

ACTUALIZACIÓN DEL REGISTRO DE LOS MESO Y MEGAMAMÍFEROS DEL PLEISTOCENO DEL ESTADO DE PUEBLA, MÉXICO: ESTADO DEL ARTE

Francisco Javier Jiménez-Moreno¹ , Roberto Díaz-Sibaja², Gerardo Carbot-Chanona³, Rodolfo Palomino Merino⁴, Jorge Velázquez Castro⁴ y Amando Bautista Ortega¹

¹Doctorado en Ciencias Biológicas, Posgrado en Ciencias Biológicas, Biología de la conducta, centro Tlaxcala, Universidad Autónoma de Tlaxcala, carretera Tlaxcala-Puebla km 1.5, C.P. 90070, Tlaxcala.

²Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México. Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Sin Nombre, Indeco la Huerta, 58190, Michoacán.

³Museo de Paleontología “Eliseo Palacios Aguilera”. Calzada de Las Personas Ilustres s/n, Antiguo Parque Madero, C.P. 29000, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.

⁴Facultad de Ciencias Físico Matemáticas, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Avenida San Claudio, Cd Universitaria, Jardines de San Manuel, 72572 Heroica Puebla de Zaragoza, Puebla.

✉ 20246435@uatx.mx

Resumen

Se presenta una actualización del listado de los taxones de meso- y megamamíferos del Pleistoceno registrados para el estado de Puebla, con base en la revisión de la literatura científica publicada desde 1891 hasta el 2024, abarcando un periodo de 123 años. Para ello, se consideraron únicamente a los mesomamíferos (especies que comprenden un rango de masa corporal entre 10-99 kg) y megamamíferos (masas entre 100-10,000 kg). Como resultado se registraron 31 especies, incluidas en 29 géneros, 19 familias y seis órdenes (Xenarthra, Rodentia, Carnivora, Artiodactyla, Perissodactyla y Proboscidea). La mayoría de los reportes de meso y megamamíferos provienen de localidades dentro del Eje Neovolcánico Transversal en el centro del Estado de Puebla. De estas localidades sobresale la cuenca de Valsequillo. Es factible que estudios venideros aumenten el número de registros paleofaunísticos para el Estado, ya que existen áreas en las regiones sierra norte y mixteca poblana aun con escasos trabajos de prospección paleontológica.

Palabras clave: Geocronología, material bibliográfico, localidades, registro fósil, Rancholabreano, taxones.

Abstract

An updated list of Pleistocene meso- and megamammals taxa recorded in the State of Puebla is presented based on a review of the scientific literature published from 1891 to 2024, covering 123 years. For this purpose, only mesomammals (species with a body mass range of 10-99 kg) and megamammals (body masses between 100-10,000 kg) were considered. In total, 31 species were recorded, belonging to 29 genera, 19 families, and six orders (Xenarthra, Rodentia, Carnivora, Artiodactyla, Perissodactyla, and Proboscidea). Most reports of meso- and megamammals come from localities within the Trans-Mexican Volcanic Belt in the central Puebla State. Among these localities, the Valsequillo Basin is noteworthy. Future studies are likely to increase the number of paleofaunal records for the state, as there are areas in the northern Sierra and Mixteca regions of Puebla that still have limited paleontological prospecting.

Key words: Geochronology, bibliographic material, fossil record, localities, Rancholabrean, taxa.

INTRODUCCIÓN

México posee alta diversidad biológica, la cual está ligada a su compleja historia geológica (Morrone, 2019). Prueba de ello lo constituye el Pleistoceno (época del Cuaternario), que precede al Holoceno y que abarcó de 2.58 Ma (Ma= *Mega annun* = millones de años) a 11,700 años Antes del Presente (AP). Para un mejor estudio de las faunas de mamíferos presentes en el Pleistoceno, este se divide en tres NALMAS (Edades de Mamíferos Terrestres Norteamericanos, por sus siglas en inglés): Blancano tardío (4.6 a 1.35 Ma), Irvingtoniano (1.35 Ma a 160 Ka AP) y Rancholabreano (160-9.5 Ka AP) (Kurtén y Ardenson, 1980; Bell *et alii*, 2004; Gradstein *et alii*, 2012). El paleoambiente de esa época se caracterizó por ser seco y frío, dominado por praderas, matorrales y bosques dispersos, vinculados con cuerpos de agua lóticos y lénticos (Polaco y Arroyo-Cabrales *et alii*, 2001; Arroyo-Cabrales *et alii*, 2002, 2008; Ceballos *et alii*, 2010). Durante el Último Máximo Glacial (22,000–18,000 cal AP), la temperatura media anual disminuyó entre 6 y 8 grados con respecto a la actualidad (Arroyo-Cabrales *et alii*, 2008; Lozano y Sosa, 2011). Según algunos autores, se tienen registradas 776 localidades pleistocénicas para México (Arroyo-Cabrales *et alii*, 2002, 2008; Ferrusquía-Villafranca *et alii*, 2010).

La fauna de mamíferos pleistocénica registrada para el país corresponde a 284 especies, incluidas en 145 géneros, 42 familias y 11 órdenes (Ceballos *et alii*, 2005), que incluye una composición de especies tanto neárticas como neotropicales (Morrone, 2019), producto de diversos intercambios bióticos, siendo el más notable el Gran Intercambio Biótico Americano (Kurtén y Anderson, 1980; Lange, 2002). Por su masa corporal se delimita en mesofauna (mamíferos mesobáricos), especies cuya masa abarcaba entre 10-99 kg y megafauna (organismos megabáricos), que incluye especies de más de 100 kg (Ferrusquía-Villafranca *et alii*, 2010).

Para el estado de Puebla se tiene el registro histórico de 57 localidades pleistocénicas (Arroyo-Cabrales *et alii*, 2002), con presencia de mamíferos fósiles, destacando tres áreas fosilíferas: Valsequillo, Tepexi de Rodríguez y Santa Cruz Nuevo (Jiménez-Hidalgo *et alii*, 2015).

Antecedentes históricos

La primera mención de megamamíferos en el estado de Puebla data del siglo XIX con la primera colección paleontológica no formal registrada para el valle de Puebla, constituida por fósiles de mamíferos pleistocénicos e integrada por el arquitecto José Manzo Jaramillo (1798 -1869), la cual

estuvo depositada en el Gabinete de Historia Natural del Colegio del Estado, hoy edificio Carolino, de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP). Sin embargo, no existe publicación al respecto del contenido específico de esta colección (Armenta, 1978; Jiménez-Hidalgo *et alii*, 2015). El primer trabajo formal fue realizado por los investigadores alemanes (Felix y Lenk, 1891), seguido de menciones y estudios descriptivos durante el siglo XX (*e.g.* Osborn, 1905; Freudenberg, 1910, 1922; Osborn, 1942; Armenta, 1957, 1959; Pichardo del Barrio, 1960; Álvarez, 1971; Kurtén, 1967; Guenther, 1968; Silva-Bárcenas, 1969; Aviña, 1969; Thenius, 1970; Guenther, 1973; Armenta, 1978; McDonald, 1981; Miller y Carranza, 1984; Barrios, 1985; Castro, 1997; Pichardo, 1997, 1999; Lagunas y Suárez, 1997; Dundas, 1999). En los últimos 20 años, además de descripciones morfológicas y asignaciones taxonómicas, se han sumado aspectos paleobiológicos y estudios de dinámica poblacional (*e.g.* Arroyo-Cabrales *et alii*, 2003; Alberdi y Corona, 2005; Tovar *et alii*, 2007; Ferrusquía-Villafranca *et alii*, 2010; Malde *et alii*, 2011; Jiménez-Hidalgo *et alii*, 2014; Pérez-Crespo *et alii*, 2014; Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo, 2015; Carbot-Chanona *et alii*, 2016; Carbot-Chanona *et alii*, 2017, Priego *et alii*, 2017; Lagunas *et alii*, 2019; Bravo-Cuevas *et alii*, 2020; Díaz-Sibaja *et alii*, 2020; Carbot-Chanona *et alii*, 2020; Carbot-Chanona *et alii*, 2021; Jiménez-Moreno *et alii*, 2022; Carbot-Chanona *et alii*, 2023; Jiménez-Hidalgo *et alii*, 2024; Tomas-Mosso *et alii*, 2024; Bravo Cuevas *et alii*, 2024), lo que ha enriquecido notablemente el conocimiento sobre los mamíferos que habitaron Puebla durante el Pleistoceno.

El objetivo del presente trabajo es actualizar el listado taxonómico de los meso- y mega mamíferos del Pleistoceno descritos para en el estado de Puebla, a partir de la revisión de la información publicada entre los años 1891 y 2024.

MÉTODOS

Se llevó a cabo una revisión de la literatura científica en materia de paleontología del Pleistoceno, abarcando un lapso de 133 años, que incluyó artículos científicos, capítulos de libros, resúmenes de reuniones académicas y tesis. La selección de los taxones reportados en este trabajo atiende a su distribución de masas corporales (Owen-Smith, 1988; Lambert y Holling, 1998; Smith *et alii*, 2003; Christiansen y Harris, 2005; Ghizzoni, 2014; Marín-Leyva *et alii*, 2016). El listado se ordenó taxonómicamente de acuerdo a McKenna y Bell (1997). Las sinonimias fueron obtenidas de la bibliografía consultada. Al conjunto de especies por localidades en este trabajo se denominan Fauna locales, estas se definen como una

clasificación geobiótica (conjunto de especies recolectadas en un área fosilífera) y se nombran a partir de una localidad o rasgo geográfico destacado. Basados en Jiménez-Hidalgo *et alii* (2015), se comprenden tres faunas locales principales: Tepexi de Rodríguez, Santa Cruz Nuevo y Valsequillo. Los NALMAS se obtuvieron de acuerdo a Pichardo (1997) y Kurtén y Ardenon (1980).

Abreviaturas generales

Ka, *Kilo annum* (miles de años); M, molar superior; m, molar inferior; Ma, *mega annum* (millones de años), NALMA, North American Land Mammal Age (Edad de Mamíferos Terrestres de América del Norte).

Abreviaturas morfológicas

M, molar superior; m, molar inferior; Ma, Mega annum (millones de años); P, premolar superior; p, premolar inferior. El número que precede a la abreviatura indica la posición del diente (e.g. P4 = premolar superior 4, o cuarto premolar superior).

PALEODIVERSIDAD

La riqueza de especies reportadas de meso- y megamamíferos para el estado de Puebla está compuesta por 33 especies, 29 géneros, 19 familias y seis órdenes (Cuadros 1 y 2 en Anexo; Figura 1). Los órdenes registrados son: Xenarthra (cinco familias y seis especies), Rodentia (una familia y una especie), Carnivora (tres familias y ocho especies), Artiodactyla (cinco familias y 11 especies), Perissodactyla (dos familias y tres especies) y Proboscidea (tres familias y tres especies), lo que representa el 11.6% del registro de mamíferos del Pleistoceno de México (Ferrusquía-Villafranca *et alii*, 2010, 2017). La pérdida de megafauna pleistocénica se ve reflejada en la actualidad, ya que predominan especies de mamíferos pequeños, pues tan solo el 7% de las especies de carnívoros, artiodáctilos y perisodáctilos de México superan los 10 kilogramos (Ceballos *et alii*, 2005).

Los órdenes más diversos para el Pleistoceno de Puebla son Artiodactyla y Carnivora. En contraposición, el orden menos diverso fue Rodentia, con sólo una especie reportada. La especie con más registros (n = 38) corresponde a *Mammuthus columbi* (Proboscidea, Elephantidae), registrado principalmente en el Eje Neovolcánico Transversal y la Sierra Madre del Sur, entre los 1,500 y 2,500 msnm (Lagunas *et alii*, 2019). En contraste, las especies *Neochoerus aesopi* (Caviidae) y *Palaeolama mirifica* (Camelidae) sólo han sido reportadas para las localida-

des de Valsequillo y Barranca Xococa, respectivamente (Bravo-Cuevas y Jiménez-Hidalgo, 2015; Carbot-Chanona *et alii*, 2020).

Los órdenes de fauna del Pleistoceno extirpados del estado incluyen a Perissodactyla (Owen, 1848) y Proboscidea (Illiger, 1811). El orden Proboscidea, con sus respectivas familias, Elephantidae (*Mammuthus columbi*), Gomphotheriidae (*Cuvieronius hyodon*) y Mammutidae (*Mammut americanum*) están extintas en América (Pérez *et alii*, 2008) y las dos últimas están extintas a nivel global. Este orden actualmente posee tres especies, con representantes en África (*Loxodonta africana* y *L. cyclotis*) y Asia (*Elephas maximus*) (Garrido, 2008). En cuanto a las familias extirpadas de Puebla se incluyen a Caviidae, Ursidae, Camelidae, Bovidae, Antilocapridae, Tapiridae y Equidae. En el caso de Caviidae, Camelidae y Equidae, estas no cuentan con representantes actuales en México (Leopold, 1972; Ceballos *et alii*, 2005; Pérez *et alii*, 2008). Actualmente, en México, la familia Ursidae se restringe a estados del norte, siendo la única especie presente *Ursus americanus* (el oso negro) (Leopold, 1972; Moctezuma y Doan-Crider, 2005). Así mismo, la familia Bovidae aún persiste en nuestro país, con presencia de *Bison bison* (bisonte americano) en los estados de Chihuahua y Coahuila (Pacheco, 2005). Por su parte, la familia Antilocapridae se distribuye en Estados Unidos, Canadá y norte de México con tan solo una especie, *Antilocapra americana* (Cancino, 2005). La familia Tapiridae se distribuye en el Neotrópico de México y Centroamérica, con sólo una especie presente, *Tapirus bairdii* (March y Naranjo, 2005). La familia Equidae, presente durante el Pleistoceno en América, está extirpada de este continente, pero se distribuyen siete especies silvestres en Asia y África (Garrido, 2008; Pérez *et alii*, 2008; Schulz y Kaiser, 2012).

Los meso- y megamamíferos pleistocénicos en el estado de Puebla abarcaba rangos de masa corporal que van desde los 13.4 kg (*Canis latrans*), hasta las 10 toneladas (*Mammuthus columbi*) (Smith *et alii*, 2003). Con respecto a sus hábitos alimenticios, los herbívoros dominan con 25 especies, en contraste, los carnívoros están representados por ocho especies. La afinidad biogeográfica presente en Puebla corresponde principalmente a órdenes de afinidad neártica (Rodentia, Carnivora, Artiodactyla, Perissodactyla y Proboscidea) y en menor medida los de afinidad neotropical (e.g. Xenarthra). Las comunidades de mamíferos en el estado denotan faunas disármónicas o conjuntos no análogos (Polaco y Arroyo-Cabrales, 2001; Ceballos *et alii*, 2005; Cruz, 2001; Carbot-Chanona *et alii*, 2021).



Figura 1. Meso- y megamamíferos reportados para el Pleistoceno del Estado de Puebla. a) *Holmesina septentrionalis*; b) *Glyptotherium cylindricum*; c) *Paramylodon harlani*; d) *Nothrotheriops shastensis*; e) *Megalonyx jeffersonii*; f) *Neochoerus aesopi*; g) *Smilodon fatalis*; h) *Panthera atrox*; i) *Aenocyon dirus*; j) *Arctodus simus*; k) *Platygonus compressus*; l) *Camelops hesternus*; m) *Hemiauchenia macrocephala*; n) *Capromeryx minor*; ñ) *Stockoceros conklingi*; o) *Bison latifrons*; p) *Bison antiquus*; q) *Euceratherium collinum*; r) *Equus conversidens*; s) *Equus mexicanus*; t) *Mammuth* sp.; u) *Cuvieronius hyodon*; v) *Mammuthus columbi*. No a la misma escala. Imágenes utilizadas con autorización del autor Sergio de la Rosa Martínez.

En el presente, para el estado de Puebla se han registrado 110 especies vivientes de mastofauna (Martínez *et alii*, 2011), de éstas, tan solo el 2.7% pertenecen a megafauna. El mayor carnívoro corresponde al puma (*Puma concolor*, 51 kg), seguido del coyote (*Canis latrans*, 13.4 kg); el herbívoro más grande concierne al venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*, 55 kg).

Notas taxonómicas

La siguiente sección tiene como objetivo documentar al lector sobre los cambios nomenclaturales que han tenido algunas de las especies reportadas para el Pleistoceno del Estado de Puebla, desde el nombre que recibieron originalmente en las primeras menciones, hasta los nombres actualmente en uso.

Clase Mammalia Linnaeus 1758

Orden Xenarthra Cope 1889

Familia Pampatheriidae Couto 1954

Género *Pampatherium* Gervais y Ameghino 1880

Pampatherium mexicanum Edmund 1996

Comentarios. *Pampatherium mexicanum* fue descrito en 1996 por A. Gordon Edmund, refiriendo como la localidad tipo Valsequillo. Esta especie ha sido reportada para el sitio de Hueyatlatco (Solís-Torres, 2015) y Las Tazas, Valsequillo (Tomas-Mosso *et alii*, 2024). Ver Cuadros 1 y 2 en Anexo.

Pampatherium mexicanum es la única especie de este género presente durante el Pleistoceno en México (Mead *et alii*, 2007).

Género *Holmesina* Simpson 1930

Holmesina septentrionalis (Leidy 1889)

Comentarios. Se reporta para la fauna local Valsequillo (Pichardo, 1960; Guenther, 1973; Pichardo, 1997, 1999; Cruz, 2001; Ferrusquía-Villafranca *et alii*, 2010; Jiménez-Hidalgo *et alii*, 2015) y para la localidad de Tecamachalco, sin hacer mención del material estudiado (Silva-Bárcenas, 1969). Ver Cuadros 1 y 2. Se considera un género monotípico (Kurten y Anderson, 1980). En México se registra del Irvingtoniano al Rancholabreano (Hibbard, 1955; Mooser y Dalquest, 1975; Montellano-Ballesteros, 1992).

Familia Chlamyphoridae Bonaparte 1851

Género *Glyptotherium* Osborn 1903

Glyptotherium cylindricum (Brown 1912)

Comentarios. Inicialmente clasificados en la familia Glyptodontidae (Gray, 1869), ahora son asignados a la familia Chlamyphoridae con base en análisis filogenéticos basados en ADN antiguo (Delsuc *et alii*, 2016). El género *Glyptotherium* incluye dos especies válidas *G. texanum*, del Blancano e Irvingtoniano y *G. cylindricum* del Rancholabreano (Zurita *et alii*, 2018). La última especie es la reconocida en las faunas locales Valsequillo, Tepexi de Rodríguez y Santa Cruz Nuevo (Castro, 1997; Tovar *et alii*, 2007; Jiménez-Hidalgo *et alii*, 2015; Jarquin-Abundiz *et alii*, 2019). Ver Cuadros 1 y 2 en Anexo. Las especies *Glyptotherium* sp. (Jiménez-Hidalgo *et alii*, 2015), *Brachyostracon cylindricus* y *Br. mexicanus* reportados para Puebla (Guenther, 1973; Solís-Torres, 2015) son ahora referidas a *G. cylindricum*, considerando que es la única especie reconocida para el Pleistoceno final en América del Norte (Ramírez-Cruz y Montellano-Ballesteros, 2014; Zurita *et alii*, 2018).

Orden Rodentia Bowdich, 1821

Familia Caviidae Waterhouse, 1839b

Género *Neochoerus* Hay, 1926

Neochoerus aesopi Leidy, 1853

Comentarios. La familia Caviidae (roedores histricomorfos) se reportaron para Valsequillo como *Hydrochoerus* sp. (Pichardo, 1997; Solís-Torres, 2015). Ver Cuadros 1 y 2 en Anexo. Sin embargo, una revisión realizada por Carbot-Chanona *et alii* (2020), señala que en realidad el taxón presente en el Pleistoceno de Valsequillo fue *Neochoerus aesopi*. Tanto el género como la especie están extintos en México. La familia Caviidae actualmente se distribuye desde Centroamérica hasta Sudamérica.

Orden Carnivora Bowdich 1821

Familia Felidae (Fischer 1817)

Género *Smilodon* Lund 1842

Smilodon fatalis Leidy 1869

Comentarios. *Smilodon* cf. *S. gracilis* fue reportado para la fauna local de Valsequillo como con base en una mandíbula fragmentada con el canino, alveolo del p3, p4 y m1 (Kurtén, 1967). Este ejemplar actualmente está resguardado en el Centro Regional INAH Puebla bajo el número de catalogada CRINAPH-1418. Sin embargo, *S. gracilis* es una especie exclusiva del Blancano tardío e Irvingtoniano temprano (Berta,

1987; Bell *et alii*, 2004). En el sitio del que procede la mandíbula ("Unterer Fundhorizont"), se ha reportado la presencia de taxones del Rancholabreano como *Aenocyon dirus* y *Bison antiquus* (Pichardo, 1997; Cruz, 2001). Adicionalmente, el material de Valsequillo no posee la morfología de *S. gracilis*, ya que esta especie se distingue por la presencia de un diastema más corto, un proceso mentoniano más pequeño y menos excavado, así como un p3 con doble raíz (Merriam y Stock, 1932; Berta, 1987), del cual no hay evidencia en el foramen conservado en el ejemplar CRINAHPH-1418. Basado en las características morfológicas y la edad de la asociación faunística, se propone que la especie presente en Valsequillo es *S. fatalis*.

Orden Carnivora Bowdich 1821
Familia Felidae (Fischer 1817)
Género *Panthera* Oken 1816
Panthera atrox (Leidy 1853)

Comentarios. Fue un félido de gran tamaño presente en América del Norte durante el Rancholabreano (Kurtén y Anderson, 1980). La primera sugerencia de su presencia en el Estado de Puebla fue registrada en la región de Tepexi de Rodríguez a través de registro icnológico en la localidad "Pie de vaca" (Cabral-Perdomo, 1995). Posteriormente, una tibia y una escapula, registrados en la cuenca Valsequillo (sin localidad específica), fueron asignados a esta especie (Solís-Torres, 2015). Cabe mencionar que Bravo-Cuevas *et alii* (2016) no contó el registro de *P. atrox* para el estado de Puebla, posiblemente porque el reporte de esta especie está en una tesis.

Si bien existe evidencia ósea en Valsequillo, esta debe ser corroborada.

Familia Ursidae Fischer 1817
Género *Ursus* Linnaeus 1758
Ursus americanus (Linnaeus 1758)

Comentarios. Este taxón fue reportado originalmente por Freudenberg (1910), pero sin referir la localidad (sólo se menciona que procede de una toba). El ejemplar fue figurado en la lámina 4 (fig. 3) de dicho trabajo y corresponde a un fragmento izquierdo de mandíbula con el canino y el p2 preservados. El ejemplar comparte con *Ursus americanus* un p2 roto, adyacente al canino y una talla similar. Aunque sin localidad precisa, este ejemplar está alojado en el Instituto de Geología de la UNAM, bajo el registro IGM-161 (Barrios, 1985). No obstante, la presencia de *U. americanus* en Puebla debe ser corroborada.

Familia Canidae Fischer de Waldheim 1817
Género *Aenocyon* Merriam 1918
Aenocyon dirus (Leidy 1858)

Comentarios. Su presencia en el estado fue registrada bajo el nombre *Canis dirus* (Armenta, 1957; Thenius, 1970; Guenther y Bunde, 1973; Pichardo, 1997; Ferrusquía-Villafranca *et alii*, 2010; Jiménez-Hidalgo *et alii*; 2015; Carbot-Chanona *et alii*, 2016). Análisis filogenéticos basados en ADN antiguo denotaron que esta especie se separó de otros canidos hace 5.7 millones de años, siendo una especie distinta a *Canis lupus*, por lo que se reasignó al género *Aenocyon* (Perri *et alii*, 2021). Aunque el material reportado para Puebla es escaso, su presencia en el Estado es importante ya que documenta que también se distribuyó en altitudes elevadas por arriba de los 2,000 msnm.

Orden Perissodactyla
Familia Tapiridae Gray 1821
Género *Tapirus* Brisson 1762
Tapirus cf. *T. haysii*

Comentarios. En Valsequillo se tiene el reporte *T. tarijensis* (Guenther, 1973), no obstante, esta determinación es incierta debido a que esta especie sólo se ha reportado para la Formación Tolomosa, Tarija, Bolivia (Holanda y Ferrero, 2013), por lo que el ejemplar debe ser reexaminado. Posteriormente, material procedente de barranca Caulapan y Valsequillo fue referido como *T. bairdii* (Ferrusquía-Villafranca *et alii*, 2010, 2017). Existe también un fragmento de maxila con el M2-M3 derechos, alojado en la sección de paleontología del INAH-Puebla y cuya localidad de origen es desconocida, que fue determinado como *Tapirus* sp. (Cruz, 2001). Recientemente, fue rescatado un cráneo casi completo en Valsequillo. Aunque el ejemplar aún está bajo estudio, las características morfológicas y merísticas indica similitudes con *T. haysii*. Basados en esta última determinación, se considera que todo el material de tapires de Puebla pueda pertenecer a esta última especie. Sin embargo, es necesario reexaminar el material previamente reportado para fortalecer esta hipótesis.

Familia Equidae

Género *Haringtonhippus* Heintzman, Zazula-Grant, MacPhee, Scott, Cahill-James, McHorse, Kapp, 2017

Haringtonhippus francisci (Hay 1915)

Comentarios. Esta especie fue considerada durante muchos años parte del género *Equus* (Priego-Vargas *et alii*, 2017). Sin embargo, estudios moleculares demostraron que en realidad se trata de un género diferente, por lo que se erigió el género *Haringtonhippus* para incluir a la especie *francisci* (Heintzman *et alii*, 2017). Otra especie de caballo, *Equus cedralensis*, fue descrita a partir de material recolectado en El Cedral, San Luis Potosí (Alberdi *et alii*, 2014). Alberdi *et alii* (2014) mencionan que los caballos de pequeño tamaño reportados para Puebla pueden ser referidos como *E. cedralensis*. No obstante, las características morfológicas y merísticas de *E. cedralensis* no difieren de las de *H. francisci*, por lo que se ha propuesto que en realidad sean la misma especie, siendo la válida *H. francisci*, debido a prioridad taxonómica (Jiménez-Hidalgo y Díaz-Sibaja, 2020).

Orden Artiodactyla Owen 1848

Familia Camelidae Gray 1821

Camelops Leidy, 1854a

Camelops hesternus Leidy, 1873

Comentarios. Existen diversos reportes de camellos para el Estado de Puebla. Entre los primeros se incluye a *Camelops minidokae* que fue reportado para Hueyatenco, en el área de Valsequillo (Guenther, 1973; Pichardo, 1997). Reportes posteriores incluyen material referido como *Camelops* sp. de San Felipe Tenextepac (Cruz, 2001; Solís-Torres, 2015) y Río de Dientes, Cuautinchán (Contreras, 2015); *Camelops* cf. *C. hesternus*, de las Tazas, Valsequillo (Tomas-Mosso *et alii*, 2024) y *C. hesternus* para Arenillas (Pichardo, 1997).

Con base en el estudio de nuevos ejemplares mejor conservados, provenientes del área de Valsequillo, se ha podido confirmar que la especie que estuvo presente en el Pleistoceno tardío de Puebla es *C. hesternus*. La presencia de esta especie ha sido corroborada en Valsequillo y en Cerro Grande de la Mesa Calderón (Bravo-Cuevas *et alii*, 2016; Carbot-Chanona *et alii*, 2023).

Familia Antilocapridae Gray 1866

Género *Capromeryx* Matthew 1902

Capromeryx minor Taylor 1911

Comentarios. Entre los primeros reportes de antilocápridos para el área de Valsequillo se encuentra el de Guenther (1973), quien mencionó a *Breameryx mexicana* a partir de un núcleo de cuerno. Posteriormente, Pichardo (1997) reportó esta misma especie para Hueyatenco. Material adicional, que incluye tres núcleos de cuerno fueron atribuidos a este taxón, pero la morfología de estos sugirió que pertenecen a *Stockoceros conklingi* (Cruz, 2001). El elemento presentado por Guenther (1973) fue reasignado a *Capromeryx mexicana*, especie actualmente considerada sinonimia de *C. minor* (Bravo-Cuevas *et alii*, 2013), debido a que el holotipo de *C. mexicana* es un individuo de edad avanzada (Furlong, 1925), pero cuyos caracteres diagnósticos son similares a los de *C. minor* (White y Morgan, 2011). Por ende, consideramos que el material referido originalmente como *Breameryx mexicana* (= *Capromeryx mexicana*) debe ser referido a *C. minor*.

Familia Cervidae Goldfuss 1820

Género *Odocoileus* Rafinesque 1832

Comentarios. Ejemplares de cérvidos de los sitios de Hueyatenco y Arenillas, Valsequillo fueron originalmente reportados como *Cervus* sp. (Guenther, 1968; Barrios, 1985). Sin embargo, *Cervus* es un género sin presencia en el registro fósil de México y los únicos restos de esta especie provienen del Holoceno de Cuatro Ciénegas, Coahuila (Gilmore, 1947). Numerosos ejemplares ahora identificados como *Odocoileus*, un género relativamente común durante el Pleistoceno de México, fueron primeramente referidos como *Cervus* (e.g. Rufolo, 1998). Por lo anterior, consideramos que el registro de Valsequillo debe corresponder a *Odocoileus*.

Familia Bovidae Gray, 1821

Género *Bison* Hamilton-Smith, 1827b

Bison latifrons Harlan, 1825

Comentarios. Esta especie fue registrada originalmente en Atlixco y "San Pablo" (Felix y Lenk, 1891; Barrios, 1985), sin hacer mención del material referido; es posible que estos ejemplares estén depositados en la Universidad de Leipzig. Recientemente se reportó una séptima vértebra cervical de Barranca Policarpio, referida a *Bison* cf. *B. latifrons* por sus dimensiones (Bravo-Cuevas *et alii*, 2024).

Bison antiquus Leidy, 1852

Comentarios. Pichardo (1997) asignó material de bisontes del área de Valsequillo como *Bison* cf. *B. priscus*, que posteriormente fue reasignado a *Bison antiquus* (Pichardo, 1999). Históricamente, restos de bisontes provenientes de Valsequillo han sido referidos como *Bison occidentalis* (Armenta, 1957; Silva-Bárcenas, 1969; Solís-Torres, 2015). Sin embargo, *B. occidentalis* es considerado un sinónimo de *B. antiquus* (McDonald, 1981; Díaz-Sibaja *et alii*, 2020).

Orden Proboscidea Illigeri, 1811
Familia Gomphotheriidae Hay, 1922
Género *Cuvieronius* Osborn, 1923
Cuvieronius hyodon (Fischer, 1814)

Comentarios. Históricamente, se reconocían dos especies válidas para América del Norte (*Cuvieronius tropicus* y *C. oligobunus*) y una para América del Sur (*Cuvieronius hyodon*) (Webb y Dudley, 1995). Para Puebla se tiene el reporte de *C. tarijensis* para el área de Valsequillo (Pichardo, 1997) y *C. tropicus* para Rancho Gerardo, cerca de Tepexé de Rodríguez (Montellano-Ballesteros, 2002). Sin embargo, los rasgos morfológicos y métricos que definen a *C. tarijensis* y *C. tropicus* caen dentro de la variación poblacional que presenta *C. hyodon*, por lo que se considera a esta última como la única especie válida para el Pleistoceno de América por prioridad nomenclatural (Lucas, 2008; Jiménez-Hidalgo *et alii*, 2015). En consecuencia, todo el material de *Cuvieronius* reportado para el Estado de Puebla, debe ser referido como *C. hyodon*.

Género *Stegomastodon* Pohlig, 1912
Stegomastodon sp.

Comentarios. Esta especie fue reportada para la fauna local de Valsequillo a partir de un m3 (Alberdi y Corona, 2005; Pérez-Crespo *et alii*, 2014), sin proporcionar localidad específica. No obstante, *Stegomastodon* está restringido a los NALMA Blanco tardío (~4 Ma) e Irvingtoniano temprano, extinguiéndose hace ~1.2 Ma (Kurtén y Anderson, 1980; Morgan y Lucas, 2011; Mothé *et alii*, 2016, 2017), por lo que la presencia de este género en área de Valsequillo es dudosa. Aunque se ha documentado la presencia de *Stegomastodon* en el Pleistoceno tardío, hace ~28 Ka antes del presente, en Santa Cruz de la Soledad, Jalisco (Alberdi *et alii*, 2009), la designación taxonómica ha sido discutida y refutada por Lucas *et alii* (2011). Aunque se requiere

una revisión de los ejemplares de Valsequillo atribuidos a *Stegomastodon* para definir su identidad taxonómica, es posible que en realidad pertenezcan al género *Cuvieronius*.

Familia Mammutidae Hay 1922
Género *Mammut* Blumenbach, 1799
Mammut sp.

Comentarios. Restos atribuidos a mastodontes fueron reportados por vez primera para la región de Totimehuacan, Valsequillo, como *Mammut/Pliomastodon* (Pichardo del Barrio, 1960). Trabajos posteriores refieren el material como *Mastodon* (*Mammut*) (Miller y Carranza, 1984) y *Mammut* (*Mastodon*) *americanum* (Torres, 2001). Durante muchos años, se consideró que la única especie presente en el Pleistoceno tardío de América del Norte fue *Mammut americanum* (e.g. Kurtén y Anderson, 1980). No obstante, Dooley *et alii* (2019) describieron una nueva especie para la región del Pacífico de Estados Unidos de América, *Mammut pacificus*, la cual difiere de *M. americanum* en poseer molares más angostos, fémur con un diámetro medio del eje mayor para una longitud dada, seis vértebras sacras en lugar de las típicamente 5 a 6 en *M. americanum*, y la ausencia de defensas mandibulares (presentes en el 27% de *M. americanum*). Recientemente, molares encontrados en Hidalgo, referidos a *M. americanum* (Bravo-Cuevas *et alii*, 2015) fueron reasignados a *M. pacificus* con base en las medidas que presentan (Dooley *et alii*, 2025). Debido a la cercanía geográfica entre Hidalgo y Puebla, no se descarta la idea de que el material de Puebla asignado como *M. americanum* en realidad podría tratarse de *M. pacificus*. Por ende, consideramos que el material de mastodontes del Estado de Puebla debe ser referido como *Mammut* sp., hasta que el material sea reexaminado para establecer adecuadamente su identidad específica.

Familia Elephantidae Gray 1821
Género *Mammuthus* Brookes 1828
Mammuthus columbi (Falconer, 1857)

Comentarios. Para el Estado de Puebla, históricamente se ha documentado la presencia de mamuts referidos como *Elephas primigenius*, *Mammuthus primigenius* variedad mexicana, *Mammuthus imperator*, *Mammuthus columbi* var. *felicitis*, *Mammuthus* (*Archidiskodon*) *imperator*, *Mammuthus* (*Paralephas*) *columbi*, *Elephas columbi* y *Elephas imperator*, (Osborn, 1905; Freudentberg, 1922; Armenta, 1957; Álvarez, 1965; Silva-

Bárceñas, 1969; Guenther, 1973; Armenta, 1978; Barrios, 1985, Pichardo, 1997; Cruz, 2001; Arroyo-Cabral et alii, 2003; Servín, 2010). Revisiones recientes, que consideran la variación individual de las medidas y frecuencia lamelar de los molariformes, argumentan que la única especie válida para el Pleistoceno de México es *Mammuthus columbi* (Lister y Sher, 2015). Por ende, todo el material de mamuts registrado para el Estado de Puebla es ahora referido a esta especie, documentándose en 38 localidades en el Estado (Carbot-Chanona et alii, 2017; Lagunas et alii, 2019; Tomas-Mosso et alii, 2024).

LOCALIDADES

Se obtuvo un listado 84 localidades pleistocénicas registradas en 23 municipios del estado de Puebla (Figura 2; Cuadro 2 en el anexo). El registro de meso y megamamíferos pleistocénicos de Puebla está representado mayoritariamente en el Eje Volcánico Transversal y en la Sierra Madre del Sur, en las localidades de Valsequillo, Tepexi de Rodríguez y Santa Cruz Nuevo (Jiménez Hidalgo et alii, 2015), Tecamachalco y Puebla de Zaragoza, esta última considerada como localidad paleontológica extinta por crecimiento urbano. De acuerdo a las localidades registradas en el estado, estas concuerdan principalmente con la ubicación de los corredores biogeográficos templados Cinturón Transvolcánico-Sierra Madre del Sur y el Cinturón Volcánico Transmexicano-Corredor del Sureste Mexicano (sensu Ceballos et alii, 2010), posiblemente fungían como rutas de dispersión de mamíferos registradas en el centro-sur de México, junto las vertientes del golfo y del pacífico (Ceballos et alii, 2010). La ubicación de zonas fosilíferas de acuerdo al mapa hipsométrico, en el estado principalmente se encuentra entre 1,500 a 2,500 msnm. El mapa hipsométrico (Figura 2) denota la falta de datos en la parte norte del estado conformada por la Sierra Madre Oriental y la Llanura Costera del Golfo Norte.

Los depósitos de la cuenca de Valsequillo han sido referidos al NALMA Rancholabreano (Pleistoceno tardío), principalmente por la presencia de *Bison antiquus*, *Capromeryx minor*, *Aenocyon dirus*, *Platygonus compressus* y *Glyptotherium cylindricum* (Savage, 1951; Bell et alii, 2004; Zurita et alii, 2018; Díaz-Sibaja et alii, 2020). No obstante, se han documentado ejemplares de *Bison antiquus* de la cuenca de Valsequillo con edad de $7,151 \pm 70$ años AP, lo que indica Holoceno (Díaz-Sibaja et alii, 2020). Adicionalmente, se han realizado fechamientos para la zona que arrojaron edades de entre 35,000 y 7,150 años AP (Szabo et alii, 1969; Guenther, 1973;

Pichardo, 1997; Metcalfe et alii, 2016, Díaz-Sibaja et alii, 2020).

La Fauna Local Santa Cruz Nuevo corresponde al NALMA Rancholabreano (Pleistoceno Tardío), de donde se han documentado las especies *Glyptotherium* aff. *G. cylindricum*, *Pampatherium mexicanum*, *Odocoileus* sp., *Equus conversidens* y *Mammuthus* sp. (Gillette et alii, 2000; Tovar-Liceaga, 2005; Tovar y Montellano, 2006).

La Fauna Local Tepexi, contiene a *Glyptotherium cylindricum*, *Equus* sp., *Mammuthus columbi*, así como un Antilocapridae no determinado, lo que indica una edad pleistocénica, probablemente del NALMA Rancholabreano (Montellano-Ballesteros y Castro, 1996; Castro, 1997; Jiménez-Hidalgo et alii, 2015). Para la localidad Colina del Gliptodonte, en Tepexi, se ha documentado *G. cylindricum* (Castro, 1997; Jiménez-Hidalgo et alii, 2015), lo que sugiere una edad del Rancholabreano, ya que esta especie estaba restringida a esa edad (Zurita et alii, 2018).

HÁBITAT

Estudios realizados en diversas localidades presentes en el Estado de Puebla, han permitido inferir el paleoambiente en el eje Neovolcánico. La reconstrucción de la dieta con base en isótopos estables de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ extraído del esmalte dental de los taxones *Paramylodon harlani*, *Equus* sp., *Neochoerus* sp., *Stegomastodon* sp. y *Mammuthus columbi* del área de Valsequillo, permitió inferir que en la zona predominó vegetación abierta con árboles dispersos (Pérez-Crespo et alii, 2014). Adicionalmente, estudios de mesodesgaste dental realizado en molares de *Equus mexicanus*, *E. conversidens* y *Mammuthus columbi* (Jiménez-Moreno, 2017) y de microdesgaste dental en ejemplares de *E. conversidens* y *H. francisci* (Pérez-Crespo et alii, 2022), de la cuenca de Valsequillo, indican que estas especies basaban su dieta en plantas abrasivas, como el pasto, lo que sugiere que el área era un hábitat abierto dominado por pastizales y árboles bajos, asociado a un paleoambiente frío y seco.

El estudio realizado por Carbot-Chanona et alii (2017), basado en el grado de desgaste de molares de *Mammuthus columbi* de las localidades Barranca el Morillo (Ciudad Serdán) y Sierra de Amozoc, mostró que estos ejemplares basaban su dieta en pastos.

Por su parte, Stevens et alii (2012), basado en el análisis de isótopos estables de ^{18}O y ^{13}C extraído de conchas de gasterópodos depositados en sedimentos pleistocénicos de Barranca Caulapan, infirió que hace 35,000 años el clima en la región Valsequillo fue análogo al actual, con predominio de vegetación

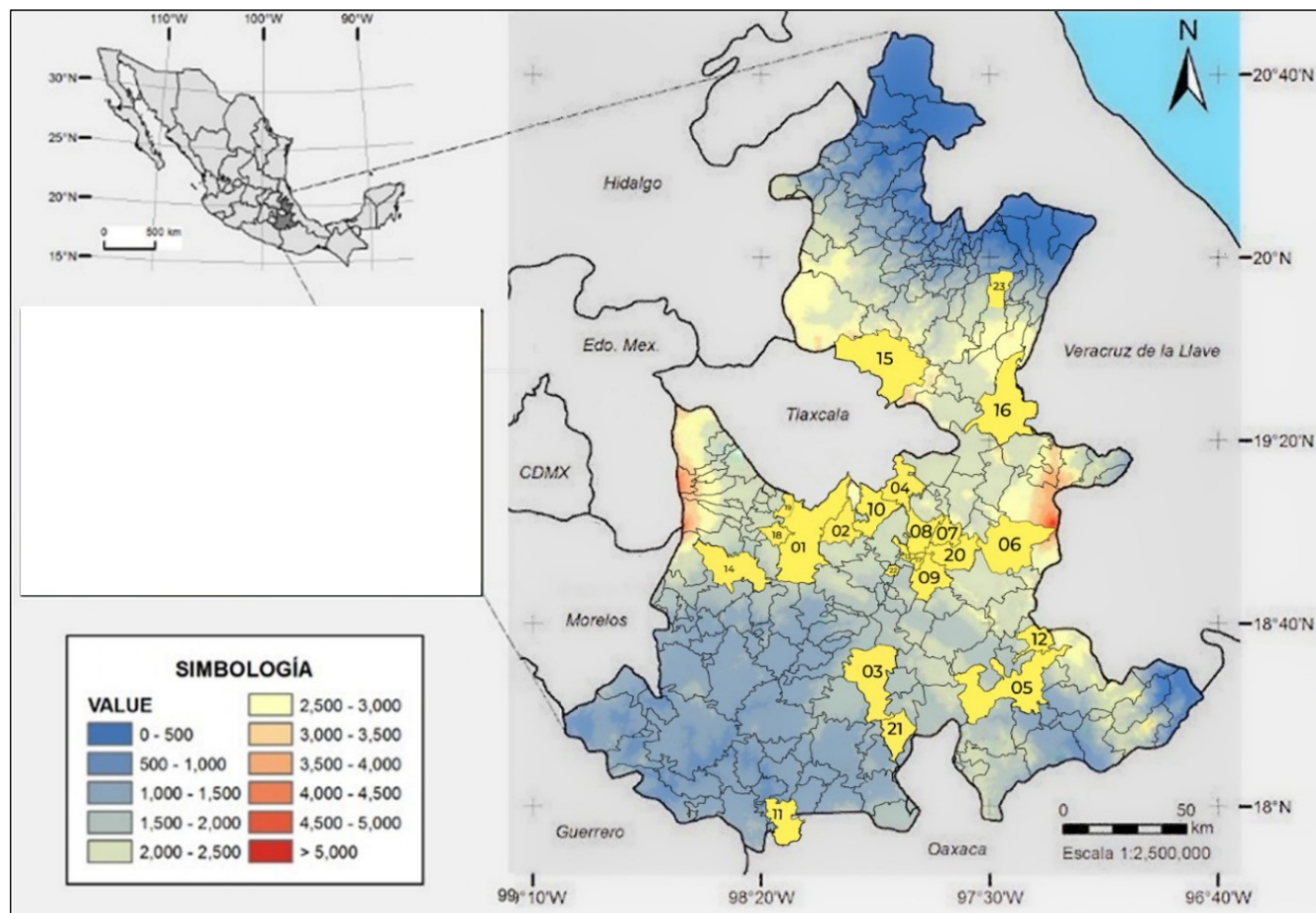


Figura 2 Mapa hipsométrico de localidades Pleistocénicas en el estado de Puebla. 1, municipio de Puebla; 2, Amozoc; 3, Tepexi de Rodríguez; 4, Nopalucan de la Granja; 5, Tehuacán; 6, Chalchicomula de Sesma; 7, Felipe Ángeles; 8, Acatzingo; 9, Tecamachalco; 10, Acajete; 11, Acatlán; 12, Nicolas Bravo; 13, Atexcal; 14, Atlixco; 15, Ixtacamaxtitlán; 16, Tepeyahualco; 17, Los Reyes de Juárez; 18, San Andras Cholula; 19, Cuautlancingo; 20, Quecholac; 21, Santa Cruz Nuevo; 22, Tlanepantla; 23, Tlatlauquitepec.

estacionalmente. Por otro lado, la presencia de taxones de hábitos acuáticos, como el capibara *Neochoerus aesopi* en Valsequillo (Carbot-Chanona *et alii*, 2020), indican la presencia de cuerpos de agua permanentes en la zona.

Es posible que el paisaje en el Estado haya sido un paisaje heterogéneo, en mosaico, como vegetación abierta dominada por pastizales, con matorrales y arboladas de coníferas dispersas, asociado a un clima frío-seco. En este sentido, Johnson *et alii* (2006), manifiestan la presencia de amplias extensiones de pastizales desde Canadá hasta el centro de México, durante el Pleistoceno tardío.

CONCLUSIONES

El registro de especies correspondientes a meso y megamamíferos en el Estado de Puebla durante el Pleistoceno, consta al momento de la publicación de este artículo de seis órdenes, 19 familias, 29 géneros y 33 especies. Esto refleja la pérdida de la diversidad en la actualidad con respecto al Pleistoceno. Se advierten dos órdenes extirpados (*Perissodactyla* y *Proboscidea*), así como la extirpación de las familias *Caviidae*, *Ursidae*, *Tapiridae*, *Equidae*, *Camelidae*, *Bovidae* y *Antilocapridae* en el Estado. El primer trabajo formal sobre mega mamíferos corresponde al de los alemanes Felix y Lenk en 1891. Por otro lado, entre

los primeros trabajos realizados por mexicanos, se cuentan el del poblano Juan Armenta Camacho en 1957.

Gracias a los trabajos realizados en la última década, el número de localidades pleistocénicas con restos de meso y megamamíferos para el Estado de Puebla se incrementó con relación al de las históricas de 57, a 83, denotando que Puebla es uno de los estados con mayor potencial para realizar este tipo de estudios.

AGRADECIMIENTOS

Al doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, por la atención y apoyo brindado, especialmente a la Dra. Estela Cuevas Romero, directora del Centro Tlaxcala Biología de la Conducta (CTBC). Al SECIHTI por la beca otorgada a Francisco J. Jiménez-Moreno. Al maestro Sergio de la Rosa Martínez por permitirnos utilizar sus imágenes de megafauna para ilustrar el presente trabajo y a la diseñadora gráfica Soni Sánchez Orgaz por ayudarnos en el collage de las figuras. Al Dr. Gonzalo Yáñez Gómez y a la M en C. Alejandra de Gante González. Este trabajo está dedicado a la memoria de los maestros Héctor Montiel, Moisés Cabrera, Raymundo Herrera, Manuel Macuil y Jorge Aldama Peña. Por último agradecemos los comentarios del Dr. Eduardo Jiménez-Hidalgo (Universidad del Mar), que ayudaron a mejorar el presente trabajo.

LITERATURA CITADA

- Alberdi M.T. & Corona E.M., 2005. Revisión de los gonfoterios en el Cenozoico tardío de México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 22: 246-260.
- Alberdi M.T., Juárez-Woo J., Polaco O.J. & Arroyo-Cabrales J., 2009. Description of the most complete skeleton of *Stegomastodon* (Mammalia, Gomphotheriidae) recorded for the Mexican Late Pleistocene. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 251: 239-255.
- Alberdi M.T., Arroyo-Cabrales J., Marín-Leyva A.H., Polaco O.J., 2014. Study of Cedral Horses and their place in the Mexican Quaternary. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 31(2): 221-237.
- Álvarez S.T., 1965. Catálogo paleomastozoológico mexicano. INAH, Departamento de Prehistoria, 17:1-70.
- Álvarez T., 1971. Variación de la figura oclusal del premolar inferior en carpinchos fósiles (Rodentia: Hydrochoeridae) de Jalisco, México. *Instituto Nacional de Antropología e Historia, Serie Investigaciones*, 21:1-35.
- Armenta-Camacho J., 1957. Hallazgos prehistóricos en el valle de Puebla, nota Preliminar. Volumen 2. Centro de Estudios Históricos de Puebla: 12 pp.
- Armenta-Camacho J., 1959. Hallazgo de un artefacto asociado con mamut en el valle de Puebla; México. INAH Dirección de Prehistoria, Publicaciones, 7:7-25.
- Armenta-Camacho J., 1978. *Vestigios de labor humana en huesos de animales extintos de Valsequillo; Puebla, México*. Consejo Editorial del Gobierno del Estado de Puebla y American Philosophical Society: 125 pp.
- Arroyo-Cabrales, J., Polaco O.J. & Johnson E., 2002. La mastofauna del Cuaternario tardío en México, en: Montellano Ballesteros M. y Arroyo-Cabrales J. (coordinadores). *Avances en los estudios paleomastozoológicos en Méxi-*

- co*. Instituto Nacional de Antropología e Historia, Colección Científica: 443 pp.
- Arroyo-Cabrales J., Polaco O.J., Eileen J. & Guzmán A.F., 2003. The distribution of the genus *Mammuthus* in Mexico. *DEINSEA 9. Advances in Mammoth Research*: 27-40.
- Arroyo-Cabrales, J., Carreño A.L., Lozano-García S. & Montellano-Ballesteros M., 2008. La diversidad en el pasado, en: Capital natural de México, Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México: 227-262.
- Aviña-Clemencia E., 1969. *Nota sobre carnívoros fósiles del Pleistoceno de México*. Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia: 20 pp.
- 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: 120-127.
- Barrios-Rivera H., 1985. Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México. Universidad Nacional Autónoma de México. Tesis de Licenciatura: 477 pp.
- Bell C.J., Lundelius Jr. E., Barnosky A.L., Graham R.W., Lindsay E.H., Ruez Jr. D.R. & Semken Jr. H.A., 2004. The Blancan, Irvingtonian, and Rancholabrean Mammal Ages, en: Woodburne M. O. (ed.). *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America. Biostratigraphy and Geochronology*. Columbia University Press, N. Y.: 232-314.
- Berta A., 1987. The sabercat *Smilodon gracilis* from Florida and a discussion of its relationships. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 31: 1-63.
- Blumenbach J.F., 1799. *Handbuch der Naturgeschichte. Sechste Ausgabe* (6th ed). Christian Dieterich, Göttingen J., pp. i-vxi: 703 pp.
- Bonaparte C.L., 1851. Systematis Mastozoologiae. *Nuovi annali delle Scienze Naturali*, 3: 472-479.
- Bowdich T.E., 1821. *An analysis of the natural classifications of Mammalia, for the use of students and travellers*. J. Smith, Paris.
- 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 Brasileña Paleontología*, 19(2):243-258. DOI: <https://doi.org/10.4072/rbp.2016.2.08>
- Bravo-Cuevas, V.M., Jiménez-Hidalgo, E., Cabral-Perdomo, M.A. & Priego-Vargas J., 2013. Taxonomy and notes on the paleobiology of the late Pleistocene (Rancholabrean) antilocaprids (Mammalia, Artiodactyla, Antilocapridae) from the state of Hidalgo, central Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 30: 601-613.
- 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., Morales-García N.M. & Cabral-Perdomo M.A., 2015. Description of mastodons (*Mammuth americanum*) from the late Pleistocene of southeastern Hidalgo, central Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 67(2): 337-347. DOI: 10.18268/bsgm2015v67n2a14
- Bravo-Cuevas V.M., Ortiz-Caballero E., Jiménez-Hidalgo E., Barrón-Ortiz C.I. & Theodor J.M., 2020. Taxonomía y hábito alimentario de ejemplares de *Mammuthus columbi* (Proboscidea: Elephantidae) del centro y sur de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 72(1): A141019. DOI: <http://dx.doi.org/10.18268/BSGM2020v72n1a141019>
- Bravo-Cuevas V.M., Villanueva Amadoz U., Jiménez-Hidalgo E. & Ortiz Caballero E., 2024. Systematics and paleobiology of new bison occurrences

- from the Late Pleistocene of Central Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*, 147: 105-108.
- Brisson A.D., 1762. *Regnum animale in classes IX Distributum sive Synopsis methodica*. Editio altero auctor. Theodorum Haak, Leiden: 294 pp.
- Brookes J., 1828. A catalogue of the anatomical and zoological Museum of Joshua. *Londres Taylor*, 1: 1-70.
- Brown B., 1903. A new genus of ground sloth from the pleistocene of Nebraska. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 19: 569-583.
- Brown B., 1912. *Brachyostrakon*, a new genus of glyptodonts from Mexico. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 31: 167-177.
- Cancino J., 2005. Artiodactyla. *Antilocapra americana*, Berrendo, en: Ceballos G. & Oliva G. (eds.) Los mamíferos Silvestres de México. CONABIO Fondo de Cultura: 502-504.
- Cabral Perdomo M.Á., 1995. Los icnofósiles de vertebrados terrestres del Terciario tardío del área de Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla. Facultad de Ciencias. UNAM. México D.F. Tesis de licenciatura: 118 pp.
- Carbot-Chanona G., Jiménez-Moreno F.J., Benítez-Gálvez E. & Robles-Muro M., 2016. Coexistencia de *Canis dirus* Leydi y *C. lupus* Linnaeus en el Pleistoceno tardío del área de Valsequillo, Puebla. III Simposio de Paleontología del Sureste de México. Benemérita Universidad del Estado de Puebla, Puebla: 21.
- Carbot-Chanona G., Lagunas-Rodríguez Z., Jiménez-Moreno F.J. & Suárez-Cruz S., 2017. Aspectos paleobiológicos de dos ejemplares de *Mammuthus columbi* (Mammalia, Proboscidea, Elephantidae) del Pleistoceno de Puebla, centro de México. *Boletín de la sociedad Geológica Mexicana*, 69(3): 591-609.
- Carbot-Chanona G., Eng-Ponce J., & Gómez-Pérez L., 2020. Description of the *Neochocerus* from the late Pleistocene (Rancholabrean) of Chiapas, and comments on the taxonomic identity of the fossil capybaras from other Mexican localities. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 72(1): , e021019. DOI: <https://doi.org/10.18268/BSGM2020v72n1a021019>
- Carbot-Chanona G. Jiménez-Hidalgo E., Jiménez-Moreno F.J. & Benítez-Gálvez E., 2021. A new record of *Paramylodon harlani* (Owen 1840) (Xenarthra, Pilosa, Mylodontidae) from the late Pleistocene of Valsequillo, Puebla, with comments on its paleobiogeography and paleoecology in México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 73(1): A100720. DOI: <http://dx.doi.org/10.18268/BSGM2021v73n1a100720>
- Carbot-Chanona G., Jiménez-Moreno F.J., Palomino-Merino M.R. & Agustín-Serrano R., 2023. A new specimen of *Camelops hesternus* (Artiodactyla, Camelidae) from Valsequillo, Puebla, México, with comments about their dietary preferences and the population density of the species. *Journal of South American Earth Sciences*, 130: 104594. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2023.104594>.
- Carranza-Castañeda O., 2016. Roedores caviomorfos (Rodentia Hydrochoeridae) del Blancano temprano- tardío-Irvingtoniano de los estados de Guanajuato, Jalisco y Sonora, México: relación con *Phugatherium dichroplax*. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 33: 297-315.
- Castro Azuara H.E., 1997. Descripción de un gliptodonte (Xenarthra Mammalia) del Pleistoceno de la mixteca alta Poblana, México. Escuela de Biología, BUAP, Puebla México. Tesis de licenciatura: 65 pp.
- Ceballos G., Arroyo Cabrales J., Medellín R.A., Medrano González L. & Oliva G., 2005. Diversidad y conservación de los mamíferos de México, en: Los Mamíferos Silvestres de México. CONABIO. Fondo de cultura económica. México: 21-49.
- Ceballos G., Arroyo-Cabrales J. & Ponce E., 2010. Effects of Pleistocene environmental changes on the distribution and community structure of the mammalian fauna of México. *Quaternary Research*, 73: 464-473.
- Contreras López M., 2015. Descripción de mamíferos pleistocénicos de la cuenca de Valsequillo y Cuautinchán, Puebla, México. Facultad de Ciencias Biológicas, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Tesis de licenciatura: 73 pp.
- Cope E.D., 1889. The Edentata of North America. *The American Naturalist*, 23: 657-664.
- Cope E.D., 1893. *A preliminary report on the vertebrate paleontology of the Llano Estacado*. B.C. Jones & Company, State Printers, Austin.
- Couto C. de P., 1954. Sobre um gliptodonte do Uruguai e um tatu fóssil do Brasil. *Notas Preliminares e Estudos Divisao de Geologia e Mineralogia, Rio de Janeiro*, 80: 1-10.
- Christiansen P. & Harris J.M., 2005. Body size of *Smilodon* (Mammalia: Felidae). *Journal of Morphology*, 266(3): 369-384. DOI: 10.1002/jmor.10384
- Cruz Muñoz V., 2001. Catálogo de vertebrados fósiles del Centro Regional INAH de Puebla. Escuela de Biología. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Tesis de Licenciatura: 72pp.
- Delsuc F., Gibb, G.C., Kuch M., Billet G., Hautier L., Southon J. & Rouillard J.M., 2016. The phylogenetic affinities of the extinct glyptodonts. *Current Biology*, 26: R155-R156.
- Díaz-Sibaja R., Jiménez-Moreno F., Palomino-Merino R., Rosales J., Lagunas-Rodríguez Z., Arroyo-Cabrales J., Alarcón-Durán I. & Carbot-Chanona G., 2020. A fossil *Bison antiquus* from Puebla, Mexico and a new minimum age for the Valsequillo fossil area. *Journal of South American Earth Sciences*. DOI: 103. 102766. 10.1016/j.jsames.2020.102766.
- Dooley J. A.C., Scott E., Green J., Springer K.B., Dooley B.S. & Smith G.J., 2019. *Mammut pacificus* sp. nov., a newly recognized species of mastodon from the Pleistocene of western North America. *PeerJ*, 7(4): e6614. DOI 10.7717/peerj.6614.
- Dooley Jr A.C., Widga C., Stoneburg B.E., Jass C., Bravo-Cuevas V.M., Boehm A., Scott E., McDonald A.T. & Volmut M., 2025. Re-evaluation of mastodon material from Oregon and Washington, USA, Alberta, Canada, and Hidalgo and Jalisco, Mexico. *PeerJ*, 13:e18848. DOI: 10.7717/peerj.18848
- Dundas R.G., 1999. Quaternary records of the dire wolf, *Canis dirus*, in North and South America. *Boreas*, 28(3): 375-385. DOI: 10.1111/j.1502-3885.1999.tb00227.x.
- Eng Ponce J., 2021. Reconstrucción paleoambiental del yacimiento la Cinta Portalitos, Michoacán Guanajuato. Morelia Michoacán. Tesis de maestría: 207 pp.
- Edmund A.G., 1996. A review of Pleistocene giant armadillos (Mammalia, Xenarthra, Pampatheriidae), en: Stewart K.M., Seymour K.L., Churcher C. S. (eds.), *Palaeoecology and Palaeoenvironments of Late Cenozoic Mammals: Tributes to the Career of C.S. (Rufus) Churcher*. University of Toronto Press, Toronto: 300-321. <https://doi.org/10.3138/9781487574154-016>
- Fischer G. 1814. *Zoognosia tabulis synoptics illustrata. Volumen tertium. Quadrupedum reliquorum, Cetorum et Monotrymatum descriptionem continens*. Typis Nicolai S. Vsevolozsky, Moscow.
- Fischer G., 1817. *Adversaria Zoológica. Mémoires de la Société impériale des naturalistes de Moscou*, 5: 357-428.
- Felix J. & Lenk H., 1891. *Beiträge zur Geologie und Paläontologie der republik Mexico* (Vol. 3). E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- Ferrusquía-Villafranca I., Arroyo- Cabrales 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.
- Ferrusquía-Villafranca I., Arroyo-Cabrales J., Johnson E., Ruiz-González J., Martínez Hernández E., Gama-Castro J., de Anda-Hurtado P. & Polaco O.J.,

2017. Quaternary mammals, people, and climate change: A view from Southern North America, en: Monks G.G. (ed.), *Climate change and human responses. A zooarchaeological perspective*. Springer, Dordrecht: 27-67.
- Freudentberg W., 1910. Die Säugetier-fauna des Pliocans und Postpliocans von Mexiko-I. Carnivoren. *Geologische und Paläontologische Abhandlungen*. (9): 195-231.
- Freudentberg W., 1922. Die Säugetier-fauna des Pliocans und Postpliocans von Mexiko-II. Mastodonten und Elefanten. *Geologische und Paläontologische Abhandlungen*, 18: 1-76.
- Furlong E.L., 1925. Notes on the occurrence of mammalian remains in the Pleistocene of Mexico, with a description of a new species *Capromeryx mexicana*. *University of California Publications in Geological Sciences*, 15: 137-152.
- Frick C., 1937. Horned ruminants of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 69: 1-669.
- Garrido G., 2008. Generalidades sobre los perisodáctilos y los proboscídeos del Villafranchense superior en relación con el registro fósil de fonelas p-1, en: Arribas A. (ed.), *Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas*. Cuadernos del Museo Geominero, nº 10. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid: 517-551.
- Gervais H. & Ameghino F., 1880. Les mammifères fossiles de l'Amerique du sud, en: Torcelli A.J. (ed.), *Obras completas y correspondencia científica de Florentino*. Volumen II. Primeros trabajos científicos. Taller de impresiones oficiales de La Plata, Buenos Aires: 512-645.
- Gilmore R.M., 1947. Report on a collection of mammal bones from archaeological cave-sites in Coahuila, Mexico. *Journal of Mammalogy*, 28: 147-165.
- Ghizzoni M. 2014. Estimación de la masa corporal de un ejemplar cuaternario del carpincho extinto *Neochoerus* a través de medidas cráneo-dentales. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 17(1):83-90.
- Gradstein F., Ogg J.O., Schmitz M.D. & Ogg G.M., 2012. The geologic time scale. Elsevier.
- Gray J.E., 1821. On the natural arrangement of vertebrate animals. *London Medical Repository, Monthly Journal, and Review*, 15: 296-310.
- Gray J.E., 1866. XLIII. — Notes on the pronghorn buck (*Antilocapra*), and its position in the system. *Annals and Magazine of Natural History, Series 3*, 18: 323-326.
- Gray J.E., 1869. *Catalogue of carnivorous, pachydermatous, and dentate mammalia in the British Museum*. London, British Museum (Natural History).
- Goldfuss G.A., 1820. Handbuch der Zoologie, en: Schubert G.H. (ed.), *Handbuch der Naturgeschichte, Zum Gebrauch bei Vorlesungen*. Johann Leobard Schrag Nürnberg: 510 pp.
- Guenther E.W. 1968. Untersuchungen zur Jungeszeitlichen und Nacheiszeitlichen geologischen und paläontologischen geschichte, en: Tich F. (ed.), *Das Mexiko-Projekt der Deutschen Forschungsgemeinschaft-Band I Berichte über begonnene und geplante*. Franz Steiner Verlag gmbh-Wiesbaden, Vol.1: 32-37.
- Guenther E.W. 1973. Einführung in die geologischen und paläontologischen untersuchungen, en: Laver W. (ed.), *Geologische und paläontologische untersuchungen im Valsequillo bei Puebla (Mexiko) [Investigaciones geológicas y paleontológicas en Valsequillo, cerca de Puebla (México)]*. Franz Steiner Verlag gmbh-Wiesbaden: 2-20.
- Guenther E.W. & Bunde H., 1973. Investigaciones geológicas y paleontológicas en México durante los años de 1965 a 1969. *Comunicaciones Proyecto Puebla-Tlaxcala*, 7: 19-20.
- Hamilton-Smith C., 1827. Synopsis of the species of the class Mammalia, as arranged with reference to their organization. Order VII. Ruminantia. Pecora, en: Griffith E., Hamilton-Smith C. & Pidgeon E. (eds.). *The Animal Kingdom arranged in conformity with its organization, by the Baron Cuvier, with additional descriptions of all the species hitherto named, and of many not before noticed*. London, United Kingdom: 366-367.
- Harlan R., 1825. Fauna Americana: Being a description of the mammiferous animals inhabiting North America. *Anthony Finley: 1796-1843*
- Hay O.P., 1915. Contributions to the knowledge of the mammals of the Pleistocene of North America. *Proceedings of the United States National Museum*, 48: 515-575.
- Hay O.P., 1922. Further observations on some extinct elephants. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 35: 97-102.
- Hay O.P., 1926. A collection of Pleistocene vertebrates from southwestern Texas. *Proceedings of the United States National Museum*, 68: 1-18.
- Heintzman P.D., Zazula-Grant D., MacPhee R.D.E., Scott E., Cahill-James A; McHorse B.K. & Kapp J.D., 2017. A new genus of horse from Pleistocene North America. *eLife*, 6: 10.7554/eLife.29944.
- Hibbard C.W., 1955. Pleistocene Vertebrates from the Upper Becerra (Becerra Superior) Formation, Valley of Tequiquiac, Mexico, with notes on other Pleistocene forms. *Contributions from the Museum of Paleontology*: 12: 47-96.
- Holanda E.C. & Ferrero B.S., 2013. Reappraisal of the genus *Tapirus* (Perissodactyla, Tapiridae): systematics and phylogenetic affinities of the South American tapirs. *Journal of Mammalian Evolution*, 20(1): 33-44.
- Illigeri C.D., 1811. *Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis, eorumque versione germanica*. Berolini-Salfeld.
- Jiménez-Hidalgo E. & Pérez-Cruz L.A., 2014. Primer registro de *Cuvieronius* (Proboscidea: Gomphotheriidae) en el Pleistoceno del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, sur de México, algunas consideraciones sobre su taxonomía y distribución geográfica en México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 31(3): 354-360.
- Jiménez-Hidalgo E., Carbot-Chanona G. & Castañeda-Posadas C., 2015. El registro de mamíferos fósiles de Puebla, en: Castañeda-Posadas C. (ed.). *El registro paleobiológico del estado de Puebla*. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla: 171-184.
- Jiménez-Hidalgo E. & Díaz-Sibaja R., 2020. Was *Equus cedralensis* a non stilt legged horse? Taxonomical implications for the Mexican Pleistocene horses. *Ameghiniana*, 57: 284-288. DOI: 10.5710/AMGH.06.01.2020.3262.
- Jiménez-Hidalgo E., Díaz-Sibaja R. & Bravo-Cuevas V., 2024. Mammals as paleoenvironmental proxies, en: Guerrero-Arenas R. & Jiménez-Hidalgo E. (eds.). *Past environments of Mexico*. Springer Geology: pp. 289-324.
- Jiménez-Moreno F.J., 2017. Propuesta de conservación del sitio Ramsar Valsequillo a partir del estudio de la megafauna del Pleistoceno. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Tesis de maestría: xx pp.
- Jiménez-Moreno F.J., Morales-Tehuiztli E.D., Carbot-Chanona G. & Velázquez-Castro J., 2022. A mathematical model to calculate the population of *Mammuthus columbi* (Mammalia, Proboscidea, Elephantidae) during the Late Pleistocene in the Valsequillo Basin, Puebla, Mexico. *Historical Biology*, 34(4): 750-758. DOI: <https://doi.org/10.1080/08912963.2021.1946530>.
- Kerr R., 1792. The animal kingdom, or zoological system, of the celebrated Sir Charles Linnaeus. Class I. Mammalia. Edinburgh, Printed for A. Strahan, and T. Cadell, London, and W. Creech, Edinburgh: 400 pp.
- Kurtén B., 1967. Präriewolf und Säbelzahn tiger aus dem Pleistozän des Valsequillo, Mexiko. *Quäter*, 18: 173-178.

- Kurtén B. & Anderson E., 1980. Pleistocene mammals of North America. Columbia University Press 442 pp.
- Lambert W.D. & Holling C.S., 1998. Causes of ecosystem transformation at the end of the Pleistocene: Evidence from Mammal body-mass distributions. *Ecosystems*, 1: 157-175.
- Lange I.M., 2002. *Ice Age Mammals of North America. A guide to big, the hairy and the bizarre*. Mountain Press Publishing Company, Missoula, Montana, USA: 226 pp.
- Lagunas-Rodríguez Z. & Suárez Cruz, S., 1997. Los restos de mamut encontrados en Tres Cerritos, Puebla. *Revista Mexicana de Estudios Antropológicos*, 43: 91-108.
- Lagunas-Rodríguez Z., Carbot-Chanona G. & Jiménez Moreno F., 2019. Distribución de *Mammuthus columbi* (Mammalia, Proboscidea) en el Pleistoceno tardío de Puebla, México. *CIENCIA Ergo-Sum*, 26(2): 1-14. DOI: 10.30878/ces.v26n2a7
- Linnaeus C., 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, Secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*. Editio Decima. Reformata, Laurentii Salvii.
- Leidy J., 1852. Memoir on the extinct species of American ox. *Smithsonian Contributions to Knowledge*, 5: 3-20.
- Leidy J., 1853. Remarks on various fossil teeth. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 6: 241.
- Leidy J., 1854. Description of a fossil apparently indicating an extinct species of the camel tribe. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 7: 172-173.
- Leidy J., 1858. Notice of remains of extinct vertebrata, from the Valley of the Niobrara River, collected during the Exploring Expedition of 1857, in Nebraska, under the command of Lieut. G. K. Warren, U. S. Top. Eng., by Dr. F. V. Hayden, Geologist to the Expedition. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 10: 20-29.
- Leidy J., 1868. Notice of some vertebrate remains from Harden Co., Texas. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 20: 174-176.
- Leidy J., 1873. Description of remains of Vertebrata from Tertiary formations of different states and territories west of the Mississippi River, en: Hayden F.V. (ed.). *Report of the United States Geological Survey of the territories. Part 1. Contributions to the extinct vertebrate fauna of the western territories*. Govt. Print. Off., Washington: 227-265.
- Leidy J., 1889. Fossil Vertebrates from Florida. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 41: 96-97.
- Leopold A.S., 1972. *Fauna silvestre de México: aves y mamíferos de caza*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México: 672 pp
- Lister A.M. & Sher A.V., 2015. Evolution and dispersal of mammoths across the Northern Hemisphere. *Science*, 350: 805-809.
- Lozano-García M.S. & Sosa-Nájera S., 2011. Dinámica de la vegetación en la cuenca de México durante el último ciclo glacial/interglacial, en: Caballero M. & Ortega Guerrero B. (coomp.). *Escenarios de cambio climático: registros del Cuaternario en América Latina I*. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México: 239-253.
- Lucas S.G., 2008. *Cuvieronius* (Mammalia, Proboscidea) from the Neogene of Florida. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 44: 31-38.
- Lucas S.G., Morgan G.S., Spielmann J.A., Pasenko M.R. & Aguilar R.H., 2011. Taxonomy and evolution of the Plio-Pleistocene proboscidean *Stegomastodon* in North America. *Current Research in the Pleistocene*, 28: 173-175.
- Lund P.W., 1842. Blik paa Brasiliens Dyreverden för sidste jordomvæltning. Fjerde afhandling: Fortsættelse af pattedyrene. Det Kongelige Danske videnskabernes selskabs skrifter. *Naturvidenskabelig og matematisk afdeling*, 9: 137-208.
- Lull S., 1921. Fauna of the Dallas Sand Pits. *American Journal of Science*, 2: 159-176.
- Mead J.I., Swift S.L., White R.S., McDonald H.G. & Baez A., 2018. Late Pleistocene (Rancholabrean) glyptodont and pampathere (Xenarthra, Cingulata) from Sonora, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 24(3): 439-449.
- McDonald, J. N. 1981. *North American bison: their classification and evolution*. University of California Press: 316 pp.
- McKenna M.C. & Bell S.K., 1997. *Classification of mammals: above the species level*. Columbia University Press: 631 pp.
- March I. & Naranjo E., 2005. Tapir (*Tapirus bairdii*), en: Ceballos G. & Oliva G. (eds.). *Los mamíferos silvestres de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad y Fondo de Cultura Económica, México, D.F.: 496-497.
- Malde H.E., Steen-McIntyre V., Naeser C.W. & VanLandingham S.L., 2011. The stratigraphic debate at Hueyatla, Valsequillo, México. *Palaeontologia electronica*, 14(3): 1-26.
- Marín-Leyva A.H., DeMiguel D., García-Zepeda M.L., Ponce-Saavedra J., Arroyo-Cabrales J., Schaaf P. & Alberdi M.T., 2016. Dietary adaptability of Late Pleistocene *Equus* from West Central Mexico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 441: 748-757.
- Martínez-Vázquez J., González-Monroy R.M., López Téllez M.C. & Colodner Chamudis A.G., 2011. Capítulo 4. Mamíferos, en: *La Biodiversidad en Puebla: Estudio de Estado*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Puebla/Benemérita Universidad Autónoma de Puebla: 163-169.
- Matthew W.D., 1902. List of the Pleistocene fauna from Hay Springs, Nebraska. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 16: 317-322.
- Merriam J.C., 1918. Note on the systematic position of the wolves of the *Canis dirus* group. *Bulletin of the Department of Geology of the University of California*, 10: 533.
- Metcalfe S.E., Leng M.J., Kirby J.R., Huddart D., Vane C.H. & Gonzalez S., 2016. Early Mid Pleistocene environments in the Valsequillo Basin, Central Mexico: a reassessment. *Journal of Quaternary Science*, 31: 325-336.
- Miller W.E. & Carranza-Castañeda O., 1984. Late Cenozoic mammals from central México. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4: 216-236.
- Moctezuma-Orozco O. & Doan-Crider D., 2005. Oso negro americano, en: Ceballos G. y Oliva G. (eds.). *Los mamíferos Silvestres de México*. CONABIO. Fondo de Cultura: 419-422.
- Montellano-Ballesteros M., 1992. Una edad del Irvingtoniano al Rancholabreano para la fauna Cedazo del Estado de Aguascalientes. *Revista del Instituto de Geología*, 9(2): 195-203.
- Montellano-Ballesteros M. & Castro H. 1996. A glyptodont (mammalia: Xenarthra) from the Pleistocene of the mixteca, Puebla, México. *Journal of vertebrate Paleontology* 16(3): 54a.
- Montellano-Ballesteros M., 2002. New *Cuvieronius* findings from the Pleistocene of Central Mexico. *Journal of Paleontology*, 76(3): 578-583.
- Morgan G.S. & Lucas S.G., 2011. *Stegomastodon* (Mammalia: Proboscidea: Gomphotheriidae) From the Blancan and Irvingtonian (Pliocene and Early Pleistocene) of New Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 53: 570-582.
- Morrone J.J., 2019. Biogeographic regionalization and biotic evolution of Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90: e902980.
- Mooser O. & Dalquest W.W. 1975. Pleistocene Mammals from Aguascalientes,

- Central Mexico. *Journal of Mammalogy*: 56(4): 781-820.
- Mothé D., Ferretti, M.P. & Avilla, L.S., 2016. The dance of tusks: Rediscovery of lower incisors in the Pan-American proboscidean *Cuvieronius hyodon* revises incisor evolution in elephantimorpha. *PLoS ONE*, 11: 1-18.
- Owen R., 1848. Description of teeth and portions of jaws of two extinct anthracotheroid quadrupeds (*Hypotamus vectianus* and *Hyopbovinus*) discovered by the Marchioness of Hastings in the Eocene deposits on the N. W. coast of the Isle of Wight: with an attempt to develop Cuvier's idea of the classification of pachyderms by the number of their toes. *Quarterly Journal of The Geological Society of London*, 4: 103-141
- Osborn H.F., 1903. *Glyptotherium texanum*, a new glyptodont, from the lower Pleistocene of Texas. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 19: 491-494.
- Osborn H.F. 1905. Recent vertebrate paleontology fossil mammals of Mexico. *Science*. 21(546):931-932.
- Osborn H.F., 1923. New subfamily, generic, and specific stages in the evolution of the Proboscidea. *American Museum Novitates*, 99: 1-4.
- Osborn H.F. 1942. Proboscidea: A monograph of the discovery, evolution, migration and extinction of the mastodons and elephants of the World, en: Stegodontoidea and Elephantoida, Vol. II. American Museum Press; NewYork: 805-1675.
- Owen-Smith R.N. 1988. *Megaherbivores the influence of very large bodysize on ecology*. Cambridge University Press: 385 pp.
- Pacheco J.R. 2005. *Bison bison*, bisonte americano, en: Ceballos G & Oliva G. (eds.). *Los mamíferos Silvestres de México*. CONABIO. Fondo de Cultura: 505-506.
- Pérez-Crespo V.A., Arroyo-Cabrales J. & Santos-Moreno A. 2008. Generalidades de los Mamíferos del Pleistoceno tardío de Oaxaca. *Naturaleza y desarrollo*, 6(2): 5-11.
- 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 Paleodieta de cinco especies de mamíferos herbívoros rancholabreanos de Valsequillo (Puebla, México). *Revista Chilena de Antropología*, 30: 76-82.
- Pérez-Crespo V.A., Alva-Valdivia L.M., Arroyo-Cabrales J., Morales-Puente P., Cienfuegos-Alvarado E. & Otero F.J., 2014. Marcadores biogeoquímicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$: Inferencias sobre dieta y hábitat de mamíferos que habitaron en el Pleistoceno tardío de México. Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México. Monografías del Instituto de Geofísica: 20-63
- Pérez-Crespo V.A., Bravo-Cuevas V.M. & Arroyo-Cabrales J., 2022. Feeding habits of *Equus conversidens* and *Haringtonhippus francisci* from Valsequillo, Puebla, México. *Historical Biology*, 34(7): 1252-1259. DOI: 10.1080/08912963.2021.1973452
- Perri A.R., Feuerbaum T.R., Frantz, L.A.F., Larson G., Malhi R.S., Meltzer D.J. & Witt K.E., 2021. Dog domestication and the dual dispersal of people and dogs in the Americas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(6): e2010083118. DOI:10.1073/pnas.2010083118
- Pichardo del Barrio M., 1960. Proboscideos fósiles de México, una revisión. Serie Investigaciones, Instituto Nacional de Antropología e Historia: 64 pp.
- Pichardo M., 1997. Valsequillo biostratigraphy: New evidence for Pre-Clovis date. *Anthropologischer Anzeiger*: 233-246.
- Pichardo-Barrio M. 1999. Valsequillo Biostratigraphy II: Bison, tools, correlate with Tequiquiac. *Anthropologischer Anzeiger*: 57: 11-24.
- Polaco O. & Arroyo-Cabrales J., 2001. El ambiente durante el poblamiento de América. *Arqueología Mexicana*, 9(52): 30-35.
- Pohlig H., 1912. Sur une vieille mandibule de *Tetracaulodon ohoticum* Blum., avec défense in situ. *Bulletin de la Société belge de géologie, de paléontologie et d'hydrologie*, 26: 187-193.
- Priego-Vargas J., Bravo-Cuevas V. & Jiménez-Hidalgo E., 2017. Revisión taxonómica de los équidos del Pleistoceno de México con base en la morfología dental. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 20(2): 239-268. DOI: 10.4072/rbp.2017.2.07.
- Ramírez-Cruz G.A., Montellano-Ballesteros M., 2014. Two new glyptodonts records (Mammalia: Cingulata) from the Late Pleistocene of Tamaulipas and Tlaxcala, Mexico: Implications for the taxonomy of the genus *Glyptotherium*. *The Southwestern Naturalist*, 59: 522-530.
- Rufolo S.J., 1998. Taxonomy and significance of the fossil mammals of Lake Chapala, Jalisco, Mexico. Department of Geology, Brigham Young University, Provo, Utah. Tesis de maestría: 146 pp.
- Schulz E. & Kaiser T.M., 2012. Historical distribution, habitat requirements and feeding ecology of the genus *Equus* (Perissodactyla). *Mammal Review*, 43(2): 111-123. DOI: 10.1111/j1365-2909.2012.00210.x
- Savage D.E., 1951. Late Cenozoic vertebrates of the San Arroyo Francisco Bay region. *Bulletin of the Department of Geological Sciences*, 28: 215-314.
- Servín-González M., 2010. Estudio de proboscídeos (*Mammuthus* Burnett 1830), de la Piedad, cavadas, Michoacán, y sus rutas migratorias hacia el sur del continente, americano del Pleistoceno. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Tesis de licenciatura: 47 pp.
- Silva-Bárcenas A., 1969. Localidades de vertebrados fósiles en la República Mexicana. *Paleontología mexicana*, 28: 1-34.
- Simpson G.G., 1929. Pleistocene mammalian fauna of the Seminole Field, Pinellas County, Florida. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 56: 561-599.
- Simpson G.G., 1930. *Holmesina septentrionalis*, extinct giant armadillo of Florida. *American Museum Novitates*, 442: 1-10.
- Smith F.A., Lyons S.K., Ernest K.E., Jones D.M., Kaufman T., Dayan P.A. & Marquet J.P., 2003. Body mass of Late Quaternary mammals. *Ecology*, 84: 3403-3403.
- Solís Torres Ó.R., 2015. Análisis arqueozoológico de los restos de animales del Pleistoceno superior de Valsequillo, Puebla, México. Departament d'Història i Història de l'Art, Universitat Rovira i Virgili. Tesis de maestría: 119 pp.
- Stevens R.E., Metcalfe S.E., Leng M.J., Lamb A.L., Sloane H.J., Naranjo-González E. & Gonzalez S., 2012. Reconstruction of late Pleistocene climate in the Valsequillo Basin (Central México) through isotopic analysis of terrestrial and freshwater snails. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 319-320: 16-27. DOI: https://doi.org/10.1016/j.paleo.2011.12.012
- Stock C., 1930. Quaternary antelope remains from a second cave deposit in the Organ Mountains, New Mexico. Los Angeles Museum, Science series no. 2: 1-18.
- Szabo B.J., Malde H.E. & Irwin-Williams C., 1969. Dilemma posed by uranium-series dates on archaeologically significant bones from Valsequillo, Puebla, México. *Earth and Planetary Science Letters*, 6: 237-244. DOI: http://doi.org/10.1016/0012-821X(69)
- Taylor W.P., 1911. A new antelope from the Pleistocene of Rancho La Brea. *Bulletin of the Department of Geology*, 6: 191-197.
- Thenius E., 1970. Einige jungpleistozäne Säugetiere (*Platygonus*, *Arctodus* und *Canis dirus*) aus dem Valsequillo, Mexiko. *Quartar Jahrbuch für Erforschung des Eiszeitalters und der Steinzeit*, 21: 57-66.
- Tomas-Mosso A., Castañeda-Posadas C., Cruz J. A. & Alarcón-Durán I. 2024. Pleistocene record of mammals and pollen from Mexico (Las Tazas, Valsequillo, Puebla) and their paleoenvironmental interpretation. *Palaeontologia Electronica*, 27(1): a15. DOI: https://doi.org/10.26879/1285

- Torres Martínez A., 2001. Descripción de *Mastodon americanum* (Proboscidea Mammuthidae) y *Mammuthus columbi* (Proboscidea Elephantidae) del Pleistoceno tardío de Apaxtla, Gro., Palpan, Mor., y de Axamilpa, Pue. Universidad Nacional Autónoma de México. Tesis de maestría: 229 pp.
- Tovar-Liceaga R.E., 2005. Fauna pleistocénica de Santa Cruz Nuevo, Puebla. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México. Tesis de licenciatura: 120 pp.
- Tovar R.E. & Montellano M., 2006. Pleistocene microvertebrates from Santa Cruz Nuevo, Puebla, México. *Current Research in the Pleistocene*, 23: 72-74
- Tovar R.E., Montellano-Ballesteros M. & Corona E., 2007. Fauna pleistocénica de Santa Cruz Nuevo, Puebla, México, en: Díaz-Martínez E. & Rábano I. (eds.). *4th European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America*. Cuadernos del Museo Geominero, no 8. Instituto Geológico y Minero de España Geominero, Madrid: 393-397
- Waterhouse G.R., 1839. Observations on the Rodentia with a view to point out groups as indicated by the structure of the crania, in this order of mammals. *The Magazine of Natural History*, 3: 90-96.
- Webb S.D. & Dudley J.P., 1995. Proboscidea from Leisey Shell Pits, Hillsborough County, Florida. *Bulletin Florida Museum of Natural History*, 37: 645-660.
- White R.S. & Morgan G.S., 2011. *Capromeryx* (Artiodactyla: Antilocapridae) from the Rancholabrean Tramperos Creek Fauna, Union County, New Mexico, with a review of the occurrence and paleobiology of *Capromeryx* in the Rancholabrean of New Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 53: 641-651.
- Zurita A.E., Gillette D.D., Cuadrelli F. & Carlini A.A., 2018. A tale of two clades: Comparative study of *Glyptodon* Owen and *Glyptotherium* Osborn (Xenarthra, Cingulata, Glyptodontidae). *Geobios*, 51: 247-258.

Recibido: 01/marzo/2025
Aceptado: 18/junio/2025