

**ANÁLISIS DEL DESGASTE DENTAL EN RELACIÓN CON LA DIETA DE
BÓVIDOS FÓSILES DEL VALLE DEL CAUCA (MAMMALIA: ARTIODACTYLA:
BOVIDAE: *BISON*)**

JUAN SEBASTIÁN ESCOBAR FLÓREZ

UNIVERSIDAD ICESI

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, DEPARTAMENTO DE CIENCIAS
BIOLOGICAS

BIOLOGÍA

SANTIAGO DE CALI

2017

**ANÁLISIS DEL DESGASTE DENTAL EN RELACIÓN CON LA DIETA DE
BÓVIDOS FÓSILES DEL VALLE DEL CAUCA (MAMMALIA: ARTIODACTYLA:
BOVIDAE: *BISON*)**

JUAN SEBASTIÁN ESCOBAR FLÓREZ

TRABAJO DE GRADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE PREGRADO EN BIOLOGÍA

DIRECTOR: GUSTAVO ADOLFO LONDOÑO, Ph. D.

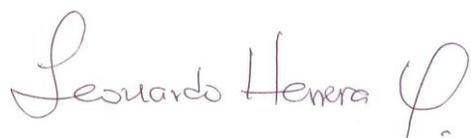
UNIVERSIDAD ICESI

FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, DEPARTAMENTO DE CIENCIAS
BIOLOGICAS

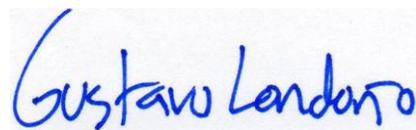
BIOLOGÍA

SANTIAGO DE CALI
2017

APROBADO POR:



Leonardo Herrera Orozco
Evaluador



Gustavo Adolfo Londoño
Tutor del Proyecto.

SANTIAGO DE CALI, MARTES, 7 DE NOVIEMBRE DE 2017

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mis más sinceros agradecimientos a mis padres María Betty Florez Naranjo y Armando Escobar Venegas por el gran apoyo durante toda mi vida universitaria y durante la realización de este proyecto, a mis hermanos, abuelos y demás familiares también por su apoyo. De igual manera, quiero agradecer infinitamente a Gheny Krigsfield por permitirme trabajar con el material fósil dentro de su colección y también su apoyo para la realización del trabajo, a mi tutor Gustavo Adolfo Londoño por la guía, apoyo y paciencia en el desarrollo no solo de este trabajo sino que también en todos los proyectos que emprendo con mamíferos, a Camila Pizano por el apoyo también durante el proyecto y realizar el contacto principal para el inicio de esta investigación, a Carlos Jaramillo, Dimila Mothe, Leonardo dos Santos Avilla, Alleni Rotti y Larissa deSantis por la guía en todo lo que respecta al trabajo con fósiles, análisis de microdesgaste dental y el contexto del Pleistoceno-Holoceno. A Dirley Cortes, Sebastian Gómez, Sebastian Sanabria, Mónica Carvalho y demás participantes de la expedición para buscar material fósil en el río Cauca. A Margarita Cantero, Carlos Cárdenas, Camilo Estupiñán, Nikolas Zúñiga, Laura Usman y Santiago Muñoz por ayudarme a limpiar las veces que fuera necesario los dientes con acetona. A Jonathan Estrada García por hacer las impresiones de los dientes de los Bóvidos actuales y siempre alentarme, apoyarme y darme fuerzas en la realización de este trabajo. A José Alejandro Riascos, Andrés Tigreros y Jhan Carlos Salazar por asesorarme en lo que respecta a la utilización del software R y finalmente a Valentina Alegría por realizar la paleo-reconstrucción del ecosistema del Valle del Cauca.

CONTENIDO

ÍNDICE DE TABLAS	6
ÍNDICE DE ANEXOS.....	7
RESUMEN.....	8
1. INTRODUCCIÓN	9
2. DESCRIPCIÓN DEL PROYECTO	12
2.1 PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN.....	12
2.2 MARCO TEÓRICO Y ESTADO DEL ARTE.....	13
3. OBJETIVOS	16
3.1 OBJETIVO GENERAL.....	16
3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	16
4. METODOLOGÍA.....	17
4.1 ZONAS DE MUESTREO Y TRABAJO DE CAMPO.....	17
4.2 ANÁLISIS DE MICRODESGASTE DENTAL (DMTA)	17
5. RESULTADOS.....	20
5.1 COLECTA DE MATERIAL FÓSIL	20
6. DISCUSION	24
7. CONCLUSIONES.....	26
8. RECOMENDACIONES	27
9. REFERENCIAS.....	28

ÍNDICE DE TABLAS

Figura 1. Marcas realizadas por los diferentes elementos de la dieta en bóvidos. A) Rasguños realizados principalmente por hojas de pastos. B) Pozos realizados principalmente por hojas de arbustos y árboles.	18
Figura 2. Índice de microdesgaste de los miembros fósiles y extantes de Bovidae. Comparación del índice de microdesgaste de bóvidos fósiles y extantes	21
Figura 3. Microdesgaste dental de Bóvidos fósiles y extantes en toda la columna de esmalte. Se compararon el número de pozos y rasguños de la columna de esmalte en dientes de Bóvidos adultos fósiles y extantes, y en juveniles de bóvidos fósiles.	22
Figura 4. Microdesgaste dental de Bóvidos fósiles y extantes en cada región del diente. Se compararon el número de pozos y rasguños en tres áreas (cúspide, medial y basal) de la columna de esmalte en dientes de bóvidos fósiles y actuales	23

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Metapodio de Bovidae (Bison sp)	33
Anexo 2. Fotografía de la superficie del diente de Bovidae	33
Anexo 3. Rutas de migración propuestas para Gomphoteridos y Équidos en Sur América.....	33

RESUMEN

La diversidad fósil de Colombia ha sido poco estudiada y no se comprende las dinámicas que llevaron a el establecimiento de esta. Se sabe que en gran parte del Cenozoico solo había taxones de Gondwana (Marsupiales, Xenarthros entre otros) pero al cerrarse el istmo de Panamá se dio el Gran Intercambio Biótico de las Américas (GABI). En el GABI migraron mamíferos de Norte a Sur América y viceversa, pero estos mamíferos estaban adaptados a ecosistemas de sabana, por tanto, se propone un corredor de sabanas que facilitó la entrada y dispersión de estos animales. Para revisar esto se analizó el microdesgaste dental en piezas dentarias de bóvidos fósiles encontrados en el Valle del Cauca para determinar su dieta, cuantificándose el número de rasguños y pozos como variables definitorias del comportamiento alimenticio de estos herbívoros, bien sea como pastadores o ramoneadores. Se trabajó con 24 dientes de bóvidos fósiles y una hemimandíbula pertenecientes a la colección de Gheny Krigsfield y 8 dientes de vacas domésticas, en los cuales se revisó el microdesgaste en tres áreas del protocono para determinar el desgaste total de la columna de esmalte y con ello calcular el índice de microdesgaste. Encontramos que los bóvidos fósiles tienen un microdesgaste en el que hay un mayor número de rasguños que de pozos característico de material vegetal muy abrasivo, así como un índice de microdesgaste mayor a 1.5; esto indica un comportamiento de pastadores en los bóvidos fósiles del Valle del Cauca. Además, encontramos que el desgaste en las tres áreas del diente es uniforme derivado también del consumo de plantas muy abrasivas. Nuestros hallazgos sobre la dieta de estos ungulados sugieren que durante el último glacial la vegetación de sabanas estaba presente en el Valle del Cauca y se apoya la idea de que el corredor de áreas abiertas que permitió la dispersión de los mamíferos holoárticos se extendió hasta la zona occidental del continente.

Palabras clave: GABI, Sabanas, Microdesgaste, Pleistoceno, Glaciaciones, Pastadores

1. INTRODUCCIÓN

Durante el final del Mesozoico y gran parte del Cenozoico la biota Sudamericana estuvo aislada de los demás continentes, con la excepción de una leve conexión con la Antártida y Australia (Reguero, et al., 2014). Los principales taxones que se encontraban en Gondwana eran marsupiales y algunos xenarthos (Crisci, Cigliano, Morrone, & Roig-Juñent, 1991 ;McCarthy, Ebach, Morrone, & Parenti, 2007, Reguero, et al., 2014). Este aislamiento terminó aproximadamente hace 2.7 millones de años durante el Plioceno-Pleistoceno cuando ocurre uno de los acontecimientos biológicos más grandes de la historia de nuestro continente, el surgimiento del istmo de Panamá. A este proceso, se le conoce como el Gran Intercambio Biótico de las Américas (GABI), en el cual ocurrió una migración de taxones desde Norte América a Sur América y viceversa (Webb, 2006). Las migraciones y dispersiones que se enmarcan en el GABI ocurrieron en cuatro pulsos (GABI 1-4) entre el Mioceno tardío (9 millones de años) y el Holoceno (0.125 millones de años) (Cione et al., 2015) con un pico máximo a los 2.8 millones de años. Durante este evento muchas especies de aves, reptiles e incluso plantas migraron, sin embargo, los más estudiados y notorios fueron los mamíferos terrestres (Carrillo, Forasiepi, Jaramillo, & Sanchez-Villagra, 2015). Aproximadamente 17 familias migraron de Norte a Sur América y 18 de Sur a Norte América. Hay dos puntos característicos claves que limitaban la movilidad de estos linajes de un continente a otro: 1) no eran buenos nadadores y 2) la mayoría estaban adaptados a condiciones de sabana (Bacon et. al, 2016). Adicionalmente, para que este proceso ocurriera fue necesario el cierre del istmo de Panamá por acciones geológicas del plato del Caribe y el plato de Cocos que convergen en este punto. Sin embargo, este puente de tierra no fue suficiente para el intercambio de la fauna (Jaramillo, 2016), también debió existir un cambio en el clima global al avanzar las glaciaciones lo cual redujo el nivel del mar, la temperatura y la precipitación trayendo consigo un cambio en la vegetación presente en Centro y Sur América facilitando la dispersión de los linajes (Woodburne, 2010).

El avance de las glaciaciones generó un cambio en el clima global trayendo consigo modificaciones en la vegetación en Sur América, transformando el bosque en sabana (Piperno, 2006). Esta reducción en las extensiones de bosque que existían en el Pleistoceno interglaciar eliminó una de las barreras ecológicas más grandes para el intercambio (los bosques). Esto provocó la formación de un corredor seco en territorio ístmico y el continente (Woodburne, 2010) que se cree facilitó el movimiento de la fauna asociada a sabanas secas (Webb, 1978). Específicamente se ha propuesto que este corredor trans tropical de sabanas usado por linajes Holoárticos de áreas abiertas tales como Gomphoteridos y Équidos, debió existir en las tierras bajas costeras del continente y la parte alta de los Andes (Webb, 1978; Prado & Alberdi, 2014). Geográficamente dicho corredor

debió empezar en Colombia, ya que por su ubicación es la puerta de entrada al continente, así que es un lugar clave para encontrar evidencias de este corredor seco y de los eventos de intercambio y dispersión durante el GABI (Jaramillo et.al, 2015, Bacon et.al, 2015). Sin embargo, para Colombia se desconoce la ubicación geográfica de este corredor, principalmente debido a la falta de información fósil de la biota, en donde el material es escaso y el poco material existente no está identificado (Hoffstetter, 1971) .Esto ha generado problemas para entender las dinámicas de procesos importantes durante el GABI.

Este corredor seco en Colombia probablemente paso por la vertiente del Pacífico incluyendo quizás al Valle del Cauca en su extensión (Gallo, Avilla, Pereira, & Absolon, 2013; Prado & Alberdi, 2014; (Mothé, Ferretti, & Avilla,2017). Basado en evidencia de polen fósil del Valle del Cauca durante la última porción del Pleistoceno y el Holoceno (Berrío et al. 2002) sugieren que era una matriz de vegetación mixta entre bosque seco , hierbas y pastizales con un poco incidencia de plantas de dosel cerrado o linajes de los Andes. Esta evidencia se ve soportada por los recientes hallazgos de mamíferos de origen Holoártico del ultimo glacial en Platanares (Yumbo) y Paso de la Torre (Rozo) Valle del Cauca, siendo estos fósiles muy importantes porque son uno de los pocos registros para esta región de Colombia y aportan información paleoecológica, biogeográfica y filogenética del ensamblaje fósil transandino del sur occidente de Sur América en el Cuaternario (Avilla Dos Santos, Mothe, Escobar-Florez, & Jaramillo, 2017). Parte del material encontrado fue una gran cantidad de dientes y huesos tales como vertebras, fémures y tibias; y entre los organismos que se registraron en esta colección se tienen Gomphoteridos (*Notiomastodon*), Équidos (*Equus*), Bóvidos (*Bison*), Didelphidos (*Didelphis*), Tayasuidos, y Megatheridos (*Eremotherium*) (Avilla Dos Santos et.al, 2017; Mothe et.al , 2017). Sin embargo, aunque estos organismos estan adaptados a areas abiertas, por si solos no proveen una evidencia robusta de cómo era la vegetación en el Valle del Cauca durante el último glacial. Por lo cual el objetivo de este estudio es utilizar el microdesgaste de los dientes de bóvidos para cuantificar si la vegetación consumida por estos animales del Holoceno y finales del Pleistoceno pertenecía a sabana o bosque.

Para saber qué tipo de vegetación se encontraba en el Valle del Cauca durante el Pleistoceno se realizó un análisis de microdesgaste dental en piezas fósiles, la cual permiten conocer la dieta de un organismo, bien sea herbívoro o carnívoro, en base al desgaste en la zona oclusal y bordes del diente producto de la consistencia o estructura del alimento consumido (Gordon, 1982; Ungar, Brown, Torbjorn, & Walker, 2003; Teaford, 2005; Ungar, Scott, Scott, & Teaford, 2008). Además, es una buena referencia para la reconstrucción paleoecológica de la vegetación de una región (Semprebon, Godfrey, Solounias, Sutherland, & Jungers, 2004). Los análisis de microdesgaste son una de las maneras más efectivas para inferir dietas de especies fósiles y personas en el pasado (Ungar et al. 2008), este tipo de análisis ya ha sido empleado en primates (Gordon, 1982), ungulados actuales y fósiles((Walker, Hoeck, & Perez, 1978; MacFadden, Solounias, &

Cerling, 1999; Mainland, 2000; Fortelius & Solounias, 2000; Solounias & Semprebon, 2002; Rivals, Solounias, & Mithlacher, 2007; Merceron, Blondel, Koufos, & Louis, 2007). Específicamente este estudio cuantifica el microdesgaste los dientes de bisontes fósiles encontrados en el Valle del Cauca y de vacas actuales (*Bos taurus*). La predicción es que los bisontes al ser ungulados adaptados a sabanas presenten un alto desgaste asociado al consumo mayoritario de plantas C4 como pastos o gramíneas muy similar al desgaste presente en las vacas, esto siendo así por lo encontrado para bóvidos fósiles y actuales en Europa, Norte América y África (Rivals, et al. 2007; Ungar, et al. 2007, Rivals & Semprebon, 2011).

2. DESCRIPCIÓN DEL PROYECTO

2.1 PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN

El conocimiento sobre el pasado fósil de la biota colombiana es ~~bastante~~ escaso especialmente en el último glacial, en donde por su posición geográfica fue protagonista vital de los eventuales intercambios con Norte América ocurridos durante este periodo (Hoffstetter, 1968). Los intercambios y dispersiones se enmarcan dentro del Gran Intercambio Biótico de las Américas (GABI), el cual ocurrió en 4 pulsos (GABI 1-4) entre el Mioceno tardío (9 millones de años) y el Holoceno (0.125 millones de años) (Cione et.al , 2015); para que este proceso se diera fue necesario el cierre del istmo de Panamá pero este puente de tierra no fue suficiente, también debió existir un cambio en el clima global al avanzar las glaciaciones lo cual modificó el nivel del mar y la vegetación presente en Centro y Sur América. (Woodburne, 2010). Debido a que durante el intercambio hubo una mayor dispersión de mamíferos terrestres de origen norteamericano tales como proboscídeos, équidos, bóvidos entre otros que estaban adaptados a las grandes sabanas se propone la existencia de un corredor de Sabanas Interamericano que facilitó la entrada y extensión de estos grupos dentro de Sur América. (Webb, 1978). Debido a la escasez de datos no ha sido posible determinar el recorrido de la ruta que seguía este corredor de sabanas transtropical, pero se propone un corredor superior Andino que permitió la dispersión al este del continente y un corredor bajo o costero que conectó el sur de Argentina con las posibles sabanas en Colombia aunque aún se debate la existencia de estas marcadas (Woodburne, 2010; Prado & Alberdi, 2014; Mothé & Avilla, 2015), pero dentro de este posible corredor nunca se había considerado al Valle del Cauca hasta el reciente hallazgo de fósiles donde gran parte de la biota estaba constituida por mamíferos terrestres adaptados a sabanas (Avilla Dos Santos et. 2017).

Para aporta información acerca del contexto paleoambiental del Valle del Cauca y su papel en las rutas del de migración de los mamíferos durante el GABI, este proyecto pretende conocer la dieta de bóvidos fósiles encontrados en sitios cercanos a la ciudad de Cali a través del microdesgaste de sus dientes y con esto tener un acercamiento al tipo de vegetación que dominaba el paisaje del departamento en el último glacial, aportando así información a la idea de la expansión de las sabanas necesaria para el intercambio de los mamíferos terrestres provenientes de Norte América.

2.2 MARCO TEÓRICO Y ESTADO DEL ARTE

La forma y el tiempo en el que ocurrió el Gran Intercambio Biótico de las Américas (GABI) aún no se tiene claro, ya que se sugiere diversas dinámicas que llevaron al paso a diferentes grupos a viajar entre los dos continentes (Cione, et.al 2015). El GABI se comprende entre el Mioceno tardío (9 millones de años) y el Holoceno temprano (0.125 millones de años) y durante este periodo cruzaron diversos grupos especialmente mamíferos terrestres desde Norte América ha Sur América y viceversa; sin embargo, este proceso no fue lineal y dependió de muchos cambios importantes en la tierra (Woodburne, 2010). En este proceso se identificaron cuatro pulsos de intercambio después de 2.8 millones de años (GABI1-GABI4) cuando se estableció una conexión seca permanente entre Centro América y Sur América denominado el istmo de Panamá (Cione, et.al 2015). Sin embargo, se piensa que este puente de tierra no fue condición suficiente para que los mamíferos cruzaran entre continentes sino que también debió existir un cambio de temperatura y vegetación especialmente en Sur America que permitiera el paso de estos organismos, esto se ve justificado por la presencia mayoritaria de taxones adaptados a condiciones a sabanas en los registros fosiles del intercambio, por ejemplo ungulados como caballos o grandes mamíferos como mastodontes. (Webb, 1978).

Los mamíferos del norte al estar adaptados a áreas abiertas tuvieron como barrera ecológica la ausencia de este tipo de ecosistemas en gran parte de Sur América, pero durante el Plioceno-Pleistoceno al avanzar las glaciaciones el nivel de mar y la temperatura bajaron propiciando la expansión de las sabanas en algunas partes del continente. Las expansiones de estas áreas abiertas permitieron el establecimiento de rutas de migración y dispersión dentro de Sur América para grandes mamíferos tales como ungulados y proboscídeos (Woodburne, 2010). Las rutas de migración se inician con el desarrollo de un corredor de sabanas al oeste de los Andes durante los periodos fríos y secos que conectó las espetas y pastizales de Argentina con los posibles pastizales de Colombia, continuando hacia el norte a través de Panamá y finalizando en el suroeste de Norte América. (Prado & Alberdi, 2014). Dentro de Colombia se propone la idea de que el corredor sabanas se extendió al norte en la Guajira y pasando por la parte baja de los Andes mientras que al sur occidente una expansión de áreas abiertas hacia la costa pacífica, sin embargo, no se tiene claridad por donde pasó este último corredor. (Webb,1978 ,Mothé & Avilla, , 2015). Teniendo esto presente y debido a hallazgos fósiles reciente el departamento del Valle del Cauca posiblemente formo parte de este corredor costero esto apoyado por la dominancia de mamíferos adaptados a sabanas encontrados en los depositos del departamento. (Avilla Dos Santos, Mothe, Escobar-Florez, & Jaramillo, 2017). Las rutas de migracion propuestas para la megafauna por Prado y Alberdi, 2014 se presentan en el anexo 3.

El Valle del Cauca en la actualidad está constituido por cultivos y pastizales en gran parte de su extensión, pero aún se mantienen elementos de vegetación natural. La vegetación natural se puede encontrar como bosque seco deciduo, bosque seco permanente, bosque abierto, bosque ripario, matorrales áridos y humedales (Locklin, 2011; Vergara, 2014), sin embargo para el último glacial lo que se sabe para la vegetación del Valle del Cauca es poco. En el contexto de lo que se conoce durante la última parte del Pleistoceno este no siguió un patrón de vegetación constante pues estaba constituido por vegetación de bosque seco y algunas hierbas incluyendo pastos, también en algunas zonas del se han encontrado restos de plantas de origen Andino, sin embargo a medida que iniciaba el Holoceno y la ocupación humana aumentaba las zonas con pasto, palmas, tuberculos y otras especies de consumo hicieron ceder a las zonas ocupadas por bosque hasta hace aproximadamente 4180 años donde se establecen matrices de bosque diversos mezclados con zonas amplias de plantas de uso alimenticio (Monsalve, 1985; Aceituno Bocanegra, 2002 ;Berrío, Hooggiemstra, & Marchant, 2002). Entonces, teniendo en cuenta esto y la idea de que para la dispersión de los mamíferos terrestres en el GABI debió existir un corredor de sabanas que paso por el Valle del Cauca nace la pregunta ¿Cómo entonces estaba constituido el paisaje florístico del Valle del Cauca en el último glacial para poder albergar esta fauna?

Para resolver esta pregunta se pueden emplear varios tipos de estudio dependiendo del material disponible. Una opción es analizar el polen fósil o fitolitos presentes en el suelo o en rastros de sarro en dientes de herbívoros que, aunque son muy poco abundantes dan información taxonómica más precisa (Zurro, 2006, Twiddle, 2012; Asevedo, et. al 2012). El otro es un análisis isotópico con carbono estable, que puede diferenciar entre los tipos de plantas dominaban según su metabolismo bien sea árboles y arbustos (C3) o pastos (C4), ya que la proporción del isótopo C¹³ varía entre estas plantas (Cerling & Quade, 1993; Cerling & Harris, 1999). Por último, los análisis de desgaste dental en piezas fósiles permiten conocer la dieta de un organismo bien sea herbívoro o carnívoro en base al desgaste en la zona oclusal y bordes del diente producto de la consistencia o estructura del alimento consumido (Teaford M., 2005), esto ya que las hojas de los pastos y otras gramíneas al tener cuerpos de sílice en sus tejidos dejan un rasguño en el esmalte mientras que las hojas de los árboles, semillas y frutos hacen pozos por la cantidad de azúcares que poseen (DeSantis, 2016). Esta técnica se realiza con equipos de baja magnificación en comparación con otros análisis de desgaste que requieren microscopio electrónico de barrido, además este proceso permite cualificar mejor el tipo de daño producto del alimento consumido por el animal y teniendo una buena referencia para la reconstrucción paleoecológica (Semperebon, Godfrey, Solounias, Sutherland, & Jungers, 2004). Este tipo de análisis ya ha sido empleado en primates y algunos contrastes entre

ungulados actuales y fósiles. (Walker, Hoeck, & Perez, 1978; Fortelius & Solounias, 2000; Merceron, Blondel, Koufos, & Louis, 2007)

Para este estudio se han elegido Bóvidos (miembros del género *Bison sp*) debido a que son abundantes en el material fósil que se tiene disponible y en las zonas de colecta, además estos ungulados estaban adaptados a sabanas y dichos ecosistemas no se han reportado para el pasado en el Valle del Cauca. Adicionalmente, en ellos se han realizado análisis de desgaste en fósiles descubiertos en Norte América y África, para los que se ha encontrado que los bisontes y vacas tienen una dieta más amplia presentando una importante plasticidad dietaría entre las localidades, pero no dentro de las localidades (MacFadden, 2000, Solounias & Semperebon, 2002, Rivals et. al 2007).

3. OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GENERAL

Conocer la dieta de bóvidos fósiles encontrados en sitios cercanos a la ciudad de Cali a través del microdesgaste de sus dientes y con esto tener un acercamiento al tipo de vegetación que dominaba el paisaje del departamento en el último glacial

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Colectar material fósil en el Rio Cauca.
2. Evaluar el grado de desgaste dental en cada fósil con análisis de microdesgaste.
3. Relacionar el grado de desgaste dental con comportamientos alimenticios para determinar el tipo de vegetación presente en el ecosistema del Valle del Cauca durante el Pleistoceno/Holoceno.

4. METODOLOGÍA

4.1 ZONAS DE MUESTREO Y TRABAJO DE CAMPO

En este estudio se trabajó con la colección privada propiedad de Gheny Krigsfield que cuenta con aproximadamente 26 dientes individuales y una hemimandíbula de bóvidos fósil. Adicionalmente, se emplearon 8 dientes de vacas domesticas como control. También se realizó una colecta de material en Platanares (3.597639°, -76.455556) cerca de Yumbo y en Paso de la Torre (3.623052, -76.459540) cerca de Rozo. El trabajo de colecta se apoyó con dragas para la extracción de balastro y arena del rio. Los sedimentos fueron tamizados y lavados con tamices de diferentes tamaños para concentrar los restos fósiles y retirar las piedras, con ello, obteniendo material de fauna fósil en este depósito (ejemplares pequeños y grandes). Infortunadamente no se logró encontrar ninguna pieza dentaria bóvido, pero si varios metapodios que confirman la presencia de estos fósiles en la región (Anexo 1)

4.2 ANÁLISIS DE MICRODESGASTE DENTAL (DMTA)

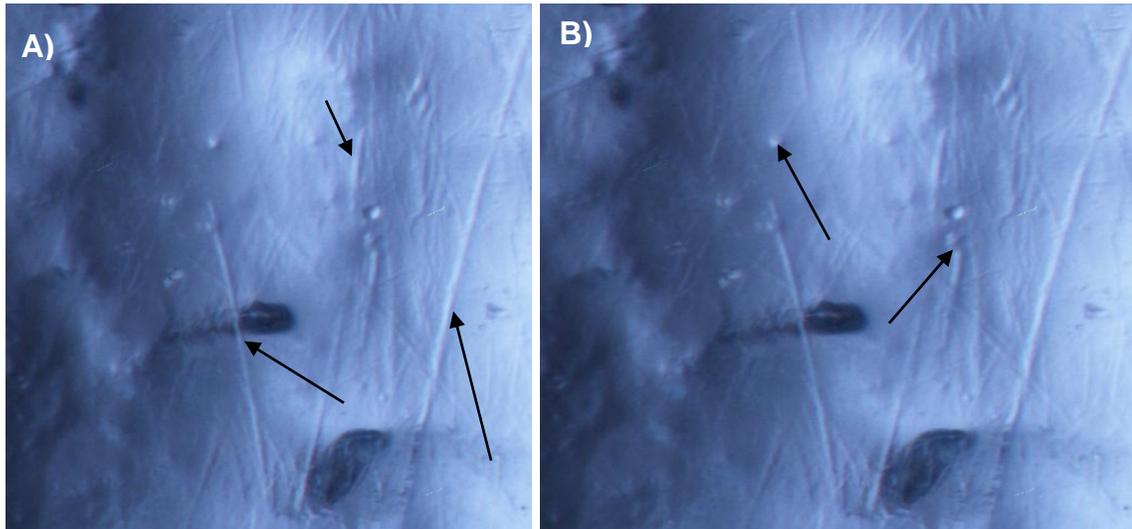
Para los análisis se utilizaron los segundos molares porque estos están vinculados directamente con el proceso de triturado y molienda del alimento, en contraste con los demás molares que se ven menos afectados por el material vegetal (DeSantis, 2016). Se examinó cada diente siguiendo el protocolo de revisión de desgaste tafonómico con estereomicroscopia propuesto para material fósil (Camarós, Hernández-Sánchez, & Rivals, 2016) y el de microdesgaste dental de carnívoros y herbívoros extantes y fósiles para estimar dietas (Semprebon, Godfrey, Solounias, Sutherland, & Jungers, 2004; Rivals & Semprebon, 2011 ;DeSantis et.al , 2013).

La superficie de cada molar se limpió con un copito de algodón impregnado con acetona al 96% para remover cualquier rastro de consolidante o algún contaminante que pudiera alterar la impresión de la superficie, posteriormente se limpiaron con el etanol al 70% para retirar restos de acetona. Cuando cada diente estaba completamente seco se tomaron las impresiones de la superficie oclusal empleando material de impresión dental de polivinylsiloxano (“President Plus Jet Regular Body, Surface Activated 4605” e Coltene/Whaledent Inc.). Estas impresiones se emplearon para crear réplicas de la superficie del diente usando resina epoxica, las cuales fueron examinadas con una magnificación total de 3.8~56.3X a través de un estereomicroscopio Nikon SMZ 1500. Las medidas de microdesgaste fueron identificadas y contadas en la cúspide mesiobucal superior (el protocono del M2) en un área de 2x2 mm, esto tomado de protocolos ya establecidos para esta técnica (Semprebon et.al, 2004). Para cada area se tomó

una fotografía empleando la cámara Nikon DS-Fi1 para facilitar la observación de la superficie y la cuantificación del daño (Anexo 2). En la columna de esmalte del protocono de cada diente se tomaron 3 áreas: la cuspide, medial y basal.

En la superficie del molde del diente se identifico el daño producto del alimento como “pozos” y “rasguños”. Los pozos son cicatrices circulares o semi circulares, mientras que los rasguños son microfuciones elongadas (Figura 1). (Semprebón, et al, 2004). El conteo de pozos y rasguños se realizó en las fotografías tomadas en cada área empleando el software ImageJ. Para determinar el desgaste del diente completo se realizó una sumatoria de pozos y rasguños dentro de las tres áreas de la columna de esmalte del protocono.

Figura 1. Marcas realizadas por los diferentes elementos de la dieta en bóvidos. A) Rasguños realizados principalmente por hojas de pastos. B) Pozos realizados principalmente por hojas de arbustos y árboles.



El conteo de pozos y rasguños se empleó para determinar el índice de microdesgaste (MI) que se calculó con la fórmula propuesta por McFadden y colaboradores, 1999.

$$\text{Índice de microdesgaste} = \frac{\text{Número de rasguños}}{\text{Número de pozos}}$$

Los hábitos alimenticios fueron clasificados como pastadores (P) si el MI es $> \sim 1.5$ y ramoneadores (R) si el MI es $< \sim 1.5$ conforme lo establecido por MacFadden et al. (1999).

Para las variables de desgaste tanto de las áreas revisadas del diente (Pozos: $p=0.0926$; Rasguños: $p= 0.08166$) y toda la columna de esmalte (Pozos: $p=0.9763$; Rasguños: $p= 0.5005$) se les realizó un prueba de normalidad Shapiro-Wilk, también se le realizó al índice de microdesgaste pero encontró que este no se comportaba normalmente (Índice de microdesgaste: $p= 0.008974$), por ello se realizó una transformación sacando el logaritmo natural de los datos para que este se ajustase al modelo (prueba (Logaritmo del Índice de microdesgaste: $p=0.1895$).

Posteriormente, para determinar si existe variación en el desgaste entre las áreas revisadas, el desgaste total del diente en toda la columna de esmalte y el índice de microdesgaste se realizaron análisis de varianza (ANOVA) en donde las variables explicativas era el número de pozos y rasguños (como variables de respuesta) y las covariable eran la especie y edad del bóvido. Todo el procesamiento de los datos, análisis estadísticos y la construcción de las gráficas se realizaron empleando el software RStudio.

5. RESULTADOS

5.1 COLECTA DE MATERIAL FÓSIL

En este estudio se emplearon dientes fósiles pertenecientes a la colección de Gheny Krisgfield los cuales provienen de Los Piles que encuentra cerca de la ciudad de Palmira (3.5460,-76.4759). Además, durante el periodo de colecta de material fósil no se encontraron piezas dentarias de Bóvidos, sin embargo, se encontró un metapodio de un individuo adulto indicando la presencia de estos animales en el deposito fosilífero y en el valle geográfico del río Cauca. Junto con el metapodio se encontraron piezas también de Gomphoteridos (*Notiomastodon platensis*), Équidos (*Equus neogeus*), Cérvidos (*Odoicoileus virginianus*), félidos por identificar, Canidos (*Cerdocyon thous*), Megaterios (*Eremotherium laurillardii*), Didelphidos (*Didelphis sp*) y algunos restos de aves, todo esta identificación la realizaron Leonardo Avilla dos Santos y Dimila Mothe expertos en megafauna y otros vertebrados fósiles.

5.2 ANALISIS DE MICRODESGASTE DENTAL

El índice de microdesgaste no varió entre individuos fósiles y actuales de bóvidos ($F_{1,29}=3.49$; $p=0.07$) (Fig. 2), lo cual sugiere que estos animales tenían una dieta muy similar. El índice de microdesgaste de la mayoría de los miembros fósiles y actuales fue mayor a 1.5, lo que los ubica con una dieta de pastadores (consumen pastos), aunque también unos pocos individuos de ambos grupos presentaron un índice de microdesgaste menor a 1.5, lo cual indica una dieta de ramoneadores (consumir hojas, semillas o frutos).

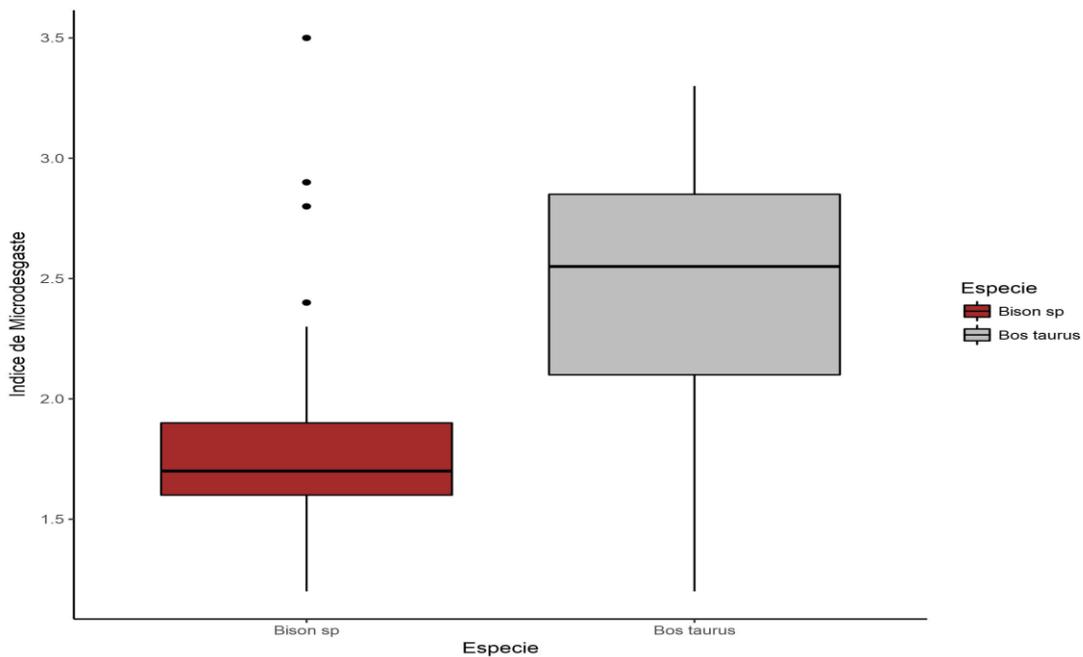


Figura 2. Índice de microdesgaste de los miembros fósiles y actuales de Bovidae. Comparación del índice de microdesgaste de bóvidos fósiles y actuales.

Revisar el desgaste total del diente da más información acerca de la dieta de los individuos. Los bóvidos actuales y fósiles no mostraron variaciones en el número de rasguños ($F_{1,29} = 0.44, 0.51$) y el número de pozos ($F_{1,29} = 2.26, = 0.14$) en toda la columna de esmalte (Figura 3). Sin embargo, se observa que el número de pozos rasguños están correlacionados positivamente (Fig. 3), esto sugiere la adición de otros tipos de material en la dieta del animal. Por otro lado, en los bóvidos actuales la cantidad de rasguños y pozos no están correlacionados, mientras aumenta el número de rasguños el número de pozos se mantiene constante (Fig. 3), lo cual indica una preferencia a solo consumir pastos. Por otro lado, en los bóvidos fósiles juveniles los pozos se ven reducidos al aumentar el número de rasguños en la columna de esmalte (Fig.3), indicando un cambio de dieta de hojas a pastos en estos animales.

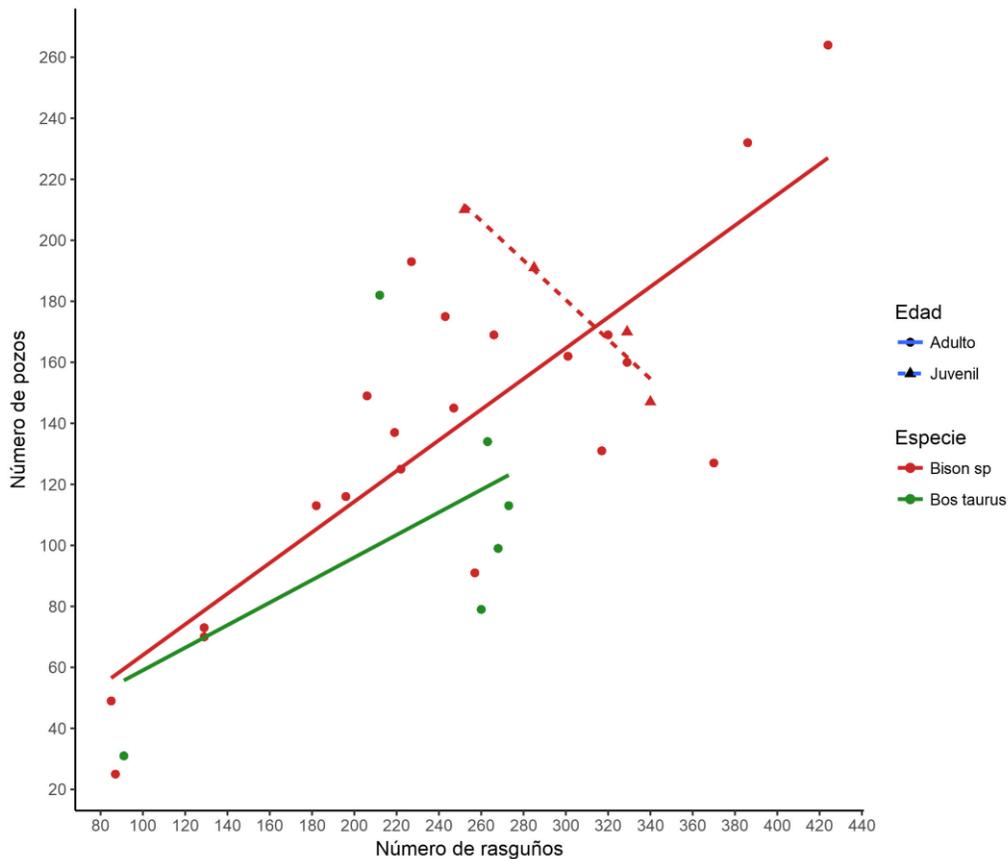


Figura 3. Microdesgaste dental de Bóvidos fósiles y actuales en toda la columna de esmalte. Se compararon el número de pozos y rasguños de la columna de esmalte en dientes de Bóvidos adultos fósiles y actuales, y en Juveniles de bóvidos fósiles.

Observamos que entre las diferentes regiones del diente, cúspide, medial y base no vario el número de rasguños ($F_{2,90}=1.869$, $p=0.16$) o pozos ($F_{2,90}=0.089$, $p=0.915$) (Fig. 4). Esto indica que si se desea cuantificar el desgaste de todo el cono en el diente que se revise se puede tomar cualquier área de la columna de esmalte. Adicionalmente, en la cúspide y la base de los bóvidos fósiles el aumento del desgaste en el número de rasguños y pozos es equivalente, mientras que en la parte medial tienden a ser constante indicando el consumo de variado material vegetal. Pero en los miembros actuales en las tres áreas del diente un crecimiento en el número de rasguños va acompañado de un crecimiento en el número de pozos, siendo esta uniformidad característica de los pastadores que no varían el tipo de alimento consumido.

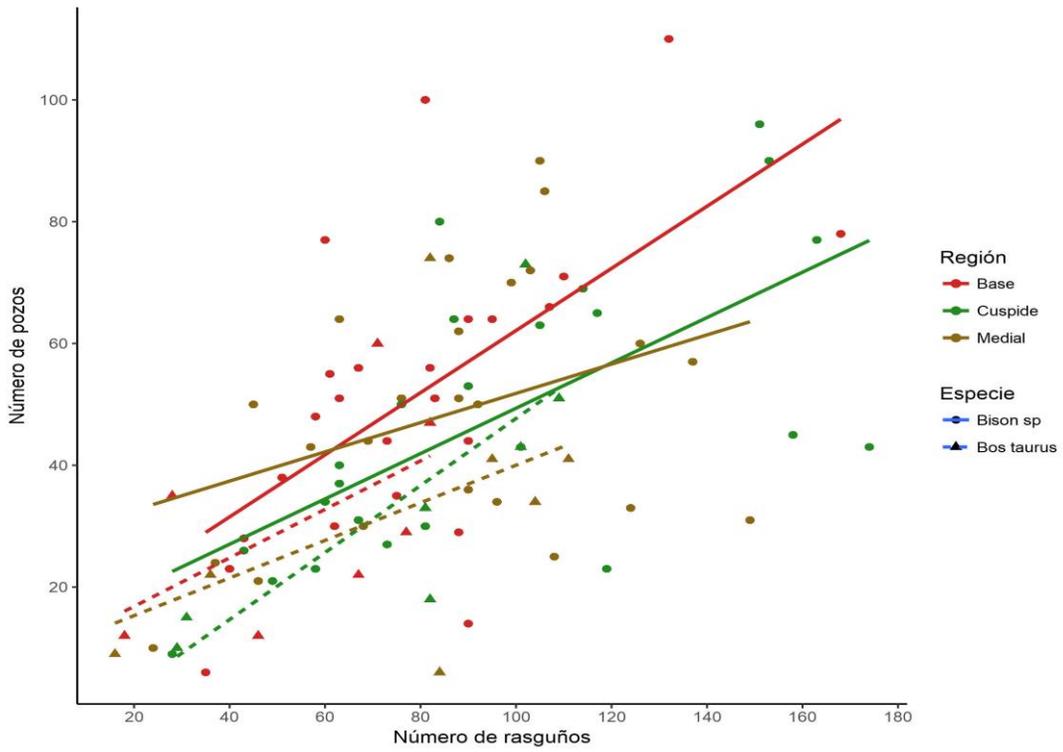


Figura 4. Microdesgaste dental de Bóvidos fósiles y actuales en cada región del diente. Se compararon el número de pozos y rasguños en tres áreas (cúspide, medial y basal) de la columna de esmalte en dientes de bóvidos fósiles y actuales.

6. DISCUSION

El microdesgaste en los dientes de bóvidos fósiles y actuales los ubica dentro de la categoría de pastadores, debido a que el índice de microdesgaste de la mayoría de los individuos de ambos grupos es mayor a 1.5 (MacFadden et. al,1999). Adicionalmente, se observó un mayor número de rasguños en relación con los pozos en el esmalte, y el desgaste total del protocono de ambos grupos fue similar, respaldando lo encontrado con el índice de microdesgaste indicando que estos animales consumen una misma dieta. Además, existe una uniformidad en el microdesgaste en la columna de esmalte al comparar la cúspide, parte medial y basal de cada diente en individuos fósiles y actuales, esta uniformidad es consecuencia del consumo de alimentos muy abrasivos.

La dieta de los animales se ve reflejada en distintivo desgaste microscópico al esmalte de los dientes lo que permite conocer diversos comportamientos alimenticios en grupos de mamíferos. (Solounias, et, al.1988). Los dientes de algunos herbívoros actuales como cebras, bisontes y vacas tienen un alto grado de desgaste relacionado al consumo de pastos (plantas C4), que tienen una alta cantidad de fitolitos (cuerpos mineralizados de sílice) dejando rasguños en el esmalte (Mcnaughton et al. 1985). Por otro lado, cuando los herbívoros se alimentan de hojas de arbustos o árboles presentan hundimientos en el esmalte en forma de pozos y en gran cantidad. (DeSantis, et.al 2013). Los dientes de bovidos fosiles y actuales revisados tienen un desgaste característico de pastadores (rasguños), lo que es soportado por un índice de microdesgaste de dicha dieta, pero unos pocos individuos tienen un desgaste asociado al consumo de hojas (pozos) y un índice de microdesgaste menor. Estos resultados soportan lo encontrado por Rivals, y colaboradores, (2007) en bisontes actuales y fósiles (*Bison sp*) en Norte América los cuales tienen un microdesgaste típico de pastadores. Y otro estudio de Rivals & Semprebon, (2011) en el que encontraron que los bóvidos actuales son meramente pastadores, pero los individuos fósiles tenían una plasticidad en la dieta pudiendo ser incluso forrajeadores mixtos. Esto sugiere que, aunque en nuestro estudio la dieta de los bóvidos fósiles era similar a los actuales, la plasticidad de este grupo permite que algunos tengan rastros de una dieta que también incluye hojas.

El daño en la columna de esmalte del protocono en la mayoría de los bovidos fosiles y actuales era en forma de rasguños indicando el consumo de alimentos mas duros, potencialmente con mayor contenido de sílice o arena (Walker, et.al 1978; Teaford & Walker, 1984). Sin embargo, pocos individuos de ambos grupos presentaron una alta cantidad de pozos, lo cual indica un consumo de alimentos mas quebradizos como hojas, frutos o semillas arena (Walker, et.al 1978; Teaford & Walker, 1984) Esto soporta lo encontrado por DeSantis (2016) al comparar varios bovidos actuales y encontrar que el número de rasguños es mayor a los

pozos en aquellos que se alimentan de gramíneas a diferencia de aquellos que consumen frutas, semillas pequeñas y hojas de arbustos y árboles, pero además encontró que la incidencia de algunos pozos en individuos que consumen pastos se debe quizás al procesamiento paralelo de alimentos duros que requieren de cizallamiento y molienda o como lo encontraron Ungar y colaboradores, (2007) en bóvidos en Sur África, por la adición de material vegetal más delicado como hojas en su dieta.

Finalmente, en los análisis de microdesgaste suele usarse solo una zona del diente para cuantificar el desgaste todo el diente (DeSantis, 2016), por ello al revisar tres áreas a largo de la columna del esmalte del diente se quiso comprobar si una sola zona sirve para inferir el desgaste total, considerando que los ungulados tienen un crecimiento continuo en sus dientes (Fortelius, 1985). En los bóvidos fósiles y actuales revisados había una uniformidad en la columna de esmalte tanto a nivel de rasguños como pozos, lo cual apoya la idea de que cualquier área del diente permite conocer el desgaste de todo el diente. Esta uniformidad según Taylor y colaboradores, (2013) la encontraron en rinocerontidos mientras que los ramoneadores presentan un gradiente de desgaste en todo el diente. Además, cabe hacer la salvedad de que usar solo una área del diente puede afectar la percepción, por que los patrones de desgaste pueden variar entre un mismo grupo de organismos como lo argumenta Teaford, (2005).

Mis resultados muestran que los bóvidos fósiles en su mayoría eran pastadores y un pequeño porcentaje ramoneadores, esto sugiere que el paleoambiente del Valle del Cauca en el último glacial era una sabana. Basados en registros de polen los datos más antiguos de vegetación que se tienen del Pleistoceno-Holoceno del departamento son de hace a 13.745 años y proponen que el paisaje era una matriz de bosque seco sin áreas abiertas con algunas especies de árboles resistentes al frío (Berrío, et. al, 2002) y el primer registro de áreas abiertas para el Valle del Cauca es de hace 10.520 años (Monsalve, 1985; Berrío, et.al 2002). Con las características del depósito fosilífero, el tipo de organismo con los que se hallaron los bóvidos y dataciones de madera se presume que estos organismos de nuestro estudio vivieron en el último glacial (20.000 a 18.000 años) (Avilla Dos Santos, 2017) lo que apoya la idea de la expansión de las sabanas durante las glaciaciones (Piperno, 2006; Woodburne, 2010). La presencia de sabanas en el Valle del Cauca es una fuerte evidencia de que esta región hizo parte del tramo occidental del Corredor de áreas abiertas necesario para la entrada y dispersión de taxones holoárticos durante el GABI (Carrillo, et. al 2015; Piperno, 2006; Woodburne, 2010). Al registrarse entonces áreas abiertas durante un período glacial antes del desarrollo de las áreas con bosque que propone Berrío, (2002) da un soporte a los cambios de vegetación propuestos al pasar de períodos glaciales a interglaciales, teniendo presente que la última porción del Pleistoceno tuvo aproximadamente 20 eventos de transición de este tipo (Hipótesis del broken zig-zag) (Soibelzon, 2008; Cione, et.al 2015).

7. CONCLUSIONES

Se colectó en los depósitos fosilíferos de Platanares y Paso de la Torre material perteneciente a taxones de origen Holoártico como *Equus neogeus*, *Notiomastodon platensis*, *Odocoileus sp* y *Bison sp*, así como otros autóctonos de Sur América como *Eremotherium laurillardii* y *Didelphis sp*. Mostrando con esto el potencial que tienen estas localidades para conocer más sobre el pasado fósil del departamento y del país.

Con los análisis de microdesgaste se evaluó el desgaste en cada pieza dentaria fósil producto de la dieta, encontrando que el número de rasguños era mayor que el número de pozos en cada individuo revisado

Encontramos que este mayor número de rasguños comparado con los pozos era indicador de un comportamiento alimenticio de pastadores en los bóvidos fósiles, siendo pues entonces consumidores de plantas con tejidos abrasivos como los pastos y otras gramíneas comunes durante los periodos glaciales en el Pleistoceno-Holoceno.

8. RECOMENDACIONES

Para futuros estudios, sugerimos usar microscopía electrónica de barrido para poder describir mejor la superficie del diente y esto acompañarlo con análisis de fractales escala sensitivos para poder evaluar otros parámetros sobre cada una de las variables de desgaste.

Sugerimos igual la adición de más molares al estudio tanto de bóvido fósiles y actuales, así como juveniles y adultos, además realizar comparaciones del desgaste entre conos en un mismo diente para evidenciar si existen diferencias en el daño. También, incluir en el estudio otros taxones encontrados en los mismos depósitos como pecarís, caballos o mastodontes para contrastar el desgaste y hacer una aproximación más certera a las condiciones paleo-ambientales.

Se recomienda también contar por separado el tipo de rasguño (delgado o grueso) o pozos (grande o pequeño) puesto que esto da información más detallada sobre el alimento consumido por el animal.

9. REFERENCIAS

(s.f.).

Aceituno Bocanegra, F. (2002). Interacciones fitoculturales en el Cauca Medio durante el Holoceno temprano y medio. *Revista de Arqueología del Area Intermedia*, 89-113.

Asevedo, L., Winck, G., Mothé, D., & dos Santos Avilla, L. (2012). Ancient diet of the Pleistocene gomphothere *Notiomastodon platensis* (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae) from lowland mid-latitudes of South America: Stereomicroscopy and tooth calculus analyses combined. *Quaternary International*, 42-52.

Avilla Dos Santos, L., Mothe, D., Escobar-Florez, S., & Jaramillo, C. (2017). First Bovidae (Mammalian) in South America: Reassessing GABI from a new fauna of Late Pleistocene. *En prensa*.

Bacon, C., Molnar, P., Antonelli, A. C., Montes, C., Vallejo-Pareja, & Maria. (2016). Quaternary glaciation and the Great American Biotic Interchange. *Geological Society of America*, 375-378.

Berrío, J. C., Hooggiemstra, H., & Marchant, R. R. (2002). Late-Glacial and Holocene history of the dry forest area in the south Colombian Cauca Valley. *Journal of Quaternary Science*, 17(7), 667-682.

Camarós, E., Hernández-Sánchez, C., & Rivals, F. (2016). Make it clear: molds, transparent casts and lightning techniques for stereomicroscopic analysis of taphonomic modifications on bone surfaces. *Journal of Anthropological Sciences*, 94, 1-8.

Cañas-Giraldo, D. (2013). *Las gramíneas en Colombia: Riqueza, distribución, endemismo, invasión, migración, usos y taxonomías populares*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.

Carrillo, J. D., Forasiepi, A., Jaramillo, C., & Sanchez-Villagra, M. (2015). Neotropical mammal diversity and the Great American Biotic Interchange: spatial and temporal variation in South America's fossil record. *Frontiers in genetics*, 1-12.

Cione, A. L., Gasparini, G. M., Soibelzon, E., Soibelzon, L. H., & Tonni, E. P. (2015). *The Great American Biotic Interchange: A South American Perspective*. New York, Estados Unidos: Springer Science.

- Crisci, J., Cigliano, M., Morrone, J., & Roig-Juñent, S. (1991). Historical Biogeography of Southern South America. *Systematic Zoology*, 152-171.
- DeSantis, L. (2016). Dental microwear textures: reconstructing diets of fossil mammals. *Topical Review*, 1-12.
- DeSantis, L., Scott, J. S., McCray, B. V., Winburn, A., Greshko, M., & Hara, M. (Agosto de 2013). Direct Comparisons of 2D and 3D Dental Microwear Proxies in Extant Herbivorous and Carnivorous Mammals . *PLoS ONE*, 8(8), 1-11.
- Fortelius, M. (1985). Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations . *Acta Zoologica Fennica*, 1-76.
- Fortelius, M., & Solounias, N. (16 de Octubre de 2000). Funcional characterization of ungulates molars using the abrasion-attrition wear gradient: A new method for reconstructing paleodiets. *American Museum Novitates*(3301), 1-36.
- Gallo, V., Avilla, L., Pereira, R., & Absolon, B. (2013). Distributional patterns of herbivore megamammals during the Late Pleistocene of South America. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences* , 533-546.
- Gordon, K. (1982). A Study of Microwear on Chimpanzee Molars: Implications for Dental Microwear Analysis. *AMERICAN JOURNAL OF PHYSICAL ANTHROPOLOGY*, 195-215.
- Guthrie, D. (2013). Mammals of the Mammoth Steppe as Paleoenvironmental Indicators. En D. Hopkins, J. Matthews, & C. Schweger, *Paleoecology of Beringia* (págs. 307-311). Burg Wartenstein: Wenner-Gren Foundation for Anthropological Research.
- Hoffstetter, R. (10 de Noviembre de 1968). Los vertebrados cenozoicos de Colombia: Yacimientos, Faunas, Problemas planteados. *Congreso Latinoamericano de Zoología*, 37-62.
- Jaramillo, C. (2016). Evolution of the Isthmus of Panama: biological, paleoceanographic, and paleoclimatological implications. *Geophysical Research Abstracts*, 1-35.
- Locklin, C. (2011). *WWF*. Obtenido de South America: In the Cauca Valley of western Colombia: <https://www.worldwildlife.org/ecoregions/nt0207>
- MacFadden, B. (2000). Cenozoic Mammalian Herbivores from The Americas: Reconstructing Ancient Diets Terrestrial Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 33-59.

- MacFadden, B., Solounias, N., & Cerling, T. (1999). Ancient Diets, Ecology, and Extinction of 5-Million-Year-Old Horses from Florida. *Science*, 824-827.
- Mainland, I. (2000). A dental microwear study of seaweed-eating and grazing sheep from Orkney. *International Journal of Osteoarchaeology*.
- McCarthy, D., Ebach, M., Morrone, J., & Parenti, L. (2007). An alternative Gondwana: Biota links South America, New Zealand and Australia. *Biogeografia*, 1-12.
- Mcnaughton, S., Tarrant, J., McNaughton, M., & Davis, R. (1985). Silica as a defense against herbivory and growth promoter in African grasses. *Journal of Animal Ecology*, 528-535.
- Merceron, G., Blondel, C., Koufos, G., & Louis, B. d. (2007). Dental microwear analysis of bovids from the Vallesian (late Miocene) of Axios Valley in Greece: reconstruction of the habitat of *Ouranopithecus macedoniensis* (Primates, Hominoidea). *Geodiversitas*, 421-433.
- Monsalve, J. (1985). A pollen core from the Hacienda Lucitania. *Pro Calima: periodische publikation der Vereinigung Pro Calima*, 40-44.
- Mothé, D., & Avilla, L. (2015). Mythbusting evolutionary issues on South American Gomphotheriidae (Mammalia: Proboscidea). *Quaternary Science Reviews*, 23-35.
- Mothé, D., dos Santos Avila, L., Asevedo, L., Silva-Borges, L., Rosas, M., Labarca-Encina, y otros. (2016). Sixty years after 'The mastodonts of Brazil': The state of the art of South American proboscideans (Proboscidea, Gomphotheriidae). *Quaternary International*, 1-13.
- Mothé, D., Dos Santos, L., Jaramillo, C., Sanabria, S., Krigsfield, G. E.-F., & Sebastian. (2017). Os proboscideos (Mammalia, Proboscidea) da Colombia. *En prensa*.
- Mothé, D., Ferretti, M., & Avilla, L. (2017). Running Over the Same Old Ground: *Stegomastodon* Never Roamed South America. *Journal Mammal Evolution*.
- Nelson, S. (2005). Paleoseasonality inferred from equid teeth and intra-tooth isotopic variability. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 122-144.
- Piperno, D. (2006). QUATERNARY ENVIRONMENTAL HISTORY AND AGRICULTURAL IMPACT ON VEGETATION IN CENTRAL AMERICA. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 274-296.

- Prado, J., & Alberdi, M. (2014). Global evolution of Equidae and Gomphoteriidae from South America. *Integrative Zoology*, 434-443.
- Reguero, M., Gelfo, J., Lopez, G., Bond, M., Abello, A., Santillana, S., y otros. (Diciembre de 2014). Final Gondwana breakup: The Paleogene South American native ungulates and the demise of the South America-Antartica land connection. *Global and Planetary Change*, 123(B), 400-413.
- Rivals, F., & Semprebon, G. (2011). Dietary plasticity in ungulates: Insight from tooth microwear analysis. *Quaternary International*, 279-284.
- Rivals, F., Julien, M.-A., Kuitems, M., van Kolfschoten, T., Serangeli, J., Drucker, D., y otros. (2014). Investigation of equid paleodiet from Sch€oninggen 13 II-4 through dental wear and isotopic analyses: Archaeological implications. *Journal of Human Evolution*, 1-9.
- Rivals, F., Solounias, N., & Mithlacher, M. (2007). Evidence for geographic variation in the diets of late Pleistocene and early Holocene Bison in North America, and differences from the diets of recent Bison. *Quaternary Research*, 338-346.
- Semprebon, G., Godfrey, L., Solounias, N., Sutherland, M., & Jungers, W. (2004). Can low-magnification stereomicroscopy reveal diet? *Journal of Human Evolution*, 115-144.
- Sherry, N. (2005). Paleoseasonality inferred from equid teeth and intra-tooth isotopic variability. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 122-144.
- Soibelzon, L. (2008). Broken Zig-Zag: Una nueva hipotesis sobre la extincion de los megamamiferos de America del Sur. *Museo de la Plata*, 24-36.
- Solounias, N. (1993). New methods of tooth microwear analysis and application to dietary determination of two extinct antelopes. *Journal of Zoology*, 421-445.
- Solounias, N., & Semprebon, G. (2002). Advances in the Reconstruction of Ungulate Ecomorphology with Application to Early Fossil Equids. *American Museum Novitates*, 1-49.
- Solounias, N., Teaford, M., & Walker, A. (1988). Interpreting the Diet of Extinct Ruminants: The Case of a Non-Browsing Giraffid. *Paleobiology*, 287-300.
- Sotelo, M., Salazar, J. C., Carrillo, F., Nuñez, A., Soto, V., & Arango, J. (2017). *Sistemas sostenibles de producción ganadera en el contexto amazónico. Sistemas silvopastoriles: ¿una opción viable?* Cali: CIAT.

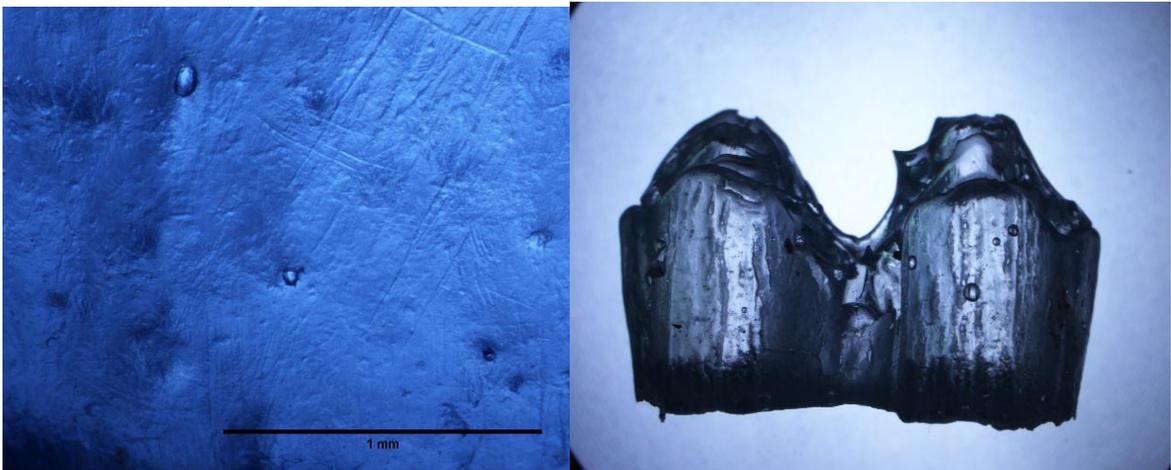
- Taylor, L., Kaiser, T., Schwitzer, C., Müller, D., Cordon, D., Clauss, M., y otros. (2013). Detecting Inter-Cusp and Inter-Tooth Wear Patterns in Rhinocerotids. *Plos One*, 1-12.
- Teaford, M. (2005). Dental Microwear and Dental Function. *Evolutionary Anthropology*, 18-30.
- Teaford, M., & Walker, A. (1984). Quantitative differences in dental microwear between primate species with different diets and a comment on the presumed diet of *Sivapithecus*. *American Journal of Physical Anthropology*, 191-200.
- Ungar, P., Brown, C., Torbjorn, B., & Walker, A. (2003). Quantification of Dental Microwear by Tandem Scanning Confocal Microscopy and Scale-Sensitive Fractal Analyses. *Scanning*, 185-193.
- Ungar, P., Merceron, G., & Scott, R. (2007). Dental Microwear Texture Analysis of Varswater Bovids and Early Pliocene Paleoenvironments of Langebaanweg, Western Cape Province, South Africa. *Journal Mammal Evolution*, 163-181.
- Ungar, P., Scott, R., Scott, J., & Teaford, M. (2008). Dental microwear analysis: Historical perspectives and new approaches . En J. Irish, & G. Nelson, *Technique and Application in Dental Anthropology* (págs. 378-425). Cambridge: Cambridge University Press.
- Vergara, H. (2014). Patrones de vegetación y tipos de uso de la tierra en el Valle del Patia. *Colombia Forestal*, 25-45.
- Walker, A., Hoeck, H., & Perez, L. (1978). Microwear of Mammalian Teeth as an Indicator of Diet. *Science*, 908-910.
- Webb, D. (1978). A History of Savanna Vertebrates in the New World. Part II: South America and The Great Interchange. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9, 393-426.
- Webb, D. (Agosto de 2006). The Great American Biotic Interchange: Patterns and Processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93(2), 245-257.
- Woodburne, M. (14 de Julio de 2010). The Great American Biotic Interchange: Dispersals, Tectonics, Climate, Sea Level and Holding Pens. *Journal Mammal Evolution* , 1-20.
- Yann, L., & DeSantis, L. (2014). Effects of Pleistocene climates on local environments and dietary behavior of mammals in Florida. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* , 370-381.

ANEXOS

Anexo 1. Metapodio de Bovidae (Bison sp)



Anexo 2. Fotografía de la superficie del diente de Bovidae



Anexo 3. Rutas de migración propuestas para Gomphoteridos y Équidos en Sur América.

