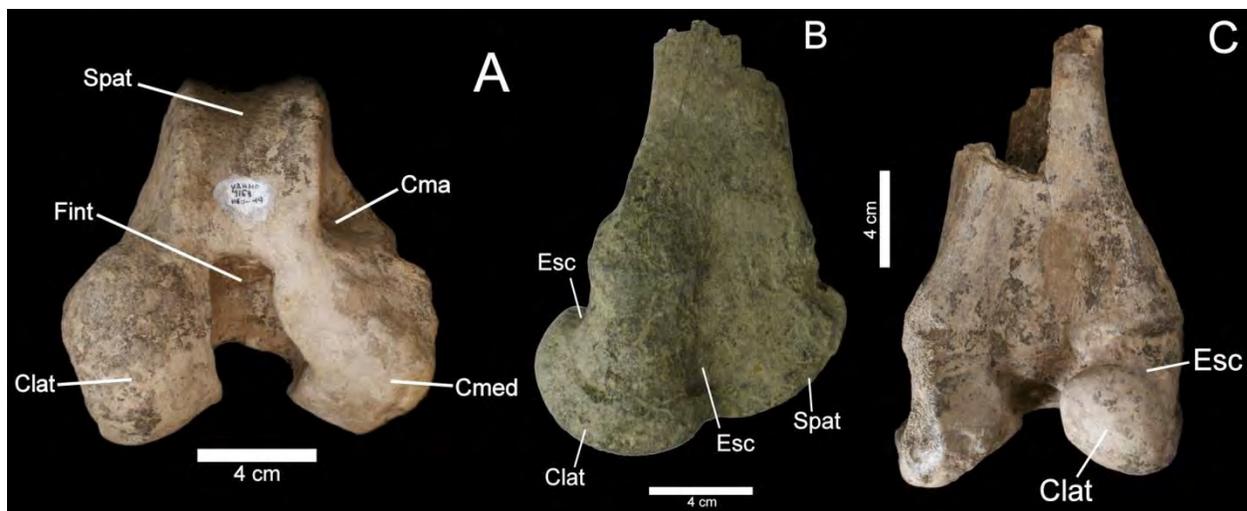


Figura 25. UAHMP-4158, *Camelops hesternus*, fragmento de fémur en vistas ventral (A), lateral (B) y posterior (C). Abreviaciones: Clat, cóndilo lateral; Cma, cicatriz del músculo aductor; Cmed, cóndilo medial; Esc, escotadura; Fint, fosa intercondiloidea; Spat, superficie patelar.

Astrágalo

Descripción: UAHMP-1140 en vista ventral la cresta lateral sobrepasa a la cresta medial y se curva lateralmente, ambas crestas están separadas por la muesca intratroclear con forma de “U”. La faceta sustentacular es ancha, tiene forma rectangular, está aplanada y la parte lateral es más alta que la medial. Debajo de la faceta sustentacular se encuentra la fosa sustentacular que es profunda, debajo de ésta se encuentra la tróclea inferior cuyo cóndilo medial está más ancho y pronunciado que el cóndilo lateral, en el cóndilo lateral se encuentra una saliente (Fig. 26 A).

En vista dorsal entre las crestas está el surco de la tróclea que sobresale levemente y tiene forma de “M”. En el centro del elemento hay una fosa profunda que está más marcada en la parte lateral. En su parte lateral hay una muesca semicircular muy marcada, sobre ella está la saliente fibular y por debajo el cóndilo lateral (Fig. 26 B).

Las caras lateral y medial tienen forma de “S” o “Z”. En la cara lateral se encuentran las facetas fibular, parasustentacular y paracuboide, esta última faceta es ovoide, pequeña

y está separada por un surco, la saliente fibular está levemente trunca; sin embargo, es observable (Fig. 26 C). En la cara medial está la faceta navicular (Fig. 26 D).

Las medidas del ancho de la terminación distal (Bd), la longitud lateral (GLI) y medial (GLm) del ejemplar UAHMP-1140 rebasan a las medidas del laminae *Hemiauchenia* sp. del Condado Grant, Nuevo México (NMMNH P-26816, Plioceno temprano, Morgan *et al.*, 1997), sin embargo, las medidas de Bd, GLI y GLm del ejemplar estudiado están relativamente más cercanas a las medidas del ejemplar de San Miguel de Allende a comparación de las del laminae del Condado Grant (Tabla 8).

Morfológicamente, el ejemplar UAHMP-1140 tiene forma en “S” o “Z” en las caras lateral y medial, la cresta lateral es más alta que la medial, el cóndilo lateral es estrecho y presenta las facetas laterales al igual que el surco que las separa, todas estas características coinciden con lo que menciona Webb (1965) por lo que se determinó a UAHMP-1140 como *Camelops hesternus*.

Tabla 8. Las medidas (en mm) del ejemplar UAHMP-1140 se compararon con las de los ejemplares de *Camelops* sp. (NMMNH P-26816) del Condado Grant (Morgan *et al.*, 1997) y *Hemiauchenia* sp. (IGCU 3735) de San Miguel de Allende (Jiménez-Hidalgo, 2005), las medidas de NMMNH P-26816 se obtuvieron por medio del programa ImageJ. Abreviaturas: Bd, anchura de la terminación distal; GLI, longitud lateral; GLm, longitud medial.

Asignación taxonómica	Ejemplar	Bd	GLI	GLm
<i>Camelops hesternus</i>	UAHMP-1140	58.6	87.8	81.6
<i>Camelops</i> sp.	IGCU 3735	49.5	74.2	63.7
<i>Hemiauchenia</i> sp.	NMMNH P-26816	37.6	59.8	55.9

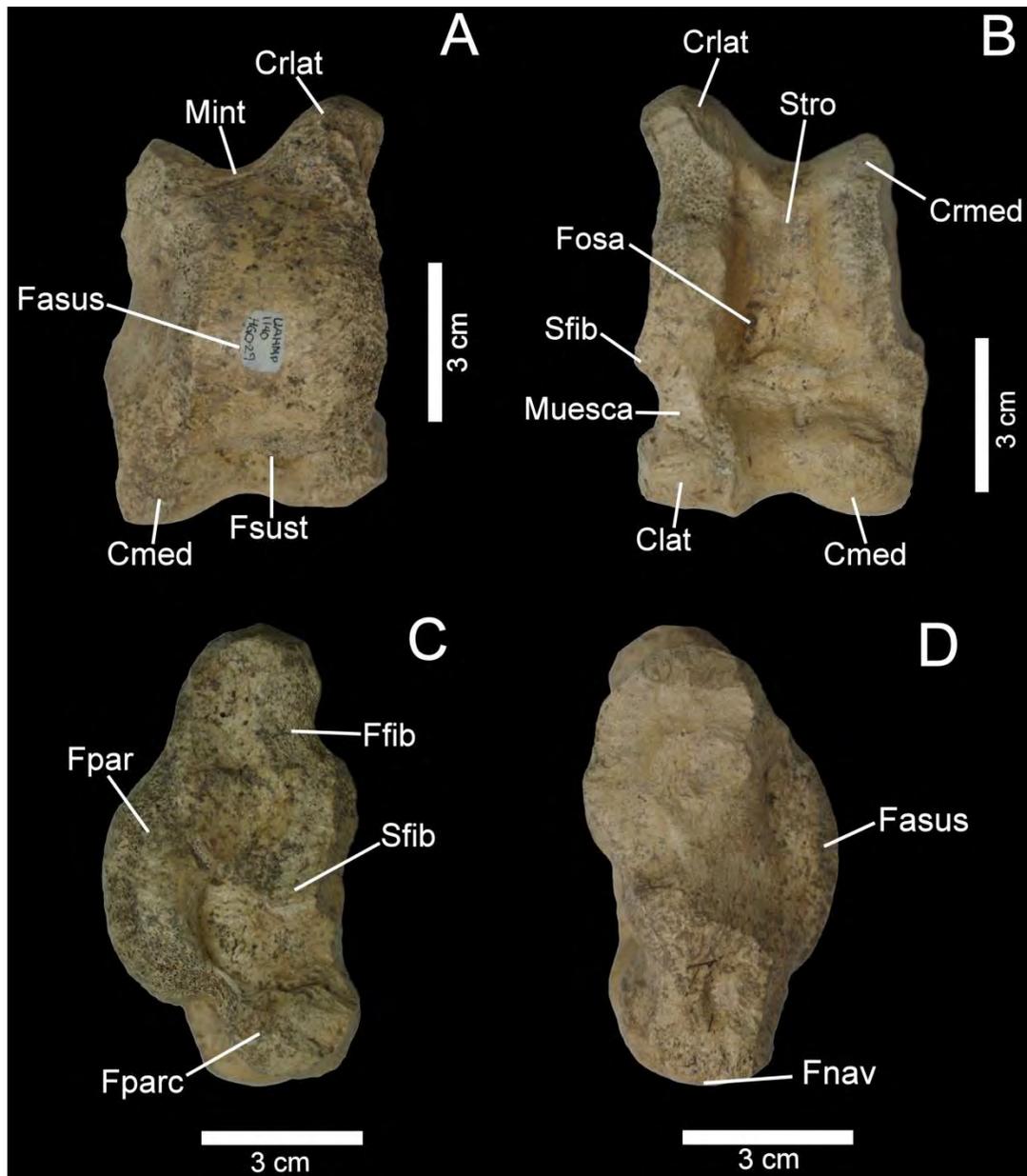


Figura 26. UAHMP-1140, *Camelops hesternus*, astrágalo en vistas anterior (A), posterior (B), lateral (C) y medial (D). Abreviaciones: Clat, cóndilo lateral; Cmed, cóndilo medial; Crlat, cresta lateral; Crmed, cresta medial; Fasmus, faceta sustentacular; Ffib, faceta fibular; Fpar, faceta parasustentacular; Fnav, faceta navicular; Fparc, faceta paracuboide; Fsust, fosa sustentacular; Mint, muesca intratroclear; Sfib, saliente fibular; Stro, surco de la tróclea.

Falange proximal

Descripción: el ejemplar UAHMP-336 está completo y es ancho. La diáfisis es casi recta y ancha en la epífisis proximal debido a la excavación para el ligamento suspensorio. La superficie de la epífisis distal está cóncava. En la cara posterior se encuentra la cicatriz del ligamento suspensorio, la cual está bien definida, tiene forma de “W” y llega hasta la mitad de la diáfisis. La tróclea ventral es corta y el cóndilo lateral tiene forma ovalada y sobrepasa en altura al cóndilo medial (Figs. 27 A y B).

El ejemplar UAHMP-217 carece de la epífisis proximal y parte de la excavación del ligamento suspensorio. La diáfisis es recta medialmente, mientras que lateralmente es convexa. La cara posterior es rugosa debido a la intemperización, por esta razón la cicatriz del ligamento suspensorio no es distinguible. El cóndilo lateral es más alto que el medial, la tróclea ventral, al igual que en el ejemplar anterior es corta (Fig. 27 C).

De acuerdo con Webb (1965) y Honey *et al.* (1998) la falange proximal de *Camelops hesternus* tiene la cicatriz donde se inserta el ligamento suspensorio hasta la mitad de la cara posterior, la cual es observable en UAHMP-336, tanto en UAHMP-217 como en UAHMP-336 se aprecia la excavación ventral donde va el ligamento.

Los ejemplares UAHMP-217 y UAHMP-336 tienen tamaños similares y a su vez las medidas del ancho distal (Bd), ancho proximal (Bp) (excepto UAHMP-217), longitud total (GL) y la anchura mínima de la diáfisis (SD) están próximas a las del ejemplar de *Camelops hesternus* de Yukon, Canadá (YG 328.21, Pleistoceno tardío, Zazula *et al.*, 2016) (Tabla 9).

De igual forma, todas las medidas sobrepasan a las medidas del ejemplar de *Hemiauchenia gracilis* del Condado Citrus, Florida (UF 179638, Plioceno tardío, Meachen, 2003), por lo que se descarta que los ejemplares UAHMP-336 y UAHMP-217 sean lamines (Tabla 9).

Tabla 9. Las medidas de los ejemplares UAHMP-336 y UAHMP-217 se compararon con las de los ejemplares de *Camelops hesternus* y *Hemiauchenia gracilis* descritos por Meachen, 2003 (UF 179638) y Zazula *et al.*, 2016 (YG 328.21) respectivamente. Las medidas reportadas están en mm. Abreviaciones: Bd, anchura distal; Bp, anchura proximal; GL, longitud total; SD, anchura mínima de la diáfisis.

Asignación taxonómica	Ejemplar	Bp	SD	Bd	GL
<i>Camelops hesternus</i>	UAHMP-336	43.4	23.3	34.2	112.9
<i>Camelops hesternus</i>	UAHMP-217	-	27.1	33.2	105.6
<i>Camelops hesternus</i>	YG 328.21	45.4	21.7	37.0	126.6
<i>Hemiauchenia gracilis</i>	UF 179638	18.5	10.7	18.5	82.6

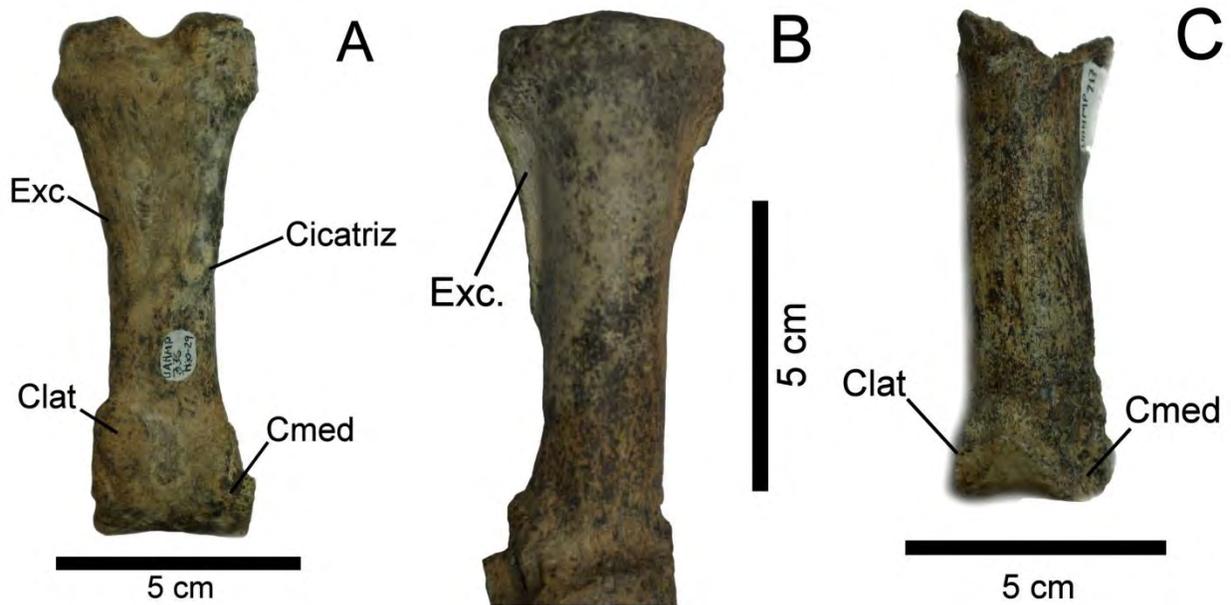


Figura 27. UAHMP-336 (A, B) y UAHMP-217 (C), *Camelops hesternus*, falanges proximales en vistas anterior (B) y posterior (A y C). Abreviaciones: Clat, cóndilo lateral; Cmed, cóndilo medial; Exc, excavación ligamento suspensorio.

Asignación taxonómica

Parte de los ejemplares aquí estudiados se determinaron como *Camelops hesternus* debido a que coincide con varias características que mencionan autores como Honey *et al.* (1998), Jass y Allan (2016), Pasenko y Agenbroad (2012), Webb (1965) y Zazula *et al.* (2016).

Los molares de *Camelops hesternus* se caracterizan principalmente porque carecen del llama buttress y porque las costillas y los estílicos no están desarrollados. La sexta vértebra tiene los procesos costelares desarrollados. La radioulna tuvo como característica distintiva la presencia de los forámenes distales. En el escafoides se encontraron tres características diagnósticas: la extensión de la faceta anterodorsal en la cara lateral, el alargamiento de la faceta anteroventral y el tamaño de la faceta magnum. El fémur se identifica por la cicatriz del músculo aductor y el cóndilo medial. El astrágalo por el arreglo en "S" o "Z" de las caras lateral y medial. La falange se distingue por la cicatriz de la inserción de los ligamentos suspensorios (Webb, 1965; Honey *et al.*, 1998; Jass y Allan, 2016).

Se descartó que el material perteneciera a *Camelops minidokae* y se asignó como *Camelops hesternus* debido a que al comparar el tamaño de los elementos poscraneales de ambas especies (e.g. los metapodiales) se ha reconocido que *C. hesternus* es más grande que *C. minidokae* (longitud mayor: 350-360 mm *C. minidokae*, 374–380 mm *C. hesternus*) (Baskin y Thomas, 2016), además de que *C. minidokae* pertenece al Pleistoceno temprano y el camelini representativo del Pleistoceno tardío es *C. hesternus* (Baskin y Thomas, 2016).

Orden	Artiodactyla Owen, 1848
Familia	Camelidae Gray, 1821
Tribu	Lamini Webb, 1965
Género	<i>Hemiauchenia</i> Gervais and Ameghino, 1880
Especie	<i>Hemiauchenia gracilis</i> Meachen, 2005

Distribución geográfica: Estados Unidos (Arizona, Florida, Idaho, Nuevo México), México (Guanajuato, Hidalgo, Michoacán, Sonora) (Bravo-Cuevas *et al.*, 2012; Plata-Ramírez, 2012).

Alcance geocronológico: Plioceno (Blancano) - Pleistoceno (Rancholabreano).

Material referido.- Localidad Barranca del Berrendo (HGO-28): UAHMP-4138, húmero; UAHMP-4137, radioulna; UAHMP-4181, cintura pélvica. **Localidad El Barrio (HGO-47):** UAHMP-1102, 7a vértebra cervical.

Diagnosis: las extremidades del género *Hemiauchenia* son alargadas y delgadas, la especie *H. gracilis* tiene elementos poscraneales delgados, radioulna alargada (Honey *et al.*, 1998; Meachen, 2005).

Vértebra torácica

Descripción: UAHMP-1102 (Fig. 28 A y B) es opistocélico y angosto, el centrum es corto y ancho y presenta parte de la espina neural que se inclina hacia atrás, posteriormente en la espina hay una faceta articular circular a cada lado, ambas dirigidas hacia abajo. El arco neural es triangular y angosto, los pedicelos están levemente separados del cuerpo vertebral.

El centrum anteriormente es angosto y tiene una faceta articular ovoide en cada lado que es donde encajan las costillas, posteriormente también tiene una faceta articular a cada lado que están cóncavas a comparación de las facetas de la cara anterior.

La prezigapófisis tiene forma circular, está reclinada y es alta en comparación de la postzigapófisis, las cuales son estrechas y están inclinadas ventralmente. Las pre- y las postzigapófisis están separadas del cuerpo vertebral por un surco. El proceso transversal está reducido.

El ejemplar UAHMP-1102 coincide al igual que el ejemplar UAHMP-4155 en presentar un centrum corto y ancho como el de las vértebras torácicas descritas por Webb (1965), también presenta un proceso transversal escaso, en este caso se descartó la probabilidad de que fuera *Camelops* debido a que las medidas del ancho de los procesos articulares caudales y craneales (BPacd y BPacr), la longitud desde los procesos articulares craneales hasta los caudales (GLPa) y la longitud fisiológica del cuerpo vertebral (PL) son pequeñas en el ejemplar UAHMP-1102 a comparación del ejemplar UAHMP-4155 determinado en el presente trabajo como *Camelops hesternus* y morfológicamente difieren en que la anapófisis de *C. hesternus* es abultado a diferencia de los laminae, que es lo que se observa en UAHMP-1102 (Webb, 1965) (Tablas 4 y 10).

Tabla 10. Las medidas (en mm) de UAHMP-1102 se compararon con las medidas de vértebras torácicas de *Camelops hesternus* de Rancho La Brea (Webb, 1965) y con el ejemplar UAHMP-4155 determinado como *Camelops hesternus* en el presente estudio. Abreviaturas: BFcr, anchura de la superficie articular; BPacd, anchura de los procesos articulares caudales; BPacr, anchura de los procesos articulares craneales; GLPa, longitud desde los procesos articulares craneales hasta los caudales; HFcr, altura de la superficie articular; PL, longitud fisiológica del cuerpo; PT., primeras torácicas; TF., torácicas finales. (-) medida no encontrada.

Asignación taxonómica	Ejemplar	BFcr	BPacd	BPacr	GLPa	HFcr	PL
<i>Hemiauchenia gracilis</i>	UAHMP-1102	86.3	125.6	106.8	73.3	52.2	74.5
<i>Camelops hesternus</i>	UAHMP-4155	87.4	139.1	116.3	77.6	54.3	81.7
<i>Camelops hesternus</i>	s/e (Webb, 1965. PT.)	-	-	-	-	-	75-97
<i>Camelops hesternus</i>	s/e (Webb, 1965. TF.)	-	-	-	-	-	72-75

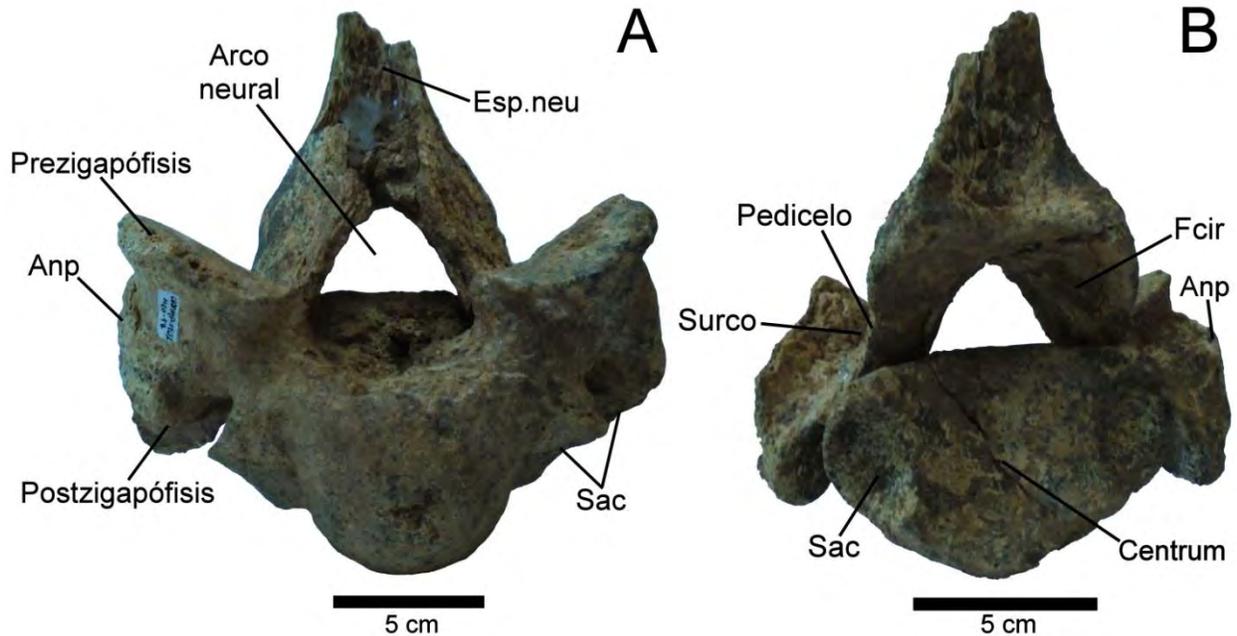


Figura 28. UAHMP-1102, *Hemiauchenia gracilis*, vértebra torácica en vistas anterior (A) y posterior (B). Abreviaciones: Anp, anapófisis; Esp.neu, espina neural; Fcir, faceta circular; Sac, superficie articular para las costillas; Sar, superficie articular.

Húmero

Descripción: UAHMP-4138 es un húmero izquierdo que carece de cabeza y del tubérculo bicipital. La diáfisis está comprimida lateralmente en la parte proximal, la cara anterior de la parte proximal es plana debido a dos torsiones laterales, la cresta deltoidea no es muy sobresaliente, la parte distal de la diáfisis es cilíndrica (Fig. 29 A).

En la cara posterior la fosa olecraneana es ancha y profunda, la fosa coronoidea de la cara anterior no es tan profunda como la fosa olecraneana (Fig. 29 B).

La epífisis distal es plana en su cara medial y en la cara lateral tiene un pequeño surco. El cóndilo medial es grande, ancho y con forma cónica a comparación del cóndilo lateral que es cuadrado y al llegar a la cara posterior se hace angosto, los cóndilos están separados por un surco sagital bien marcado. Los epicóndilos están separados de los cóndilos por surcos casi visibles, el epicóndilo medial es delgado y se curva hacia la parte

interna, el epicóndilo lateral es ancho, ambos epicóndilos están a la misma altura (Fig. 29 C).

El ejemplar difiere del húmero de *Camelops* de Yukon, Canadá (NMC 38277, Pleistoceno tardío, Zazula *et al.*, 2016) en que la epífisis distal de *Camelops* es ancha debido a una saliente que hay junto al cóndilo lateral, en *Camelops* el cóndilo medial es ligeramente más grueso que el cóndilo lateral y tiene el epicóndilo lateral bajo en comparación del epicóndilo medial, también el surco sagital está menos marcado a comparación del que se observa en el ejemplar UAHMP-4138.

Una de las diferencias que se observan entre el húmero de *Palaeolama* y el de *Hemiauchenia* es que el surco sagital tiene forma de medio círculo en *Palaeolama* y en *Hemiauchenia* está más pronunciado y tiene forma de “V”, la forma del surco sagital en el ejemplar estudiado coincide con la de *Hemiauchenia*.

El ejemplar es similar al húmero del género *Hemiauchenia* debido al surco sagital que está más pronunciado a comparación de *Palaeolama* sp. del Pleistoceno tardío de Los Vilos, Chile (Figura 49, ejemplar sin datos, López-Mendoza, 2008) o *Camelops hesternus* del Pleistoceno tardío de Yukon, Canadá (Figura 8, NMC 38277, Zazula *et al.*, 2016), también el cóndilo medial es redondeado a comparación del cóndilo lateral.

Al comparar las medidas del ancho distal (Bd), el ancho a través de la tróclea (BT) y el ancho mínimo de la diáfisis (SD) de UAHMP-4138 con las de *Camelops* cf. *C. hesternus* de Alberta, Canadá (P98.8.32, Pleistoceno tardío, Jass y Allan, 2016), se puede observar que las medidas de UAHMP-4138 son menores que las del ejemplar P98.8.32, por lo que se descartó que UAHMP-4138 perteneciera al género *Camelops* (Tabla 11).

También el ancho distal (Bd) y el ancho a través de la tróclea (BT) del ejemplar UAHMP-4138 son menores que las de *Palaeolama* sp. del Condado Hillsborough, Florida (UF 66490, Pleistoceno temprano, Salas *et al.*, 2003), esta característica permitió descartar que el ejemplar aquí estudiado perteneciera al género *Palaeolama* ya que, de acuerdo

con Meachen (2003), el extremo distal de *Hemiauchenia gracilis* es angosto a comparación de *Palaeolama* e incluso de *Hemiauchenia macrocephala* (Tabla 11).

El ancho distal (Bd) es mayor en UAHMP-4138 a comparación del ejemplar de *Hemiauchenia gracilis* reportado por Meachen (2003) (UF 210702, Plioceno tardío, Condado De Soto, Florida) (Tabla 11), esto podría deberse a: 1) algún factor ambiental que propició que la especie fuera más robusta en México o 2) a un posible aumento del tamaño corporal de la especie en el Pleistoceno tardío como se ha reportado en *Hemiauchenia macrocephala* (Hulbert y Webb, 2001).

Se obtuvo la relación del largo y ancho del ejemplar (GL : SD, 5), esto indica que el húmero es delgado y no muy largo, por lo tanto es un individuo grácil, este resultado es consistente con los resultados de Bravo-Cuevas *et al.* (2012), quienes a partir de elementos poscraneales como los metatarsos o las falanges proponen que la especie *Hemiauchenia gracilis* del Pleistoceno tardío de Hidalgo era grácil.

Se determinó a UAHMP-4138 como *Hemiauchenia gracilis* debido al índice de gracilidad, al ancho del extremo distal y a la pronunciación del surco sagital.

Tabla 11. Las medidas del ejemplar UAHMP-4138 se compararon con las de los ejemplares de *Hemiauchenia gracilis*, *Camelops hesternus* y *Palaeolama* sp. mencionados en los trabajos de Jass y Allan, 2016 (P98.8.32); Meachen, 2003 (UF 210702) y Salas *et al.*, 2003 (UF 66490) respectivamente. Abreviaciones: Bd, anchura distal; Bp, anchura proximal; BT, anchura a través de la tróclea; GL, longitud total; SD, anchura mínima de la diáfisis. (*) medida estimada; (-) medida no hallada.

Asignación taxonómica	Ejemplar	Bd	Bp	BT	GL	SD
<i>Hemiauchenia gracilis</i>	UAHMP-4138	66.0	58.1 *	56.2	300.0	60.0
<i>Hemiauchenia gracilis</i>	UF 210702	40.9	-	-	-	-
<i>Camelops hesternus</i>	P98.8.32	86.2	-	71.8	-	46.1
<i>Palaeolama</i> sp.	UF 66490	71.0	81.0	60.0	304.0	-

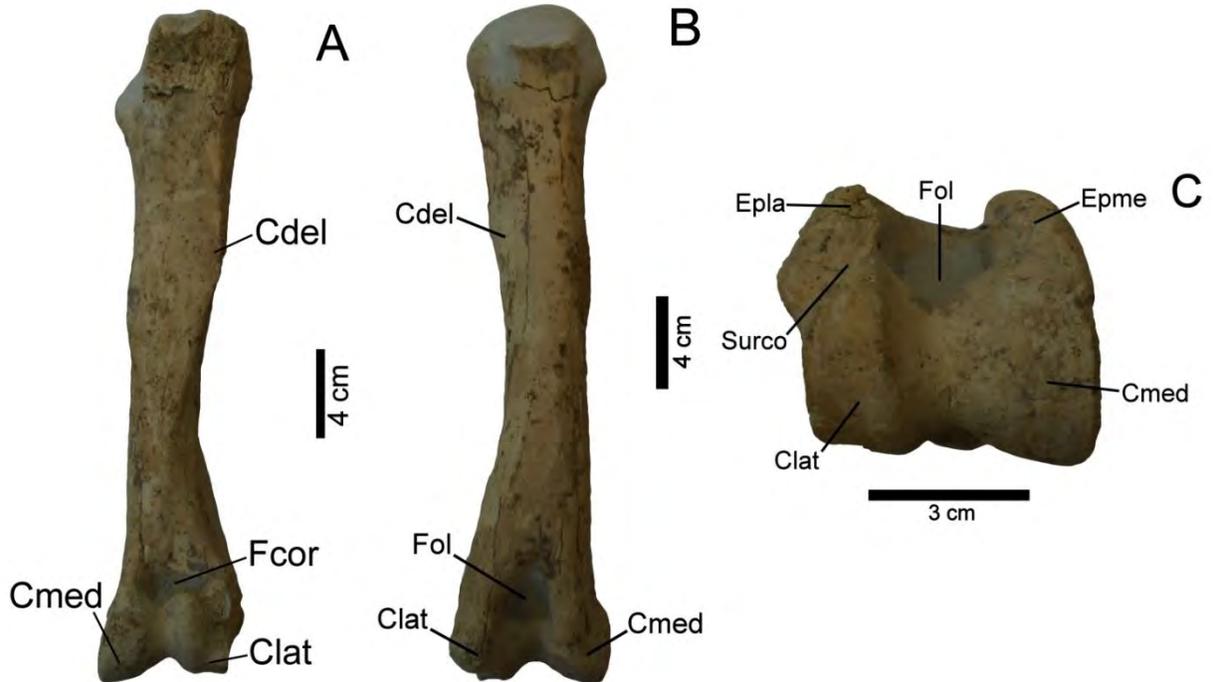


Figura 29. UAHMP-4138, *Hemiauchenia gracilis*, húmero en vistas anterior (A), posterior (B) y ventral (C). Abreviaciones: Cdel, cresta deltoidea; Clat, cóndilo lateral; Cmed, cóndilo medial; Epla, epicóndilo lateral; Epme, epicóndilo medial; Fcor, fosa coronoidea; Fol, fosa olecraneana.

Radioulna

Descripción: el ejemplar UAHMP-4137 es una radioulna izquierda, su diáfisis está casi recta y está más ensanchada proximalmente debido a que hay una pequeña torsión. La epífisis proximal es delgada, la rugosidad bicipital es visible, la tuberosidad lateral es pequeña, el olecranon es delgado, angosto lateral y medialmente y en vista dorsal se curva medialmente, el proceso ancóneo está redondeado (Fig. 30 A y B). La superficie articular donde se une el cóndilo lateral del húmero es pequeña en comparación de la superficie articular medial (Fig. 30 C).

La epífisis distal es más ancha que la epífisis proximal y está aplanada en su cara anterior. En el borde lateral tiene una saliente en donde se hallan los forámenes interóseos unidos por una escotadura que es donde se fusionan el radio y la ulna, dicha

escotadura también puede observarse en la cara posterior en donde la saliente hace que ésta cara sea cóncava (Fig. 30 D).

El cóndilo lateral (cuneiforme) de la superficie articular distal es cónico, el cóndilo lunar es pequeño y angosto y en vista lateral tiene una depresión en el centro, el cóndilo medial (escafoides) es ancho, cilíndrico y sobresale más en comparación de los otros dos cóndilos. Sobre los cóndilos hay depresiones, en la cara anterior hay tres mientras que en la cara posterior hay dos, en ambos casos las depresiones del cóndilo escafoides son las más pronunciadas (Fig. 30 E).

El ejemplar difiere de las descripciones e ilustraciones de la radioulna de *Camelops hesternus* del Pleistoceno tardío de Rancho La Brea (LACM no. Z 1086) y de Cripple Creek, Alaska (F:AM 35155) (Webb, 1965 y Zazula *et al.*, 2016) en que el olecranon es delgado y su parte distal no se funde con la cara posterior del radio. Igualmente se descartó al género *Palaeolama* debido a que la diáfisis del ejemplar está poco curvada, la torsión que presenta es leve y el olecranon es angosto y no prominente a diferencia de *Palaeolama mirifica* del Pleistoceno temprano del Condado Hillsborough, Florida (ejemplar sin especificar, Hulbert y Valdes, 2015). UAHMP-4137 es similar a *Hemiauchenia gracilis* en tener la diáfisis casi recta, el proceso ancóneo redondeado y el olecranon cónico, delgado y corto (Meachen, 2005).

El ancho de la terminación distal y proximal (Bd y Bp), la profundidad a través del proceso ancóneo (DPA), el largo total (GL) y la longitud del olecranon (LO) de *Camelops hesternus* de Edmonton, Canadá (P94.12.24, Pleistoceno tardío, Jass y Allan, 2016) son mayores que las de UAHMP-4137 por lo que se descartó que el ejemplar perteneciera al género *Camelops* (Tabla 12).

De acuerdo con Meachen (2003) morfológicamente la radioulna de *Palaeolama* y la del género *Hemiauchenia* difieren en que en *Hemiauchenia* la radioulna es larga, delgada y uniforme hasta llegar a la parte distal en donde se ensancha, mientras que la de *Palaeolama* es más corta y gradualmente se ensancha haciéndose robusta en la mitad distal, ambas condiciones del género *Hemiauchenia* (largo total y ancho distal) se ven

reflejadas en UAHMP-4137, puesto que el largo total (GL) es mayor en UAHMP-4137 que en la *Palaeolama* sp. del Pleistoceno tardío de Los Vilos, Chile (LV089-1, López-Mendoza, 2008) y el ancho distal (Bd) es mayor en el ejemplar LV089-1 que en UAHMP-4137 (Tabla 12).

Así mismo, Meachen (2003) menciona que el olecranon de *Hemiauchenia gracilis* es corto, tal característica también se observa en el ejemplar estudiado ya que la longitud del olecranon (LO) es mayor en el ejemplar LV089-1 que en UAHMP-4137 (Tabla 12).

Se descartó que UAHMP-4137 fuera *Hemiauchenia macrocephala* debido a que la medida del largo total de UAHMP-4137 es mayor que la del ejemplar de *H. macrocephala* del Pleistoceno temprano del Condado Hillsborough, Florida (ejemplar sin especificar, Hulbert y Valdes, 2015), esta es una característica diagnóstica importante que permite diferenciar a *Hemiauchenia gracilis* de *H. macrocephala* (Tabla 12) (Meachen, 2005).

Al igual que UAHMP-4138, las medidas del ancho de la terminación distal (Bd), la profundidad a través del proceso anóneo (DPA), el largo total (GL) y la longitud del olecranon (LO) del ejemplar UAHMP-4137 son mayores que las del ejemplar de *Hemiauchenia gracilis* del Condado Citrus, Florida (UF 8917, Plioceno tardío, Meachen, 2003) (Tabla 12), por lo que se reitera que el aumento en las medidas de la radioulna del ejemplar de Hidalgo podría deberse a algún factor ambiental o al aumento del tamaño de la especie en el Pleistoceno tardío como se mencionó anteriormente (Hulbert y Webb, 2001).

La relación del largo y ancho del ejemplar UAHMP-4137 (GL : SD, 7.69) indica que la radioulna es delgada y no muy larga, por lo tanto es un individuo grácil, de nueva cuenta este resultado concuerda con lo propuesto por Bravo-Cuevas *et al.* (2012) que indican la gracilidad de la especie *Hemiauchenia gracilis* del Pleistoceno tardío de Hidalgo.

Se determinó que el ejemplar UAHMP-4137 como *Hemiauchenia gracilis* debido al índice de gracilidad, al largo total de la radioulna, al tamaño del olecranon y a que la diáfisis es casi recta y uniforme.

Tabla 12. Las medidas en mm de la radioulna UAHMP-4137 fueron comparadas con las de los ejemplares de *Hemiauchenia macrocephala* (ejemplar s/e, Hulbert y Valdes, 2015); *Hemiauchenia gracilis* (UF 8917, Meachen, 2003); *Palaeolama* sp. (LV089-1, López-Mendoza, 2008) y *Camelops hesternus* (P94.12.24, Jass y Allan, 2016). Abreviaturas: Bd, anchura de la terminación distal; Bp, anchura de la terminación proximal; DPA, profundidad a través del proceso ancóneo; GL, largo total; LO, longitud del olecranon; SD, anchura mínima de la diáfisis; s/e, sin especificar.

Asignación taxonómica	Ejemplar	Bd	Bp	DPA	GL	LO	SD
<i>Hemiauchenia gracilis</i>	UAHMP-4137	62.8	58.8	57.0	500.0	66.7	65.0
<i>Hemiauchenia gracilis</i>	UF 8917	49.8	-	50.7	472.0	64.5	-
<i>Camelops hesternus</i>	P94.12.24	84.5	86.1	76.4	557.0	87.2	-
<i>Hemiauchenia macrocephala</i>	s/e	-	-	65.1	438.1	60.1	-
<i>Palaeolama</i> sp.	LV089-1	67.7	68	60.8	424.0	73.0	49.4

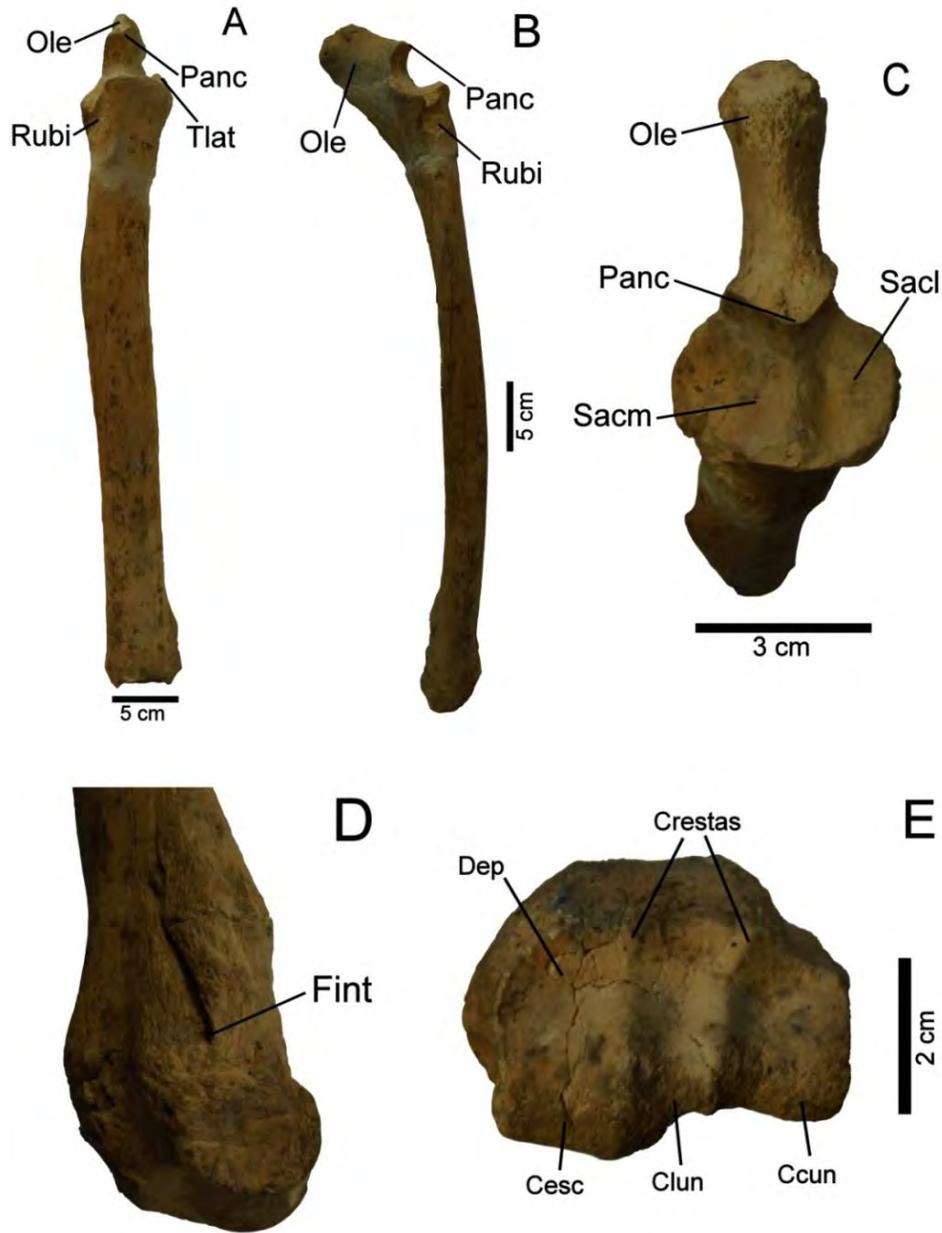


Figura 30. UAHMP-4137, *Hemiauchenia gracilis*, radioulna en vista anterior (A), medial (B), dorsal (C), detalle de la epífisis distal en vista medial (D) y ventral (E). Abreviaciones: Ccun, cóndilo cuneiforme; Cesc, cóndilo escafoides; Clun, cóndilo lunar; Dep, depresión; Fint, forámen interóseo; Ole, olecranon; Panc, proceso ancóneo; Rubi, rugosidad bicipital; Tlat, tuberosidad lateral; Sacl, superficie articular cóndilo lateral; Sacm, superficie articular cóndilo medial.

Cintura pélvica

Descripción: UAHMP-4181 corresponde a un fragmento derecho de cintura pélvica, el fósil en general es delgado siéndolo aún más en la sínfisis púbica. Conserva parte del ilion el cual es delgado y en vista lateral se observa una hendidura que se ubica sobre el acetábulo. El acetábulo es grande, circular y profundo, la superficie semilunar casi se cierra por completo, debajo de éste hay una pequeña escotadura. El orificio obturador es grande y ovalado (Fig. 31 A). El isquion presenta varios pliegues (Fig. 31 B).

El ejemplar UAHMP-4181 se comparó con una cintura pélvica de una llama actual (*Lama glama*, OCMP 024, figs. 31 C y D) que está alojada en la colección del Museo de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

La longitud del acetábulo (LA) y la longitud interna del foramen obturador (LFo) de UAHMP-4181 son rebasadas por las medidas de *Camelops hesternus* de Edmonton, Canadá (P98.8.33, Pleistoceno tardío, Jass y Allan, 2016) descartando así que el ejemplar estudiado fuera del género *Camelops* (Tabla 13).

Por otro lado, al comparar las medidas del ancho del acetábulo (BA), el ancho máximo del foramen obturador (BFo), la altura de la espina isquiática (HIS), la longitud del acetábulo (LA) y la longitud interna del foramen obturador (LFo) con las de la llama actual (OCMP 024, *Lama glama*) se observa que las medidas de UAHMP-4181 son más grandes que las de *Lama glama* (Tabla 13).

El ejemplar UAHMP-4181 es similar a la llama actual en la forma del acetábulo, la escotadura y sobre todo en los plegamientos y el doblez mencionados anteriormente, la única diferencia que hay entre ambas es el tamaño siendo un poco más grande el fósil. Por lo tanto, se asignó a UAHMP-4181 como *Hemiauchenia gracilis* debido a que se tienen registros de esta especie en la localidad de donde proviene el ejemplar.

Tabla 13. Las medidas en mm del ejemplar UAHMP-4181 se compararon con las de los ejemplares: OCMP 024, (Museo de Paleontología de la UAEH) y P98.8.33, (Jass y Allan, 2016). Abreviaciones: BA, anchura del acetábulo; BFo, anchura máxima del foramen obturador; HIS, altura espina isquiática; LA, longitud del acetábulo; LFo, longitud interna del foramen obturador. (-), medida no encontrada.

Asignación taxonómica	Ejemplar	BA	BFo	HIS	LA	LFo
<i>Hemiauchenia gracilis</i>	UAHMP-4181	44.7	43.8	41.9	47.3	69.3
<i>Lama glama</i>	OCMP 024	33.4	39.4	31.0	36.0	60.7
<i>Camelops hesternus</i>	P98.8.33	-	-	-	79.1	107.6

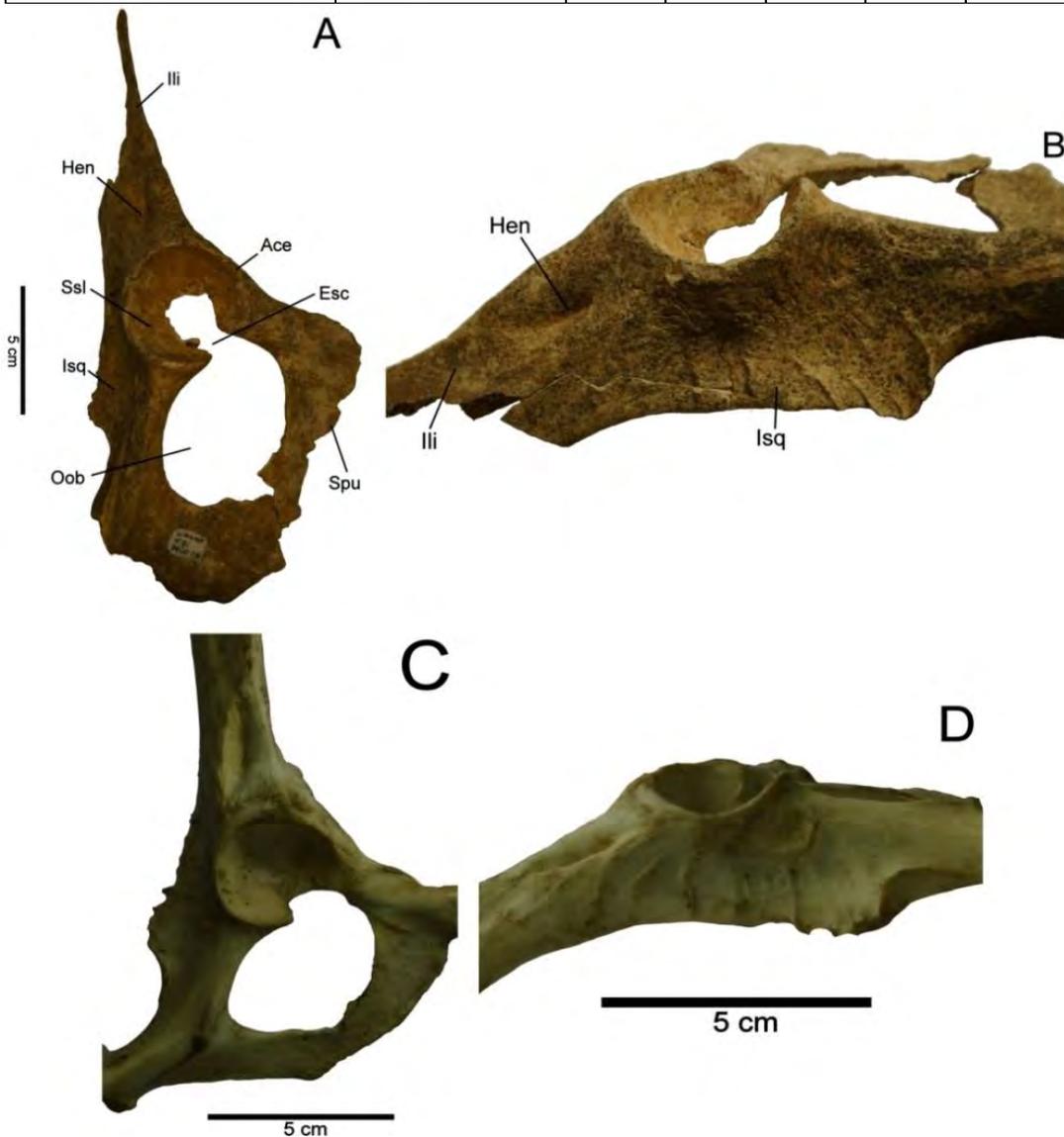


Figura 31. UAHMP-4181, *Hemiauchenia gracilis* y OCMP 024, *Lama glama*, cinturas pélvicas en vistas dorsal (A y C) y lateral (B y D). Abreviaciones: Ace, acetábulo; Esc, escotadura; Hen, hendidura; Ili, ilion; Isq, isquion; Oob, orificio obturador; Spu, sínfisis púbica; Ssl, superficie semilunar.

Asignación taxonómica

Algunos de los ejemplares aquí estudiados se determinaron como *Hemiauchenia gracilis* debido a características como el índice de gracilidad y al tamaño de los ejemplares. En el húmero se encontraron como características diagnósticas el ancho de la epífisis distal, el surco sagital más pronunciado y la redondez del cóndilo medial. En la radioulna fueron el surco sagital pronunciado, el largo total del ejemplar, la epífisis casi recta, el proceso anconeal redondeado y el olecranon cónico, delgado y corto (Honey *et al.*, 1998; Meachen, 2005). Y en la cintura pélvica se observaron como características distintivas la hendidura que se ubica en el ilion, el pubis con pliegues y un doblez, la forma del acetábulo y la escotadura que hay debajo de la superficie articular del acetábulo.

Orden	Artiodactyla Owen, 1848
Familia	Camelidae Gray, 1821
Tribu	Lamini Webb, 1965
Género	<i>Hemiauchenia</i> Gervais and Ameghino, 1880
Especie	<i>Hemiauchenia macrocephala</i> Cope, 1893

Distribución geográfica: El Salvador, Estados Unidos (California, Florida), México (Aguascalientes, Baja California Sur, Ciudad de México, Nuevo León, Puebla, San Luis Potosí, Yucatán) (Kurtén y Anderson, 1980; Bravo-Cuevas *et al.*, 2016).

Alcance geocronológico: Plioceno medio (Blancano) – Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Material referido.- Localidad Tres caminos (PUE-13): UAHMP-925, fragmento mandibular izquierdo con m1-m3.

Diagnosis: los dientes del género *Hemiauchenia* no tienen crenulación en el esmalte y cuentan con una capa de cemento (Bravo-Cuevas *et al.*, 2016).

Mandíbula con m1-m3

Descripción: el ejemplar UAHMP-925 es un fragmento de mandíbula con molares 1, 2 y 3. La mandíbula es ancha y en los tres molares hay fragmentos de cemento (Fig. 32 A). Parte del protocónido del m1 está perdido, el paracónido del m2 está más alto en comparación de los del m1 y m3, de igual manera este paracónido se encima sobre el m1, los molares 1 y 2 están inclinados mesialmente. El m3 oclusalmente tiene forma cuadrada, está separado del m2 por un gran surco y parte del hipoconúlido está roto, el llama buttress es observable en el m3, los molares no tienen crenulación en el esmalte (Fig. 30 B). Las medidas del ejemplar se encuentran en la tabla 16.

Al comparar los m2 y m3 de UAHMP-925 con los de *Palaeolama mirifica* del Pleistoceno tardío de la Barranca Xocoa, Puebla (UAHMP-552 y 553, Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo, 2015) y *Hemiauchenia gracilis* del Pleistoceno tardío de El Barrio, Hidalgo (UAHMP-1144, Bravo-Cuevas *et al.*, 2012), se puede observar que los molares del ejemplar se parecen más a los de *H. gracilis* en el tamaño, en lo angosto, en la forma, en que carecen de crenulación y en la presencia de cemento. Los molares de *Hemiauchenia* tienen una forma cuadrada a comparación de los de *Palaeolama*, los hipocónidos de *Paleolama* son redondeados, a diferencia de los de *Hemiauchenia* que están aguzados. Una de las diferencias entre el espécimen y la *H. gracilis* es el tamaño de la mandíbula, que es más ancha en el ejemplar (44.4 mm) en comparación de la de *H. gracilis* (33.3 mm), por lo que en este trabajo se propone que el fósil UAHMP-925 es una *Hemiauchenia macrocephala*.

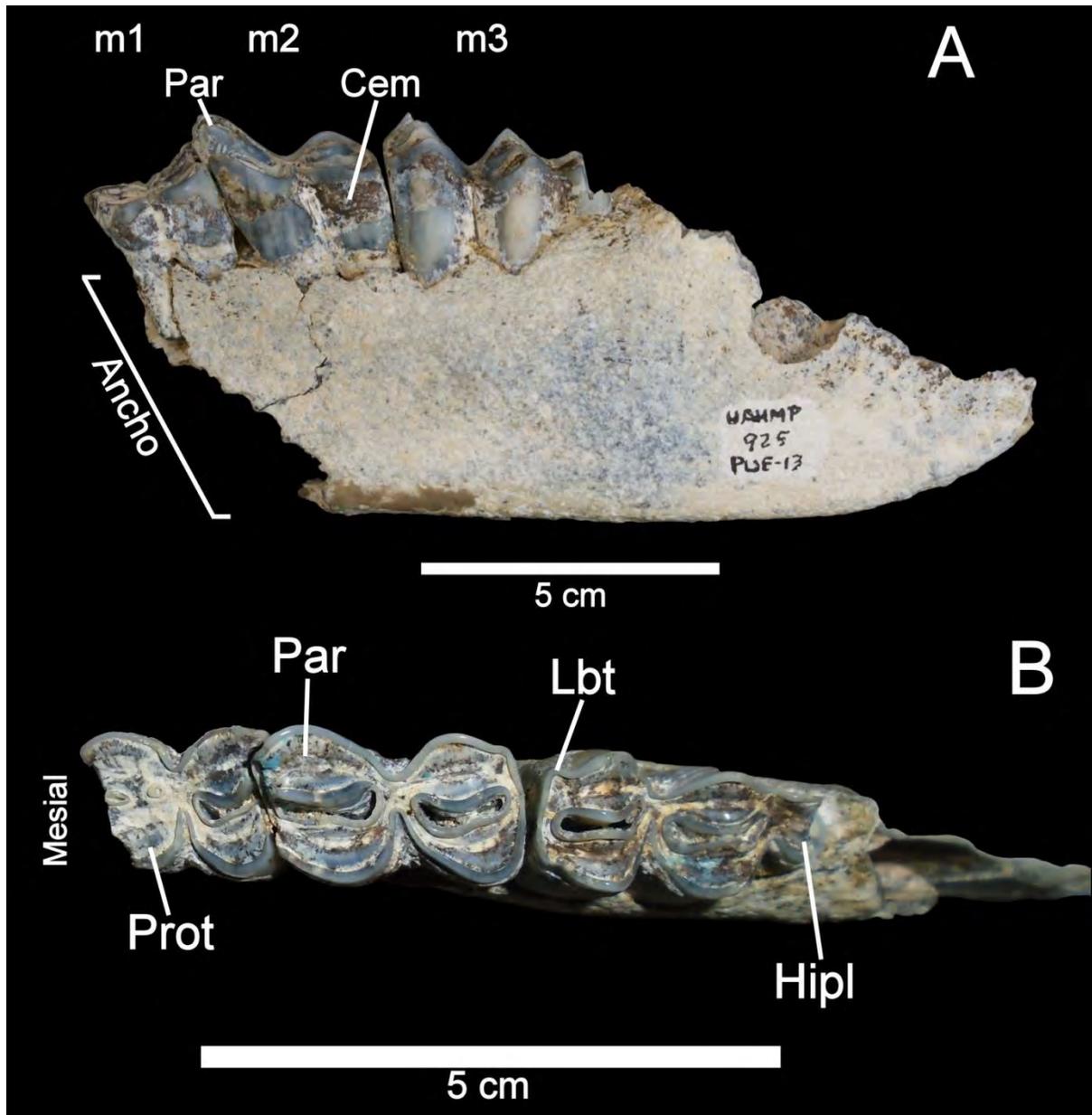


Figura 32. UAHMP-925, *Hemiauchenia macrocephala*, fragmento de mandibular con m1-m3 en vistas bucal (A) y oclusal (B). Abreviaciones: Cem, cemento; Hipl, hipoconúlido; Lbt, llama buttress; m1, molar 1; m2, molar 2; m3, molar 3; Par, paracónido; Prot, protocónido.

Asignación taxonómica

En el ejemplar UAHMP-925 se encontraron características diagnósticas que permitieron asignarlo como *Hemiauchenia macrocephala*, como son los molares con cemento y sin crenulación, así como también el ancho de la mandíbula, el cual es mayor en comparación de la mandíbula de *Hemiauchenia gracilis* (Bravo-Cuevas *et al.*, 2016).

Orden	Artiodactyla Owen, 1848
Familia	Camelidae Gray, 1821
Tribu	Lamini Webb, 1965
Género	<i>Palaeolama</i> Gervais, 1869
Especie	<i>Palaeolama mirifica</i> Simpson, 1929

Distribución geográfica: Costa Rica, Estados Unidos (California, Carolina del Sur, Florida, Texas), México (Puebla, Sonora) (Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo, 2015).

Alcance geocronológico: Blancano tardío - Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Material referido.- Localidad Barranca Xocoa (PUE-7): UAHMP-4174, fragmento de escápula.

Diagnosis: en el género *Palaeolama* la escápula se caracteriza porque la espina escapular se eleva abruptamente del cuello y la cavidad glenoidea, así como el tubérculo y el proceso coracoides son voluminosos (Cabrera, 1935; Honey *et al.*, 1998; Sanders, 1994).

Escápula

Descripción: UAHMP-4174 es la parte distal de una escápula izquierda. En vista ventral la cavidad glenoidea es semi circular, cerca del proceso coracoides está el tubérculo supraglenoideo que es redondeado y está separado levemente del proceso coracoides.

La cavidad glenoidea es sobresaliente al igual que el tubérculo supraglenoideo. El proceso coracoides es grande y parece tener una pequeña protuberancia (Fig. 33 A).

La espina escapular está rota en la parte terminal que se ubica cerca del proceso coracoides y está separada levemente de la cavidad glenoidea por el cuello de la escápula el cual es ancho, esta condición provoca que la espina se eleve de manera abrupta sobrepasando a la cavidad glenoidea (Fig. 33 A y B).

La fosa supraespinosa es pequeña y plana, en vista lateral queda cubierta por la espina escapular. La fosa infraespinosa es grande y forma una depresión en forma de “U” junto a la espina escapular (Fig. 33 B).

Se descartó al género *Camelops* debido a que el ancho de la cavidad glenoidea (BG) y la longitud del proceso glenoideo (GLP) del ejemplar de *Camelops hesternus* de Edmonton, Canadá (P98.8.125, Pleistoceno tardío, Jass y Allan, 2016) sobrepasan a las medidas de UAHMP-4174 (Tabla 14).

El ejemplar aquí estudiado fue comparado con una escápula de *Hemiauchenia gracilis* del Pleistoceno tardío de la Barranca San Agustín, Hidalgo (UAHMP-419, Bravo-Cuevas *et al.*, 2012), las diferencias entre ambos son la angosta, sobresaliente y hundida cavidad glenoidea en UAHMP-4174 en comparación de UAHMP-419; el tubérculo supraglenoideo de UAHMP-4174 es más largo que el de UAHMP-419; el proceso coracoides parece tener una protuberancia y está más redondeado en UAHMP-4174; el borde craneal de UAHMP-4174 es recto en su unión con el proceso coracoides, en cambio en *H. gracilis* hay una depresión; la espina escapular está más cerca del proceso coracoides en UAHMP-4174 que en UAHMP-419 y la depresión que se forma entre la espina y la fosa infraespinosa está pronunciada en *H. gracilis* que en el ejemplar estudiado.

En cuanto a las medidas del ancho de la cavidad glenoidea (BG), la distancia desde la terminación de la espina hasta la cavidad glenoidea (Decg), la longitud del proceso glenoideo (GLP) y la longitud de la cavidad glenoidea (LG) de UAHMP-4174 con respecto

a las de *Hemiauchenia gracilis* del Pleistoceno tardío de la Barranca San Agustín, Hidalgo (UAHMP-419, Bravo-Cuevas *et al.*, 2012) se puede observar que las de *H. gracilis* son mayores que las del ejemplar estudiado en el presente trabajo (Tabla 14), esta característica junto con las características morfológicas mencionadas anteriormente, permitió descartar que el ejemplar perteneciera al género *Hemiauchenia* debido a que *Palaeolama* es reconocida por ser una llama pequeña y con extremidades cortas a comparación del género *Hemiauchenia* (Webb y Simons, 2006).

Por otro lado, el ejemplar UAHMP-4174 presenta similitudes con los ejemplares de *Palaeolama* sp. 30967-409 y 30967-1002 del Pleistoceno tardío de la localidad Ingleside, Condado de San Patricio, Texas, tales como la terminación de la espina escapular, el tubérculo supraglenoideo, la forma de la cavidad glenoidea y la prominencia del proceso coracoides, así como de la protuberancia que hay en ella.

Debido a que el ejemplar UAHMP-4174 tiene similitudes morfológicas con los ejemplares de *Palaeolama* sp. de la localidad Ingleside en Texas como la espina escapular, el tubérculo supraglenoideo, la cavidad glenoidea y el proceso coracoides y por los registros previos de la especie *Palaeolama mirifica* en la localidad Barranca Xococa en Puebla (PUE-7) (Bravo-Cuevas *et al.*, 2012), en este trabajo se propone que UAHMP-4174 pertenece a *Palaeolama mirifica*.

Tabla 14. Las medidas están en mm. El ejemplar UAHMP-4174 se compararon con *Hemiauchenia gracilis* (UAHMP-419, Bravo-Cuevas *et al.*, 2012) y *Camelops hesternus* (P98.8.125, Jass y Allan, 2016) y *Palaeolama* sp. (30967-1002 y 30967-409), las medidas de *Palaeolama* sp. se obtuvieron mediante el programa ImageJ. Abreviaturas: BG, anchura de la cavidad glenoidea; Decg, distancia desde la terminación de la espina hasta la cavidad glenoidea; GLP, longitud del proceso glenoideo; LG, longitud de la cavidad glenoidea. (-), medida no encontrada.

Asignación taxonómica	Ejemplar	BG	Decg	GLP	LG
<i>Palaeolama mirifica</i>	UAHMP-4174	50.7	33.4	71.0	45.0
<i>Palaeolama</i> sp.	30967-1002	63.5	72.3	95.7	52.4
<i>Palaeolama</i> sp.	30967-409	55.3	51.2	93.2	66.9
<i>Camelops hesternus</i>	P98.8.125	59.5	-	108.9	-
<i>Hemiauchenia gracilis</i>	UAHMP-419	54.1	48.4	79.1	46.2

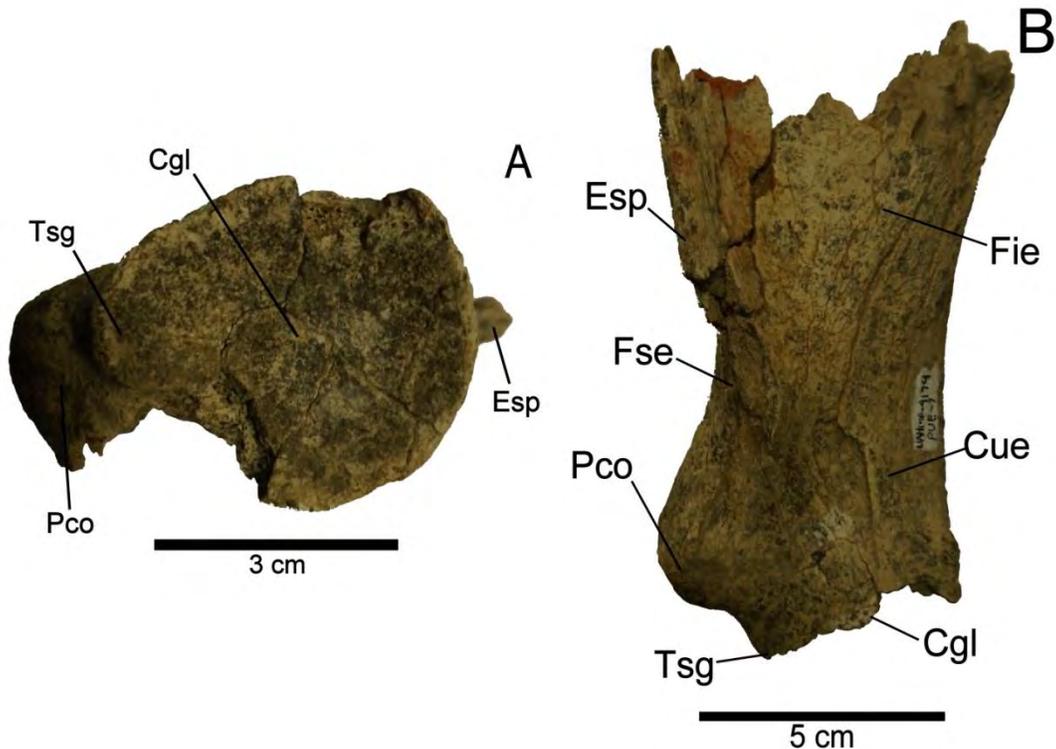


Figura 33. UAHMP-4174, *Palaeolama mirifica*, escápula izquierda en vistas ventral (A) y lateral (B). Abreviaciones: Cgl, cavidad glenoidea; Esp, espina; Fie, fosa infraespinosa; Fse, fosa supraespinosa; Pco, proceso coracoides; Tsg, tubérculo supraglenoideo.

Asignación taxonómica

Las características que permitieron distinguir al ejemplar UAHMP-4174 como *Palaeolama mirifica* fueron el proceso coracoides, el cual es más cercano a la espina escapular, la forma de la cavidad glenoidea y la prominencia y la protuberancia del proceso coracoides (Cabrera, 1935; Sanders, 1994; Honey *et al.*, 1998).

Resultados del análisis de microdesgaste

El patrón de microdesgaste de *Hemiauchenia gracilis* de la Barranca del Berrendo (A) incluye estrías finas, estrías gruesas, estrías cruzadas, fosas pequeñas, fosas grandes y gubias (Fig. 34 A). Un bajo número de estrías se observó en *H. gracilis* de la Barranca del Berrendo (A) (11.2 ± 2.86), mientras que la presencia de fosas es levemente mayor (16 ± 3.51), el promedio de fosas con respecto al promedio de estrías es de 1.43 (PF/PE). La proporción de estrías finas con respecto al número total de estrías es de 57.7% y la de las estrías gruesas es de 42.3%, así como se observa una frecuencia importante de estrías cruzadas del 72.2%. Por su parte, la proporción de fosas pequeñas con respecto al número total de fosas es del 52.4%, mientras que la de las fosas grandes es del 47.6%. La presencia de gubias es del 16.7% (Tabla 15).

De acuerdo con la gráfica bivariable del promedio de fosas y el promedio de estrías de *H. gracilis* de la Barranca del Berrendo (A) se ubica en el ecoespacio de los ramoneadores y está cercano a la *Hemiauchenia macrocephala* de Tres caminos (B) y a *Tragelaphus strepsiceros* (gran kudú) (Fig. 35).

El patrón de microdesgaste de *Hemiauchenia macrocephala* de Tres caminos (B) incluye estrías finas, estrías gruesas, estrías cruzadas, fosas pequeñas, fosas grandes y gubias (Fig. 34 B). En *H. macrocephala* de Tres caminos (B) el promedio de estrías observado es de 10.2 ± 1.17 y el promedio de fosas es de 16.3 ± 5.53 , el promedio de fosas con respecto al promedio de estrías es de 1.59. Las estrías finas y gruesas tienen una frecuencia de 50% cada una, las estrías cruzadas son relativamente comunes al

presentar una frecuencia del 50%. Las fosas pequeñas tienen una frecuencia del 46.2% y la de fosas grandes es de 53.8%. La presencia de gubias es del 50.0% (Tabla 15).

En la gráfica bivariable *Hemiauchenia macrocephala* (B) está dentro del ecoespacio de los ramoneadores y está cercano a *Alces alces* (alce), a *Hemiauchenia gracilis* de la Barranca del Berrendo (A) y a *Palaeolama mirifica* de la Barranca Xococa (F) (Fig. 35).

El patrón de microdesgaste de una de las *Palaeolama mirifica* de la Barranca Xococa (C) incluye estrías finas, estrías gruesas, estrías cruzadas, fosas pequeñas y fosas grandes y carece de gubias (Fig. 34 C). En *P. mirifica* de la Barranca Xococa (C) el promedio de fosas es de 10.3 ± 3.87 y el promedio de estrías es de 9.9 ± 0.85 , el promedio de fosas con respecto al promedio de estrías no es muy elevado (PF/PE= 1.04). Las estrías finas tienen una frecuencia del 59.0%, las estrías gruesas tienen una frecuencia de 41%, la presencia de estrías cruzadas es común (44.4%). Las fosas pequeñas tienen una presencia del 54.1% y las fosas grandes de 45.9%. No se encontró presencia de gubias en *P. mirifica* de la Barranca Xococa (C) en el conteo realizado (Tabla 15).

El patrón de desgaste de *Palaeolama mirifica* de la Barranca Xococa (D) tiene estrías finas, estrías gruesas, estrías cruzadas, fosas pequeñas, fosas grandes y gubias y hay un promedio elevado de fosas (20 ± 7.91) que de estrías (9.7 ± 1.42) (PF/PE= 2.09). Las estrías finas tienen una proporción con respecto al total de estrías del 55.2%, las estrías gruesas tienen una frecuencia del 44.8% y las estrías cruzadas tienen una presencia del 66.7%. Las fosas pequeñas tienen una presencia del 49.7% y las fosas grandes del 50.3%. A diferencia de *P. mirifica* de la Barranca Xococa (C) en *P. mirifica* de la Barranca Xococa (D) es común la presencia de gubias (44.4%) (Tabla 15).

En la gráfica bivariable las dos *Palaeolama mirifica* de la Barranca Xococa (C y D) se encuentran en el ecoespacio de los ramoneadores, entre *Alces alces* (alce), *Giraffa camelopardalis* (jirafa) y *Tragelaphus imberbis* (pequeño kudú) (Fig. 35).

El patrón de microdesgaste de *Camelops hesternus* de Atlihuetzía (E) tiene estrías finas, estrías gruesas, fosas pequeñas, fosas grandes y gubias (Fig. 34 D). El promedio de

estrías de *C. hesternus* de Atlihuetzía (E) es de 19.5 ± 7.2 y el promedio de fosas es de 18.3 ± 10.2 , el promedio de fosas con respecto al promedio de estrías es de 0.93. La proporción de estrías finas con respecto al número total de estrías es de 51.3%, el de estrías gruesas es de 48.7% y las estrías cruzadas son muy comunes de encontrar (100%). Las fosas pequeñas tienen una proporción del 46.4% y la proporción de las fosas grandes es de 53.6%; las gubias también son comunes (100%).

Camelops hesternus de Atlihuetzía (F) tiene estrías finas, estrías gruesas, estrías cruzadas, fosas pequeñas y fosas grandes, carece de gubias. El promedio de estrías de *C. hesternus* de Atlihuetzía (F) con respecto al número total de estrías es de 9.8 ± 3.7 y el de fosas es de 8.7 ± 2.4 y el promedio de fosas con respecto al promedio de estrías es de 0.88. Las estrías finas tienen una frecuencia de 54.2% y el de las estrías gruesas es del 45.8%, es común encontrar estrías cruzadas en *C. hesternus* de Atlihuetzía (F) (100%). Las fosas pequeñas tienen una frecuencia de 40.4% y las fosas grandes de 59.6%. No hubo presencia de gubias en los conteos realizados en *C. hesternus* de Atlihuetzía (F) (Tabla 15).

En la gráfica bivariante *C. hesternus* de Atlihuetzía (E) está en el ecoespacio de los organismos con dieta mixta contiguo al ecoespacio de los pacedores y está muy cercano a *Cephalophus silvicultor* (duiquero de lomo amarillo) y a *Muntiacus muntjak* (muntíaco de la India), por otro lado, *C. hesternus* de Atlihuetzía (F) se encuentra en el ecoespacio de los ramoneadores y está cercano a *Giraffa camelopardalis* (jirafa) y entre *Tragelaphus imberbis* (pequeño kudú) y *Budorcas taxicolor* (takín) (Fig. 35).

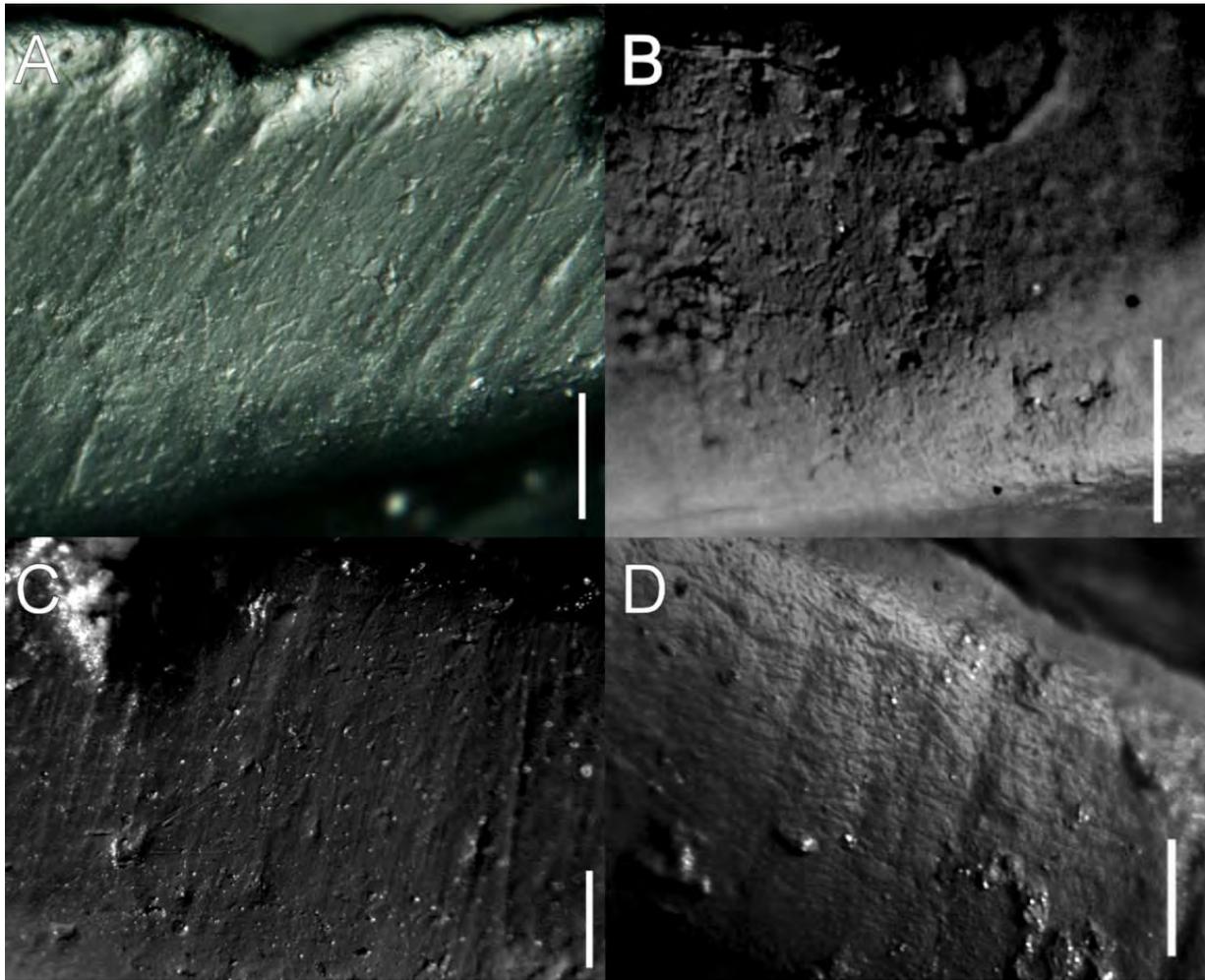


Figura 34. Microfotografías del desgaste observado en: A) *Hemiauchenia gracilis* de la Barranca del Berrendo, B) *Hemiauchenia macrocephala* de Tres caminos, C) *Palaeolama mirifica* de la Barranca Xocoa y D) *Camelops hesternus* de Atlihuetzía. Barra de escala= 0.2 mm

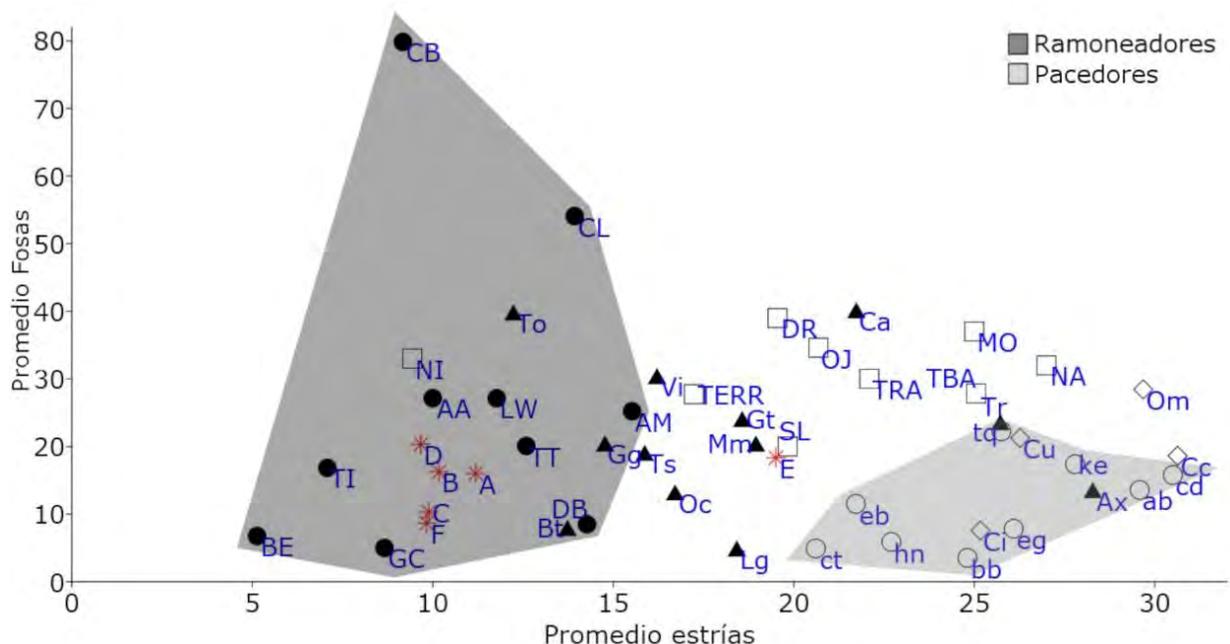


Figura 35. Gráfica bivariante de los promedios de las estrías y las fosas de ungulados actuales (Solounias y Semprebon, 2002) y los individuos fósiles de *Hemiauchenia gracilis* (A; HGO-28: Epazoyucan III, Barranca del Berrendo), *Hemiauchenia macrocephala* (B; PUE-13: Tres Caminos), *Palaeolama mirifica* (C y D; PUE-7: Barranca Xococa) y *Camelops hesternus* (E y F; TLAX-1: Atlhuetzía) del Pleistoceno tardío. Abreviaciones: Ramoneadores de hojas (círculo negro): BE, *Boocercus eurycerus*; TI, *Tragelaphus imberbis*; GC, *Giraffa camelopardalis*; CB, *Camelus bactrianus*; AA, *Alces alces*; LW, *Litocranius walleri*; TT, *Tragelaphus strepsiceros*; CL, *Camelus dromedarius*; DB, *Diceros bicornis*; AM, *Antilocapra americana*. Ramoneadores de fruta (cuadrados): NI, *Cephalophus niger*; TERR, *Tapirus terrestris*; DR, *Cephalophus dorsalis*; SL, *Cephalophus silvicultor*; OJ, *Okapia johnstoni*; TRA, *Tragulus* spp.; MO, *Moschus moschiferus*; TBA, *Tapirus bairdii*; NA, *Cephalophus natalensis*. Dieta mixta estacional/regional (triángulos): To, *Taurotragus oryx*; Ca, *Capricornis sumatraensis*; Bt, *Budorcas taxicolor*; Gg, *Gazella granti*; Ts, *Tragelaphus scriptus*; Vi, *Lama vicugna*; Oc, *Ovis canadensis*; Lg, *Lama glama*; Gt, *Gazella thomsoni*; Tr, *Boselaphus tragocamelus*; Ax, *Axis axis*; Mm, *Muntiacus muntjak*. Dieta mixta meal-by-meal (rombos): Cu, *Cervus unicolor*; Om, *Ovibos moschatus*; Cc, *Cervus canadensis*; Ci, *Capra ibex*. Grazers (open triangle): ct, *Connochaetes taurinus*; eb, *Equus burchellii*; hn, *Hippotragus niger*; bb, *Bison bison*; tq, *Tetracerus quadricornis*; eg, *Equus grevyi*; ke, *Kobus ellipsiprymnus*; ab, *Alcelaphus buselaphus*; cd, *Cervus duvaucelii*.

Tabla 15. Variables del microdesgaste realizado en los individuos de *Hemiauchenia gracilis* (HGO-28: Epazoyucan III, Barranca del Berrendo), *Hemiauchenia macrocephala* (PUE-13: Tres Caminos), *Palaeolama mirifica* (PUE-7: Barranca Xocoa) y *Camelops hesternus* (TLAX-1: Atlihuahuetzia). Abreviaciones: %EC, porcentaje de estrías cruzadas; %EF, porcentaje de estrías finas; %EG, porcentaje de estrías gruesas; %FG, porcentaje de fosas grandes; %FP, porcentaje de fosas pequeñas; %G, porcentaje de gubias; Loc., localidad; PE, promedio de estrías; PF, promedio de fosas; Pos., posición.

Individuo	Loc.	Pos.	No. Catálogo	PE	PF	% EC	% FG	% FP	% G	% EF	% EG
<i>Hemiauchenia gracilis</i>											
Individuo A	HGO-28	LM3	UAHMP-1142	9.5	15.8	100.0	47.4	52.6	33.3	52.6	47.4
Individuo A	HGO-28	RM1	UAHMP-1142	14.5	19.6	88.9	45.6	54.4	11.1	63.6	36.4
Individuo A	HGO-28	RM2	UAHMP-1142	9.6	12.6	33.3	52.3	47.7	16.7	47.0	53.0
Individuo A	HGO-28			11.2	16.0	72.2	47.6	52.4	16.7	57.7	42.3
<i>Hemiauchenia macrocephala</i>											
Individuo B	PUE-13	m2	UAHMP-925	9.3	12.3	66.7	55.4	44.6	0.0	44.6	55.4
Individuo B	PUE-13	m3	UAHMP-925	11.0	20.2	33.3	52.9	47.1	100.0	54.5	45.5
Individuo B	PUE-13			10.2	16.3	50.0	53.8	46.2	50.0	50.0	50.0
<i>Palaeolama mirifica</i>											
Individuo C	PUE-7	M3	UAHMP-552	9.9	10.3	44.4	45.9	54.1	0.0	59.0	41.0
Individuo D	PUE-7	m3	UAHMP-553	9.7	20.3	66.7	50.3	49.7	44.4	55.2	44.8
<i>Camelops hesternus</i>											
Individuo E	TLAX-1	m1	UAHMP-1524	19.5	18.3	100.0	53.6	46.4	66.7	51.3	48.7
Individuo F	TLAX-1	m3	UAHMP-302	9.8	8.7	100.0	59.6	40.4	0.0	54.2	45.8

DISCUSIÓN

Se han realizado estudios para determinar cuáles son las causantes de las variables que se evalúan en el microdesgaste (estrías, fosas, gubias), el desgaste de los dientes puede deberse al desgaste mecánico ocasionado por: 1) la atrición (contacto entre los mismos dientes) que depende de la fuerza masticatoria de los músculos y por la ingesta de recursos bióticos y/o abióticos; 2) por la abrasión (contacto entre dientes y entidades exógenas) y 3) erosión ocasionada por ácidos fuertes de la dieta o por la regurgitación, de igual forma el desgaste depende de diversos factores como son los hábitos dietéticos del individuo, la disponibilidad de recursos bióticos y las condiciones ambientales del hábitat (Solounias, 2008; Ranjitkar *et al.*, 2016).

Dentro de los agentes que forman el microdesgaste en el esmalte se ha encontrado que pueden ser los fitolitos y fibras de las plantas, sílice, fragmentos del mismo esmalte y partículas de polvo o arena (grit), se sabe que las estrías en su mayoría se forman a través de la abrasión que ocasionan los recursos bióticos o abióticos como los fitolitos o el sílice; sin embargo, se ha encontrado que ciertas plantas “suaves” que carecen de fitolitos (e.g. alfalfa) crean estrías como las plantas “duras” que sí los contienen (e.g. pasto) posiblemente por ciertas fibras que poseen las plantas, las fosas se forman a partir del efecto de la atrición y también por el grit de tamaño grande, mientras que las gubias se originan debido a los recursos abrasivos de origen biótico o abiótico (Merceron *et al.*, 2016; Xia *et al.*, 2015; Karame *et al.*, 2016).

En *Hemiauchenia gracilis* de la Barranca del Berrendo (A) hay una mayor cantidad de fosas que de estrías, con lo mencionado anteriormente el que haya más fosas se debe a la atrición, la cual crea fosas por el contacto que hay entre los dientes, así como también por la ingesta de alimentos suaves, igualmente en el desgaste de *H. gracilis* de la Barranca del Berrendo (A) hubo una mayor influencia de la atrición que de la abrasión debido a que la diferencia entre los promedios de fosas y de estrías es de 1.42, cuando esta diferencia entre promedios se encuentra más cercana al 0 quiere decir que la variable dominante durante el microdesgaste fue la abrasión, sin embargo esto no ocurre en el individuo de la Barranca del Berrendo (Solounias y Semprebon, 2002).

Al igual que en *Hemiauchenia gracilis* en *Hemiauchenia macrocephala* de Tres caminos, Puebla (B) el microdesgaste que se encontró se formó en su mayoría por el efecto de la atrición por el consumo de recursos suaves al igual que en *H. macrocephala* de Valsequillo, en las cuales hay una diferencia entre los promedios de fosas y estrías de 3.9 que indica que hubo un mayor efecto de atrición que de abrasión, sin embargo, en *H. macrocephala* de Tres caminos (B) hay una mayor presencia de abrasión que en las hemiauchenias de Valsequillo, ya que la diferencia entre el promedio de las fosas y las estrías es de 1.59, no obstante la atrición sigue siendo predominante (Solounias y Semprebon, 2002; Bravo-Cuevas *et al.*, 2016).

En las dos *Palaeolama mirifica* de la Barranca Xococa, Puebla (C y D) hubo más fosas que estrías teniendo una diferencia entre los promedios de fosas y estrías de 1.04 y de 2.09 respectivamente, esto indica que en ambos individuos hubo menos influencia de la abrasión siendo más notorio en el individuo cuya diferencia entre los promedios es de 2.09, ya que el valor obtenido de la diferencia entre los promedios está más alejado del 0, con esto se puede inferir que ambas *P. mirifica* de la Barranca Xococa (C y D) tuvieron una mayor ingesta de recursos no abrasivos que abrasivos (e.g. hojas, tallos) (Solounias y Semprebon, 2002; Hoffman *et al.*, 2015).

En los dos *Camelops hesternus* de Atlihuetzía, Tlaxcala (E y F) hubo una mayor cantidad de estrías que de fosas, las estrías se forman a partir de la abrasión por la ingesta de recursos con dicha propiedad ya sean bióticos (plantas duras) o abióticos (polvo) o por algunas plantas suaves que tienen cierto componente que actúa como un agente abrasivo, por otro lado, las fosas surgen por la atrición y por la ingesta de recursos suaves como las hojas, por lo que en los individuos de Atlihuetzía hubo una mayor ingesta de recursos abrasivos (Solounias y Semprebon, 2002; Karme *et al.*, 2016).

Camelops hesternus de Valsequillo tienen una diferencia entre los promedios de fosas y estrías de 2.0 que determina que la atrición y la abrasión tuvieron un efecto de desgaste similar en el esmalte; sin embargo, en los *C. hesternus* de Atlihuetzía tal diferencia fue de 0.93 (E) y 0.88 (F) respectivamente, ambos valores al estar más cercanos al 0 indican que hubo una mayor influencia de la abrasión que de la atrición siendo levemente mayor en el individuo con diferencia de 0.88, tales inferencias están asociadas con el dominio de las estrías que hubo en los dos individuos de Atlihuetzía (Bravo-Cuevas *et al.*, 2016).

Tanto la atrición como la abrasión pueden ocasionar desgaste a través de la ingesta de recursos de origen biótico o abiótico; sin embargo, en la atrición también participa otro factor importante que es la masticación, en el caso de todos los individuos aquí estudiados el factor que tiene un mayor impacto dentro de la atrición es la ingesta de los recursos no abrasivos que había en el lugar, esto se debe a que la masticación en todos ellos es la misma puesto que pertenecen a la misma familia (Ranjitkar *et al.*, 2016;

Sperber, 2017). Por lo tanto, en los individuos aquí estudiados el efecto que ocasionó el desgaste en el esmalte fue la ingesta de los recursos que había en el ambiente.

Hábito alimentario

En la gráfica bivariable la *Hemiauchenia gracilis* de la Barranca del Berrendo (A) se encuentra en el ecoespacio de los organismos ramoneadores (Fig. 38), esto es porque el promedio de estrías que hay en *H. gracilis* de la Barranca del Berrendo (A) supera al promedio de fosas (PF/PE= 1.42), quiere decir que hay una diferencia significativa y, por lo tanto, la *H. gracilis* de la Barranca del Berrendo (A) tuvo hábitos alimentarios ramoneadores, es decir, que se alimentó de recursos suaves (e.g. hojas de arbustos, tallos) cuyas paredes son poco gruesas y fibrosas (Shiple, 1999).

La propuesta de que el hábito alimentario de *Hemiauchenia gracilis* de la Barranca del Berrendo (A) es ramoneadora puede comprobarse por el promedio de estrías hallado, el cual es de 11.2 y que de acuerdo con Solounias y Semprebon (2002) tal promedio está dentro del rango de estrías que hay en animales con dieta ramoneadora (0 – 17 estrías).

Cabe mencionar que en la *Hemiauchenia gracilis* de la Barranca del Berrendo (A) se habían realizado análisis de mesodesgaste (Bravo-Cuevas *et al.*, 2012) y de isótopos estables (Priego-Vargas, 2013), ambos análisis indicaron que *H. gracilis* de la Barranca del Berrendo (A) tuvo hábitos ramoneadores, además los isótopos mostraron que consumió pastos duros en porciones pequeñas.

Al juntar la información obtenida con los isótopos estables, el mesodesgaste y el microdesgaste se puede inferir que la *Hemiauchenia gracilis* de la Barranca del Berrendo (A) tuvo un hábito alimentario basado en el ramoneo durante toda su vida, esta inferencia puede realizarse porque cada uno de los resultados que arrojan estos tres tipos de estudios están indicando el tipo de hábito alimentario que llevaba el organismo en diferentes etapas de su vida, es decir, el análisis de isótopos estables y el mesodesgaste arrojan resultados que reflejan la dieta acumulada en un animal durante su vida, mientras

que el microdesgaste registra las últimas comidas de los organismos (Teaford y Oyen, 1989; Schubert, 2006; Louys *et al.*, 2012).

Los resultados del análisis de isótopos estables realizado en *Hemiauchenia gracilis* del Blancano tardío de Florida indican que ésta tuvo un consumo de plantas C₃ y C₄ con una ligera preferencia por las plantas C₃, es decir, tuvo una dieta ramoneadora pero también llegaba a consumir pequeñas cantidades de pasto (Meachen, 2005), en este caso tanto el resultado de los isótopos realizado por Meachen y el resultado obtenido con el análisis de microdesgaste en *H. gracilis* de la Barranca del Berrendo (A) indican un hábito alimentario similar.

La *Hemiauchenia macrocephala* de Tres caminos (B) se ubica en el ecoespacio de los ramoneadores en la gráfica bivariable (Fig. 38), ya que tiene un promedio de fosas elevado y un promedio de estrías bajo y hay una diferencia significativa entre ambos promedios (PF/PE= 1.59) por lo que se encuentran más fosas que estrías en la banda de esmalte que es una característica distintiva de los organismos con dieta ramoneadora y al igual que en la *Hemiauchenia gracilis* de la Barranca del Berrendo (A) su promedio de estrías (10.2) está dentro del rango de estrías de los organismos que tienen un hábito alimentario ramoneador (0–17) (Solounias y Semprebon, 2002).

El hábito alimentario propuesto para *Hemiauchenia macrocephala* de Tres caminos (B) coincide con los resultados de *H. macrocephala* de Valsequillo quienes tuvieron una dieta ramoneadora con poca ingesta de recursos abrasivos debido a la poca presencia de gubias y de estrías cruzadas; sin embargo, en la *H. macrocephala* de Tres caminos (B) tanto las gubias como las estrías cruzadas fueron comunes, tal diferencia entre *H. macrocephala* de Valsequillo y la *H. macrocephala* de Tres caminos (B) puede indicar que la *H. macrocephala* de Tres caminos (B) llegó a consumir más recursos de origen abrasivo que las hemiauchenias de Valsequillo (Solounias y Moelleken, 1992; Bravo-Cuevas *et al.*, 2016; Gallego *et al.*, 2017).

Sin embargo, la *Hemiauchenia macrocephala* de Tres caminos (B) tiene un hábito alimentario diferente al que se ha propuesto para *H. macrocephala* que a través de

análisis de microdesgaste, isótopos o mesodesgaste se ha indicado que pudo haber tenido una dieta pacedora, mixta a pacedora o mixta con tendencia al ramoneo como el individuo de *H. macrocephala* de El Cedral, San Luis Potosí, en el individuo de *H. macrocephala* de El Cedral los isótopos indican que su alimentación se basó en plantas C₃ y C₄ con un mayor consumo de plantas C₃ (dieta mixta con tendencia al ramoneo), la diferencia del hábito alimentario de la *H. macrocephala* de Tres caminos (B) puede deberse a que se ha observado que a nivel individual la dieta de *H. macrocephala* podía ser únicamente de plantas C₃ (ramoneador), de plantas C₄ (pacedor) o mixto (Meachen, 2003; Edwards, 2007; Pérez-Crespo *et al.*, 2016).

El que en *Hemiauchenia macrocephala* se hayan hecho reportes de diferentes tipos de dieta revela la alta flexibilidad dietética que tuvo esta especie lo que le permitió llegar a convivir en un mismo lugar con *Camelops hesternus*, ya que ambos tuvieron hábitos alimentarios distintos.

De acuerdo con la gráfica bivariable las dos *Palaeolama mirifica* de la Barranca Xocoa (C y D) están dentro del ecoespacio de los organismos con dieta ramoneadora (Fig. 38) debido a que se encontraron más fosas que estrías en ambos individuos; sin embargo, en una de las *P. mirifica* de la Barranca Xocoa (C) la diferencia entre fosas y estrías es mínima, mientras que en la otra (D) la diferencia es elevada (Tabla 2), también el promedio de estrías de ambos individuos (9.9 y 9.7 respectivamente) se encuentran en el rango de estrías hallados en organismos ramoneadores que va de 0 – 17 estrías (Merceron *et al.*, 2016).

No obstante, en el presente trabajo se propone que las dos *Palaeolama mirifica* de la Barranca Xocoa (C y D) en realidad tuvieron una dieta del tipo mixta que puede observarse con mayor facilidad en *P. mirifica* de la Barranca Xocoa (C) debido a la baja diferencia que hay entre su promedio de fosas y de estrías, ya que los organismos ramoneadores tienen elevados promedios de fosas y bajos promedios de estrías (Solounias y Semprebon, 2002).

De acuerdo con el análisis de mesodesgaste realizado por Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo (2015) las dos *Palaeolama mirifica* de la Barranca Xococa (C y D) tuvieron un hábito alimentario del tipo mixto con tendencia al ramoneo, de igual forma en las dos *P. mirifica* de la Barranca Xococa (C y D) se realizó el análisis de isótopos estables obteniendo que ambas se alimentaron de pastos C₃ y C₄ teniendo una inclinación por las plantas C₄, es decir, su hábito alimentario era mixto con tendencia al consumo de plantas duras (pasedores) por lo que se determinó que las dos *P. mirifica* de la Barranca Xococa (C y D) tuvieron una alta flexibilidad dietética debido a que podían consumir tanto plantas abrasivas como no abrasivas. Tomando en cuenta lo anterior la afirmación de que las *P. mirifica* de la Barranca Xococa (C y D) tuvieron una dieta mixta que mantuvieron hasta el momento de su muerte es posible.

De acuerdo con Solounias y Semprebon (2002) los organismos que tienen dieta mixta influenciada por la temporada o la región tienen un promedio de estrías que está dentro del rango de estrías de los organismos ramoneadores (0–17 estrías) o pasedores (17.5–29.5 estrías), en las *Palaeolama mirifica* de la Barranca Xococa (C y D) tal característica se cumple coincidiendo con el rango de estrías de los organismos ramoneadores, por lo tanto, podría ser que el hábito alimentario mixto de las dos *P. mirifica* de la Barranca Xococa (C y D) dependía de la temporada o de la región en donde se hallaban, así mismo al momento de su muerte las *P. mirifica* de la Barranca Xococa (C y D) se encontraban en una temporada en la que se dedicaban al ramoneo. Esta explicación podría esclarecer por qué en el análisis de isótopos de ambas *P. mirifica* de la Barranca Xococa hubo una señal pasedora.

Por otra parte, el que en *Palaeolama mirifica* de la Barranca Xococa (D) hubiera una gran diferencia entre su promedio de estrías y de fosas a diferencia de *P. mirifica* de la Barranca Xococa (C) puede deberse a varios factores: 1) ambos individuos murieron en momentos diferentes por lo que *P. mirifica* de la Barranca Xococa (D) estaba en el apogeo de la temporada ramoneadora mientras que la otra (C) se encontraba saliendo de la misma, 2) la *P. mirifica* (D) de la Barranca Xococa en realidad tenía una dieta exclusivamente ramoneadora mientras que *P. mirifica* de la Barranca Xococa (C) tenía

una dieta mixta, y/o 3) hubo un error durante el conteo, aunque se hicieron repeticiones del conteo para comprobar que no hubo variaciones, por lo que el conteo debe de ser correcto.

El resultado obtenido en las dos *Palaeolama mirifica* de la Barranca Xococa (C y D) demuestra de nueva cuenta que el hábito alimentario de *P. mirifica* es amplio teniendo una alta flexibilidad dietética, ya que en distintos estudios de diferentes índoles se ha encontrado que esta especie de lamine podía ser exclusivamente ramoneadora o tener una dieta mixta como es el caso de los dos individuos de la Barranca Xococa (DeSantis *et al.*, 2009; Semprebon y Rivals, 2010).

La diferencia entre los promedios de fosas y estrías de los dos *Camelops hesternus* de Atlihuetzía (E y F) no es muy elevada, esto permitió determinar que ambos *C. hesternus* de Atlihuetzía tuvieron hábitos alimentarios mixtos debido a que el promedio de fosas no sobrepasó por mucho al promedio de estrías en *C. hesternus* de Atlihuetzía (F) como en los ramoneadores y tampoco hubo una cantidad elevada de estrías y bajas cantidades de fosas en *C. hesternus* de Atlihuetzía (E) como en los pacedores.

En cuanto a la gráfica bivariable, *Camelops hesternus* de Atlihuetzía (F) está en el ecoespacio de los ramoneadores y *C. hesternus* de Atlihuetzía (E) está cerca del ecoespacio de los pacedores (Fig. 38), esto se debe a sus promedios de estrías: el promedio de estrías de *C. hesternus* de Atlihuetzía (F) pertenece al rango de estrías de los organismos ramoneadores (0–17) mientras que el promedio de *C. hesternus* de Atlihuetzía (E) está dentro de los últimos valores del rango de los pacedores (17.5–29.5) (Solounias y Semprebon, 2002).

El hábito alimentario mixto de los dos *Camelops hesternus* de Atlihuetzía (E y F) coincide con el hábito propuesto para los *C. hesternus* de Valsequillo (dieta mixta) en los cuales el promedio de fosas es mayor que el promedio de estrías, las fosas grandes y las estrías cruzadas fueron comunes y las gubias poco comunes; sin embargo, en los dos *C. hesternus* de Atlihuetzía las estrías fueron levemente dominantes y además en *C. hesternus* de Atlihuetzía (E) las gubias fueron comunes, tales diferencias indican que los

dos *C. hesternus* de Atlihuetzía tuvieron una ingesta mayor de recursos abrasivos en comparación de los *C. hesternus* de Valsequillo (Bravo-Cuevas *et al.*, 2016; Merceron *et al.*, 2016).

Bravo-Cuevas *et al.*, (2016) sugieren que el hábito mixto de los camelines de Valsequillo dependía de la temporalidad o la regionalidad, en el presente estudio se propone el mismo tipo de hábito alimentario en *Camelops hesternus* de Atlihuetzía (F) porque se localiza en un ecoespacio específico en la gráfica bivariante y su promedio de estrías está dentro del rango de estrías de los organismos ramoneadores (0–17 estrías). Por otro lado, *C. hesternus* de Atlihuetzía (E) se ubica cerca del ecoespacio de los organismos con dieta pacedora y su promedio de estrías ya corresponde al rango de estrías que pueden comenzar a observarse en los pacedores (17.5–29.5), ambas características permiten sugerir que el hábito mixto de *C. hesternus* de Atlihuetzía (E) era del tipo meal-to-meal, es decir, ingería recursos abrasivos y no abrasivos a diferentes horas del día (Solounias y Semprebon, 2002).

En la Laguna de las Cruces, San Luis Potosí de acuerdo con un análisis de isótopos estables los individuos de *Camelops hesternus* tuvieron una dieta mixta (ingesta de plantas C₃ y C₄) pero con un mayor consumo de plantas C₄, mientras que otros individuos tuvieron una dieta pacedora (plantas C₄) (Pérez-Crespo *et al.*, 2016). Con el análisis de microdesgaste del presente trabajo se encontró que ambos *C. hesternus* de Atlihuetzía (E y F) tuvieron una dieta mixta como la de algunos de los individuos de la Laguna de las Cruces, siendo el *C. hesternus* de Atlihuetzía (E) el que coincide más con el hábito alimentario de los camelines de la localidad de San Luis Potosí.

De acuerdo con varios análisis de distinta índole se determinó que en general *Camelops hesternus* fue una especie con una gran flexibilidad dietética y con el análisis de microdesgaste realizado en el presente trabajo se confirma tal afirmación.

CONCLUSIONES

Se encontraron en total tres géneros de camélidos, dos lamines (*Hemiauchenia* y *Palaeolama*) y un cameline (*Camelops*) y cuatro especies (*Hemiauchenia gracilis*, *Hemiauchenia macrocephala*, *Palaeolama mirifica* y *Camelops hesternus*) en localidades del Pleistoceno tardío de los estados de Hidalgo, Puebla y Tlaxcala.

Se identificó a *Hemiauchenia gracilis* en el estado de Hidalgo (HGO-28: Barranca del Berrendo y HGO-47: El Barrio), *Hemiauchenia macrocephala* y *Palaeolama mirifica* en Puebla (PUE-13: Tres caminos; PUE-7: Barranca Xocoa) y a *Camelops hesternus* en Hidalgo (HGO-28: Barranca del Berrendo, HGO-29: Barranca San Agustín, HGO-47: El Barrio, HGO-49: San Gabriel Azteca) y Tlaxcala (TLAX-1: Atlhuetzía).

En *Hemiauchenia gracilis* de la Barranca del Berrendo (A), *Hemiauchenia macrocephala* de Tres caminos (B) y *Palaeolama mirifica* de la Barranca Xocoa (C) el desgaste fue provocado tanto por la atrición y la abrasión siendo la atrición un poco más dominante, en *Palaeolama mirifica* de la Barranca Xocoa (D) el desgaste fue provocado a partir del efecto de la atrición y en *Camelops hesternus* de Atlhuetzía (E y F) el desgaste ocurrió por la abrasión. Es posible que el desgaste ocasionado por la atrición ocurrió a partir de la ingesta de los recursos bióticos y/o abióticos que había en el lugar en donde habitaban ya que la masticación en todos los camélidos es la misma.

En cuanto al hábito alimentario, ninguno de los individuos del presente trabajo presentó un hábito alimentario pecedor. *Hemiauchenia gracilis* de la Barranca del Berrendo (A) y *Hemiauchenia macrocephala* de Tres caminos (B) presentaron un hábito alimentario ramoneador, mientras que *Palaeolama mirifica* de la Barranca Xocoa (C), *P. mirifica* de la Barranca Xocoa (D) y *Camelops hesternus* de Atlhuetzía (F) tuvieron hábitos mixtos que dependían de la temporada y la región y *C. hesternus* de Atlhuetzía (E) tuvo hábitos mixtos del tipo alimento por alimento (meal-to-meal).

BIBLIOGRAFÍA

Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O.J., Johnson, E., 2002, La mastofauna del cuaternario tardío en México, en Montellano-Ballesteros, M., Arroyo-Cabrales, J. (coord.), Avances en los estudios paleomastozoológicos en México: México, Instituto Nacional de Antropología e Historia, 103-123.

Baskin, J., Thomas, R., 2016, A review of *Camelops* (Mammalia, Artiodactyla, Camelidae), a giant llama from the Middle and Late Pleistocene (Irvingtonian and Rancholabrean) of North America: *Historical Biology*, 28(1-2), 119-126.

Bell, C.J., Lundelius Jr., E.L., Barnosky, A.D., Graham, R.W., Lindsay, E.H., Ruez Jr., D.R., Semken Jr., H.A., Webb, S.D., Zakrzewski, R.J., 2004, The Blancan, Irvingtonian and Rancholabrean mammal ages, in Woodburne, M.J. (ed.), *Late Cretaceous and Cenozoic mammals of North America: Biostratigraphy and Geochronology*: New York, Columbia University Press, 232-314.

Bravo-Cuevas, V.M., Jiménez-Hidalgo, E., Cuevas-Ruiz, G.E., Cabral-Perdomo, M.A., 2012, A small camelid *Hemiauchenia* from the Late Pleistocene of Hidalgo, central Mexico: *Acta Palaeontologica Polonica*, 57(3), 497–508.

Bravo-Cuevas, V.M., Jiménez-Hidalgo, E., 2015, First reported occurrence of *Palaeolama mirifica* (Camelidae, Lamini) from the Late Pleistocene (Rancholabrean) of Puebla, central Mexico: *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 67(1), 13-20.

Bravo-Cuevas, V.M., Arroyo-Cabrales, J., Priego-Vargas, J., 2016, The record of camelids (Artiodactyla, Camelidae) from the Valsequillo Basin, late Pleistocene of Puebla State, Central Mexico: taxonomy, diet and geographic distribution: *Revista Brasileira de Paleontologia*, 19(2), 243-258.

Cabrera, A, 1935, Sobre la osteología de *Palaeolama*: *Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 37: 283-312.

Calandra, I., Merceron, G., 2016, Dental microwear texture analysis in mammalian ecology: *Mammal Review*, 46(3), 1-14.

De la Treja-Segura, M.A., Sánchez-Garrido, E., Moctezuma-Salgado, M.D., De los Santos-Montaño, J.J., 2002, Carta geológico-minera Ciudad de México E14-2, 1:250,000: Pachuca, Hidalgo, México, Consejo de recursos minerales, 1 mapa con texto.

DeSantis, L.R.G., Feranec, R.S., MacFadden, B.J., 2009, Effects of global warming on ancient mammalian communities and their environments: *PLoS ONE* 4(6), 5750-5757.

DeSantis, L.R.G., 2016, Dental microwear textures: reconstructing diets of fossil mammals: *Surface Topography: Metrology and Properties*, 4, 1-12.

Edwards, S.W., 2007, Pleistocene and pre-European grassland ecosystems: RanchoLabrean mammals of California and their relevance for understanding modern plant ecology, in Stromberg, M.R., Corbin, J.D., D'antonio, CM. (eds.), *California grasslands: Ecology and Management*: Berkeley, Los Angeles, London, University of California Press, 48-52.

Ferrusquía-Villafranca, I., Arroyo-Cabral, J., Martínez-Hernández, E., Gama-Castro, J., Ruiz-González, J., Polaco, O.J., Johnson, E., 2010, Pleistocene mammals of Mexico: A critical review of regional chronofaunas, climate change response and biogeographic provinciality: *Quaternary International*, 217, 53-104.

Gallego, A., Rivals, F., Colominas, L., Palet, J.M., 2017, Pastando en las marismas. Una aproximación desde la técnica del microdesgaste dentario a la alimentación del ganado ovino en el Empordà romano (noreste de la Península Ibérica): *PYRENAE*, 48(1), 93-113.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001, PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. Disponible en: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm, consultado 26 de febrero de 2018.

Haynes, G., Klimowicz, J., 2003, Mammoth (*Mammuthus* spp.) and American mastodont (*Mammut americanum*) bonesites: what do the differences mean? in Reumer, J.W.F., De Vos, J., Mol, D., 2003, (eds.), *Advances in Mammoth Research (Proceedings of the Second International Mammoth Conference, Rotterdam, May 16-20 1999)* *Deinsea* 9, 185-204 pp.

Heintzman, P.D., Zazula, G.D., Cahill, J.A., Reyes, A.V., MacPhee, R.D.E., Shapiro, B., 2015, Genomic Data from Extinct North American Camelops Revise Camel Evolutionary History: *Molecular Biology and Evolution*, 32(9), 2433-2440.

Hoffman, J.M., Fraser, D., Clementz, M.T., 2015, Controlled feeding trials with ungulates: a new application of in vivo dental molding to assess the abrasive factors of microwear: *Journal of Experimental Biology*, 218, 1538-1547.

Honey, J.G., Harrison, J.A., Prothero, D.R., Stevens, M.S., 1998, Camelidae, in Janis, C., Scott, K.M., Jacobs, L.L. (eds.), *Evolution of Tertiary Mammals of North America. Vol. I: Terrestrial Carnivores, Ungulates, and Ungulatelike Mammals*. Cambridge, Cambridge University Press, 439-462.

Hulbert, R.C., Jr., Webb, S.D., 2001, Mammalia 5: Artiodactyls, in Hulbert, R.C. (ed.), *The Fossil Vertebrates of Florida*. Florida, University Press of Florida, 242–279.

Hulbert, R.C., Jr., Valdes, N., 2015, *Hemiauchenia macrocephala*, Florida, E.U.A.: Florida Museum of Natural History (Web site), < <https://www.floridamuseum.ufl.edu/florida-vertebrate-fossils/species/hemiauchenia-macrocephala/#>>, consulta: 22 de Agosto del 2017.

Jass, C.N., Allan, T.E., 2016, Camel fossils from gravel pits near Edmonton and Vauxhall, and a review of the Quaternary camelid record of Alberta: *Canadian Journal of Earth Sciences*, 53, 1-9.

Jiménez-Hidalgo, E., 2005, Bioestratigrafía de los Artiodáctilos (Tylopoda y Ruminantia) de las faunas del Terciario tardío de la Faja Volcánica Transmexicana: D.F., México, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis doctoral, 236 p.

Jiménez-Hidalgo, E., Carranza-Castañeda, O., 2010, Blancan camelids from San Miguel de Allende, Guanajuato, Central México: *Journal of Paleontology*, 84(1), 51-65.

Jiménez-Hidalgo, E., Carbot-Chanona, G.F., Castañeda-Posadas, C., 2015, El registro de mamíferos fósiles de Puebla, in C. Castañeda-Posadas (ed.), *El registro paleobiológico del estado de Puebla: Puebla*, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, 173-186.

Karme, A., Rannikko, J., Kallonen, A., Clauss, M., Fortelius, M., 2016, Mechanical modelling of tooth wear: *Journal of the Royal Society Interface*, 13.

Kaufmann, C., L'heureux, G.L., 2009, El dimorfismo sexual en guanacos (*Lama guanicoe*). Una evaluación osteométrica de elementos poscraneales: *Revista del Museo de Antropología*, 2, 181-198.

Kurtén, B., Anderson, E., 1980, *Pleistocene mammals of North America*: Columbia University Press, 442 p.

Lange, I. M., 2002, *Ice Age mammals of North America: a guide to the big, the hairy, and the bizarre*: Missoula, Mountain Press Publishing Company, 226 pp.

Laurito, C.A., Valerio, A.L., 2016, Camellos laminos del Mioceno Tardío (Henfiliano Temprano) de la Formación Curré, San Gerardo de Limoncito, cantón de Coto Brus, provincia de Puntarenas, Costa Rica: *Revista Geológica de América Central*, 54: 7-55.

López-Mendoza, P., 2008, *Tafonomía en la Costa Meridional del Norte Semiárido de Chile (IV Región). Alcances Culturales y Paleoecológicos hacia el Pleistoceno Final en la Comuna de los Vilos (31° Latitud S)*: Santiago de Chile, Chile, Universidad de Chile, tesis de pregrado, 189 p.

Louys, J., Ditchfield, P., Meloro, C., Elton, S., Bishop, L.C., 2012, Stable isotopes provide independent support for the use of mesowear variables for inferring diets in African antelopes: *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279, 4441–4446.

MacFadden, B.J., 2000, Cenozoic Mammalian herbivores from the Americas: Reconstructing ancient diets and terrestrial communities: *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31, 33-59.

Marín-Leyva, A.H., García-Zepeda, M.L., Ponce-Saavedra, J., Schaaf, P., Arroyo-Cabrales, J., Alberdi, M.T., 2013, Inferencias de paleodietas en ungulados y proboscidos: limitaciones conceptuales y técnicas: *Biológicas*, 15(1), 1-10.

Marshall, L.G. 1988, Land Mammals and the Great American Interchange: *American Scientist*, 76(4), 380-388.

Meachen, J.A., 2003, A new species of *Hemiauchenia* (Camelidae, Lamini) from the Plio-Pleistocene of Florida: Florida, E.U.A., University of Florida, tesis de maestría, 58 p.

Meachen, J.A., 2005, A new species of *Hemiauchenia* (Artiodactyla, Camelidae) from the Late Blancan of Florida: *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 45(4), 435-447.

Merceron, G., Ramdarshan, A., Blondel, C., Boisserie, J.R., Brunetiere, N., Francisco, A., Gautier, D., Milhet, X., Novello, A., Pret, D., 2016, Untangling the environmental from the dietary: dust does not matter: *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283 (1838), 20161032.

Mihlbachler, M.C., Beatty, B.L., Caldera-Siu, A., Chan, D., Lee, R., 2012, Error rates and observer bias in dental microwear analysis using light microscopy: *Palaeontologia Electronica*, 15, 1-22.

Moreno-Letelier, A.C., 2009, Estructura filogeográfica de *Pinus strobiformis* y su relación con los cambios climáticos durante el Pleistoceno: D.F., México, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis doctoral, 83 p.

Morgan, G.S., Sealey, P.L., Lucas, S.G., Heckert, A.B., 1997, Pliocene (latest Hemphillian and Blancan) vertebrate fossils from the Mangas basin, southwestern New Mexico: New Mexico Museum of Natural History and Science, 11, 97-128.

Morgan, G.S., Rinehart, L.F., 2007, Late Pleistocene (Rancholabrean) mammals from fissure deposits in the Jurassic Todilto Formation, White Mesa mine, Sandoval County, north-central New Mexico: New Mexico Geology, 29(2), 39-51.

Online repository of fossils del Museum of Paleontology de la Universidad de Michigan (Web site), <<https://umorf.ummp.lsa.umich.edu/wp/vertebrate-2/class-mammalia/>>, consulta: 30 de agosto del 2017.

Paleobiology database (Web site), <fossilworks.org>, consulta: 22 de agosto del 2016.

Pasenko, M.R., Agenbroad, L.D., 2012, Late Pleistocene mammalian fauna from Prescott Valley, West-Central Arizona: The Southwestern Naturalist 57(1), 74–86.

Plata-Ramírez, R.A., 2012, Camellos fósiles de la Cinta Portalitos y la Piedad – Santa Ana, Michoacán y Guanajuato, México: Michoacán, México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, tesis de licenciatura, 70 p.

Pérez-Crespo, V.A., Arroyo-Cabrales, J., Alva-Valdivia, L.M., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., 2012, Datos isotópicos ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) de la fauna pleistocénica de la Laguna de las Cruces, San Luis Potosí, México: Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 29(2), 299-307.

Pérez-Crespo, V.A., 2013, Aplicación de los marcadores biogeoquímicos $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ y $87\text{Sr}/86\text{Sr}$ en la dieta y los hábitos de los megaherbívoros del Pleistoceno tardío de México: D.F., México, Universidad Nacional Autónoma de México, tesis doctoral, 157 p.

Pérez-Crespo, V.A., Arroyo-Cabrales, J., Alva-Valdivia, L.M., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., Otero, F.J., Ochoa-Castillo, P., 2014, La Paleodietas de Cinco Especies de Mamíferos Herbívoros Rancholabreanos de Valsequillo (Puebla, México): *Revista Chilena de Antropología*, 30, 76-82.

Pérez-Crespo, V.A., Arroyo-Cabrales, J., Morales-Puente, P., Cienfuegos-Alvarado, E., Otero, F.J., 2016, Diet and habitat of mesomammals and megamammals from Cedral, San Luis Potosí, México: *Geological Magazine*, 326, 1-11.

Prado, J.L., Arroyo-Cabrales, J., Johnson, E., Alberdi, M.T., Polaco, O.J., 2012, New World Proboscideans Extinctions: comparisons between North and South America: *Archaeological and Anthropological Sciences*, 12 pp.

Priego-Vargas, J., 2013, Caracterización dietaria y repartición de recursos en una asociación de mamíferos herbívoros del Pleistoceno tardío de la parte centro-sur del estado de Hidalgo por medio del análisis de isótopos estables: Hidalgo, México, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, tesis de maestría, 101 p.

Ramírez-Tello, E., Uribe-Luna, J., Galeana-Galicia, O.A., Torres-Ramírez, M., Bahena-Estrada, F.M., Luna-Castro, H.F., 2016, Carta Geológico-Minera Tulancingo F14-D82, 1:50,000: Hidalgo, Consejo de recursos minerales, 1 mapa con texto. Consultado el 25 de octubre del 2016. Recuperado de: https://mapserver.sgm.gob.mx/Cartas_Online/geologia/1775_F14-D82_GM.pdf

Ranjitkar, S., Turan, A., Mann, C., Gully, G.A., Marsman, M., Edwards, S., Kaidonis, J.A., Hall, C., Lekkas, D., Wetselaar, P., Brook, A.H., Lobbezoo, F., Townsend, G.C., 2016, Surface-sensitive microwear texture analysis of attrition and erosion: *Journal of Dental Research*, 96(3), 300-307.

Rivals, F., Mol, D., Lacombe, F., Lister, A.M., Sempebon, G.M., 2015, Resource partitioning and niche separation between mammoths (*Mammuthus rumanus* and *Mammuthus meridionalis*) and gomphotheres (*Anancus arvernensis*) in the Early Pleistocene of Europe: *Quaternary International*, 379, 164-170.

Rivera-Carranza, E., De la Treja Segura, M.A., Miranda-Huerta, A., Lemus-Bustos, O., Motolinía-García, O., León-Ayala, V., Moctezuma-Salgado, M.D., 1998, Carta Geológico-Minera Cuernavaca E14-5, 1:250,000: Mor., Pue., Gro., Edo. de Méx., y Oax., Consejo de recursos minerales, 1 mapa con texto. Consultado el 25 de octubre del 2016. Recuperado de: https://mapserver.sgm.gob.mx/Cartas_Online/geologia/90_E14-5_GM.pdf

Rodríguez-Flórez, C.D., 2010, Microdesgaste dental y paleodieta en una muestra de la cultura Sonso en Valle del Cauca, Colombia: Boletín Antropológico, 28(78), 61-92.

Salas, R., Stucchi, M., Devries, T.J., 2003, The presence of Plio-Pleistocene *palaeolama* sp. (artiodactyla: camelidae) on the southern coast of Peru: Bulletin de l'Institut français d'études andines, 32(2), 347-359.

Sánchez-Rojas, L.E., Arredondo-Mendoza, J.A., Cardoso-Vázquez, E.A., 2007, Carta Geológico-Minera Pachuca F14-D81, 1:50,000: Hidalgo y Estado de México, Consejo de recursos minerales, 1 mapa con texto. Consultado el 25 de octubre del 2016. Recuperado de: https://mapserver.sgm.gob.mx/Cartas_Online/geologia/1736_F14-D81_GM.pdf

Sánchez-Salinas, M., Jiménez-Hidalgo, E., Castañeda-Posadas, C., 2016, Mamíferos fósiles del Pleistoceno tardío (Rancholabreano) de San Mateo Huexoyucan, Tlaxcala, México: Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana, 68(3), 497-514.

Sanders, T.A., 1994, Pleistocene and Holocene Remains From The Red River, Southwest Arkansas: Proceedings Arkansas Academy of Science, 48, 163-167.

Scherer, C.S., 2012, The Camelidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Quaternary of South America. Cladistic and Biogeographic Hypotheses: Journal of Mammalian Evolution, 20(1), 45-56.

Schubert, B.W., 2006, Dental mesowear and the palaeodiets of bovids from Makapansgat Limeworks Cave, South Africa: Bibliography of Quaternary African palaeontology, 42, 43-50.

Semprebon, G.M., Rivals, F., 2010, Trends in the paleodietary habits of fossil camels from the Tertiary and Quaternary of North America: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 295, 131-145.

Shipley, L.A., 1999, Grazers and Browsers: How digestive morphology affects diet selection in Launchbaugh, K.L., Sanders, K.D., Mosley, J.C. (eds.), *Grazing Behavior of Livestock and Wildlife*: Moscú, University of Idaho, 20-27.

Solounias, N., Moelleken, S.M.C., 1992, Tooth microwear analysis of *Eotragus sansaniensis* (Mammalia: Ruminantia), one of the oldest known bovids: *Journal of Vertebrate Paleontology*, 12(1), 113-121.

Solounias, N., Semprebon, G., 2002, Advances in the Reconstruction of Ungulate Ecomorphology with Application to Early Fossil Equids: *American Museum Novitates*, 3366, 49 p.

Solounias, N., 2008, Family Bovidae in Prothero, D.R., Foss, S.E. (eds.), *The evolution of Artiodactyls*: Baltimore, Maryland, The Johns Hopkins University Press, 278-291.

Sperber, G.H., 2017, Dental wear: attrition, erosion, and abrasion—A palaeodontological approach: *Dentistry Journal*, 5, 19-25.

Stevens, R.E., Metcalfe, S.E., Leng, M.J., Lamb, A.L., Sloane, H.J., Naranjo, E., González, S., 2012, Reconstruction of late Pleistocene climate in the Valsequillo Basin (Central Mexico) through isotopic analysis of terrestrial and freshwater snails: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 319-320, 16–27.

Teaford, M.F., Oyen, O.J., 1989, In Vivo and In Vitro Turnover in Dental Microwear: *American Journal of Physical Anthropology*, 80, 447-460.

Teaford, M.F., 1994, Dental Microwear and Dental Function: *Evolutionary Anthropology*, 3, 17-30.

Tomiya, S., McGuire, J.L., Dedon, R.W., Lerner, S.D., Setsuda, R., Lipps, A.N, Bailey, J.F., Hale, K.R., Shabel, A.B., Barnosky, A.D., 2011, A report on late Quaternary vertebrate fossil assemblages from the eastern San Francisco Bay region, California: *PaleoBios*, 30(2), 50–71.

Ungar, P.S., Grine, F.E., Teaford, M.F., El Zaatari, S., 2006, Dental microwear and diets of African early Homo: *Journal of Human Evolution*, 50, 78-95.

von den Driesch, A., 1976, A Guide to the Measurement of animal bones from archaeological sites: Cambridge, Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, 137 pp.

Webb, S.D., 1965, The osteology of *Camelops*: Los Angeles County Museum Bulletin, 1, 1-54.

Webb, S.D., Simons, E., 2006, Vertebrate Paleontology, in Webb, S.D. (ed), *First Floridians and Last Mastodons: The Page-Ladson Site in the Aucilla River: Florida*, Springer, 214-246.

Xia, J., Zheng, J., Huang, D., Tian, Z.R., Chen, L., Zhou, Z., Ungar, P.S., Qian, L., 2015, New model to explain tooth wear with implications for microwear formation and diet reconstruction: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(34), 10669-10672.

Yann, L.T., 2014, Diet and water source of Pleistocene lamini camelids based on stable isotopes of tooth enamel: implications for North American vegetation and paleoclimate: Nashville, Tennessee, U.S.A., Graduate School of Vanderbilt University, tesis doctoral, 152 p.

Zazula, G.D., Turner, D.G., Ward, B.C., Bond, J., 2011, Last interglacial western camel (*Camelops hesternus*) from eastern Beringia: *Quaternary Science Reviews*, 30, 2355-2360.

Zazula, G.D., Macphee, R.D.E., Hall, E., Hewitson, S., 2016, Osteological assessment of Pleistocene *Camelops hesternus* (Camelidae: Camelinae: Camelini) from Alaska and Yukon: *American Museum Novitates*, 3866, 1-45.

Zhang, H., Wang, Y., Janis, C.M., Goodall, R.H., Purnell, M.A., 2016, An examination of feeding ecology in Pleistocene proboscideans from southern China (*Sinomastodon*, *Stegodon*, *Elephas*), by means of dental microwear texture analysis: *Quaternary International*, 1-11.

ANEXO

Toma de medidas

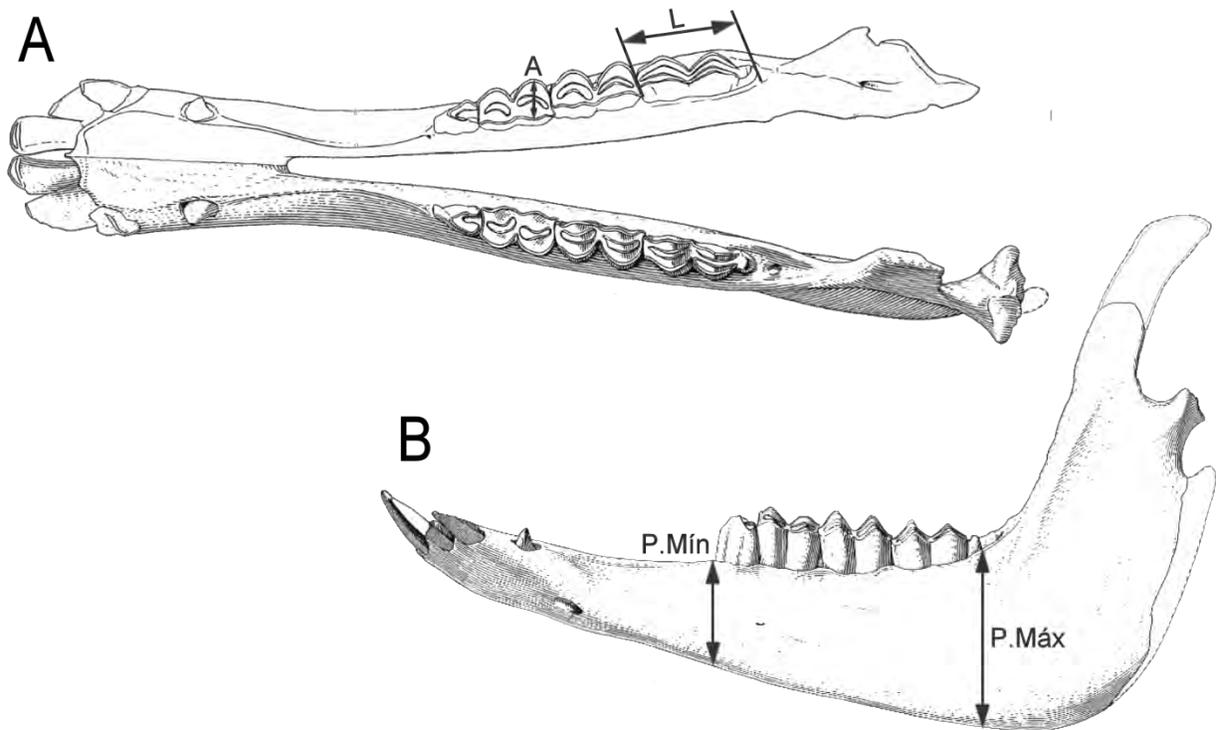


Figura 36. Medidas tomadas en los molares. Mandíbula en vistas: A) oclusal y B) bucal. Abreviaciones: A, ancho; L, longitud; P.mín, profundidad mínima; P.máx, profundidad máxima, (modificado de Webb, 1965).

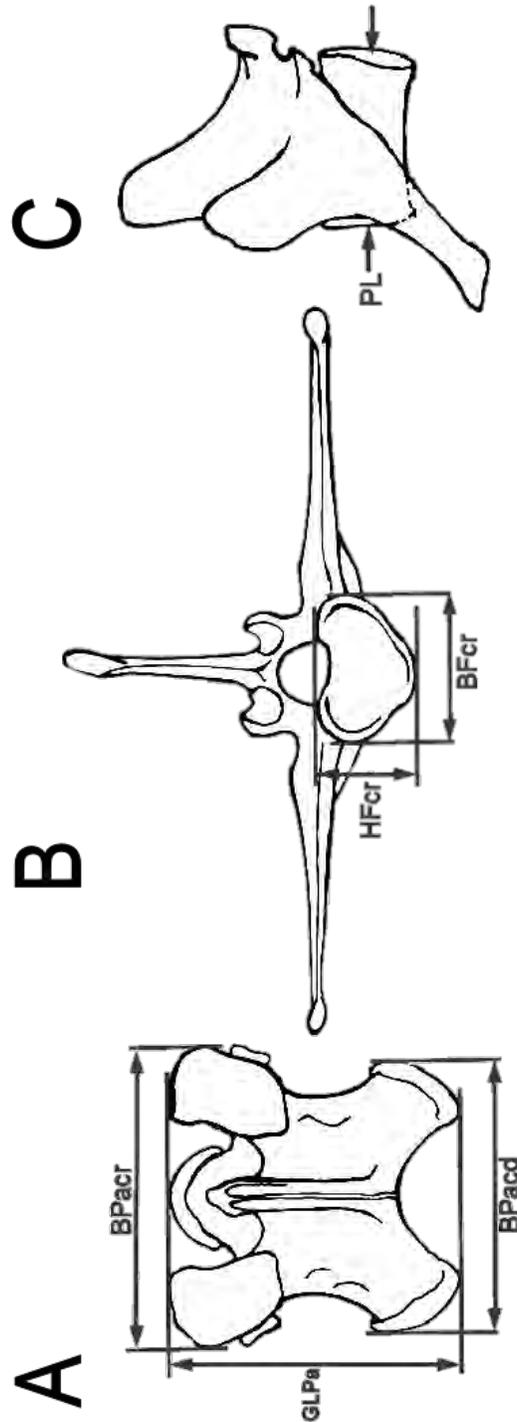


Figura 37. Mediciones realizadas en las vértebras. Vértebras en vistas: A) dorsal, B) craneal y C) lateral. Abreviaciones: BFcr, anchura de la superficie articular; BPacd, anchura de los procesos articulares caudales; BPacr, anchura de los procesos articulares craneales; GLPa, longitud desde los procesos articulares craneales hasta los caudales; HFcr, altura de la superficie articular; PL, longitud fisiológica del cuerpo, (modificado de von den Driesch, 1976).

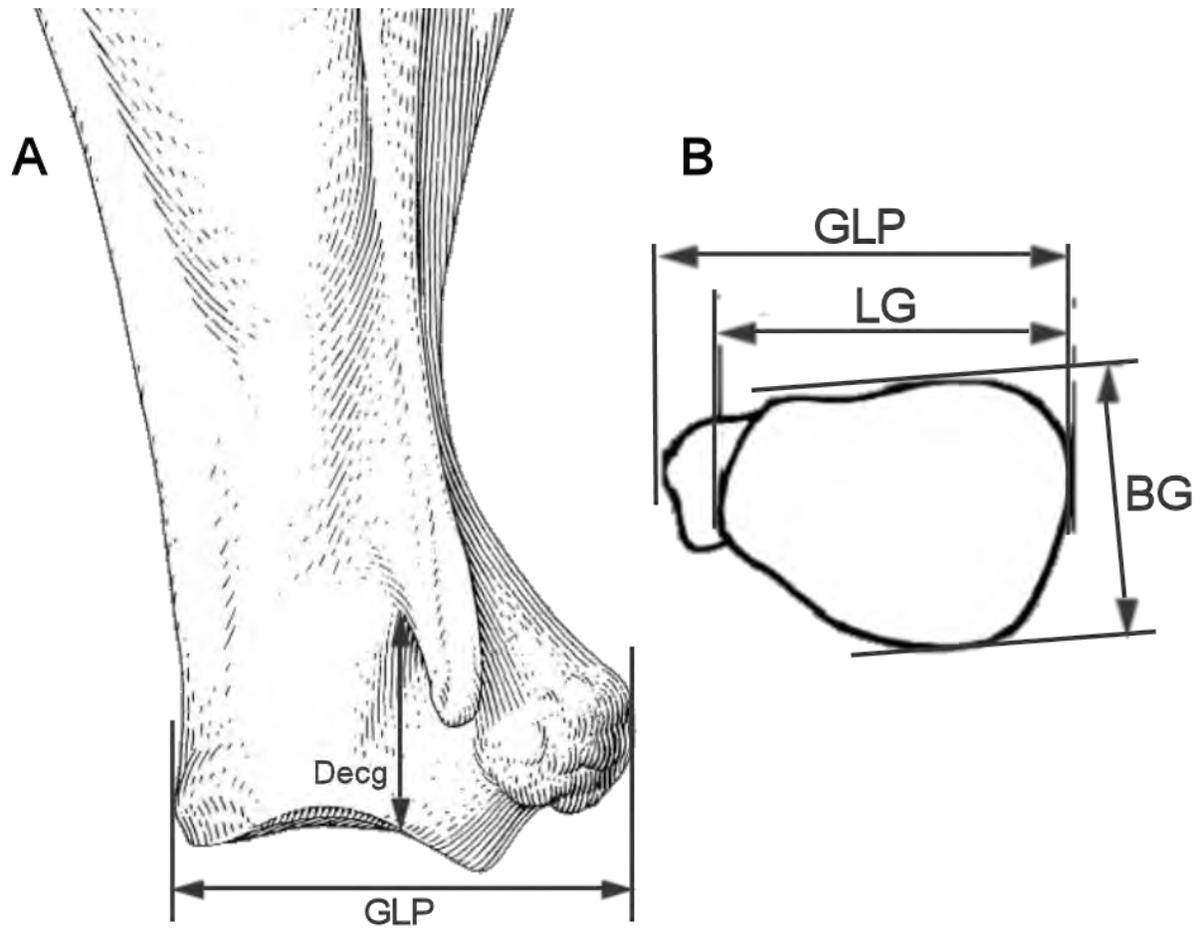


Figura 38. Mediciones realizadas en las escápulas. Escápula en vistas: A) lateral y B) distal. Abreviaciones: BG, anchura de la cavidad glenoidea; Decg, distancia desde la terminación de la espina hasta la cavidad glenoidea; GLP, longitud del proceso glenoideo; LG, longitud de la cavidad glenoidea, (modificado de Webb, 1965 y von den Driesch, 1976).

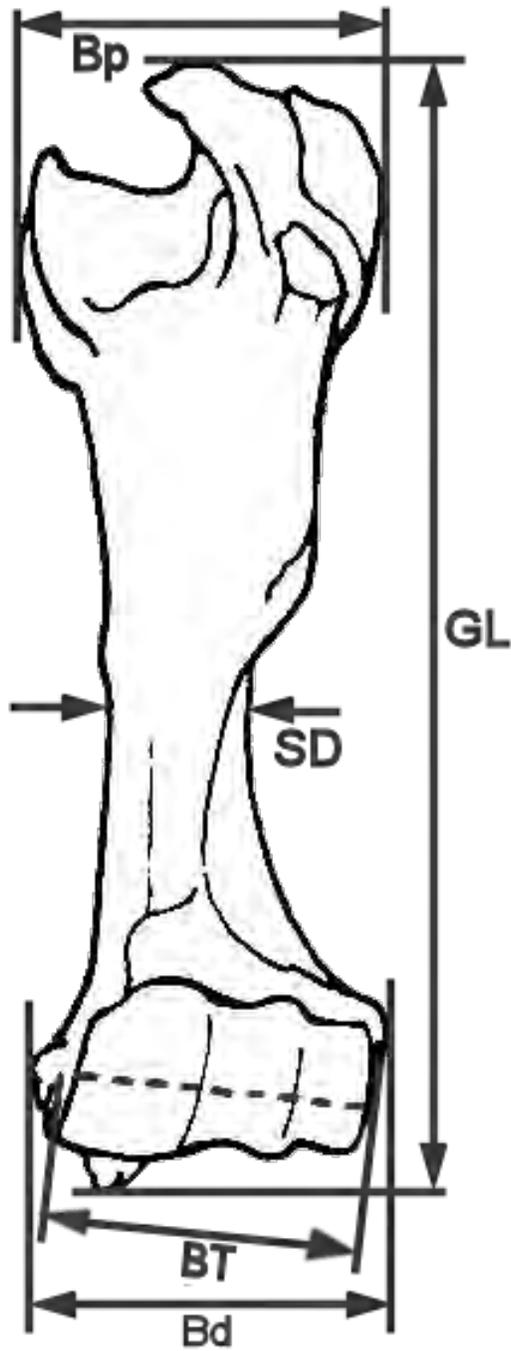


Figura 39. Medidas tomadas en el húmero (vista anterior). Abreviaciones: Bd, anchura distal; Bp, anchura proximal; BT, anchura a través de la tróclea; GL, longitud total; SD, anchura mínima de la diáfisis, (modificado de von den Driesch, 1976).

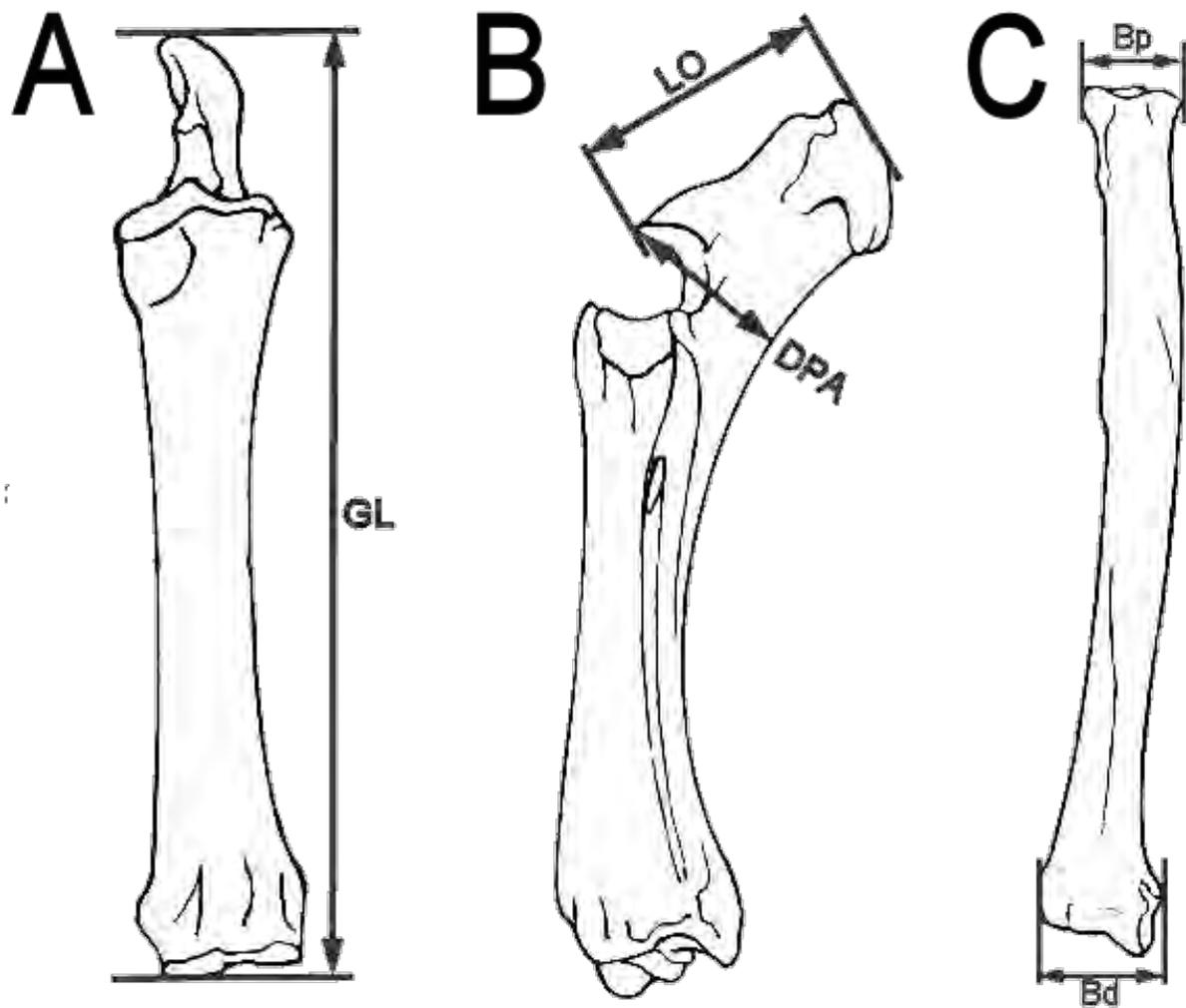


Figura 40. Mediciones realizadas en las radioulnas. Radioulna en vista: A) anterior, B) lateral y C) dorsal. Abreviaciones: Bd, anchura de la terminación distal; Bp, anchura de la terminación proximal; DPA, profundidad a través del proceso ancóneo; GL, largo total; LO, longitud del olecranon, (modificado de von de Driesch, 1976).

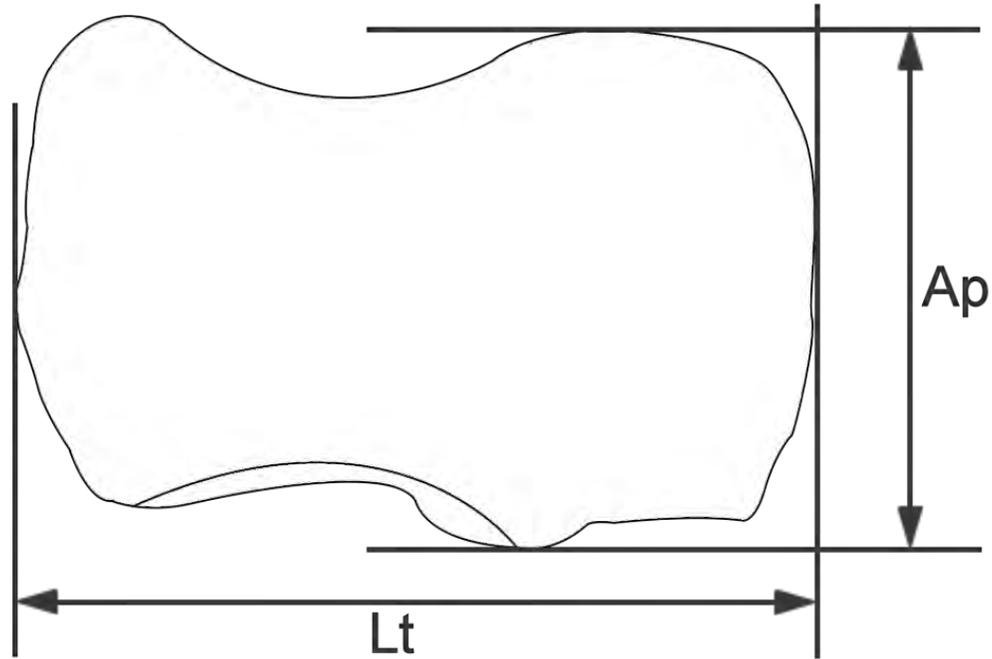


Figura 41. Medidas realizadas en el escafoides (vista medial). Abreviaciones: Ap, anchura proximal; Lt, longitud total.

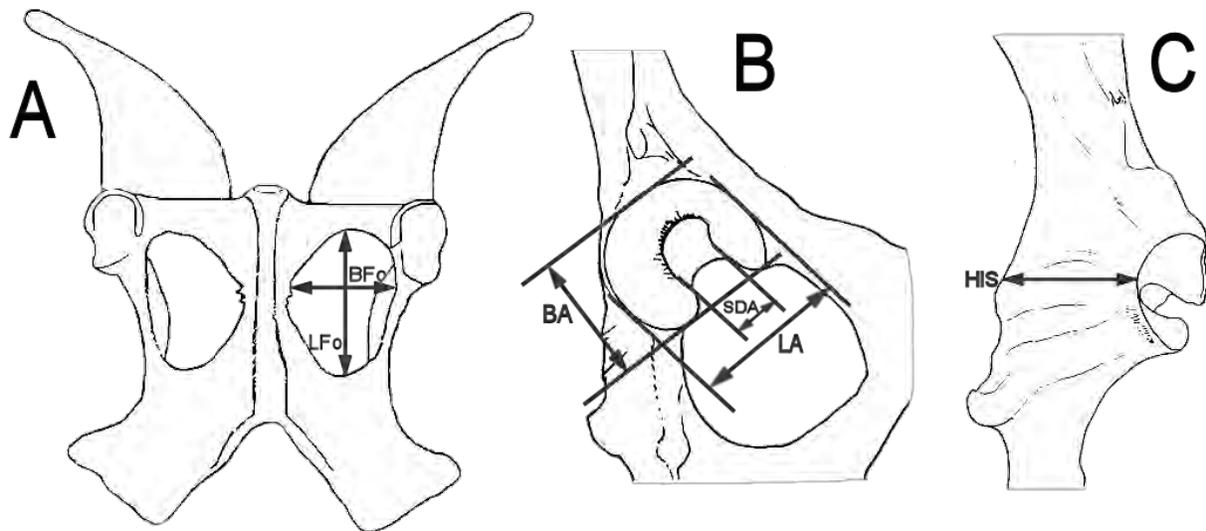


Figura 42. Mediciones realizadas en la cintura pélvica. Cintura pélvica en vistas: A) ventral, B) acetábulo y C) vista lateral. Abreviaciones: BA, anchura del acetábulo; BFo, anchura máxima del foramen obturador; HIS, altura espina isquiática; LA, longitud del acetábulo; LFo, longitud interna del foramen obturador, (modificado de Kaufmann y L'heureux, 2009).

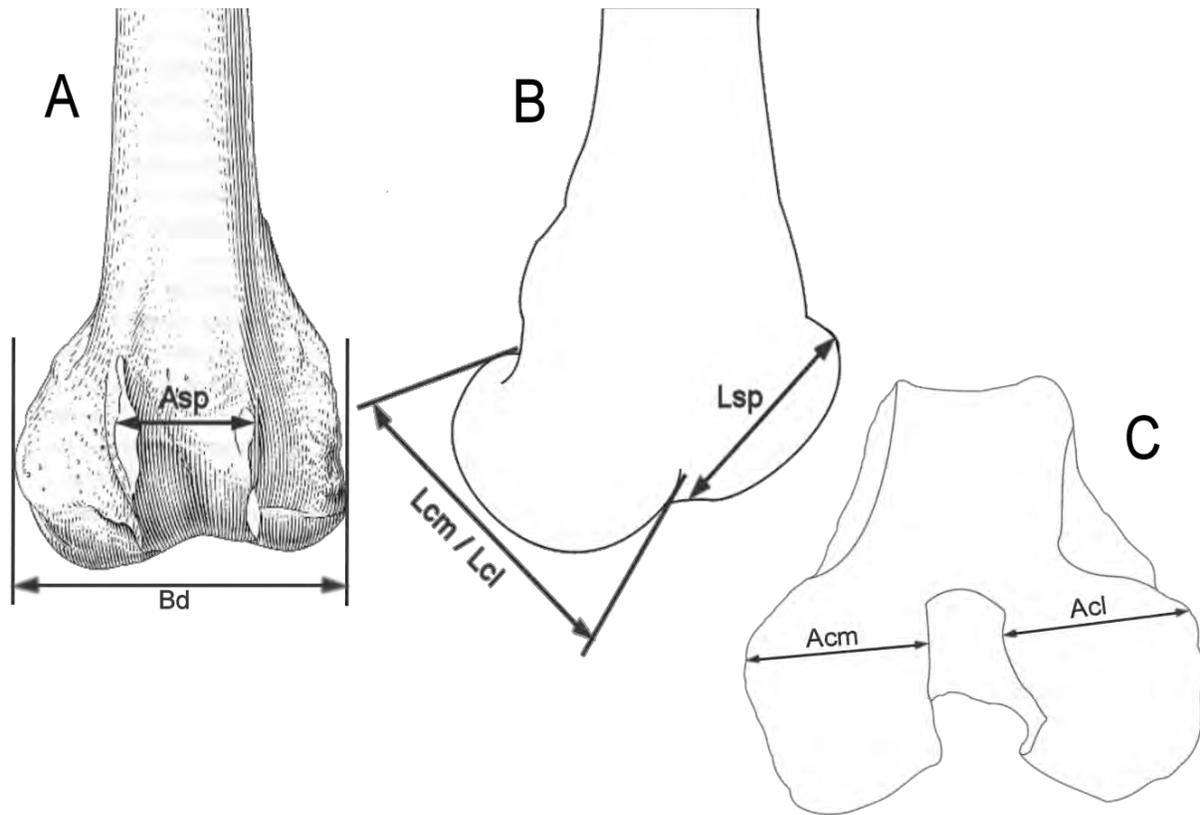


Figura 43. Mediciones realizadas en el fémur. Fémur en vistas: A) anterior, B) lateral y C) ventral. Abreviaciones: Acl, anchura máxima cóndilo lateral; Acm, anchura máxima cóndilo medial; Asp, anchura superficie patelar; Bd, anchura distal; Lcl, longitud cóndilo lateral; Lcm, longitud cóndilo medial; Lsp, longitud superficie patelar, (modificado de Webb, 1965 (A)).

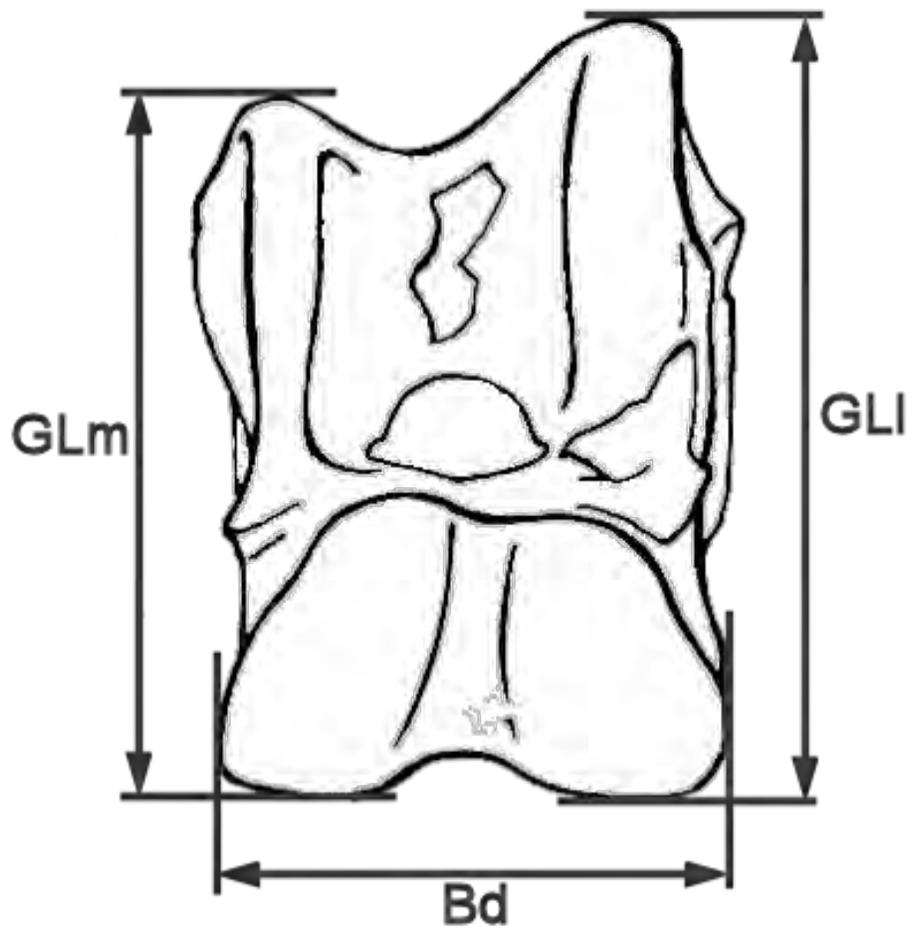


Figura 44. Mediciones tomadas en el astrágalo (vista posterior). Abreviaciones: Bd, anchura de la terminación distal; GLI, longitud máxima lateral; GLm, longitud máxima medial, (modificado de von den Driesch, 1976).

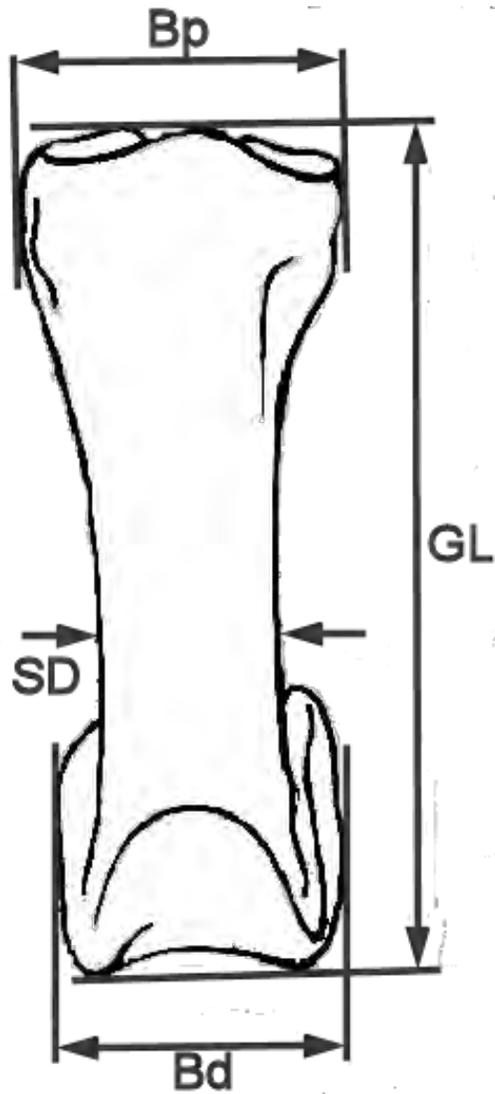


Figura 45. Mediciones tomadas en las falanges (vista anterior). Abreviaciones: Bd, anchura distal; Bp, anchura proximal; GL, longitud total; SD, anchura mínima de la diáfisis, (modificado de von den Driesch, 1976).

Tabla 16. Las medidas en mm de los ejemplares UAHMP-260, UAHMP-281, UAHMP-302, UAHMP-1524 y UAHMP-925 fueron comparadas con las de los ejemplares de: Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo, 2015 (UAHMP-553); Bravo-Cuevas et al., 2016 (66-1 B-2 240, 64-R-12-5-20, 66-1 98, 66-1-C3-19 y 66-1-V-1-190); Jass y Allan, 2016 (P.98.8.40); López-Mendoza, 2008 (S3-E3-2); Webb, 1965 (LACM Z263). Las medidas de los ejemplares LACM (CIT) 138/7 y LACMHC 700 de Rancho La Brea se obtuvieron mediante el programa ImageJ. Abreviaturas: A, ancho; AC, altura de la corona; L, longitud; P.Mín, profundidad mínima (en p4); P.Máx, profundidad máxima (en m3). (*) medida aproximada; (-) medida no encontrada.

Asignación taxonómica	Ejemplar	P4 / p4	M1 / m1	M2 / m2	M3 / m3	P.Mín	P.Máx
<i>Camelops hesternus</i>	UAHMP-260	-	-	38.2 L	-	-	-
		-	-	21.1 A	-		
		-	-	-	-		
<i>Camelops hesternus</i>	UAHMP-281	25.1 L	34.9 L	43.4 L	-	49.8	89.3
		13.8 A	18.8 A	21.8 A	21.3 A		
		18.0 AC	11.9 AC	26.1 AC	-		
<i>Camelops hesternus</i>	UAHMP-302	-	-	-	44.7 L	-	-
		-	-	-	15.4 A		
		-	-	-	-		
<i>Camelops hesternus</i>	UAHMP-1524	-	38.3 L	-	-	-	-
		-	19.4 A	-	-		
		-	18.7 AC	-	-		
<i>Hemiauchenia macrocephala</i>	UAHMP-925	-	17.7 L	24.2 L	31.1 L	-	44.4
		-	12.9 A	13.0 A	12.8 A		
		-	-	-	3.9 AC		
<i>Camelops hesternus</i>	66-1 B-2 240	28.6 L	35.6 L	49.0 L	65.7 L	-	-
		15.2 A	21.4 A	22.3 A	20.2 A		
		-	-	-	-		
<i>Camelops hesternus</i>	P.98.8.40	-	-	-	52.2 L	-	-
		-	-	-	19.4 A		
		-	-	-	27.6 AC		
<i>Camelops hesternus</i>	LACM Z263	25.8 L	34.9 L	44.0 L	57.3 L	-	-
		14.7 A	21.0 A	22.1 A	20.5 A		
		-	-	-	-		
<i>Hemiauchenia gracilis</i>	UAHMP-1144	-	15.4 L	22.5 L	28.8 L	23.6	33.3
		-	12.3 A	13.5 A	13.1 A		
		-	-	6.01 AC	9.4 AC		
<i>Hemiauchenia macrocephala</i>	64-R-12-5-20	12.6 L	18.8 L	27.2 L	31.1 L	-	-
		7.03 A	11.7 A	10.9 A	8.9 A		
		12.1 AC	19.7 AC	24.2 AC	32.1 AC		
<i>Hemiauchenia macrocephala</i>	LACM (CIT) 138/7	-	21.2 L	29.6 L	35.7 L	54.63	33.01
		-	17.1 A	17.2 A	14.1 A		
		-	-	-	4.1 AC		
<i>Palaeolama</i> sp.	S3-E3-2	-	22 L	-	-	-	58.5
		-	12 A	-	-		
		-	-	-	-		
<i>Palaeolama mirifica</i>	UAHMP-553	-	-	-	32.8 L	-	-
		-	-	-	12.8 A		
		-	-	-	14.3 AC		